Science & knowledge

سلسلة الكتب الجامعية المترجمة العلوم الأساسية

بيتر هـ. ريفن
جورج ب. جونسون
جوناثان ب. لوسوس
كينيث أ. ماسون
سوزان ر. سنجر

علم الأحياء

المملكة العربية السعودية
وزارة التعليم العالي
MINISTRY OF HIGHER EDUCATION

العبيكان
Obekan

1 الفصل

علم الأحياء

The Science of Biology

مقدمة

أنت على وشك أنْ تبدأ رحلة لاكتشاف طبيعة الحياة. منذ نحو 180 سنة خلت، قام عالِم طبيعة إنجليزي شاب اسمه شارلس داروين برحلة مماثلة على متن السفينة بيجل H.M.S Beagle التي تظهر في الصورة المجاورة نسخة عنها. استمرّت رحلته البحريّة خمس سنوات، ومباشرة أدى ما تعلمه إلى تطوير نظريّة التطور من خلال الانتخاب الطبيعي. وهي نظرية أصبحت لب علوم الحياة. إنّ رحلة داروين البحرية تبدو المكان المناسب لنبدأ فهم علم الأحياء: الدراسة العلمية للمخلوقات الحية، وكيف تطورت. قبل أنْ نبدأ، دعنا نفكر برهة من الوقت في ماهية علم الأحياء، ولماذا هو مهم؟

موجز المفاهيم

1-1 علم الحياة

- علم الأحياء يوحّد الكثير من العلوم الطبيعية.
- الحياة تتحدى التعريفات البسيطة.
- تبدي الأنظمة الحية تنظيمًا تراتبيًا.

2-1 طبيعة العلم

- الكثيرُ من العلم وصفيٌّ.
- يستخدم العلمُ التعليلَ الاستنتاجيَّ والاستقرائيَّ.
- العلم الذي تدفعه الفرضيات يصمم التكهنات ويختبرها.
- الاختزاليّة تفكك نظامًا أكبر إلى أجزائه المكونة له.
- يبني العلماء نماذج لتفسير الأنظمة الحيّة.
- طبيعة النظريات العلمية.
- البحث العلمي قد يكون أساسيًّا بحثيًّا أو تطبيقيًّا.

3-1 مثال على الاستقصاء العلمي: داروين والتّطوّر

- فكرة التطوّر كانت موجودة قبل داروين.
- لاحظ داروين الفرق في المخلوقات المتقاربة.
- اقترح داروين الانتخاب الطبيعي بوصفه آلية للتّطوّر.
- اختبار تكهنات الانتخاب الطبيعي.

4-1 المغزى الموحّد في علم الأحياء

- تصف نظرية الخليّة تنظيم الأنظمة الحية.
- الأساس الجزيئي للوراثة يفسّر استمرارية الحياة.
- العلاقة بين التركيب والوظيفة تشكّل أساس الأنظمة الحية.
- تنوع الحياة ظهر عن طريق التغير التّطوّري.
- المحافظة (الثبات) التطوّرية تفسر وحدة المخلوقات الحيّة.
- الخلايا أنظمة لمعالجة المعلومات.
- الخلايا الطارئة (البارزة) تنشأ من تنظيم الحياة.

1-1 علم الحياة

إنّ الحقبة الراهنة هي الأكثر إثارة لدراسة علم الأحياء في تاريخ هذا الحقل؛ فكمية البيانات المتوافرة عن العالم الطبيعي تزايدت بشكل هائل في خلال الخمس والعشرين سنة الأخيرة، حيث نستطيع الآن أنْ نسأل ونجيب عن أسئلة لم نكن لِنحلمَ بها في السابق.

لقد استطعنا أنْ نحدِّد كامل تتابع المحتوى الجيني للإنسان، ونحن في الطريق إلى تحليل تتابع المحتوى الجنيني لأنواع أخرى بخطى متسارعة. وإننا على وشك الاقتراب من وصف التكوين الجزيئي للخليّة بتفصيل غير مسبوق، إضافة إلى أننا في الطريق إلى إماطة اللثام عن اللغز المتمثل في كيف يمكن أنْ تعطي خليّة مفردة التنظيم المعقد الذي نراه في المخلوقات متعددة الخلايا. فبوجود الإنسان الآلي (الرابوط) وأجهزة الرؤية المتقدمة، والتقنيات التّحليلية المختلفة لدينا ما يكفي من الأدوات التي كانت في السابق محض خيال علمي.

في هذا الكتاب، سوف نحاول أنْ نقدم رؤية لعلم الأحياء، كما يُمارَسُ الآن، في حين لا نزال نعرض الكيفية التي وصلنا بها إلى هذا الوضع المثير. وفي هذا الفصل التمهيدي، سنختبر طبيعة علم الأحياء، وطبيعة العلم بشكل عام؛ لكي نبدأ بوضع المعلومات التي يعرضها هذا الكتاب في مقامها المناسب.

علم الأحياء يوحّد الكثير من العلوم الطبيعية

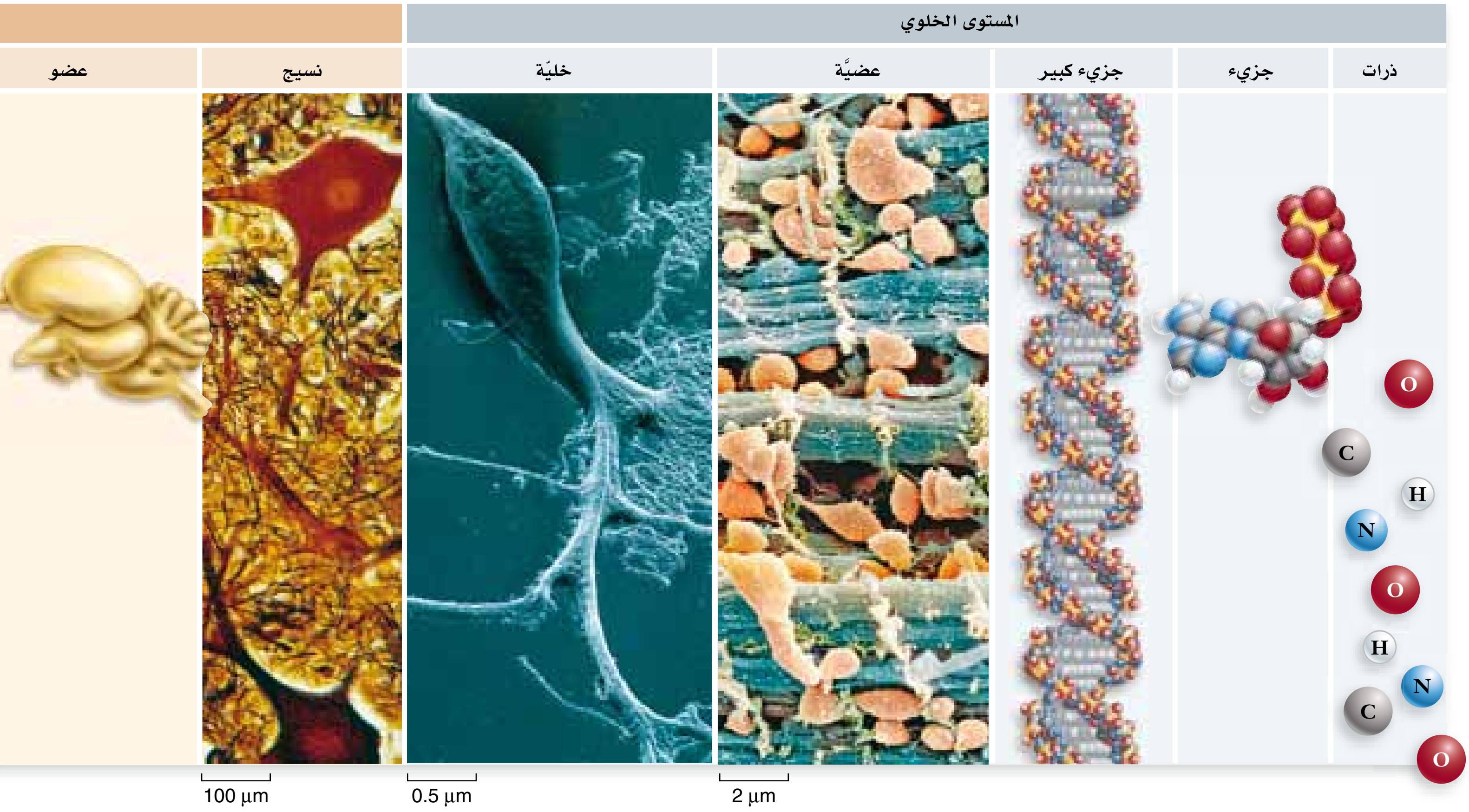
يقدم علم الأحياء الكثير من أجل توحيد المعلومات المتحصلة من العلوم الطبيعية الأخرى. فالأنظمة الحيوية تُعَدُّ من أعقد الأنظمة الكيميائية التي نعرفها على الأرض، ووظائفها الكثيرة تقررها، وتضع قيودًا عليها، مبادئ الكيمياء والفيزياء. بعبارة أخرى، ليس هناك قوانين جديدة للطبيعة يمكن اكتشافها من علم الأحياء، ولكن دراسة الأحياء تنير وتوضح عمل القوانين الطبيعية.

إنّ العمل الكيميائي المعقد للخلايا يعتمد على كلّ ما تعلمناه من دراسة الكيمياء. وكلّ مستوى من التنظيم البيولوجي محكوم بطبيعة تحولات الطاقة التي تعلمناها من دراسة الديناميكا الحرارية. فالأنظمة البيولوجية لا تمثل أيّ شكل جديد من المادة، ومع ذلك، فإنّها تُعدّ التنظيم الأكثر تعقيدًا للمادة الذي نعرفه. إنّ ما يجعل الأنظمة الحية معقدة جدًا هو وجود مصدر ثابت للطاقة، ألا وهو الشّمس. إنّ تحويل مصدر الطاقة هذا إلى جزيئات عضوية بعملية البناء الضّوئيّ يمكن فهمه باستخدام مبادئ الكيمياء والفيزياء.

وعندما يأخذ العلماء مسائل أكثر تعقيدًا في الحسبان، فإنّ طبيعة كيفية قيامنا بإنجاز العلوم تتغير كذلك. فالعلوم جميعها أصبحت متداخلة التخصصات، فقد يجتمع ثلة من الخبراء في حقول جديدة مثيرة مثل حقل التقنيات المنمنمة. وعلم الحياة هو في قلب هذه المقاربة متعددة التخصصات؛ لأنّ المسائل البيولوجية غالبًا ما تتطلب مقاربات مختلفة متعددة للوصول إلى حلول.

الحياة تتحدى التعريفات البسيطة

علم الأحياء، بمعناه الأوسع، هو دراسة المخلوقات الحية؛ إنه علم الحياة. تأتي المخلوقات الحية بتشكيلة مذهلة من الأشكال والتكوين، وعلماء الأحياء يدرسون الحياة بطرق مختلفة متعددة. فهم يعيشون مع الغوريلا، ويجمعون المستحاثات، ويستمعون إلى الحيتان، ويقرؤون الرسائل التي ترمّزها جزيئات الوراثة الطويلة، ويعدون كم مرة يضرب الطائر الطّنان بجناحيه كلّ ثانية.



ما الذي يجعل شيئًا ما حيًّا؟ يمكن أنْ يستنتج كلّ شخص أن الحصان الجامح هو مخلوق حيّ، في حين أن السيارة ليست كذلك، ولكن لماذا؟ فنحن لا نستطيع أنْ نقول: "إذا كان الشيء يتحرك فهو حيّ" لأنّ السيارة تتحرك، والهلام يبدي اهتزازًا في الصحن، وهو ليس من الأحياء بالتأكيد. وعلى الرّغم من أننا لا نستطيع أنْ نعرف الحياة بجملة بسيطة واحدة، فإنّنا يمكن أنْ نأتي بسلسلة من سبع خصائص تشترك بها الأنظمة الحية، هي:

- **التنظيم الخلوي Cellular organization**: المخلوقات جميعها تتكون من خليّة واحدة أو أكثر. والخلايا، وهي غالبًا أصغر من أنْ ترى بالعين المجردة، تنجز الأنشطة الأساسية للحياة، وكلّ خليّة محاطة بغشاء يفصلها عما يحيط بها.
- **التعقيد المنظم Ordered complexity**: المخلوقات الحية جميعها معقدة، ولكنها بالغة التنظيم. فجسمك مكون من أنواع مختلفة من الخلايا التي يحتوي كلّ منها كثيرًا من التراكيب الجزيئية المعقدة. إنّ كثيرًا من الأشياء غير الحية معقدة أيضًا، ولكنها لا تظهر هذه الدرجة من التعقيد المنظم.
- **الحساسية Sensitivity**: تستجيب المخلوقات جميعها للمنبهات، فالنباتات تنمو في اتجاه مصدر الضّوء، وبؤبؤ العين يتسع عندما تدخل إلى غرفة مظلمة.
- **النّموّ والتّطوّر والتّكاثر Growth, development, and reproduction**: المخلوقات جميعها قادرة على النّموّ والتّكاثر، وجميعها يمتلك جزيئات وراثية تنتقل منها إلى نسلها، لكي تضمن أنْ يكون النسل من النوع نفسه.
- **استخدام الطاقة Energy utilization**: المخلوقات تأخذ الطاقة وتستعملها لكي تنجز أنواعًا مختلفة من العمل، فكلّ عضلة في جسمك تعمل بقوة الطاقة التي تحصل عليها من الغذاء الذي تتناوله.
- **الاتزان الداخلي Homeostasis**: المخلوقات جميعها تحافظ على ظروفها الداخلية، التي هي مختلفة عن بيئتها، وثابتة نسبيًّا، وهذا يدعى الاتزان الداخلي.
- **التكيف التّطوّري Evolutionary adaptation**: المخلوقات الحية جميعها تتفاعل مع المخلوقات الأخرى ومع مكونات البيئة غير الحية بطرق تؤثر في بقائها، ونتيجة لذلك، فإنّ المخلوقات تطور تكيفات لبيئاتها.

تبدي الأنظمة الحية تنظيمًا تراتبيًّا

إنّ تنظيم عالم الأحياء هو تنظيم تراتبي، بمعنى، أن كلّ مستوى يُبنى على المستوى الذي تحته، وهذه المستويات هي:

1. **المستوى الخلوي Cellular level**: على المستوى الخلوي (الشكل 1-1)، تجتمع **الذرات Atoms**، وهي العناصر الأساسية للمادة، مع بعضها في مجموعات تدعى **جزيئات Molecules**، والجزيئات البيولوجية المعقدة تجتمع في تراكيب صغيرة تدعى **عضيّات Organelles**، تقع ضمن وحدات محاطة بأغشية تدعى **خلايا Cells**. والخليّة هي الوحدة الأساسية للحياة. تتكون كثير من المخلوقات الحية المستقلة من خليّة واحدة فقط، فالبكتيريا هي خلايا مفردة مثلًا. في حين أن الحيوانات والنباتات جميعها، ومعظم الفطريات والطحالب، متعددة الخلايا؛ أيْ مؤلفة من أكثر من خليّة واحدة.
2. **مستوى المخلوق الفرد Organismal level**: تُظهر الخلايا في المخلوقات متعددة الخلايا المعقدة ثلاثة مستويات أساسية من التنظيم: الأول، **الأنسجة Tissues**، التي هي مجموعات من خلايا متشابهة، وتعمل بوصفها وحدة وظيفية. وفي الثاني، تجتمع الأنسجة بدورها في **أعضاء Organs**.

الشكل 1-1

التنظيم التراتبي في الأنظمة الحية. الحياة بالغة التنظيم ابتداءً من الذرات البسيطة، ومن المخلوقات متعددة الخلايا المعقدة. ضمن هذا التنظيم من التركيب، تشكل الذرات جزيئات تستخدم لتكوين العضيات، وهذه بدورها تشكل تحت أنظمة وظيفية في الخليّة. إن الخلايا منظمة في أنسجة، ثم في أعضاء وأجهزة عضوية كتلك الموجودة في الجهاز العصبي، الذي يبدو في الصورة، يمتد هذا التنظيم فيما وراء المخلوقات المفردة إلى المجموعات السكانية، وإلى المجتمعات والأنظمة البيئية، وأخيرًا إلى كامل المحيط الحيوي.

وهي تراكيب في الجسم مكونة من أنسجة عدة مختلفة، وتعمل بوصفها وحدة تركيبية ووظيفية. فدماغك عضو مُكَوَّنٌ من خلايا عصبية وتشكيلة من أنسجة مرتبطة بها، تشكل طبقات للحماية، وتزود بالدم. وفي المستوى الثالث من التنظيم، تجتمع الأعضاء في أجهزة عضوية Organ systems، فالجهاز العصبي مثلًا مُكَوَّنٌ من أعضاء الإحساس، والدِّماغ، والحبل الشوكي، والعصبونات التي تنقل الإشارات.

3. **مستوى المجموعة السكانية Population level**: يمكن أن تتجمع المخلوقات المفردة في مستويات تراتبية عدة ضمن عالم الأحياء: المستوى الأساسي هنا هو **المجموعة السكانية Population**؛ وهي مجموعة من المخلوقات الحية من النوع نفسه تعيش في المكان نفسه. فكلّ المجموعات السكانية لمخلوق من نوع معين تشكل **معًا نوعًا Species** يكون أفراده متشابهين في المظهر والقدرة على التزاوج فيما بينهم. في المستوى الأعلى من التنظيم البيولوجي يقع **المجتمع البيولوجي Biological community** الذي يتكون من مجموعات سكانية للأنواع المختلفة، تعيش معًا في المكان نفسه.

4. **مستوى النظام البيئي Ecosystem level**: في الطبقة الأعلى من التنظيم البيولوجي، يشكل المجتمع البيولوجي والبيئة الفيزيائية التي يعيش ضمنها معًا **نظامًا بيئيًا Ecosystem**. فمثلًا، تتفاعل التربة، والماء، والجو لنظام بيئي جبلي مع المجتمع البيولوجي لهذا الجبل بطرق متعددة مهمة.

5. **الخصائص البارزة عند كلّ مستوى Emergent properties**: تبرز خصائص جديدة عند كلّ مستوى أعلى من التنظيم التراتبي الحيوي. تنتج الخصائص البارزة من الطريقة التي تتفاعل بها المكونات، والغالب أننا لا نستطيع التنبؤ بهذه الخصائص بمجرد النظر إلى المكونات نفسها. ففحص الخلايا المفردة مثلًا لا يعطينا إلا القليل من الأدلة على ما سيكون عليه المخلوق. فأنت، بوصفك إنسانًا، لديك التشكيلة نفسها من أنواع الخلايا، كما للزرافة. لهذا، فإنّه يصعب دومًا تعريف "الحياة"؛ لأنّ عالم الأحياء يظهر كثيرًا من الخصائص البارزة.

6. **المحيط الحيوي Biosphere**: يمكن النظر إلى كوكب الأرض بكامله، على أنه نظام بيئي، ونطلق عليه المحيط الحيوي أو الكرة الحيوية.

إنّ الوصف السابق للخصائص المشتركة، ولتنظيم الأنظمة الحية، يشكل بداية لفهمنا لماهية الحياة والأحياء. يوضّح الكتاب هذه الأفكار الأساسية وفي محاولة لتزويدنا بصورة كاملة للأنظمة الحية.

علم الأحياء هو علم موحّد يستخدم المعلومات القادمة من علوم طبيعية أخرى من أجل دراسة الأنظمة الحية. لا يوجد هناك تعريف بسيط للحياة، ولكن الأنظمة الحية تشترك في عدد من الصفات التي تصف مجتمعة الحياة. الأنظمة الحية أيضًا منظمة تراتبيًا، وتبرز خصائص جديدة، بحيث إنّ الكلّ سيكون أكبر من مجموع أجزائه.

2-1 طبيعة العلم

كما هي الحياة نفسها، فإنّ طبيعة العلم تتحدى الوصف البسيط. لقد كتب العلماء عن "الطريقة العلمية" منذ سنوات عدة، وكأنما توجد طريقة واحدة لإجراء العلم. إن هذا التبسيط المبالغ فيه ساهم في إيجاد ارتباك حول طبيعة العلم لدى غير العلماء.

يتعلق العلم، في جوهره، بفهم طبيعة العالم حولنا باستخدام الملاحظة والتّحليل. بداية، دعنا نفترض أن القوى الطبيعية التي تعمل الآن عملت في الماضي، وأنّ الطبيعة الأساسية للكون لم تتغير منذ ابتداعه، وأنها لا تتغير الآن. هناك عدد من المقاربات المكملة لبعضها، تسمح بفهم الظواهر الطبيعية؛ أي ليس هناك طريقة واحدة صحيحة.

يحاول العلماء جاهدين أن يكونوا موضوعيين بأقصى درجة ممكنة في تفسير البيانات والملاحظات التي يجمعونها. ولأن العلماء مجرد بشر، فإنّ هذا ليس ممكنًا تمامًا. ولأن العلم جهد إنساني جماعي، فإنه يخضع للتدقيق، ومن ثم يصحح نفسه ومساره. فالنتائج التي يقدمها شخص، يتم التحقق منها من قبل آخرين، وإذا لم يكن بالإمكان تكرارها فإنّها ترفض.

الكثير من العلم وصفيّ

إنّ الرؤية التقليدية للطريقة العلمية هي أن الملاحظات تقود إلى فرضيات، تؤدي بدورها إلى وضع تكهنات قابلة للاختبار تجريبيًا. بهذه الطريقة، نقيّم الأفكار الجديدة بموضوعية، لنصل إلى رؤية متزايدة الدقة للطبيعة. وسنناقش طريقة إجراء العلم لاحقًا في هذا الفصل، ولكن من المهم أنْ ندرك أنّ الكثير من العلم وصفي تمامًا: فلكي نفهم أمرًا، فإنّ الخطوة الأولى تكون بوصفه وصفًا دقيقًا. والكثير من علم الأحياء يتعلق بالوصول إلى وصف متزايد الدقة للطبيعة.

إنّ دراسة التنوع الحيوي مثال على العلم الوصفي، الذي له مضامين نحو الأوجه الأخرى لعلم الأحياء، إضافة إلى مضامينه الاجتماعية. فالجهود تنصب في الوقت الراهن لتصنيف كلّ أشكال الحياة على الأرض. هذا المشروع الطموح وصفي تمامًا، ولكنه سيقود إلى فهم أعمق للتنوع الحيوي، إضافة إلى أثر النوع الإنساني في التنوع الحيوي.

إنّ أحد الإنجازات المهمة في علم البيولوجيا الجزيئية في فجر القرن الحادي والعشرين، هو اكتمال مشروع تتابع المحتوى الجيني للإنسان. ستمكننا هذه المعرفة من صياغة كثير من الفرضيات الجديدة حول علم حياة الإنسان، وسيكون من الضروري إجراء كثير من التجارب لاختبار هذه الفرضيات، ولكن تحديد التتابع نفسه كان علمًا وصفيًا.

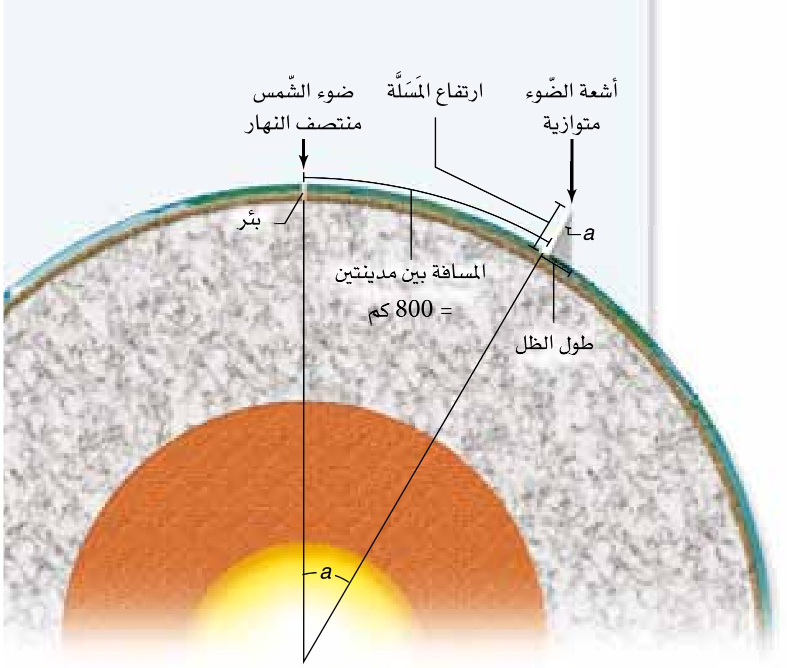
يستخدم العلم التّعليل الاستنتاجيّ والاستقرائيّ

تستخدم دراسة المنطق طريقتين متعاكستين في الوصول إلى الاستنتاجات المنطقية: التّعليل الاستنتاجيّ والتّعليل الاستقرائيّ. والعلم يستخدم كلًا من هاتين الطريقتين على الرّغم من أن الاستقراء هو الطريقة الأساسية للتعليل في العلوم المعتمدة على الفرضيات.

التعليل الاستنتاجيّ

يطبّق **التّعليل الاستنتاجيّ Deductive reasoning** مبادئ عامة للتنبؤ بنتائج محددة. فمنذ أكثر من 2200 سنة، استخدم العالِمُ اليوناني إيراتوستينز الهندسة الإقليدية والتّعليل الاستنتاجيّ، ليحسب بدقة محيط الأرض (الشكل 1-2).

التّعليل الاستنتاجيّ هو التّعليل الرياضي والفلسفي، إنه يُستخدم لاختبار صحة الأفكار العامة في كلّ فروع المعرفة. فمثلًا، إذا كانت الثدييات جميعها لديها شعر،



الشّكل 1–2

التّعليل الاستنتاجيّ. كيف قدر إيراتوسثينز Eratosthenes محيط الأرض باستخدام التّعليل الاستنتاجيّ.

1. في يوم ما، وعندما كان ضوء الشّمس يشع عموديًّا في بئر عميقة في سيناء بمصر، قاس إيراتوسثينز طول الظل لمسلة طويلة في مدينة الإسكندرية التي تبعد نحو 800 كم.
2. يشكل طولا الظل والمسلة ضلعين في مثلث. وباستخدام مبادئ الهندسة الإقليدية التي طورت حديثًا، حسب إيراتوسثينز الزاوية (a) فوجدها 7 درجات و12 دقيقة، وهذا يساوي بالضبط 1/50 من الدائرة (360 درجة).
3. إذا كانت الزاوية (a) هي 1/50 من الدائرة، فإنّ المسافة بين المسلة في الإسكندرية والبئر في سيناء يجب أن تساوي 1/50 من محيط الأرض.
4. سمع إيراتوسثينز أن المسافة بين المكانين تساوي رحلة 50 يومًا باستخدام جمل، وبافتراض أن الجمل يقطع مسافة 18.5 كم في اليوم، قدر المسافة بين المسلة والبئر بأنّها 925 كم (باستخدام وحدات قياس مختلفة بالطبع).
5. عندئذ، حسب إيراتوسثينز المحيط بأنّه 50 × 925 = 46.250 كم. وجدت القياسات الحديثة أن المسافة بين البئر والمسلة هي 800 كم فقط. وباستخدام هذا الرقم، 800 كم، فإنّ قيمة إيراتوسثينز كانت ستكون 50 × 800 = 40,000، أما المحيط الحقيقي فهو 40,075 كم.

ووجدت حيوانًا ليس لديه شعر، فإنّك قد تستنتج أن هذا الحيوان ليس حيوانًا ثدييًّا (لبونًا). فعالم الأحياء يستخدم التّعليل الاستنتاجيّ لمعرفة نوع عينة حيوان أو نبات من دراسة خصائصه.

التّعليل الاستقرائيّ

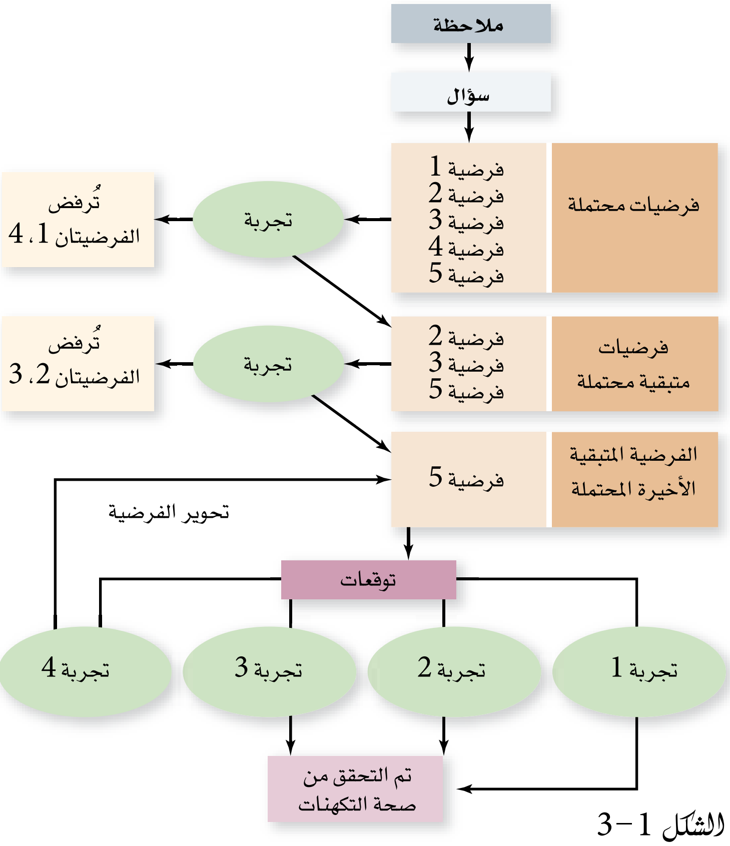
في **التّعليل الاستقرائيّ Inductive reasoning**، يتحرك المنطق في الاتجاه المعاكس، أيّ من الخاص إلى العام. يستخدم التّعليل الاستقرائيّ ملاحظات محددة ليبني مبادئ علمية عامة. فمثلًا، إذا كان كلب البُودِل ذا شعر، وكلب التَّرْيَر ذا شعر، وكلّ كلب آخر شاهدته كان ذا شعر، فإنّك قد تستنتج أنّ الكلاب جميعها لديها شعر. يقود التّعليل الاستقرائيّ إلى تعميمات يمكن اختبارها. لقد أصبح التّعليل الاستقرائيّ مهمًّا في العلوم في أوروبا في مطلع القرن السابع عشر، عندما بدأ فرانسيس بيكون وإسحاق نيوتن باستخدام نتائج تجارب محددة لاستنتاج مبادئ عامة حول كيفية سير الكون.

أحد الأمثلة على علم الأحياء الحديث، هو عمل جينات الصندوق الذاتي *Hox* في التكوين الجنيني، فقد حددت الدراسات على ذبابة الفاكهة *Drosophila melanogaster* هوية الجينات، التي يمكن أن تحدث تغيرات دراميّة في مصير التكوين الجنيني، كظهور الرِّجْل مثلًا في مكان قرن الاستشعار، وعندما عزلت الجينات نفسها، وتم تحديد تتابع DNA لها، وجد أن جينات مماثلة لها موجودة في حيوانات عدة، بما فيها الإنسان. لقد قاد هذا إلى الفكرة العامة بأنّ جينات الصندوق الذاتي تعمل كمفتاح الكهرباء، حيث تسيطر على مصير التكوين الجنيني.

العلم الذي تدفعه الفرضيات يصمم التكهنات ويختبرها

يقرر العلماء أي المبادئ العامة صحيحة من بين كثير من المبادئ التي تبدو كذلك، باختبار الفرضيات البديلة بشكل ممنهج، فإذا ثبت أن هذه الفرضيات غير منسجمة مع الملاحظات التجريبية، فإنّها تُرفض لأنها غير صحيحة، ويوضح الشكل 1–3 هذه العملية.

بعد جمع الملاحظات الدقيقة، يبني العلماء **فرضية Hypothesis**، وهي تفسير مقترح لهذه الملاحظات. الفرضية هي مقترح قد يكون صحيحًا، والفرضيات التي لم يثبت بطلانها بعدُ تبقى قائمة. فهي مفيدة لأنها تتلاءم مع الحقائق المعروفة،



الشّكل 1–3

كيف يجري العلم يبين المخطط كيف تتقدم الاستقصاءات العلمية. أولًا، يضع العلماء ملاحظات تثير سؤالًا محددًا. ثم يفترضون عددًا من التفسيرات المحتملة (فرضيات) للإجابة عن السؤال. بعد ذلك، يجرون تجارب في محاولة لاستبعاد واحدة أو أكثر من تلك الفرضيات. ثم تُشتق تكهنات بناء على الفرضيات المتبقية، ويُجرى المزيد من التجارب لاختبار تلك التكهنات. هذه العملية يمكن أنْ تكون مكررة، وعندما تنجز النتائج التجريبية، فإنّ المعلومات يمكن أنْ تستخدم لتحوير الفرضية الأصلية لكي تناسب الملاحظات الجديدة.

ولكنها خاضعة دومًا للرفض في المستقبل، إذا وجد أنها غير صحيحة في ضوء توارد معلومات جديدة.

العمليةُ يمكن أنْ تكون تكرراية، بمعنى أن الفرضية يمكن أنْ تُغيَّر وتُصقَل بالمعلومات الجديدة. فمثلًا درس عالما الوراثة بيدل وتاتوم طبيعة المعلومات الوراثية ليصلا إلى فرضية "جين واحد / أنزيم واحد" (الفصل 15). هذه الفرضية تنص على أن الجين يمثل المعلومات الوراثية الضرورية لصناعة أنزيم واحد. وعندما جمع العلماء المزيد من المعلومات عن الطبيعة الجزيئية للمعلومات الوراثية، تَمَّ تحوير الفرضية لتصبح "جين واحد/ عديد ببتيد واحد"، ذلك لأن الأنزيمات يمكن أن تكون مكونة من أكثر من ببتيد واحد. وعند ورود مزيد من المعلومات حول طبيعة المعلومات الوراثية، وجد الباحثون أن الجين الواحد يمكن أن ينتج أكثر من ببتيد واحد، وهكذا عدلت الفرضية مرة أخرى.

اختبار الفرضيات

نسمي اختبار الفرضية **تجربة Experiment**. افترض أن غرفة ما تبدو مظلمة لديك. لكي تفهم لماذا تبدو مظلمة، فإنّك تقترح فرضيات عدة: الأولى قد تكون "لا يوجد ضوء في الغرفة؛ لأن مفتاح الإنارة مغلق". الفرضية البديلة هي "لا يوجد ضوء في الغرفة؛ لأن المصباح به عطل" وهناك فرضية أخرى قد تكون "إنني أصبحت أعمى، فلا أرى النور". لتقييم هذه الفرضيات، يجب أن تجري تجربة مصممة لاستبعاد واحدة أو أكثر من هذه الفرضيات.

فمثلًا، يمكنك اختبار فرضياتك بأنّ تضغط على مفتاح الكهرباء في الاتجاه المعاكس. إذا قمت بذلك وبقيت الغرفة مظلمة، فإنّك تكون قد أثبتَّ بطلان الفرضية الأولى: هناك شيء آخر غير مفتاح التشغيل هو الذي يسبب الظلام. لاحظ أن تجربة كهذه لا تثبت أن أيًّا من الفرضيات الأخرى صحيحة، فهي فقط تبين أن الفرضية التي اختبرتها لم تكن صحيحة. التجربة الناجحة هي تلك التي توضح أن واحدة أو أكثر من الفرضيات البديلة غير منسجمة مع النتائج، ومن ثم تُعَدُّ مرفوضة.

وبينما أنت تتقدم في قراءة هذا الكتاب، سوف تصادف كثيرًا من الفرضيات التي صمدت للاختبار التجريبي. والكثير سوف يستمر في الصمود، لكن بعضها الآخر سوف تعاد مراجعته، كلما جمع علماء الأحياء مزيدًا من الملاحظات الجديدة. فعلم الأحياء، مثلُه مثل العلوم الأخرى؛ حالة من التغير المنتظم، حيث تظهر أفكار جديدة لتحلّ محلّ الأفكار القديمة، أو تهذبها.

تحديد الضوابط

يهتم العلماء غالبًا بتعلم المزيد عن العمليات التي تتأثر بأكثر من عامل أو **متغير Variable**. لتقييم الفرضيات البديلة حول متغير ما، يجب تثبيت المتغيرات الأخرى جميعها. يتم هذا بإجراء تجربتين بشكل متوازٍ: تجربة اختبارية وتجربة ضابطة. في **التجربة الاختبارية Test experiment** يُغيَّر أحد المتغيرات بطريقة معروفة لاختبار فرضية محددة. في **التجربة الضابطة Control experiment** يترك ذلك المتغير دون تغيير. تبقى التجربتان خلافًا لذلك متطابقتين في النواحي الأخرى جميعها، ولهذا فإنّ أيّ فرق في نتيجة التجربتين يجب أنْ يكون قد نتج عن تأثير المتغير الذي جرى تغييره.

يوجد معظم التحدي في العلم التجريبي في تصميم التجارب الضابطة، التي تعزل المتغير قيد الدراسة عن بقية العوامل الأخرى التي قد تؤثّر في العملية.

استخدام التوقعات

الفرضية العلمية الناجحة لا ينبغي أن تكون صحيحة فقط، بل مفيدة أيضًا — يجب أنْ تخبرنا عن شيء نريد معرفته. تكون الفرضية مفيدة عندما تصوغ تكهنات؛ لأن تلك التكهنات تزودنا بطريقة لاختبار مدى صحة هذه الفرضية، فإذا جاءت التجربة بنتائج غير منسجمة مع التكهنات، يجب أن ترفض الفرضية أو تعدل. في المقابل، فإنّه إذا أسندت التكهنات بالاختبار التجريبي، فإنّ الفرضية تدعم، وكلما دعمت التكهنات التي صنعتها الفرضية، ازدادت صحة الفرضية.

مثال على ذلك، فقد كان معروفًا في فجر علم الأحياء الدقيقة، أن البيئة الغذائية السائلة إذا تركت مكشوفة للهواء فإنها تصبح ملوثةً. كانت هناك فرضيتان لتفسير هذه الملاحظة: التوالد الذاتي وفرضية الجراثيم. تشير الفرضية الأولى إلى أن هناك خاصية فطرية في الجزيئات العضوية يمكن أن تقود إلى توالد ذاتي لأشكال الحياة. وتقترح فرضية الجراثيم أن مخلوقات دقيقة موجودة مسبقًا، ربما في الهواء سقطت، ولوثت البيئة الغذائية السائلة.

تم اختبار هاتين الفرضيتين بعدد من التجارب التي تضمنت ترشيح الهواء، وغلي البيئة الغذائية السائلة لقتل أي جراثيم ملوثة موجودة بها. التجارب الحاسمة نفذها العالم لويس باستور الذي صنع قوارير ذات أعناق معقوفة، يمكن أن تتعرض للهواء، ولكنها يمكن أن تحجز الجراثيم الملوّثة. عندما عقمت هذه القوارير بالغلي، بقيت معقمة، ولكن إذا كسر العنق المعقوف فإنّ محتواها يصبح ملوثًا (الشكل 1-4).

فرضية الجراثيم

هناك أحياء دقيقة موجودة مسبقًا في الهواء يمكن أن تلوث البيئة الغذائية السائلة.

فرضية التوالد الذاتي

هناك مخلوقات حية يمكن أن تتوالد ذاتيًا من جزيئات عضوية غير حية في البيئة الغذائية السائلة.

النتيجة: الجراثيم المحمولة في الهواء سوف تدخل البيئة الغذائية السائلة، وتنمو فيها.

الشكل 1 – 4

تجربة لاختبار فرضية التوالد الذاتي وفرضية الجراثيم. بنى باستور قوارير، كلّ منها ذات عنق معوج كعنق الإوز؛ لمنع التلوث عن طريق الهواء. عندما سخنت القارورة، قتلت الجراثيم التي بها. ستبقى القارورة معقمة ما لم يكسر العنق، حيث تصبح عندها ملوثة. يتكهن التوالد الذاتي بحدوث نمو في أي من القارورتين، أما نظرية الجراثيم فتتكهن بحدوث النّموّ فقط، عندما تتعرض القارورة المعقمة للهواء.

هذه النتيجة تكهنت بها فرضية الجراثيم – أي إنه عندما تعرضت القارورة المعقمة للهواء، فإنّ الجراثيم المحمولة في الهواء ستصل إلى البيئة الغذائية السائلة وتنمو فيها، أما فرضية التوالد الذاتي، فإنّها لم تتنبأ بحدوث فرق في النتائج عند التعرض للهواء. أثبتت هذه التجربة بطلان فرضية التوالد الذاتي، ودعمت فرضية الجراثيم المحمولة بالهواء تحت الظروف التي جرى فيها الاختبار.

الاختزالية تفكك نظامًا أكبر إلى أجزائه المكونة له

يستخدم العلماء غالبًا المقاربة الفلسفية **للاختزالية Reductionism** لفهم نظام معقد باختزاله إلى مكوناته العاملة. لقد شكلت الاختزالية المقاربة العامة في حقل الكيمياء الحيوية، التي كانت ناجحة جدًا في كشف الأيض الخلوي المعقد وتحليله بالتركيز على مسارات مفردة وأنزيمات محددة. وبتحليلهم لكلّ المسارات ومكوناتها، أصبح لدى العلماء الآن صورة إجمالية لأيض الخلايا.

وللاختزالية حدودها أيضًا عندما تطبق على الأنظمة الحية، أحدها أن الأنزيمات لا تتصرف دومًا بالطريقة نفسها عندما تعزل، كما لو أنها في بيئتها الخلوية الطبيعية. المشكلة الأكبر هي أن التداخل المعقد لكثير من الوظائف المتشابكة يقود إلى وظائف بارزة لا يمكن التكهن بها اعتمادًا على عمل الأجزاء. وقد بدأ علماء الأحياء بحلِّ هذه المشكلة، وذلك بالتفكير في طرق تهتم بالكلّ إضافة إلى اهتمامها بعمل الأجزاء. ويهدف حقل علم أحياء الأنظمة الذي برز حديثًا إلى الاهتمام بهذا الاتجاه المختلف.

يبني العلماء نماذج لتفسير الأنظمة الحية

يبني العلماء نماذج بطرق متباينة جدًا لكثير من الاستعمالات. فعلماء الوراثة يبنون نماذج للشبكات المتداخلة من البروتينات التي تسيطر على التعبير عن الجينات، وهم غالبًا ما يرسمون رسومًا كرتونية لتمثيل ما لا نستطيع رؤيته. أما علماء المجموعات السكانية فيبنون نماذج لكيفية حدوث التغير التّطوّري. في حين يبني علماء الخليّة نماذج لمسارات نقل الإشارات والأحداث التي تقود من الإشارات الخارجية إلى الأحداث الداخلية. ويبني علماء الأحياء التركيبي نماذج فعلية لتراكيب البروتينات والجزيئات الكبيرة المعقدة في الخليّة. تزودنا النماذج بطريقة لتنظيم تفكيرنا حول مسألة ما، والنماذج يمكن أنْ تقربنا أكثر فأكثر من الصورة الشمولية، وبعيدًا عن مقاربة الاختزالية المتطرفة، فالأجزاء العاملة يزودنا بها التّحليل الاختزالي، في حين تمكننا النماذج من رؤية كيفية التئام الأشياء بعضها مع بعض. وغالبًا ما تقترح هذه النماذج تجارب إضافية يمكن أنْ تنفذ النموذج أو تحسنه، أو تختبره.

وكلما جمع العلماء مزيدًا من المعرفة عن التدفق الفعلي للجزيئات في الأنظمة الحية، فإنّ نماذج حركية معقدة يمكن أنْ تستخدم لتطبيق المعلومات عن الأنزيمات المعزولة في سياقها الخلوي. وتستخدم هذه النمذجة، في علم أحياء الأنظمة، على نطاق واسع، على شبكات التنظيم في أثناء التكوين الجنيني، أو حتى لنمذجة كامل الخليّة البكتيرية.

طبيعة النظريات العلمية

يستخدم العلماء كلمة **نظرية Theory** بطريقتين رئيستين؛ فالمعنى الأول هو تفسير مقترح لظاهرة طبيعية، ويعتمد في الغالب على مبدأ عام. وهكذا، قد نتحدث عن المبدأ الذي اقترحه نيوتن أنّه "نظرية الجاذبية". بعض النظريات تجمع غالبًا مفاهيم كان يُعْتَقَدُ سابقًا أنّها غير مترابطة. المعنى الثاني هو مجموعة من المفاهيم المترابطة يدعمها تعليل علمي ودليل تجريبي، تفسر الحقائق في حقل الدراسة. تزودنا هذه النظرية بإطار لا يمكن الاستغناء عنه لتنظيم كم المعرفة. فمثلاً، النظرية الكمية في الفيزياء تربط معًا مجموعة من الأفكار عن طبيعة الكون وتفسر الحقائق التجريبية، وتشكل مرشدًا لمزيد من الأسئلة والتجارب.

تُعَدّ النظريات، بالنسبة إلى العلماء، أرضية صلبة للعلوم، فهي تعبر عن الأفكار التي نحن متأكدون منها تمامًا، أما بالنسبة إلى جمهور العامة، فإنّ النظرية تتضمن العكس – نقص المعرفة، أو التحزر. ليس غريبًا إذًا أن يُنتج هذا الفرق في الفهم ارتباكًا. وفي هذا الكتاب، ستستخدم كلمة نظرية بمعناها العلمي، أي عند الإشارة إلى المبادئ العامة المقبولة، أو إلى ذلك الكم من المعلومات.

يحاول بعض النقاد من خارج الوسط العلمي دحض التّطوّر بالقول: "إنه مجرد نظرية". إن فرضية حدوث التّطوّر، مع ذلك، هي حقيقة علمية مقبولة، أي يدعمها دليل علمي دامغ.

ونظرية التّطوّر الحديثة هي جسم معقد من الأفكار التي تنتشر أهميتها بعيدًا وراء تفسير التّطوّر. فتفرعاتها تتغلغل في كلّ حقول علم الأحياء، وتزودنا بإطار مفاهيمي يوحد فروع علم الأحياء بوصفها علمًا واحدًا. مرة أخرى، يكمن السر في كيف تلائم الفرضية الملاحظات وتستوعبها. ونظرية التّطوّر تستوعب الملاحظات بشكل جيد تمامًا.

البحث العلمي قد يكون في الأساس بحتيًا أو تطبيقيًا

كان يبدو أمرًا عصريًا، في السابق، أن يتحدث المرء عن الطريقة العلمية، على أنها تتكون من تسلسل منظم من الخطوات المنطقية. وكلّ خطوة قد تدحض واحدًا من اثنين من البدائل غير المتماشية مع بعضها، وكأن اختبار التجربة– والخطأ سيقود الباحث حتمًا إلى متاهة من عدم اليقين تعيق التقدم العلمي دومًا. فإذا كانت تلك هي الحالة، فإنّ الحاسوب هو عالِم ممتاز، لكن العلم لا يتم بهذه الطريقة.

وكما أشار الفيلسوف البريطاني **كارل بوبر K.Popper**، فإنّ العلماء الناجحين، دون استثناء، يصممون تجاربهم، ولديهم فكرة جيدة عما ستكون عليه النتائج. فهم لديهم ما يسميه بوبر "الإدراك المسبق الخيالي" عما ستكون عليه الحقيقة. ولأن النظر الثاقب، والخيال يؤديان دورًا كبيرًا في التقدم العلمي، فإنّ بعض العلماء أفضل في مجال العلوم من غيرهم – تمامًا كما يبرز اسم بوب ديلن من بين كُتاب كلمات الأغاني، أو يبرز كلود مونيت بوصفه رسامًا انطباعيًا.

يقوم بعض العلماء بالبحث الأساسي الذي يهدف إلى توسيع حدود ما نعرف. وهؤلاء الأشخاص يعملون عادة في الجامعات، وبحوثهم عادة تكون مدعومة بمنح من مؤسسات ووكالات مختلفة.

إن المعلومات التي يولدها البحث الأساسي تساهم في الحجم المتزايد للمعرفة العلمية، وتشكل الأساس العلمي الذي يستخدمه البحث التطبيقي. العلماء الذين يجرون البحوث التطبيقية يعملون في الصناعة غالبًا، وعملهم قد يتضمن صناعة مضافات الأغذية، أو تصنيع أدوية جديدة، أو اختبار نوعية البيئة.

تكتب نتائج البحوث، وتقدم للنشر في مجلات علمية، حيث تجرى مراجعة التجارب والاستنتاجات من قبل علماء آخرين. تدعى عملية التقويم هذه مراجعة الأقران، وهي تقع في قلب العلم الحديث، فهي تساعد على ألا تكتسب البحوث المغلوطة أو الادعاءات غير الصحيحة سلطة الحقيقة العلمية. وهي تساعد علماء آخرين بنقطة البداية لاختبار مدى قابلية النتائج التجريبية للإعادة. والنتائج التي لا يمكن إعادتها لا تصمد مدة طويلة.

يستخدم العلم طرائق متعددة للوصول إلى فهم العالم الطبيعي. العلم يمكن أن يكون وصفيًا، يكدّس الملاحظات للحصول على صورة متزايدة الدقة للعالم. إن كلًا من التعليلين: التّعليل الاستنتاجيّ والاستقرائيّ يستخدم في العلوم. وإن العلم الذي تدفعه الفرضيات يبني فرضيات بناء على الملاحظات. وعندما يجرى اختبار فرضية بشكل مكثف تصبح نظرية مقبولة. إذن، النظريات هي تفسيرات مترابطة منطقيًا للبيانات الملاحظة في الوقت الراهن، ولكن قد يجري تحويرها لتستوعب بيانات جديدة.

3-1 مثال على الاستقصاء العلمي: داروين والتّطوّر

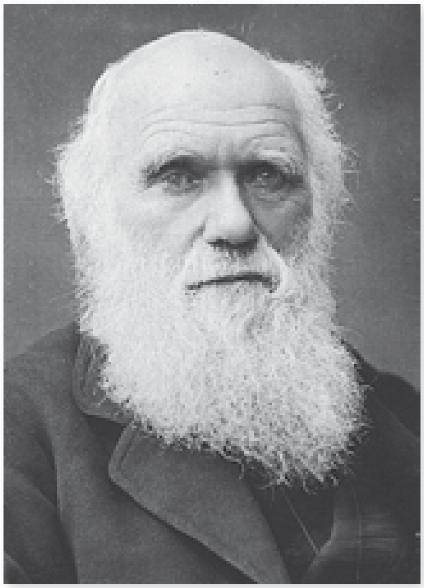
تفسر نظرية داروين في التّطوّر وتصف كيفية تغيّر المخلوقات في الأرض عبر الزمن، واكتسابها تنوعًا هائلًا من الأشكال الجديدة. تقدم لنا النظرية المشهورة مثالًا جيدًا على كيفية تطوير العالم فرضيته، وكيف تنمو النظرية العلمية، وتكتسب قبولًا.

كان شارلس روبرت داروين (1809-1882) (الشكل 1-5) عالمًا طبيعيًا إنجليزيًا وكتب بعد 30 سنة من الدراسة والملاحظة واحدًا من أكثر الكتب شهرة وأوسعها نفوذًا في العصور جميعها. هذا الكتاب، اسمه "حول أصل الأنواع عن طريق الانتخاب الطبيعي" سبّب ضجةً واسعةً عند نشره، والأفكار التي عبر عنها داروين في هذا الكتاب أدت دورًا مركزيًا في تطوير الفكر الإنساني منذ ذلك الحين.

فكرة التّطوّر كانت موجودة قبل داروين

في عصر داروين، كان معظم الناس يعتقدون أن الأنواع المختلفة من المخلوقات وتراكيبها المفردة نتجت من الفعل المباشر للخالق، (ولا يزال كثير من البشر يعتقدون ذلك في هذه الأيام). فالأنواع كان يُعتقد أنّها خُلقت بشكل خاص، وهي غير قابلة للتغير، أو ثابتة، عبر الزمن.

في المقابل، فإنّ عددًا من علماء الطبيعة الأوائل والفلاسفة، قدموا وجهة نظر تقول: إنّ المخلوقات الحية كانت قد تغيرت خلال تاريخ الحياة على الأرض. هذا يعني أن التّطوّر **Evolution** قد حدث، وأنّ المخلوقات الحية الآن هي مختلفة عما كانت عليه في بداية نشأتها. كانت مساهمة داروين هي تقديم مفهوم سماه الانتخاب الطبيعي، الذي اقترح أنّه تفسير منطقي مترابط لهذه العملية، ثم قدم أفكاره للناس.



الشكل 1-5

شارلس داروين. أُخذت هذه الصورة، التي اكتشفت حديثًا، عام 1881، وهو العام الذي سبق وفاته، ويبدو أنها آخر صورة التقطت لعالم الأحياء العظيم.

لاحظ داروين الفروق في المخلوقات المتقاربة

بدأت قصة داروين ونظريته عام 1831 عندما كان عمره آنذاك 22 عامًا. كان عضوًا في بعثة ملاحية لوضع الخرائط، استمرت خمس سنوات حول سواحل أمريكا الجنوبية (الشكل 1 – 6) على متن السفينة بيجل. خلال الرحلة الطويلة، تهيأت لداروين الفرصة لدراسة تشكيلة واسعة من النباتات والحيوانات في القارات، والجزر، والبحار البعيدة. لاحظ داروين عددًا من الظواهر التي كانت ذات أهمية مركزية بالنسبة إليه في وصوله إلى استنتاجه النهائي.

لاحظ داروين بشكل متكرر، أن خصائص الأنواع المتشابهة تختلف بعض الشيء من مكان إلى آخر. هذه الأنماط الجغرافية دعته إلى افتراض أن السلالات تغيرت تدريجيًا، عندما هاجرت الأنواع من منطقة إلى أخرى، فعلى جزر غالاباغوس، 960 كيلومترًا بعيدًا عن سواحل الأكوادور، وجد داروين تشكيلة من حسّون مختلف على الجزر المختلفة. كانت الأنواع الأربعة عشر مختلفة قليلًا في مظهرها، خاصة في مناقيرها، على الرّغم من أنها متقاربة نسبيًا (الشكل 1 – 7).

اعتقد داروين أن من المنطقي الافتراض أن هذه الطيور جميعها تحدرت من سلف مشترك وصل من البر الرئيس لقارة أمريكا الجنوبية منذ ملايين عدة من السنين. ونظرًا لتناولها أنواعًا مختلفة من الغذاء على الجزر المختلفة، فإنّ مناقير الحسّون تغيرت في أثناء تحدرها "تحدر مع تحوير" أو تّطور. (أنواع الحسّون هذه سنناقشها بتفصيل أكبر في الفصلين 21، 22).

وبصورة عامة، فقد دهش داروين بحقيقة أن النباتات والحيوانات على هذه الجزر البركانية الحديثة النشأة نسبيًا تشبه تلك الموجودة على السواحل القريبة لأمريكا الجنوبية. فلو كان كلّ واحد من هذه النباتات والحيوانات خلق بصورة مستقلة، ثم وضع على جزر غالاباغوس، فلماذا إذًا لا تشبه النباتات والحيوانات على الجزر ذات المناخ المماثل، كتلك الموجودة عند سواحل إفريقيا مثلًا؟ لماذا تشبه تلك

الشكل 1–6

رحلة السفينة بيجل التي استمرت خمس سنوات. انقضى معظم الوقت في استكشاف سواحل أمريكا الجنوبية والجزر الساحلية لها، مثل غالاباغوس. وأدت دراسات داروين للحيوانات في جزر غالاباغوس دورًا أساسيًّا في تطويره النهائي لمفهوم التّطوّر عن طريق الانتخاب الطبيعي.

الموجودة على سواحل أمريكا الجنوبية المجاورة؟

اقترح داروين الانتخاب الطبيعي بوصفه آلية للتّطوّر

إنّ ملاحظة نتائج التّطوّر أمر، لكن فهم كيفية حدوثه أمر آخر. إنّ إنجاز داروين العظيم كان في صياغته لفرضية، مفادها أن التّطوّر يحدث بسبب الانتخاب الطبيعي.

داروين ومالثوس

كانت دراسة داروين لكتاب ثوماس مالثوس "مقالة في مبادئ المجموعات السكانية 1798"، ذات أهمية كبيرة في تطويره لرؤيته في التّطوّر. ففي هذا الكتاب ذكر مالثوس، أن المجموعات السكانية للنباتات والحيوانات (بما في ذلك الإنسان) تميل إلى الزيادة بصورة هندسية، في حين يُعد الإنسان قادرًا على زيادة غذائه بصورة حسابية فقط. بعبارة أخرى، فإنّ المجموعات السكانية تزداد بالضرب في عامل – مثلًا، في المتوالية 2، 6، 18، 54، فإنّ الرقم الأول يضرب في 3. أما

الشكل 1–7

ثلاثة أنواع من حسّون جزر غالاباغوس، وما تأكله من غذاء. لاحظ داروين وجود 14 نوعًا مختلفًا من الحسّون، على جزر غالاباغوس، تختلف بشكل أساسي في مناقيرها وعاداتها الغذائية. هذه الأنواع الثلاثة من الحسّون تأكل أنواعًا مختلفة من الغذاء، وقد حدس داروين أن الأشكال المختلفة لمناقيرها تمثل تكيفات تطورية حسنت من قدرتها على تناول الغذاء المتوافر في بيئاتها المحددة.

الانتخاب الطبيعي

كان مألوفًا لدى داروين وجود الاختلافات بين الحيوانات المدجنة تمامًا، وقد بدأ كتابه "عن أصل الأنواع" بوصف مسهب عن تربية الحمام. لقد كان يعرف أن مربي الحيوانات كانوا يختارون سلالات محددة من الحمام والحيوانات الأخرى كالكلاب، لإنتاج صفات محددة، وهي عملية سماها داروين **الانتخاب الاصطناعي Artificial selection**.

ينتج الانتخاب الاصطناعي غالبًا تغييرًا كبيرًا في الصفات. فسلالات الحمام الداجن مثلًا تبدي تشكيلًا أوسع بكثير مما لدى كلّ الحمام البري الموجود في العالم. وقد اعتقد داروين أن هذا النوع من التغيير يمكن أن يحدث في الطبيعة أيضًا. فبالتأكيد، إذا كان مربو الحمام يمكن أن يراعوا هذه الاختلافات بالانتخاب الاصطناعي، فإنّ الطبيعة قد تصنع الشيء نفسه، وهي عملية سماها داروين **الانتخاب الطبيعي Natural selection**.

داروين يضع مسودة حجته

وضع داروين مسودة مرافعته الكلية حول التّطوّر بالانتخاب الطبيعي في مقالة أولية عام 1842. وبعد أن أطلع داروين بعض أصدقائه من العلماء على هذه المسودة، عاد لوضعها في دُرْجه ثانية، ثم تحول مدة 16 سنة إلى بحث آخر. لا أحد يعرف بالضبط لماذا لم ينشر داروين مخطوطته الأولى. فقد كانت عميقة، وتوضح أفكاره بالتفصيل.

إنّ المحفز الذي استدعى أنْ تُنشر فرضية داروين أخيرًا كان مقالة تسلّمها عام 1858. فقد بعث عالِم طبيعي إنجليزي اسمه ألفرد رسل والاس (1823 – 1913) مقالة إلى داروين من إندونيسيا؛ وهي بإيجاز تقدم فرضية التّطوّر بالانتخاب الطبيعي، وهي فرضية طورها والاس باستقلال تام عن داروين. وبعد تسلّم مقالة والاس، قام أصدقاء داروين بترتيب عرض مشترك لآرائهما في ندوة في لندن. قام داروين بعد ذلك بإكمال كتابه الخاص، بتوسيع مخطوطته التي وضعها عام 1842 والتي كان قد كتبها منذ مدة طويلة، ثم قدمها للنشر.

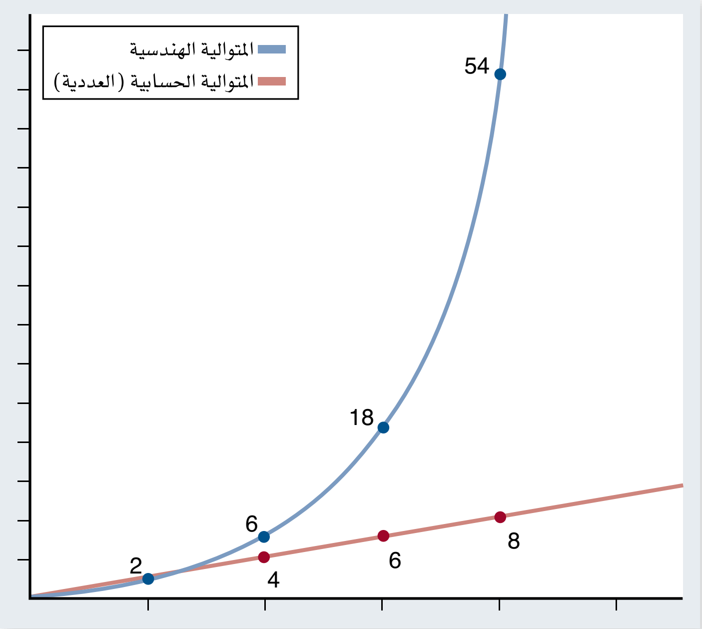
اختبار التوقعات من الانتخاب الطبيعي

لقد مرّ أكثر من 120 عامًا منذ وفاة داروين عام 1882. وخلال هذه المدة ازدادت قوة الدليل الذي يدعم هذه النظرية بشكل مستمر. وسوف نستكشف بعض الأدلة هنا، وفي (الفصل 22) سوف نعود إلى نظرية التّطوّر بالانتخاب، ونفحص الأدلة بمزيد من التفاصيل.

سجل المستحاثات (المتحجرات)

تنبأ داروين بأن سجل المستحاثات سيعطي حلقات وسطية بين المجموعات الكبيرة من المخلوقات – مثلًا بين الأسماك والبرمائيات، حيث كان يعتقد أن الأخيرة نشأت من الأولى، من جهة والزواحف والطيور من جهة أخرى. فضلًا على ذلك، فإنّ الانتخاب الطبيعي يتنبأ بالموقع النسبي الزمني لهذه الأشكال الانتقالية. ونحن نعرف الآن سجل المستحاثات لدرجة لم يكن ممكنًا التفكير فيها في القرن التاسع عشر. وعلى الرّغم من أن وجود مخلوقات "وسطية" حقًّا من الصعب تحديده، فإنّ علماء المستحاثات وجدوا ما يبدو أنه أشكال انتقالية. وقد وجدت هذه الأشكال في الموضع المتوقع زمنيًّا.

لقد وسعت الاكتشافات الحديثة للمستحاثات المجهرية تاريخ الحياة المعروف على الأرض نحو الخلف بما يعادل نحو 3.5 بليون سنة. وقد دعمت اكتشافات مستحاثات أخرى تنبؤات داروين، وألقت ضوءًا على كيفية تطور المخلوقات، خلال هذه المدة الطويلة من الزمن، من أشكال بسيطة إلى أشكال معقدة. وبالنسبة إلى الحيوانات الفقرية بشكل خاص، فإنّ سجل المستحاثات غنيٌّ بشكل خاص، ويظهر سلسلة متدرجة من التغيرات في الشكل، يظهر بها التعاقب التّطوّري لكلّ ذي عينين.



الشكل 1–8

المتوالية الهندسية والحسابية. تزداد المتوالية الهندسية بعامل ثابت (مثلًا المنحنى المبين يزداد بالضرب في 3 عند كلّ خطوة، أمّا المتوالية العددية فتزدادُ بفرق ثابت (مثلًا، الخط المبين يزداد بإضافة 2 في كلّ خطوة). يؤكد مالثوس أن منحنى نمو الإنسان هندسيٌّ، في حين أن منحنى إنتاج غذاء الإنسان عدديٌّ فقط.

استقصاء

ما تأثير تقليل العامل الثابت الذي تزداد به المتوالية الهندسية؟ هل يمكن تحقيق هذا التأثير في حالة الإنسان؟ كيف؟

موارد الغذاء فتزداد بزيادة عامل- مثلًا، في المتوالية 2، 4، 6، 8 يضاف 2 إلى كلّ رقم. ويبين (الشكل 1 – 8) الفرق الذي يُحدثه كلّ نوع من نوعي العلاقة مع الزمن.

ونظرًا لأن المجموعات السكانية تزداد هندسيًّا، فإنّ أي نوع من النباتات أو الحيوانات يمكن له افتراضيًّا، تغطية كامل سطح العالم خلال مدة قصيرة نسبيًّا من الزمن، إذا ما أتيح له التّكاثر بشكل غير مقيّد. بدلًا من ذلك، فإنّنا نجد أن المجموعات السكانية للأنواع تبقى ثابتة نوعًا ما سنة بعد أخرى؛ لأن الموت يحد من أعداد الأنواع.

لقد حفزت أفكار مالثوس داروين، الذي رأى أنه على الرّغم من أن كلّ مخلوق لديه القدرة الكامنة على إنتاج نسل أكثر مما يمكن بقاؤه، فإنّ عددًا محدودًا فعلًا يستطيع البقاء والتّكاثر لإنتاج نسل جديد. وبجمعه لهذه الملاحظات مع ما كان شاهده عندما كان في رحلة السفينة بيجل، إضافة إلى خبرته في تكثير الحيوانات الداجنة، تمكن داروين من وضع علاقة ارتباط مهمة: فالأفراد الذين لديهم خصائص فيزيائية وسلوكية وغيرها من الخصائص التي تمنحهم ميزة في بيئاتهم هم أكثر احتمالًا للبقاء والتّكاثر من أولئك الأفراد ذوي الصفات التي لا تمنحهم تلك الميزة. وعند بقاء الأفراد، فإنّهم يكتسبون قدرة على نقل خصائصهم المحببة إلى نسلهم. وكلما ازداد تكرار هذه الخصائص في المجموعة، فإنّ طبيعة المجموعة ككلّ سوف تتغير تدريجيًّا. وقد سمّى داروين هذه العملية الانتخاب.

الشكل 1 – 9

التماثل بين أطراف الفقريات. الأطراف الأمامية لهذه الفقريات الخمسة تبين الطرق التي تغيرت بها النسب التقريبية لعظام الطرف الأمامي، وعلاقة ذلك بطريقة الحياة الخاصة بكلّ مخلوق.

عصر الكرة الأرضية

تتنبأ نظرية داروين بأن الأرض قديمة جدًا، ولكن بعض الفيزيائيين يرون أن عمر الأرض هو بضعة آلاف من السنين فقط. لقد أثار ذلك اهتمام داروين؛ لأن تطور المخلوقات الحية جميعها من سلف مشترك واحد سيتطلب وقتًا أكثر من ذلك بكثير. وباستخدام دليل، ثم الحصول عليه من دراسة معدلات التحلل الإشعاعي، نعرف الآن أن علماء الفيزياء الذين عاصروا داروين كانوا مخطئين تمامًا: فالأرض تكونت قبل نحو 4.5 بلايين سنة.

آلية الوراثة

تلقى داروين نقدًا لاذعًا في حقل الوراثة. ففي ذلك الوقت لم يكن لدى أحد فكرة عن الجينات أو كيف يحدث التوارث؛ ولهذا لم يكن ممكنًا لداروين أن يُفسر تمامًا كيف يعمل التّطوّر.

وعلى الرّغم من أن جريجور مندل كان قد أنجز تجاربه على نبات البازيلا في مدينة برون بالنمسا (اسمها آلان Brno وتعود لجمهورية التشيك)، في المدة نفسها تقريبًا، فإنّ الوراثة لم تؤسس بوصفها علمًا إلا في مطلع القرن العشرين. وعندما بدأ العلماء في فهم قوانين الوراثة (موصوفة في الفصلين 12، 13)، فإنّ المشكلة في نظرية داروين قد تلاشت.

التشريح المقارن

زودنا التشريح المقارن بدليل قوي على صحة نظرية داروين. ففي أنواع مختلفة عدة من الفقريات مثلًا، نجد العظام نفسها ما يشير إلى ماضيها التّطوّري. وهكذا، فإنّ الأطراف الأمامية المبينة في الشكل 1 – 9 مبنية جميعها من التشكيلة الأساسية من العظام نفسها التي تحورت لأغراض مختلفة.

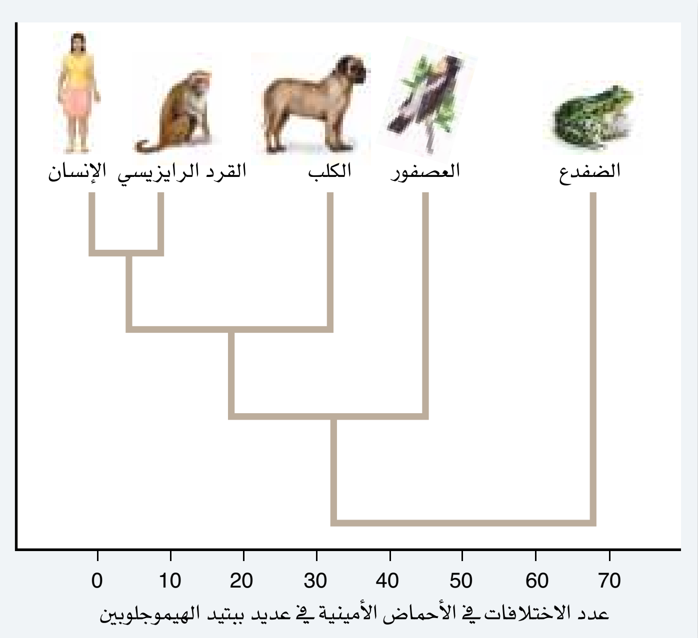
هذه العظام يقال: إنها **متماثلة Homologous** في الفقريات المختلفة، أي إن لها الأصل التّطوّري نفسه، ولكنها الآن تختلف في التركيب والوظيفة. وهذه تقارن دائمًا مع **التراكيب المتناظرة Analogous** كأجنحة الطيور والفراش التي لها الوظيفة نفسها، لكن لها أصولًا تطورية مختلفة.

الدليل الجزيئي

تظهر الأنماط التّطوّرية أيضًا على المستوى الجزيئي. فبمقارنة المحتوى الجيني (أي تتابعات الجينات جميعها) في المجموعات المختلفة من الحيوانات أو النباتات، فإنّنا نستطيع أن نحدد بدقة أكثر درجة العلاقة بين المجموعات. فسلسلة من التغيرات التّطوّرية عبر الزمن، يجب أن تتضمن تراكمًا مستمرًا للتغيرات الوراثية في DNA.

يمكن أن يُشاهد الفرق بوضوح في بروتين هيموجلوبين (خضاب الدم) (الشكل 1 – 10). فالقرد الرايزيسي، وهو من الرئيسيات كالإنسان، توجد فروق أقل بينه وبين الإنسان في سلسلة β للهيموجلوبين المكون من 146 حمضًا أمينيًا، ومما هو بينه وبين ثدييات بعيدة القرابة كالكلب. أما الفقريات غير الثديية، كالطيور والضفادع فالاختلاف أكبر.

تم تحديد تتابع بعض الجينات، كتلك التي تحدد بروتينات الهيموجلوبين في كثير من المخلوقات، ويمكن أن يُرسم كامل المسار الزمني للتّطوّر بثقة، وذلك بتتبع أصول



الشكل 1 – 10

الجزيئات تعكس أنماطًا تطورية. الفقريات بعيدة النسب عن الإنسان، لديها فروق أكبر في عدد الأحماض الأمينية في عديد ببتيد الهيموجلوبين.

استقصاء

أين تتوقع أن تقع الأفعى على هذا الرسم؟ لماذا؟

تغيرات محددة في النيوكليوتايد في تتابع الجين. إن نمط التحدر المتحصل عليه يدعى شجرة نشوء الأنواع **Phylogenetic tree**. إنها تمثل التاريخ التّطوّري للجين أو "شجرة العائلة" له. إن شجرة نشوء الأنواع الجزيئية تتوافق تمامًا مع تلك المشتقة من سجل المستحاثات، وهذا دليل قوي على حدوث التّطوّر. وإن نمط تراكم تغيرات DNA يمثل في معناه الحقيقي آثار أقدام التاريخ التّطوّري.

تقدم نظرية داروين في التّطوّر بالانتخاب الطبيعي مثالًا على تطور العلم. فقد لاحظ داروين اختلافات في المخلوقات المتقاربة، واقترح فرضية الانتخاب الطبيعي لتفسير هذه الاختلافات. وقد تم اختبار التنبؤات التي نجمت عن فكرة الانتخاب الطبيعي، ولا يزال اختبارها مستمرًا، باستخدام تحليل سجل المستحاثات، والوراثة، والتشريح المقارن، وحتى DNA للمخلوقات الحية.

4-1 المغزى الموحِّد في علم الأحياء

تضم دراسة علم الأحياء عددًا كبيرًا من التخصصات المختلفة التي تتباين من الكيمياء الحيوية وحتى علم البيئة. وفي هذه العلوم جميعًا يمكن تحديد أفكار رئيسة موحِّدة. من بين هذه؛ نظرية الخليّة، والأساس الجزيئي للوراثة، والعلاقة بين التركيب والوظيفة، والتّطوّر، وبروز خصائص جديدة.

تصف نظرية الخليّة تنظيم الأنظمة الحية

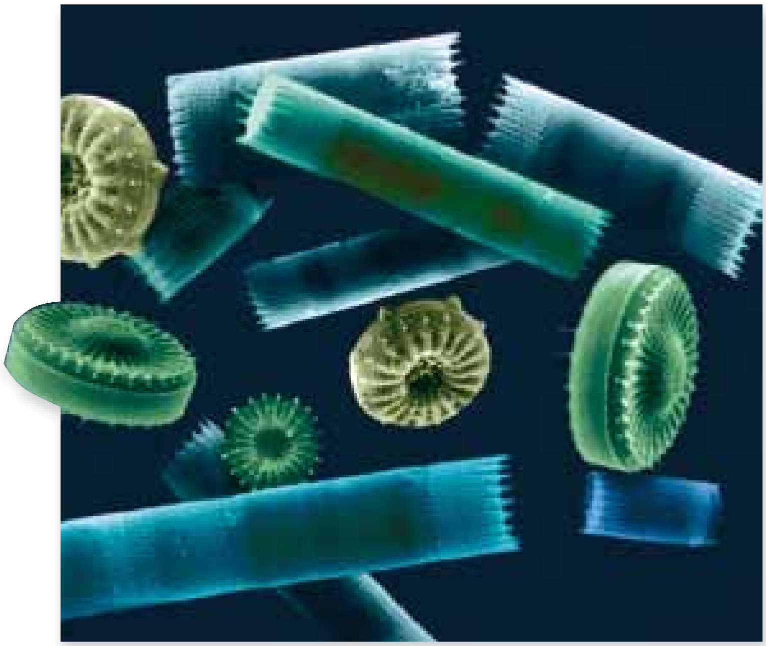
كما ذكرنا في بداية هذا الفصل، فإنّ المخلوقات جميعها مكونة من خلايا، وهي الوحدات الأساسية للحياة (الشكل 1 – 11). اكتشفت الخلايا من قبل روبرت هوك في إنجلترا عام 1665 باستخدام واحد من أقدم المجاهر الذي كان يكبر 30 مرة فقط. بعد مدة ليست طويلة، استخدم العالم الهولندي أنطون فان لوفنهوك مجهرًا قادرًا على التكبير 300 مدة، واكتشف عالمًا مذهلًا من أشكال الحياة.

عام 1839 لخص العالمان ماثياس شلايدن وثيودور شفان عددًا كبيرًا من الملاحظات التي وضعاها مع آخرين، واستنتجا أن المخلوقات الحية جميعها مكونة من خلايا. عُرف استنتاجهما هذا **بنظرية الخليّة Cell theory**. أضاف العلماء لاحقًا فكرة أن الخلايا جميعها تأتي من خلايا سابقة لها في الوجود. إن نظرية الخليّة، وهي واحدة من الأفكار الأساسية في علم الأحياء، تشكل حجر الأساس في فهمنا لتكاثر المخلوقات جميعها ونموها.

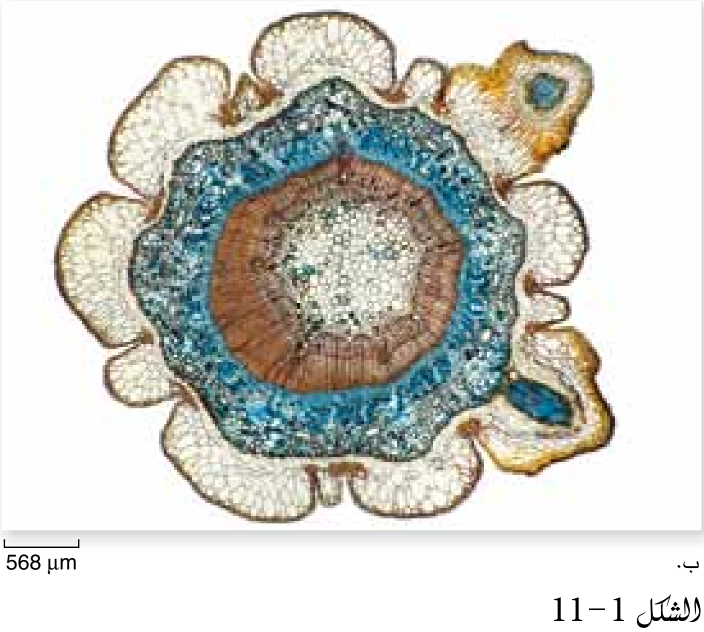
الأساس الجزيئي للوراثة يفسر استمرارية الحياة

إن الخلايا – حتّى أبسطها، معقدة بشكل لا يعقل – أكثر تعقيدًا من أي حاسوب. إن المعلومات التي تحدد ما ستكون عليه الخليّة – خطتها التفصيلية – مرمّزة في **الحمض النووي منزوع الأكسجين Deoxyribonucleic acid** (الذي سنشير إليه في هذا الكتاب من الآن فصاعدًا بصورته المختصرة DNA، وهو جزيء طويل كالحبل. كلّ جزيء DNA مكون من سلسلتين طويلتين من الوحدات البنائية، تدعى نيوكليوتايدات، ملتفتين حول بعضهما (الشكل 1 – 12). توجد أربعة أنواع من النيوكليوتايدات في DNA والتعاقب (التتابع) الذي توجد به يرمّز المعلومات المتعلقة بالخليّة. إن التتابع المحدد بمئات عدة إلى آلاف عدة من النيوكليوتايدات يشكل **الجين Gene**، وهو وحدة محددة من المعلومات.

إن استمرارية الحياة من جيل إلى آخر – الوراثة – يعتمد على النسخ المُخلِص لمادة DNA التي في الخليّة إلى الخلايا الوليدة. وكامل مجموعة التعليمات في DNA التي تحدد الخليّة تدعى المحتوى الجيني. تم فك ترميز تتابع المحتوى الإنساني، وطوله 3 بلايين نيوكليوتايد، بصورة مسودة أولية عام 2001، وهو انتصار للاستقصاءات العلمية.



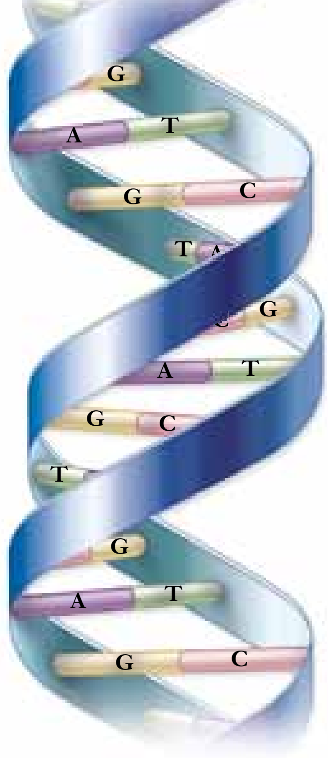
أ.
60 µm



ب.
568 µm

الشكل 1 – 11

الحياة في قطرة من ماء بركة. المخلوقات جميعها مكونة من خلايا. بعض المخلوقات، بما في ذلك المبينة في الجزء (أ) هي وحيدة الخليّة. بعضها الآخر، كالنبات المبين مقطعه العرضي في (ب) يتألف من خلايا عدّة.



الشكل 1 – 12

الجينات مصنوعة من DNA. يلتف شريطان من DNA حول بعضهما كحاجز درج لولبي ليشكلا حلزونًا مزدوجًا. وبسبب شكلهما وحجمهما، فإنّ النيوكليوتايدات التي تحمل الحرف A تزدوج فقط مع تلك التي تحمل الحرف T وكذلك الحال بالنسبة إلى الحرف G الذي يزدوج مع C. هذا يعني أنه مهما كان التعاقب على أحد الأشرطة، فإنّ التعاقب على الشريط الآخر سيكون مكملًا له. ويمكن بناء الشريط الآخر من كلّ شريط.

العلاقة بين التركيب والوظيفة تشكل أساس الأنظمة الحية

إنّ العلاقة بين التركيب والوظيفة هي أحد الأفكار الأساسية الموحِّدة لعلم الأحياء الجزيئي. فوظيفة الجزيئات والجزيئات الكبيرة المعقدة تعتمد على تركيبها.

وعلى الرّغم من أن هذه الملاحظة قد تبدو سطحية، فإنّ لها في الواقع مضامين بعيدة المدى. فنحن ندرس الجزيئات بعامة، والجزيئات الكبيرة المعقدة بخاصة لنفهم وظائفها. وعندما نفهم وظيفة تركيب ما، فإنّنا نستطيع استنتاج وظيفة تراكيب مماثلة موجودة في سياق آخر، كأن تكون في مخلوقات مختلفة.

يدرس علماء الأحياء كلا الجانبين، وهم يفتشون عن العلاقات بين التركيب والوظيفة. ففي جانب، يسمح هذا للتراكيب المتشابهة أن تُستخدم لاشتقاق وظائف متشابهة محتملة، وفي الجانب الآخر، فإنّ هذه المعرفة تعطينا دليلًا على أنواع التراكيب المنخرطة في عملية ما، إذا عرفنا شيئًا عن وظيفتها.

فمثلًا، افترض أننا عرفنا تركيب الأنسولين، وهو الهرمون الذي يسيطر على أيض الجلوكوز الموجود على سطح الخليّة في الإنسان، وافترض أننا وجدنا أيضًا جزيئًا مشابهًا في غشاء خليّة لنوع مختلف – ربما مخلوق مختلف تمامًا، كالديدان. بهذه الطريقة يمكننا أيضًا أن نتبين العلاقة التّطوّرية بين تناول الجلوكوز في الديدان وفي الإنسان.

تنوع الحياة ظهر عن طريق التغير التّطوّري

إن وَحدة الحياة التي نراها ماثلة في صفات أساسية مشتركة بين كثير من أشكال الحياة المتقاربة، تتضارب مع التنوع الهائل للمخلوقات الحية في البيئات المختلفة على الأرض. فالأساس الموحَّد في كلّ من الكيمياء الحيوية والوراثة يتطلب أن كلّ أشكال الحياة تطورت من أصل واحد. وتنوع أشكال الحياة ظهر عن طريق حدوث تغير تطوري قاد إلى التنوع الحيوي الذي نشاهده.

يقسم علماء الأحياء التنوع الهائل لأشكال الحياة إلى ثلاث مجموعات كبيرة، تدعى فوق الممالك (الحقول): البكتيريا، والبكتيريا القديمة، وحقيقية النوى.

تضم فوق مملكتي البكتيريا والبكتيريا القديمة مخلوقات وحيدة الخليّة، بها القليل من التراكيب الداخلية (تدعى بدائية النوى)، أما فوق مملكة حقيقية النوى، فتضم مخلوقات مكونة من خليّة منظمة بشكل معقد أو ذات خلايا معقدة متعددة (تدعى حقيقية النوى).

يقع ضمن حقيقة النوى أربع مجموعات رئيسة تدعى ممالك (الشكل 1 – 13). تتألف مملكة الطلائعيات من جميع المخلوقات حقيقية النوى وحيدة الخليّة،

تتألف مملكة النبات من مخلوقات لها جدار خلوي من السليلوز، وتحصل على الطاقة من عملية البناء الضّوئيّ. المخلوقات التي تنتمي لمملكة الفطريات لها

الشكل 1 – 13

تنوع أشكال الحياة. يصنف علماء الأحياء المخلوقات الحية جميعها في ثلاث مجموعات، تدعى فوق الممالك (الحقول): البكتيريا، والبكتيريا القديمة، وحقيقية النوى. فوق مملكة حقيقية النوى مكونة من أربع ممالك: النباتية والفطريات، والحيوانية، والطلائعيات.

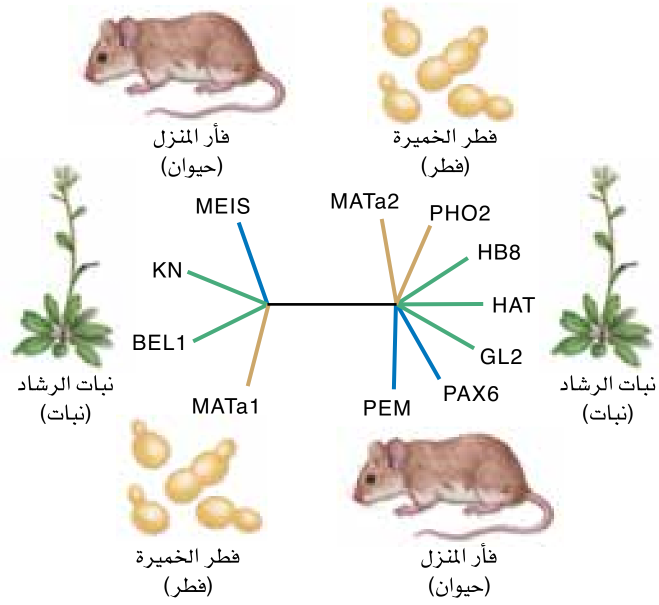
جدار خلوي من الكايتين، وتحصل على الطاقة بإفرازها أنزيمات هاضمة، ثم امتصاص نواتج الهضم المنطلقة من البيئة الخارجية. وتضم مملكة الحيوان مخلوقات ليس لديها جدار خلوي، وتحصل على الطاقة بالتهامها أولًا مخلوقات أخرى، ثم هضمها داخليًّا.

المحافظة (الثبات) التّطوّرية تُفسر وَحْدة المخلوقات الحية

يتفق علماء الأحياء على أن المخلوقات الحية اليوم تحدرت جميعها من مخلوق خلوي بسيط ظهر قبل 3.5 بلايين سنة. بعض صفات ذلك المخلوق الأول حُوفظ عليها. فخزن المعلومات الوراثية في DNA، مثلًا، هو مشترك للمخلوقات الحية جميعها.

إن الاحتفاظ بهذه الخصائص المحافِظة عبر خط طويل من التحدر والنشوء، يعكس أنه كان لها دور أساسي في بيولوجيا المخلوقات الحية – أمر لا يتغير بسهولة طالما تم تبنيه.

أحد الأمثلة الجيدة تزودنا بها البروتينات ذات المناطق الذاتية (المتماثلة)، التي تؤدي دورًا في التكوين الجنيني المبكر لحقيقية النوى. يمكن أن تُشاهد الصفات المحافظة في نحو 1850 بروتينًا ذا مناطق ذاتية، موزعة بين ثلاث ممالك



الشكل 1 – 14

شجرة البروتينات ذات المناطق الذاتية (المتماثلة). توجد هذه البروتينات في الفطريات (بني) والنباتات (أخضر) والحيوانات (أزرق). بناءً على التشابه في تتابعاتها، فإنّ الأحد عشر بروتينًا (مشار إليها بالأحرف الكبيرة عند نهاية الأفرع) تقع في مجموعتين مع عينات ممثلة لكلّ مملكة في كلّ مجموعة. هذا يعني مثلا، أن البروتين ذا المنطقة الذاتية PAX6 للفأر هو أكثر قربًا لبروتينات الفطريات والنباتات مثل PHO2، GL2 مما هو لبروتين الفأر MEIS.

مختلفة من المخلوقات (الشكل 1 – 14). إن البروتينات ذات المناطق الذاتية هي أدوات تطورية مهمة قوية تطورت مبكرًا، ولم يظهر بديل أفضل منها.

الخلايا أنظمة لمعالجة المعلومات

إحدى الطرق للتفكير في الخلايا هي أنها آلات منمنمة دقيقة ومعقدة جدًا لمعالجة المعلومات. فالمعلومات المخزونة في DNA تستخدم لتوجيه بناء مكونات الخليّة، وتختلف مجموعة المكونات من خليّة إلى أخرى. إن السيطرة على التعبير عن الجينات يسمح بتمايز أنواع الخلايا في الزمان والمكان، ما يقود إلى تغيرات في زمن التكوين الجنيني لإنتاج أنواع الأنسجة المختلفة – على الرّغم من أن الخلايا جميعها في المخلوق الواحد تحمل المعلومات الوراثية نفسها.

تعالج الخلايا أيضًا المعلومات التي تستقبلها عن البيئة. فالخلايا تحس بالبيئة حولها عن طريق بروتينات موجودة في أغشيتها الخلوية، وهذه المعلومات تُبث عبر الأغشية إلى مسارات كيميائية معقدة لنقل الإشارات، ويمكنها تغيير وظيفة الخليّة.

إن قدرة الخلايا على الإحساس والاستجابة لبيئاتها، هو أمر حرج لوظيفة الأنسجة والأعضاء في المخلوقات متعددة الخلايا. فالمخلوقات ذات الخلايا المتعددة يمكن أن تنظم بيئاتها الداخلية، وتحافظ على درجة حرارة ثابتة، وعلى درجة pH، وعلى تركيز الأيونات المهمة. إن الاتزان الداخلي ممكن بسبب وجود شبكة معقدة من إشارات نقل المعلومات تنسق أنشطة الخلايا المختلفة في الأنسجة المختلفة.

الخصائص الطارئة (البارزة) تنشأ من تنظيم الحياة

كما ذكرنا سابقًا، فإنّ التنظيم التراتبي للحياة يقود إلى خصائص طارئة. إن فكرة أن الكلّ هو أكبر من مجموع أجزائه صحيحة بالنسبة إلى الأنظمة البيولوجية. في الوقت الراهن، لا يمكن التكهن بهذه الخصائص البارزة، ولكن يمكن ملاحظتها. وبينما يكتسب عالِم الأحياء فهمًا أعمق بتنظيم الأنظمة البيولوجية، تشكل قضية الخصائص البارزة واحدة من أكثر التحديات التي يمكن مواجهتها إثارة. إن علم بيولوجيا الأجهزة الجديد يهدف إلى حل هذه المشكلة، وهو يعدّ من أكثر الحقول إثارة في البحوث المستقبلية.

علم الأحياء واسع ومعقد، ولكن الأفكار الأساسية الموحّدة له تساعد على تنظيم هذا التعقيد. الخلايا هي الوحدات الأساسية للحياة، وهي تمثل آلات لمعالجة المعلومات. إن تراكيب الجزيئات، والجزيئات الكبيرة المعقدة، وحتى المستويات الأعلى من التنظيم مرتبطة بوظائفها. يمكن تصنيف تنوع أشكال الحياة وتنظيمها اعتمادًا على خصائص متشابهة، والحفاظ التّطوّري يشير إلى وظائف مهمة. يقود تنظيم الأنظمة الحية إلى خصائص طارئة لا يمكن التنبؤ بها في الوقت الراهن.

مراجعة المفاهيم

1 - 1 علم الحياة

الأنظمةُ البيولوجية أنظمةٌ كيميائية معقدة، ووظائفها تقررها، وتضع قيودًا عليها مبادئ علمي الكيمياء والفيزياء.

- دراسةُ الأنظمة البيولوجية متداخلةُ التخصصات؛ لأن الحلول تتطلب مقاربات عدة مختلفة للمشكلات المختلفة.
- على الرّغم من أن تعريف الحياة صعب، فإن الأنظمة الحية لديها سبع خصائص مشتركة. فكلّ المخلوقات:
  - مكونة من خليّة واحدة أو أكثر.
  - معقدة وشديدة التنظيم.
  - تستجيب للمنبهات.
  - قادرة على النّموّ، والتّكاثر، ونقل المعلومات الوراثية إلى نسلها.
  - تحتاج الطاقة إلى إنجاز أنواع مختلفة من العمل.
  - تحافظ على ظروف داخلية ثابتة نسبيًّا باستقلال عن البيئة بعملية تدعى الاتزان الداخلي.
  - تطور تكيفات لبيئاتها.
- تنظيمُ الأنظمة الحية تراتبيٌّ. يبدأ من الذرات، وينتهي بالمحيط الحيوي.
- عند كلّ مستوى أعلى من التنظيم تظهر خصائص طارئة، بحيث يكون الكلّ أكبر من مجموع أجزائه.

1 - 2 طبيعة العلم

العلم في جوهره يتعلق بفهم طبيعة الكون، ويستخدم الملاحظة والتّعليل.

- يتعلق معظم العلم بوصف الطبيعة بدقة متناهية.
- هناك طريقتان للوصول إلى استنتاجات منطقية، هما:
  - تعليل استنتاجي يطبق المبادئ العامة ليتنبأ بنتائج محددة.
  - تعليل استقرائي يستخدم ملاحظات محددة ليبني مبادئ علمية عامة.
- العلم الذي يقوم على النظريات يصنع التكهنات، ويختبرها.
  - تبنى الفرضية من ملاحظات دقيقة.
  - تتغير الفرضيات بشكل متكرر، وتعاد صياغتها وتهذيبها، كلما وردت معلومات جديدة.
  - التجربةُ العلميةُ اختبارٌ للفرضيةِ.
  - تتضمن التجربة اختبارًا يتم به تحوير متغير ما، وتتضمن ضابطًا لا يتم به التلاعب بالمتغير.
  - ترفض الفرضيات إذا أنتجت تكهنات لا تتحقق صحتها تجريبيًّا.
  - يمكن دعم الفرضية بالتجارب، ولكن لا يمكن إثباتها.
- يستخدم العلماء الاختزالية لدراسة مكونات نظام أكبر. هذا الأمر له عيوبه؛ لأن الأجزاء يمكن أن تعمل بطريقة مختلفة، عندما تكون معزولة، عما لو كانت ضمن نظام أكبر.
- يستخدم العلماء النماذج لتنظيم تفكيرنا في المشكلات العلمية.
- يستخدم علماء الأحياء كلمة نظرية بطريقتين رئيستين: بوصفها تفسيرًا مقترحًا لظاهرة طبيعية، أو بوصفها مجموعة من المفاهيم تشرح الحقائق في حقل الدراسة.
- ينشغل العلماء بالبحوث الأساسية البحتة والبحوث التطبيقية.

1-3 مثال على الاستقصاء العلمي

تعد نظرية داروين في التّطوّر مثالًا جديدًا على كيفية تطوير العالِم لفرضيته، وكيف تنمو النظرية العلمية، وتكتسب قبولًا.

- اقتراح داروين الانتخاب الطبيعي بوصفه تفسيرًا منطقيًّا متماسكًا لكيفية تغيّر الحياة في أثناء تاريخ الأرض.
- لاحظ داروين اختلافًا في أنواع متشابهة من مكان إلى آخر.
- حفزت أفكار مالثوس داروين، فقد لاحظ أن الأنواع تنتج نسلًا كثيرًا، ولكن أعدادًا قليلة منها تبقى وتتكاثر.
- لاحظ داروين أن صفات النسل يمكن أن تتغير عن طريق الانتخاب الاصطناعي.
- اقترح داروين أن المجموعات التي تمتلك الصفات التي تزيد من إمكانية البقاء والتّكاثر بنجاح تصبح أكثر تعدادًا في المجموعة.
- يسمى هذا انتخابًا طبيعيًّا، وبلغة داروين: تحدرًا مع التحوير.
- توصل العالم والاس إلى الاستنتاج نفسه بشكل مستقل من خلال دراساته.
- تم اختبار الانتخاب الطبيعي باستخدام بيانات من حقول مختلفة.
  - يبين سجل المستحاثات حلقات وسطية بين مجموعات المخلوقات المختلفة.
  - عمر الأرض، الذي كان يعتقد أنه صغير في عصر داروين، تمت معرفته على أنه 4.5 بلايين سنة باستخدام دراسات معدل التّحلل الإشعاعي.
  - قدمت بحوث مندل وغيرها دليلًا على أن الصفات يمكن أن تورث على هيئة وحدات محددة.
  - قدم علم التشريح المقارن دليلًا على حدوث التّطوّر من خلال دراسة التراكيب المتماثلة.
  - تقدم البيانات الجزيئية من دراسة DNA والبروتينات دليلًا على حدوث التغير عبر الزمن.
  - تدعم شجرة نشوء الأنواع باستخدام البيانات الجزيئية العلاقات بين المخلوقات والملاحظة في سجل المستحاثات.
- الحقائق السابقة مجتمعة تدعم بقوة حدوث التّطوّر عن طريق الانتخاب الطبيعي.
- لم تظهر أي بيانات منذ عهد داروين وحتى الآن تناقض نظرية التّطوّر بشكل منطقي.

1–4 المغزى الموحّد في علم الأحياء

تندرج الأفكار الموحّدة في علم الأحياء تحت التخصصات المعقدة الكثيرة في هذا الحقل، وهي:

- نظرية الخليّة تصف الوحدات الأساسية للحياة، وهي أساس لفهم النّموّ والتّكاثر في المخلوقات جميعها.
- المعلومات الوراثية المرمّزة في الجينات توجد في جزيء DNA، وهي تنتقل من جيل إلى الجيل الذي يليه.
- تركيب الجزيئات العضوية ووظيفتها معتمدان على بعضهما.
- تنوع الحياة، ووجود تشابهات في الأساس الموحّد لها في الكيمياء الحيوية والوراثة تدعم القناعة بأنّ أشكال الحياة جميعها تطورت من مصدر واحد.
- التطور محافظ، والمخلوقات الحية جميعها تشترك في صفات وُجدت في أشكال الحياة الأصلية؛ لأنها تخدم وظيفة مهمة.
- تستطيع الخلايا أن تحس وتستجيب للتغيرات في البيئة من خلال بروتينات موجودة على أغشيتها الخلوية.
- عند كلّ مستوى أعلى من التنظيم التراتبي تظهر صفات طارئة، لم يكن بالإمكان التنبؤ بها من مستويات أدنى من التنظيم.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. واحد مما يأتي لا يعد خاصية للحياة:
   - أ . استخدام الطاقة   ب. الحركة
   - جـ. النظام   د . الاتزان الداخليّ
2. الترتيب الصحيح للمستويات التراتبية للأنظمة الحية هو:
   - أ . خلويّ، جزيئيّ، مجموعة سكانية، نظام بيئيّ، محيط حيويّ.
   - ب. خلويّ، عضيّة، أعضاء، نظام بيئي، مجموعة سكانية.
   - جـ. خلويّ، مخلوق فرد، مجموعة سكانية، مجتمع، نظام بيئيّ.
   - د . نوع، مجتمع، مجموعة سكانية، نظام بيئي، محيط حيويّ.
3. عملية التّعليل الاستنتاجيّ تتضمن:
   - أ . استخدام المبادئ العامة للتنبؤ بنتيجة محددة.
   - ب. إنتاج تكهنات محددة بناء على نظام من الاعتقاد.
   - جـ. استخدام ملاحظات محددة لتطوير مبادئ عامة.
   - د . استخدام المبادئ العامة لدعم فرضية.
4. أفضل طريقة لوصف الفرضية في علم الأحياء هي أنها:
   - أ . تفسير محتمل لملاحظة ما.
   - ب. ملاحظة تدعم نظرية.
   - جـ. مبدأ عام يفسر بعض نواحي الحياة.
   - د . مقولة غير متغيرة تتنبأ بشكل صحيح ببعض نواحي الحياة.
5. تجربة باستور في اختبار فرضية الجراثيم مهمة؛ لأنها:
   - أ . أثبتت أن الحرارة يمكن أنْ تُعقم البيئة الغذائية السائلة.
   - ب. بَيّنت أن الخلايا يمكن أنْ تنشأ تلقائيًّا.
   - جـ. بَيّنت أن بعض الخلايا هي جراثيم.
   - د . بَيّنت أن الخلايا يمكن أنْ تنشأ فقط من خلايا أخرى.
6. واحد مما يأتي لا يُعدّ مثالًا على الاختزالية:
   - أ . تحليل وظيفة الأنزيمات المعزولة في معايرة تجريبية.
   - ب. استقصاء أثر هرمون على نمو الخلايا في طبق بتري.
   - جـ. ملاحظة التغير في التعبير عن الجينات استجابة لمنبه محدد.
   - د . تقييم السلوك الإجمالي للخليّة.
7. النظرية العلمية هي:
   - أ . تخمين حول كيفية عمل الأشياء في العالم.
   - ب. مقولة (كيف يعمل العالَم) تدعمها البيانات التجريبية.
   - جـ. اعتقاد يقول به كثير من العلماء.
   - د . أ + جـ.
8. تختلف عملية الانتخاب الطبيعي عن الانتخاب الاصطناعي في أن:
   - أ . الانتخاب الطبيعي ينتج تغييرًا أكبر.
   - ب. الانتخاب الطبيعي يجعل الفرد أفضل تكيفًا.
   - جـ. الانتخاب الاصطناعي هو نتيجة تدخل الإنسان.
   - د . الانتخاب الاصطناعي ينتج تكيفًا أفضل.
9. يساعد سجل المستحاثات على دعم نظرية التّطوّر بالانتخاب الطبيعي؛ لأنه:
   - أ . يبين أن المخلوقات البسيطة تفترس المخلوقات الأكثر تعقيدًا.
   - ب. يقدم دليلًا على حدوث تغير على هيئة المخلوقات عبر الزمن.
   - جـ. يبين حدوث التنوع منذ ملايين السنوات التي خلت.
   - د . أ + ب.
10. تعد نظرية التّطوّر بالانتخاب الطبيعي مثالًا جيدًا على كيفية تقدم العلم؛ لأنها:
    - أ . تفسر الكمية الكبيرة من الملاحظات بصورة معقولة.
    - ب. تصنع تكهنات جرى اختبارها بكثير من المقاربات.
    - جـ. تمثل اعتقاد داروين حول كيفية الحياة عبر الزمن.
    - د . أ + ب.
11. يساعد حقل الوراثة الجزيئية على دعم مفهوم التّطوّر:
    - أ . مقارنة الجينات تبين وجود علاقة بين المخلوقات الحية جميعها.
    - ب. المخلوقات المختلفة لها محتوى جيني مختلف.
    - جـ. تحليل التتابعات يسمح بتحديد هوية جينات متميزة.
    - د . يزداد عدد الجينات في مخلوق حي بزيادة درجة تعقيد هذا المخلوق.
12. تنص نظرية الخليّة على أن:
    - أ . الخلايا صغيرة.
    - ب. الخلايا بالغة التعقيد.
    - جـ. هناك نوعًا أساسيًّا واحدًا من الخلايا.
    - د . المخلوقات الحية جميعها مؤلفة من خلايا.
13. جزيء DNA مهم للأنظمة البيولوجية؛ لأنه:
    - أ . يمكن أن يتضاعف.
    - ب. يرمّز المعلومات لصناعة أفراد جديدة.
    - جـ. يشكل تركيبًا حلزونيًّا مزدوجًا معقدًا.
    - د . النيوكليوتايدات تشكل الجينات.
14. يمكن أن تجد مخلوقات وحيدة الخليّة فقط في (فوق مملكة):
    - أ . حقيقية النوى.   ب. البكتيريا.
    - جـ. البكتيريا القديمة.   د . ب + جـ معًا.
15. الثبات التّطوّري يحدث عندما تكون الصفة:
    - أ . مهمة لحياة المخلوق.
    - ب. لا تتأثر بالتّطوّر.
    - جـ. تُختزل إلى شكلها الأقل تعقيدًا.
    - د . موجودة في المخلوقات البدائية.

أسئلة تحدٍّ

1. علم الأحياء الخارجي Exobiology هو دراسة الحياة على كواكب أخرى. في السنوات الأخيرة، أرسل العلماء سفنًا فضائية عدة داخل المجرة؛ بحثًا عن حياة خارج الكرة الأرضية. بافتراض أن كلّ أشكال الحياة تتشاطر صفات مشتركة، فما الذي يجب أن يفتش عنه عالم الأحياء الخارجي في الوقت الذي يكتشف فيه عوالم أخرى؟
2. التجربة التقليدية التي أجراها باستور (انظر الشكل 1 – 4) اختبرت فرضية أن الخلايا تنشأ من خلايا أخرى. في هذه التجربة، قِيسَ نمو الخلايا عقب تعقيم البيئة الغذائية السائلة في قوارير ذات عنق معقوف، أو في قارورة عنقها مكسور.
   - أ . ما المتغيرات التي بقيت نفسها دون تغيير في هاتين التجربتين.
   - ب. كيف يؤثر شكل القارورة في التجربة.
   - جـ. تنبأ بنتائج كلّ تجربة اعتمادًا على الفرضيتين.
   - د . بعض البكتيريا جراثيم قادرة على إنتاج أبواغ مقاومة للحرارة تحمي الخليّة، وتسمح لها بأن تستمر في النّموّ بعد أن تبرد البيئة. كيف يمكن أن تكون نتائج هذه التجربة قد تأثرت لو كانت البكتيريا المكونة للأبواغ موجودة في البيئة الغذائية السائلة.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™

الفصل 2

طبيعة الجزيئات

The Nature of Molecules

مقدّمة

من المرجح أنّ بدء الكون قد تحدد قبل نحو 12.5 بليون سنة نتيجة لحدوث انفجار هائل. وهذا الانفجار أدّى إلى بدء عملية بناء كواكب مجموعتنا الشّمسيّة، الذي أدّى بدوره إلى تكوين الأرض قبل نحو 4.6 بلايين سنة. أما الحياة على الأرض، فقد بدأت وتنوعت قبل نحو 3.5 بلايين سنة. لفهم طبيعة الحياة على الأرض، كان لا بدّ أولًا من فهم طبيعة المادة التي كونت لبنات البناء لكلِّ أنواع الحياة.

بدءًا بالتخمينات البدائية عن العالم من حولنا، فإنّ السؤال الأساسيّ جدًّا كان دائمًا: «ممّ يتكون؟» اعتقد قدماء اليونان أنّ الأشياء الأكبر ربما بنيت من الأجزاء الأصغر. ولكن هذا المفهوم لم يُبرهن عمليًّا حتى بداية القرن العشرين، عندما بدأ علماء الفيزياء بمحاولة تفكيك الذّرّات. من هذه البدايات المتواضعة، وحتى ظهور المسارعات الذرية الضخمة المستعملة حاليًا، فإنّ التصور الذي نشأ بخصوص عالَم الذّرّة مختلف كليًّا عن العالَم الذي يُرى من حولنا.

لنتمكن من فهم كيفية تكوين الأنظمة الْحيويّة، لا بدّ من البَدْءِ بفهم القليل عن التركيب الذّريّ، عن كيفية ربط الذّرّات ببعضها عن طريق الروابط الكيميائيّة لتكوين الجزيئات، وعن طرق التقاء الجزيئات الصغيرة معًا لتكون الجزيئات الأكبر، حتى نصل في النهاية إلى تركيب الْخليّة. وهكذا، فإنّ دراستنا للحياة على الأرض تبدأ بالفيزياء والكيمياء. لكثير منكم، فإنّ هذا الفصل هو مراجعة للمادة التي تمَّ التعرض لها في مقررات علمية أخرى.

موجز المفاهيم

1-2 طبيعة الذّرّات

- التّركيب الذّريّ يتضمن نواة مركزية وإلكترونات مداريّة
- تحدد الإلكترونات الخصائص الكيميائيّة للذّرّات.
- تتضمن الذّرّات مستويات طاقة منفصلة.

2-2 عناصر موجودة في الأنظمة الْحيويّة

- يُصنّف الجدول الدّوريّ العناصر بحسب العدد الذّريّ والخصائص الكيميائيّة.

3-2 طبيعة الروابط الكيميائيّة

- الروابط الأيونيّة تكوّن بلّورات.
- الروابط التساهمية تبني جزيئات مستقرة.
- التفاعلات الكيميائيّة تغير الروابط.

4-2 الماء: مركب حيوي

- تركيب الماء يسهل تكوين الروابط الهيدروجينيّة.
- جزيئات الماء لها قوى تماسك.
- جزيئات الماء لها قوة تلاصق.

5-2 خصائص الماء

- السعة الحرارية العالية للماء تساعد في الحفاظ على درجة الحرارة.
- درجة تبخير الماء العالية تعمل على تلطيف درجة الحرارة.
- الماء الصّلب أقل كثافة من الماء السائل.
- خصائص الماء بوصفه مذيبًا مُذيب تساعد على تحريك الأيونات والجزيئات المستقطبة.
- يُعطي الماء بنية عضوية للجزيئات غير المستقطبة.
- المحاليل المنظمة (الدارئة) تُحافظ على ثبات قيم pH.

6-2 الأحماض والقواعد

- مقياس الرقم الهيدروجيني يقيس تركيز أيون الهيدروجين.
- تساعد المحاليل المنظمة على ثبات الرقم الهيدروجيني.

1-2 طبيعـة الذّرّات

تتصف **المادة Matter** بأنها كلّ ما له كتلة ويشغل حيزًا في الكون. تتكون المادة كلّها من وحدات صغيرة جدًا تسمى **الذّرّات Atoms** التي يصعب دراستها؛ لصغر حجمها. منذ بداية القرن الماضي، تمكّن العلماء من إجراء التجارب الأولى التي تُظهر طبيعة الذّرّات الفيزيائية.

التّركيب الذّريّ يتضمن نواة مركزية وإلكترونات مداريّة

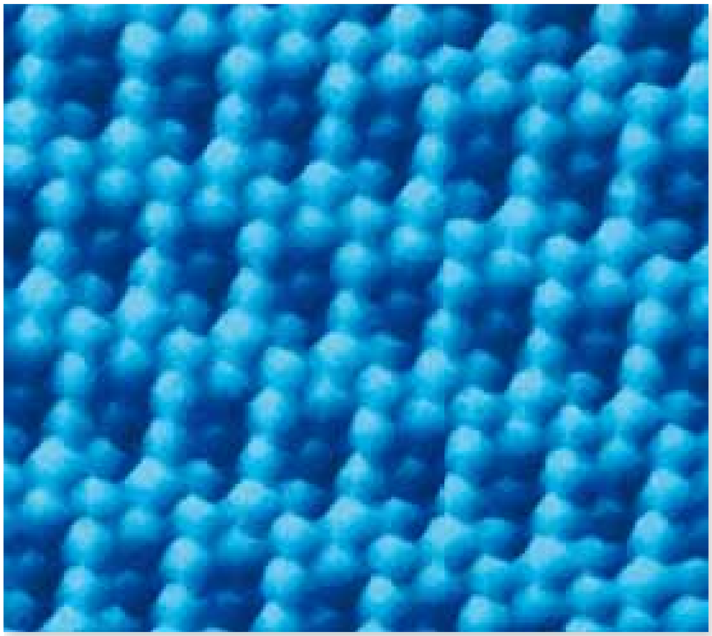
الأشياء الصغيرة الحجم كالذّرّات يمكن رؤيتها فقط بصورة غير مباشرة عن طريق استخدام التكنولوجيا المعقدة مثل المجاهر الماسحة النفقية (الشكل 2 - 1).

حاليًا نعرف الكثير عن تعقيدات التركيب الـذّريّ، ولكن النظرة البسيطة التي وضعها عالِم الفيزياء الدانماركي نيل بوُوَر عام 1913 وفرت نقطة انطلاق جيدة لفهم نظرية الذّرّة.

اقترح بوُوَر Bohr أنّ كل ذرة تمتلك سحابة مداريّة مكونة من جسيمات صغيرة جدًا تسمى **الإلكترونات Electrons** تدور بشكل سريع حول نقطة مركزية مشبهًا إياها بكواكب نظام شمسيّ مصغّر. في وسط كلّ ذرة، توجد نواة صغيرة، كثيفة جدًا تتكون من نوعين آخرين من الجسيمات: **البروتونات والنيوترونات Protons and neutrons** (الشكل 2-2).

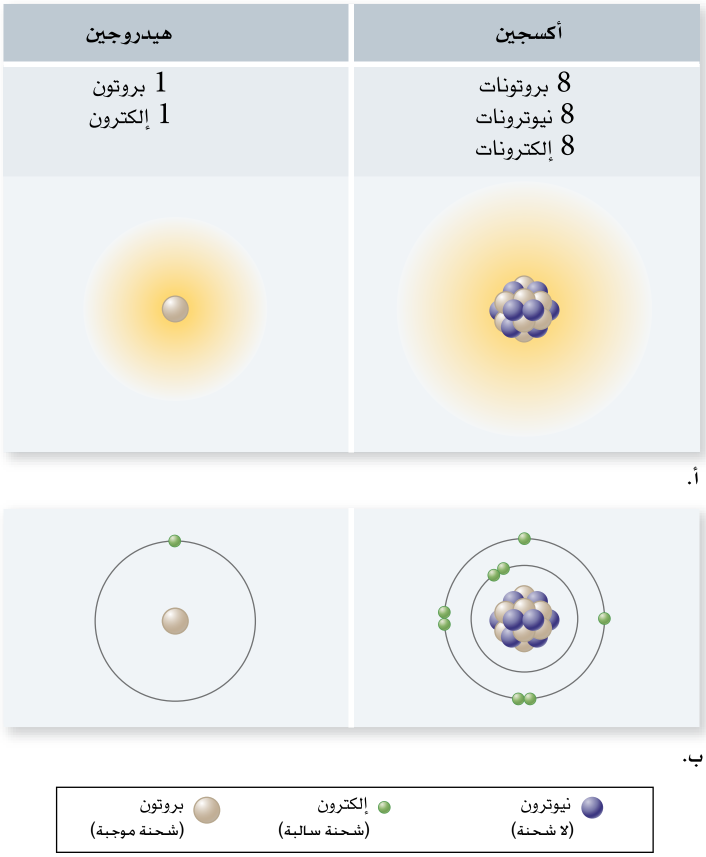
العدد الذّريّ والعناصر

داخل النواة، ترتبط مجموعة البروتونات والنيوترونات مَعَ بعضها عن طريق قوى تعمل فقط ضمن مسافات تحت ذرية قصيرة. كلّ بروتون يحمل شحنة موجبة (+)، وكلّ نيوترون لا يحمل أيّ شحنة. أما الإلكترونات فتحمل شحنة سالبة (−). وعادة، تمتلك الذّرّة إلكترونًا واحدًا مقابل كلّ بروتون، ولهذا فهي متعادلة كهربائيًا. يكمن اختلاف الذّرّات في عدد البروتونات، وهذه القيمة تسمى **العدد الذّريّ Atomic number**. يُعزى السلوك الكيميائي للذّرّة إلى عدد الإلكترونات وتوزيعها، كما سنرى لاحقًا في هذا الفصل. الـذّرّات التي لها العدد الـذّريّ نفسه (أيّ، عدد البروتونات نفسه) لها الخصائص الكيميائيّة نفسها. ويُقال: إنها تنتمي إلى العنصر نفسه. والجدير بالذكر، أن **العنصر Element** هو أيّ مادة لا يمكن تكسيرها إلى مادة أخرى بالوسائل الكيميائيّة العاديّة.



الشكل 2-1

صورة أُخذت عن طريق المجهر النفقي الماسح. المجهر النفقي الماسح هو أسلوب غير بصري للتصوير. يُمرر مسبار ينتهي بذرة واحدة فوق سطح المادة التي يُراد تصويرها. تسمح التأثيرات الكَميّة بين المسبار والسطح بالتصوير. تُظهر هذه الصورة شبكة من ذرات الأكسجين (تظهر باللون الأزرق الداكن) فوق بلّورة روديوم (تظهر باللون الأزرق الفاتح).



الشكل 2-2

البنية الأساسية للـذّرّة. الـذّرّات جميعها لها نـواة تتكون من البروتونات والنيوترونات، باستثناء الهيدروجين، أصغر الذّرّات، الذي تحتوي نواته عادة على بروتون واحد فقط دون نيوترونات. الأكسجين، على سبيل المثال، تحتوي نواته على ثمانية بروتونات وثمانية نيوترونات. في "نموذج بوُوَر" المبسط للذرات المصورة هنا، تدور الإلكترونات حول النواة عبر مسافة بعيدة نسبيًا.

أ. يُظهر الشكل الـذّرّات مشتملة على نواة محاطة بسحابة من الإلكترونات. المقياس الذي تشغله السحابة غير واقعي.

ب. تظهر الإلكترونات في مستويات طاقة محددة منفصلة. وسيرد وصف لهذه الأمور بمزيد من التفصيل في النص وفي الشكلين الآتيين.

الكتلة الذرية

غالبا ما يُستخدم المصطلحان كتلة *Mass* ووزن *Weight* بالتبادل، لكنهما مختلفان قليلًا في المعنى؛ فالكتلة تشير إلى كمية المادة، لكن الوزن يُشير إلى قوة الجاذبية التي تُمارس على المادة. فشيء ما ستكون له الكتلة نفسها فيما إذا كان على الأرض أو على القمر، لكن وزنه سيكون أكبر على الأرض؛ لأنّ قوة الجاذبية الأرضية أكبر من تلك التي للقمر. **الكتلة الذرية Atomic mass** لذرة ما تساوي مجموع كتل البروتونات والنيوترونات التي تحتويها. والذّرّات التي توجد بشكل طبيعي على الأرض تحتوي على عدد من البروتونات يتراوح بين 1 إلى 92، وعدد من النيوترونات يصل إلى 146.

يُستعمل في قياس كتلة الذّرّات والجسيمات تحت الذرية وحدات تسمى دالتــون *Daltons*. لإعطائك فكرة عن مدى صغر هذه الوحدات، لاحظ أنّ الأمر يتطلب 602 مليون مليون بليونًا (6.02×10^{23}) دالتون لعمل جرام واحد. فوزن البروتون يساوي نحو 1 دالتون (فعليًّا 1.007 دالـتون)، كذلك النيوترون (1.009 دالتون). عكس ذلك، تزن الإلكترونات $\frac{1}{1840}$ من الدالتون فقط، ومن ثم فإنّ مساهمتها في الكتلة الكلية للذّرّة تكاد تكون ضئيلة.

الإلكترونات

تتعادل الشحنات الموجبة في نواة الـذّرّة مَعَ الإلكترونات السالبة الشحنة، التي تقع في مناطق تسمى **مدارات Orbitals** تقع على أبعاد مختلفة حول نواة الذّرّة. الذّرّات التي يتساوى فيها عدد البروتونات والإلكترونات تكون متعادلة كهربائيًّا، أي ليس لها شحنة، وتسمى **الذّرّات المتعادلة Neutral atoms**.

تظل الإلكترونات في مداراتها بفعل تجاذبها مَعَ النواة الموجبة الشحنة. أحيانًا، تتغلب قوى أخرى على هذا التجاذب، ما يؤدي إلى فقدان أو اكتساب الذّرّة لواحد أو أكثر من إلكتروناتها. الـذّرّات التي لا يتساوى فيها عدد الإلكترونات مَعَ عدد البروتونات تسمى **أيونات Ions**، وهي جسيمات مشحونة. والـذّرّة التي تحتوي عدد بروتونات أكثر من عدد الإلكترونات تحمل شحنة موجبة، تسمى أيونًا **موجب الشحنة Cation**. مثال على ذلك، ذرة الصوديوم (Na) التي فقدت إلكترونًا واحدًا تصبح أيون الصوديوم (Na^{+})، ولها شحنة موجبة واحدة (+1). والذّرّة التي تحتوي على عدد بروتونات أقل من عدد الإلكترونات تحمل شحنة سالبة، تُسمى **أيونًا سالب الشحنة Anion**. فذرة الكلور (Cl) التي كسبت إلكترونًا واحدًا تصبح أيون الكلوريد (Cl^{-})، وله شحنة سالبة واحدة (-1).

النّظائـر

مَعَ أنّ ذرات العنصر جميعها لها عدد البروتونات نفسه، فمن الممكن ألا يكون لجميعها عدد النيوترونات نفسه. تسمى ذرات العنصر الواحد التي تمتلك أعدادًا مختلفة من النيوترونات **نظائر Isotopes** لذلك العنصر.

معظم العناصر في الطبيعة توجد على شكل خليط من نظائر مختلفة. فمثلًا، عنصر الكربون (C)، له ثلاثة نظائر، جميعها تحتوي على 6 بروتونات (الشكل 2-3). وأكثر من 99% من الكربون الموجود في الطبيعة يوجد نظيرًا يحتوي كذلك على 6 نيوترونات. ولأن الكتلة الكلية لهذا النظير تساوي 12 دالتونًا (ستة من البروتونات وستة من النيوترونات)، فإنّه يشار إليه بكربون 12، ويرمز إليه بالرمز ^{12}C. معظم ما تبقى من الكربون الموجود في الطبيعة هو كربون 13، وهو نظير يحتوي على 7 نيوترونات. نظير الكربون الأكثر ندرة هو الكربون 14، وله ثمانية نيوترونات. وخلافًا للنظيرين الآخرين، فإنّ كربون 14 غير مستقر: إذ تلجأ نواته للتفكك إلى عناصر لها أعداد ذرية أصغر. هذا التفكك الذّرّيّ، يُطلق كمية لا بأس بها من الطاقة، ويسمى هذا الانحلال الإشعاعي *Radioactive decay*، والنظائر التي تنحل بهذه الطريقة هي **نظائرمشعة Radioactive isotopes**.

بعض النظائر المشعة أكثر عدم استقرار من غيرها، ولهذا فهي تنحل بشكل أسرع لأي نظير معين، من ناحية أخرى، يكون معدل التحلل ثابتًا. يُعبّر عادة عن معدل التحلل **بالزمن النصفي Half-life**، وهو الزّمن الضروري لتفكك نصف عدد الـذّرّات في عينة ما. على سبيل المثال، يُستعمل الكربون 14، عادة في تحديد تاريخ الأحافير والمستحاثات، وله عمر نصفي يساوي 5730 سنة. فعينة من الكربون تحتوي على جرام واحد من الكربون 14 اليوم، ستحتوي على 0.5 جرام من الكربون14 بعد 5730 سنة، 0.25 جرام بعد 11.460 سنةً من الآن، 0.125 جرام بعد 17.190 سنةً من الآن، وهكذا. فبتحديد نسب النظائر المختلفة للكربون، وعناصر أخرى في العينات الْحيويّة وفي الصخور، تمكن العلماء من تحديد متى تكونت هذه المواد بدقة.

للنشاط الإشعاعي تطبيقات عدة مفيدة في علم الحياة الحديث. والنظائر المشعّة هي أحد طرق تحديد، أو تمييز جزيء محدد، ومن ثمّ تتبع مصيره، إما خلال تفاعل كيميائي، أو داخل خلايا حيّة ونسيج. الجانب السيئ في الأمر، من ناحية أخرى، هو أن الجسيمات الحرارية التي تُطلق من المواد المشعة لها القدرة على تدمير الخلايا الحيّة بشكل خطير، مؤدية لحدوث طفرات وراثية، وإذا أُطلقت بكميات كبيرة، فإنّها تـؤدي إلـى موت الخلايا. وبناء على ذلك، فـإنّ التعّرض للأشعة خاضع وباهتمام كبير للضبط والتنظيم. فالعلماء الذين يعملون في مجال الإشعاع يتبعون اتفاقيات دولية مشدّدة، ويحملون شارات حسّاسة للأشعة لضبط قوة النشاط الإشعاعي الذي يتعرضون له مَعَ الزمن للتأكد من تعرضهم للمستوى الآمن من الأشعة.

الإلكترونات تحدد الخصائص الكيميائيّة للذرات

كما ذكر سابقًا، يكمن مفتاح السّلوك الكيميائيّ للذّرّة في عدد إلكتروناتها وترتيبها في مداراتها. يبين نموذج بُوُر للذّرّة الإلكترونات منفردة تتبع مدارات دائرية محددة حول نواة مركزية؛ لكن، هذه الصورة مبسطّة لا تُظهر واقع الحال. يُبين

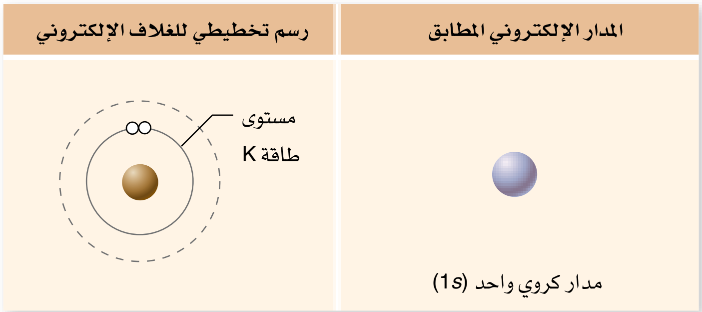
الشكل 2-3

نظائر الكربون الثلاثة الأكثر وفرة. نظائر عنصر معين لها أعداد مختلفة من النيوترونات.

علم الفيزياء الحديث أنّه من غير الممكن تحديد موقع أيّ إلكترون بدقة في وقت محدد. وفي الواقع، فإنه من الممكن للإلكترون أن يوجد في أي مكان، قريبًا من النواة أو بعيدًا عنها إلى أبعد الحدود.

من ناحية أخرى، من المحتمل وجود إلكترون محدد في بعض الأمكنة دون غيرها. يُعرّف المدار بأنه المساحة حول نواة الذّرّة، حيث الاحتمال الأكثر لوجود الإلكترون. تمثل هذه المدارات التوزيعات المحتملة للإلكترونات، أي المناطق ذات الاحتمال العالية لاحتواء إلكترون. بعض مدارات الإلكترونات القريبة من نواة الذّرّة تكون كروية الشكل (*s* orbitals)، في حين تكون أخرى على شكل الدمبل (*p* orbitals) (الشكل 2–4). كذلك هناك مدارات أخرى، أكثر بعدًا عن النواة، يمكن أنّ يكون لها أشكال مختلفة. وبغض النظر عن شكله، فليس هناك مدار يمكن أن يحتوي على أكثر من إلكترونين.

حجم الذّرّة كله فضاء فارغ تقريبًا؛ لأن الإلكترونات في معدلها بعيدة جدًا عن النواة، مقارنة مَعَ حجمها. فلو شبهنا حجم نواة الذّرّة بحجم كرة الجولف، فسيبعد المدار الأقرب للنواة نحو ميل عنها. ولهذا، فنواتا ذرتين لن تقتربا أبدًا في طبيعة المسافة الكافية لهما للتفاعل مَعَ بعضهما. ولهذا السبب، فإنّ إلكترونات الذّرّة، وليس بروتوناتها أو نيوتروناتها، هي التي تحدد الخصائص الكيميائيّة لها، وتُفسّركذلك، لماذا نظائر عنصر ما، التي جميعها تمتلك ترتيب الإلكترونات نفسه، تسلك الطريقة نفسها كيميائيًّا.



أ.

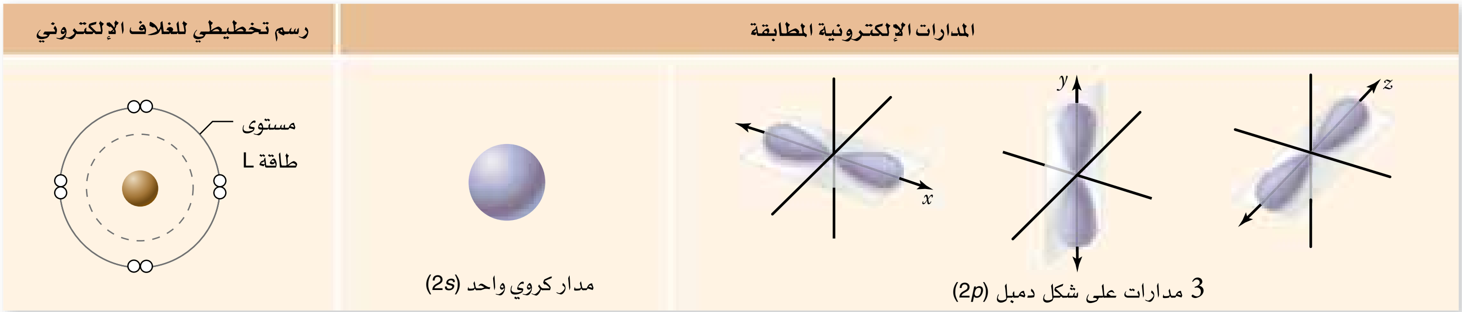
تحتوي الذّرّات على مستويات طاقة محدودة

لأنّ الإلكترونات منجذبة إلى النواة موجبة الشحنة، فإنّ الأمر يتطلب بذل شغلٍ لإبقائها في مداراتها، تمامًا كالشغل الذي يُتطلب للحفاظ على ثمرة الجريب فروت في يدك من السقوط بفعل الجاذبية الأرضية. التعريف الاصطلاحي للطاقة، الذي يحتمل أنّك تتذكره، هو: القدرة على إنجاز شغل.

يقال: إن ثمرة الجريب فروت المحمولة فوق الأرض تمتلك **طاقة كامنة** نتيجة لموقعها؛ فلو أفلتّها، ستسقط وتنقص طاقتها الكامنة. عكس ذلك، لو حملت الثّمرة إلى قمة بناء، فإنك ستزيد طاقتها الكامنة. الإلكترونات كذلك تمتلك طاقة كامنة مرتبطة بموقعها. مقاومة جذب النواة وتحريك الإلكترون لمدار أبعد يتطلب اكتساب طاقة، مؤديًا إلى إلكترون يمتلك طاقة كامنة أكبر. يمتص الكلوروفيل طاقة من الضوء في أثناء عملية البناء الضوئي بهذه الطريقة، كما سترى في (الفصل 8) الطاقة الضوئية تهيج الإلكترونات في جزيء الكلوروفيل. إن تحريك إلكترون قريبًا من النواة له تأثير متضاد: تُطلَق الطاقة، عادة بوصفها طاقة إشعاع (حرارة أو ضوء)، وينتهي الإلكترون بطاقة كامنة أقل (الشكل 2–5).

أحد الأمور التي كانت تدعو للدهشة في باديْ الأمر بالنسبة إلى التركيب الذّرّيّ هو أنّ الإلكترونات في الذّرّة مقيدة **بمستويات طاقة محددة Energy levels**. هذه المستويات المنفصلة لكل منها مقدار محدد من الطاقة. فلو عدنا إلى مثال ثمرة الجريب فروت مرة ثانية، فكأنّ هذه الثمرة يمكن رفعها فقط إلى طوابق محددة من بناء. كلّ ذرة تظهر سلمًا من قيم الطاقة الكامنة، أي مجموعة منفصلة من المدارات عند «مسافات» طاقة محددة من النواة.

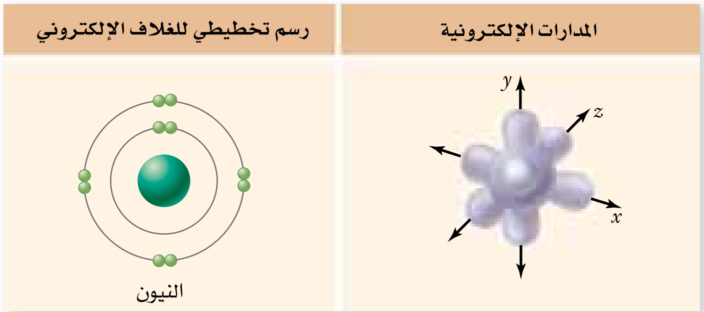
ولأنّ كمية الطاقة التي يمتلكها الإلكترون مرتبطة مَعَ المسافة التي تبعده عن النواة، فإنّ الإلكترونات التي تتساوى في بعدها عن النواة لها الطاقة نفسها، حتى لو كانت تشغل مدارات مختلفة. هذه الإلكترونات يقال: إنها تشغل مستوى الطاقة نفسه. يُرمز إلى مستويات الطاقة بالأحرف K,L,M، وهكذا (الشكل 2–5). يُرجى



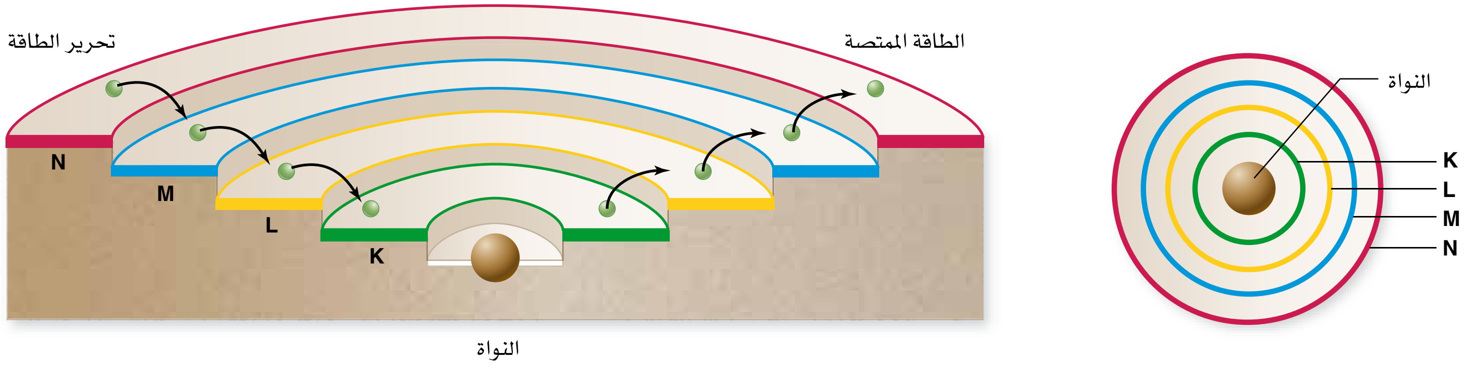
ب.

الشكل 2–4

مدارات الإلكترونات. أ. مستوى الطاقة الأقل أو الغلاف الإلكتروني – الأقرب للنواة – هو مستوى K يُشغل بمدار s واحد، يُعبّر عنه بـ 1s. **ب.** مستوى الطاقة الأعلى اللاحق، L، يُشغل بأربعة مدارات: مدار s واحد (يُشار إليه بمدار 2*s*) وثلاثة مدارات *p* (يُشار إلى كلّ منها بمدار 2*p*). يحتوي كلّ مدار على إلكترونين مرتبطين لهما دوران باتجاهين متضادين. ولهذا، فإنّ مستوى K يُشغل بإلكترونين، ومستوى L يُشغل بما مجموعه ثمانية إلكترونات. **جـ.** ذرة النيون الظاهرة في الشكل لها مستويات طاقة L و K ممتلئة كليًّا بالإلكترونات، ولهذا فهي خاملة.



جـ.

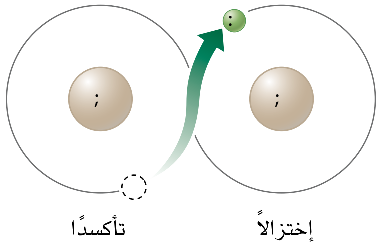


الشكل 5–2

مستويات الطاقة في الذّرّة. تمتلك الإلكترونات طاقة وضع. عندما تمتص الذّرّة طاقة، ينتقل إلكترون إلى مستوى طاقة أعلى، بعيدًا عن النواة. عندما يسقط إلكترون إلى مستويات طاقة أدنى، أي أقرب إلى النواة، تُطلق الطاقة. أول مستويي طاقة هما نفسهما، كما يظهران في الشكل السابق.

الانتباه إلى عدم الخلط بين مستويات الطاقة، التي رُسمت على شكل حلقات؛ لتبين طاقة إلكترون، مَع المدارات، التي لها مجموعة منوعة من الأشكال ذات الأبعاد الثلاثة، وتُبين الموقع الأكثر احتمالاً للإلكترون. مدارات الإلكترونات مرتبة، بحيث إنه عند ملئها، يتم ملء كلّ مستوى طاقة بشكل متتابع. ملء المدارات هذا ومستويات الطاقة هما المسؤولان عن النشاط الكيميائي للعناصر.

خلال بعض التفاعلات الكيميائيّة، تنتقل الإلكترونات من ذرة إلى أخرى. في هذه التفاعلات، يُسمّى فقد إلكترون **تأكسدًا Oxidation**، ويُسمّى كسب إلكترون **اختزالاً Reduction**.



ومن الملاحظ أنّه عند انتقال إلكترون بهذه الطريقة، فإنه يحافظ على طاقة الوضع لديه. في المخلوقات الحية تُخزّن الطاقة الكيميائيّة في الإلكترونات ذات الطاقة العالية التي تنتقل من ذرة إلى أخرى في تفاعلات تتضمن تأكسدًا واختزالاً (تم شرحها في الفصل 7). ولأن التأكسد والاختزال يمكن مقارنتهما، كذرة واحدة أو جزيء يتأكسد في حين يُختزل آخر في التفاعل نفسه، فإننا نسمي ذلك تفاعلات التأكسد والاختزال *Redox reactions*.

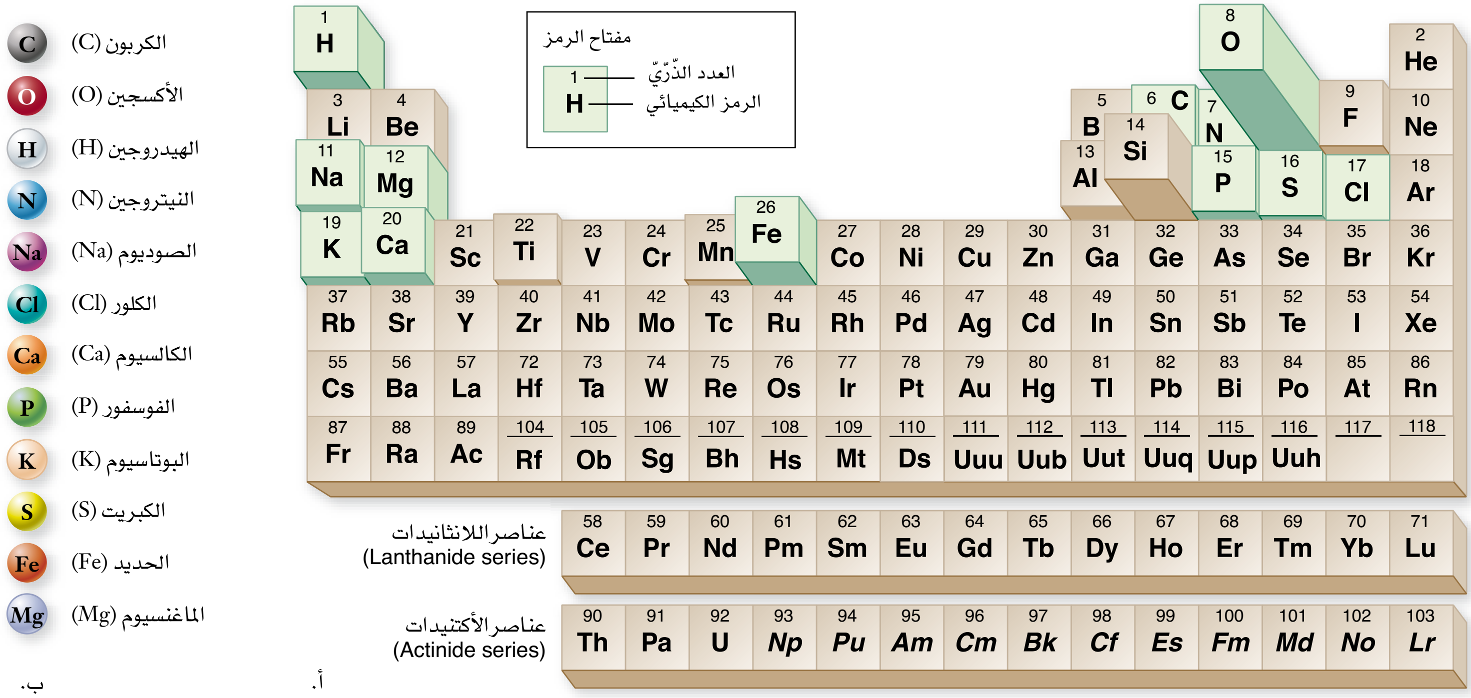
تتكون الذَرّة من نواة تضم البروتونات والنيوترونات مُحاطة بسحابة من الإلكترونات. عدد الإلكترونات يحدّد بشكل كبير الخصائص الكيميائيّة للذَرّة. الذَرّات التي لها عدد البروتونات نفسه، ولكن عدد النيوترونات فيها مختلف تسمى نظائر. تختلف نظائر الذَرّة في الكتلة الذرية، لكن لها الخصائص الكيميائيّة نفسها. تقع الإلكترونات في مناطق حول النواة تسمى مدارات. لا يمكن أن يحتوي المدار الواحد على أكثر من إلكترونين، لكن مدارات عدّة يمكن أن تبعد المسافة نفسها عن النواة، ومن ثم، تحتوي على إلكترونات لها الطاقة نفسها.

2-2 عناصر موجودة في الأنظمة الْحيويّة

يوجد 90 عنصرًا في الطبيعة، كلّ منها له عدد بروتونات مختلف، وترتيب إلكترونات مختلف كذلك. عندما قام عالِمُ الكيمياء الروسي ديمتري مندلييف في القرن التاسع عشر بترتيب العناصر المعروفة في جدول بحسب أعدادها الذرية توصل إلى اكتشاف يُعدّ واحدًا من أهم المبادئ العامة في العلوم. تُظهر العناصر نمطًا من الخصائص الكيميائيّة يعيد نفسه في مجموعات من ثمانية. هذا النموذج المتكرر المنتظم أعطى الجدول اسمه: الجدول الدّوريّ للعناصر (الشكل 6-2).

يُصنف الجدول الدّوريّ العناصر بحسب العدد الذّرّيّ والخصائص الكيميائيّة

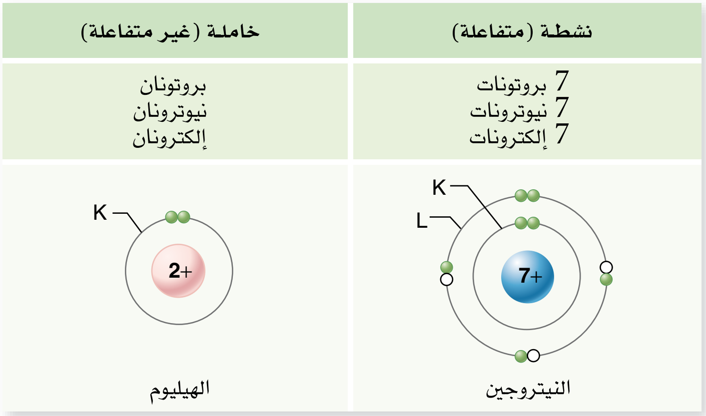
إن ثمانيّات مندلييف تعتمد على تفاعل إلكترونات في المستوى الرئيس الأخير للعناصر المختلفة. هذه الإلكترونات تُسمى **الإلكترونات التكافؤ** (أو المستوى الأخير) **Valence electrons**، وتفاعلاتها هي الأساس في اختلاف الخصائص الكيميائيّة للعناصر. فلمعظم الذّرّات المهمة للحياة، لا يستطيع مستوى الطاقة الأخير أن يتسع لأكثر من ثمانية إلكترونات؛ ويعكس السلوك الكيميائي للعنصر كم من الأماكن الثمانية يكون ممتلئًا. فالعناصر التي تمتلك الثمانية إلكترونات كلّها في مستوى الطاقة الأخير لها (اثنان للهيليوم) تكون **خاملة Inert**، أو غير تفاعلية، وهذه العناصر، التي تشتمل الهيليوم (He)، والنيون (Ne)، والأرجون (Ar)، تسمى الغازات النبيلة *Noble gases*. أما الغازات **الصارخة**، فتكون لعناصرها سبعة إلكترونات (أقل بواحد من الحد الأعلى، وهو ثمانية) في مستوى الطاقة الأخير، كالفلورين (F)، والكلورين (Cl)، والبرومين (Br)، شديدة التفاعل. إذ تلجأ إلى كسب الإلكترون الإضافي الذي تحتاج إليه لملء مستوى الطاقة الأخير. العناصر التي لها إلكترون واحد في مستوى الطاقة الأخير كالليثيوم (Li)، والصوديوم (Na) والبوتاسيوم (K)، هي أيضًا شديدة التفاعل؛ إذ تلجأ لفقد الإلكترون الوحيد الموجود في مستواها الأخير.



الشكل 2-6

الجدول الدّوريّ للعناصر. أ. في هذا العرض، تردُّد العناصر التي توجد في قشرة الأرض يتم تبيانه عن طريق عُلو المكعب. توجد العناصر المظللة بالأخضر في الأنظمة الْحيويّة بكميات أكثر من ضئيلة (نادرة). ب . العناصر الشائعة التي توجد في الأنظمة الْحيويّة تظهر بألوان سيتم استعمالها خلال النص.

يقود جدول مندلييف الـدّوريّ إلـى مبـدأ مفيد، أيّ إلـى **قانون الثُّمانيات Octet rule** (لاتيني *octo*، "ثمان"). تحاول الذّرّات تأسيس مستويات طاقة أخيرة ممتلئة تمامًا. فلعناصر المجموعة الرئيسة للجدول الدّوريّ يتحقق قانون الثمانيات بمدارs واحد ممتلئ، وثلاث مدارات p ممتلئة (الشكل 2-7). يُستثنى



الشكل 2-7

مستويات طاقة الإلكترونات للهيليوم والنيتروجين. الكرات الخضراء تُمثل الإلكترونات، والكرة الزرقاء تُمثل النواة محتوية على عدد من البروتونات يُشار إليها بعدد الشحنات الموجبة (+). لاحظ أنّ ذرة الهيليوم لها فلك K ممتلئ، ولهذا فهي خاملة، في حين تمتلك ذرة النيتروجين خمسة إلكترونات في فلك L، ثلاثة منها غير مرتبطة، جاعلة الذّرّة نشطة.

من ذلك عنصر الهيليوم (He)، في الصفّ الأول، الـذي يحتاج فقط إلى إلكترونين لملء المدار 1s. معظم السلوك الكيميائي ذو الاهتمام البيولوجي يمكن التنبؤ به بدقة من هذا القانون البسيط، إضافة إلى ميل الذّرّات لمعادلة الشحنات الموجبة والسالبة. مثلًا، قرأت سابقًا أنّ أيون الصوديوم (Na^+) فقد إلكترونًا، وأيون الكلور كسب إلكترونًا. في الفقرة الآتية، سنصف كيف تتفاعل هذه الأيونات لتكون ملحَ الطعام.

من العناصر التسعين الموجودة طبيعيًّا على الأرض، يوجد فقط اثنا عشر منها (C ، H ، O ، N ، P ، S ، Na ، K ، Ca ، Mg ، Fe ، Cl) في الأنظمة الْحيويّة بكميات أكثر من ضئيلة (0.01% أو أعلى). هذه العناصرجميعها لها أعداد ذرية أقل من 21، ولهذا، لها كتل ذرية منخفضة. من هذه، أربعة عناصر (الكربون، الهيدروجين، الأكسجين، والنيتروجين) تشكل 96.3% من وزن جسمك. معظم الجزيئات التي تُكون جسمك هي مركبات من الكربون، التي نسميها **مركبات عضوية Organic**. تحتوي هذه المركبات العضوية بشكل رئيس هذه العناصر الأربعة (CHON) ما يوضح سبب وجودها بشكل كبير في الأنظمة الْحيويّة. بعض العناصر التي توجد بكميات ضئيلة جدًا، مثل الزنك (Zn) واليود (I)، تؤدي دورًا مهمًا جدًا في العمليات الْحيويّة مَع أنها موجودة بكميات ضئيلة. نقص اليود، على سبيل المثال، يمكن أنْ يؤدي إلى تضخم في الغدة الدرقية، ما يؤدي إلى انتفاخ في منطقة العنق يسمى مرض الجوتر Goiter.

يُظهر الجدول الـدّوريّ العناصر مرتبة بحسب العدد الـذّرّيّ والصفات الدّوريّة. يوجد 12 عنصرًا فقط بكميات ذات أهمية في المخلوقات الحيّة.

3-2 طبيعة الرّوابط الكيميائيّة

ترتبط مجموعة من الـذّرّات مَعَ بعضها عن طريق طاقة في تجمع ثابت يسمى **جزيء Molecule**. وعندما يحتوي جزيءٌ ذرات لأكثر من عنصر واحد، يُسَمَّى **مركبًا Compound**. ترتبط الـذّرّات في جزيء **بروابط كيميائية Chemical bonds**؛ هذه الروابط يمكن أنْ تنشأ عندما تنجذب ذرات تحمل شحنات متضادة (الروابط الأيونيّة)، أو عندما تتشارك ذرتان بزوج أو أكثر من الإلكترونـات (روابط تساهمية)، أو عندما تتفاعل الذّرّات بطرق أخرى (الجدول 2 - 1). سنبدأ بدراسة **الروابط الأيونيّة Ionic bonds**، التي تحدث عند تجاذب ذرات تحمل شحنات متضادة (أيونات).

الجدول 2 – 1	**الروابط والتفاعلات**	
الاسم	**مبدأ التفاعل**	**القوة**
الرابطة التساهمية	مشاركة أزواج إلكترونات	قوية
الرابطة الأيونيّة	تجاذب شحنات متضادة	↑
الرابطة الهيدروجينيّة	مشاركة ذرة H	↕
تفاعل كاره الماء	تجمع الأجزاء كارهة الماء في الجزيئات معًا في وجود مواد مستقطبة	↓
قوى جذب فان درفالد	قوى جذب ضعيفة بين الذّرّات نتيجة وجود سحابات إلكترونية متضادة الاستقطاب	ضعيفة

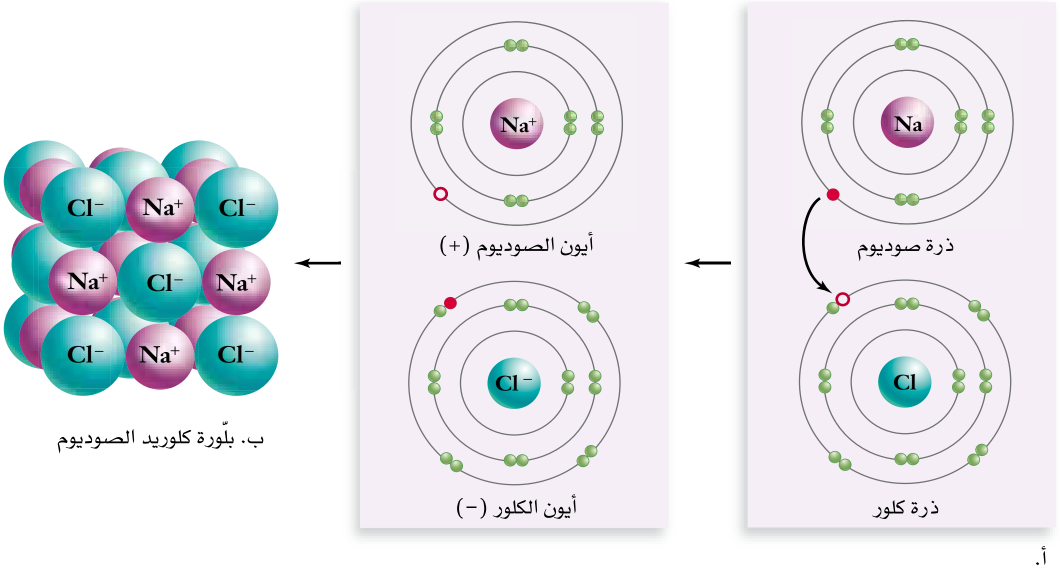
الروابط الأيونيّة تُكون بلّورات

ملح الطعام الشائع، أو جزيء كلوريد الصوديوم ($NaCl$)، هو بلّورة من الأيونات، ترتبط الذّرّات فيها بروابط أيونية (الشكل 2–8). يمتلك الصوديوم 11 إلكترونًا: اثنان في مستوى الطاقة الداخلي (K)، وثمانية في المستوى الثاني (L)، وواحد في المستوى الأخير (M). فالإلكترون الوحيد، غير المرتبط في المدار الأخير له ميل شديد لينضمَّ مَعَ إلكترون وحيد آخر غير مرتبط في ذرة أخرى. يمكن أنْ يتحقق شكل مستقر إذا فُقد إلكترون المدار الأخير لمصلحة ذرة أخرى لها أيضًا إلكترون غير مرتبط. فقدان هذا الإلكترون يؤدي إلى تكوين أيون الصوديوم الموجب الشحنة، Na^+.

تمتلك ذرة الكلور 17 إلكترونًا: 2 في مستوى K، و8 في مستوى L، و 7 في مستوى M. كما تلاحظ، يحتوي أحد المدارات في مستوى الطاقة الأخير إلكترونًا غير مرتبط. إن إضافة إلكترون آخر يملأ ذلك المستوى، ويؤدي إلى تكوين أيون الكلور السالب الشحنة، Cl^-.

عند إضافتهما معًا، فـإنّ الصوديوم الفلزّيّ وغـاز الكلور سيتفاعلان بسرعة وبقوة شديدة، في حين تعطي ذرات الصوديوم إلكترونات للكلور؛ لتكون أيونات الصوديوم Na^+ والكلوريد Cl^-. ولأن الشحنات المتضادة تتجاذب، يظل Na^+ و Cl^- مرتبطين في **مركب أيوني Ionic compound**، هو $NaCl$، الذي هو متعادل كهربائيًّا. إن قوة الجذب الكهربائي التي تقيد $NaCl$ معًا، من ناحية ثانية، هي غير موجهة بشكل خاص بين أيونات منفردة من Cl^- و Na^+، ولا تتكون جزيئات كلوريد صوديوم محددة. إنما، توجد القوة بين أيٍّ من الأيونات المجاورة التي لها شحنة متضادة جميعها. تتجمع الأيونات في شبكة بلّورية لها شكل هندسي محدد. هذه التجمعات هي التي نعرفها بالبلّورات الملحية. فعند إضافة ملح كملح الطعام إلى الماء، يفكك الجذب الكهربائي لجزيئات الماء لأسباب سيتم توضيحها لاحقًا في هذا الفصل، القوى التي تمسك الأيونات في شبكتها البلّورية، جاعلة الملح يذوب مكونًا مزيجًا متساويًا تقريبًا من الأيونات الحرّة للصوديوم والكلور.

لأن الأنظمة الّحيويّة تشتمل دائمًا على الماء، تكون الأيـونـات أكثر أهمية من البلّورات الأيونيّة. إن الأيونات المهمة في الأنظمة الّحيويّة تشتمل على Ca^{2+}، الذي يؤدي دورًا مهمًّا في الإشارات الخلوية، K^+ و Na^+ اللذين يُستخدمان في نقل السيالات العصبية.



الشكل 2–8

تكوين الـروابـط الأيـونيّة عن طريق كلوريد الصوديوم.

أ. عندما تُعطي ذرة الصوديوم إلكترونًا لذرة الكلور، تُصبح ذرة الصوديوم أيون صوديوم موجب الشحنة، وذرة الكلور تُصبح أيون كلور سالب الشحنة.

ب. التـجـاذب الكهربائي بين الأيـونات ذات الشحنات المتضادة يؤدي إلى تكوين شبكة من Na^+ و Cl^-.

الروابط التّساهميّة تبني جزيئات ثابتة

تتكوّن **الروابط المشتركة** عندما تتشارك ذرتان بزوج أو أكثر من إلكترونات المدار الأخير. لنأخذ غاز الهيدروجين (H_2) مثالاً. كلّ ذرة هيدروجين تمتلك إلكترونًا غير مرتبط ومستوى طاقة أخيرًا غير ممتلئ، لهذه الأسباب؛ تكون ذرة الهيدروجين غير مستقرة. ولكن، إذا تلاقت ذرتا هيدروجين، ينجذب إلكترون كلّ ذرة لكلتا النواتين. ونتيجة لذلك، تكون النواتان قادرتين على التشارك بإلكتروناتهما. والنتيجة هي تكوين جزيء غاز الهيدروجين المكون من ذرتين.

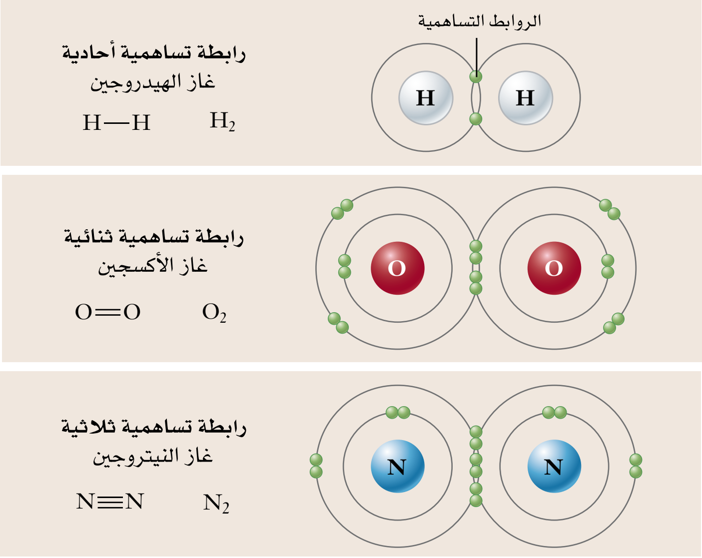
الجزيء الذي تكون من ذرتي الهيدروجين يكون مستقرًا لأسباب ثلاثة:

1. **لا يحمل شحنة**. هذا الجزيء ذو الذرتين الذي تكوّن نتيجة هذا التشارك في الإلكترونات، لا يحمل شحنة؛ لأنه لا يزال يحتوي على بروتونين وإلكترونين.
2. **تحقيق قانون الثُمانيات**. كلّ من ذرتي الهيدروجين يمكن اعتبارهما أنهما تمتلكان إلكترونين يدوران في مستوى الطاقة الأخير لهما. هذا الوضع يحقق قانون الثُمانيّات؛ لأن كلّ إلكترون مشارك يدور حول كلّ من النواتين، ويُعَدّ ضمن مستوى الطاقة الأخير لكلتا الذرتين.
3. **ليس له إلكترونات غير مرتبطة**. إذ إن الرابطة بين الذرتين كذلك قرنت الإلكترونين الحرّين.

خلافًا للروابط الأيونيّة، تتكون الروابط التساهمية بين ذرتين منفردتين، مؤدية إلى جزيئات حقيقية ومحددة.

قوة الروابط التساهمية

تعتمد قوة الرابطة التساهمية على عدد الإلكترونات المُتشاركة. ولهذا فإنّ **الروابط الثنائية Double bonds**، التي تحقق قانون الثُمانيات بالسماح لذرتين بالمشاركة بزوجين من الإلكترونات، تكون أقوى من **الروابط الفردية Single bonds**، حيث المشاركة بزوج واحد فقط من الإلكترونات. عمليًّا، يتطلب تكسير رابطة ثنائية طاقة أكثر من تكسير رابطة أحادية. الروابط التساهمية الأقوى هي **الروابط الثلاثية Triple bonds**، مثل تلك التي تربط ذرتي النيتروجين في جزيئات غاز النيتروجين (N_2).



يُعبّر عن الروابط المشتركة في الصيغ الكيميائيّة بوصفها خطوطًا تربط رموز الذّرّات، حيث يُمثل كلّ خط بين ذرتين مرتبطتين مشاركة زوج واحد من الإلكترونات. الصيغ البنائية *Structural formulas* لغازي الهيدروجين والأكسجين هي H-H و O=O، تتابعًا، والصيغ الجزيئية *Molecular formulas* لهما هي H_2 و O_2. والصيغة البنائية لـ N_2 هي N≡N.

جزيئات لها روابط تساهمية عدة

يتكون عدد كبير من المركبات البيولوجية من أكثر من ذرتين. فذرّة تحتاج إلى اثنين، أو ثلاثة، أو أربعة إلكترونات إضافية لملء مستوى الطاقة الأخير فيها بشكل كامل، يمكن أنْ تحصل عليها بمشاركة إلكتروناتها مَعَ ذرتين أو أكثر.

مثال على ذلك، تحتوي ذرة الكربون (C) على ستة إلكترونات، أربعة منها تقع في مستوى الطاقة الأخير، وهي غير مرتبطة. لتحقيق قانون الثمانيات، على ذرة الكربون أن تكون أربع روابط تساهمية. ولأن أربع روابط تساهمية يمكن أن تتكون بطرق عدّة، لذا توجد ذرات الكربون في أنواع مختلفة من الجزيئات. ثاني أكسيد الكربون (CO_2)، والميثان (CH_4)، والكحول الإيثيلي (C_2H_5OH) هي بعض الأمثلة فقط.

الروابط التساهمية المستقطبة وغير المستقطبة

تختلف الذّرّات في انجذابها للإلكترونات، وهي خاصية تسمى **السالبية الكهربائية Electronegativity**. عمومًا، تزداد السالبية الكهربائية عند الانتقال من اليسار إلى اليمين في صفّ من الجدول الدّوريّ، وتقل نزولًا مَعَ أعمدة الجدول. ولهذا، فإنّ العناصر الموجودة في الزاوية العلوية اليمنى لها السالبية الكهربائية الأعلى.

وبالنسبة إلى الرّوابط التي توجد بين ذرات متماثلة، مثل، H_2 أو O_2، فمن الواضح أنّ انجذاب الإلكترونات نفسه، والتشارك بالإلكترونات متساوٍ. مثل هذه الروابط تسمى **غير مستقطبة Nonpolar**، والمركبات الناتجة يُعبر عنها كذلك بغير المستقطبة.

أما الذّرّات التي تختلف كثيرًا في السالبية الكهربائية، فإنّ التشارك بالإلكترونات يكون غير متساوٍ. الإلكترونات المشتركة يكون احتمال وجودها أكثر بقرب الذّرّة الأكبر من حيث السالبية الكهربائية، ويقل احتمال وجودها بالقرب من الذّرّة الأقل سالبية كهربائية. في هذه الحالة، ومَعَ أنّ الجزيء لا يزال متعادلًا كهربائيًّا (عدد البروتونات هو عدد الإلكترونات نفسه)، لكن توزيع الشحنة يكون غير متماثل. يُنتج هذا التوزيع غير المتساوي مناطق لها شحنة جزئية سالبة بالقرب من الذّرّة الأكثر سالبية كهربائية، ومناطق لها شحنة جزئية موجبة بالقرب من الذّرّة الأقل سالبية كهربائية. مثل هذه الروابط تسمى **روابط تساهمية مستقطبة Polar covalent bonds**، والجزيئات جزيئات مستقطبة. عند رسم جزيئات مستقطبة، يرمز إلى هذه الشحنات الجزئية عادة بالحرف الطباعي الصغير للحرف اليوناني دلتا (δ). وإن الشحنة الجزيئية التي تُرى في رابطة تساهمية مستقطبة تكون صغيرة نسبيًّا – أقل بكثير من وحدة شحنة أيون. بالنسبة إلى الجزيئات البيولوجية، يمكن التنبؤ بقطبية الروابط عن طريق معرفة السالبية الكهربائية النسبية لعدد قليل من الذّرّات المهمة (جدول 2-2). لاحظ أنّه على الرّغم من أنّ C و H يختلفان اختلافًا طفيفًا في السالبية الكهربائية، فإنّ هذا الاختلاف القليل جدير بالإهمال، وروابط C-H تُعدّ غير مستقطبة.

وسيتم التحري عن أهمية الجزيئات المستقطبة وغير المستقطبة لاحقًا؛ إذ إنها ميزة مهمة لكيمياء الماء. الماء (H_2O) جزيء مستقطب له إلكترونات تتركز أكثر حول ذرة الأكسجين.

الجدول 2-2	**السالبية الكهربائية النسبية لبعض الذّرّات المهمة**
الذّرّة	الكهرسلبية
O	3.5
N	3.0
C	2.5
H	2.1

التفاعلات الكيميائيّة تغير الروابط

إن تكوين روابط كيميائية وتكسيرها - الذي هو جوهر علم الكيمياء - يُعرف بالتفاعل الكيميائي *Chemical reaction*. تتضمن التفاعلات الكيميائيّة جميعها نقل الذّرّات من جزيء أو مركب أيوني إلى آخر، دون حدوث أيّ تغيير في عدد الذّرّات وطبيعتها. ولتسهيل الأمر، نسمي الجزيئات الأصلية قبل بدء التفاعل المواد المتفاعلة *Reactants*، والجزيئات الناتجة عن التفاعل الكيميائي المواد الناتجة *Products*. مثال على ذلك:

$$6H_2O + 6CO_2 \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

المواد المتفاعلة ⟵ المواد الناتجة

يمكنك التعرّف إلى هذا التفاعل بوصفه شكلًا مبسطًا لتفاعل عملية البناء الضّوئيّ، الذي يتحد فيه الماء مَعَ ثاني أكسيد الكربون لينتجا الجلوكوز والأكسجين. تعتمد معظم الحياة الحيوانية بشكل رئيس على هذا التفاعل، الذي يتم في النباتات. (ستتم دراسة تفاعلات عملية البناء الضّوئيّ بالتفصيل في الفصل 8).

مدى حدوث التفاعلات الكيميائيّة يعتمد ويتأثر بثلاثة عوامل مهمة، هي:

1. **درجة الحرارة**. يزيد تسخين المواد المتفاعلة من معدل سرعة التفاعل؛ لأنّ المواد المتفاعلة تصطدم مَعَ بعضها مرّات أكثر. (يرجى الانتباه لعدم ارتفاع درجة الحرارة إلى الحد الذي تدمّر فيه الجزيئات مجتمعة).
2. **تركيز المواد المتفاعلة والمواد الناتجة**. تسير التفاعلات بشكل أسرع إذا توافرت كميات أكبر من المواد المتفاعلة، سامحة بتصادمات أكثر تكرارًا. يؤدي تراكم المواد الناتجة نموذجيًّا إلى تباطوء سرعة التفاعل، وفي التفاعلات القابلة للانعكاس، يمكن أن يسارع التفاعل في الاتجاه العكسي.
3. **العوامل المساعدة (المحفِّزة)**. العامل المحفِّز هو مادة تعمل على زيادة معدل سرعة تفاعل ما. فهو لا يغير اتزان التفاعل بين المواد المتفاعلة والمواد الناتجة، إنما يعمل على تقصير الزمن الذي يحتاج إليه التفاعل ليصل إلى حالة الاتزان، وعادة بشكل مدهش. في الأنظمة الحيويّة، تعمل بروتينات تسمى الأنزيمات على تحفيز كلّ تفاعل كيميائي تقريبًا.

كثير من التفاعلات التي تحصل في الطبيعة تكون قابلة للانعكاس، وهذا يعني أنّ المواد الناتجة قد تكون هي نفسها المواد المتفاعلة، ويسير التفاعل في الاتجاه المعكوس. يمكننا كتابة التفاعل السابق بشكل معكوس:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \longrightarrow 6H_2O + 6CO_2$$

المواد المتفاعلة ⟵ المواد الناتجة

هذا التفاعلُ شكلٌ مبسطٌ لأكسدة الجلوكوز بالتنفس الخلوي، الذي فيه يتكسر الجلوكوز إلى ماء وثاني أكسيد الكربون بوجود الأكسجين. تقوم المخلوقات جميعها فعليًّا بتنفيذ أشكال من أكسدة الجلوكوز؛ وسيتم تغطية تفاصيل ذلك لاحقًا، في (الفصل الـ 7).

الرابطة الأيونيّة هي تجاذب بين أيونات متضادة الشحنة في مركب أيوني. هذه الروابط تحدث بين أيون والأيونات جميعها التي تحمل شحنات مضادة في محيطه المباشر. أما الرابطة التساهمية فهي رابطة كيميائية مستقرة تتكون عندما تتشارك ذرتان بزوج أو أكثر من الإلكترونات. في الروابط المشتركة المستقطبة، يؤدي تشارك غير متساوٍ للإلكترونات إلى عدم اتزان الشحنة، أو استقطاب، بين الذّرّات المترابطة. التفاعلات الكيميائيّة تكون وتكسر الروابط، جامعة المواد المتفاعلة لتكون المواد الناتجة.

4-2 الماء: مركب حيوي

من بين الجزيئات الموجودة على الأرض جميعها، يوجد الماء فقط بوصفه سائلًا على درجات الحرارة المنخفضة نسبيًّا الشائعة على سطح الأرض. ثلاثة أرباع سطح الأرض مُغطى بالماء (الشكل 2-9). عند نشأة الحياة، وفّر الماء وسطًا تمكنت فيه الجزيئات الأخرى من الحركة والتفاعل، دون الحاجة إلى الثبات في مكانها، عن طريق الروابط المشتركة القوية أو الروابط الأيونيّة. نشأت الحياة في الماء منذ نحو بليوني سنة قبل انتشارها على اليابسة. وحتى في يومنا هذا، فإنّ الحياة مرتبطة بالماء بشكل لا سبيل للخلاص منه. يتكون نحو ثلثي جسم أيّ مخلوق حيّ من الماء، المخلوقات جميعها تحتاج إلى وسط غني بالماء، إمّا داخليًّا أو خارجيًّا، لغرض النمو والتكاثر. إنها ليست مصادفة أنْ تكون الغابات الاستوائية الماطرة تعجّ بالحياة، أما الصحارى الجافة فتبدو خالية من الحياة تقريبًا إلا عندما يتوافر الماء بشكل مؤقت، كما يحدث بعد عاصفة مطرية.

أ. الحالة الصلبة ب. الحالة السائلة ج. الحالة الغازية

الشكل 2-9

يأخذ الماء أشكالًا مختلفة. أ. عندما تنخفض درجة حرارة الماء لأقل من صفر س، يُكون بلّورات جميلة الشكل، شكلها مألوف لدينا بوصفها ثلجًا وجليدًا. ب. يتحول الجليد إلى سائل عندما تكون درجة الحرارة فوق صفر س. ج. الماء في حالة السيولة يتحول إلى بخار عندما ترتفع درجة الحرارة لأعلى من $100°$س، كما يُرى في هذا الينبوع الحار في متنزه يلوستون الوطني بأمريكا.

يسهل شكل جزيء الماء حدوث الترابط الهيدروجيني

للماء تركيب جزيئي بسيط، فهو يشتمل على ذرة أكسجين مرتبطة مَعَ ذرتي هيدروجين عن طريق اثنتين من الروابط التساهمية الأحادية (الشكل 2-10). الجزيء الناتج مستقر: يحقق قانون الثمانيات، ولا يملك إلكترونات غير مرتبطة، ولا يحمل مقدارًا صافيًا من الشحنة الكهربائية.

الصفة الكيميائيّة الوحيدة الأكثر وضوحًا للماء هي مقدرته على تكوين روابط كيميائية ضعيفة، تسمى **الروابط الهيدروجينيّة Hydrogen bonds**. تتكون هذه الروابط بين ذرات الأكسجين التي تحمل شحنة سالبة جزئية وذرات الهيدروجين التي تحمل شحنة موجبة جزئية لجزيء ماء. ومع أنّ لهذه الروابط 5% إلى 10% من قوة الروابط التساهمية فقط، لكنها مسؤولة عن الكثير من التنظيم الكيميائي للأنظمة الحيويّة.

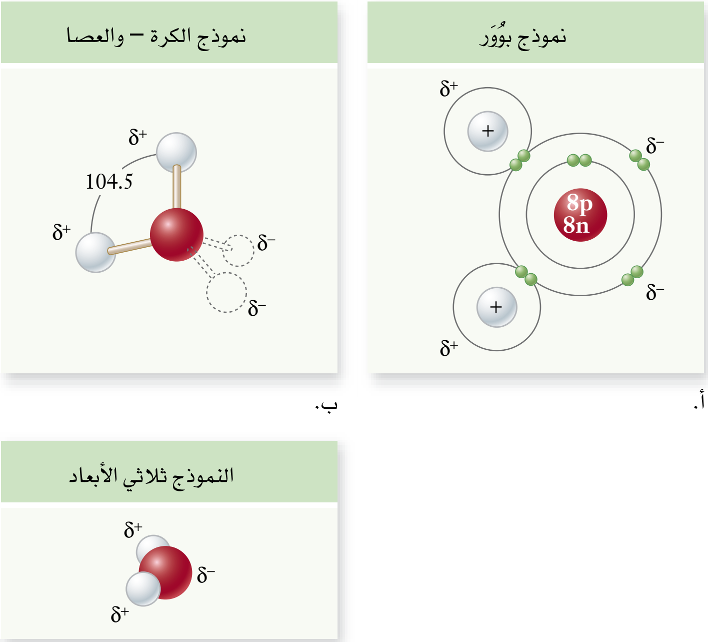
السالبية الكهربائية للأكسجين أعلى بكثير من تلك التي للهيدروجين (انظر الجدول 2-2)، ولهذا فالروابط بين هذه الذّرّات تكون مستقطبة. وفي الحقيقة، الماء جزيء عالي الاستقطاب، واستقطاب الماء يشكل الأساس لكلٍّ من كيمياء الماء والحياة.

وإذا أخذنا في الحسبان شكل جزيء الماء، فإننا نستطيع أنْ نرى أنّ الرابطتين التساهميتين لجزيء الماء لهما شحنة جزئية عند كلّ من نهايتيه: δ^- عند نهاية الأكسجين و d^+ عند نهاية الهيدروجين. والترتيب الأكثر ثباتًا لهذه الشحنات هو الشكل رباعي السطوح *Tetrahedron*، الذي فيه تكون الشحنتان السالبتان والشحنتان الموجبتان متساويتي البعد عن بعضهما تقريبًا. تقع ذرة الأكسجين في مركز هرم رباعي الأضلاع، إذ تحتل ذرتا الهيدروجين اثنين من الرؤوس، في حين تحتل الشحنتان السالبتان الجزيئتان الرأسين الآخرين (الشكل 2-10 ب). زاوية الرابطة بين الرابطتين التساهميتين بين الأكسجين والهيدروجين تساوي $104.5°$. وهذه القيمة أقل بقليل من قيمة زاوية الرابطة لشكل رباعي السطوح منتظم، التي يمكن أنْ تكون $109.5°$. تشغل الشحنات السالبة الجزئية في الماء حيزًا أكبر من ذلك الذي تشغله الشحنات الموجبة الجزئية، ولهذا تكون زاوية رابطة الأكسجين والهيدروجين منضغطة قليلًا.

جزيئات الماء متماسكة

إن خاصية الاستقطاب لجزيئات الماء تسمح لها بالانجذاب إلى بعضها: وهذا يعني أن الماء **متماسك Cohesive**. كلّ جزيء ماء ينجذب عند النهاية التي فيها الأكسجين، والتي هي δ^-، إلى النهاية التي فيها الهيدروجين، للجزيئات الأخرى، والتي هي δ^-. ينتج التجاذب روابط هيدروجينية بين جزيئات الماء (الشكل 2-11).
كلّ رابطة هيدروجينية تكون بمفردها ضعيفة جدًا ومؤقتة، ومعدل بقائها يساوي جزءًا من مئة بليون (10^{-11}) من الثانية تقريبًا. ومَعَ ذلك، فإنّ التأثيرات التراكمية لعدد كبير من هذه الروابط، يمكن أنْ تكون هائلة. يكون الماء كمًّا هائلًا من الروابط الهيدروجينيّة، التي تكون مسؤولة عن الكثير من خصائصه الفيزيائية المهمة (جدول 2-3).

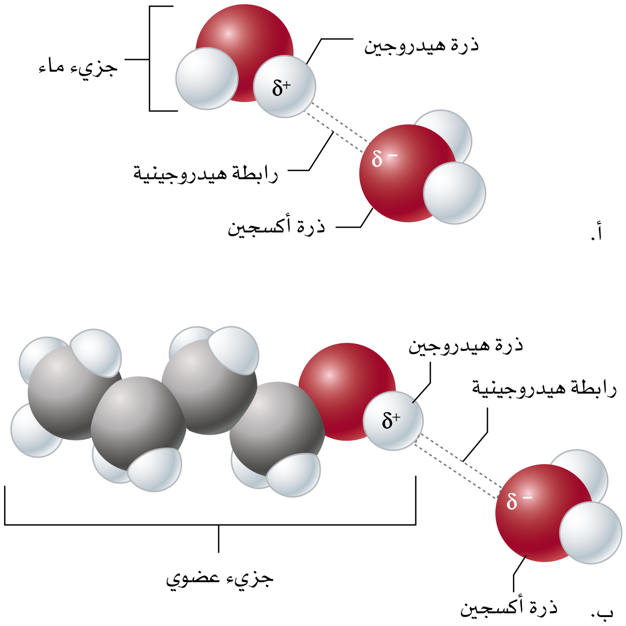
تماسك الماء هو المسؤول عن كونه سائلًا، وليس غازًا، عند درجات الحرارة المعتدلة. وتماسك الماء السائل مسؤول أيضًا عن توتره السطحي. إن الحشرات الصغيرة يمكنها المشي على سطح الماء (الشكل 2-12) لأنّ جزيئات الماء السطحية جميعها ترتبط بروابط هيدروجينية مَعَ جزيئات الماء الواقعة أسفلها عند السطح البيني بين الهواء والماء.



أ. ب. ج.

الشكل 2-10

للماء بُنية جزيئية بسيطة. أ. يتكون كل جزيء ماء من ذرة أكسجين واحدة وذرتي هيدروجين. تشارك ذرة الأكسجين بإلكترون واحد مَعَ كلّ ذرة هيدروجين. **ب.** السالبية الكهربائية العالية لذرة الأكسجين تجعل جزيء الماء مستقطبًا: يحمل الماء شحنتين جزيئيتين سالبتين (δ^-) بالقرب من ذرة الأكسجين وشحنتين جزيئيتين موجبتين (δ^+)، واحدة على كلّ ذرة هيدروجين. **ج.** النموذج ثلاثي الأبعاد يُظهِر كيف سيبدو الجزيء لو تمكّنا من رؤيته.



الشكل 2-11

شكل الرابطة الهيدروجينيّة. أ. رابطة هيدروجينية بين جزيئي ماء. **ب.** رابطة هيدروجينية بين مركب عضوي (البيوتانول العادي *n-butanol*) وماء. يُكون H في البيوتانول رابطة هيدروجينية مَعَ الأكسجين في الماء. هذا النوع من الرابطة الهيدروجينيّة ممكن حُدوثه في أيّ وقت يكون فيه H مرتبطًا مَعَ ذرة لها سالبية كهربائية أكبر (انظر الجدول 2-2).

الجدول 2-3	خصائص الماء	
الخاصيّة	**التفسير**	**مثال عن فائدته للحياة**
التماسك	روابط هيدروجينية تمسك جزيئات الماء مَعَ بعضها.	تسحب أوراق النبات الماء للأعلى من الجذور، تنتفخ البذور وتنبت.
الحرارة النّوعيّة العالية	تمتص الروابط الهيدروجينيّة حرارة عند تكسيرها، وتُطلق حرارة عند تكوينها، مقللة التغيرات في درجة الحرارة.	يحافظ الماء على ثبات درجة حرارة المخلوقات والبيئة.
حرارة التبخر العالية	كثير من الروابط الهيدروجينيّة لا بدّ من تكسيرها؛ ليتمكن الماء من التبخر.	تبخر الماء يبرد سطح الجسم.
كثافة الثلج الأقل	جزيئات الماء في بلّورة الثلج تكون متباعدة عن بعضها مسافة لا بأس بها بسبب الترابط الهيدروجيني.	لأن الثلج أقل كثافة من الماء، لا تتجمد البحيرات إلى حالة الصلابة، سامحة للأسماك ولأنواع أخرى من الأحياء فيها بالبقاء على قيد الحياة خلال فصل الشتاء.
الذائبية	جزيئات الماء المستقطبة تنجذب إلى الأيونات والمركبات المستقطبة، جاعلة إياها ذائبة.	تستطيع أنواع عدة من الجزيئات أن تتحرك بحرية داخل الخلايا، مُتيحة الفرصة لحدوث عدد مُتنوع كبير من التفاعلات الكيميائيّة.

جزيئات الماء متلاصقة

تسمح خاصية استقطاب الماء له بالترابط مَعَ جزيئات مستقطبة أخرى أيضًا. هذا التجاذب مَعَ مواد مستقطبة أخرى يُسمى **التلاصق Adhesion**. الماء قادر على التلاصق مَعَ أيّ مادة يمكن أنْ يرتبط معها بروابط هيدروجينية. تُفسر هذه الميزة لماذا تبتلّ المواد التي تحتوي على جزيئات مستقطبة عندما تُغمر في الماء، في حين لا تبتل المواد المكوّنة من جزيئات غير مستقطبة (كالزيوت).

إن انجذاب الماء للمواد التي تحمل شحنات كهربائية على سطحها هو المسؤول عن الخاصية الشعرية: فإذا أُنزل أنبوب زجاجي شعيري دقيق في دورق يحتوي على ماء، فسيرتفع الماء داخل هذا الأنبوب إلى ارتفاع أعلى من مستوى الماء في الدورق؛ لأنّ تلاصق الماء مَعَ سطح الزجاج، ساحبًا أياه للأعلى، يكون أقوى من قوة الجاذبية الأرضية، التي تعمل على سحبه للأسفل. كلما كان الأنبوب أدق، ازدادت قوى الكهربائية الساكنة بين الماء والزجاج، وزاد ارتفاع الماء في الأنبوب (الشكل 2-13).

كيمياء الحياة هي كيمياء الماء. يستطيع الماء أن يكوّن روابط هيدروجينية مَعَ نفسه ومَعَ جزيئات أخرى مستقطبة بسبب خصائصه المستقطبة. الترابط الهيدروجيني يجعل الماء متماسكًا: تلتصق الجزيئات مَعَ بعضها. طبيعة الماء المتماسكة هي المسؤولة عن توتره السطحي العالي. جزيئات الماء متلاصقة كذلك: تلتصق مَعَ جزيئات أخرى مستقطبة. هذه الصفة مسؤولة عن ظاهرة الخاصية الشعرية.

الشكل 2-12

التماسك. بعض الحشرات، مثل ذارع الماء (الخيتعور) هذا (بق طويل القوائم يمشي بيسر فوق الماء الراكد)، يستطيع في الواقع أن يمشي فوق الماء. في هذه الصورة الفوتوغرافية يمكنك رؤية كيف أن أرجل الحشرة تُحدث ما يشبه الغمازات عندما تندفع بوزنها نحو سطح الماء. ولأن التوتر السطحي للماء أكبر من القوة المطلوبة لحمل قدم الحشرة، فإنّ الخيتعور ينزلق فوق سطح الماء بدلًا من الغوص. إن التوتر السطحي العالي للماء ناشئ عن الترابط الهيدروجيني بين جزيئات الماء.

الشكل 2-13

التلاصق. الفعل الشعرّي يسبب ارتفاع الماء في أنبوب دقيق إلى مستوى أعلى من مستوى الماء المحيط؛ تلاصق الماء مَعَ سطح الزجاج، الذي يرفع الماء إلى أعلى، يعّد أقوى من قوة جاذبية الأرض، التي تميل إلى سحبه إلى أسفل. كلما كان الأنبوب أدق، كانت المساحة المتاحة للتلاصق لحجم معين من الماء أكبر، ومن ثم كان ارتفاع الماء في الأنبوب أعلى.

5-2 خصائص الماء

يساعد الماء على تلطيف درجة الحرارة من خلال خاصيتين: سعته الحرارية العالية، ودرجة تصعيده العالية. كذلك للماء خاصية غير عادية في كونه أقل كثافة في حالته الصلبة، أي وصفه جليدًا، منه بوصفه ماءً. إضافة إلى ذلك، فإنّ الماء يعمل مُذيبًا للجزيئات المستقطبة، ويمارس تأثيرًا تنظيميًّا على الجزيئات غير المستقطبة. كذلك يقدر الماء أنْ يتفكك ليكون أيونات. هذه الخصائص جميعها تنتج من طبيعته المستقطبة.

السعة الحرارية العالية للماء تساعد في الحفاظ على درجة الحرارة

إن درجة حرارة أيّ مادة هي قياس مدى سرعة حركة جزيئاتها الفردية. وبالنسبة إلى الماء، فإنّ كمية كبيرة من الطاقة الحرارية يجب أنْ تُعطى للماء لتكسير العدد الكبير من الروابط الهيدروجينيّة التي تحدّ من حركة جزيئات الماء الفردية. ولهذا، يقال: إن للماء **سعة حرارية Specific heat** عالية، تُعرف بأنّها كمية الحرارة التي يجب أنْ تكتسب أو تفقد لتغيير درجة حرارة جرام واحد من مادة درجة مئوية واحدة (°س). الحرارة النّوعيّة تقيس مدى مقاومة مادة لتغير درجة حرارتها عند اكتسابها أو فقدانها حرارة، ولأنّ المواد المستقطبة لها الاستعداد لتكوين روابط هيدروجينية، فإنّ سعتها الحرارية تتناسب طرديًّا مَع درجة الاستقطاب فيها. الحرارة النّوعيّة للماء (1 كالوري / جرام / درجة سلسيوس) تساوي الضعف بالنسبة إلى معظم مركبات الكربون وتسعة أضعاف تلك التي للحديد. إن الأمونيا فقط، التي هي أكثر استقطابًا من الماء وتكون روابط هيدروجينية قوية جدًا، لها سعة حرارية أعلى من الماء (1.23 كالوري/جرام / درجة سلسيوس). ومَع هذا، فإنّ 20% من الروابط الهيدروجينيّة فقط تتكسر عند تسخين الماء من درجة حرارة 0° إلى 100° س.

وبسبب الحرارة النّوعيّة العالية للماء، فإنه يسخن ببطء أكثر بكثير من أيِّ مركَّب آخر تقريبًا، ويحافظ على درجة حرارته ثابتة مدة أطول حتى بعد توقف تسخينه. تمكن هذه الخاصية المخلوقات الحية، التي تحتوي على نسبة عالية من الماء، أنْ تحتفظ بدرجة حرارتها الداخلية ثابتة تقريبًا. إن الحرارة التي تنتج من التفاعلات الكيميائيّة داخل خلايا ستؤدي حتمًا إلى تدمير هذه الخلايا لولا أنّ الماء الموجود داخلها يعمل على امتصاص هذه الحرارة.

درجة تبخير الماء العالية تعمل على تلطيف درجة الحرارة

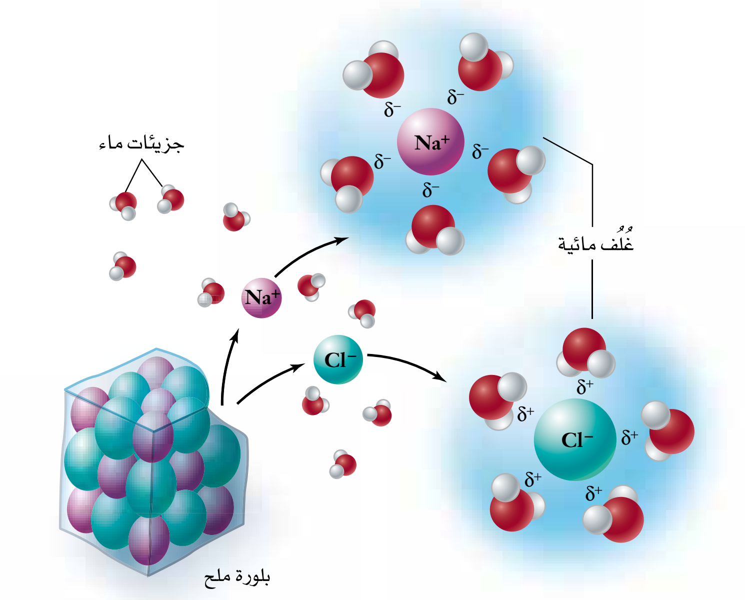
حرارة التبخر Heat of vaporization هي كمية الحرارة اللازمة لتحويل جرام واحد من مادة من سائل إلى غاز. تلزم كمية كبيرة من الطاقة الحرارية (586 كالوري) لتنجز هذا التغير في الماء. ولأن تحول الماء من سائل إلى غاز يتطلب امتصاص طاقة لتكسير روابطه الهيدروجينيّة الكثيرة، فإنّ تبخر الماء من سطح يؤدي إلى تبريد ذلك السطح. تتخلص كثير من المخلوقات الحية من الحرارة الزائدة في أجسامها عن طريق التبريد بالتبخر، ومثال ذلك عملية التعرق في الإنسان والكثير من الفقريات الأخرى.

الماء الصلب أقل كثافة من الماء السائل

عند درجات الحـرارة المنخفضة، تتشابك جزيئات الماء مَـعَ بعضها لتكون شبكة بلّورية من الروابط الهيدروجينيّة، مكونة الجليد (انظر الشكل 2-9). ومن المثير للاهتمام، أنْ نجد أنّ الجليد أقل كثافة من الماء السائل؛ لأنّ الروابط الهيدروجينيّة فـي الجليد تباعد بين جزيئـات الماء مسافة لا بأس بها. هـذه الميزة غير العادية هـي التي تمكّن الجبال الجليدية مـن الطفو. لو لم تكن للماء تلك الخاصية، لكانت الأجســام المائية جميعها جليـدًا حتمًا تقريبًا، تاركة فقط طبقـة المياه السطحية الضحلـة لتذوب سنويًّا. طفو الجليد مهمّ بيئيًّا، إذ يعني أنّ الأجسام المائية تتجمد مـن الأعلى إلى الأسفـل، وليس من القاع إلى الأعلى. إن المـاء السائل تحت سطح الجليـد الـذي يغطي معظـم البحيرات فـي الشتاء يسمـح للأسمـاك والحيوانات الأخرى بأن تعيش فصل الشتاء دون أن تتجمد.

خصائص الماء بوصفه مذيبًا مُذيب تُساعد على تحريك الأيونات والجزيئات المستقطبة

تحتشد جزيئات الماء بإحكام حول أيّ مادة تحمل شحنة كهربائية، سواء كانت تلك المادة تحمل شحنة كهربائية كليّة (أيون) أو فصلًا في الشحنة (جزيئات مستقطبة). مثال على ذلك، يتكون السّكّروز (سكر المائدة) من جزيئات تحتوي على مجموعات الهيدروكسيـل (OH) المستقطبة. تذوب بلّورة السكر بسرعة في الماء؛ لأنّ جزيئات الماء تقدر أنْ تكوّن روابط هيدروجينية مَعَ مجموعات هيدروكسل فردية لجزيئات السكروز. لهذا، يُقال: إن السكروز ذوّاب *Soluble* في الماء. يدعى الماء مُذيبًا *Solvent*، ويسمى السكر مُذابًا Solute. كلّ مرّة يتفكك جزيء سكروز، أو ينفصل عن رفاقه، من بلورة سكر صلبة، تُحيط به جزيئات الماء في سحابة، مكونة غلافًا مائيًّا **Hydration shell** يمنعه من الترابط مَعَ جزيئات سكروز أخرى. تتكون الغلف المائية كذلك حول أيونات مثل Na^+ و Cl^- (الشكل 2-14).



الشكل 2-14

لماذا يذوب الملح في الماء. عندما تذوب بلورة من ملح الطعام في الماء، تنفصل أيونات صوديوم وكلور منفردة من شبكة الملح، وتصبح محاطة بجزيئات الماء. تتوجه جزيئات الماء حول أيون الكلور، بحيث تواجه أقطابها التي تحمل شحنة موجبة جزيئة أيونات الكلور السالبة الشحنة؛ جزيئات الماء المحيطة بأيونات الصوديوم تتوجه بطريقة عكسية، بحيث تواجه الأقطاب التي تحمل شحنة سالبة جزيئة أيونات الصوديوم الموجبة الشحنة. لن تُعاود Na^+ و Cl^- قط دخولها في الشبكة الملحية عندما تكون محاطة بغلف مائية.

يُعطي الماء بنية عضوية للجزيئات غير المستقطبة

تلجأ جزيئات الماء دائمًا لتكوين العدد الأعلى الممكن من الروابط الهيدروجينيّة. عند إضافة جزيئات غير مستقطبة مثل الزيوت، التي لا تكون روابط هيدروجينية، إلى الماء، فإنّ جزيئات الماء تعمل على إبعادها. فتُجبر الجزيئات غير المستقطبة على الارتباط مَعَ بعضها، مقللة بذلك من تفكيكها للترابط الهيدروجيني للماء. وفي الواقع، فإنها ترتد عن الاتصال المباشر مَعَ الماء. ولهذا السبب، فإنه يُشار إليها **بكارهة الماء Hydrophobic** (مصدر يوناني "ماء" *hydros*، "يخاف" *phobos*). وبخلاف ذلك، فالجزيئات المستقطبة، التي تُكوّن روابط هيدروجينية بسهولة مَعَ الماء، يُقال: إنها **مُحبّة للماء Hydrophilic**.

ميل الجزيئات غير المستقطبة للتكتل في الماء يدعى **إقصاء كاره الماء Hydrophobic exclusion**. بدفع أجزاء الجزيئات الكارهة للماء معًا، يُرغم الماء هذه الجزيئات على أخذ أشكالٍ محددة. يمكن أنّ تؤثر هذه الخاصية كذلك في تركيب البروتينات، DNA، والأغشية البيولوجية. في الحقيقة، يُعد التفاعل بين الجزيئات غير المستقطبة والماء أمرًا مُهمًّا للأنظمة الحيويّة.

يستطيع الماء أنْ يكوّن أيونات

تتكسر الروابط التساهمية في جزيء ماء تلقائيًّا أحيانًا. في الماء النقي على حرارة °25 س، تحصل هذه العملية لجزيء واحد فقط من كلّ 550 مليون جزيء ماء. وعندما تحصل، فإنّ بروتونًا (نواة ذرة الهيدروجين) ينطلق من الجزيء. ولأن البروتون المنفك يفتقد الإلكترون السالب الشحنة الذي كان يتشارك معه، فإنّ شحنته الموجبة لم يعد هناك ما يوازنها، فيُصبح أيون الهيدروجين، H^+. ما تبقى من جزيء الماء المتفكك، الذي يحتفظ بالإلكترون المشارك من الرابطة التساهمية، يحمل شحنة سالبة، ويُكون أيون الهيدروكسيد، OH^-. وتدعى عملية تكوين الأيون التلقائية هذه التأين *Ionization*:

$$H_2O \longrightarrow OH^- + H^+$$

ماء — أيون الهيدروكسيد — أيون الهيدروجين (بروتون)

على درجة حرارة °25 س، يحتوي لتر من الماء على عُشْر مليون (أو 10^{-7}) مول من أيونات H^+. يُعرّف المول (أو الجزيئي) Mole بأنه وزن المادة بالجرامات المطابق للكتل الذرية للذرات جميعها في جزيء من تلك المادة. في حالة H^+، الكتلة الذرية تساوي واحدًا، ومول من أيونات الهيدروجين سوف يزن جرامًا واحدًا. يحتوي مول واحد من أيّ مادة دائمًا على 6.02×10^{23} جزيء من المادة. ولهذا، فإنّ التركيز المولاري Molar concentration لأيونات الهيدروجين في الماء النقي، والممثلة بـ $[H^+]$، هو 10^{-7} مول / لتر. (في الواقع، يرتبط أيون الهيدروجين عادة مَعَ جزيء ماء آخر ليُكون أيون الهيدرونيوم، (H_3O^+).

لا يُغير الماء درجة حرارته بسرعة بسبب حرارته النّوعيّة العالية. في الأنظمة الحْيويّة، يُحافظ محتوى الماء العالي على درجات حرارة شبه ثابتة. تجيز حرارة تبخير الماء العالية التبريد بالتبخر؛ لأن جزيئات الماء المستقطبة تتماسك مَعَ بعضها، يتطلب فصلها طاقة كبيرة. يلتصق الماء كذلك بجزيئات مستقطبة أخرى، جاعلًا أياها ذائبة في محلول مائي، لكن الماء يعمل على صدّ الجزيئات غير المستقطبة. يتفكك الماء ليكون أيونات. تركيز أيون الهيدروجين للماء النقي يساوي 10^{-7} مول / لتر.

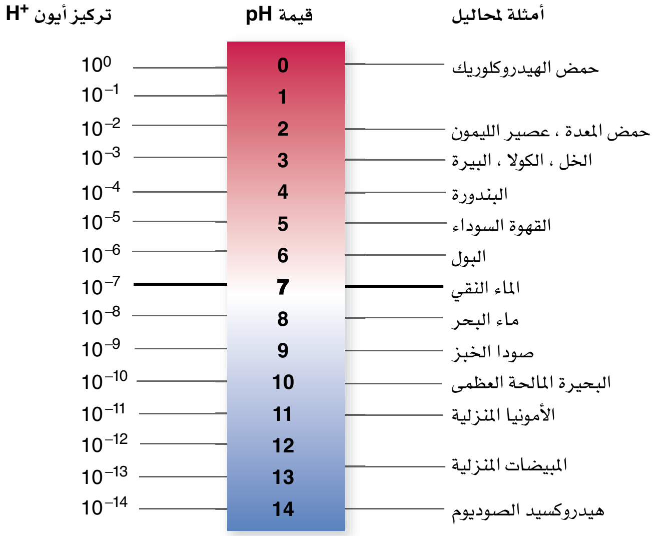
6-2 الأحماض والقواعد

إن تركيز أيونات الهيدروجين، وفي الوقت نفسه تركيز أيونات الهيدروكسيد، في محلول يُوصف باستعمال مصطلحات الحمضية Acidity والقاعدية Basicity. الماء النقي، له $[H^+]$ يساوي 10^{-7} مول / ليتر، يُعَدُّ متعادلًا، أي، لا حمضيًّا ولا قاعديًّا. لا بدّ من التذكر أنّ لكلّ أيون هيدروجين يتكون عندما ينحلّ الماء، يتكون مقابله كذلك أيون هيدروكسيد، وهذا يعني أن انحلال الماء يُنتج H^+ و OH^- بكميات متساوية.

مقياس الرقم الهيدروجيني pH يقيس تركيز أيون الهيدروجين

يُعَدُّ مقياس **الرقم الهيدروجيني pH scale** (الشكل 2-15) طريقة مناسبة للتعبير عن تركيز أيون الهيدروجين في محلول ما. هذا المقياس يُعرّف الـ **pH**، التي تعني "هيدروجين جزئي"، بأنه سالب اللوغاريتم لتركيز أيون الهيدروجين في المحلول:

وحيث إن لوغاريتم تركيز أيون الهيدروجين هو ببساطة أس التركيز المولاري لأيون الهيدروجين، فإنّ pH تساوي الأس مضروبًا في (1-). بالنسبة إلى الماء، إذن، فإنّ تركيز (H^+) الذي يساوي 10^{-7} مول /لتر يماثل قيمة pH 7. هذه هي نقطة التعادل - اتزان بين H^+ و OH^- - على مقياس pH. هذا الاتزان يحدث لأنّ انحلال الماء يُنتج كميات متساوية من H^- و OH^-.



الشكل 2-15

مقياس الرقم الهيدروجيني أو pH. تُشير قيمة الرقم الهيدروجيني لمحلول إلى تركيز أيونات الهيدروجين فيه. المحاليل التي لها pH أقل من 7 تُعد حمضية، أما التي لها pH أكبر من 7 فهي قاعدية. المقياس لوغاريتمي، بحيث إن تغير قيمة pH وحدة واحدة يعني تغيرًا في تركيز أيونات الهيدروجين يساوي عشرة أضعاف. مثلًا، عصير الليمون أكثر حمضية بمئة مرة من عصير البندورة، وماء البحر أكثر قاعدية بعشر مرات من الماء النقي، الذي له pH تساوي 7.

لاحظ أنه، لأن مقياس pH لوغارتميًّا *Logarithmic*، فإنّ الاختلاف في وحدة واحدة على هذا المقياس يُمثل تغيرًا في تركيز أيون الهيدروجين يُعادل عشرة أضعاف. فمحلول له pH تساوي 4 إذن، يحتوي على تركيز أيون هيدروجين عشر مرات أكثر من محلول له pH تساوي 5 ومئة مرة أكثر من محلول له pH تساوي 6.

الأحماض

أيّ مادة تتفكك في الماء لتزيد تركيز أيونات الهيدروجين (وتخفض قيمة pH) تسمى حمضًا. كلما كان الحمض أقوى، أطلق كمية أكبر من H^+ ومن ثم كانت قيمة pH له أقل. فمثلًا، حمض الهيدروكلوريك (HCl)، الذي يوجد بوفرة في المعدة، يتأين بشكل كامل في الماء. ينحل محلول مخفف من HCl تركيزه 10^{-1}مول/لتر ليكون 10^{-1}مول / لتر من أيونات الهيدروجين، معطيًا المحلول pH تساوي 1. إن pH شراب الليمون الذي تتناوله في يوم حار تساوي 2 تقريبًا.

القواعد

المادة التي ترتبط مَعَ أيونات H^+ عندما تذوب في الماء، وبذلك تخفض $[H^+]$، تسمى قاعدة. ولهذا فإنّ المحاليل القاعدية لها قيم pH أعلى من 7. القواعد القوية جدًا، مثل هيدروكسيد الصوديوم (NaOH)، لها قيم pH تساوي 12 أو أكثر. كثير من المواد التي تُستعمل بشكل عام في عملية التنظيف، مثل الأمونيا والمواد المُبيضة، تُنجز عملها بسبب قيم pH العالية لديها.

المحاليل المنظمة (الدارئة) تُحافظ على ثبات قيم pH

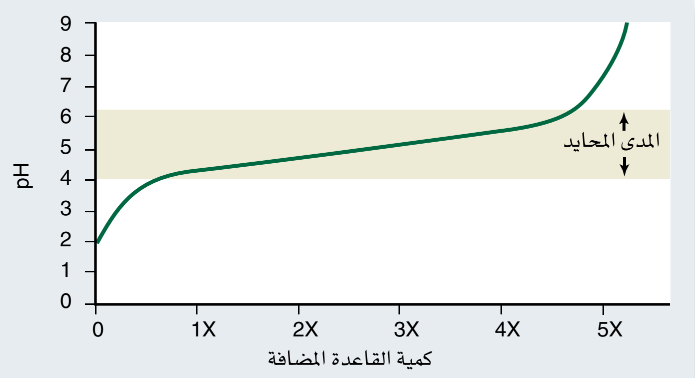
إن قيمة pH داخل معظم الخلايا الحية تقريبًا، وفي السائل المحيط بالخلايا في المخلوقات متعددة الخلايا، إلى حدّ ما قريبة من 7. معظم الأنزيمات في الأنظمة الحَيويّة سريعة التأثر بـ pH؛ في أحوال كثيرة، أي تغير صغير في pH سيؤدي إلى تغير في شكلها، ما يُعطل أنشطتها جاعلًا إياها بلا فائدة. ولهذا السبب، فمن الضروري أن تحافظ الخَليّة على مستوى ثابت لـ pH.

ولكن التفاعلات الكيميائيّة الحَيويّة تنتج باستمرار أحماضًا وقواعد داخل الخلايا. علاوة على ذلك، فإنّ كثيرًا من الحيوانات تتغذى على مواد تكون حمضية أو قاعدية. مشروبات الكولا، على سبيل المثال، هي محاليل حمضية متوسطة القوة (على الرغم من أنها محاليل مخففة). وعلى الرغم من تلك الاختلافات في تراكيز H^+ و OH^-، تبقى قيمة pH في المخلوق الحي ثابتة نسبيًّا بفعل المحاليل المنظمة (الشكل 2-16).

المحلول المنظم Buffer مادة تُقاوم التغيرات في pH. تعمل المحاليل المنظمة بإطلاق أيونات الهيدروجين عند إضافة قاعدة واستحواذ أيونات الهيدروجين عند إضافة حمض، وبالنتيجة الإجمالية، في الحفاظ على تركيز أيونات الهيدروجين ثابتة نسبيًّا.

تتألف معظم المحاليل المنظمة، داخل المخلوقات الحية، من أزواج من المواد، أحدها حمض والآخر قاعدة. وأهم المحاليل المنظمة في دم الإنسان هو المحلول المكون من زوج من الحمض والقاعدة يتألف من حمض الكربونيك (الحمض) والبيكربونات (القاعدة). هاتان المادتان تتفاعلان في زوج من التفاعلات المنعكسة. في البداية، يرتبط ثاني أكسيد الكربون والماء ليكونا حمض الكربونيك، الذي ينحل في تفاعل ثانٍ مُعطيًا أيون البيكربونات والهيدروجين.

ولو أنّ حامضًا أو مادة أخرى يضيف أيونات هيدروجين إلى الدم، فإنّ أيونات البيكربونات تعمل بوصفها قاعدة، وتزيل أيونات الهيدروجين الفائضة بتكوين حمض الكربونيك. وبشكل مماثل، لو أنّ مادة قاعدية تزيل أيونات هيدروجين من



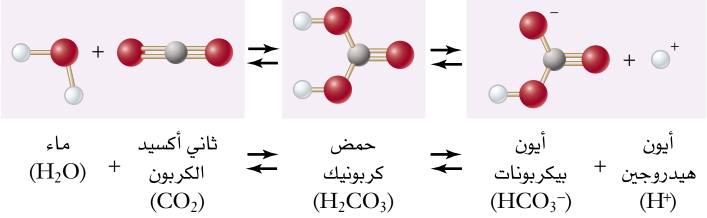
الشكل 2-16

المحاليل المنظمة (الدارئة) تُقلل من التغيرات في pH. إضافة قاعدة إلى محلول تعادل بعضًا من الحمض الموجود فيه، ما يرفع قيمة pH. وهكذا، في حين يتحرك المنحنى يمينًا، مُظهرًا التزايد في قيم القاعدة المضافة، فهو أيضًا يرتفع إلى قيم pH أعلى. يساعد المحلول المُنظم على ارتفاع المنحنى أو هبوطه ببطء شديد على مدى جزء من مقياس pH، يسمى "المدى المحايد أو مدى التنظيم" لذلك المحلول المنظم.

استقصاء

بالنسبة إلى هذا المحلول المنظم، فإنّ إضافة قاعدة ترفع قيمة pH بشكل أسرع عندما تكون قيمة pH أقل من 4، ممّا لو كانت فوق هذه القيمة. كيف يمكن تعليل هذا السلوك؟

الدم، فإنّ حمض الكربونيك ينحلّ، مطلقًا أيونات هيدروجين في الدم. التفاعلات المنعكسة التي تحوِّل بشكل مُتبادل حمض الكربونيك والبيكربونات تعمل بذلك على



ثبات قيمة pH للدم.

فتفاعل ثاني أكسيد الكربون والماء لتكوين حمض الكربونيك يُعدّ أمرًا حاسمًا؛ لأنه يسمح للكربون، الضروري للحياة، بأن يُضاف إلى الماء من الهواء. إن المحيطات على سطح الأرض غنية بالكربون بسبب تفاعل ثاني أكسيد الكربون مَعَ الماء.

في حالة مرضية تُسمى حموضة الدم، تنخفض قيمة pH دم الإنسان، الذي تكون عادة نحو 7.4، إلى نحو 7.1 أو أقل. هذه الحالة تؤدي إلى الوفاة إذا لم تُعالج في الحال. والحالة المضادة لتلك، قلوية الدم، حيث يرتفع الرقم الهيدروجيني للدم بقيمة مماثلة، وهذه كذلك حالة خطيرة جدًا.

الرقم الهيدروجيني، الذي يدعى pH، لمحلول يساوي سالب لوغاريتم تركيز أيونات الهيدروجين في المحلول. ومن ثم، فإنّ قيم pH المنخفضة تدل على تركيز عالٍ للهيدروجين (محاليل حمضية)، وقيم pH العالية تدل على تركيز منخفض للهيدروجين (محاليل قاعدية). حتى التغيرات الصغيرة في قيم pH يمكن أن تكون ضارة للحياة. المحاليل المنظمة في المخلوقات، مثل المحلول المنظم ثاني أكسيد الكربون/ بيكربونات في الإنسان، يُحافظ على قيم pH

مراجعة المفاهيم

ضمن نطاق ضيق.

1-2 طبيعة الذّرّات

المادة كلّها تتكون من ذرات (الشكل 2-2).

- تتكون الذّرّات من نواة تحتوي على بروتونات موجبة الشحنة، ونيوترونات متعادلة مُحاطة بمدار أو أكثر يحتوي على إلكترونات سالبة الشحنة.
- حتى تكون الذّرّة متعادلة كهربائيًّا، يجب أن تحتوي العدد نفسه من البروتونات والإلكترونات.
- تسمى الذّرّات التي تكسب أو تخسر إلكترونات أيونات.
- إذا خسرت ذرة إلكترونات فسيكون لها شحنة موجبة، وتُسمى أيونًا موجب الشحنة. وإذا اكتسبت الذّرّة إلكترونات فسيكون لها شحنة سالبة، وتُسمى أيونًا سالب الشحنة.
- يُعرف كلّ عنصر عن طريق عدده الذّرّيّ، وهو عدد البروتونات الموجودة في النواة.
- الكتلةُ الذريةُ مجموعُ كتل البروتونات والنيوترونات في ذرة ما.

تسمى الذّرّة النظير إذا فاق عدد النيوترونات عدد البروتونات.

- النظائر أشكال مختلفة للعنصر نفسه، لكن لها أعداد مختلفة من النيوترونات، ولذلك كتل ذرية مختلفة.
- العناصر المُشعة غير مستقرة، وتتفكك لعناصر أصغر عددًا.
- معدل التحلل لأي عنصر مُشع يكون ثابتًا.
- يُعبر عن التفكك بالعمر النصفي، وهو الزمن الضروري لتفكك 50% من الذّرّات.

الإلكترونات تحدد سلوك الذّرّات.

- تزداد الطاقة الكامنة في الإلكترونات كلما زادت المسافة بينها وبين النواة. الإلكترونات المستثارة تستطيع أن تتحرك مؤقتًا لمستوى طاقة أعلى، وتزيد من طاقتها الكامنة.
- يسمى فقدان الإلكترونات من ذرة ما أكسدة.
- يسمى اكتساب الإلكترونات اختزالًا.
- يمكن للإلكترونات الانتقال من ذرة إلى أخرى في تفاعلات اختزال وأكسدة مزدوجة.

(انظر الشكل في العمود الأيسر، صفحة 21).

2-2 العناصر الموجودة في الأنظمة الحيويّة

يعتمد الجدول الدّوريّ على تفاعلات الإلكترونات في المدار الأخير.

- يوجد 90 عنصرًا بشكل طبيعي في القشرة الأرضية.
- اثنا عشر من هذه العناصر موجود في المخلوقات الحية بكميات أكبر من ضئيلة.
- العناصر التي لها مدارات خارجية ممتلئة بالإلكترونات تكون خاملة. وهذه موجودة في العمود الأخير من الجدول الدّوريّ.

3-2 طبيعة الروابط الكيميائيّة

تحتوي الجزيئات على اثنتين أو أكثر من الذّرّات المتشابهة المرتبطة بروابط كيميائية. تحتوي المركبات على اثنين أو أكثر من العناصر المختلفة.

- تحدث الروابط الأيونيّة عند تجاذب نوعين مختلفين من الأيونات التي تحمل شحنات متضادة. الروابط الأيونيّة يمكن أن تكون قوية، ولكن ليست بقوة الرابطة التساهمية (الشكل 2-8 ب).
- الروابط التساهمية تحدث عند تشارك زوج أو أكثر من الإلكترونات بين ذرتين. يمكن أن تُكوِّن ذرة واحدة روابط تساهمية مَعَ ذرات أخرى عدة.
- الروابط التساهمية هي الأقوى، وهي المسؤولة عن استقرار الجزيئات العضوية.
- السالبية الكهربائية هي ميل الذّرّة لسحب الإلكترونات إليها. فهي تزيد عبر الدورات، وتقل أسفل المجموعات في الجدول الدّوريّ.
- الروابط التساهمية غير المستقطبة تتضمن مشاركة متساوية للإلكترونات بين الذّرّات.
- تتضمن الروابط التساهمية المستقطبة مشاركة غير متساوية للإلكترونات بين الذّرّات. وهذا يحدث بين الذّرّات التي بينها اختلاف كبير في السالبية الكهربائية.
- التفاعلات الكيميائيّة تصنع، أو تكسر، أو تغير الروابط بطرق أخرى. تؤثر درجة الحرارة، والرقم الهيدروجيني، pH، والمحفزات في معدلات التفاعل.

4-2 الماء: مركب حيوي

يمكن فهم الحياة من خلال كيمياء الماء (الشكل 2-11 أ).

- الروابط الهيدروجينيّة هي تفاعلات ضعيفة بين الهيدروجين الحامل لشحنة موجبة جزئية في جزيء والأكسجين الحامل لشحنة سالبة جزئية في جزيء آخر.
- التماسك هو ميل جزيئات الماء للالتصاق ببعضها نتيجة الترابط الهيدروجيني.
- التلاصق يحدث عندما تلتصق جزيئات الماء مَعَ جزيئات مستقطبة أخرى.

5-2 خصائص الماء

للماء خصائص عدّة؛ لأنه مستقطب.

- للماء حرارة نوعية عالية؛ لأنه يحتاج إلى كمية كبيرة من الطاقة لتفكيك الروابط الهيدروجينيّة. كمية الماء الكبيرة في المخلوقات تساعدها في الحفاظ على درجة حرارة الجسم.
- للماء حرارة تبخير عالية، تستعمل للتبريد. يتطلب تكسيرُ عدد كافٍ من الروابط الهيدروجينيّة استعمال كمية كبيرة من الحرارة، لكي يتحول الماء السائل إلى غاز.
- الروابط الهيدروجينيّة بين جزيئات الماء في حالته الصلبة أكثر تباعدًا منها في الحالة السائلة. نتيجة لذلك، فإنّ الجليد يطفو.
- الماء مُذيب جيد للمواد المستقطبة والأيونات. يلجأ الماء إلى صدّ المواد غير المستقطبة.
- الجزيئات أو أجزاء الجزيئات التي تكون مستقطبة هي مُحبة للماء. هذه المواد ستنجذب للماء.
- الجزيئات التي تكون غير مستقطبة هي جزيئات كارهة للماء. هذه المواد يتم صدّها من قبل الماء.
- بسبب هذا الإقصاء للمواد كارهة الماء، فإنّ الجزيئات غير المستقطبة أو مكوناتها تلجأ للتجمع لتكون أشكالًا محددة. وهذا يمكن أنْ يؤثر في شكل الجزيئات العضوية.

6-2 الأحماض والقواعد (الشكل 2-15)

يُكون الماء نوعين من الأيونات عند تكسر الروابط التساهمية.

- أيون الهيدروجين (H^+) يحمل شحنة موجبة، وأيون الهيدروكسيل (OH^-) يحمل شحنة سالبة.
- العلاقة بين H^+ وOH^- يُعبر عنها بالرقم الهيدروجيني، أو pH. وهذه تُعرف بأنها سالب لوغاريتم التركيز الأيوني للهيدروجين.
- مقياس pH هو لوغاريتمي، وفرق مقداره واحد على مقياس pH يعني تغيرًا مقداره عشر مرات في تركيز أيون الهيدروجين.
- إذا كان تركيز أيون الهيدروجين أكبر من تركيز أيون الهيدروكسيل، فإن المحلول يكون حمضيًّا، وقيمة pH له أقل من 7 وحدات. وإذا كان تركيز أيون الهيدروجين أقل من تركيز أيون الهيدروكسيل، فسيكون المحلول قاعديًّا، وقيمة pH له أعلى من 7 وحدات.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. الصفة التي تُميز بين ذرة (الكربون مثلًا) وأخرى (الأكسجين مثلًا) هي عدد:
أ . الإلكترونات. ب. البروتونات.
ج. النيوترونات. د . البروتونات والنيوترونات مجتمعة.

2. إذا كان لذرة إلكترونٌ واحدٌ فقط في مدارها الأخير (مستوى الطاقة الأخير)، فعلى الأغلب أنها ستكوّن:
أ . رابطة واحدة تساهمية مستقطبة.
ب. رابطتين تساهميتين غير مستقطبتين.
ج. رابطتين تساهميتين.
د . رابطة أيونية.

3. الذّرّة التي تحمل شحنة موجبة كليّة يجب أن تملك عدد:
أ . بروتونات أكثر من النيوترونات.
ب. بروتونات أكثر من الإلكترونات.
ج. إلكترونات أكثر من النيوترونات.
د . إلكترونات أكثر من البروتونات.

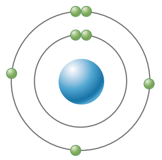
4. النظيران C^{12} و C^{14} يختلفان عن بعضهما في عدد:
أ . النيوترونات. ب. البروتونات.
ج. الإلكترونات. د . ب وج.

5. الذّرّة التي تملك إلكترونات أكثر من البروتونات تسمى:
أ . عنصرًا. ب. نظيرًا.
ج. أيونًا موجب الشحنة. د . أيونًا سالب الشحنة.

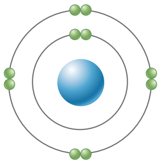
6. واحدٌ مما يأتي لا يُعد صفة للعناصر الأكثر وجودًا في المخلوقات الحية:
أ . العناصر لها كتلة ذرية منخفضة.
ب. العناصر لها عدد ذري أقل من 21.
ج. العناصر تمتلك ثمانية إلكترونات في مستوى الطاقة الخارجي لها.
د . تفتقر العناصر لإلكترون أو أكثر من مستوى الطاقة الأخير لديها.

7. واحد مما يأتي يُتوقع أن يكون أيونًا موجب الشحنة:
أ . الفلورين (F). ب. الهيليوم (He).
ج. البوتاسيوم (K). د . البورون (B).

8. ارجع إلى العنصر الظاهر في الصورة. عدد الروابط التساهمية التي يمكن لهذه الذّرّة تكوينها هو:
أ. اثنتان.
ب. ثلاث.
ج. أربع.
د . لا شيء.



9. ارجع إلى العنصر الظاهر في الصورة. عدد الروابط التساهمية التي يمكن لهذه الذّرّة تكوينها هو:
أ. اثنتان.
ب. ثلاث.
ج. أربع.
د . لا شيء.



10. الرابطة الأيونيّة تتماسك مَعَ بعضها عن طريق:
أ . تشارك إلكترونات المدار الأخير.
ب. التجاذبات بين الأيونات التي تحمل الشحنة نفسها.
ج. تجاذب الشحنات بين إلكترونات المدار الأخير.
د . التجاذبات بين أيونات تحمل شحنات متضادة.

11. تختلف الروابط التساهمية المستقطبة عن الروابط التساهمية غير المستقطَبة:
أ . في الرابطة التساهمية المستقطبة تتشارك الإلكترونات بالتساوي بين الذّرّات.
ب. في الرابطة التساهمية غير المستقطبة يوجد تجاذب شحنات بين نواتي الذّرّات.
ج. هناك فرق كبير في السالبية الكهربائية للذرات في الرابطة غير المستقطَبة.
د . هناك فرق كبير في السالبية الكهربائية للذرات في الرابطة المستقطَبة.

12. الرابطة الهيدروجينيّة يمكن أن تكون:
أ . عندما يكون الهيدروجين جزءًا من الرابطة التساهمية المستقطَبة.
ب. في الماء فقط.
ج. بين أي ذرات كبيرة ذات سالبية كهربائية مثل الأكسجين.
د . عندما تتشارك ذرتا هيدروجين بإلكترون واحد.

13. واحدة من الصفات الآتية للماء لا تُعد نتيجة لمقدرته على تكوين روابط هيدروجينية:
أ . خاصية التماسك. ب. حرارته النوعية عالية.
ج. مقدرته على العمل بوصفه مُذيبًا. د . له pH متعادلة.

14. المادة التي لها تركيز عالٍ من أيونات الهيدروجين:
أ . تسمى قاعدة. ب. تسمى حمضًا.
ج. لها قيمة pH عالية. د . ب وج.

أسئلة تحدٍّ

1. العناصر التي تُكون أيونات هي مهمة لسلسة من العمليات البيولوجية. لقد درست عن الأيونات الموجبة الشحنة، الصوديوم (Na^+)، والكالسيوم (Ca^{2-}) والبوتاسيوم (K^+) في هذا الفصل. استعمل معرفتك في تعريف الأيون موجب الشحنة لتُحدد أمثلة أخرى من الجدول الدّوريّ.

2. تدور فكرة رئيسة شائعة في المنشورات التي تتعلق بقصص الخيال العلمي حول وجود أشكال من الحياة تعتمد في أساسها على مادة السيليكون مغيرًا بذلك حياتنا التي تعتمد في أساسها على الكربون. قيّم إمكانية وجود حياة تعتمد في أساسها مادة السيليكون معتمدًا على التركيب الكيميائي واحتمال تكوين الروابط الكيميائيّة لذرة السيليكون.

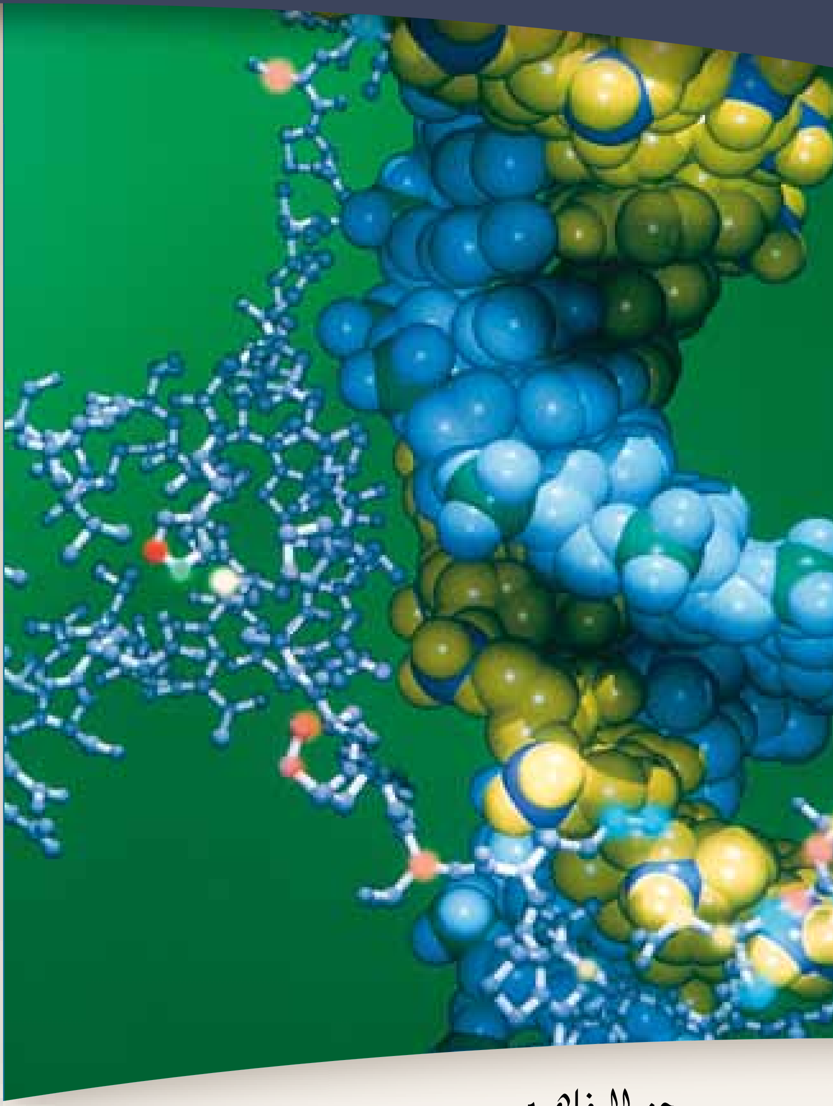
3. تركّزت الجهود الحديثة لوكالة الفضاء الأمريكية ناسا في البحث عن إشارات أو علامات للحياة على كوكب المريخ على البحث عن دليل لوجود ماء سائل في تاريخ الكوكب، مفضلة ذلك عن البحث مباشرة عن مخلوقات بيولوجية (حيّة أو على شكل أحافير). استعمل معرفتك لتأثير الماء في الحياة على الأرض؛ لتبني حجّة لتبرير هذا التوجه.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.
ARIS™

الفصل 3

الوحدات الكيميائيّة البنائيّة للحياة

The Chemical Building Blocks of Life



مقدّمة

تحتوي كأس من الماء على جزيئات أكثر من عدد النّجوم في السماء. ولكن هناك كثير من الجزيئات أكبر بكثير من جزيئات الماء التي تتكوَّن من الآف الذّرّات، وتتكون من مئات الجزيئات التي ترتبط مع بعضها لتكوِّن سلاسل طويلة. هذه التجمعات الكبيرة، التي تصنعها المخلوقات الحيّة، تُدعى **الجزيئات الكبيرة Macromolecules**. وكما تعلم، فإنَّ الجزيئات الكبيرة تُقسم إلى أربعة أنواع: الكربوهيدرات، والأحماض النّوويَّة، والبروتينات، والدُّهون، وهذه الجزيئات تُشكِّل الوحدات الكيميائية الْبنائيّة الأساسيّة التي تتكون منها المخلوقات الحية جميعها.

تحتوي الجزيئات الكبيرة الْبيولوجيّة جميعها على مركبات تحتوي على الكربون. لهذا؛ سنبدأ حديثنا في هذا الفصل بمُلخص بسيط عن الكربون وكيميائيته. إنَّ دراسة كيمياء الكربون، بسبب أهميته الْبيولوجيّة، تُدعى الكيمياء العضويّة.

موجز المفاهيم

1-3 الكربون: يُشكِّل بنية الجزيئات الْبيولوجيّة

- *المجموعات الوظيفيّة تُسبِّب الاختلافات في الخصائص الْجزيئيّة.*
- *الآيزوميرات مركبات لها صيغ جزيئية مُتشابهة وبنائية مختلفة.*
- *تضم الجزيئات الكبيرة الكربوهيدرات، والأحماض النّوويَّة، والبروتينات، والدُّهون.*

2-3 الكربوهيدرات: جزيئات مُخزِّنة للطّاقة وجزيئات بنائية

- *السّكّريّات الأحادية هي سكّريّات بسيطة.*
- *الآيزوميرات السّكّريّة تمتلك اختلافات بنائية.*
- *السّكّريّات الثنائية تُستخدم بوصفها جزيئات ناقلة في النبات، وتزوِّد الحيوانات بالغذاء.*
- *عديدة التّسكّر تزوِّدنا بتراكيب بنائية ومركبات مُخزِّنة للطّاقة.*

3-3 الأحماض النّوويَّة: جزيئات المعلومات

- *الأحماض النّوويَّة مُبلمراتٌ من النيوكليوتيدات.*
- *يحمل DNA الشّيفرة الْوراثيّة.*
- *RNA هو منسوخ سلسلة DNA.*
- *النيوكليوتيدات الأُخرى هي أجزاء مُهمّة في تفاعلات الطاقة.*

4-3 البروتينات: جزيئات لها تراكيب ووظائف متنوعة

- *البروتينات مُبلمرات من الأحماض الأمينيّة.*
- *مستويات البناء (التركيب) البروتيني.*
- *الموتيفات والحقول صفات تركيبية إضافية.*
- *تعتمد عملية انطواء البروتين على بروتينات الشّبيرون.*
- *بعض الأمراض تنتج من انطواء البروتين بشكل غير صحيح.*
- *التّمسُّخ يبطل عمل البروتينات.*

5-3 الدُّهون: جزيئات كارهة للماء

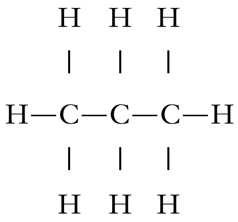
- *تتكوَّن الدُّهون من مُبلمرات معقَّدة من الأحماض الدُّهنية مُرتبطة مع الجليسيرول.*
- *تُشكِّل الدُّهون جزيئات ممتازة لتخزين الطاقة.*
- *تُشكِّل الدُّهون المُفسفرة الأغشية الخلويّة.*

1-3 الكربون: يُشكِّل بنية الجزيئات الْبيولوجيّة

في الفصل الثاني، راجعنا أساسيات الكيمياء. لا يوجد قوانين كيميائية جديدة في الأجهزة الْبيولوجيّة، حيث إنَّ الأجهزة الْبيولوجيّة لا تتعارض مَعَ القوانين الْكيميائيّة. لهذا، فإنَّ الكيمياء تُشكِّل أساس الأجهزة الْبيولوجيّة.

تتكوَّن بنية الجزيئات الْبيولوجيّة بشكل كبير من ذرات الكربون التي ترتبط مع بعضها أو مَعَ ذرات أُخرى مثل الأكسجين، أو النيتروجين، أو الكبريت، أو الهيدروجين. تستطيع الجزيئات التي تحتوي على الكربون تشكيل سلاسل مستقيمة، متشعبة، أو حتى حلقات، كرات، أو ملفات، وذلك بسبب قدرة الكربون على تشكيل أربع روابط تساهمية.

تُدعى الجزيئات المكوَّنة من الكربون والهيدروجين **الهيدروكربونات Hydrocarbon**. وحيث إنَّ الروابط التَّساهمية بين الكربون والهيدروجين تُخزِّن مقدارًا جيدًا من الطاقة، فإنَّ الهيدروكربونات تُعَدّ وقودًا جيدًا. فمثلًا البنزين، غني بالهيدروكربونات، وغاز البروبان، هو من الهيدروكربونات، حيث يتكون من سلسلة من ثلاثة كربونات وثماني ذرات هيدروجينية مرتبطة بها. الصيغة الْكيميائيّة لغاز البروبان هي C_3H_8،والصيغة البنائيّة له مُبيَّنة كما يأتي:



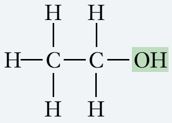
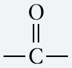
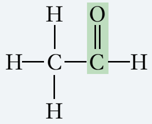
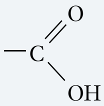
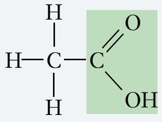
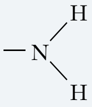
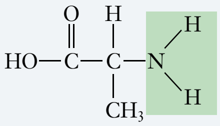
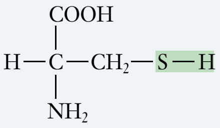
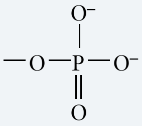
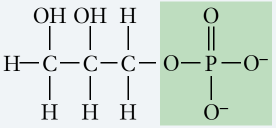
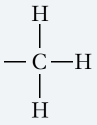
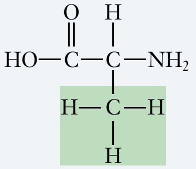
الصيغة الْبنائيّة لغاز البروبان

من الناحية النَّظرية، لا يوجد هناك حدود لطول سلسلة مُكوَّنة من ذرات الكربون. كما سنصف فيما تبقى من هذا الفصل، فإنَّ الأنواع الأربعة للجزيئات الْبيولوجيّة في الغالب تتكون من مركبات تحتوي على سلاسل كربونية ضخمة.

المجموعات الوظيفية تُسبِّب اختلافات في الخصائص الْجزيئيّة

تمتلك ذرات الكربون والهيدروجين كهروسالبية مُتشابهة، لهذا فإنَّ الإلكترونات في الرَّابطة C—C و C—H موزعة بالتساوي، ولا يوجد اختلاف معنوي في الشُّحنة على سطح الجزيء. لهذا السبب، فإنَّ الهيدروكربونات تعدّ مُركبات غير مُستقطَبة. مُعظم الجزيئات الْبيولوجيّة التي تصنعها الخلايا، تحتوي ذرات أُخرى. وحيث إنَّ هذه الذّرات لها كهروسالبية مُختلفة، فإنَّ الجزيئات التي تحتويها تمتلك مناطق مشحونة جزئيًّا بشحنة موجبة أو سالبة، ولهذا فإنَّ هذه الجزيئات مُستقطَبة. إنَّ هذه الجزيئات يمكن أنْ نفكّر فيها كما لو أنّ C—H هو القلب، ويتصل به مجموعات جزيئية، تُسمّى **مجموعات وظيفية Functional groups**، فمثلًا، مجموعة OH— المُتَّصلة هي مجموعة وظيفية تُدعى مجموعة الهيدروكسيل.

المجموعات الوظيفية تمتلك خصائص كيميائية مُحدَّدة تحافظ عليها بغض النظر عن مكان وجود هذه المجموعات. فمثلًا مجموعات الهيدروكسيل والكاربونيل (C=O)، هي مجموعات مُستقطَبة بسبب الكهروسالبية للأكسجين (كما وصف في الفصل الثاني). مجموعات وظيفية أُخرى تضم مجموعات الكاربوكسيل (COOH) والفوسفات (PO_4) الحمضية ومجموعة الأمين (NH_2) القاعدية. إنَّ كثيرًا من هذه المجموعات الوظيفية تستطيع المشاركة في تكوين الروابط الهيدروجينية. إنَّ المانح والمستقبل في الروابط الهيدروجينية يمكن معرفته بناءً على الكهرومغناطيسية المُعطاة سابقًا في (الجدول 2-2). (الشكل 3-1) يوضِّح هذه المجموعات الوظيفية المهمة من الناحية الْبيولوجيّة، ويُبيِّن الْجُزيئات الكبيرة الموجودة فيها.

المجموعة الوظيفية	الصيغة البنائية	المثال	موجود في
هيدروكسيل	—OH	 إيثانول	الكربوهيدرات والبروتينات والأحماض النووية والدهون
كاربونيل		 أستألدهايد	الكربوهيدرات والأحماض النووية
كاربوكسيل		 حامض الخليك	البروتينات والدهون
أمين		 ألانين	البروتينات والأحماض النووية
سلفهيدرل	—S—H	 سيستين	البروتينات
فوسفات		 فوسفات الجليسرول	الأحماض النووية
ميثل		 ألانين	البروتينات

الشكل 3-1

المجموعات الوظيفية الأساسية. تعمل هذه المجموعات بوصفها وحدات خلال التَّفاعلات الْكيميائيّة، وتمنح خصائص كيميائية مُحدَّدة للمركبات التي تملكها. فمثلًا، تقوم مجموعات الأمين بجعل المركب الذي يحتويها قاعديًا، فيما تقوم مجموعة الكاربوكسيل بجعل المركب حمضيًا. هذه المجموعات ليست مُقتصرة على الأمثلة المذكورة في عمود "موجود في" لكنّها تتوزع بشكل واسع في الْجُزيئات الْبيولوجيّة.

الجدول 3-1	الجزيئات الكبيرة		
الجزيء الكبير	الوحدة الأساسية	الوظيفة	مثال
الكربوهيدرات			
النشا، الجلايكوجين	جلوكوز	تخزين الطاقة	البطاطا
السيليوز	جلوكوز	الجدار الخلوي في الخلايا النباتية	الأوراق؛ خيوط الكرفس
الكايتين	جلوكوز معدّل	تراكيب دعامية	قشرة السرطعون
الأحماض النّوويّة			
DNA (حمض نووي منقوص الأكسجين) RNA (حمض نووي رايبوزي)	نيوكليوتيدات نيوكليوتيدات	يشكل الرسائل التي تحملها الجينات يحتاج إليه التعبير الجيني	الكروموسومات RNA الرسول
بروتينات			
وظيفية	الأحماض الأمينية	التحفيز؛ النقل	الهيموجلوبين
بنائية	الأحماض الأمينية	دعامة	الشعر؛ الحرير
الدُّهون			
الشحوم	جليسيرول وثلاثة أحماض دهنية	تخزين الطاقة	زبدة؛ زيت الذرة، الصابون
الدُّهون المفسفرة	جليسيرول، وثلاثة أحماض دهنية، مجموعة فوسفات، ومجموعة R مستقطَبة	الأغشية الخلوية	فوسفوتايدل كولين
البروستاجلاندين	5 حلقات كربونية مع ذيلين غير مُستقطبين	رسائل كيميائية	بروستاجلاندين (E)
ستيرويدات	4 حلقات كربونية مدمجة	الأغشية؛ الهرمونات	كولستيرول؛ إستروجين
تيربينات	سلاسل كربونية طويلة	الصبغات؛ دعامة بنائية	كروتين؛ مطاط

الآيزوميرات مركَّبات لها صيغ جزيئية مُتشابهة وبنائية مختلفة

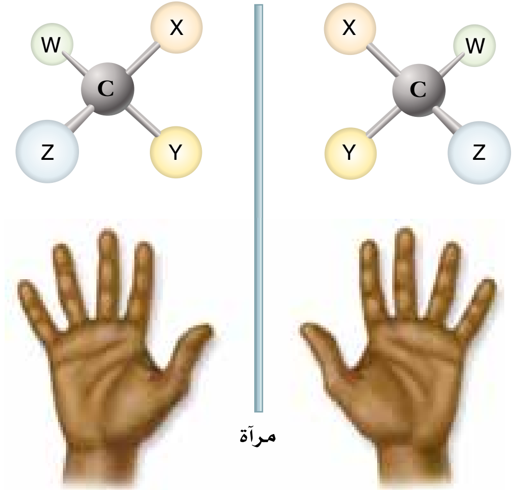
المركبات العضوية التي تمتلك صفات جزيئية مُتشابهة، ويمكن أنْ توجد بأشكال مُختلفة تُدعى **الآيزوميرات Isomers**. إذا وُجدت الاختلافات في البناء الحقيقي للهيكل الكربوني، فإنها تُسمّى الآيزوميرات الْبنائيّة. فيما بعد سوف نرى أنّ الجلوكوز والفركتوز هي آيزوميرات بنائية للصيغة الجزئية $C_6H_{12}O_6$. شكل آخر من الآيزوميرات يُسمّى آيزوميرات فراغية، هذه الآيزوميرات لها هيكل كربوني متشابه، لكنها تختلف في كيفية ترتيب المجموعات المرتبطة بهذا الهيكل.

تتعرف الأنزيمات في الأنظمة الْبيولوجيّة على نوع واحد، مُحدَّد وخاص من الآيزوميرات الفراغية. مجموعة جزئية من الآيزوميرات الفراغية، تُدعى المتضادّات الضوئية *Enantiomers*، وهي في الحقيقة صورة لبعضها في المرآة. الجزيء الذي يمتلك نُسخًا عبارة عن صورة مرآة يُدعى جزيئًا غير متطابق أو **كايرال Chiral**. عندما تكون ذرة الكربون مُرتبطة بأربعة جزيئات مُختلفة، لا يوجد تماثل طبيعي (الشكل 3-2).

تتميز الجزيئات غير المُتطابقة بتأثيرها في الضوء المُستقطب. يوجد للضَّوء المُستقطب مستوى واحد، ويمكن للجزيئات غير المُتطابقة أن تحرف هذا المستوى إمّا إلى اليمين أو إلى اليسار. لذلك، فإنّنا ندعو الشّكلين غير المُتطابقين باليميني D. واليساري L. تميل الأنظمة الحية لإنتاج نوع واحد من نوعي المركبات غير المُتطابقة؛ وعلى سبيل المثال، نجد في معظم المخلوقات الحية سُكَّريات يمينية وأحماضًا أمينيّة يساريّة.

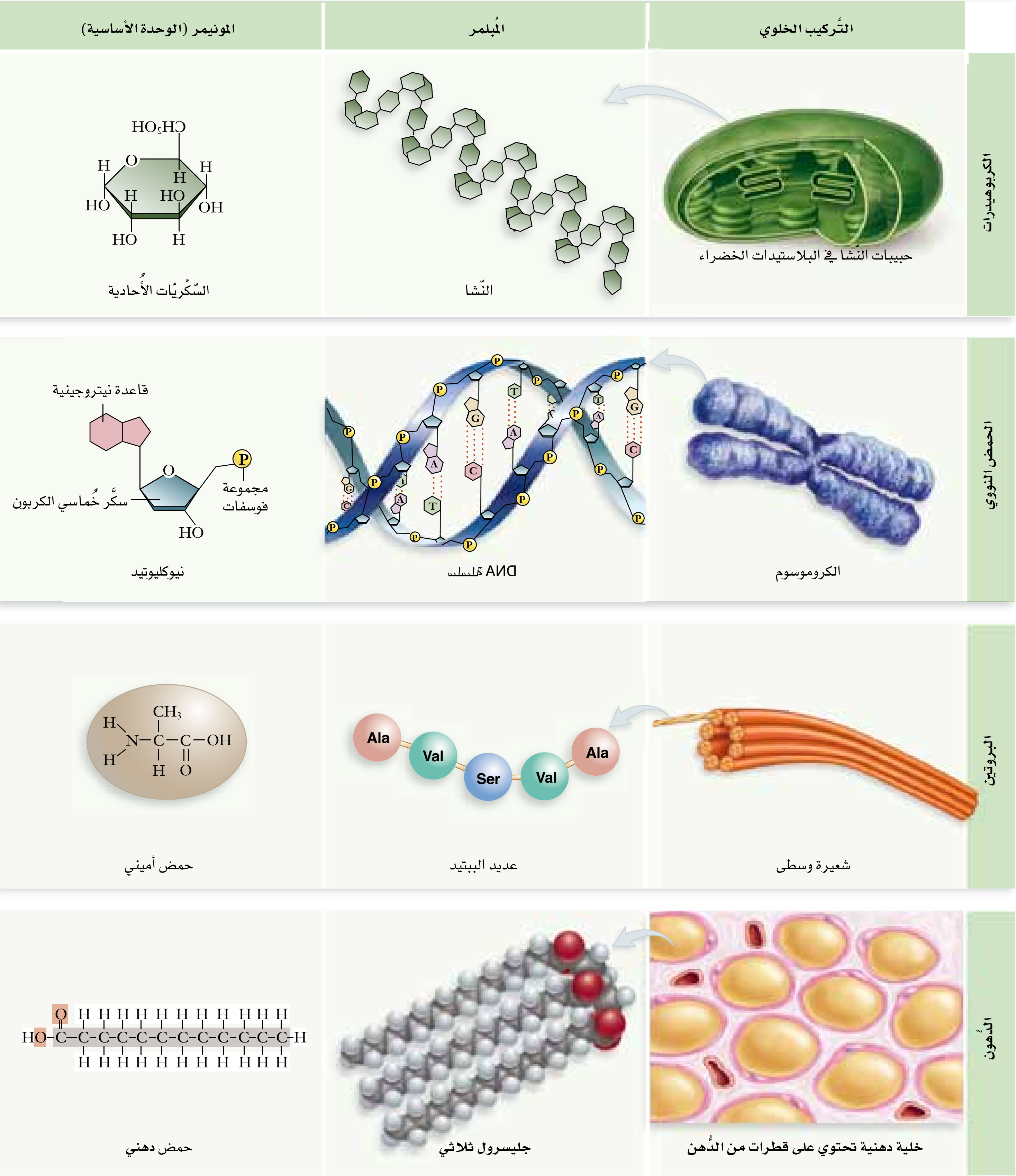
تضم الجزيئات الكبيرة الكربوهيدرات، الأحماض النّوويّة، والبروتينات، والدُّهون

كما ذُكِرَ في البداية، وُزِّعَت الجُزيئات الْبيولوجيّة الكبيرة على أربع مجموعات: الكربوهيدرات، والأحماض النّوويَّة، والبروتينات، والدُّهون (جدول 3-1). في معظم الأوقات، تعدّ هذه الجزيئات الكبيرة مبلمرات. **المُبلمر Polymer** هو جزيء طويل تكوَّن عن طريق ربط مجموعة كبيرة من الوحدات الصغيرة، التي تُسمّى **مُونمرات Monomers**، مثل عربات القطار التي ترتبط مع بعضها لتُشكِّل القطار. إنَّ طبيعة المُبلمر تُحدَّد بطبيعة المونمر المُستخدم لبناء المُبلمر. فمثلًا، الكربوهيدرات المُعقَّدة مثل النَّشا تُعَدُّ مُبلمرات من سكر بسيط حلقي، الأحماض النّوويَّة (DNA, RNA) هي مُبلمرات من النيوكلتيدات (الشكل 3-3)؛ البروتينات هي مبلمرات من الأحماض الأمينية، والدُّهون هي مُبلمرات من الأحماض الدُّهنية (انظر الشكل 3-3). تُبنى هذه السلاسل الطويلة من تفاعلات كيميائية تُسمّى تفاعلات نزع الماء، وتُحطَّم عن طريق تفاعلات التحليل المائي.



الشكل 3-2

الجزيئات غير المُتطابقة (الكايرال). عندما ترتبط ذرة الكربون بأربع مجموعات مُختلفة، فإنَّ الجزيء النَّاتج يُسمّى كايرال. يمكن لهذا الجزيء أن يُكوِّن آيزوميرات التي هي صور مرآة. المُركبات الظَّاهرة بالصورة تمتلك المجموعات الأربع نفسها، إلا أنَّها لا تنطبق على بعضها بشكل تام، تمامًا مثل يديك الاثنتين. هذه الأنواع من الآيزوميرات تُدعى "المُتضادات الضّوئيّة".



الشكل 3-3

مُبلمرات الجزيئات الكبيرة. الأنواع الأربعة من الجزيئات الكبيرة مُبيَّنة هنا. الكربوهيدرات والأحماض النّوويَّة، والبروتينات جميعها تُشكِّل مُبلمرات مصنوعة من مونمرات مُبيَّنة هنا. الدُّهون لا ينطبق عليها علاقة المُبلمرات والمونمرات، ولكنها مُكوَّنة من جلسيرول وحموض دهنية. الأنواع الأربعة مُبيَّنة هنا بالنسبة إلى أماكن وجودها في الخلية.

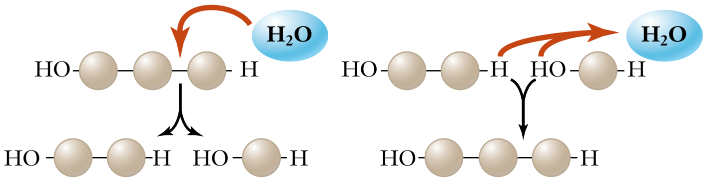
تفاعلات نزع الماء

على الرّغم من اختلاف المونميرات بين الجزيئات الكبيرة، إلا أنّ الأساس الكيميائي لعملية تصنيعها مُتشابه: لتشكيل روابط تساهمية من جزيئين من المُونمرات، يفقد أحد هذه المونمِرات مجموعة $OH-$ والآخر ذرة هيدروجين (H) (الشكل 3-4 أ). مثلًا، هذه الكيمياء البسيطة هي نفسها المُستخدمة لربط الأحماض الأمينية مع بعضها، أو تجميع وحدات الجلوكوز مع بعضها لتكوين النَّشا. هذا التفاعل يُستخدم لربط الأحماض الدُّهنية مع الجليسرول في الدُّهون.

يُدعى هذا التفاعل تكاثفًا أو **تفاعل نزع الماء Dehydration reaction**، وذلك كون إزالة $H-$ و $OH-$ تشبه تمامًا إزالة جزيء ماء (H_2O). يُفقد جزيء ماء لكلّ وحدة بنائية تُضاف إلى الجزيء الكبير. تحتاج هذه التفاعلات الكيميائيّة الحيوية وغيرها إلى أنْ تكون المواد المتفاعلة قريبة من بعضها، وأن تُضغط وتُكَسَّر الروابط الكيميائيّة الصحيحة كذلك. هذه العمليات من التَّوضُّع والشّد، تُدعى التحفيز، وتحدث في الخلية بفعل الأنزيمات.

تفاعلات التَّحلُّل المائيّ

تقوم الخلايا بتفكيك الجزيئات الكبيرة إلى وحداتها الْبنائيّة بتفاعلات في شكلها الأساسي، وهي مُعاكسة لتفاعلات نزع الماء، حيث يُضاف جزيء من الماء بدل أنْ يُفقد (الشكل 3-4ب). في هذه العملية، التي تُدعى **التَّحلُّل المائيّ Hydrolysis**، ترتبط ذرة هيدروجين مع واحدة من الوحدات الْبنائيّة، وترتبط مجموعة هيدروكسيل بالوحدة الأُخرى، مُحطِّمةً بذلك الرابطة التّساهمية الخاصة الموجودة في المُركَّب الكبير.



أ. التصنيع بنزع الماء ب. التحلل المائي

الشكل 3-4

تصنيع الجزيئات الكبيرة وتحطيمها.

أ. الجزيئاتُ الكبيرةُ الْبيولوجيّة مُبلمراتٌ تكوَّنت عن طريق ربط المونمرات مع بعضها عن طريق التَّصنيع بإزالة الماء. هذه العملية تُطلِق جزيء ماء لكلّ رابطة يتم تشكيلها. ب. تحطم الرَّوابط بين الوحدات الْبنائيّة يتضمن عملية تُدعى التَّحلُّل المائي، وهي تُرجع جزيء الماء المفقود في تفاعل إزالة الماء.

الأنظمة الحية تُصنَّع من أربعة أنواع رئيسة من الجزيئات الكبيرة. الجزيئات الكبيرة هي مُبلمرات، تتكوَّن من سلاسل طويلة من الوحدات الْبنائيّة المُتشابهة التي ترتبط مع بعضها عن طريق تفاعلات نزع الماء، وتُحطَّم عن طريق تفاعلات التَّحلُّل المائيّ.

2-3 الكربوهيدرات: جزيئات مُخزِّنة للطّاقة وجزيئات بنائيّة

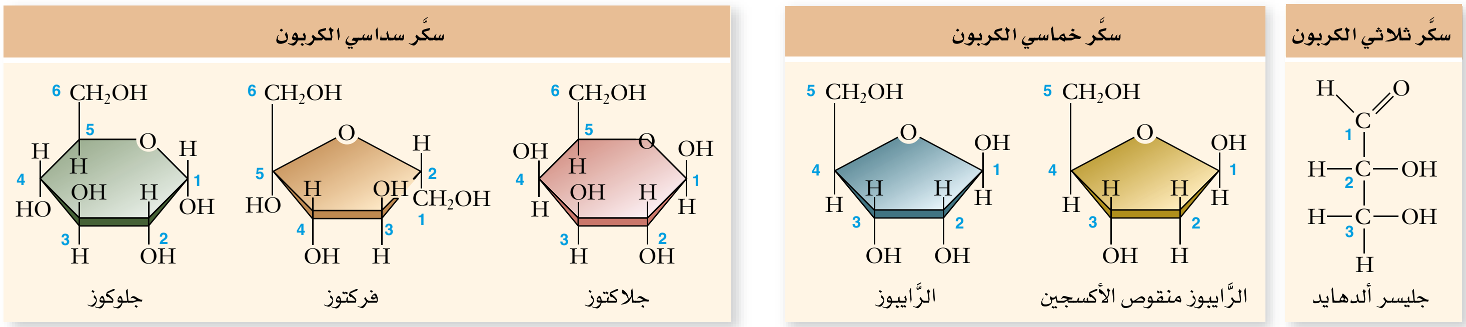
الكربوهيدرات Carbohydrates: مجموعة من الجزيئات التي تحتوي على: الكربون، والهيدروجين، والأكسجين بحسب النسبة المولية 1:2:1. ولها الصِّيغة التَّجريبية (التي تُبيِّن عدد الذّرّات في الجزيء عن طريق رقم سفلي) $(CH_2O)_n$، حيث n هو عدد ذرات الكربون. تُعدّ الكربوهيدرات مخزنًا جيدًا للطاقة، وذلك لأن الكربوهيدرات تحتوي على عدد كبير من الروابط بين الكربون والهيدروجين ($C-H$)، التي تُطلِق طاقة عند التّأكسد. تُعَدُّ السّكّريّات من بين أهم الجزيئات المُخزِّنة للطّاقة، وهي موجودة بأشكال عدة مُختلفة.

السّكّريّات الأُحادية هي سُكّريات بسيطة

إنّ أبسط الكربوهيدرات هي السّكّريّات **الأُحادية Monosaccharide** (إغريقيًّا *mono* «أُحادي» ولاتينيًّا *saccharum* تعني «سُكر»). السّكّريّات البسيطة يمكن أنْ تملك ثلاث ذرات من الكربون بالحد الأدنى، ولكن تمتلك السّكّريّات البسيطة التي تؤدي دورًا رئيسًا في تخزين الطاقة ست ذرات من الكربون (الشكل 3-5). الصِّيغة التجريبية للسكريات سداسية الكربون، هي:

$$C_6H_{12}O_6 \quad \text{أو} \quad (CH_2O)_6$$

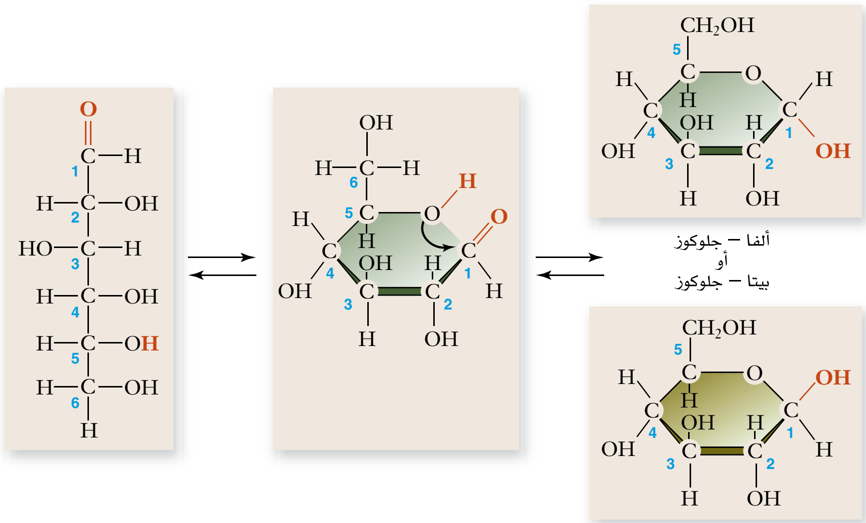
تأخذ السّكّريّات سداسية الكربون شكل سلاسل مستقيمة، لكن في البيئة المائية عادةً ما تُشكِّل هذه السّكّريّات حلقات.



الشكل 3-5

السّكّريّات الأُحادية. السّكّريّات الأُحادية، أو السّكّريّات البسيطة، تمتلك في حدها الأدنى 3 ذرات من الكربون، وعادةً ما تُستخدم بوصفها وحدات بنائية لتكوين جزيئات كبيرة. السُّكَّر الخماسيُّ الرَّايبوزي والرَّايبوز منقوص الأكسجين مُكوناتٌ للأحماض النّوويَّة (انظر الشكل 3-14). الجلوكوزُ سداسيُّ الكربون جزءٌ من الجزيئات الكبيرة المُخزِّنة للطّاقة. الأرقام باللّون الأزرق تُشير إلى ذرات الكربون. السّكّريّات الأحادية تقليديًّا تُرقم من الطَّرف الأكثر أكسدة.

الشكل 3-6



تركيب جزيء الجلوكوز. الجلوكوزُ جزيءٌ خطيٌّ، سداسيُّ الكربون يُشكِّل حلقة سداسية في المحاليل المائية. عندما يُغلق الجلوكوز ليُكوِّن حلقة يَنتُج هناك شكلان: ألفا-جلوكوز وبيتا-جلوكوز. تختلف هذه التَّراكيب فقط في موقع OH المُرتبطة بذرة الكربون رقم 1. يمكن تمثيل تركيب الحلقة بطرق عدة. الشَّكل هنا هو الأكثر شيوعًا، حيث يُرقم الكربون (باللّون الأزرق) تقليدًا من أجل جعل مُقارنة الأشكال سهلة. الخطوط العريضة تُمثل الأجزاء للجزيء التي تبرز من الصفحة في اتجاهك.

يُعدُّ الجلوكوز، الذي تطرقنا إليه في الفصل الثاني، من أهم السّكّريّات الأُحادية سداسية الكربون التي تُخزِّن الطّاقة. يمتلك الجلوكوز سبع روابط مُخزِّنة للطاقة C—H (الشكل 3-6). اعتمادًا على اتجاه مجموعة الكربونيل (C=O) عند إغلاق الحلقة، فإنّ جزيء الجلوكوز يوجد بشكلين مختلفين: ألفا (α) أو بيتا (β).

الآيزوميرات السّكّريّة تمتلك اختلافات بنائية

الجلوكوز ليس السكَّر الوحيد الذي يمتلك الصيغة الجزيئيّة $C_6H_{12}O_6$. توجد في الطبيعة آيزوميرات بنائية وآيزوميرات فراغية Stereoisomers لهذا السُّكَّر البسيط سداسي الكربون. الفركتوز هو آيزومير بنائي يختلف عن الجلوكوز في موقع مجموعة الكاربونيل (C=O)؛ الجلاكتوز هو من الآيزوميرات الفراغية، حيث يختلف عن الجلوكوز في موقع OH و H بالنسبة إلى الحلقة (الشكل 3-7). هذه الاختلافات عادةً ما تكون مسؤولة عن اختلافات وظيفية كبيرة بين هذه الآيزوميرات. البراعم التذوقية لديك تستطيع التّمييز بين هذه الآيزوميرات: يُعَدُّ جزيء الفركتوز ذا مذاق أحلى بكثير من الجلوكوز على الرّغم من أنَّ التَّركيب الكيميائي لهما مُتشابه. تستطيع الأنزيمات أيضًا التَّمييز بين هذه الآيزوميرات البنائيّة والآيزوميرات الفراغية التي تمتلك هيكلًا سداسيّ الكربون. إنَّ الآيزوميرات المُختلفة للجلوكوز ذات أهمية في تكوين المُبلرات التي تُصنع من جزيء الجلوكوز بوصفها وحدة بنائية، كما سترى لاحقًا في هذا الفصل.

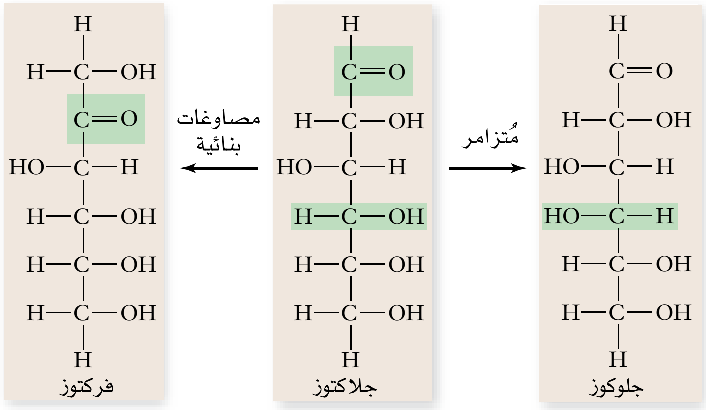
السّكّريّات الثنائية تُستخدم بوصفها جزيئات ناقلة في النَّبات وتُزوِّد الحيوانات بالغذاء

مُعظم المخلوقات الحية تنقل السّكّريّات في داخل أجسامها. في الإنسان ينتقل الجلوكوز في الدَّم بشكله البسيط أُحادي التَّسكُّر. في النبات وكثير من المخلوقات الحية، يُحوَّل الجلوكوز إلى شكل آخر قابل للنقل قبل أنْ يتمَّ نقله من مكان إلى آخر داخل المخلوق الحي. هذا الشَّكل، عادةً يكون أقل جاهزية لاستخدامه في عمليات الأيض.

إنَّ هذه الأشكال التي ينتقل بها السُّكَّر عادةً ما تُصنع بربط جزيئين من السّكّريّات الأُحادية مع بعضها لتُكوِّن سكرًا **ثنائي التَّسكُّر Disaccharide** (بالإغريقي *di* "اثنان"). تُشكِّل هذه السّكّريّات الثنائية مستودعًا جيدًا للجلوكوز، حيث لا تستطيع الأنزيمات القادرة على استخدام الجلوكوز بشكله المفرد في المخلوقات الحية تحطيم الرّابطة بين جزيئي أُحادية التَّسكُّر. وتكون الأنزيمات القادرة على فعل ذلك موجودة فقط في النَّسيج الذي يحتاج إلى استخدام الجلوكوز.

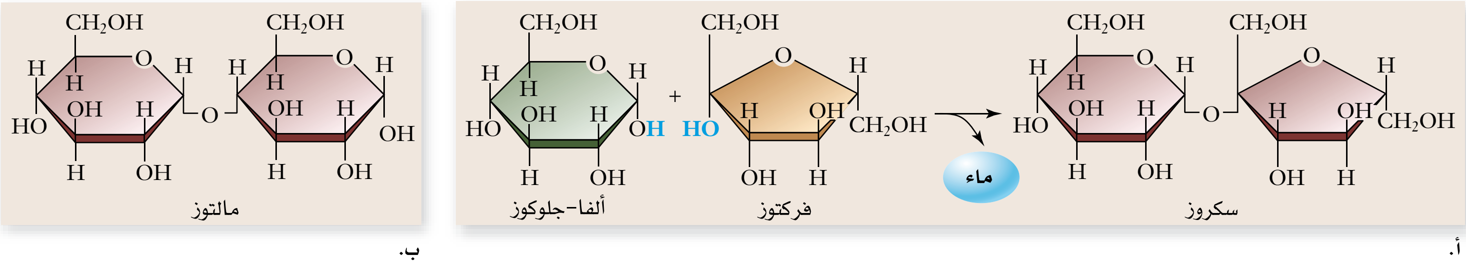
يختلف شكل السُّكَّر المنقول اعتمادًا على نوعية السّكّريّات الأُحادية التي ترتبط لتكوِّن السّكّريّات الثنائية. ويستطيع الجلوكوز أن يُشكِّل سُكّريات ثنائية قابلة للنَّقل، إما بارتباطه مع نفسه، أو مع غيره من السّكّريّات الأُحادية، مثل الفركتوز والجلاكتوز. عندما يرتبط الجلوكوز الأُحادي مع الآيزومير البنائي الفركتوز، فإنّ السُّكَّر الثنائي الناتج هو سكروز، أو سُكَّر المائدة (الشكل 3-8 أ). السَّكروز هو الشكل الذي يُستخدم لنقل الجلوكوز في معظم النباتات، وهو أيضًا السُّكَّر الذي يأكله معظم النّاس والحيوانات الأخرى. قصب السُّكَّر وسُكَّر الشمندر غنيان بالسكروز.

عندما يرتبط الجلوكوز مع الجلاكتوز، فإنَّ الناتج هو اللاكتوز، أو سُكَّر الحليب. كثير من الثّدييّات تزوِّد أطفالها الصِّغار بالطَّاقة على شكل سكر اللاكتوز. يكون مستوى الأنزيم المسؤول عن تحطيم اللاكتوز إلى مكوناته من السّكّريّات الأُحادية منخفضًا جدًا عند تلك الثّدييّات، ولهذا هم غير قادرين على معالجته والاستفادة منه بشكل فعّال بعكس أطفالهم الصِّغار. إنَّ مُعظم الطَّاقة الموجودة في اللاكتوز تُعَدُّ طاقة مُخزنة للأجيال. لهذا السبب في الثّدييّات يُعَدُّ اللاكتوز مصدر الطّاقة الأساسي للأبناء.



الشكل 3-7

الآيزوميرات والمتزامرات. جلوكوز، فركتوز، وجلاكتوز آيزوميرات ذات صيغة تجريبية $C_6H_{12}O_6$. الآيزومير البنائي للجلوكوز، مثل الفركتوز، يمتلك مجموعات كيميائية مُتشابهة مُرتبطة إلى ذرات كربونية مُختلفة. لاحظ أنّ ذلك يؤدي إلى تكوين حلقة خماسية في المحاليل المائية (انظر الشكل 3-5). الآيزوميرات للجلوكوز، مثل جلاكتوز، تمتلك مجموعات كيميائية مُتماثلة مُرتبطة إلى ذرات كربونية مُتشابهة لكن باتجاهات مُختلفة (OH— على ذرة الكربون رقم 4)



الشكل 3-8

كيف تتشكل السّكريّات الثنائية. بعض السّكريّات الثُّنائية تُستخدم لنقل الجلوكوز من جزء معين من جسم مخلوق إلى جزء آخر؛ أحد هذه الأمثلة هو السكروز (أ)، الموجود في قصب السّكّر. ثنائي التسكر الآخر هو المالتوز (ب)، الموجود في الحبوب، ويُستخدم للتّخزين.

عديدة التَّسكُّر تزوِّدنا بتراكيب بنائية ومركبات مُخزِّنة للطّاقة

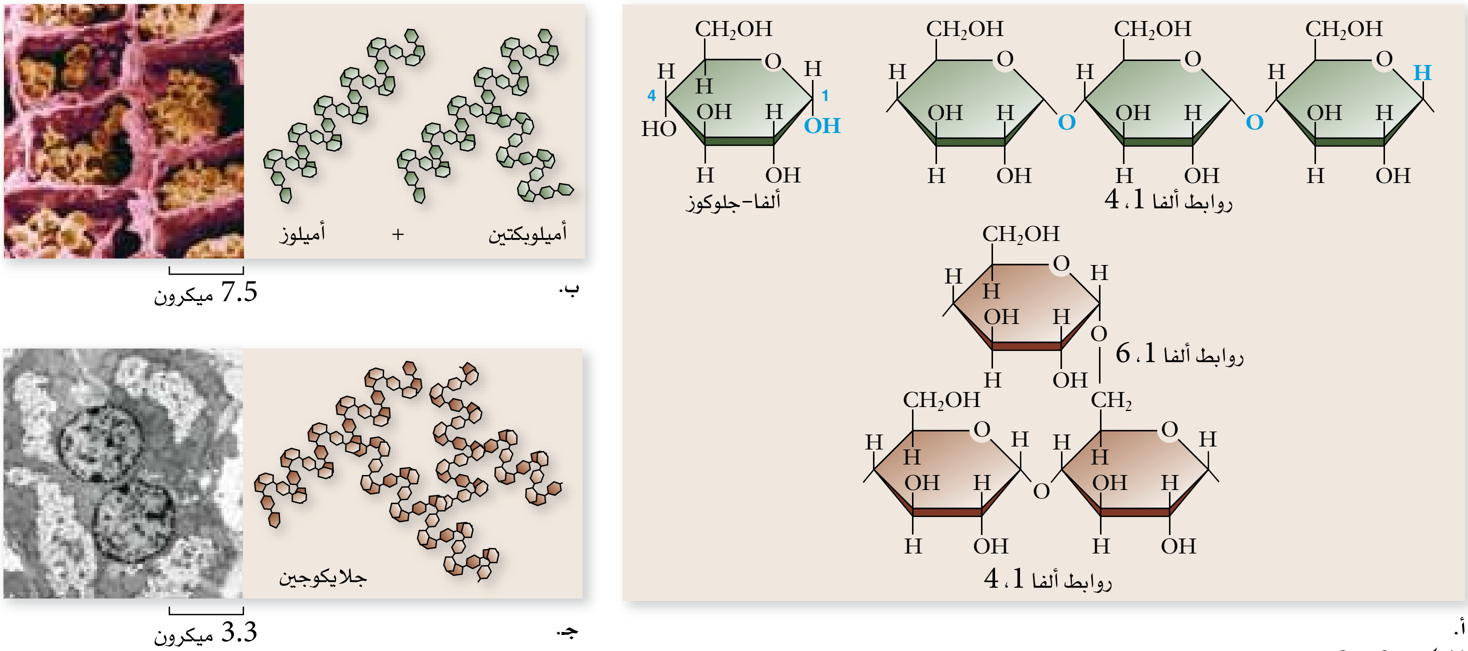
عديدة التَّسكُّر Polysaccharides هي مبلمرات طويلة مصنوعة من سُكَّريات أُحادية ترتبط مع بعضها عن طريق تفاعلات نزع الماء. **النَّشا Starch**، عديد التَّسكُّر مُخزِّن للطّاقة، يتكون من جزيئات جلوكوز من نوع ألفا (α) مُرتبطة مع بعضها على شكل سلاسل طويلة. **السليلوز Cellulose**، عديد تسكُّر بنائي، يتكون أيضًا من جُزيئات جلوكوز مُرتبطة مع بعضها لتكوِّن سلاسل طويلة. نوع جزيء الجلوكوز في السليلوز من نوع بيتا (β). حيثُ إنَّ النَّشا مُكوَّن من جلوكوز من نوع α تُسمّى الرَّابطة التي تربط من جزيئات الجلوكوز الرّابطة α والسليلوز يمتلك الرّابطة β.

النَّشا والجلايكوجين

تخزِّن المخلوقات الحية الطّاقة الأيضية الموجودة في السّكّريّات الأُحادية عن طريق تحويلها إلى سُكَّريات ثنائية، مثل المالتوز (الشكل 3-8 ب)، الذي بدوره يرتبط مع غيره ليُشكِّل سُكَّر عديد التَّسكُّر غير ذائب في الماء يُسمّى النّشا. يختلف النّشا بشكل رئيس في طريقة تشعبه.

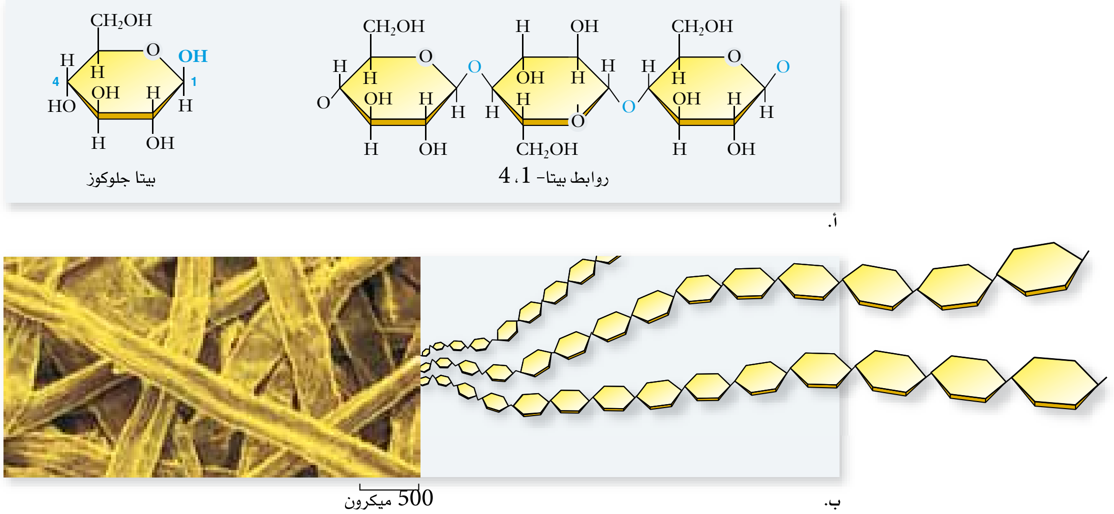
النَّشا الذي يملك تركيبًا بسيطًا هو الأميلوز، الذي يتكون من مئات عدة من جزيئات الجلوكوز من نوع α التي ترتبط مع بعضها لتُكوِّن سلاسل طويلة، غير مُتشعِّبة. تتكوَّن الرَّابطة بين ذرة الكربون رقم واحد من جزيء من الجلوكوز، وذرة الكربون رقم أربعة من جزيء جلوكوز آخر، تُسمّى الرّابطة الناتجة 4، 1 –α (الشكل 3-9 أ). تلتفُّ السَّلاسل الطَّويلة لجزيئات الأميلوز في الماء، هذه الصِّفة جعلت من جزيئات الأميلوز غير ذائبة في الماء. في البطاطا يُشكِّل الأميلوز 20% من النَّشا المُخزَّن (الشكل 3-9 ب).

ما تبقى 80% من النّشا في البطاطا ومعظم نشا النّبات، هو أكثر تعقيدًا من الأميلوز ويُدعى الأميلوبكتين. البكتينات هي سُكَّريات عديدة التَّسكُّر مُتشعِّبة. تحدث التَّشعبات عادةً بسبب الرَّوابط بين ذرة الكربون الأولى من جزيء الجلوكوز وذرة الكربون السادسة من جزيء الجلوكوز الآخر (الرَّابطة من نوع 6، 1 –α). هذه الفروع القصيرة، عادةً ما تكون مُكوَّنة من 20-30 جزيئًا من الجلوكوز، وتُسمّى أميلوزات قصيرة (الشكل 3-9 ب).



الشكل 3-9

مُبلمرات الجلوكوز النشا والجلايكوجين. أ. سلاسل النّشا مُكوَّنة من مُبلمرات من ألفا- جلوكوز ترتبط مع بعضها عن طريق روابط ألفا -1، 4 جلايكوسيدك. هذه السلاسل يمكن أنْ تتشعب عن طريق تكوين روابط من نوع ألفا- 1، 6 جلايكوسيدك. هذه المُبلمرات التخزينية تختلف عن بعضها بشكل رئيس في درجة التَّشعب لديها. ب. النَّشا موجود في النَّبات ومُكوَّن من أميلوز وأميلوبكتين، التي هي غير مُتشعبة ومُتشعبة، على التوالي. الشَّكل المُتشعب غير ذائب، ويُشكِّل حبيبات النَّشا في الخلايا النَّباتية. ج. الجلايكوجين موجود في الخلايا الحيوانية عادةً، وهو متشعب بشكل كبير، وغير ذائب، ويُشكِّل حبيبات الجلايكوجين.



الشكل 3–10

السليلوز مُبلمرات الجلوكوز. سلاسل النّشا مُكوَّنة من وحدات ألفا- جلوكوز، وسلاسل السليلوز مُكوَّنة من بيتا- جلوكوز. **أ.** لهذا، فإنَّ الرَّوابط بين جزيئات الجلوكوز المُتجاورة في السليلوز هي بيتا 1، 4 جلايكوسيدك. **ب.** السليلوزُ غيرُ مُتشعِّب، ويُشكل أليافًا طويلة. ألياف السليلوز مُمكن أن تكون قوية جدًا، ومُقاومة للتحطُّم الأيضي، ولهذا السبب، يُعَدُّ الخشب مادة بنائية جيدة.

إنَّ الجزيء المُشابه للنّشا في الحيوانات هو **الجلايكوجين Glycogen**. مثل الأميلوبكتين، الجلايكوجين هو عديد السّكّريّات غير ذائب في الماء، ويحتوي على تشعُّبات مصنوعة من سلاسل الأميلوز. يمتلك الجلايكوجين سلاسل أطول بكثيرمن النّشا النّباتي، وهو أكثرُ تشعبًا أيضًا (الشكل 3-9 ج).

السّليلوز

على الرّغم من أنَّ بعض سلاسل السّكّريّات تُخزِّن الطَّاقة، إلا أنَّ بعضها الآخر يعمل بوصفه مواد بنائية للخلايا. إذا أردنا ربط جزيئين من الجلوكوز ببعضهما، يجب أنْ تكون جزيئات الجلوكوز متشابهة في الشَّكل. السِّليلوز هو مُبلمر من جزيئات الجلوكوز من نوع (β) (الشكل 3-10). تتكوَّن الرَّابطة بين جزيئات الجلوكوز المُتجاورة بين ذرة الكربون رقم واحد من الجلوكوز الأول وذرة الكربون رقم أربعة من الجلوكوز الثاني. هذه الرَّابطة هي 1، 4 –β.

تختلف سلسلة مُكوَّنة من جزيئات الجلوكوز من نوع β بشكل كبير عن سلسلة مُكوَّنة من جزيئات الجلوكوز من نوع α كما هو موجود في النّشا. حيث تَصنع السِّلسلة غير المُتشعبة المُكوَّنة من جزيئات الجلوكوز من نوع β أليافًا قاسية. يُعدّ السليلوز التَّركيب الرئيس في الجدار الخلوي النباتي (الشكل 3-10). السليلوز شبيه من النَّاحية الكيميائيّة بالأميلوز. ولكن، هناك اختلاف واحد: الأنزيمات المُحطِّمة للنّشا الموجودة في معظم المخلوقات الحية لا تستطيع تحطيم الرَّابطة بين جزيئات الجلوكوز من نوع β لأنّها تتعرف إلى الرَّابطة α فقط.

السليلوز مادة بنائية جيدة، وذلك لأنّه لا يتحطَّم عن طريق معظم المخلوقات الحية. تلك الأعداد القليلة من الحيوانات القادرة على تحطيم السّليلوز تجده مصدرًا غنيًّا بالطّاقة. تستطيع بعض الفقاريات، مثل الأبقار، هضم السّليلوز بمساعدة البكتيريا والأوليّات التي تمتلك أنزيمات هاضمة للسليلوز، وتعيش هذه المخلوقات في الممرات الهضمية للفقاريّات.

الكايتن

الكايتن Chitin، هو التّركيب البنائي الموجود في مفصليات الأرجل وعدد كبير من الفطريات، وهو شكل مُعدَّل للسّليلوز، حيث يتم إحلال مجموعة -N أستيل N-acetyl بدلًا من مجموعة الهيدروكسيل في كل وحدة من الجلوكوز. عندما يرتبط الكايتن بالبروتين، فإنَّ الكايتن يكتسب قوة، ويصبح مادة قاسية ومُقاومة تُستخدم في بناء الهياكل الخارجية القوية للحشرات والقشريات (الشكل 3-11؛ انظر الفصل 33). عدد قليل من المخلوقات الحية قادرة على تحطيم الكايتن واستخدامه بوصفه مصدرًا للغذاء؛ كونها تمتلك أنزيم الكايتينيز، الذي يمكن استخدامه للوقاية من الفطريات.

السّكّريّات من بين أهم المركبات المحتوية على الطاقة في المخلوقات الحية. تمتلك السّكّريّات الأُحادية ما بين ثلاث إلى ست ذرات كربونية؛ ويمتلك السُّكّر الأُحادي سداسي الكربون شكلًا حلقيًا. إنَّ الاختلافات الْبنائيّة بين الآيزوميرات السّكّريّة تمنح هذه الجزيئات اختلافات وظيفية كبيرة. السّكّريّات الثنائية تتكون عن طريق ربط جزيئين من السّكّريّات الأُحادية. النّشا مبلمر من جزيء الجلوكوز من نوع α. معظم النّشا مُتشعب، ولا يذوب في الماء. الكربوهيدرات الْبنائيّة مثل السليلوز في النباتات هي سلاسل من سكّريات أُحادية مثل جزيء الجلوكوز من نوع β الذي يصعب هضمه.

الشكل 3–11

الكايتن. الكايتن هو العنصرُ البنائي الأساسي في الهياكل الخارجية في كثير من اللافقاريات، مثل جراد البحر الواضح في الصورة.

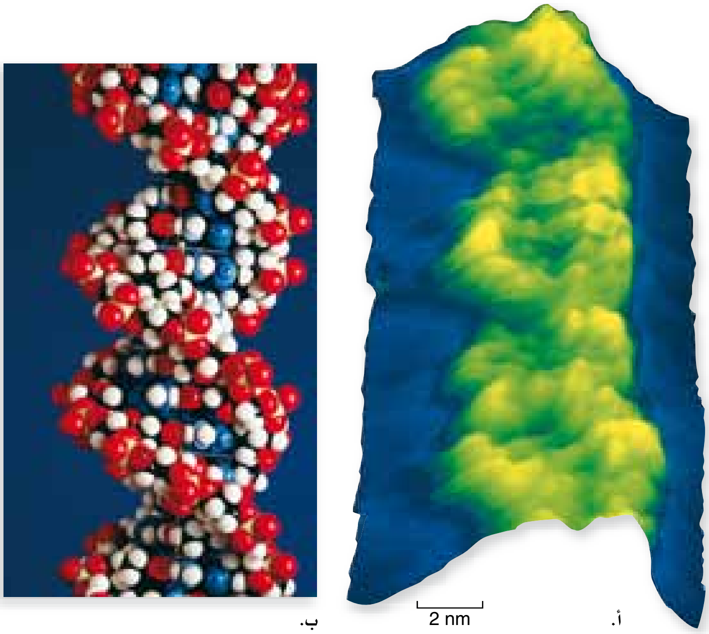
3-3 الأحماض النّوويَّة: جزيئات المعلومات

النَّشاط الكيميائي الحيوي لخلية ما يعتمد على إنتاج عدد كبير من البروتينات، تمتلك كل واحدة منها تسلسلًا خاصًّا. المعلومات التي نحتاج إليها لإنتاج هذه البروتينات تمرّ عبر الأجيال للمخلوقات الحية، ولا تمرجزيئات البروتينات نفسها.

الأحماض النّوويَّة أداةٌ لحمل المعلومات في الخلية، مثلها مثل الأقراص المُمغنطة التي تحمل المعلومات التي يستخدمها جهاز الحاسوب، أو مُخطَّط البناء الذي يستخدمه عُمَّال البناء، ومثل خرائط الطُّرق التي يستخدمها المُسافرون. هناك نوعان من الأحماض النّوويَّة، وهي الحمض النووي منقوص الأكسجين **(Deoxyribonucleic acid DNA**؛ الشكل 3-12) والحمض النووي الرَّايبوزي **Ribonucleic acid (RNA)**.

إنَّ الطَّريقةَ التي يقوم DNA بتسجيل المعلومات الوراثيّة المُستخدمة لبناء البروتينات (ستُناقش بشكل أوسع في الفصل 14) مشابهةٌ للطريقة التي تُسجَّل بها المعلومات في هذه الصفحة باستخدام الأحرف. من أهم الخصائص الفريدة التي تتميز بها الأحماض النّوويَّة عن غيرها من الجُزيئات الكبيرة، هي قدرتها على نسخ نفسها بشكل دقيق جدًا. تسمح هذه الصفة للمعلومات الوراثيّة بأن تُحفَظ خلال عملية الانقسام الخلوي، وخلال تكاثر المخلوقات الحية. يحتوي DNA الموجود بشكل رئيس في المنطقة النّوويَّة للخلايا، على معلومات وراثية ضرورية لبناء المخلوقات الحية.

تحتاج الخلايا إلى جزيء RNA لقراءة المعلومات المُخزَّنة على جزيء DNA وذلك لصناعة البروتينات. يشبه RNA تركيب DNA ويتكوَّن من نسخة منسوخة عن أجزاء من DNA. هذه النُّسخة تُستَخدم مثل مخططات لتحديد التسلسل الصَّحيح والخاص للأحماض الأمينية للبروتينات. هذه العملية سيتم وصفها بشكل أدق في (الفصل الـ 15).



الشكل 3-12

صور DNA. أ. صورة مجهرية بالمجهر الماسح النفقي لجزيء DNA (الألوان كاذبة؛ 2,000,000 مرة) تُبيِّن ثلاث لفات لجزيء DNA الحلزوني المُزدوج تقريبًا. ب. نموذج فراغي، وذلك للمقارنة مع صورة DNA الحقيقية في (أ).

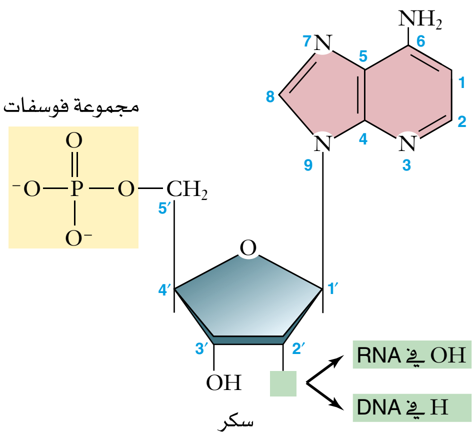
الأحماض النّوويَّة مُبلمراتٌ من النيوكليوتيدات

الأحماض النّوويَّة مُبلمراتٌ طويلةٌ من الوحدات المُتكررة التي تُدعى **نيوكليوتيدات Nucleotides**. يتكون كل نيوكليوتيد من ثلاثة أجزاء: سكر بنتوز أو السّكّر خماسي الكربون (رايبوز في RNA ورايبوز منقوص الأكسجين في DNA)؛ مجموعة فوسفات ($—PO_4$)؛ وقاعدة نيتروجينية عضوية (تحتوي على النيتروجين) (الشكل 3-13). عندما يتكوَّن مُبلمر الحمض النووي، ترتبط مجموعة الفوسفات في إحدى النيوكليوتيدات مع مجموعة الهيدروكسيل التَّابعة للسُّكر الخماسي من النيوكليوتيد الآخر، مُطلقةً الماء ومُشكلةً رابطة تُسمّى الفوسفودايستر بتفاعل يُعرف بتفاعل نزع الماء. **الأحماض النّوويَّة Nucleic acid** سلسلة من السُّكَّر الخماسيّ مُرتبطة مع بعضها عن طريق روابط الفوسفودايستر، وتَبرُز من هذه السِّلسلة السّكّريّة القواعد النيتروجينية (الشكل 3-14). هذه السلاسل من النيوكليوتيدات، عديد النيوكليوتيدات، لها أطراف مختلفة: مجموعة فوسفات على أحد الأطراف ومجموعة هيدروكسيل تابعة للسُّكَّر مُرتبطة على الطَّرف الآخر. يُشار تقليديًّا إلى هذه الأطراف بـ $5'$ ("five-prime," $—PO_4$) و $3'$ ("three-prime," —OH) نسبة إلى أرقام ذرات الكربون للسُّكَّر الخماسي (الشكل 3-14).

يوجد نوعان من القواعد النيتروجينية في النيوكليوتيدات: النوع الأول، البيورينات *Purines*، وهي جزيئات كبيرة، مُكوَّنة من حلقتين، وموجودة في DNA و RNA. نوعا البيورينات هما الأدنين (A) والجوانين (G). النَّوع الثاني، هو بيرميدينات *Pyrimidines*، هي جزيئات صغيرة، مُكوَّنة من حلقة واحدة، وتتضمن السّايتوسين (C)، موجودة في DNA و RNA)، الثايمين (T)، موجود فقط في DNA)، اليوراسيل (U، الموجودة فقط في RNA).

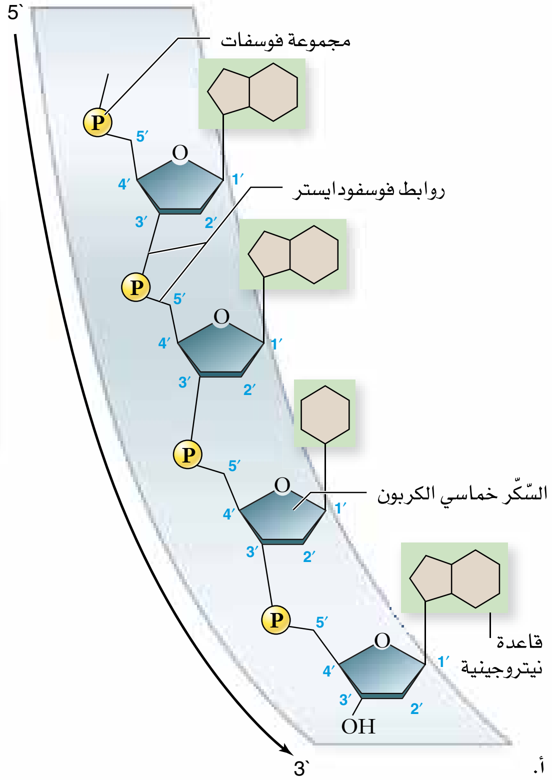
يحمل DNA الشّيفرة الوْراثيّة

تستخدم المخلوقات الحية تسلسل النيوكليوتيدات في DNA لتسجيل المعلومات التي تُحدد تسلسل الأحماض الأمينية في بروتينات تلك المخلوقات. هذه الطريقة

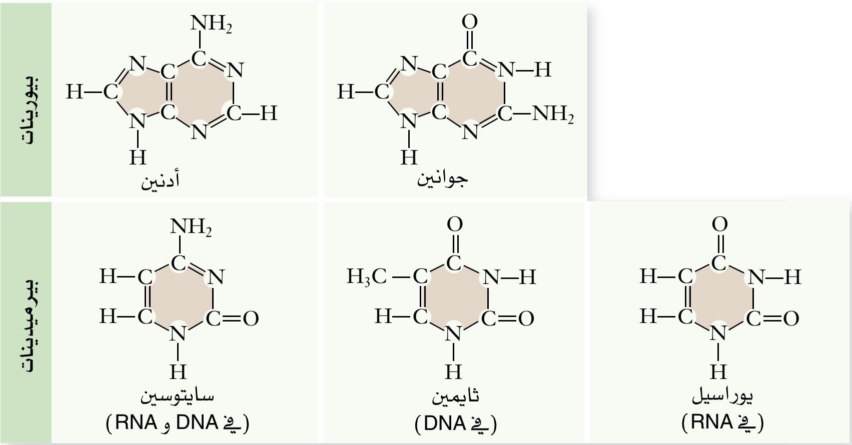


الشكل 3-13

تركيب النيوكليوتيد. تتكون الوحدات الْبنائيّة (النيوكليتدات) في DNA و RNA من ثلاثة عناصر: سُكَّر خُماسي الكربون (رايبوزي أو رايبوزي منقوص الأكسجين)، قاعدة نيتروجينية (الأدنين مُبيَّنة هنا)، ومجموعة فوسفات. لاحظ ترقيم ذرات الكربون(1`، 2`... إلخ) لتمييزها عن ترقيم حلقات القواعد.



أ.



ب.

الشكل 3-14

تركيب الحمض النَّووي والقواعد العضوية المُحتوية على النيتروجين.

أ. في الحمض النووي، ترتبط القواعد النيتروجينية ببعضها عن طريق روابط فسفودإيستر تتشكل بين مجموعة الفوسفات لإحدى النيوكليوتيدات مع السُّكر في النيوكليوتيد اللاحق. يُسمى هذا العمود العمود الفقري الفوسفودايستر، وتبرز منه القواعد العضوية. إنَّ العمود الفقري هذا يحتوي على طرفين مُختلفين: الطرف المُحتوي على مجموعة الفوسفات `5 والطرف الهيدروكسيلي `3 (الأرقام آتية من الأعداد على السُّكر).

ب. القواعد النيتروجينية العضوية مُمكن أن تكون بيورينات وبيرميدينات. القاعدة ثايمين موجودة في DNA، والقاعدة يوراسيل موجودة في (RNA).

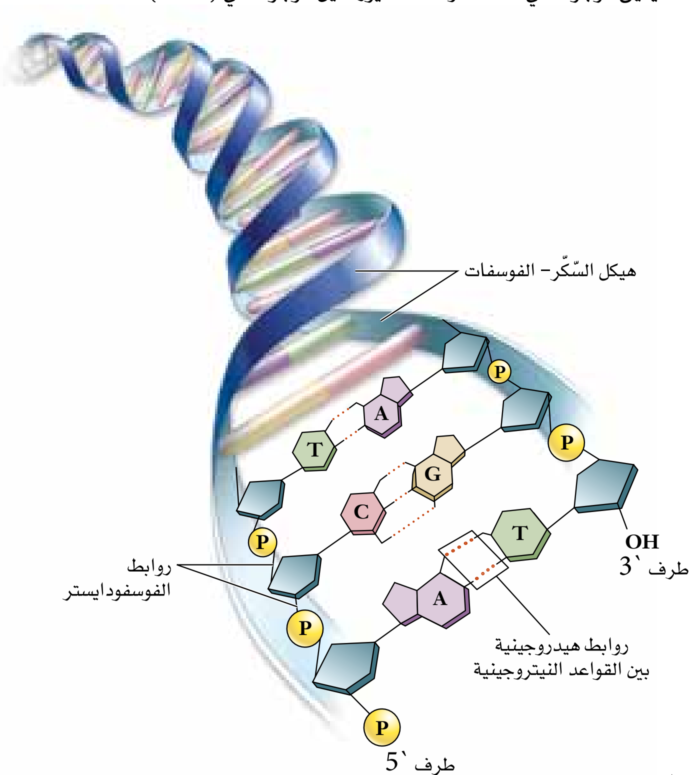
في تسجيل المعلومات تُشبه بشكل كبير الطَّريقة التي تستخدمها الأحرف لتسجيل المعلومات في الجُمَل. تتكوَّن الجُمَل المكتوبة باللُّغة الإنجليزية من تجميع 26 حرفًا ضمن ترتيب مُعين، في حين تتكوَّن الشّيفرة الوراثيّة في جزيء DNA من تجمُّعات مُختلفة من 4 أنواع من النيوكليوتيدات تترتب بتسلسل مُعين، مثل CGCTTACG. تُستخدم المعلومات المُسجلة في DNA في عمليات الأيض اليومية في المخلوقات الحية، وتنتقل هذه المعلومات من المخلوقات الحية وكل ما ينحدر من أصولها.

توجد جزيئات DNA في المخلوقات الحية على شكل سلسلتين ملتفتين على بعضهما لتُشكِّل جزيئًا خطيًّا طويلًا، وليس على شكل سلاسل مُنفردة مُلتفة بأشكال مُعقَّدة، مثل البروتينات. تلتف هاتان السِّلسلتان لمُبلمر DNA على بعضهما مثل السِّياج الخارجي والدَّاخلي للدَّرج الحلزوني. يُدعى هذا الشَّكل الحلزوني الشَّكل اللَّولبي، وحيث إنَّه يتكوَّن من سلسلتين، فإنّه يُدعى (**لولبي ثنائي Double helix**). تتكون كل درجة من DNA اللولبي من زوج من القواعد النيتروجينية، حيث تكون إحدى القواعد من السلسلة الأولى مُرتبطة بروابط هيدروجينية مع قاعدة أُخرى في السِّلسلة الأُخرى (الشكل 3-15).

إنَّ قواعد التَّزاوج بين القواعد النيتروجينية صارمة جدًا: الأدنين مُرتبط دائمًا مع الثايمين (في DNA) أو مع اليوراسيل (في RNA) والسايتوسين مُرتبط مع الجوانين فقط. تكون القواعد المُشاركة في الازدواج القاعدي (زوج القواعد النيتروجينية) **مُتمِّمة Complementary** لبعضها. التفاصيل المُتعلِّقة بتركيب DNA وكيف يتفاعل مع RNA لإنتاج البروتين سَتُعرض في (الفصلين 14، 15).

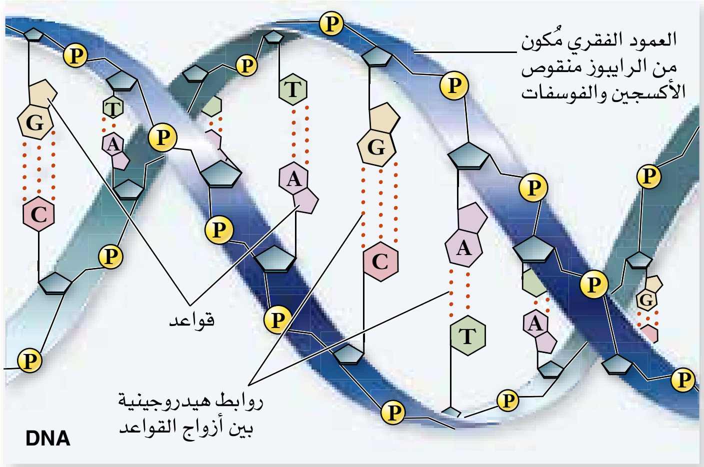
RNA هو منسوخ سلسلة DNA

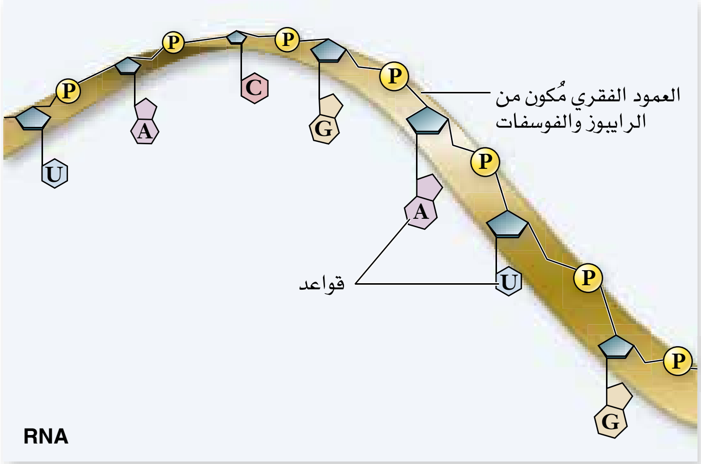
يُشبه RNA جزيء DNA، إلا أنَّ هناك اختلافات كيميائية كبيرة بينهما: أولًا، تحتوي جزيئات RNA على سكر رايبوزي (خماسي) الذي يرتبط به مجموعة الهيدروكسيل على الكربونة رقم 2. (في DNA هذه المجموعة حلَّ محلها ذرة هيدروجين). ثانيًا، تستخدم جزيئات RNA اليوراسيل بدلًا من الثايمين. يشبه اليوراسيل في تركيبه الثايمين، إلا أنَّ واحدة من كربوناته لا تمتلك مجموعة الميثل ($-CH_3$).



الشكل 3-15

تركيب DNA. يتكون DNA من سلسلتين من مُتعدِّد النيوكليتيدات تسيران في اتجاهين مُتعاكسين، وتلتفان حول محور واحد بشكل حلزوني. الرَّابطة الهيدروجينية (الخطوط المتقطعة) بين القواعد العضوية، تُسمَّى ازدواج القواعد، تجعل السِّلسلتين في DNA مُرتبطتين مع بعضهما، وتُشكِّل ثنائيًّا حلزونيًّا.

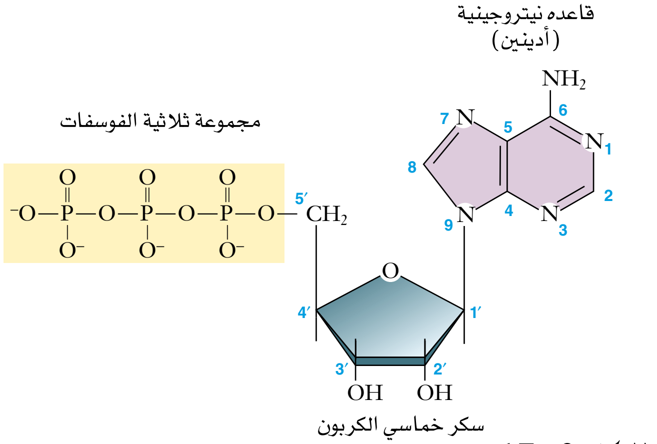




الشكل 3–16

DNA مُقارنة مع RNA. يُشكّل DNA تركيبًا حلزونيًّا ثنائيًّا، ويستخدم سُكَّر رايبوزي منقوص الأكسجين داخل العمود الفقري المُكوَّن من الفوسفات والسُّكَّر، ويستخدم الثايمين من بين قواعده النيتروجينية. RNA عادةً ما يكون مُكوَّنًا من سلسلة واحدة، ويستخدم سكر الرايبوز داخل عموده الفقري المُكون من الفوسفات والسّكّر، ويستخدم اليوراسيل بدلًا من الثايمين.

إنَّ نسخ رسالة DNA إلى مُركب كيميائي مُختلف مثل RNA يسمح للخلية أن تُخبر أيًّا من هذه الجزيئات هي جزيئات مُخزِّنة للمعلومات وأيًّا منها المنسوخ. يكون جزيء DNA دائمًا ثنائي السَّلاسل (ما عدا بعض جزيئات DNA أُحادية السِّلسلة في الفيروسات)، في حين يكون جزيء RNA المنسوخ من DNA ذا سلسلة واحدة (الشكل 3–16). هذه الاختلافات تَفْصل دور DNA بوصفه



الشكل 3–17

ATP. الأدينوسين ثلاثي الفوسفات (ATP) يحتوي أدنين، سكر خماسي الكربون، وثلاث مجموعات فوسفات.

مخزنًا للمعلومات الْوراثيّة عن دور RNA الذي يستخدم هذه المعلومات الْوراثيّة لتحديد تسلسُل الأحماض الأمينية في البروتينات.

النيوكليوتيدات الأُخرى هي أجزاء مُهمّة في تفاعلات الطاقة

إضافة إلى دور النيوكليوتيدات بوصفها وحدات أساسية في تركيب DNA و RNA، تؤدي أدوارًا مُهمة أُخرى في حياة الخلية. فمثلًا، يُعَدّ الأدنين جزءًا مهمًّا في تركيب جزيء **الأدينوسين ثلاثي الفوسفات Adenosine triphosphate** (ATP؛ الشكل 3–17)، عِملة الطَّاقة في الخلية. يُستخدم الأدينوسين ثلاثي الفوسفات لإنجاز التَّفاعلات غير المُحَبَّذة من ناحية الطَّاقة، حيث يزود الخلية بالطَّاقة اللازمة لتقوم بنقل المواد عبر الغشاء، ولتقوم بالحركة؛ بشكل مُختصر، يُعَدُّ ATP أكثر أشكال الطَّاقة شيوعًا في الخلية.

هناك جزيئان مهمّان آخران يحتويان على النيوكليوتيدات، هما: **النيكوتين أميد أدينين ثنائي النيوكليوتيدات Nicotinamide adenine dinucleotide** (NAD^+)، **والفلافين أدنين ثنائي النيوكليوتيدات Flavin adenine dinucleotide** (FAD). تُستخدم هذه الجُزيئات بوصفها نواقل إلكترونية في كثير من العمليات الحيويَّة. سوف نرى أفعال هذه الجُزيئات عند مناقشتنا للتَّمثيل الضَّوئيّ والتَّنفس الخلوي (الفصول 6 إلى 8).

> **الحمضُ النَّووي سلسلةٌ طويلةٌ من السّكّريّات خماسيةِ الكربون تَبرُز منها قواعد عضوية. DNA هو حلزوني ثنائي السَّلاسل يُخزِّن المعلومات الْوراثيّة على شكل تسلسل مُعيَّن من القواعد النيوكليوتيدية. RNA جزيءُ أحادي السِّلسلة ينسخ المعلومات الْوراثيّة في DNA ليوجّه تصنيع البروتينات.**

4-3 البروتينات: جزيئات لها تراكيب ووظائف مُتنوعة

البروتينات أكثر مجموعة تنوعًا من بين الجزيئات الْبيولوجيّة الكبيرة، من الناحيتين الْكيميائيّة والوظيفية. إنَّ عدد الوظائف التي تقوم بها البروتينات كبير جدًّا، حيث لا يمكننا سردها جميعها هنا. على الرّغم من ذلك سنقوم بجمع هذه الوظائف ضمن سبعة محاور، كما يأتي (الشكل 3–18). هذه القائمة، تُلخِّص المعلومات التي سنتناولها في الفصول اللاحقة.

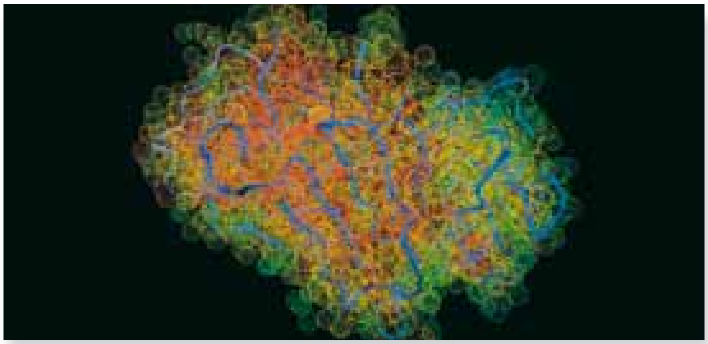
1. **التَّحفيز الأنزيميّ Enzyme catalysis.** الأنزيمات مُحفِّزات بيولوجية تقوم على تسهيل حدوث التَّفاعلات الْكيميائيّة. وبسبب هذه الخاصيَّة، فإن ظهور الأنزيمات من أهمّ الأحداث التي حدثت خلال عملية تطور الحياة. الأنزيماتُ بروتيناتٌ كرويةٌ لها أشكال ثُلاثية الأبعاد تُلائم الجُزيئات التي تعمل عليها، تُسهِّل الأنزيماتُ التَّفاعلاتِ عن طريق الضَّغط على روابط كيميائية مُعيَّنة موجودة في الموادّ المُتفاعلة.

الدعامة: كيراتين

الحركة: الأكتين والميوسين

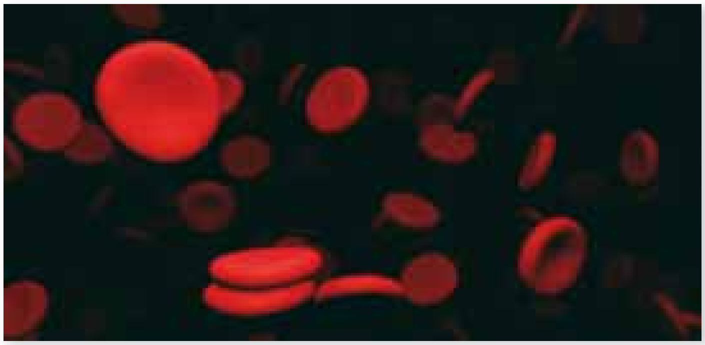
التنظيم: الأنسولين

التخزين: الكالسيوم



تحفيز أنزيمي: نموذج فضائي للأنزيم

الدفاع: السم



النقل: الهيموجلوبين

الشكل 3–18

وظائف البروتينات. تقوم البروتينات بعمل مجموعة مُتنوعة من الأدوار في الأنظمة الحية. هذا يتضمن الأنزيمات، بروتينات الدِّفاع مثل السموم وبروتينات الأكتين والميوسين في العضلات. البروتينات تمتلك أيضًا دورًا بنائيًّا، مثل الكيراتين، ودورًا في نقل الأكسجين،أو تخزين الأيونات المهمة مثل الكالسيوم. تمتلك البروتينات دورًا مُنظِّمًا بوصفها جزيئات مُؤشِّرة (ذات إشـارة) مثل الأنسولين أو المُستقبلات.

2. **الدِّفاع Defense**. تستخدم بروتينات كروية أُخرى أشكالها للتَّعرف إلى الأجسام الغريبة، أو الخلايا السَّرطانية. هذه المُستقبلات السَّطح خلوية تُشكِّل أساس عمل الجهاز المناعي وجهاز الغدد الصماء.
3. **النَّقل Transport**. تنقُل أنـواع كثيرة من البروتينات الكُّروية جزيئات صغيرة وأيونات. فمثلًا ينقل الهيموجلوبين، وهو بروتين ناقل، الأُكسجين في الـدَّم. يقوم الميوجلوبين كذلك بنقل الأُكسجين في العضلات، وهو بروتين شبيه بالهيموجلوبين، ينتقل الحديد بالدَّم عن طريق بروتين يُدعى ترانسفيرين.
4. **الدَّعامة. Support** تقوم الألياف البروتينية بـأداء دورٍ مهم في البناء. هذه الألياف تضم الكيراتين في الشَّعر، والفايبرين في الجلطات (الخثرات) الدَّموية، والكولاجين الـذي يُشكِّل النَّسيج البين خلوي في كلٍّ من الجلد، والروابط، والأوتار، والعظّم. يعدّ الكولاجين أكثر البروتينات شيوعًا في جسم الفقاريات.

5. **الحركة Motion**. تنقبض العضلات عن طريق انزلاق نوعين من البروتينات الخيطية: الأكتين والميوسين. تؤدي البروتينات الانقباضية دورًا مهمًّا في هيكل الخليّة وفي حركة المواد داخلها.
6. **التّنظيم Regulation**. تعمل الهرمونات، وهي بروتينات صغيرة، مثل الرُّسل ما بين الخلايا في الحيوانات. وتؤدي البروتينات دورًا تنظيميًّا في داخل الخلية، حيث تقوم بتنشيط بعض الجينات وتثبيط أُخرى خلال مراحل التّطور للمخلوق. إضافة إلى ذلك، تقوم البروتينات بالعمل بوصفها مستقبلات سطحية لاستقبال المعلومات.
7. **التّخزين Storage**. يُخزَّن الحديد والكالسيوم عن طريق ارتباط أيوناتهما بالبروتينات المُخزِّنة.

(الجدول 3-2) يُلخِّص هذه الوظائف، ويضع أمثلة على بروتينات في جسم الإنسان تقوم بهذه الوظائف.

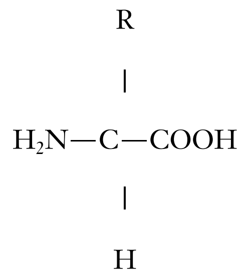
البروتيناتُ مُبلمراتٌ من الأحماض الأمينية

البروتيناتُ مُبلمراتٌ خيطيةٌ مكونةٌ من 20 **حمضًا أمينيًّا Amino acids** مُختلفًا. تحتوي الأحماض الأمينيّة كما يدل اسمها، على مجموعة أمين ($—NH_2$) ومجموعة الكاربوكسيل الحمضيّة ($—COOH$). إنَّ ترتيب الأحماض الأمينية في البروتين يُحدِّد تركيبه (بنيته) ووظيفته. يعتقد كثير من العلماء أنَّ هذه الأحماض هي من أول الجزيئات التي تشكَّلت على الأرض. ويمكن القول بشكل كبير: إن المُحيطات التي وُجدت في بداية الحياة احتوت على أنواع واسعة جدًا من الأحماض الأمينيّة.

تركيب الحمض الأميني

إنَّ التَّركيب العام للحمض الأميني يمكن تمثيله على شكل مجموعة أمين ومجموعة كاربوكسيل مرتبطتين بذرة كربون مركزية، إضافة إلى ذرة هيدروجين ومجموعة وظيفية جانبية يُشار إليها بـ R. هذه الأجزاء تكفي لملء حاجة ذرة الكربون المركزية من الروابط:

الجدول 2-3	الوظائف المتعددة للبروتين		
الوظيفة	**نوع البروتين**	**أمثلة**	**أمثلة على الاستخدام**
محفزات أنزيمية	أنزيمات	أنزيمات مُحللة أنزيمات هاضمة للبروتين مبلمرة مفسفرة أو كاينيز	تُحطِّم السُّكريات المُتعدِّدة. تُحطِّم البروتينات. تصنيع الأحماض النووية. إضافة مجموعة الفوسفات إلى السُّكر والبروتينات.
دفاع	بروتينات كروية مناعية سموم مولدات ضد على سطح الخلية	أجسام مضادة سمّ الأفعى بروتين التوافق النسيجي الرّئيس	تقوم بتعليم البروتينات الغريبة للتخلص منها. يوقف عمل الأعصاب. تمييز الذات.
نقل	نواقل متحركة نواقل غشائية	هيموجلوبين ميوجلوبين سيتوكرومات مضخة الصوديوم- البوتاسيوم مضخة البروتونات نواقل الجلوكوز	نقل الأكسجين وثاني أكسيد الكربون في الدم. نقل الأكسجين وثاني أكسيد الكربون في العضلة. نقل الإلكترونات. الأغشية المُتهيجة. النظرية الأسموزية الكيميائية. نقل الجلوكوز إلى داخل الخلية.
دعم	الألياف	كولاجين كيراتين فايبرين	تشكل الغضاريف. تشكل الشعر، الأظافر. تشكل تجلط الدم.
حركة	عضلات	أكتين ميوسين	انقباض الألياف العضلية. انقباض الألياف العضلية.
تنظيم	بروتينات أسموزية منظمات جينية هرمونات	ألبيومين المصل المثبط lac أنسولين هرمون فاسوبريسين (المانع لإدرار البول) أوكسيتوسين	المُحافظة على التراكيز الأسموزية في الدم. تنظيم عملية النسخ. تنظيم مستوى السّكر في الدم. زيادة إعادة امتصاص الماء عن طريق الكلية. تنظيم انقباض الرَّحم وإنتاج الحليب.
تخزين	ارتباط أيوني	فيريتين كاسين كالموديولين	تخزين الحديد، خاصة في الطُّحال. تخزين الحديد في الحليب. الارتباط بالكالسيوم.



إنَّ الصِّفات الفريدة لكلّ حمض أميني تُحدِّدها طبيعة المجموعة R. لاحظ أنَّ الأحماض الأمينية ما لم تكن ذرة H، كما في الجلايسين، تكون كايرال، وتوجد بشكلين من المتضادّات الضّوئيّة: D أو L. يوجد الشكّل L فقط في بروتينات المخلوقات الحيَّة، ونادرًا ما يوجد الشكل D.

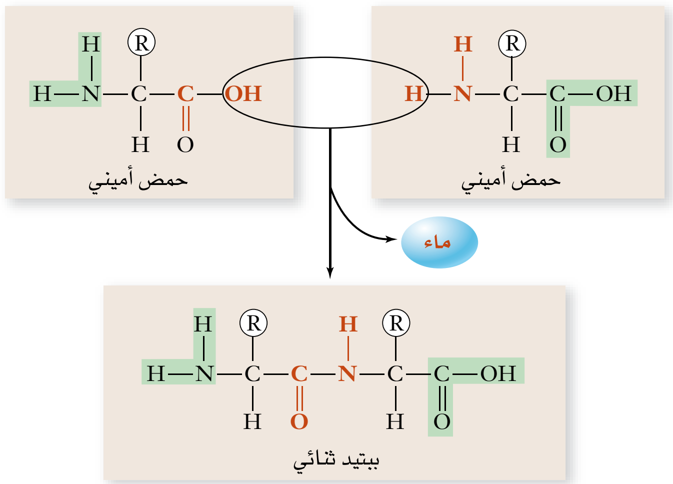
تُحدِّد مجموعة R كيميائية الحمض الأميني. فمثلًا، الحمضُ الأمينيُّ سيرين الذي يحتوي على مجموعة ($—CH_2OH$)، جزيءٌ مُستَقطبٌ. أما حمض الألنين الذي يحتوي على ($—CH_3$) كمجموعة R فهو غير مُستَقطب. يمكن تقسيم العشرين حمضًا أمينيًّا الشّائعة إلى خمس مجموعات اعتمادًا على مجموعة R:

1. **أحماض أمينية غير مُستَقطبة**، مثل الليوسين، تمتلك هذه الأحماض مجموعة R تحتوي $—CH_2$ أو $—CH_3$.
2. **أحماض أمينيّة مُستَقطَبة غير مشحونة**، مثل الثريونين، تمتلك هذه الأحماض مجموعات R تحتوي على الأُكسجين (أو $—OH$).
3. **أحماض أمينيّة مشحونة**، مثل حمض الجلوتاميت، تمتلك هذه الأحماض مجموعات R تحتوي على قواعد أو أحماض قادرة على التّأيُّن.
4. **أحماض أمينيَّة حلقية**، مثل الفنل الآنين، تمتلك هذه الأحماض مجموعات R تحتوي على حلقات عضوية (كربون) أُحادية أو ثنائية الرَّوابط. هذه الأحماض غير مُستقطَبة.
5. **أحماض أمينيّة ذات وظائف خاصة تمتلك صفات فردية فريدة.** فمثلًا الحمض الأميني مثايونين هو أول حمض أميني في سلسلة الأحماض الأمينية؛ الحمض الأميني برولين يُسبِّب انثناء في السلاسل؛ الحمض الأميني السيستين يربط السّلاسل البروتينية مع بعضها.

يُؤثِّر كل حمض أميني بشكل مُختلف على شكل البروتين، اعتمادًا على الطَّبيعة الكيميائيّة للمجموعة الجانبية (R)، فمثلًا، أجزاء السِّلسلة البروتينية التي تحتوي على مجموعة كبيرة من الأحماض الأمينية غير المُستقطَبة تُحبِّذ الانطواء إلى داخل البروتين عن طريق الإقصاء بدافع كُره الماء.

الرَّوابط الببتيدية

إضافة إلى المجموعة R، يحتوي كل حمض أميني على مجموعة موجبة الشُّحنة تُدعى مجموعة الأمين المُتأينة (NH_3^+) على أحد الأطراف ومجموعة سالبة الشُّحنة تُدعى مجموعة الكاربوكسيل المتأيِّنة (COO^-) على الطرف الآخر. تتفاعل مجموعات الأمين والكاربوكسيل في زوج من الأحماض الأمينيَّة مُشكلةً رابطة تساهمية بعد إزالة الماء. تُدعى هذه الرَّابطة التّساهمية **الرَّابطة الببتيدية Peptide bond** (الشكل 3-19). لا تمتلك الأحماض الأمينيَّة المُرتبطة بهذه الرَّابطة الحريَّة للالتفاف حول الرَّابطة $C—N$ وذلك كون الرَّابطة الببتيدية تمتلك خصائص جُزيئية تملكها الرَّابطة الثُّنائية، على عكس الروابط $C—N$ و $C—C$ التي ترتبط بذرة الكربون المركزية للحمض الأميني. إنَّ هذه الصِّفة التي تتمتع بها الرَّابطة الببتيدية تُشكِّل أحد العوامل التي تُحدِّد طبيعة تركيب (بناء) الشَّكل الحلزوني وأشكالًا أُخرى تتشكل عن طريق سلاسل الأحماض الأمينية.



الشكل 3-19

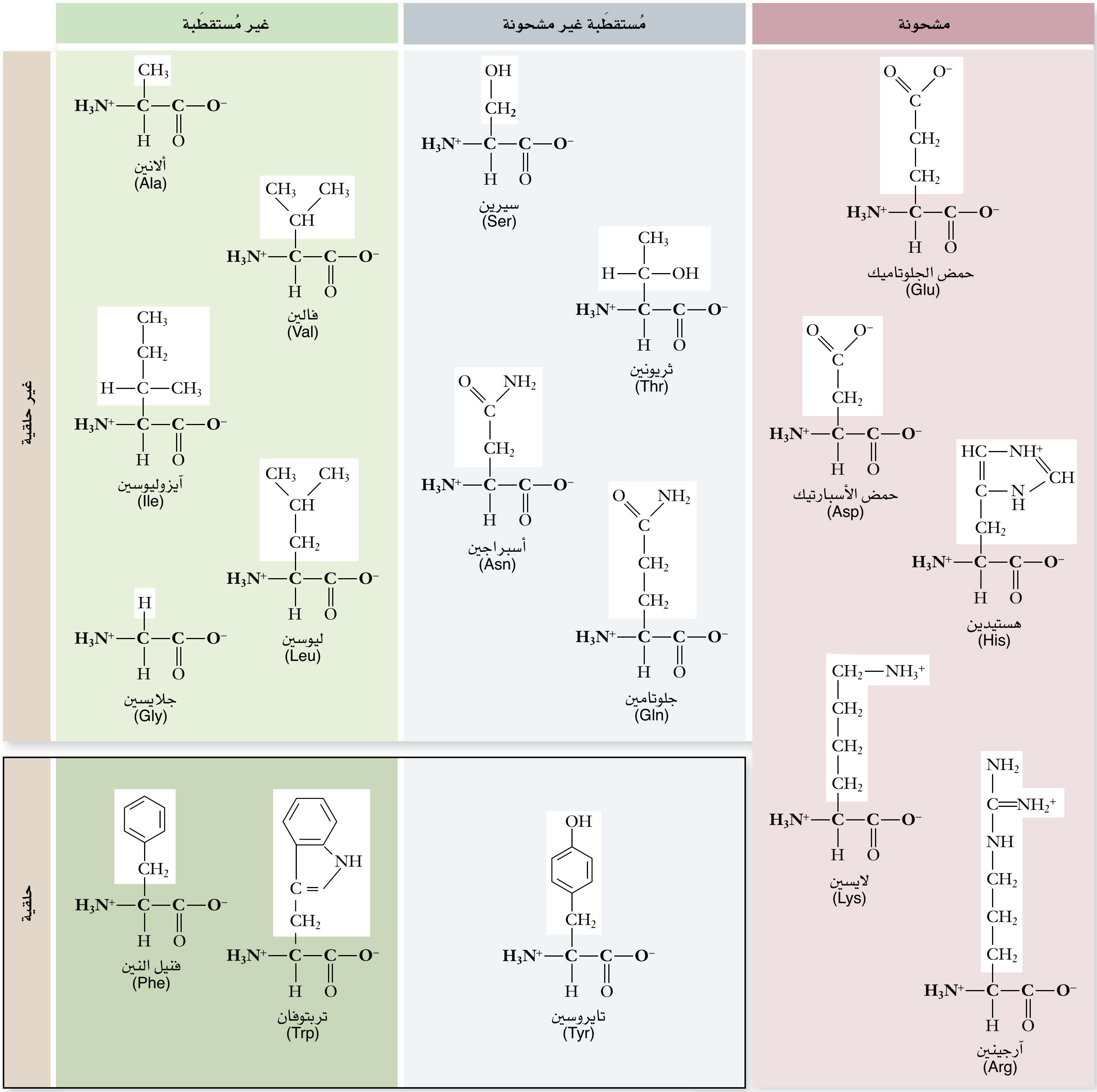
الرابطة الببتيدية. تتكون الرَّابطة الببتيدية عندما يرتبط الطَّرف الأميني لحمض أميني ما مع الطَّرف الكاربوكسيلي لحمض أميني آخر. تفاعُل مجموعات الأمين والكاربوكسيل مُبيَّنة هنا باللَّون الأحمر، والمجموعات غير المُتفاعلة باللَّون الأخضر. لاحظ أنّ الببتيد الثنائي النّاتج يحمل طرفًا أمينيًا وطرفًا كاربوكسيليًا. بسبب طبيعة الرَّابطة الببتيدية الشبيهة بشكل جزئي بالرَّابطة الثنائية، فإنَّ هذه الرَّابطة لا تستطيع الالتفاف بشكل حرّ.

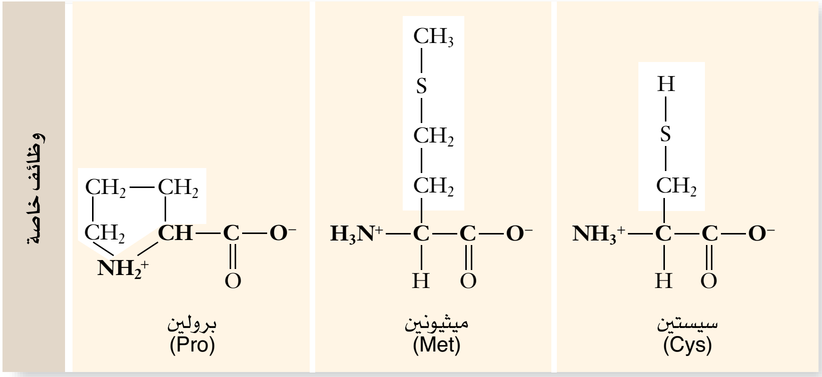
يتكون البروتين من سلسلة واحدة غير مُتشعبة أو أكثر. تُسمّى كل سلسلة **عديد الببتيد Polypeptide** وهي مُكوَّنة من أحماض أمينية مُرتبطة بعضها مع بعض بروابط ببتيدية. يُستَخدم مُصطلح البروتين *Protein* ومصطلح عديد الببتيد *Polypeptide* بشكل فيه نوع من الخلط. يُعَدُّ هذان المُصطلحان مترادفين، إذا كان البروتين مصنوعًا من عديد ببتيد واحد فقط.

إنَّ العمل الرَّائد الذي قام به العالِم فردرك سانجر في بداية الخمسينيّات من هذا القرن زوَّدنا بأدلة تدعم فكرة أنَّ كل نوع من البروتين له تسلسل خاص من الأحماض الأمينية. لقد استطاع هذا العالِمُ أنْ يفصل، ويُعرِّف الأحماض الأمينيَّة المُتعاقبة باستخدام الطُّرق الكيميائيّة، وبذلك نجح في تحديد تسلسل هذه الأحماض في بروتين الأنسولين. لقد استطاع هذا العالِم أنْ يُحدِّد بوضوح أنَّ هذا البروتين يمتلك تسلسلًا خاصًّا به، مُشابهًا لجزيئات الأنسولين جميعها في المحلول. على الرّغم من وجود أنواع كثيرة من الأحماض الأمينية المختلفة في الطبيعة، إلا أنَّ عشرين حمضًا أمينيًّا فقط يوجد في البروتينات. الشكل 3-20 يوضِّح العشرين حمضًا أمينيًّا والمجموعات الجانبية لها.

مستويات البناء (تركيب) البروتيني

يُحدِّد شكلُ البروتين وظيفتَه. إنَّ أحد الطُّرق التي تُستخدم في دراسة شكل شيء صغير جدًا مثل البروتينات هو النظر إليه باستخدام طول موجة قصيرة ذات طاقة عالية. بكلمات أخرى، باستخدام أشعة X. تمر هذه الأشعة من خلال بلورات البروتين لِتُنتِج سلوكًا حيويًّا. هذا السلوك يمكن أن يُحلَّل بعد ذلك عن طريق طريقة مُجهدة تسمح للباحث ببناء صورةٍ ثلاثيةِ الأبعاد لكلّ ذرة من ذرات البروتين. الميوجلوبين أولُ البروتينات التي تمَّ تحليلها، وتَبِعَهُ بعد ذلك بقليل تحليل البروتين القريب منه، وهو الهيموجلوبين.





الشكل 3-20

الأحماض الأمينية العشرون الشائعة. تمتلك الأحماض الأمينية جميعها هيكلًا متشابهًا، إلا أنها تختلف في المجموعة الجانبية، أو مجموعة R. ستة من الأحماض الأمينية غيرُ مُستقطَبة؛ لأنها تمتلك $—CH_2$ أو $—CH_3$ في مجموعتها R. اثنان من السِّتة يحتويان تراكيب حلقية تمتلك روابط ثنائية أو أحادية، وتُسمّى هذه الأحماض الأمينية بالأحماض الحلقية. أحماض أمينية ستة أخرى مُستقطَبةٌ؛ لأنها تملك الأكسجين أو مجموعة الهيدروكسيل في مجموعة R. خمسة أحماض أمينية أُخرى قادرة على التأيُّن والتَّحول لأشكال مشحونة. الأحماض الأمينية الثلاثة المُتبقية تمتلك صفات كيميائية تسمح لها بتشكيل روابط بين سلاسل البروتين أو انثناءات في البروتينات.

بعد دراسة عدد كبير من البروتينات، ظهر مبدأ واضح: وهو أنَّ في كل بروتين تمَّت دراسته، تكون معظم الأحماض الأمينيَّة الدَّاخلية هي من النوع غير المُستقطب مثل اللِّيوسين، وفالين، والفنيل الآنين. إنَّ ميل الماء إلى إبعاد الجزيئات غير المُحبة للماء جانبًا (الشكل 3-21) يضع الأجزاء غير المُستقطَبة من سلسلة الأحماض الأمينية داخل البروتين، وقريبة من بعضها ما يجعل الفراغات بينهما قليلة جدًا. أمّا الأحماض الأمينيّة المُستقطَبة والمشحونة فعادةً ما تكون مُقيَّدة للسَّطح الخارجي للبروتين، ما عدا عدد قليل منها الذي يؤدي دورًا وظيفيًّا مهمًّا.

تقليديًا؛ هناك أربعة مستويات لتركيب (بناء) البروتين: الأولي، والثانوي، والثلاثي، والرُّباعي (الشكل 3-23). سنناقش هذه التَّراكيب، ومن ثَمَّ سنناقشها مَعَ ما تمَّ التَّوصل إليه من معلومات حديثة حول تركيب البروتين.

التَّركيب الأولي: تسلسل من الأحماض الأمينية

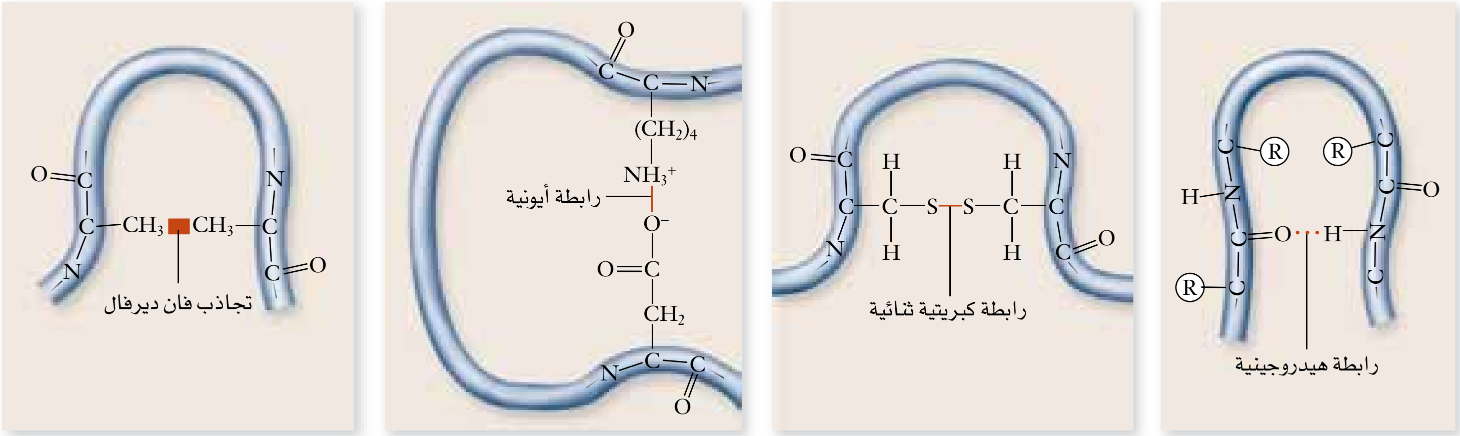
التَّركيب الأولي Primary structure للبروتين هو تسلسل من الأحماض الأمينية. تستطيع البروتينات أن تتكون من أي تسلسل من الأحماض الأمينية، وذلك كون مجموعة R التي تُميِّز هذه الأحماض لا تؤدي دورًا في العمود الفقري للبروتين. حيث إنّ أي حمض أميني من الأحماض الأمينيّة العشرين المُختلفة يمكن أنْ يظهر في أيّ موقع، فإنَّ البروتين الذي يحتوي على مئة حمض أميني يستطيع أن يُكوِّن 20^{100} تسلسل مُختلِف من الأحماض الأمينية (هذا شبيه بـ10^{130}، أو واحد يتبعه 130 صفرًا – أكثر من عدد الذّرّات المعروفة في الكون). هذه ناحية مهمة للبروتين؛ لأنها تسمح بوجود تنوع حيوي كبير.

خذ في الحسبان بروتين الهيموجلوبين، المُستَخدم في الدَّم لنقل الأكسجين. يتكون الهيموجلوبين من سلستين ببتديتين من نوع α جلوبين، وسلسلتين ببتيديتين من نوع β جلوبين. تختلف سلاسل α جلوبين عن سلاسل β جلوبين في ترتيب الأحماض الأمينية. إضافة إلى أنَّ أيّ تغيير في ترتيب الأحماض الأمينية لأيٍّ من هاتين السلسلتين، حتى لو كان حمضًا أمينيًّا مفردًا، يُمكن أنْ يَنتُج عنه تأثيرات كبيرة في وظيفة البروتين.

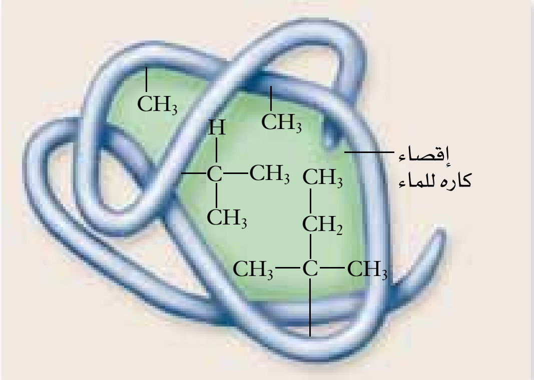
التَّركيب الثانوي: أشكال الربط الهيدروجيني

ليس فقط المجموعات الجانبية للأحماض الأمينية المُكوِّنة للبروتين تكون قادرة على تكوين الرَّوابط الهيدروجينية، المجموعات الببتيدية (الجانبية) للسَّلاسل الببتيدية تستطيع أن تعمل ذلك أيضًا. هذه الرَّوابط الهيدروجينية ممكن أن تكون مع الماء، أو مع مجموعات ببتيدية (جانبية) أُخرى. إذا شكَّلت المجموعاتُ الببتيديةُ عددًا كبيرًا من الرَّوابط الهيدروجينية مع الماء، سوف تُنتج بروتينًا يمتلك التفافًا عشوائيًّا ولاتُكوِّن التَّراكيب الكروية المشهورة بالبروتينات. اقترح العالِمُ لينس باولينج أنّه إذا التفت السلسلة الببتيدية بشكل حلزوني، فإنَّ المجموعات الببتيدية تستطيع التَّفاعل مع بعضها. سُمِّي هذا الالتفاف الحلزوني **ألفا اللَّولبي α helix**، نحن الآن نُسمِّي هذا النوع من الارتباطات بين المجموعات الببتيدية في العمود الفقري للسلسلة الببتيدية **التَّركيب الثانوي Secondary structure**. الشَّكل الآخر من التَّركيب الثانوي يُمكن أنْ يحدثَ بين مناطق من السِّلسلة الببتيدية التي تصطف بجانب بعضها مُكوِّنة تركيبًا مستويًا (مُسطَّح) يُسمَّى صفائح **بيتا المُثنَّاة β Sheet**. هذه المناطق الببتيدية يمكن أنْ تكون متوازية أو غير متوازية، اعتمادًا على اتجاه المقاطع المُتجاورة من السلسلة الببتيدية بالنِّسبة إلى بعضها.

هذان النوعان من التَّراكيب الثانوية يشكلان مناطق في البروتين تكون أسطوانية (حلزون ألفا) أو مستوية (صفائح بيتا المُثنَّاة). التَّركيب النهائي للبروتين



أ. ب. ج. د.



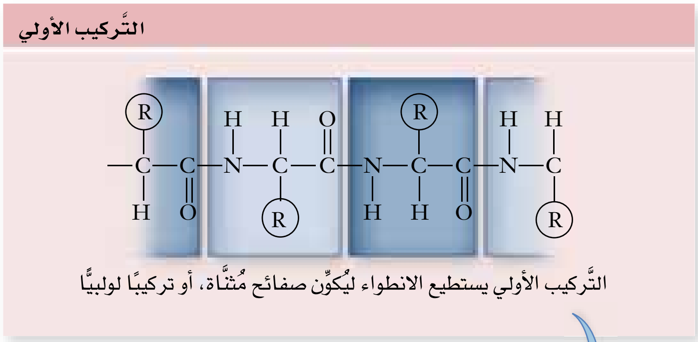
هـ.

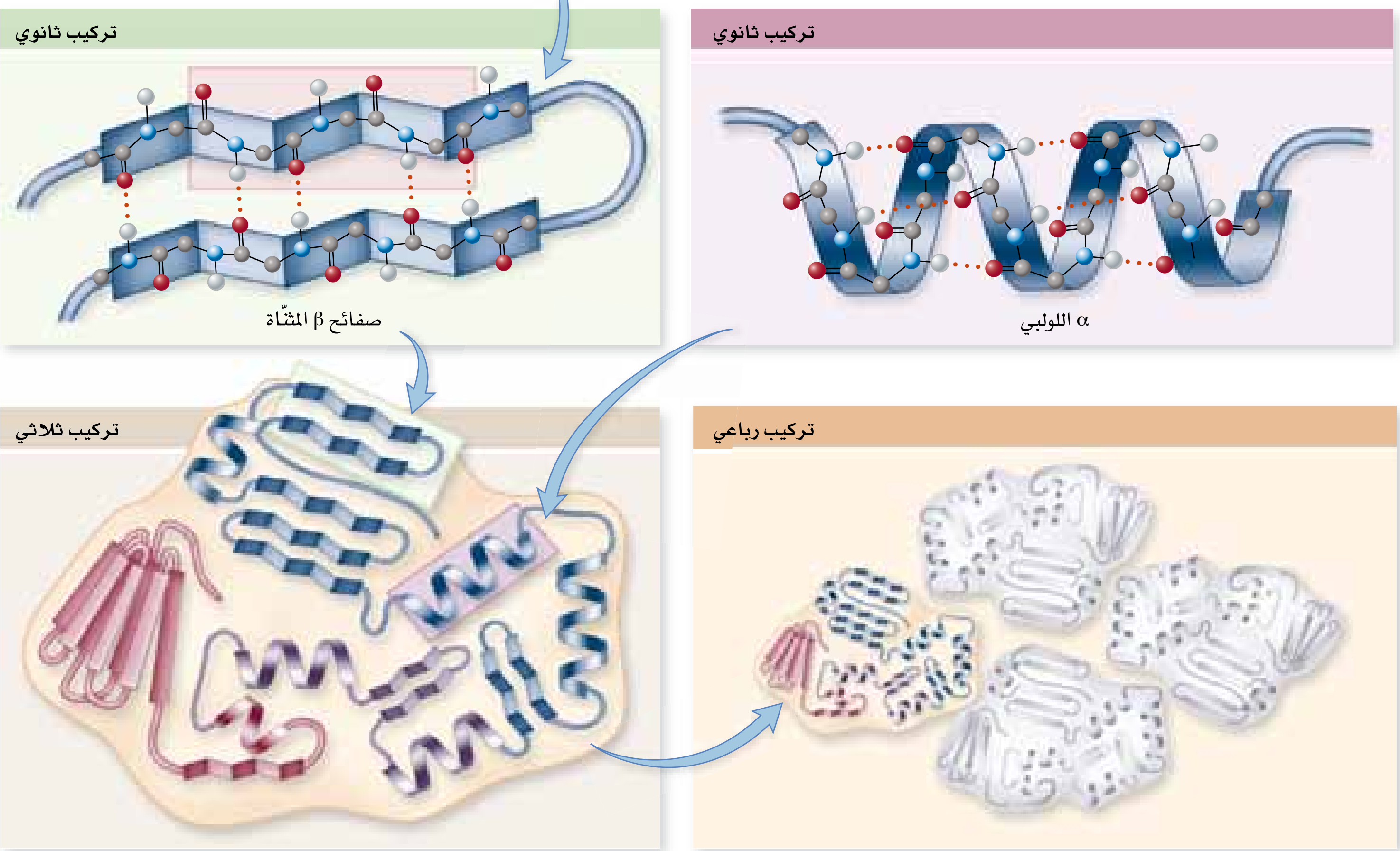
الشكل 3-21

الارتباطات التي تُسهم في تكوين شكل البروتين. إضافة إلى الرَّوابط التي تربط الأحماض الأمينية مع بعضها في البروتين، هناك عدد من القوى الضعيفة والارتباطات التي تُحدِّد كيفية انطواء البروتين. أ. الرَّوابط الهيدروجينية تُشكِّل بين الأحماض الأمينية المُختلفة. **ب.** الرَّابطة الكبريتية الثنائية تُشكِّل بين مجموعتي R لحمضين من السيستين. **ج.** الرَّوابط الأيونية تُشكِّل بين مجموعات لها شُحنات مُختلفة. د. تجاذب فان ديرفال يحدث بين الذّرّات، بسبب غيوم من الإلكترونات المُستقطَبة المُختلفة، عادةً ما يكون هذا التجاذب ضعيفًا. **هـ.** الجزء المُستقطَب من البروتين يحاول التَّجمُّع على سطح البروتين، ويتفاعل مع الماء، في حين يُقحم الجزء غير المُحب للماء من البروتين، الذي يتضمن الأحماض الأمينية غير المُستقطَبة إلى داخل البروتين.

الشكل 3-22

مُستويات التركيب البروتيني. التَّركيب الأولي لبروتين هو تسلسل الأحماض الأمينية فيه. التَّركيب الثانوي ينتج من تكوُّن الرَّوابط الهيدروجنية بين الأحماض الأمينية القريبة من بعضها. هذا يُنتج نوعين من التَّراكيب المُختلفة: صفائح β المُثنَّاة وتركيب حلزوني يُدعى ألفا-(α) اللولبي. التَّركيب الثُّلاثي هو التُّركيب ثلاثي الأبعاد النِّهائي للبروتين. هذا يُحدِّد كيف أنَّ مناطق التَّركيب الثانوي تنطوي أكثر في الفراغ لتكوُّن الشَّكل النِّهائي للبروتين. التَّركيب الرُّباعي يوجد فقط في البروتين المُكوَّن من أكثر من عديد ببتيد. في هذه الحالة، فإنَّ الشَّكل النِّهائي للبروتين هو ترتيب هذه عديدات الببتيد في الفضاء.





يمكن أن يحتوي على مناطق تمتلك أيّ نوع من التركيب الثانوي. فمثلًا، البروتين المرتبط بـ DNA عادةً يحتوي على مناطق من α الحلزوني التي ترتبط بـ DNA وتتفاعل مباشرة مع القواعد النيتروجينية لـ DNA. بروتينات البورين porin التي تُشكِّل ثقوبًا في الغشاء الخلوي مكونة من صفائح β المنطوية مرتبة لتُشكِّل ثقوبًا في الغشاء. وأخيرًا في بروتين الهيموجلوبين، تمتلك السَّلاسل الببتيدية α وβ جلوبين مناطق تحتوي على التَّركيب الثانوي.

التَّركيب الثُّلاثي: الانطواءات والارتباطات

الشَّكل الملتوي (المنطوي) النهائي للبروتين الكروي يُدعى **التَّركيب الثُّلاثي للبروتين Tertiary structure**. يحتوي التَّركيب الثُّلاثي على مناطق تمتلك التركيب الثانوي الذي يُحدِّد كيف تترتَّب هذه المناطق في الفضاء لإنتاج الشكل النهائي. عادةً ما يندفع البروتين لأخذ التَّركيب الثُّلاثي له بفعل الإقصاء. بحيث تقترب المناطق من بعضها عن طريق الرَّوابط بين المجموعات الجانبية (R) المُتعاكسة، وبفعل الرَّوابط ثنائية الكبريت (الرَّوابط التَّساهمية بين مجموعات (R) للحمضين الأمينيين من السيستين). يُحدَّد الانطواء النِّهائي للبروتين عن طريق تركيبه الأولي بحسب طبيعة المجموعات الجانبية للتَّركيب الأولي (انظر الشكل 3-23). الكثير من البروتينات الصغيرة يمكن أنْ يعادَ فكُّ انثنائها بشكل تام ("مسخ البروتين") ويصبح لها انثناء وطوي من جديد تلقائيًّا إلى شكلها المميز.

تُثبَّت التَّراكيب الثُّلاثية عن طريق مجموعة من القوى تشمل الرَّوابط الهيدروجينية بين مجموعات R للأحماض الأمينية المُختلفة، التجاذب الإلكتروستاتيكي بين مجموعات R التي تمتلك شحنات مُتعاكسة (هذه تُسمّى الرَّوابط الأيونية)، الإقصاء الكاره للماء للمجموعات غير المُستقطَبة، والرَّوابط ثنائية الكبريت التَّساهمية. إنَّ ثبات البروتين، عندما يلتف ليكوِّن التَّركيب الثُّلاثي، يتأثر بشكل قوي في كيفية التَّلاؤم الدَّاخلي للأحماض الأمينية. عندما تقترب سلسلتان غير

مستقطَبتين من بعضهما في الدّاخل، تتكوّن روابط فان دير فال Vander waals بين مجموعات R. على الرّغم من أنّ هذه الرّابطة ضعيفة، فإن تكوّن أعداد كبيرة منها يصنع ارتباطًا قويًّا بين سلاسل البروتين، مثل جمع قوة مئات من الخطّافات الملتوية في شريط اللفافات ذات الواجهة الخشنة. هذه الرّوابط لها تأثير فقط لمسافة قصيرة، لهذا لا يوجد تجاويف أو "فراغات" داخل البروتينات. إنَّ وجود تنوع في الأحماض الأمينية غير المُستقطَبة، من ناحية الحجم والشّكل، ساعد السلاسل غير المُستقطَبة على أنْ تأخذ شكلًا مُلائمًا، وتنسجم بدقة في داخل البروتين.

لهذا، ليس مُستغربًا أنَّ تَغيُّر حمض أميني واحد له تأثير كبير في تركيب البروتين، وكذلك في وظيفته. فمثلًا الهيموجلوبين في الخلايا المنجلية (HbS)، سببه تَغيُّر في حمض أميني واحد، حيث حلّ الحمض الأميني فالين محل الحمض الأميني حمض الجلوتاميت في سلسلة بيتا جلوبين ما يُسبِّب تجمُّع البروتين بشكل كتل. لاحظ أنَّ التَّغيُّر هنا من حمض أميني مشحون إلى حمض أميني غير مُستقطب على سطح البروتين، وهذا يؤدي إلى جعل البروتين دَبِقًا ويُشكِّل تجمُّعات. من التَّغيرات الأُخرى على الهيموجلوبين ما يُسمّى HbB، وهو الأكثر شيوعًا بين البشر، سببه التَّغيُّر من الحمض الأميني الجلوتاميت إلى الحمض الأميني سيستين في موقع آخرفي سلسلة بيتا جلوبين. في هذه الحالة، فإنَّ التّغيُّر في تركيب البروتين ليس كبيرًا، ولكنَّه يُعطِّل الوظيفة، مُسبِّبًا أنواعًا مُتعددة من أمراض فقر الدم والثلاسيما. أكثر من 700 تغيُّر على تركيب الهيموجلوبين معروفة، ويحمل 7% من سكان العالَم هذه التَّغيرات التي لها صلة سريرية (طبية).

التَّركيب الرُّباعي: ترتيب الوحدات الْبنائيّة للبروتين

عندما ترتبط سلسلتان أو أكثر من عديد الببتيد لتشكيل بروتين قادر على القيام بوظيفة ما، يُشار إلى كل سلسلة بالوحدة المُكوِّنة (الوحدة الْبنائيّة). إنَّ ترتيب هذه الوحدات مع بعضها يُنتِج **التَّركيب الرُّباعي للبروتين Quaternary structure**. في البروتينات المُكوَّنة من أكثر من وحدة مُكوِّنة (بنائية) تكون أماكن الاتصال عادةً من النَّوع غير المُستقطَب، وتؤدي دورًا مهمًّا في نقل نشاط الوحدة الواحدة للوحدات المُكوِّنة الأُخرى.

كما ذكرنا سابقًا، فإنَّ بروتين الهيموجلوبين مُكوَّن من وحدتين بنائيتين من نوع ألفا ووحدتين بنائيتين من نوع β. كل واحدة منهما تمتلك تركيبًا أوليًّا عبارة عن تسلسل من الأحماض الأمينية الذي بدوره يأخذ تركيبًا ثنائيًّا مُكونًا من شكلين ألفا الحلزوني وصفائح بيتا المُنطوية، التي بدورها تترتب لتكوّن التَّركيب الثُّلاثي لكلّ واحدة من هذه الوحدات. أخيرًا، تترتب هذه الوحدات لتُكوِّن التَّركيب الرُّباعي النِّهائي لهذا البروتين. فالبروتينات التي تتكون من سلسلة واحدة من عديد الببتيد، مثل أنزيم اللايسوزايم، يكون التَّركيب الثُّلاثي لها هو التَّركيب النِّهائي.

الموتيفات والحقول صفات تركيبية إضافية.

يُعَدّ تحديد ترتيب الأحماض الأمينية في البروتين مُهمةً صعبة. على الرَّغم من أنَّ العملية أصبحت مُؤتمَتة (آلية)، لكنها بقيت صعبة وبطيئة.

المقدرة على تحديد تسلسل DNA غيَّر هذا الوضع بشكل مفاجئ. كان تحديد تسلسل DNA عمليَّة سهلة، حتى قبل أن تُصبح العمليَّة مُؤتمَتة (آلية)، فقد ارتفع عدد الجزيئات التي عُرفت وحُدِّد التَّسلسل لها. وبدخول عملية الأتمَتة، فقد ارتفع عدد الجزيئات التي حُدِّد تسلسلها بشكل حادّ. وفي هذه الأيام، فإنَّ التَّسلسل الكامل لمئات من مُجينات (جينومات) البكتيريا والعشرات من مُجينات الحيوانات، بما فيها الإنسان، قد أصبح معروفًا. وبسبب الارتباط المُباشر بين تسلسل DNA وتسلسل الأحماض الأمينية في البروتين، فإنَّ علماء البيولوجيا أصبح لديهم الآن قاعدة معلومات واسعة عن تسلسل البروتينات لمقارنتها وتحليلها. حفَّزت المعلومات الجديدة التَّفكير في منطقية الشّيفرة الْوراثيّة، وفيما إذا كان لتركيب البروتين أنماط تحتيَّة التَّركيب البروتيني. لقد تطّور تَصوُّرنا للبروتين مع هذه المعلومات الجديدة. ما زال العلماء يُظهِرون المستويات الأربعة الهرمية للتَّركيب على أنها مُهمّة، ولكن هناك تعبيرين جديدين دخلا مُفردات عالم البيولوجيا، وهما: الموتيف والحقل.

الموتيف

عندما اكتشف علماء البيولوجيا التَّركيب ثلاثي الأبعاد للبروتين (وهو عمل شاقّ أكثر من تحديد تسلسل البروتين) لاحظوا أنَّ هناك تشابهات بين البروتينات المُختلفة. وقد سُمِّيت هذه التَّراكيب المُتشابهة **الموتيفات Motifs**، أو في بعض الأحيان "التَّراكيب فوق ثانوية". التَّعبير موتيف، أُخِذَ من الفنون، ويشير إلى عنصر الفكرة الرّئيسة أو عنصر اللَّحن الرّئيس المُتكرر في الموسيقا أو التَّصميم.

من أكثر الموتيفات شيوعًا موتيف بيتا –ألفا– بيتا (β-α-β)، الذي يشكل انطواءً أو تجعُّدًا؛ يُدعى "انطواء روسمان" في قلب مناطق ارتباط النيوكليوتيدات في نوعيات كثيرة من البروتينات. الموتيف الثاني الذي يوجد في الكثير من البروتينات وهو بيتا الأسطواني (β barrel)، وهو عبارة عن صفيحة مطوية على شكل أُنبوب. نوع ثالث من الموتيف، هو لولب – التفاف – لولب، أيّ لولبان يفصل بينهما انحناء. هذا الموتيف مهم جدًا؛ لأنَّ الكثير من البروتينات تستعمله للارتباط مع DNA اللَّولبي المزدوج (الشكل 3-23؛ راجع الفصل الـ 16).

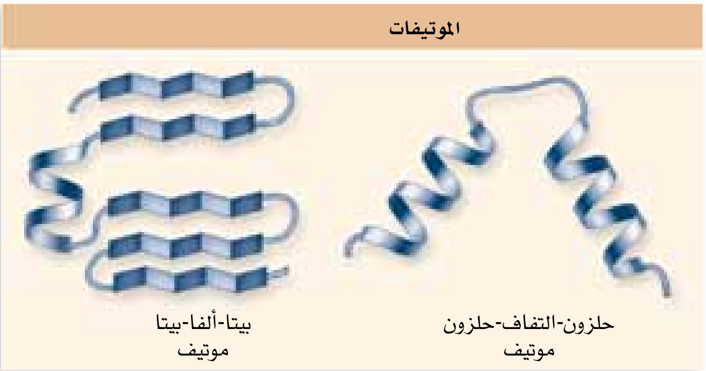
الموتيفات تُشير إلى منطق التَّركيب الذي لم يفهمه العلماء بعد. هل تمثل الموتيفات إعادة استعمال من قبل التَّطور لشيء ما زال يعمل الآن، أم هل تمثل حلًّا لمشكلة، مثل؛ كيف يرتبط النيوكليوتيد؟ إحدى الطرق للتفكير في ذلك هي إذا كانت الأحماض الأمينية أحرفًا في لغة البروتين، فإنَّ الموتيفات تمثل الكلمات المتكررة أو المقاطع. لقد كانت الموتيفات مهمة جدًا في تحليل كيفية تكوين بروتينات معروفة وولادتها. تمَّ الآن الإبقاء على قواعد بيانات لموتيفات البروتين لاستعمالها في البحث في بروتينات مجهولة باستخدام موتيفات معلومة. يمكن لهذه العملية أن تلقي الضَّوء على وظيفة بروتين مُعيَّن.

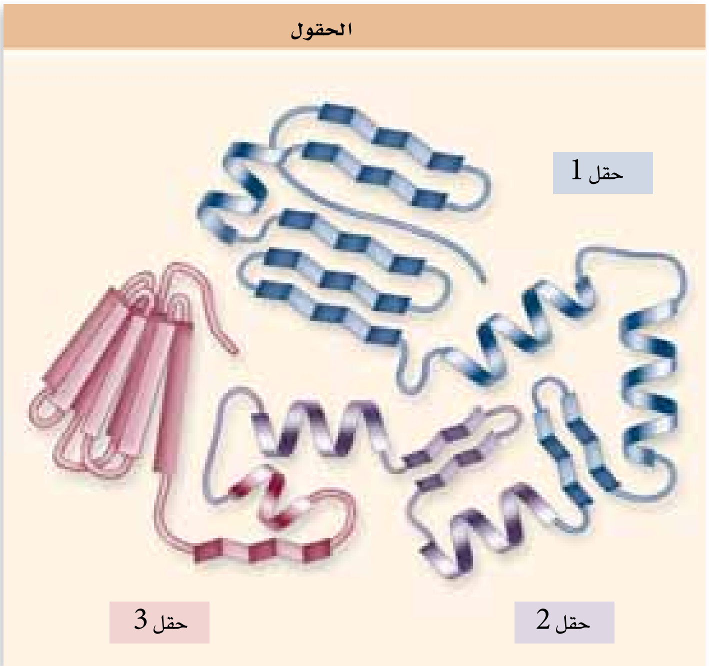
الحقول

حقول البروتينات Domains وحداتٌ وظيفيةٌ داخلَ تركيبٍ أكبر. ويمكن اعتبارها مثل تحت تركيب (تركيب أدنى) داخل التَّركيب الثُّلاثي للبروتين (الشكل 3-23). ولإكمال الصورة: فإن كانت الأحماض الأمينية أحرفًا في لغة البروتين، فإنَّ الموتيفات هي الكلمات والمقاطع، والحقول هي الفقرات.

مُعظم البروتينات مُكوَّنة من عدد من الحقول تُؤدي نواحي مُختلفة من وظيفة البروتين. في حالات كثيرة، تكون الحقول منفصلة فيزيائيًّا (بشكل ملموس). فعلى سبيل المثال، عوامل النَّسخ (ستوضّح في الفصل الـ 16) هي أنزيمات ترتبط بـ DNA وتُحفِّز عملية نسخه. إذا تمَّ استبدال عامل النَّسخ على منطقة الارتباط بـ DNA بآخر مُختلف، وذلك باستخدام تقنيات البيولوجيا الْجزيئيّة، فإنَّ تخصص عامل النسخ لـDNA يتغيَّر من دون تغيير قدرته على تحفيز النَّسخ. تجارب "استبدال الحقل" كما ذُكر أجريَت باستخدام عوامل نسخ عدة، حيث أشارت هذه التجارب من ضمن أشياء كثيرة، إلى أنَّ حقول الارتباط مع DNA وحقول التَّحفيز منفصلة وظيفيًّا.

هذه الحقول الوظيفية للبروتين يمكن لها أيضًا أنْ تُساعد البروتين على الانطواء إلى الشَّكل المُناسب. عندما تبدأ سلسلة عديد الببتيد في الانطواء، تأخذ الحقول شكلها المناسب، كل منها بشكل أو بآخر، منفصل عن الحقول الأُخرى. هذا الحديث تمَّ توضيحه تجريبيًّا بإنتاج صناعيٍّ لقطع عديد الببتيد التي تُشكِّل حقلًا للبروتين الكامل، وتوضيح أنَّ القطع تنطوي إلى الشَّكل نفسه الذي تكون عليه في





الشكل 3–23

الموتيفات والحقول. تستطيع عناصر التَّركيب الثانوي الاتحاد، الانطواء، أوالتجعُّد لتُكوِّن ما يُسمّى الموتيفات. هذه الموتيفات توجد في بروتينات مُختلفة وتُستخدم لمعرفة وظيفة البروتين أو التنبؤ بها. البروتينات أيضًا تُصنع من حقول كبيرة، والتي هي أجزاء مُميزة وظيفيًا في البروتين. إنَّ ترتيبَ الحقول في الفضاء يُعطي التَّركيبَ الثُّلاثيَّ للبروتين.

البروتين الكامل. عديد ببتيد واحد يربط حقول بروتين واحد، مثل حبل مربوط مع عقد متجاورة عدة.

يُمكن للحقول أنْ تشير أيضًا إلى تركيب الجين المسؤول عن تكوينها. لاحقًا في الفصل 15 سوف نرى أنَّ الجين في حقيقيات النواة يكون على شكل قطع في المجين (الجينوم)، وأنَّ هذه القطع، تُدعى إكسونات، مسؤولة عن ترميز الحقول الفعّالة في البروتين. هذا الاكتشاف قاد إلى فكرة أنَّ التطور عَمِلَ عن طريق بعثرة الحقول المسؤولة عن ترميز البروتين ومزجها.

تعتمد عملية انطواء البروتين على بروتينات الشبيرون

حتى وقت قريب، اعتقد الباحثون أنَّ البروتينات حديثة التكوُّن تنطوي تلقائيًّا، وذلك لأنَّ التَّفاعلات الكارهة للماء تدفع الأحماض الأمينية داخل البروتين. أدركنا الآن أنَّ هذه الفكرة بسيطة جدًا. إنَّ السّلاسل البروتينية تستطيع الانطواء بطرق مُتعددة، بحيث تعتمد على مبدأ المحاولة والخطأ الذي يأخذ وقتًا طويلًا. إضافة إلى هذا، خلال عملية وصول البروتين إلى شكله النهائي، يتعرض الجزء الدّاخلي للبروتينات للخارج خلال المراحل الوسطية. إذا تمَّ أخذ المراحل الوسطية هذه، وتم وضعها في أنابيب اختبار تحتوي على بيئة مشابهة لها في داخل الخلية، فإنها ترتبط ببعضها مُكونة كتلة مُلتصقة.

كيف تتجنب البروتينات حدوث هذه الكتل المُلتصقة؟ إنَّ أهم إشارة جاءت من دراسة بعض أنواع الطّفرات التي تمنع الفيروسات من التّضاعف في خلايا البكتيريا- فيما بعد - تبيَّن أنَّ البروتينات التي تُكوِّنها الفيروسات في داخل خلايا البكتيريا لا تستطيع الانطواء بالشَّكل المُناسب. في دراسة أُخرى، تبيَّن أنَّ الخلايا الطبيعية تمتلك بروتينات تُدعى **بروتينات الشبيرون Chaperon proteins**.

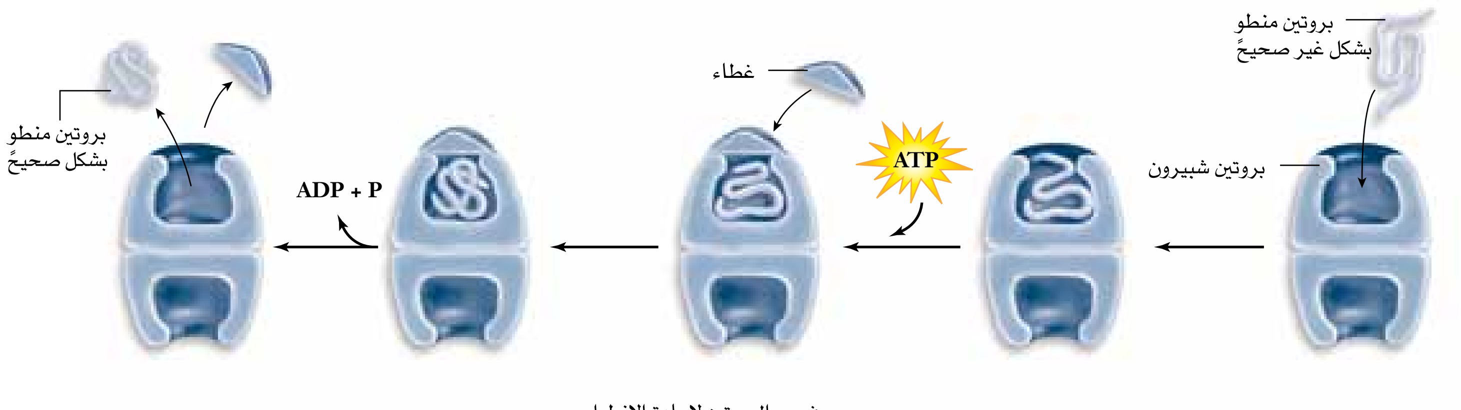
علماء البيولوجيا الْجزيئيّة تعرَّفوا الآن إلى كثير من البروتينات التي تعمل عمل بروتينات الشبيرون. لقد وُجِدَت هذه البروتينات في المخلوقات التي تمت دراستها جميعها، ووجدوا أنَّ هذه البروتينات تُملَك تحت أصناف مُتعدِّدة. إضافة إلى ذلك، تبيَّن أنَّ هذه البروتينات مُهمة جدًا في الحالات جميعها؛ لتمكين هذه الخلايا من الحياة. كثير من هذه البروتينات هي من بروتينات الصَّدمة الحرارية، حيث تُنتَج بكميات كبيرة عندما تتعرض الخلايا لحرارة مُرتفعة؛ حيث يُسبِّب ارتفاع درجة الحرارة تفكُّكَ البروتينات، ومن ثم تُساعد هذه البروتينات المُتفككة على إعادة انطوائها بشكل صحيح.

أحد أصناف هذه البروتينات، وهو بروتينات الشبرونين chaperonins، تمَّت دراسته بشكل كبير. في البكتيريا من نوع إشريشيا كولاي *Escherichia coli* أحد الأمثلة على هذه البروتينات هو الشبرونين من نوع GroE. إنَّ وجود طفرات في هذا البروتين تجعله غير فعّال، هذا يجعل 30% من بروتينات البكتيريا تفشل في عملية الانطواء بشكل صحيح. تشترك بروتينات الشبرونين مع بعضها لتُشكِّل جزيئًا كبيرًا معقدًا يشبه وعاءً أسطوانيًا. بحيث تدخل البروتينات المُراد انطواؤها في هذا الوعاء، ويتغير بعد ذلك شكله (الشكل 3–24). لقد أثبتت التَّجارب أنّ البروتينات المنطوية (التي طويت) بشكل غير صحيح تستطيع الدُّخول إلى بروتينات الشبرونين لإعادة انطوائها بشكل صحيح. تفاصيل هذه العملية غير واضحة، لكن يمكن أن تشمل تغيرًا في مقدار الماء داخل الوعاء.

إنَّ مرونة تركيب بروتينات الشبرونين مُدهشة. عادةً ما اعتقدنا أن البروتينات هي ذات طبيعة جامدة، لكن هذا غير صحيح في حالة بروتينات الشبرونين، إنَّ مرونة بروتينات الشبرونين ضرورية جدًا لوظيفتها. لقد تمَّ إثبات أنَّ الحقول البعيدة عن بعضها بشكل كبير في البروتينات الكبيرة ما زالت وظيفيًا مُتَّصلة مع بعضها. إنَّ عملية الالتفاف داخل بروتينات الشبرونين تستخدم تحليل الأدونيسين ثلاثي الفوسفات (ATP) لإحداث تَغيُّر في تركيب البروتين الضّروري لوظيفة هذا البروتين. تحدث هذه العملية بشكل متتالٍ ومتكرر حتى نصل إلى التَّركيب المُناسب للبروتين. تستخدم الخلايا بروتينات الشبرونين لطيِّ البروتين وإعادته إلى شكله الأصلي إذا أصبح له انطواء غير صحيح.

بعض الأمراض تنتج من انطواء البروتين بشكل غير صحيح

إن نقص بروتينات الشبيرون قد يسبب بعض الأمراض التي تنتج من انطواء غير صحيح لبروتينات مُهمّة. المرض الوراثي تليُّف الحويصلات ينتج من طفرة في



الشكل 3-24

كيف يعمل نوع واحد من بروتينات الشبيرون. هذا الشبرونين ذو الشِّكل الأسطواني هو من عائلة (GroE) من بروتينات الشبيرون. يتكون هذا البروتين من حلقتين مُتشابهتين تتكون كل واحدة منهما من سبع وحدات بنائية مُتشابهة، تمتلك كل واحدة ثلاث مُسندات. يدخل البروتين ذو الانطواء غير الصحيح إلى إحدى الغرف في الأسطوانة، ثم تُقفل الغرفة بغطاء من الأعلى. تعمل الطّاقة الناتجة من عملية تحول جزيء الأدينوسين ثلاثي الفوسفات على تغيير شكل الغرفة، وتحويلها من كارهة للماء إلى مُحبة له. هذا التغيُّر يسمح للبروتين بإعادة الانطواء. بعد مدة قصيرة، يُقذف البروتين، منطويًا أو غير منطوٍ، وتعود الدَّورة البدء من جديد.

البروتين الذي يُدخل الأيونات عبر الغشاء الخلوي. على الأقل في بعض الحالات من هذا المرض، يملك هذا البروتين التسلسل الصحيح من الأحماض الأمينية، لكنّه يفشل في الانطواء بشكل صحيح لأخذ شكله النهائي، القادر على أداء وظيفته. يعتقد العلماء أنَّ النَّقص في بروتينات الشبيرون يُسبِّب تجمُّع (تكتُّل) البروتينات في خلايا الدماغ منتجةً ما يُسمّى الصفائح النَّشوية البروتينية التي تميِّز مرضى الخرف.

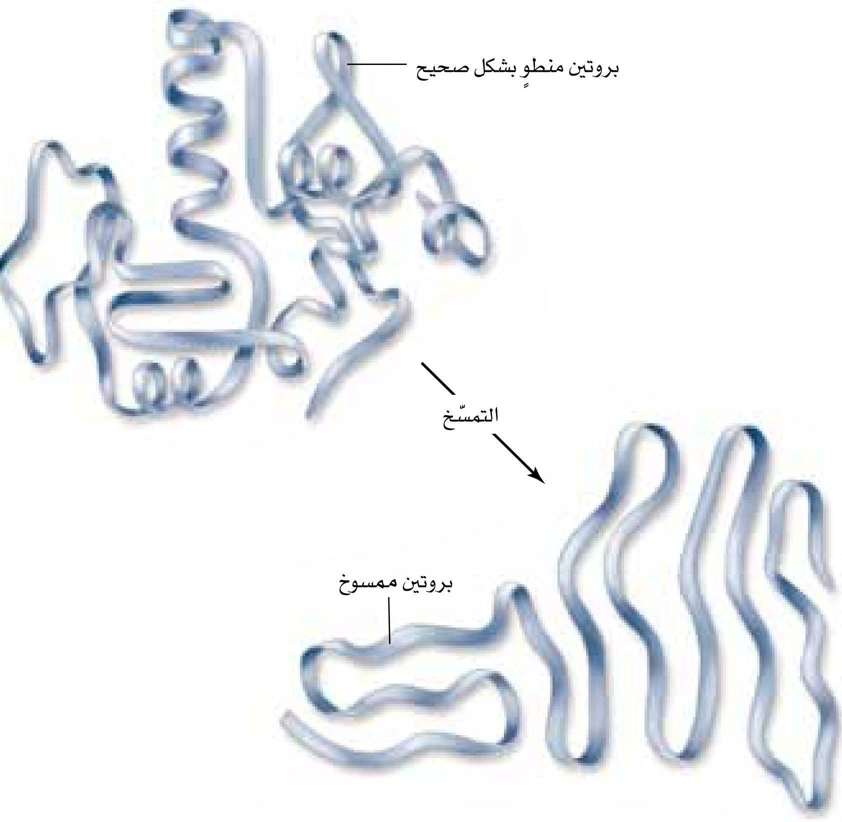
التمسُّخ يبطل عمل البروتينات

إذا تغيرت بيئة البروتين، فإنَّ البروتين يُغيِّر شكله أو حتى ينحلّ (يتفكَّك) بشكل كامل. تُسمّى هذه العملية **التَّمسُّخ Denaturation** (الشكل 3-25). إنَّ التَّمسُّخ يمكن أنْ يحدث عندما تتغير درجة الحموضة، أو درجة الحرارة، أو تركيز الأملاح في المحلول المُحيط بالبروتين.

عندما تتمسخ البروتينات، فإنّها تصبح غير فعّالة من الناحية الْبيولوجيّة. هذا الشيء مهم جدًا في حالة الأنزيمات، حيث إنَّ مُعظَّم التَّفاعلات الْكيميائيّة في المخلوقات الحية تتحفز عن طريق أنزيمات خاصة، ومن الضروري أنْ تبقى هذه الأنزيمات عاملة.

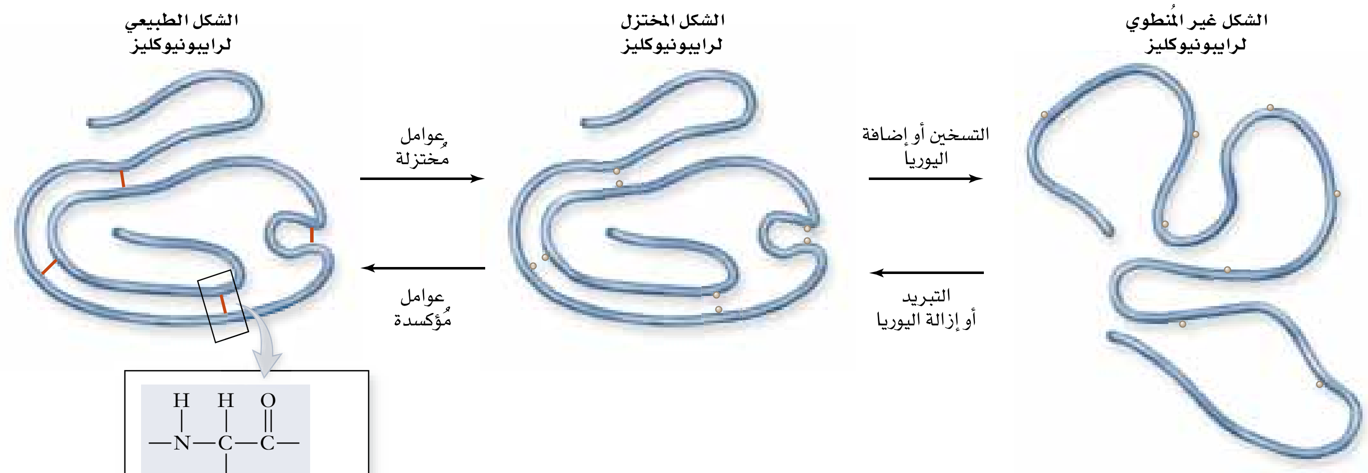
تمَّ استخدام تمسُّخ البروتينات منذ زمن طويل. فقد استُخدِمت الطُّرق التَّقليدية في حفظ الطَّعام كحفظها بالأملاح وبتخليلها: قبل توافر البرادات والمجمِّدات، كانت الطَّريقة الوحيدة لحفظ الطعام ومنع نموّ المخلوقات الدقيقة عليه هي حفظها في محاليل ذات تراكيز عالية من الملح أو الخلّ، التي بدورها تعمل على تمسخ الأنزيمات لهذه المخلوقات ومنعها من النموّ.

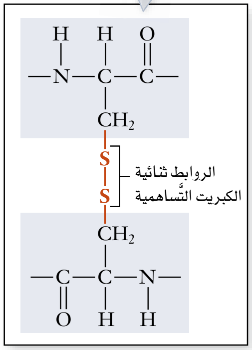
إنَّ معظم الأنزيمات تعمل ضمن مدى ضيق للعوامل الفيزيائية. فمثلًا، تعمل الأنزيمات الموجودة في الدَّم في جسم الإنسان على درجة حموضة مقدارها تقريبا 7.4 ولكنّها سرعان ما يصبح لها تمسُّخ إذا وُضِعَتْ في بيئة ذات درجة حموضة عالية مثل المعدة. وعلى عكس ذلك وبشكل مخالف، فإنَّ الأنزيمات التي تعمل على درجة حموضة 2 أو أقل في المعدة يصبح لها تمسُّخ إذا وُضِعَتْ في وسط شبه قاعدي مثل الدَّم. بشكل مُشابه، فإنَّ المخلوقات الحيّة التي تعيش بالقرب من الشقوق الهيدروجينية قريبًا من المحيطات تمتلك أنزيمات تعمل على درجات حرارة عالية (أكثر من 100°س). لا تستطيع هذه المخلوقات الحية أنْ تعيش في المياه الباردة؛ لأن أنزيماتها لا تستطيع العمل بشكل جيد على درجات حرارة مُنخفضة. لأيّ مخلوق حيّ هناك مدى من درجة الحموضة، ودرجة الحرارة، وتركيز الأملاح القادر على تحمّله. ضمن هذا المدى، تعمل أنزيمات هذا المخلوق بشكل جيد، وتحافظ على شكلها، وتستطيع القيام بوظائفها الْبيولوجيّة.



الشكل 3-25

تمسّخ البروتين. التَّغيُّر في بيئة البروتين، مثل تغيُّر درجة الحرارة أو درجة الحموضة يُسبِّب عدم انطواء (تفكك) البروتين وفقدانه شكله في عملية تُسمّى التمسُّخ. في هذه الحالة من التمسُّخ، فإنَّ البروتين غير فعّال من النَّاحية الْبيولوجيّة.





الشكل 3-26

يُحدد التَّركيب الأولي للبروتين التَّركيب الثُّلاثي. عندما يُعالج الريبونيوكليز (Ribonuclease) بعوامل مُختزلة لتكسير الروابط ثنائية الكبريت التَّساهمية التي تربط سلسلة عديد الببتيد، ثم يوضع هذا البروتين في اليوريا أو يُسخن، يؤدي هذا إلى تمسّخ البروتين (أي يتفكك) ويفقد نشاطه الأنزيميّ. بعد أن تتم إزالة اليوريا أو تبريد البروتين، ومن ثم معالجته بعوامل مُؤكسدة، فإنّه يعاود الانطواء، ويكسب نشاطه الأنزيميّ من جديد، وهذا يوضح أنَّ هذا البروتين لا يملك معلومات سوى تسلسل الأحماض الأمينية في البروتين التي يحتاج إليها ليقوم هذا البروتين بالانطواء الصحيح. لا ينطبق هذا على البروتينات جميعها.

عندما تعود البيئة المحيطة بالبروتين إلى وضعها الطبيعي بعد عملية تمسُّخ البروتين، تقوم البروتينات الصغيرة التي أصبح لها تمسُّخ بعملية إعادة الانطواء، وتعود إلى شكلها الأصلي (قبل التمسُّخ) بشكل تلقائي، مدفوعة بالتَّفاعلات التي تتم بين الأحماض الأمينية غير المُستقطَبة والماء (الشكل 3-26). تُسمّى هذه العملية عملية **إعادة الانطواء Renaturation**، أُثبتت هذه العملية أول مرة لأنزيم يُدعى رايبو نيوكليز (RNase) Ribonuclease. إنَّ إعادة انطواء هذا الأنزيم قاد إلى مبدأ أن التَّركيب الأولي للبروتين يُحدِّد التَّركيب الثُّلاثي له. إنَّ البروتينات الكبيرة نادرًا ما يصبح لها إعادة انطواء تلقائي، بسبب الطَّبيعة المُعقَّدة لتركيبها النهائي. استنادًا إلى هذا، يمكن القول: إن المبدأ البسيط السابق يُعدّ غير كافٍ.

حقيقةُ أنَّ بعض البروتينات تستطيع إعادة الانطواء تلقائيًّا أشارت إلى أنّ التَّركيب الثُّلاثي يتأثر بقوة بالتَّركيب الأولي. من الأمثلة القوية على ذلك، هو تفكيك الرايبوسومات التَّابعة للبكتيريا *E.coli* وإعادة تجميعها تقريبًا. على الرّغم من أنَّ هذه العملية تحتاج إلى تغيُّر في درجة الحرارة وتركيز الأيونات، إلاّ أنها تُشير إلى القُدرة المُدهشة على التَّجمع الذّاتي للبروتينات. إنَّ تكوين تراكيب مُعقدة عن طريق التَّجمُّع الذّاتي من أهم الأفكار في دراسة البيولوجيا الحديثة.

من المهم جدًا التَّمييز بين **التمسُّخ والتفكُّك للبروتين Dissociation**. في البروتين ذي التَّركيب الرُّباعي، يُمكن أنْ تتفكَّك الوحدات الْبنائيّة عن بعضها دون أنْ تفقد تركيبها الثُّلاثي. فمثلًا، الأربع وحدات الأساسية للهيموجلوبين يمكن أنْ تتفكك إلى أربع جزيئات (اثنان ألفا جلوبين واثنان بيتا جلوبين) دون تمسُّخ بروتينات الجلوبين (الوحدة الأساسية)، وتستطيع (الوحدات الْبنائيّة أو بروتينات جلوبين) إعادة التجمع لتكوّن تركيبًا رباعيًّا من جديد.

البروتينات صنفٌ مُتنوعٌ من الجزيئات الكبيرة تقوم بوظائف مُتعدِّدة ومُختلفة. يتكون البروتين من 20 نوعًا مُختلفًا من الأحماض الأمينية. تقع هذه الأحماض في خمسة أصناف كيميائية، يمتلك كل واحد منها صفات مُختلفة تُحدِّد طبيعة البروتين الناتج منها. يمكن النَّظر إلى التركيب البروتيني على أربعة مستويات: 1. سلسلة من الأحماض الأمينية، أو تركيب أوليّ؛ 2. حلزونيات وصفائح، تُسمَّى تركيبًا ثانويًّا؛ 3. شكل ثلاثي الأبعاد، يُسمَّى التَّركيب الثُّلاثي؛ 4. مجموعة من عديد الببتيدات مُشتركة مع بعضها لتكون التَّركيب الرُّباعي. عادةً، تمتلك البروتينات المُختلفة تركيبًا يُدعى ما تحت التَّركيب ويُسمَّى موتيفًا يحتوي على مجموعة من الحقول الوظيفية. يمتلك البروتين مدى ضيقًا من الظُّروف التي ينطوي عندها بشكل ملائم؛ خارج هذا المدى، تحاول البروتينات فكَّ هذا الانطواء.

5-3 الدُّهون: جزيئات كارهة للماء

الدُّهونُ Lipids مجموعةٌ من الجزيئات التي تمتلك صفة كيميائية واحدة رئيسة، هي أنّها لا تذوب في الماء. الدُّهونُ المُخزّنة مثل الدُّهون الحيوانية نوعٌ من أنواع الدّهون. الزيوت مثل زيت الزيتون، وزيت الذُّرة، وزيت جوز الهند هي أيضًا أمثلة على الدُّهون، والشموع مثل شمع النّحل، وشمع الأذن هي أيضًا أمثلة على الدُّهون.

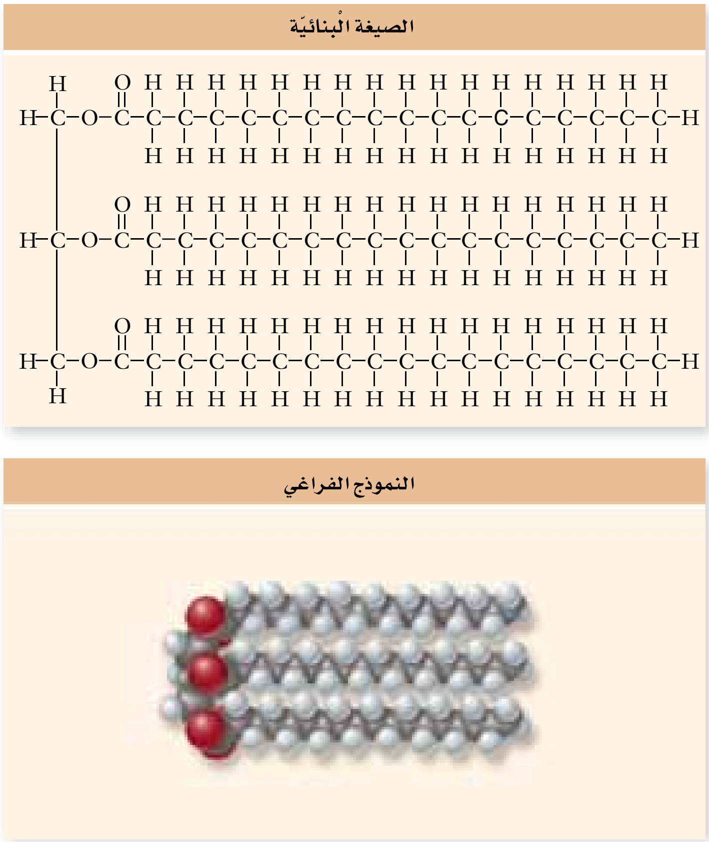
تحتوي الدُّهون على نسبة عالية من الرَّوابط الكربونية الهيدروجينية غير المُستقطَبة (C—H)، ولهذا فإنَّ الدُّهون ذات السلاسل الطويلة لا تستطيع الانطواء على بعضها، مثل البروتينات لعزل الأجزاء غير المُستقطَبة بعيدًا عن البيئة المائية المُحيطة بها. بدلًا من ذلك، عندما توضع الدُّهون في الماء، فإنَّ جزيئات كثيرة منها تتجمع تلقائيًّا مع بعضها محاولةً إظهار ما تحتويه من مجموعات مُستقطَبة للماء المحيط بها، في حين تنعزل الأجزاء غير المُستقطَبة من هذه الجزيئات مع بعضها داخل تجمُّع. ربما تلاحظ ذلك عند إضافة الزّيت إلى مقلاة تحتوي على الماء، حيث تتشكل قطرات متماسكة من الزيت على سطح الماء. هذه التجمُّعات التِّلقائية للدُّهون مُهمّة جدًا للخلية، حيث تُشكِّل أساس تركيب الغشاء الخلوي.

تتكون الدُّهون من مُبلمرات مُعقَّدة من الأحماض الدُّهنية مُرتبطة مع الجليسرول

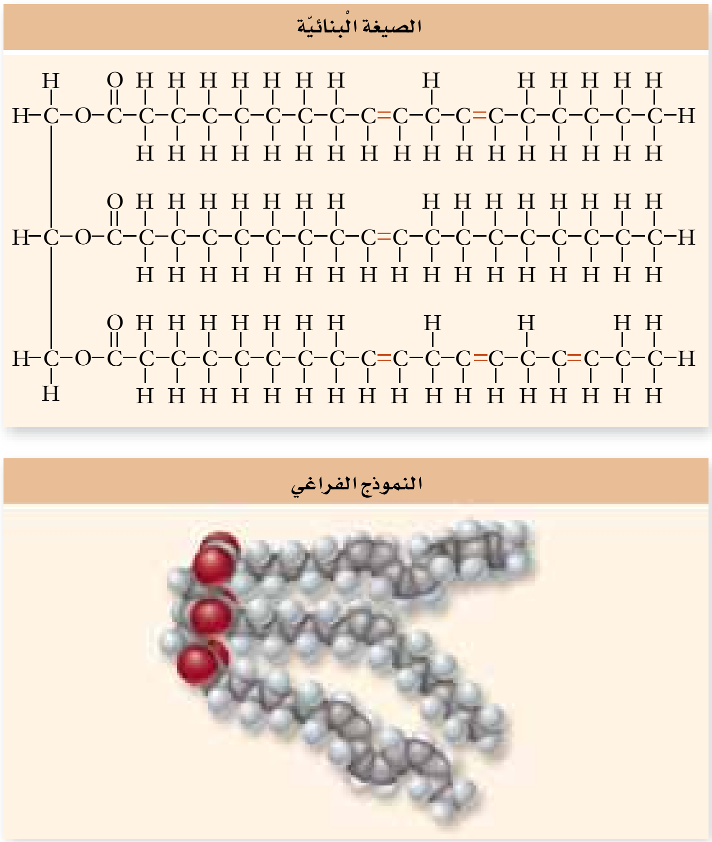
الكثير من الدُّهون تُصنَّع من هيكل بسيط مصنوع من نوعين من الجزيئات: الأحماض الدُّهنية والجليسيرول. الأحماض الدُّهنية سلسلةٌ هيدروكربونيةٌ طويلةٌ تتصّلُ بها مجموعة كربوكسيل حمضية (COOH) على أحد الأطراف. الجليسيرول هو ثلاثي الكربون مُتعدِّد الكحول (ثلاث مجموعات OH—). كثير من جزيئات الدُّهون مُكوَّنة من جزيء الجليسيرول مع ثلاثة أحماض دهنية، واحد لكلّ ذرة كربون من العمود الفقري للجليسرول. ولأنَّ هذه الدُّهون تحتوي على ثلاثة أحماض دهنية، فإنَّ جزيء الدُّهون عادةً يُعرف **بثلاثي الجليسرول Triglyceride** (الاسم الأدقّ كيميائيًّا هو ثلاثي أسيل الجليسيرول). التَّركيب الأساسي مُشار إليه (بالشكل 3-27). ليس بالضرورة أنْ تكون الأحماض الدُّهنية متشابهة، وعادةً ما تكون هذه الأحماض مُختلفة عن بعضها بشكل كبير. تختلف السلاسل الهيدروكربونية لهذه الأحماض في الطّول؛ إنَّ أكثرها شيوعًا السلاسل ذات الأعداد الزوجية من 14 إلى 20 ذرة كربون. كثرة الروابط C—H في الدُّهون تعمل بوصفها مصدر طاقة طويل الأمد.

إذا كانت ذرات الكربون الدَّاخلية جميعها في سلاسل الأحماض الدُّهنية مُرتبطة على الأقل بذرتين من الهيدروجين، فإنَّه يُمكن القول: إن الحمض الدُّهني **مُشبع Saturated**، وتعني كلمة مشبع أنَّ هذه الأحماض تمتلك ذرات الهيدروجين جميعها التي تستطيع امتلاكها (انظر الشكل 3-12). الأحماض الدُّهنية التي تمتلك روابط ثنائية بين زوج أو أكثر من ذرات الكربون المتعاقبة تُدعى الأحماض **غير المُشبعة unsaturated**. إنَّ الأحماض الدُّهنية التي تمتلك أكثر من رابطة ثنائية تدعى أحماضًا دهنية مُتعدِّدة **غير مُشبعة polyunsaturated**.

إنَّ امتلاك الرَّوابط الثنائية يغيِّر من سلوك الجزيء، حيث إنَّ الرَّابطة الثنائية C=C لا تسمح بحرية الدوران حولها بعكس ما يحصل مع الرابطة الأُحادية C—C. هذه الصفة تؤثر بشكل رئيس في درجة الذوبان: أي هل هذه الأحماض الدُّهنية دهون صلبة أم زيوت سائلة على درجة حرارة الغرفة. تمتلك الدُّهون المُحتوية على أحماض دهنية مُتعدِّدة غير مُشبعة درجة ذوبان منخفضة؛ لأنَّ سلاسل هذه الأحماض تكون مثنية (ملتوية) عند الروابط الثنائية، ما يمنع جزيئات الدُّهون من الاقتراب من بعضها. مُعظمُ الدُّهون المُشبعة، مثل الدُّهن الحيواني أو الدُّهون المُشبعة في الزبدة صلبةٌ على درجة حرارة الغرفة.



أ.



ب.

الشكل 3–27

الدُّهون المُشبعة والدُّهون غير المُشبعة. أ. الدُّهون المُشبعة تتكوَّن من ثلاثي الجليسرول الذي يحتوي على ثلاثة أحماض دهنية مُشبعة، لا تمتلك روابط ثنائية، لهذا، يحتوي على أكبر عدد من ذرات الهيدروجين المُرتبطة بالسلسلة الكربونية. مُعظم الدُّهون الحيوانية من النوع المشبع. ب. الدُّهون غير المُشبعة تتكون من ثلاثي الجليسرول، يحتوي على ثلاثة أحماض دهنية غير مشبعة، تمتلك واحدًا أو أكثر من الرَّوابط الثنائية، ولهذا، ارتبط عدد أقل من العدد الأقصى لذرات الهيدروجين بالسلسلة الكربونية. هذا المثال يتضمن حمضًا دهنيًّا وحيدًا غير مُشبع، واثنين من مُتعدد غير مُشبع. مُعظم الدهون النباتية من النوع غير المُشبع. كثرة الالتواءات بسبب الروابط الثنائية تمنع ثلاثي الجليسيرول من أنْ تقترب من بعضها، وهذا يُنتج زيتًا سائلًا على درجة حرارة الغرفة.

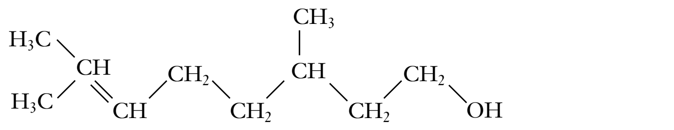
إذا وُضِعَتْ جزيئات ثلاثي الجليسرول في الماء، فإن هذه الجزيئات تشترك مع بعضها بشكل تلقائي، مُشكِّلة كُريات من الدُّهون يكون حجمها كبيرًا مقارنةً بحجم جزيئات ثلاثي الجليسيرول. وحيث إنَّ الدُّهون غير ذائبة في الماء، فإنها تستطيع التَّرسب في مواقع مُحدَّدة في المخلوق الحيّ، مثل الحويصلات في الخلية الدُّهنية.

تحتوي الدُّهون على أنواع أخرى (الشكل 3-28). التربينات *Terpenes* وهي دهون ذات سلاسل طويلة تدخل في تركيب صبغات بيولوجية مهمة، مثل الكلوروفيل والصبغة البصرية الشبكية. يُعدّ المطاط أيضًا من التربينات. الستيرويدات *Steroids*، وهي نوع آخر من الدُّهون، وتتكون من أربع حلقات كربونية. تحتوي الأغشية الخلوية في الخلايا الحيوانية على ستيرويد الكوليستيرول. من الستيرويدات الأُخرى، مثل التيستيستيرون والإستروجين، التي تعمل بوصفها هرمونات في الحيوانات مُتعدِّدة الخلايا. البروستاجلاندينات *Prostaglandins* مجموعةٌ مما يقارب عشرين جزيئًا من الدُّهون التي هي أحماض دهنية مُعدَّلة، تمتلك "ذيلين" غير مُستقطَبين مُتصلين بحلقة خماسية الكربون. تعمل هذه الجزيئات بوصفها رُسُلًا كيميائية محلية في كثير من أنسجة الفقاريات. في الفصول القادمة، سنتطرق إلى تأثيرات بعض هذه الأحماض الدُّهنية المُعقَّدة.

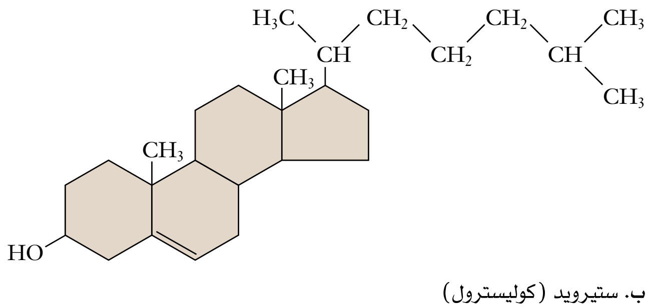
تُشكِّل الدُّهونُ جزيئات ممتازةً لتخزين الطَّاقة

تحتوي معظم الدُّهون على أكثر من 40 ذرة كربون. إنَّ نسبة الروابط (C—H) المُخزِّنة للطَّاقة في الدُّهون هي أكثر من ضعف ما هو موجود في الكربوهيدرات (انظر الجزء رقم 2-3)، هذا الشيء يجعل من الدُّهون جزيئات فعّالة أكثر في تخزين الطّاقة الكيميائية. في المعدل، يزوِّدُنا الدُّهن بما يقرب من 9 كيلو سُعرات (Kcal) من الطَّاقة الكيميائيّة لكلّ جرام، مقارنةً مع 4 كيلو سعرات لجرام من الكربوهيدات.

مُعظَم الدُّهون الحيوانية دهونٌ مُشبعة (ماعدا بعض زيوت الأسماك)، في حين تكون الدُّهونُ النَّباتية غير مُشبعة (انظر الشكل 3-27). ماعدا زيوت النباتات



أ. تيربين (سيترونيلول)



ب. ستيرويد (كوليسترول)

الشكل 3-28

أنواع أخرى من الدهون. أ. توجد التيربينات في الصبغات البيولوجيّة، مثل الكلوروفيل والصبغة الشبكية. **ب.** الستروبدات تؤدي دورًا مهمًّا في الأغشية، وتدخل في تركيب نوع من الهرمونات الذي يُستخدم في عمل الإشارات الكيميائيّة.

الاستوائية (زيت النخيل وزيت جوز الهند)، التي تُعدّ مُشبعة على الرّغم من أنّها سائلة على درجة حرارة الغرفة. يمكن تحويل الزيوت السائلة إلى دهون صلبة بإضافة ذرات الهيدروجين إليها كيميائيًّا. فمثلًا تُباع زبدة الفستق في الأسواق على شكلها المُهدرج صناعيًّا، وذلك بجعل دهون الفستق صلبة، ولا تنفصل بوصفها زيتًا سائلًا في أثناء تخزينها ووجودها على رفوف المحال التجارية. إنَّ عملية الهدرجة الصِّناعية للدُّهون غير المُشبعة تُزيل الفوائد الصِّحية التي تملكها مُقارنةً مع الدُّهون المُشبعة. تُنتِج تفاعلات الهدرجة أنواعًا من الأحماض الدُّهنية من نوع ترانس (Trans) التي تعمل على زيادة نسبة الكولسترول. ولهذا، فقد أصبح معروفًا هذه الأيام أن السَّمن المصنوع من زيت الذُّرة عن طريق عملية الهدرجة ليس أفضل صحيًّا من الزبدة الحيوانية.

إنَّ الزيادة في تناول الكربوهيدرات، يجعل المخلوقات الحيّة تُحوِّل هذه الكربوهيدرات إلى نشا أو جلايكوجين، أو دهون تُخزَّن للاستخدام المستقبلي. إنَّ كثيرًا من الأشخاص في الدُّول المُتقدِّمة يزيد وزنهم مع تقدم السِّن؛ لأنَّ كمية الطَّاقة التي يحتاج إليها هؤلاء الأشخاص تقل مع بقاء كمية الطّعام المتناول ثابتة، ولهذا تتحول الكربوهيدرات الزائدة إلى دهون ما يُسبِّب زيادة في الوزن عندهم.

الأغذيةُ الغنيةُ بالدهون من أحد الأسباب الرّئيسة المُسبِّبة لأمراض القلب، وخصوصًا تصلُّب الشرايين، تترسب القطع الدهنية المُسماة الكُتل عند المُصابين بهذا المرض على جدران الأوعية الدَّموية، مانعةً تدفُّق الدَّم فيها. يمكن أنْ تتحطم هذه الترسبات إلى أجزاء، حيث تقوم هذه الأجزاء بإغلاق شرايين صغيرة في الدِّماغ، مسببةً الجلطة الدِّماغية.

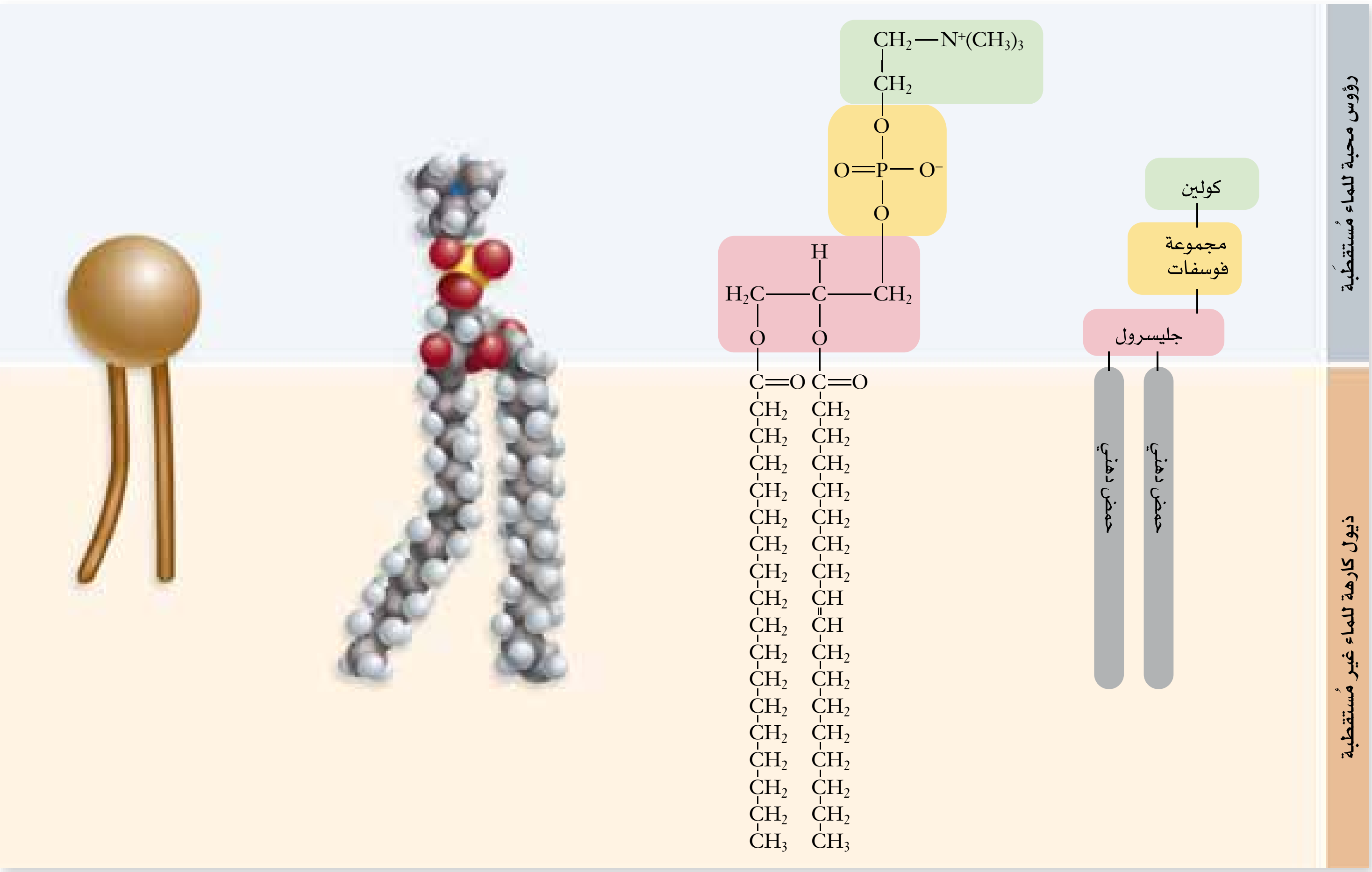
تُشكِّل الدُّهون المُفسفرة الأغشية الخلويّة

الدُّهونُ المُفسفرةُ Phospholipids من أهم الدُّهون المُعقَّدة، حيث تُعدّ من أهم جزيئات الخلية؛ لكونها تُشكِّل الغشاء الخلوي. يمكن التفكير في جزيء الدُّهون المُفسفرة على أنه بديل عن الجليسرول الثلاثين، حيث حلت مجموعة الفوسفات محل واحد من الأحماض الدُّهنية. يتضمن التَّركيب الأساسي للدُّهون المُفسفرة ثلاثة أنواع من الوحدات:

1. **الجلسرول**: كحولٌ ثلاثيُّ الكربون، تحمل كل كربونة منه مجموعة هيدروكسيل. يُشكِّل الجليسرول العمود الفقري لجزيء الدُّهون المُفسفرة.
2. **الأحماض الدُّهنية**: سلاسلُ طويلةٌ من مجموعات CH_2— (سلاسل هيدروكربونية) تنتهي بمجموعة كربوكسيل (COOH—). يرتبط زوج من هذه الأحماض عادةً مع جزيء الجليسرول في جزيء الدُّهون المُفسفرة.
3. **مجموعة فوسفات** (PO_4^{2-}—) مُرتبطة بأحد الأطراف للجلسرول. وعادةً ما تحتوي مجموعة الفوسفات المشحونة على جزيء عضوي مشحون مُرتبط بها، مثل الكولين، إيثانول أمين، أو الحمض الأميني سيرين.

يمكن تصوُّر جزيء الدُّهون المُفسفرة كأنه يمتلك "رأسًا" مُستقطَبًا على أحد الأطراف (مجموعة الفوسفات) و"ذيلين" طويلين، غير مُستقطبين على الطَّرف الآخر (الشكل 3-29). هذا التَّركيب ضروري لوظيفة هذا الجزيء، حتى لو بدا متناقضًا. لماذا نريد جزيئًا ذائبًا في الماء، وأيضًا غير ذائب في الماء؟ إنَّ طبيعة تركيب الغشاء الخلوي يدل على هذه الصفة فريدة التركيب لهذا الجزيء.

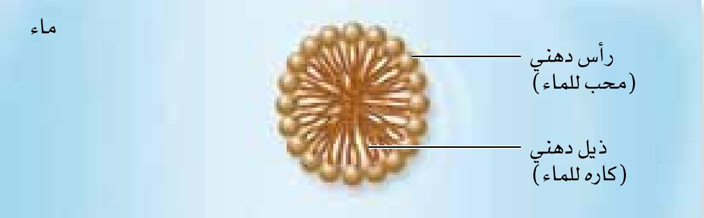
في الماء، تقوم الذُّيول غير المُستقطَبة لجزيئات الدُّهون المُفسفرة القريبة من بعضها بالتجمُّع بعيدًا عن الماء، مُشكلةً ما يُسمّى قطيرات كروية *Micelles*، التي تكون بها الذيول مُتجهةً داخليًّا (الشكل 3-30أ). هذا هو مبدأ عمل المنظِّفات الكيميائية في جعل المواد الدُّهنية ذائبة في الماء. حيث تذوب المواد الدُّهنية في الجزء الدَّاخلي



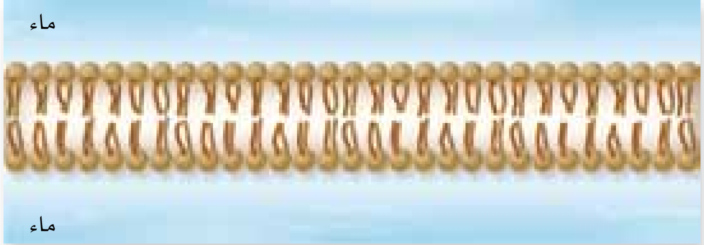
أ. ب. جـ. د.

الشكل 3–29

الدُّهون المُفسفرة. الدُّهن المفسفر، فوسفاتيديل كولين مُبيَّن هنا في (أ) رسم، (ب) صيغة، (جـ) نموذج فضائي، (د) أيقونة تُستخدم في الغشاء البيولوجي.



أ.



ب.

الشكل 3–30

تُشكل الدُّهون تلقائيًّا قطيرات أو طبقة ثنائية من الدُّهون في الماء. في المحلول المائي تترتب الجزيئات الدُّهنية، بحيث تكون الرؤوس المُستقطَبة (المُحبة للماء) في اتجاه الوسط القطبي، والماء، والذيول غير المُستقطَبة (الكارهة للماء) تكون بعيدة عن الماء. أ. حبيبات تُسمّى القطيرات يمكن أنْ تتكون. ب. جزيئات الدُّهون المُفسفرة تستطيع ترتيب نفسها في طبقتين. في هذين التَّركيبين، تكون الرؤوس المُحبة للماء للخارج والذيول الكارهة للماء للداخل، هذا المثال الثاني يُدعى الدُّهون المُفسفرة ثنائية الطبقة.

غير المُستقطب للقطيرة، ويكون السطح الخارجي المستقطب للقطيرة ذائبًا في الماء. تستطيع جزيئات الدُّهون المُفسفرة أن تُكوِّن أشكالًا مُعقَّدة أكثر من القطيرة، حيث تستطيع أنْ تكوِّن طبقتين من الجزيئات فوق بعضها، وتكون الذُّيول غير المُستقطَبة لكلّ طبقة مقابلة لبعضها، أو من الدَّاخل، تاركةً الرؤوس المُستقطَبة للخارج مشكلةً بذلك ما يُسمّى الطَّبقتين (الشكل 3 - 30ب). تُشكِّل الطبقتان الأساسَ البنائيَّ للأغشية الْبيولوجيّة، سيُناقَش بالتَّفصيل في الفصل الخامس.

ثلاثيات الجلسيرول تُصنَّع من أحماض دهنية وجليسيرول. تحتوي الخلايا أيضًا على دهون متنوعة أخرى تؤدي أدوارًا مُهمة في أيض الخلية. بسبب احتواء الدُّهون على الرَّوابط $C—H$ غير المُستقطَبة، فإنَّ الدُّهون لا تذوب في الماء، وتتجمع مع بعضها. هذا التجمُّع للدُّهون المُفسفرة يشكِّلُ الأغشيةَ الخلويةَ.

مراجعة المفاهيم

3-1 الكربون: يشكِّلُ بنيةَ الجزيئات الْبيولوجيّة

يُشكِّل الكربون العمود الفقري للجزيئات الْبيولوجيّة جميعها. يترتب الكربون على شكل سلاسل وحلقات، ويُستخدم مع ذرات أُخرى لتشكيل جزيئات بيولوجية.

- يُكوِّن الكربون أربع روابط تساهمية.
- تتكون الهيدروكربونات من الكربون والهيدروجين، وتُخزِّن الطَّاقة في روابطها.
- تُبنى الجزيئات الْبيولوجيّة باستخدام المجموعات الوظيفية إضافة إلى الكربون والهيدروجين. تمنح هذه المجموعات صفات كيميائية معينة للمُركبات.
- يمتلك الكربون والهيدروجين كهروسالبية متماثلة؛ ولهذا فإنَّ الرَّابطة C—H تكون غير مُستقطَبة.
- يمتلك الأكسجين والنيتروجين كهروسالبية أكثر من الهيدروجين والكربون ما يؤدي إلى تكوين روابط مُستقطَبة.
- الآيزوميرات الْبنائيّة تختلف في التَّركيب، في حين تختلف الآيزوميرات الفراغية في كيفية ارتباط المجموعات الْبنائيّة.
- المُتضاداتُ الضُّوئيةُ آيزوميراتٌ فراغيةٌ، وهي صورة في المرآة لبعضها، ويمكن لهذه الجزيئات أن تحرف مستوى الضّوء المُستقطب.
- المُبلمراتُ سلاسلُ طويلةٌ مُكوَّنةٌ من وحداتٍ كيميائية أو مونمرات مُتشابهة.
- مُعظمُ الجزيئاتِ الكبيرةِ الْبيولوجيّة مبلمراتٌ.
- تتكون المبلمرات الْبيولوجيّة عن طريق نزع الماء، أو ما يُسمّى بتفاعلات نزع الماء.
- يُمكن تحطيم المبلمرات الْبيولوجيّة عن طريق إضافة الماء، أو ما يُسمّى تفاعل تحلُّل الماء.

3-2 الكربوهيدرات: جزيئات مُخزِّنة للطّاقة وجزيئات بنائيّة

الصيغة التجريبية للكربوهيدرات هي $(CH_2O)_n$. تُستخدم الكربوهيدرات لتخزين الطَّاقة وبوصفها جزيئات بنائية.

- السّكّريّات البسيطة تحتوي على ثلاث إلى ستّ ذرات كربون، وتوجد على شكل آيزوميرات؛ بنائية وفراغية.
- تحتوي السّكّريّات الأُحادية على وحدة بنائية واحدة، أما السّكّريّات الثُّنائية فتحتوي على وحدتين، في حين تحتوي مُتعدِّدة التسكُّر على أكثر من اثنتين من الوحدات الْبنائيّة.
- يُستخدم الجلوكوز لتكوين ثلاثة مبلمرات مهمة: النّشا، والجلايكوجين، والسليلوز.
- النّشا والجلايكوجين مبلمراتٌ متشعِّبةٌ من الجلوكوز من نوع ألفا. يُصنَّع النشا في النبات، ويُصنَّع الجلايكوجين في الحيوانات، تُستَخدم هذه الجزيئات لتخزين الطَّاقة.
- السليلوزُ مُبلمرٌ غيرُ مُتشعِّبٍ من الجلوكوز من نوع بيتا، وتصنّعه الخلايا النباتية، ويدخل في صناعة الجدار الخلوي.

3-3 الأحماض النّوويّة: جزيئات المعلومات

الأحماض النّوويَّة مُبلمراتٌ من النيوكليوتيدات ترتبط مع بعضها بروابط فوسفودايستر. تُستَخدم جزيئات هذه الأحماض لتخزين المعلومات.

- DNA و RNA مُبلمراتٌ مُكوَّنةٌ من وحدات بنائية تُدعى النيوكليوتيدات.
- DNA يستخدم سُكَّر الرَّايبوز منقوص الأُكسجين، و RNA يستخدم سُكَّر الرَّايبوز.
- تحتوي الأحماض النّوويَّة على أربعة أنواع من النيوكليوتيدات. يحتوي DNA على الأدنين، والجوانين، والسايتوسين، والثايمين. أمّا RNA، فيحتوي على اليوراسيل بدلًا من الثايمين.
- يوجد DNA على شكل تركيب حلزوني مزدوج، أما RNA فيوجد على شكل سلسلة مفردة.
- تُحافِظ الرَّوابط الهيدروجينية بين القواعد على شكل تركيب DNA الحلزوني المزدوج. يكون التزاوج القاعدي مُحَدّدًا: الأدنين مع الثايمين والجوانين مع السايتوسين.
- يُسجِّل DNA معلومات تسلسل الأحماض الأمينية في البروتينات باستخدام النيوكليوتيدات الأربع المُختلفة.
- يُنسَخ RNA من DNA ويُستَخدم لصناعة البروتينات.
- الأدينوسينُ ثلاثي الفوسفات (ATP) نيوكليوتيدٌ يُستَخدم لتزويد الخلية بالطَّاقة.
- النيوكلتيدات FAD و NAD^+ تُستَخدم لنقل الإلكترونات في الخلية.

3-4 البروتينات: جزيئات لها تراكيب ووظائف مُتنوعة

البروتيناتُ جزيئاتٌ متنوعةُ التَّراكيبِ مصنوعة من الأحماض الأمينية. تقوم البروتينات بعمل وظائف متنوعة.

- مُعظمُ الأنزيمات بروتيناتٌ تعمل على تحفيز التَّفاعلات الأيضية.
- تُدافع البروتينات عن أجسامنا؛ وتنقل الأيونات والغازات، وتوفر دعامة، وتتقبض وتزودنا بالحركة، وتستقبل معلومات، وتنظم النشاط الحيوي، وتخزن الأيونات المُرتبطة بها.
- البروتيناتُ مبلمراتٌ خطيةٌ مكوَّنةٌ من عشرين حمضًا أمينيًّا مُختلفًا.
- ترتبط الأحماض الأمينية مع بعضها بروابط بيبتيدية لتُكوِّن عديدات الببتيد.
- تختلف الأحماض الأمينية العشرون السَّابقة باختلاف مجموعة R التي تكون مُستقطَبة، أو غير مُستقطَبة، أو مشحونة.
- يتبع تركيب البروتين الترتيب الآتي من المستويات: الأولي، والثانوي، والثلاثي، والرُّباعي.
- التركيبُ الأوليُّ تسلسلٌ من الأحماض الأمينية. التَّركيب الثانوي يعتمد على نمط تكوين الرَّوابط الهيدروجينية التي تُكوِّن إما تركيبًا حلزونيًّا أو صفائح مستوية. التَّركيب الثُّلاثيُّ انطواءٌ ثلاثيُّ الأبعادِ للبروتين، والتَّركيب الرُّباعي يُشكَّل بارتباط اثنين أو أكثر من عديد الببتيد.
- الموتيفاتُ تراكيبُ متشابهةٌ موجودةٌ في بروتيناتٍ غيرِ متشابهةٍ. الحقول وحداتٌ وظيفيةٌ داخلَ التركيبِ الثلاثي.
- تعمل بروتينات الشبرونين على انطواء البروتينات. يُسبِّب نقص هذه البروتينات أمراضًا.
- تمسُّخ البروتيناتِ هو عملية انحلالِ التَّركيب الثُّلاثي. التفكُّك يعود إلى انفصال الوحدات الْبنائيّة (عديدات الببتيد) للتَّركيب الرُّباعي مع عدم تغيُّر التَّركيب الثُّلاثي لهذه الوحدات أو عديدات الببتيد.

3-5 الدُّهون: جزيئات كارهة للماء

تتكون الدُّهون من أحماض دهنية وجليسرول ولا تذوب في الماء. تعدّ الدُّهون جزيئات مُخزِّنة للطّاقة مددًا طويلة من الزمن. تُشكِّل الدُّهونُ المُفسفرة أساسَ الغشاءِ البيولوجيِّ.

- تكون الأحماض الدهنية مُشبعةً أو غيرَ مُشبعةٍ.
- تحتوي الأحماض الدُّهنية المُشبعة على أكبر عدد ذرات من الهيدروجين تستطيع الأحماض الدُّهنية الارتباط بها.
- تحتوي الأحماض الدُّهنية غير المُشبعة على رابطة ثنائية أو أكثر بين ذرات الكربون.
- تحتوي الدُّهونُ المُفسفرة على زوج من الأحماض الدُّهنية ومجموعة فوسفات واحدة مُرتبطة مع جزيء جليسيرولٍ. يكون الرَّأس المُحتوي على الفوسفات ذائبًا في الماء، أما الذيل فهو غير ذائب فيه.
- في الأغشية الخلوية المُكوَّنة من طبقتين من الدُّهون المُفسفرة، تكون الرؤوسُ المُحبِّة للماء لكلّ طبقة مُوجَّهةً إلى الجوانب الخارجية للغشاء، والذيولُ الكارهة للماء مُوجَّهةٌ إلى مركز هاتين الطبقتين.

أسئلة مراجعة

الاختبار الذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. يتشكل المبلمر من وحدات مُتعددة من المونميرات من خلال:
أ . نمو سلسلة ذرات الكربون.
ب. إزالة مجموعة $OH-$ وذرة هيدروجين.
ج. إضافة مجموعة $OH-$ وذرة هيدروجين.
د . الرَّوابط الهيدروجينية.

2. الكربوهيدرات مصدرٌ جيدٌ للطّاقة؛ لأنّ:
أ . الرّوابط $C-H$ الموجودة في الكربوهيدرات تُخزِّن الطّاقةَ.
ب. الرَّوابطُ الثّنائية بين الكربون والأكسجين قويةٌ جدًا.
ج. الكهروسالبية لذرات الأكسجين تعني أنَّ الكربوهيدرات تتكون من كثير من الرّوابط المُستقطَبة.
د . الكربوهيدرات تستطيع تشكيل تراكيب حلقية في البيئة المائية للخلية.

3. تُخزِّن الخلايا النباتية الطّاقة على شكل ________________، في حين تخزّن الخلايا الحيوانية الطّاقة على شكل ________________
أ . فركتوز؛ جلوكوز. ب. سكَّريات ثنائية؛ سكَّريات أُحادية.
ج. سليلوز؛ كايتن. د. نشا؛ جلايكوجين.

4. نوع الكربوهيدرات في تركيب جزيء RNA هو:
أ . الجلاكتوز.
ب. الرَّايبوز (سكّر خُماسي) منقوص الأكسجين.
ج. الرَّايبوز (سكّر خُماسي).
د . الجلوكوز.

5. السليلوزُ يختلفُ عن النّشا؛ لأن:
أ . النّشا يُصنَّع في الخلايا النباتية، والسليلوز في الخلايا الحيوانية.
ب. السليلوز يُشكّل خيوطًا طويلة، والنّشا ذو تشعبات كبيرة.
ج. النّشا غير ذائب في الماء، والسليلوز ذائب في الماء.
د. جميع ما ذُكر.

6. جُزيءُ DNA أو RNA مبلمرٌ من:
أ . السّكّريّات الأُحادية. ب. نيوكليوتيدات.
ج. أحماض أمينية. د . أحماض دهنية.

7. الرَّابطة الكِيميائيّة المسؤولة عن ربط الأحماض الأمينية لتكوين البروتينات هي:
أ . فوسفودايستر. ب. رابطة $\beta - 1, 4$.
ج. الببتيدية. د . الهيدروجينية.

8. يُثبت التَّركيب الثُّنائي الحلزوني لجزيء DNA بـ:
أ . رابطة الفوسفودايستر. ب. الرَّابطة الببتيدية.
ج. الحلزوني من نوع ألفا. د . الرَّابطة الهيدروجينية.

9. واحدٌ مما يأتي ليس من الفروق بين DNA و RNA:
أ . سكّر الرايبوز (خماسي الكربون) منقوص الأكسجين مقابل سُكّر الرَّايبوز (خماسي الكربون).
ب. الثايمين مقابل اليوراسيل.
ج. سلسلتان مقابل سلسلة واحدة.
د . روابط الفوسفودايستر مقابل الروابط الهيدروجينية.

10. المونمر المُكوِّن للبروتين هو:
أ . السّكّريّات الأُحادية. ب. النيوكليوتيدات.
ج. الأحماض الأمينية. د . الأحماض الدُّهنية.

11. واحدةٌ من الأجزاء المُكوِّنة للحمض الأميني لها تأثير كبير في الشَّكل العام للبروتين هي:
أ . مجموعة الأمين ($-NH_2$). ب. مجموعة -R.
ج. مجموعة الكاربوكسيل ($-COOH$). د . أ و ج.

12. تُسبِّب الطَّفرة التي تُغيِّر حمضًا أمينيًا واحدًا من الأحماض الأمينية المُكوِّنة للبروتين تغيُّرًا في المستوى:
أ . الأولي لتركيب البروتين. ب. الثانوي لتركيب البروتين.
ج. الثلاثي لتركيب البروتين. د . جميع ما ذكر.

13. العامل الذي يسهم في تنوُّع أشكال البروتين ووظائفه في الخلية هو:
أ . التَّفاعل الرُّباعي بين السلاسل الببتيدية.
ب. تُشكِّل التَّركيب الحلزوني – ألفا والصفيحة المنطوية بيتا.
ج. التَّسلسل الخطي للأحماض الأمينية التي تُشكِّل المُبلمر.
د . كل ما ذكر.

14. الصفة الكيميائية التي تجعل من الدُّهون جزيئات غير ذائبة بالماء هي:
أ . طول السلسلة الكربونية.
ب. كثرة أعداد الروابط $C-H$ غير المُستقطَبة.
ج. تشعبات الأحماض الدُّهنية المُشبعة.
د . الرَّابطة الثنائية $C=C$ الموجودة في الأحماض الدُّهنية غير االمُشبعة.

15. التَّشكُّل التِّلقائي لطبقتي الدُّهون في البيئة المائية يحدث بسبب:
أ . مجموعات الرأس المُستقطَبة للدُّهون المُفسفرة التي تستطيع التَّفاعل مع الماء.
ب. الذيول الطويلة للأحماض الدُّهنية للدُّهون المُفسفرة التي تستطيع التَّفاعل مع الماء.
ج. ذيول الأحماض الدُّهنية للدُّهون المُفسفرة غير محبة للماء.
د . أ و ج.

أسئلة تحدٍّ

1. تُصنع بيوت العناكب من "الحرير"، الذي هو بروتين ليفي، طويل. إنَّ الخيوط التي تراها في بيت العنكبوت مُكوَّنة من بروتينات كثيرة. إنَّ أهم مُسندة بنائية في هذه البروتينات هي بيتا البلُّوري "β-crystal". وهي مناطق من الألياف البروتينية متراصة فوق بعضها. ما الرَّوابط الكيميائيّة التي يحتاج إليها تشكيل هذا التركيب بيتا البلوري؟ ما مستوى التَّركيب البنائي المسؤول عن تكوين الحرير في بيوت العنكبوت؟ كيف يؤثر تركيب بيتا البلوري في الصِّفات الفيزيائية للبروتين المُكوِّن للحرير.

2. كيف تختلف الجزيئات الكبيرة الأربعة بعضها عن بعض؟ ارجع إلى رسمة الوحدات الأساسية في الشكل 3-3 ولخِّص أهم "الإشارات" التي استخدمتها لتُميِّز هذه الجزيئات المُهمة.

3. تؤدي الرَّوابط الهيدروجينية دورًا مهمًّا في تثبيت الجزيئات الْبيولوجيّة الكبيرة وتنظيمها. بعد دراستك للأنواع الأربعة من الجزيئات الكبيرة. صِفْ ثلاثة أمثلة تُبيِّن بها كيف أنَّ تكوين الرَّوابط الهيدروجينية يؤثر في شكل الجزيئات الْبيولوجيّة الكبيرة ووظيفتها.

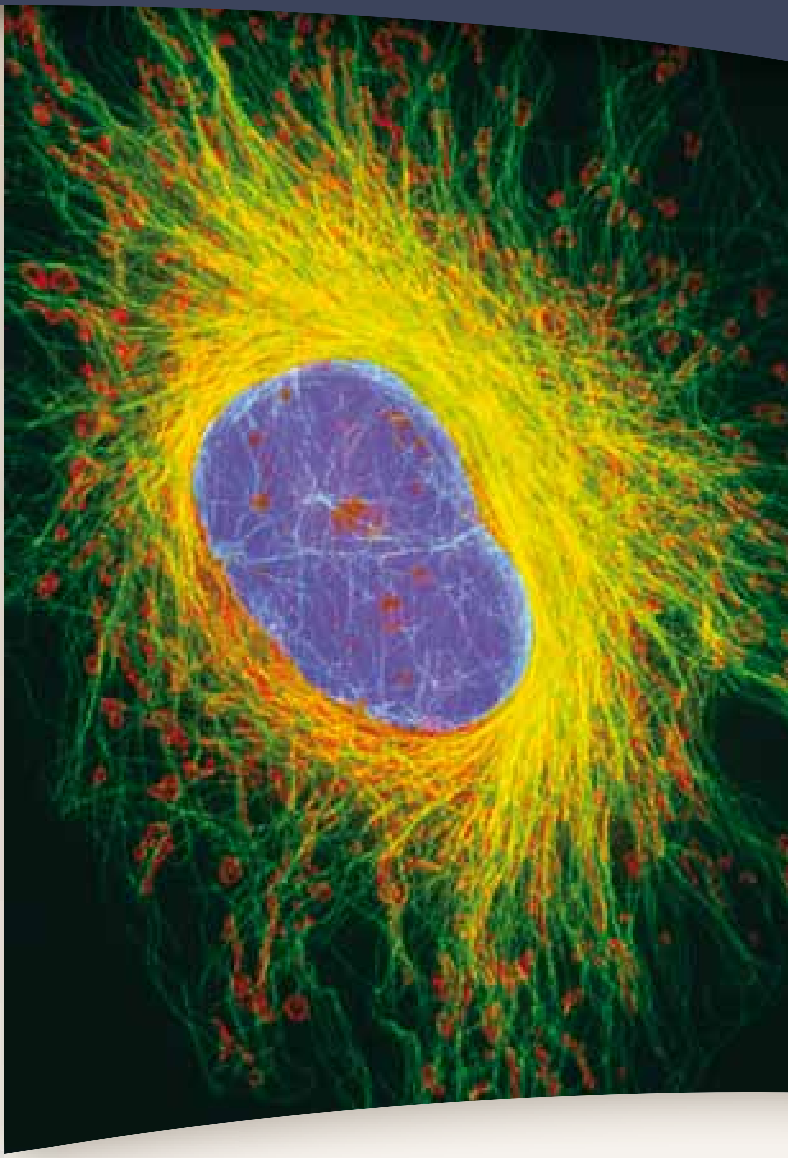
4. خلايا جسمك خلايا مُتميزةٌ على الرّغم من أنها جميعها تحتوي على المعلومات الْوراثيّة نفسها. استخدم المعلومات في الجدول 2-3 لتفسير التّنوع في التَّراكيب الخلوية المُتخصصة وتنوع وظائفها الموجودة في جسمك.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية ؟ زر الموقع .www.ravenbiology.com لتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™

الفصل 4

تركيب الخليّة
Cell Structure



مُقدمة

المخلوقات جميعها مُكوَّنة من خلايا. إنَّ جناح الفراشة الرَّقيق عبارة عن طبقة رقيقة من الخلايا، وكذلك الطَّبقة الخارجية اللامعة لعينيك. يتكوَّن الهمبرجر والطماطم التي تأكلها من خلايا سرعان ما تُصبح جزءًا من خلاياك. تتكون بعض المخلوقات من خلية واحدة صغيرة جدًا لا تُرى بالعين المُجرَّدة، في حين تتكون مخلوقات أخرى كالإنسان من خلايا عدة متخصصة، مثل الخلية المُولِّدة للألياف، التي تظهر باللَّمعان المُدهش في صورة المجهر الإلكتروني على هذه الصفحة. إن الخلايا جزء مهم من الحياة، لدرجة أنَّه لا يُمكننا أن نتصور مخلوقًا لا يتكوَّن من خلايا. في هذا الفصل، سنلقي نظرة مُقرَّبة على التَّركيب الدَّاخلي للخلايا. وفي الفصول من 5 إلى 10، سوف نُركِّز على الخلايا، وهي تعمل، وكيف تتواصل مع بيئتها، وكيف تنمو، وتتكاثر.

موجز المفاهيم

1-4 نظرية الخلية
- نظرية الخلية هي الأساس المُوحّد لبيولوجيا الخلية.
- حجم الخلية محدود.
- تسمح المجاهر بمشاهدة الخلايا ومُكوِّناتها.
- تملك الخلايا جميعها تشابهات تركيبية أساسية.

2-4 خلايا بدائية النوى
- تملك خلايا بدائية النوى تنظيمًا بسيطًا نسبيًّا.
- تتكوَّن جدران الخلية البكتيريَّة من ببتيدوجلايكان.
- لا تملك البكتيريا القديمة ببتيدوجلايكان.
- تتحرك بعض بدائيات النوى عن طريق أسواط دوّارة.

3-4 خلايا حقيقية النوى
- تعمل النواة بوصفها مركز معلومات.
- الرايبوسومات أدوات تصنيع بروتين الخلية.

4-4 جهاز الأغشية الدَّاخلية
- الشبكة الإندوبلازمية الخشنة مكان تصنيع البروتين.
- تمتلك الشبكة الإندوبلازمية الناعمة وظائف عدَّة.
- جسم جولجي يُرتِّب البروتينات ويحزمها.
- تحتوي الأجسام الحالّة على أنزيمات هاضمة.
- الأجسام الدَّقيقة مجموعة مُتنوِّعة من العُضيَّات.
- تستعمل النباتات الفجوات من أجل الخزن وتوازن الماء.

5-4 الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء: مولدات خلوية
- تقوم الميتوكندريا بأيض السكر لتوليد ATP.
- تستعمل البلاستيدات الخضراء الضوء لتوليد ATP وسكريات.
- الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء نشأت عن طريق التكافل الداخلي.

6-4 الهيكل الخلوي
- ثلاثة أنواع من الألياف تُكوِّن الهيكل الخلوي.
- الأجسام المركزية مراكز مُنظِّمة للأُنيبيبات الدَّقيقة.
- يُساعد الهيكل الخلوي على تحريك الأشياء داخل الخلايا.

7-4 التراكيب خارج الخلية وحركة الخلية
- بعض الخلايا تزحف.
- تُساعد الأسواط والأهداب على الحركة.
- جُدران الخلية النباتية تُوفِّر الحماية والدَّعامة.
- تفرز الخلايا الحيوانية الحشوة خارج الخلوية.

1-4 نظرية الخلية

إن السمــة العامة للخلايا هي قياسها المجهري. وعلى الرَّغم من وجود استثناءات فقطـر خليـة حقيقية النواة نموذجيــة يتراوح بين 10 إلى 100 ميكرومتر (µm) (10 إلى 100 جزء من مليون جزء من المتر)، وقياس مُعظم خلايا بدائية النواة هو من 1 إلى 10 ميكرومترات فقط.

ولم تُكتشف الخلايا، بسبب صغرها، إلا في القرن السابع عشر، عندما اختُرع المجهر. أول من شاهد الخلايا كان روبـرت هـوك في 1665، مُطلقًا على الأشكال التي رآها في الفلين اسم خُليَّات *Cellulae* («غرف صغيرة» أو زنزانات، باللاتينية). ومنه وصل إلينا اسم خلايا *Cells*. كان أول من شاهد الخلايا الحية عالِم مجاهر قديم آخر، هو أنطون فان لفنهوك، وقد أطلق عليها اسم «حييوينات». بعد هذه الجهود المُبكرة، مضى قرن ونصف قبل أن يُدرك علماء الأحياء بشكل كامل أهمية الخلايا. وعـام 1838، أعلن عالِم النبات ماثيوس شلايدن أن النباتات كلّها هي «تجمُّعات من مخلوقات مُنفردة، ومستقلّة، ومنفصلة، وهي الخلايا بذاتها» وعام 1839، أعلن ثيودور شوان أنَّ أنسجة الحيوانات جميعها تتكوَّن من خلايا مُنفردة. وبهذا ولدت نظرية الخلية.

نظرية الخلية هي الأساس المُوحد لبيولوجيا الخلية

اُقترحت نظرية الخلية، لتفسير مُلاحظة أنَّ المخلوقات جميعها تتكوَّن من خلايا. وفي حين تبدو هذه العبارة بسيطة، إلا أنها عبارة بعيدة المدى حول تنظيم الحياة.

تشمل **نظرية الخلية Cell theory** في شكلها الحديث المبادئ الثلاثة الآتية:

1. تتكون المخلوقات الحية جميعها من خلية واحدة أو أكثر، وتتم عمليات الحياة من أيض ووراثة داخل هذه الخلايا.
2. الخلايا أصغر الأشياء الحيّة، وهي الوحدات الأساسية في تنظيم المخلوقات كلّها.
3. تنشأ الخلايا من انقسام خلية موجودة سابقًا فقط.

على الرغم من نشوء الحياة تقريبًا بشكل تلقائي في بيئة الأرض البدائية، استنتج علماء الأحياء عدم وجود خلايا إضافية تنشأ تلقائيًّا في الوقت الحالي. إذ تمثل الحياة على الأرض، في الواقع، خطًّا مُتصلًا لذريةٍ من تلك الخلايا البدائية.

حجم الخلية محدود

مُعظم الخلايا صغيرة نسبيًّا لأسباب مُتصلة بانتشار الأشياء داخل الخلايا أو خارجها. يتأثر مُعدَّل الانتشار بعوامل عدة، تشمل: مساحة السطح المتوافرة للانتشار، ودرجة الحرارة وتدرُّج تركيز المواد المُنتشرة، والمسافة التي يجب أن يحدث عبرها الانتشار. كلما زاد حجم الخلية، زاد طول وقت الانتشار من الغشاء إلى داخل الخلية أيضًا. فالخلايا الكبيرة تحتاج إلى تصنيع جزيئات كبيرة بشكل أكثر، وهذا يعني مُتطلبات طاقة أكبر، وإنتاج كمية أكبر من الفضلات. ويجب أن تُنقل الجزيئات المُستخدمة من أجل الطاقة والبناء الحيوي عبر الغشاء. وأي فضلات أيض تُنتَجُ يجب إزالتها، وتمر أيضًا عبر الغشاء. يعتمد مُعدَّل حدوث مثل هذا النَّقل على كلٍّ من المسافة إلى الغشاء، وعلى مساحة الغشاء المتوافرة أيضًا. لهذا السبب، فإن المخلوق الذي يتكوّن من خلايا صغيرة عدة نسبيًّا أفضل من المخلوق الذي يتكون من خلايا كبيرة الحجم وقليلة.

أفضلية حجم الخلية الصغير تبدو واضحة أكثر باستعمال نسبة **مساحة السطح إلى الحجم Surface area – to – volume ratio**؛ كلما زاد قياس الخلية زاد حجمها بشكل أكبر من زيادة مساحة سطحها. وبالنِّسبة إلى خلية كروية، تتناسب مساحة السطح مع مربع نصف القطر، في حين يتناسب الحجم مع مكعب نصف القطر. وعلى هذا، إذا اختلفت خليتان بعامل 10 في نصف القطر، فإنَّ الخلية الأكبر ستملك 10^2، أو 100 مرة، مساحة سطح، ولكن 10^3 أو 1000 مرة قدر حجم الخلية الأصغر (الشكل 4-1).

يُوفِّر سطح الخلية الفرصة الوحيدة للتَّفاعل مع البيئة؛ لأنَّ المواد كلّها تدخل الخلية، وتخرج منها عبر هذا السطح. يؤدي الغشاء المُحيط بالخلية دورًا مهمًّا في التَّحكم في وظيفة الخلية، ولأنَّ الخلايا الأصغر تمتلك مساحة سطح لكلّ وحدة حجم أكبر من الخلايا الأكبر، فإنَّ التَّحكم يكون ناجحًا أكثر في الخلايا الأصغر نسبيًّا.

على الرَّغم من أنَّ مُعظم الخلايا صغيرة، فإنَّ بعض الخلايا كبير بشكل واضح، ويبدو أنَّ هذه الخلايا تجاوزت مُشكلة مساحة السطح إلى الحجم عن طريق آلية تكيف واحدة أو أكثر. على سبيل المثال، بعض الخلايا مثل خلايا العضلة الهيكلية، تمتلك أكثر من نواة واحدة، ما يسمح بانتشار المعلومات الوراثية حول خلية كبيرة. بعض الخلايا الكبيرة الأُخرى مثل العصبونات، طويلة ونحيلة، بحيث تكون أي نقطة في السيتوبلازم قريبة من الغشاء البلازمي، وبهذا يبقى الانتشار داخل الخلية وخارجها سريعًا.

تسمح المجاهر بمشاهدة الخلايا ومكوناتها

ما عدا خلايا البويضة، لا يوجد الكثير من الخلايا يُمكن رؤيتها بالعين المجردة (الشكل 4-2). إنّ قطر معظم الخلايا أقل من 50 ميكرومترًا، أي إن هذا القطر أصغر بكثير من النقطة التي في نهاية هذه الجملة. ولذلك، نحتاج إلى مساعدة التكنولوجيا لمشاهدة الخلايا. لقد سمح تطور المجاهر وتحسينها باستكشاف الخلايا.

قطر الخلية (r)	1 وحدة	10 وحدات
مساحة السطح (4π نق^2)	12.57 وحدة^2	1257 وحدة^2
الحجم ($\frac{3}{4}\pi$ نق^3)	4.189 وحدة^3	4189 وحدة^3
مساحة السطح/ الحجم	3	0.3

الشكل 4-1

نسبة مساحة السّطح إلى الحجم. كلما أصبحت الخلية أكبر، يزداد حجمها بمُعدَّل أسرع من مساحة سطحها. إذا ازداد نصف القطر بـ 10 مرات، فإنَّ مساحة السّطح تزداد بـ 100 مرة، ولكن الحجم يزيد بـ 1000 مرة. يجب أن تكون مساحة سطح الخلية كبيرة بشكلٍ كافٍ لمواءمة حاجات الأيض لهذا الحجم.

مُشكلة قوة الفصل

كيف ندرس الخلايا إذا كانت صغيرة لدرجة عدم رؤيتها؟ المفتاح هو بفهم لماذا لا نستطيع رؤيتها. سبب عدم قدرتنا على رؤية الأجسام الصغيرة هو قوة الفصل المحدودة للعين البشرية. **قوة الفصل Resolution** تعرَّف على أنَّها: الحد الأدنى للمسافة التي يمكن أن تتباعد بها نقطتان ليبقى ممكنًا التمييز بينهما بوصفهما نقطتين مُنفصلتين. عندما يكون جسمان قريبين من بعضهما بـ 100 ميكرومتر تقريبًا، فإنَّ الضَوء المُنعكس من كلٍّ منهما يضرب الخلية المُستقبلة للضوء نفسها في مؤخرة العين. وعندما تكون الأجسام بعيدة عن بعضها بأكثر من 100 ميكرومتر فقط، فإنَّ الضوء المُنعكس عنهما يضرب خليتين مُختلفتين، ما يسمح لعينيك أن تميزهما بوصفهما جسمين لا جسمًا واحدًا.

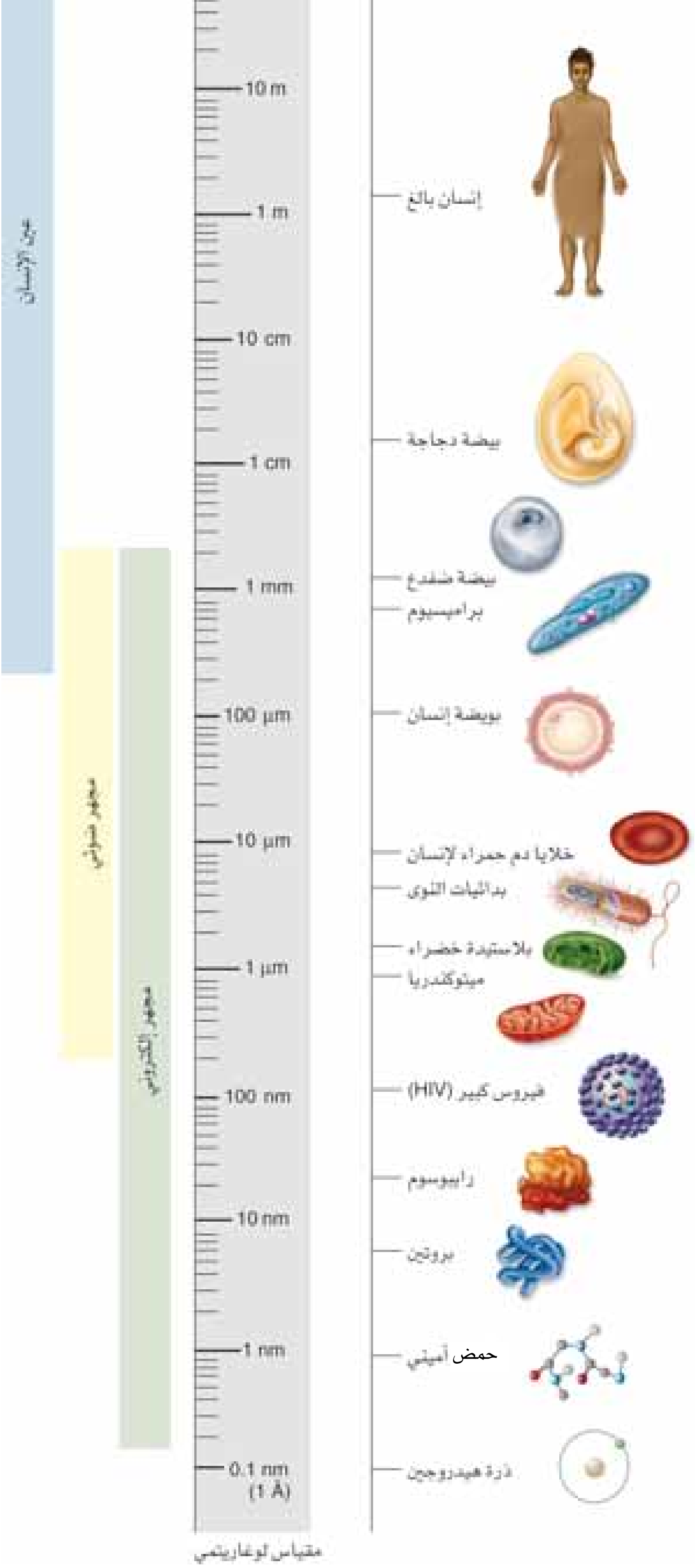
أنواع المجاهر

أحد الطُّرق لزيادة قوة الفصل هو بزيادة قوة التكبير، بحيث تظهر الأجسام الأصغر بصورة أكبر. استخدم علماء المجاهر الأوائل العدسات الزجاجية لتكبير الخلايا الصغيرة، ولجعلها أكبر من حدّ 100 ميكرومتر المفروض على العين البشرية. تُضيف العدسات الزجاجية قوة تبئير (تركيز) مُتزايدة. لأنَّ العدسة الزجاجية تجعل الجسم يبدو قريبًا، فإنَّ الصورة على مؤخرة العين تكون أكبر من تلك التي دون عدسة.

تَستعملُ **المجاهرُ الضوئية Light microscopes** الحديثة، التي تعمل بالضوء المرئي، عدستي تكبير، وكثيرًا من عدسات التَّصحيح للوصول إلى قوة تكبير ونقاء عاليين جدًا (جدول 4-1). تقوم العدسة الأولى بتركيز صورة الجسم على العدسة الثانية التي تكبرها مرة أُخرى، وتركزها على مؤخرة العين. المجاهر التي تكبِّر على مراحل باستخدام عدسات عدة تسمى **المجاهر المركّبة Compound microscopes**. إنها تستطيع أن تميِّز تراكيب مفصولة بـ 200 نانومتر على الأقل.

المجاهر الضوئية – حتى المُركبة منها – ليست قوية بشكل كافٍ لتميز الكثير من التَّراكيب داخل الخلايا. فعلى سبيل المثال، سمك غشاء الخلية 5 ناتومترات فقط. لماذا لا يتم فقط إضافة مرحلة تكبير أُخرى إلى المجهر لزيادة قوة الفصل الخاصة به؟ السبب هو أنَّه عندما يكون جسمان أقرب إلى بعضهما ببضع مئات من النانومترات، فإن أشعة الضَوء المنعكسة عن الصورتين تبدأ بالتَّداخل مع بعضهما. الطريقة الوحيدة التي يقترب فيهما شعاعا ضوء من بعضهما، ومع ذلك يُمكن فصلهما، هو أن يكون الطول الموجي لهما أقصر. أحد طرق تجنُّب التَّداخل هو باستعمال شعاع من الإلكترونات بدلًا من شعاع الضَوء. تمتلك الإلكترونات طولًا موجيًّا أقصر بكثير، ويمتلك **المجهر الإلكتروني Electron microscope**، الذي يستخدم أشعة من الإلكترونات، قوة تمايز أكبر بـ 1000 مرة من المجهر الضوئي. يستطيع **المجهر الإلكتروني النفاذ Transmission electron microscope**، الذي سُمّي كذلك لأنَّ الإلكترونات المُستخدمة لمشاهدة العينات تنفذ خلال المادة أن يميّز بين أجسام تفصل بينها مسافة 0.2 نانومتر فقط- قطر ذرتي هيدروجين فقط!

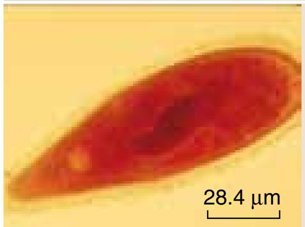
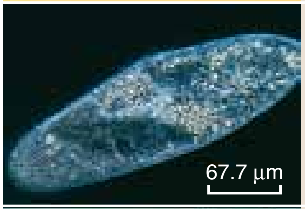
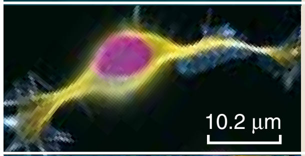
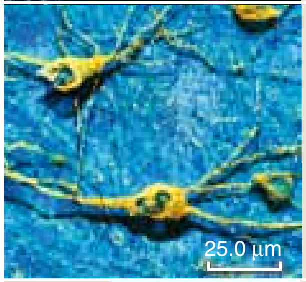
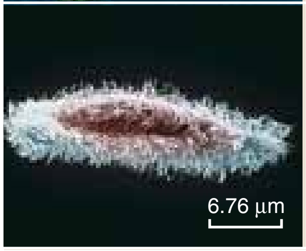
المجهر الإلكتروني الماسح Scanning electron microscope نوع آخر من المجاهر الإلكترونية، يُسقِط الإلكترونات على سطح العينة. يتمُّ تقوية الإلكترونات المُنعكسة من السطح وبثّها، يرافقها إلكترونات أُخرى تنبعث من العينة نفسها نحو شاشة، حيث يُمكن مشاهدة الصورة وتصويرها. يُمكن للمجاهر الإلكترونية الماسحة إعطاء صور ثلاثية الأبعاد مُدهشة، وقد حَسَّنت هذه المجاهر فهمنا لكثير من الظواهر البيولوجية والفسيولوجية (راجع جدول 4-1).



الشكل 4-2

حجم الخلايا ومحتوياتها. مُعظم الخلايا مجهرية الحجم، على الرَّغم من أنَّ بيوض الفقريات كبيرة بشكل يكفي لرؤيتها بالعين المُجرَّدة. عَرضُ الخلايا بدائية النوى بشكل عام من 1 إلى 10 ميكرومترات.

1 متر = 10^2 سم = 10^3 مللم = 10^6 ميكرومتر = 10^9 نانومتر

الجدول 4-1	المجاهر
المجاهر الضوئية	
مجهر المجال المُضيء: Bright field microscope يعبر الضوء ببساطة من خلال العينة، مُعطيًا تباينًا قليلًا. صبغ العينات يُحسِّن التَّباين، ولكن يلزم تثبيت الخلايا (جعلها غير حيّة)، وهذا يُمكن أن يُسبِّب تلف المكوِّنات أو تغيرها.	
مجهر المجال المُعتم: Dark field microscope يُوجَّه الضوء بزاوية نحو العينة؛ تسمح عدسات المُكثِّف بعبور الضوء المُنعكس عن العينة فقط. المجال معتم، والعينة مضيئة مُقابل هذه الخلفية المُعتمة.	
مجهر التَّباين الطوري: Phase contrast microscope مُكوِّنات المجهر تُخرج موجات الضوء من الطور، ما يُنتج اختلافات في التَّباين والسطوع عندما تتجمع موجات الضوء مرة أُخرى.	
مجهر التَّباين التَّداخلي التَّفاضلي: Differential interference contrast microscope يتمُّ تجميع موجات الضوء خارج الطور لإنتاج اختلافات في التباين، من خلال حزمتين من الضوء تُسافران بشكل قريب من بعضهما، ما يجعل تباينًا أكثر، خاصةً عند حواف التَّراكيب.	
مجهر الوميض (المجهر المُشِّع): Fluorescence microscope تمتص صبغات وميض الضوء على طول موجي واحد، ومن ثَمَّ تُطلقه على طول موجي آخر. تُمرِّر المرشحات الضوء المُنطلق فقط.	
مجهر مُتَّحد البؤرة: Confocal microscope يُركِّز ضوء من البؤرة على نقطة، فيمسح عينة مصبوغة بصبغة تُصدر وميضًا في اتجاهين. يتمُّ إنتاج صور واضحة لمستوىٍ واحد للعينة، في حين يتمُّ استثناء المستويات الأخرى للعينة فلا تجعل الصورة غير واضحة. يُمكن استعمال مستويات عدة لتكوين صورة ثلاثية الأبعاد.	
مجاهر إلكترونية	
المجهر الإلكتروني النَّفاذ: Transmission electron microscope تعبر حزمة من الإلكترونات خلال العينة. تستعمل الإلكترونات النافذة لتُظهر فيلمًا. تظهر مناطق العينة التي تبعثر الإلكترونات معتمة. التلوين الخادع يُحسِّن الصورة.	
المجهر الإلكتروني الماسح: Scanning electron microscope تمسح حزمة إلكترونات سطح العينة، فترتد الإلكترونات عن السطح. لهذا، فإنَّ تضاريس العينة تُحدِّد تبايُن الصورة ومحتوياتها. التلوين الخادع يُحسِّن الصورة.	

استعمال أصباغ لإظهار تركيب الخلية

على الرَّغم من أنَّ قوة الفصل تبقى محددة فيزيائيًّا، إلا أنه يُمكن تحسين الصور التي نراها عن طريق تعديل العينة. بعض الأصباغ الكيميائية تزيد من التَّباين بين المكونات الخلوية المُختلفة. إن التَّراكيب داخل الخلية ستمتص، أو تستثني الصبغة، مُكوِّنةً تباينًا يُساعد على التَّمايز.

لقد أصبحت تقنيات الصبغ أكثر قوة باستخدام أصباغ ترتبط بأنواع خاصة من الجزيئات. تستخدم هذه الطَّريقة أجسامًا مضادة ترتبط على سبيل المثال مع بروتين مُحدَّد. هذه العملية، تُدعى **كيميائية الأنسجة المناعية Immunohistochemistry**، وهي تستعمل أجسامًا مُضادة تولَّدت في حيوانات مثل الأرانب أو الفئران. عندما تُحقن هذه الحيوانات ببروتينات مُحدَّدة، فإنَّها تُنتج أجسامًا مضادة ترتبط مع البروتين المحقون، ويُمكن استخلاص هذه الأجسام المضادة من دمها. بعد ذلك يُمكن ربط هذه الأجسام المضادة كيميائيًّا مع أنزيمات، أو أصباغ، أو جزيئات مشعة. عند حضانة الخلايا في محلول يحتوي على الأجسام المضادة، ترتبط الأجسام المضادة مع التراكيب الخلوية التي تحتوي على الجزيء الهدف، ويُمكن رؤيتها باستعمال تقنية المجهر الضوئي. استعملت هذه الطَّريقة بكثرة في تحليل الخلية وتركيبها ووظيفتها.

تمتلك الخلايا جميعها تراكيب أساسية متشابهة

يختلف المُخطَّط العام للتنظيم الخلوي في خلايا المخلوقات المُختلفة، ولكن على الرَّغم من مثل هذه التَّعديلات، فإن الخلايا كلّها تشبه الواحدة منها الأُخرى بطرق أساسية مُعيَّنة. قبل أن نبدأ بدراسة مُستفيضة لتركيب الخلية، دعنا أولًا نُلخِّص أربع خصائص رئيسة تشترك فيها الخلايا كلّها، وهي: أ. نظير النواة أو النواة، وهو مكان وجود المادة الوراثية. ب. السيتوبلازم. جـ. الرايبوسومات *Ribosomes* لتصنيع البروتينات. د. الغشاء البلازمي.

المادة الوراثية الموجودة في المركز

كلّ خلية تحتوي على DNA، أي جزيء الوراثة. في **بدائيات النوى Prokaryotes**، أو المخلوقات الأبسط، توجد المادة الوراثية غالبًا في جزيء DNA دائري ووحيد، يوجد في وسط الخلية غالبًا في منطقة تُدعى **نظير النواة Nucleoid**، ولكن هذه المنطقة غير مُنفصلة عما في داخل الخلية عن طريق غشاء.

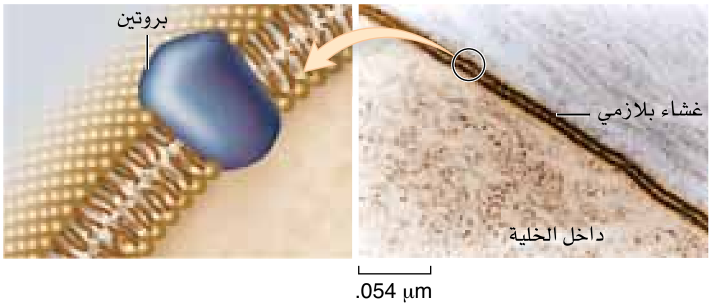
على العكس من ذلك، جزيئات DNA في حقيقيات النوى، وهي مخلوقات أكثر تعقيدًا، توجد في النواة، وهي مُحاطة بتركيب ثنائي الأغشية يُدعى الغلاف النووي. في نوعي المخلوقات الحية، يحتوي DNA على الجينات، وهي الشيفرة المسؤولة عن البروتينات المصنَّعة من قبل الخلية. (التَّركيب التَّفصيلي للنواة مذكور لاحقًا في الفصل).

السيتوبلازم

تملأ مادة شبه سائلة تُدعى **السيتوبلازم Cytoplasm** الخلية. يحتوي السيتوبلازم على السكريات كلّها، والأحماض الأمينية، والبروتينات التي تستعملها الخلية لإجراء أنشطتها اليومية. على الرَّغم من أن السيتوبلازم وسط سائل، فإنه يشبه الهلام أكثر من شبهه للماء بسبب وجود تراكيز عالية من البروتينات والجزيئات الكبيرة الأُخرى. يحتوي السيتوبلازم إضافة إلى النواة، على حجرات مُتخصِّصة مُحاطة بغشاء يدعى **عُضيَّات Organelles** في الخلايا حقيقية النوى. يُدعى ذلك الجزءُ من السيتوبلازم الذي يحتوي على جزيئات عضوية وأيونات في محلول **السائلَ الخلويَّ Cytosol** لتمييزه عن العضيات الأكبر المُعلَّقة فيه.

الغشاء البلازمي

يُغلِّف **الغشاء البلازمي Plasma membrane** الخلية، ويفصل محتوياتها عما يحيط بها. الغشاء البلازمي طبقتان من الدهون المفسفرة سمكه من 5 إلى 10 نانومترات (5 أجزاء إلى 10 أجزاء من مليون جزء من المتر) تقريبًا، مع بروتينات مغمورة فيه. يُبيِّن مقطع عرضي للغشاء تحت المجهر الإلكتروني أنَّ هذا الغشاء عبارة عن خطين لونهما غامق تفصل بينهما مساحة فاتحة اللون. ينشأ هذا المظهر المُميَّز من تراص ذيول جزيئات الدهون المُفسفرة التي تُكوِّن الغشاء مع بعضها (انظر الفصل 5).



تؤدي البروتينات الموجودة في الغشاء البلازمي دورًا كبيرًا في قدرة الخلايا على التفاعل مع البيئة. تُساعد بروتينات نقل *Transport proteins* الأيونات والجزيئات على الانتقال عبر الغشاء البلازمي، إمّا من البيئة المُحيطة إلى داخل الخلية أو العكس. وتحفِّزُ بروتينات مُستقبلة *Receptor proteins* حدوث تغيُّرات داخل الخلية عندما تلامس جزيئات مُحدَّدة في البيئة، مثل الهرمونات، أو مع جزيئات موجودة على سطح خلايا مجاورة. هذه الجزيئات يُمكن أن تعمل بوصفها علامات *Markers* تُميِّز الخلية كنوع خاص. إن هذا التَّفاعل بين جزيئات سطح الخلية مهم بشكل خاص في المخلوقات متعددة الخلايا، التي يجب على خلاياها أن تُميِّز بعضها عندما تشكل أنسجة.

وسوف ندرس تركيب الأغشية الخلوية ووظيفتها بتفصيل أكثر في الفصل 5.

المخلوقات الحية جميعها خلايا أو تجمُّعات خلايا. وتنشأ هذه الخلايا من خلايا سابقة. وإن المخلوقات متعددة الخلايا تتكوَّن عادة من كثير من الخلايا الصغيرة، وليس من خلايا قليلة كبيرة بسبب مُحدِّدات انتشار الجزيئات داخل الخلية.

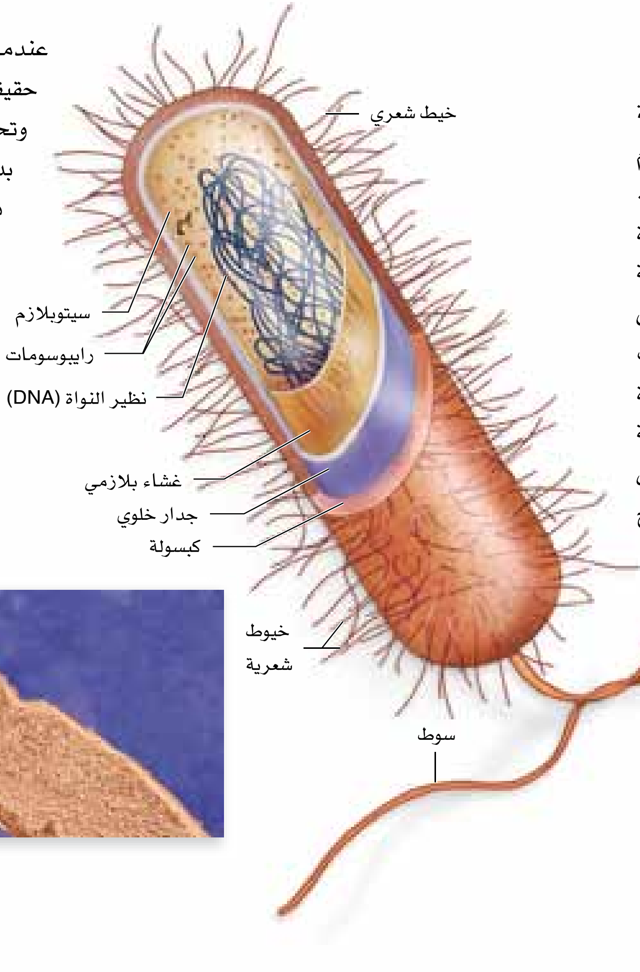
مُعظم الخلايا ومُكوِّناتها صغيرة جدًا، لدرجة أنَّه لا يُمكن مُشاهدتها إلا باستخدام المجاهر التي تستخدم عدسات تُركِّز إشعاعات الضوء أو الإلكترونات المُنعكسة. ومن الممكن استخدام أنواع مُختلفة من المجاهر والأصباغ، بالاعتماد على الجزء الخلوي المُراد تمييزه.

الخلايا جميعها مُحاطة بغشاء خلوي، ومملوءة بمادة شبه سائلة تُدعى السيتوبلازم. وتوجد المادة الوراثية في الجزء الأوسط من الخلية، في حين أنها توجد داخل تركيب مُحاط بغشاء يُدعى النواة في الخلايا حقيقية النوى.

2-4 خلايا بدائية النوى

الشكل 4-3

تركيب خلية بدائية النواة. تنظيم عام لخلية بدائية النواة. يَظهر نظير النواة بوصفه منطقة كثيفة مركزية مُنفصلة عن السيتوبلازم. تملك بعض بدائيات النواة تراكيب نامية شبيهة بالشعرة (تُدعى pili) على سطح الخلية الخارجي.

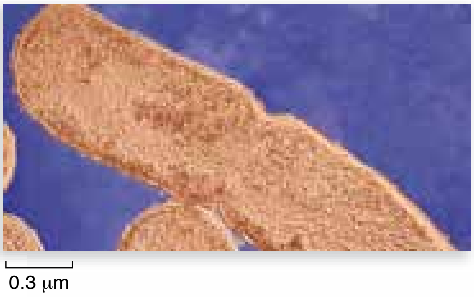


عندما تمَّ مُشاهدة الخلايا بالمجاهر، تبيَّن وجود بناءين خلويين أساسيين: حقيقية النوى وبدائية النوى. ويعود هذا الفرق إلى وجود نواة محاطة بغشاء، وتحوي المادة الوراثية أو غيابها على التوالي. وقد ذكرنا سابقًا أنَّ الخلايا بدائية النواة - إضافة إلى أنَّها لا تحوي نواة - فإنها لا تحوي نظام أغشية داخليًّا، أو عضيات مُحاطة بغشاء.

تمتلك خلايا بدائية النوى تنظيمًا بسيطًا نسبيًّا

بدائيات النوى أبسط المخلوقات. فهي خلايا بدائية النوى وصغيرة، تتكون هذه الخلايا من السيتوبلازم المحاط بغشاء بلازمي، ومغلَّفة **بجدار خلوي Cell wall** دون حجرات داخلية متمايزة (الشكل 4-3). تشبه خلية بدائية النواة مقصورةً تتكون من غرفة واحدة يحدث فيها كلٌّ من الأكل، والنَّوم، ومشاهدة التلفاز.

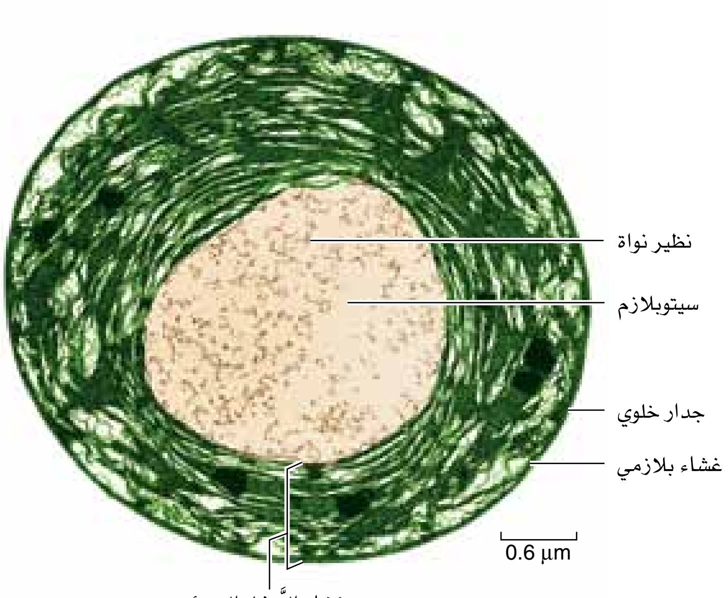
بدائيات النوى مُهمة جدًا في بيئة المخلوقات الحية. بعضها يأخذ الضوء بعملية البناء الضوئي، وأُخرى تُحطم المخلوقات الميتة، وتعيد تدوير مُكوِّناتها، أو تُسبِّب المرض، وتستخدم في كثير من العمليات الصناعية المُهمة. هناك فوق مملكتين لبدائيات النواة: البكتيريا القديمة والبكتيريا. يُغطِّي (الفصل الـ 28) تنوع بدائيات النوى بتفصيل أكثر.



على الرَّغم من أنَّ الخلايا بدائية النوى تحتوي تراكيب معقدة مثل **الرايبوسومات Ribosomes**، التي تقوم بتصنيع البروتين، إلا أن مُعظمها لا يحتوي على عُضيَّات مُحاطة بغشاء، وهي خاصية من خصائص الخلايا حقيقيات النوى. تخلو بدائيات النوى من الهيكل الخلوي الذي يوجد في حقيقيات النوى، على الرَّغم من أنه يبدو أنها تحتوي جزيئات شبيهة بالآكتين، الذي يوجد في الخيوط الدَّقيقة (سيُناقش لاحقًا في الفصل). هذه البروتينات الشبيهة بالآكتين تشكل لييفات دعامية قرب سطح الخلية، لكن سيتوبلازم خلية بدائية النوى يبدو كأنه وحدة واحدة دون تركيب داخلي داعم. ولهذا السبب؛ فإنَّ قوة الخلية تأتي مبدئيًّا من جدار خلوي صلب (راجع الشكل 4-3).

يقوم الغشاء الخلوي في الخلية بدائية النوى ببعض الوظائف التي تقوم بها عضيات في خلايا حقيقية النوى. فعلى سبيل المثال، بعض البكتيريا التي تقوم بالبناء الضوئي، مثل البكتيريا المزرقة *Prochloron* (الشكل 4-4)، تمتلك طيات كثيرة، تمتد إلى داخل الخلية. تحتوي طيات الغشاء هذه على صبغات بكتيرية تقوم بالبناء الضوئي. أما في الخلايا النباتية حقيقية النوى، فإن صبغات البناء الضوئي توجد في الغشاء الدَّاخلي للبلاستيدات الخضراء.

ولأنَّ الخلية بدائية النواة ليس لها عضيات مُحاطة بغشاء، فإنَّ DNA، والأنزيمات ومكونات السيتوبلازم الأُخرى لديها حرية الوصول إلى أجزاء الخلية جميعها. والتَّفاعلات غير مُنفصلة داخل حجرات كما هو الحال في الخلايا حقيقية النوى، والخلية كلّها تعمل بوصفها وحدة واحدة.



الشكل 4-4

صورة بالمجهر الإلكتروني لخلية بكتيرية تقوم بالتَّمثيل الضوئي. الأغشية التي تقوم بالتَّمثيل الضوئي شديدة الانثناءات، وتظهر باللّون الأخضر في هذه الصورة المأخوذة بالمجهر الإلكتروني، والمُلونة بألوان خادعة لخلية *Prochloron*.

استقصاء

ما التعديلات التي تساعد على تصميم خلية بأكبر حجم ممكن؟

تتكون جدران الخلية البكتيرية من ببتيدوجلايكان

مُعظم الخلايا البكتيرية مُحاطةٌ **بجدار خلوي Cell wall** قوي. يتكوَّن الجدار الخلوي من ببتيدوجلايكان *Peptidoglycan*، الذي يتكوَّن من مصفوفة من الكربوهيدرات (مبلمرات من السكريات) تتقاطع مع وحدات عديد ببتيد قصيرة. يحمي الجدار الخلوي الخلية، ويُحافظ على شكلها، ويمنع دخول الماء أو خسارته بشكل زائد. إن النباتات، والفطريات، ومُعظم الطلائعيات تمتلك جدرانًا خلوية ذات تركيب كيميائي مُختلف، ولا تمتلك ببتيدوجلايكانات. سيناقشُ ذلك في فصول قادمة.

باستثناء طائفة Mollicutes، المعروفة باسم مايكوبلازما، التي لا تملك جدارًا خلويًّا، فإن البكتيريا تقسم إلى نوعين استنادًا إلى الاختلاف في جدارها الخلوي الذي يُمكن الكشف عنه بطريقة صبغة جرام، الأول البكتيريا **موجبة جرام Gram positive** التي تمتلك جدارًا خلويًّا من طبقة واحدة، وسميكة من ببتيدوجلايكان يمكنه الاحتفاظ بصبغة بنفسجية من صبغة جرام، جاعلًا الخلايا المصبوغة تبدو بنفسجية تحت المجهر. والنوع الثاني البكتيريا **سالبة جرام Gram negative** التي طوَّرت جدارًا خلويًّا أكثر تعقيدًا، مُتعدِّد الطبقات، لا يُمكنه الاحتفاظ بالصبغة الأرجوانية. هذه البكتيريا تبدو حمراء بعد الصبغ بسبب صبغة خلوية ثانية.

تعتمد حساسية البكتيريا للمضادات الحيوية على تركيب جدرها الخلوية. وعلى هذا، فإن أدوية البنسلين والفانكومايسين، على سبيل المثال، تتدخل في قدرة البكتيريا على ربط الببتيدات في الببتيدوجلايكان الخاص بجدارها الخلوي. ومثله مثل إزالة المسامير كلّها من بيت خشبي، فإنّه يُدمر تماسك المصفوفة، التي لا يعود بمقدورها منع الماء من الاندفاع إلى الداخل، فتنتفخ الخلية لدرجة الانفجار.

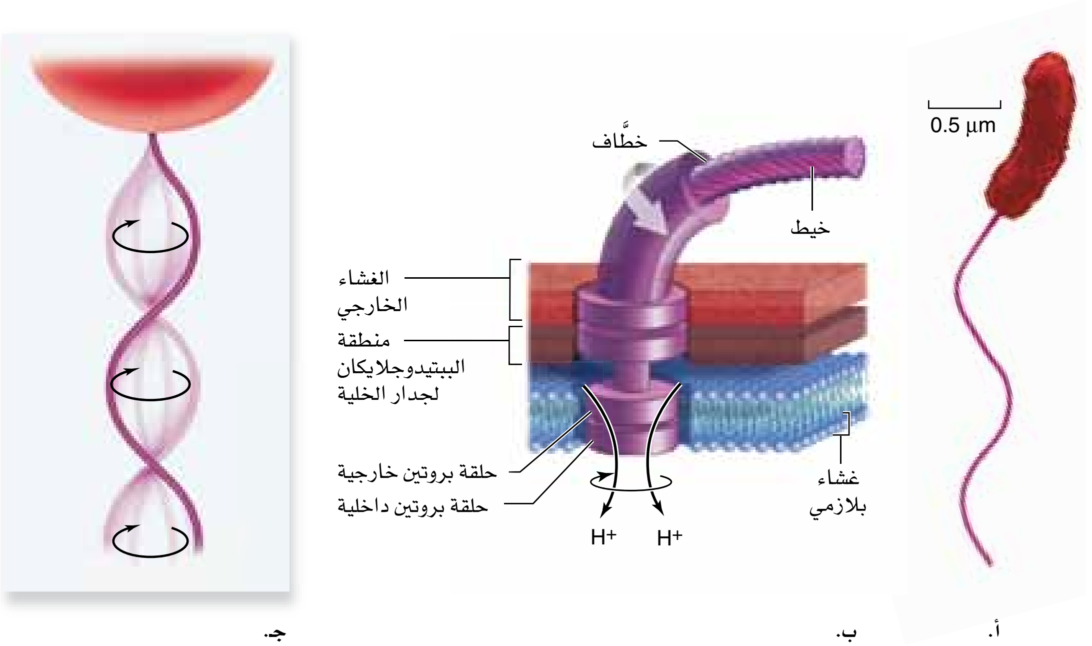
إنّ بعض البكتيريا تُفرز كبسولة واقية حول الخلية، مكونة من عديد التَّسكر، وتشبه الهلام. تمتلك بكتيريا عدة مُسبِّبة للمرض مثل هذه الكبسولة، وهي تمكنها من الالتصاق بالأسنان، أو الجلد، أو الغذاء، أو عمليًّا بأي سطح يُمكنه أن يدعم نموها.

لا تمتلك البكتيريا القديمة ببتيدوجلايكانات

ما زلنا نتعلم عن فسيولوجيا البكتيريا القديمة وتركيبها. ولأن زراعة كثير من هذه المخلوقات في المُختبر عملية صعّبة، فإنه لم تُدرس هذه المجموعة بالتَّفصيل، مَعَ العلم أنَّ المحتوى الوراثي الخاص بها معروف أكثر من أي خاصية أخرى لها.

تمتلك الجدران الخلوية للبكتيريا القديمة مكونات كيميائية عدة مُختلفة، بما في ذلك عديدات التَّسكر والبروتينات، ومن المُحتمل أيضًا وجود مكونات غير عضوية. إن طبيعة دهون غشاء الخلية هي الصفة الرئيسة التي تميز بين البكتيريا القديمة والبكتيريا. فالتركيب الكيميائي لدهون البكتيريا القديمة يختلف كثيرًا عن دهون البكتيريا، فهي قد تشمل الهيدروكربونات المُشبعة المُرتبطة تساهميًّا مع الجلسيرول على النهايتين، لذا فغشاؤها أُحادي الطبقة. إنّ هذه الصفات - على ما يبدو - قد منحت ثباتًا حراريًّا أكبر لأغشية البكتيريا القديمة، على الرَّغم من أنَّ هذا التبدُّل غيَّر من المقدرة على تعديل درجة إشباع الهيدروكربونات - بمعنى أنَّ البكتيريا القديمة بهذه الخاصية فقدت القدرة على التكيف مع درجات حرارة البيئة المُتغيرة.

الآلية الخلوية التي تُضاعف DNA وتصنع البروتينات في البكتيريا القديمة تقترب من أنظمة حقيقيات النوى أكثر من اقترابها لأنظمة البكتيريا. وعلى الرَّغم من أنَّها تشترك ببناء خلوي عام مُتشابه مع بدائيات النوى، فإن البكتيريا القديمة ترتبط على ما يبدو أكثر مع حقيقيات النوى.



الشكل 4-5

بعض بدائيات النوى تتحرك عن طريق دوران أسواطها. أ. تُظهر الصورة الميكروب الذي *Vibrio cholerae*، يُسبِّب مرض الكوليرا الخطير. **ب.** سوط البكتيريا مُعقَّد التَّركيب. البروتينات المُحرِّكة، يُحفِّزها تدرُّج بروتوني، مُثبَّتة بالغشاء البلازمي. توجد حلقتان في الجدار الخلوي. تُسبِّب البروتينات المُحرِّكة حركة كامل التَّركيب. **ج.** عندما يبدأ السوط بالدَّوران، فإنَّه يصنع موجة أسفل التَّركيب، وهذا يُحرِّك الخلية إلى الأمام.

تتحرك بعض بدائيات النوى عن طريق أسواط دوارة

الأسواط Flagella تراكيب طويلة، تُشبه الخيط، وتبرز من سطح الخلية، وتُستعمل في الحركة. أسواط بدائيات النوى ألياف بروتينية تمتد خارجة من الخلية. ربما يكون لكلّ خلية سوطٌ أو أكثر، وذلك يرجع إلى نوع الخلية، وقد لا يكون هناك أيّ سوط. اعتمادًا على النوع، يُمكن للبكتيريا أن تسبح بسرعة تصل إلى 70 مرة طول الخلية في كلّ ثانية بتدوير أسواطها مثل البراغي (الشكل 4-5). هذا المُحرِّك الدَّوار يستعمل الطاقة المخزونة في فرق التركيز الذي ينقل البروتونات عبر الغشاء البلازمي لبدء تحريك السوط. وما يُثير الدَّهشة، أن المبدأ نفسه الذي يُحرِّك فيه تدرج بروتوني دوران جزيء، هو الذي يستخدم في الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء في حقيقيات النوى عن طريق أنزيم يقوم بتصنيع ATP (راجع الفصل 7).

بدائيات النوى خلايا صغيرة ينقصها تنظيم داخلي مُعقَّد. فوق مملكتي بدائيات النوى هما البكتيريا القديمة والبكتيريا. تُحاط البكتيريا بجدار خلوي مُكوَّن من ببتيدوجلايكان، وتمتلك البكتيريا القديمة جدرًا خلوية مصنوعة من أنواع مُختلفة من الكربوهيدرات والببتيدات.

تُقسم البكتيريا إلى: موجبة جرام، وسالبة جرام، استنادًا إلى صبغة تكشف الفروق في بناء الجدار الخلوي. تمتلك البكتيريا القديمة دهون غشاء غير اعتيادية.

بعض بدائيات النوى تستطيع الحركة، إذ تدفعها أسواط خارجية تمكنها من الدَّوران.

3-4 خلايا حقيقية النوى

إنَّ خلايا حقيقية النوى (الشكل 4-6 و4-7) أكثر تعقيدًا من خلايا بدائية النوى. إنَّ السمة المميزة لخلايا حقيقية النوى هي تكونها من حجرات، تشمل **جهاز أغشية داخلية Endomembrane system** يتلوى داخل الخلية، وتتكون من العُضيَّات *Organelles* التي هي تراكيب مُحاطة بغشاء، وتُشكِّل حجرات يُمكن أن يحدث داخلها عمليات كيميائية حيوية عدة، إما في الوقت نفسه، أو بشكل مُنفصل.

تمتلك الخلايا النباتية عادة كيسًا كبيرًا، مُحاطًا بغشاء يُدعى **الفجوة المركزية Central vacuole**، التي تُخزِّن البروتينات، والأصباغ، والفضلات. خلايا النبات والحيوان كلها تحوي أكياسًا أصغر تُدعى **الحويصلات Vesicles** التي تُخزِّن وتنقل المواد المختلفة. داخل النواة، يلتف DNA بقوة حول البروتينات، ويعبأ على شكل وحدات مضغوطة تُدعى **كروموسومات Chromosomes**.

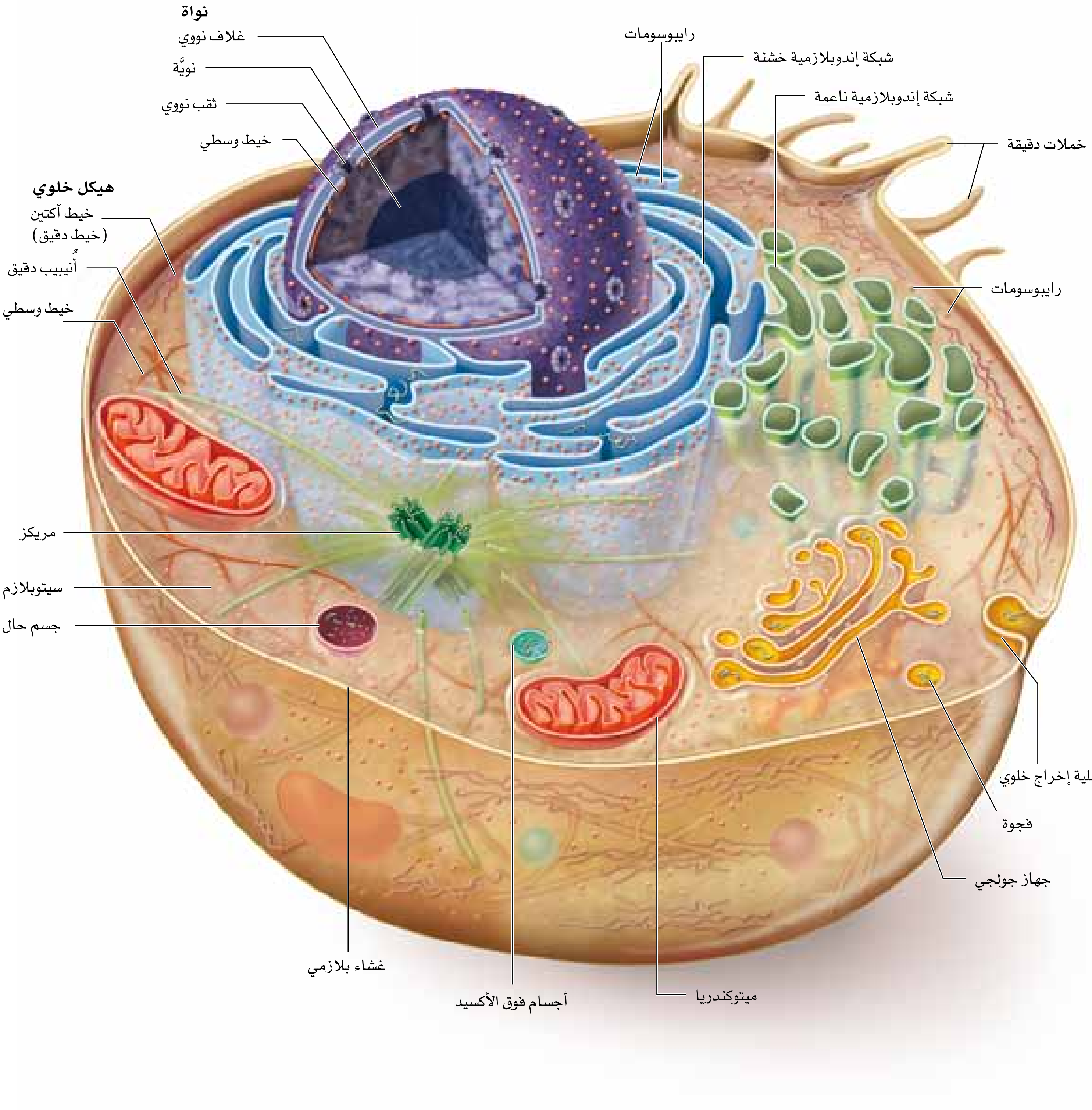
خلايا حقيقية النوى جميعها تدعمها بروتينات تُدعى **الهيكل الخلوي Cytoskeleton**. وعلى الرَّغم من غياب الجدر الخلوية في خلايا الحيوانات وبعض الطلائعيات، فإن خلايا الفطريات، والنباتات، وكثير من الطلائعيات تملك جدرًا خلويةً قوية تتكون من ألياف السيليلوز أو الكايتين مغمورة في حشوة من عديدات التسكر وبروتينات أُخرى. وسندرس فيما بقي من هذا الفصل التَّراكيب الدَّاخلية لخلايا حقيقية النوى بتفصيل أكثر.

تعمل النواة مركزًا للمعلومات

النواة Nucleus أكبر العضيات وأكثرها وضوحًا داخل خلية حقيقية النوى وَصَفَها أول مرة عالِمُ النبات الأسكتلندي روبرت براون عام 1831. وللنوى شكل كروي، وتقع في وسط الخلايا الحيوانية تقريبًا (الشكل 4-8أ). وفي بعض الخلايا، يبدو أنَّ هناك شبكة خيوط سيتوبلازمية دقيقة تُثبِّت النواة في هذا المكان.

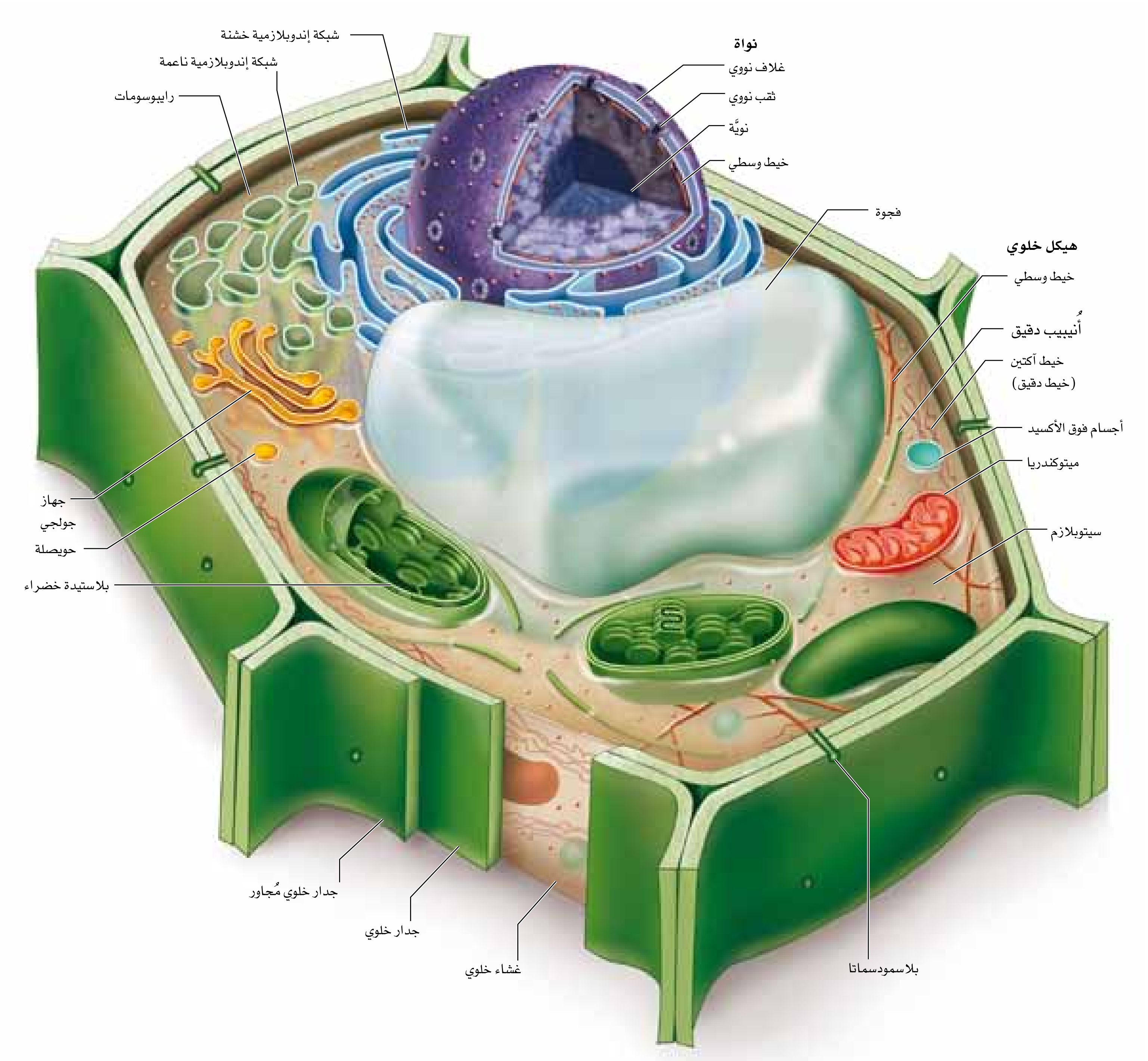
الشكل 4-6

تركيب خلية حيوانية. في هذا الشَّكل العام لخلية حيوانية، يُحيط الغشاء البلازمي بالخلية التي تحتوي الهيكل الخلوي، والعضيات الخلوية المُتنوِّعة، والتراكيب الداخلية المُعلَّقة في حشوة شبه سائلة تُدعى السيتوبلازم. بعض أنواع الخلايا الحيوانية تملك بروزات تشبه الإصبع تُدعى الخملات الدَّقيقة. أنواع أُخرى من خلايا حقيقية النوى ربما تملك أسواطًا تُساعد على الحركة، أو أهدابًا يُمكن أن يكون لها وظائف مُختلفة، ومثال ذلك كثير من خلايا الطلائعيات.



الشكل 4-7

تركيب خلية نباتية. تحتوي مُعظم خلايا النبات الناضجة على فجوة مركزية كبيرة، تحتل جزءًا كبيرًا من حجم الخلية الدَّاخلي، وعُضيات تُدعى البلاستيدات الخضراء التي يحدث داخلها البناء الضوئي. خلايا النباتات، والفطريات، وبعض الطلائعيات تملك جدرانًا خلوية، على الرَّغم من أنَّ تركيب هذه الجدران يختلف بين المجموعات. تمتلك الخلايا النباتية روابط سيتوبلازمية مع بعضها خلال فتحات في الجدار الخلوي تُسمّى بلاسمودسماتا. توجد الأسواط في الحيوان المنوي للقليل من أنواع النبات، ولكنَّها تغيب في خلايا النبات والفطريات، إضافة إلى عدم وجود المريكزات.



النواة مستودع المعلومات الوراثية الذي يؤدي إلى تصنيع كل بروتينات خلية حقيقية النوى الحيّة تقريبًا. تمتلك مُعظم خلايا حقيقية النوى نواة واحدة، مع أنَّ خلايا الفطريات، وبعض المجموعات الأُخرى قد تحتوي على نوى عدَّة. وتفقد خلايا الدَّم الحمراء في الثدييات نوياتها عند نضجها. وإن كثيرًا من النوى تملك منطقة غامقة اللّون تُدعى **النَّوية Nucleolus**، وهي المنطقة التي يحدث فيها التَّصنيع المُكثَّف لـ RNA الرايبوسومي.

الغلاف النووي

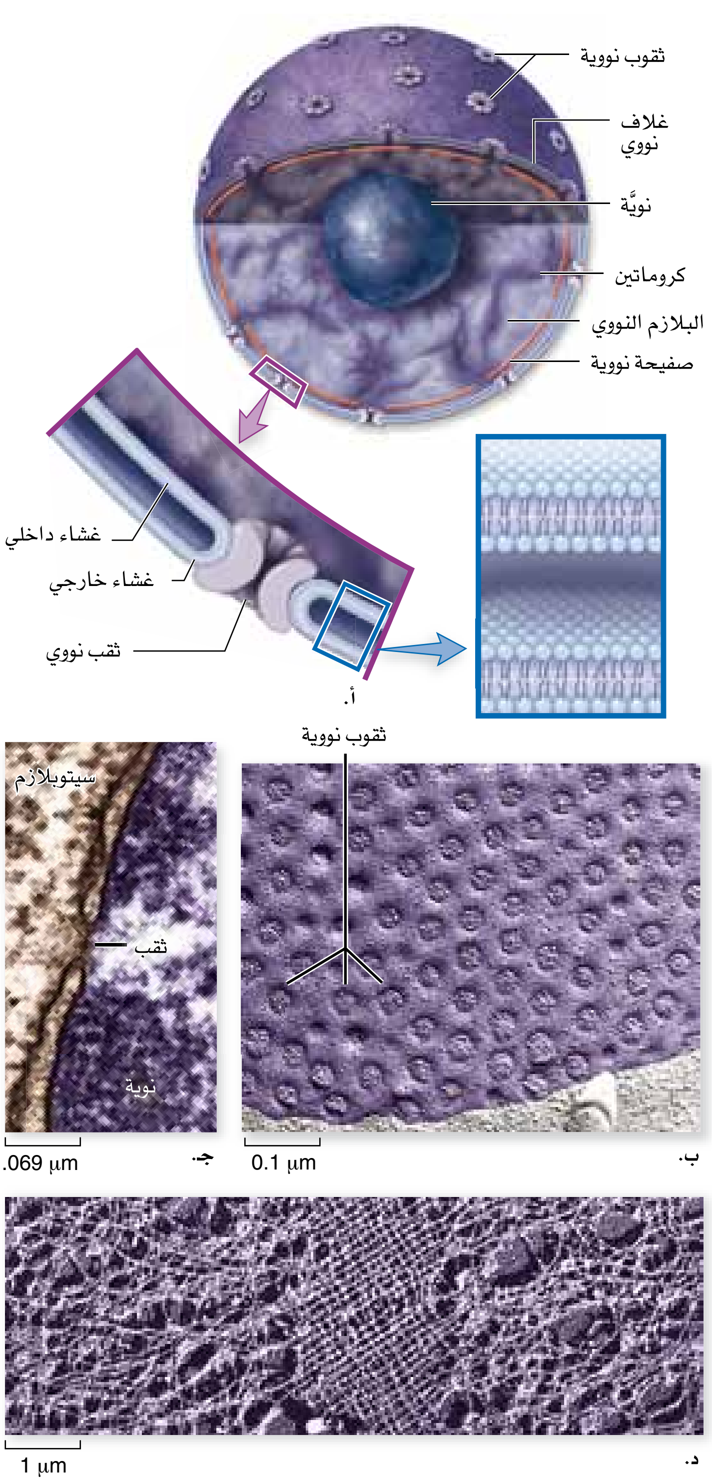
يُحاط سطح النواة بغشاءين من الدهون المُفسفرة ثنائية الطبقة، ويشكلان معًا **الغلاف النووي Nuclear envelope** (انظر الشكل 4-8). غشاء الغلاف النووي الخارجي متصل مع جهاز أغشية داخلي سيتوبلازمي، يُدعى الشبكة الإندوبلازمية *Endoplasmic reticulum* (سيُناقش لاحقًا).

ينتشر على سطح الغلاف النووي ما يبدو أنه انخفاضات ضحلة تحت المجهر الإلكتروني، ولكنها في الحقيقة تراكيب تُدعى **الثقوب النووية Nuclear pores** (انظر الشكل 4-8 ب، جـ). وتتباعد هذه الثقوب من 50 إلى 80 نانومترًا بعضها عن بعض على مواقع تلتحم فيها طبقتا الغشاءين في الغلاف النووي معًا. وهي تمتلك تركيبًا مُعقَّدًا ولها وجهان؛ سيتوبلازمي، ونووي، وحلقة مركزية مُنغمسة في الغشاء. تترتب بروتينات الثقب النووي بشكل قطري مع فجوة مركزية كبيرة. يسمح هذا التَّرتيب بانتشار الجزيئات الصغيرة بحريّة بين البلازم النووي والسيتوبلازم، في حين يتمُّ التَّحكم بعبور البروتينات ومُعقّدات RNA مع البروتين. يُسمَحُ لنوعين من الجزيئات فقط بالعبور، هما: (1) البروتينات التي تتحرك إلى النواة لكي ترتبط بالتَّراكيب النووية) أو تُحفِّز الأنشطة النووية (2) مُعقدات RNA مع البروتين التي تكوَّنت في النواة، وأُرسلت إلى السيتوبلازم تغطي السطحَ الداخلي للغلاف النووي شبكةٌ من الألياف تكوّن الصفيحة النووية (راجع الشكل 4-8 د). وهي ألياف من الخيوط الوسطية تُدعى اللامينات النَّووية *Nuclear lamins*. يُعطي هذا التَّركيب النواة شكلها، ويساعد على بناء الغلاف النووي الذي يرافق انقسام الخلية وهدمه.

الكروماتين: تراص DNA

يحتوي DNA على معلومات وراثية تُحدِّد تركيب الخلية ووظيفتها في كلّ من بدائيات النوى وحقيقيات النوى، وينتظم DNA في مُعظم بدائيات النوى على شكل كروموسوم دائري واحد. أما في حقيقيات النوى، فينقسم DNA إلى كروموسومات خطية عدَّة. يترتب DNA في هذه الكروموسومات مع البروتينات على شكل تركيب مُعقَّد يُدعى **كروماتين Chromatin**. تعبأ الكروموسومات ببروتينات تُدعى **الهستونات Histones** لإعطاء **جسيمات نووية Nucleosomes** تتكون من DNA ملتف حول الهستونات. وهذه التراكيب تشبه حبات خرز على خيط (راجع الفصل الـ 10).

يسمح الكروماتين على صورته الممتدة للبروتينات التَّنظيمية بالارتباط مع تتابع خاص من النيوكليوتيدات على طول DNA، ولتنظيم التعبير عن الجين.



الشكل 4-8

النواة. أ. تتكوَّن النواة من غشاء مزدوج يُدعى الغلاف النَّووي، يحيط بداخلٍ مملوء بسائل يحتوي على كروماتين. تمتد ثقوب نووية منفردة خلال طبقتي غشاء الغلاف. **ب.** صورة بالمجهر الإلكتروني عن طريق تقنية التَّجميد والكسر (راجع الشكل 6-6) لنواة خلية تُظهر ثقوبًا نووية عدّة. **جـ.** صورة بالمجهر الإلكتروني النفاذ للغشاء النووي مُظهرةً ثُقبًا نوويًا واحدًا؛ المادة السوداء داخل الثقب هي بروتين يعمل على التَّحكم في العبور من خلال الثقب. **د.** الصفيحة النووية واضحة بوصفها شبكة ألياف كثيفة مُكوَّنة من خيوط وسطية. تم تلوين النواة في الصورة باللّون البنفسجي.

لا يستطيع DNA دون هذه الخاصية، توجيه أنشطة الخلية اليومية. عندما تنقسم الخلية، من الضروري أن يتراص الكروماتين أكثر ليأخذ شكلًا أكثر كثافة.

تظهر الكروموسومات المُتكاثفة تحت المجهر الضوئي بسهولة مثل عصيّ كثيفة الصبغ في الخلايا المنقسمة (الشكل 4-9). وبعد انقسام الخلية، تنفرد كروموسومات حقيقيات النوى، بحيث لا يُمكن رؤيتها منفردة تحت المجهر الضوئي.

النويَّة: تصنيع تحت الوحدات الرايبوسومية

قبل أن تتمكن الخلايا من تصنيع كميات كبيرة من البروتين، يجب عليها أولًا أن تبني عددًا كبيرًا من الرايبوسومات لتقوم بهذا التَّصنيع. تتجمع المئات من نسخ الجينات المسؤولة عن RNA الرايبوسومي بعضها مع بعض على الكروموسوم، مُسهِّلة بناء الرايبوسومات. ولاستنساخ جزيئات RNA من هذا التجمُّع؛ تقوم الخلية بتوليد أعداد كبيرة من الجزيئات اللازمة لتكوين الرايبوسومات بسرعة.

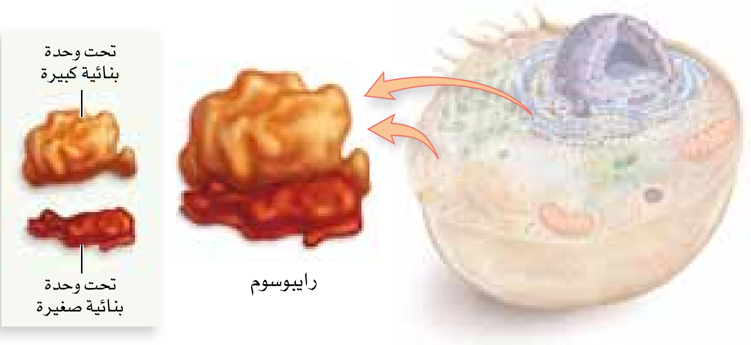
يجتمع كلّ من: جينات RNA الرايبوسومي، و RNA الذي تصنعه، والبروتينات الرايبوسومية معًا داخل النواة في أثناء إنتاج الرايبوسوم. تبدو مناطق تصنيع الرايبوسومات هذه واضحة داخل النواة كمنطقة غامقة اللون واحدة أو أكثر، وتدعى **النويات Nucleoli** (مفردها، نويّة). يُمكن رؤية النويّة تحت المجهر الضوئي حتى عندما تكون الكروموسومات غير ملتوية.

الرايبوسومات أدوات تصنيع بروتين الخلية

على الرَّغم من أنَّ DNA في نواة الخلية مسؤول عن ترتيب الأحماض الأمينية لكل بروتين في الخلية، فإنَّ البروتينات لا تصنع هناك. تُوضّح تجربة بسيطة هذا الأمر: إذا أُعطيت الخلية حمضًا أمينيًّا مشعًّا، فإنَّ النَّشاط الإشعاعي الناتج سيكون مُرتبطًا مع البروتين المصنوع حديثًا في السيتوبلازم، وليس في النواة. وعندما أجرى الباحثون مثل هذه التَّجارب، وجدوا أنَّ تصنيع البروتين مُرتبط بمعقدات RNA مع بروتينات كبيرة تدعى (رايبوسومات) خارج النواة.

الشكل 4-9

كروموسومات حقيقيات النوى. هذه الكروموسومات المُتكاثفة داخل قمم جذر البصل في عملية الانقسام واضحة تحت المجهر الضوئي.



الشكل 4-10

الرايبوسوم. تتكوَّن الرايبوسومات من وحدات بنائية صغيرة وكبيرة مكونة من rRNA وبروتين. تحت الوحدات المفردة مُصنَّعة في النُّوية، ومن ثمَّ تتحرك عبر الثقوب النَّووية إلى السيتوبلازم، حيث تتجمَّع لترجمة mRNA. تعمل الرايبوسومات بوصفها مواقع لتصنيع البروتين.

تُعَدُّ الرايبوسومات من أكثر التَّراكيب الجزيئية المُعقَّدة في الخلايا. يتكوَّن كلّ رايبوسوم من تحت وحدتين (الشكل 4-10)، وكل تحت وحدة مُكوَّنة من امتزاج بين RNA، يُدعى **RNA الرايبوسومي ribosomal RNA (rRNA)**، وبروتينات. تلتحم تحت الوحدتين لتكوين الرايبوسوم الفعال فقط عندما تنشط في بناء البروتينات. تتطلب هذه العملية المُعقَّدة نوعي RNA الآخرين، وهما: **RNA الرسول messenger (mRNA)**، الذي يحمل الشيفرة الوراثية من DNA، و **RNA الناقل transfer (tRNA)**، الذي يحمل الأحماض الأمينية. تستعمل الرايبوسومات المعلومات التي في mRNA لتصنيع البروتين. وستُناقش هذه العملية في (الفصل 15).

الرَّايبوسومات تكون حرة في السيتوبلازم أو مُرتبطة مع الأغشية الدَّاخلية، كما سنذكر في الجزء القادم. تصنع الرايبوسومات الحرة بروتينات توجد في السيتوبلازم وبروتينات نووية، وبروتينات الميتوكندريا، وبروتينات موجودة في عضيات ليست مُشتقَّة من جهاز الأغشية الداخلية. في حين تصنع الرايبوسومات المُرتبطة بالغشاء كلًّا من: بروتينات الغشاء، وبروتينات جهاز الأغشية الداخلي، وبروتينات مُخصَّصة للتَّصدير من الخلية.

يُمكن اعتبار الرايبوسومات «كآلات عامة» لأنها توجد في أنواع الخلايا كلّها من ممالك الحياة جميعها. وعندما نضع صورة للحد الأدنى لوظائف الحياة الأساسية، ستكون الرايبوسومات على اللائحة المُهمة جدًا. فالحياة تعتمد على البروتين الذي يُصَنَّعُ من قِبَلِ الرايبسومات.

تحتوي خلايا حقيقيات النوى على عضيّات مُحاطة بغشاء تقوم بوظائف مُتخصِّصة.

تحتوي نواة خلية حقيقية النوى على المعلومات الوراثية للخلية. تتكوَّن هذه النواة من غشاء مزدوج مُتصل مع جهاز الأغشية الدَّاخلي. تتحرك المواد بين النواة والسيتوبلازم عبر الثقوب النووية. يرتبط DNA الموجود في النوى بشكل معقد مع البروتينات، وهو منظم على شكل كروموسومات.

الرايبوسومات هي الآلات الخلوية التي تصنع البروتينات. وهي العضي الوحيد العام، بسبب وجودها في الخلايا المعروفة جميعها.

4-4 جهاز الأغشية الدَّاخلي

تكثر أغشية رقيقة داخل الخلية حقيقية النوى، لدرجة أنَّها غير مرئية تحت قوة الفصل القليلة للمجاهر الضوئية. حيث يملأ جهاز الأغشية الدَّاخلي الخلية، ويقسمها إلى حجرات، ناقلًا الأشياء إلى داخلها، ومُوفِّرًا سطوحًا لتصنيع الدهون وبعض البروتينات. إنَّ وجود مثل هذه الأغشية في خلايا حقيقية النوى يُكوِّن أحد أهم الفروق بين حقيقيات النوى وبدائيات النوى.

يُدعى أكبرُ الأغشية الدَّاخلية **الشبكةَ الإندوبلازمية Endoplasmic reticulum**. وتعني كلمة إندوبلازمي «في السيتوبلازم». تتكوّن الشبكة الإندوبلازمية – مثل الغشاء البلازمي – من دهون مفسفرة ثنائية الطبقة مزروعة بالبروتينات. وهي مُحاكة على شكل صفائح داخل الخلية، مُكوّنة سلسلة من القنوات بين طياتها (الشكل 4-11). ومن بين كثير من الحجرات في الخلايا حقيقية النوى، نجد أن أكبر اثنتين هما: المنطقة الدَّاخلية للشبكة الإندوبلازمية، وتُدعى **الفراغ الكيسي Cisternal space** أو **التَّجويف Lumen**، والمنطقة الواقعة إلى الخارج منها، أو السائل الخلوي، وهو المُكوِّن السائل للسيتوبلازم، ويحتوي على جزيئات عضوية مُذابة مثل البروتينات والأيونات.

الشبكة الإندوبلازمية الخشنة هي مكان تصنيع البروتين

الشبكة **الإندوبلازمية الخشنة Rough ER** سميت بذلك نسبة إلى مظهر سطحها الذي يبدو خشنًا بسبب وجود الرايبوسومات. لا تكون الشبكة الخشنة واضحة بسهولة تحت المجهر الضوئي، ولكن يُمكن رؤيتها باستعمال المجهر الإلكتروني، حيث يظهر أنَّها تتكوّن من أكياس مُنبسطة، سطوحها خشنة بسبب الرايبوسومات (انظر الشكل 4-11).

البروتينات المُصنَّعة على سطح الشبكة الخشنة مُخصَّصة للتصدير خارج الخلية، أو لإرسالها إلى الأجسام الحالَّة أو الفجوات (ستُذكر في جزء لاحق)، أو تنغرس في الغشاء البلازمي. تدخل البروتينات الفراغ الكيسي كخطوة أولى في المسلك الذي سيصنف البروتينات إلى مصايرها النهائية. يتضمن هذا المسلك أيضًا الحويصلات وأجسام جولجي، التي ستُذكرُ لاحقًا. يُحدِّد ترتيب الأحماض الأمينية في البروتين الذي يتمُّ تصنيعه ما إذا كان الرايبوسوم سيرتبط مع الشبكة الإندوبلازمية أو سيبقى في السيتوبلازم.

في الشبكة الإندوبلازمية، يُمكن للبروتين المُصَنَّع حديثًا أن يُعدَّل بإضافة كربوهيدرات قصيرة السلسلة لتتكون **بروتينات سكرية Glycoprotein**. تبقى هذه البروتينات المُخصَّصة للإفراز مُنفصلةً عن المُنتجات الأُخرى، ومن ثمَّ يتم تعبئتها داخل حويصلات. تصنع الشبكة الإندوبلازمية أيضًا أغشيةً عن طريق إنتاج بروتينات، ودهون مُفسفرة خاصة بالغشاء. تنغرز بروتينات الغشاء في الغشاء الخاص بالشبكة الإندوبلازمية ذاته، الذي يُمكنه بعد ذلك أن يتمدَّد، ويتخصر مشكلًا حويصلات تُنْقل إلى مواقع أُخرى.

تمتلك الشبكة الإندوبلازمية الناعمة وظائف عدَّة

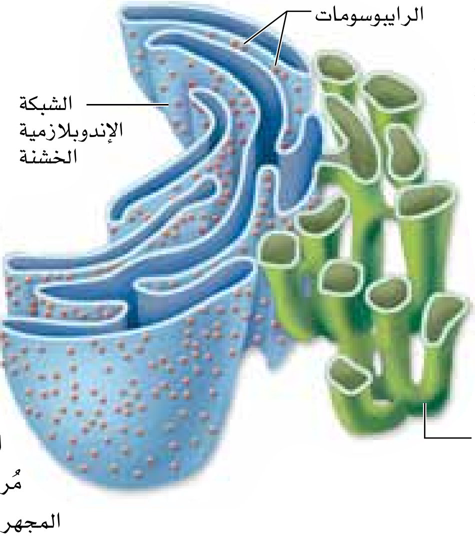
الشبكة الإندوبلازمية **الناعمة Smooth** هي مناطق موجودة في الشبكة الإندوبلازمية، يرتبط بها عدد قليل من الرايبوسومات نسبيًّا. وهي تبدو كأنها شبكة من الأنيبيات أكثر من كونها أكياسًا منبسطة مثل الشبكة الخشنة. تمتلك أغشية الشبكة الناعمة كثيرًا من الأنزيمات المنغرزة. تُحفِّز الأنزيمات المُثبتة داخل الشبكة الإندوبلازمية، مثلًا، تصنيع كثير من الكربوهيدرات والدهون المُتنوعة. وإن الهرمونات الستيرويدية تُصَنَّعُ في الشبكة الناعمة.

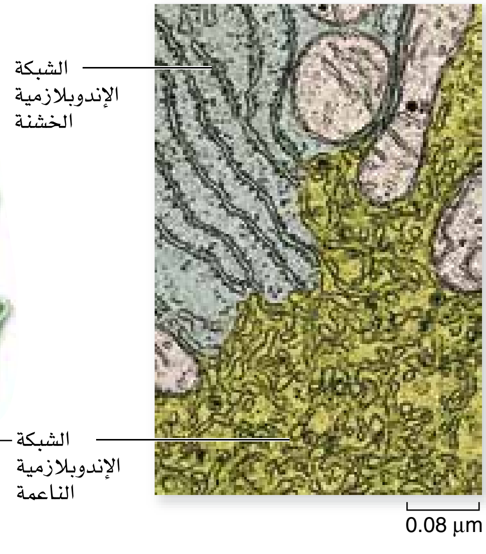
ومُعظم دهون الغشاء تصنع كذلك في هذه الشبكة، ومن ثَمَّ تُرسل إلى أي جزء في الخلية يحتاج إلى مكونات غشائية.

تُستخدم الشبكةُ الناعمة لتخزين Ca^{2+} في الخلايا. وهذا يُبقي مستوى Ca^{2+} السيتوبلازمي مُنخفضًا، ما يسمح باستعمال Ca^{2+} المُنطلق من مخازن الشبكة الناعمة في عمليات ترميز متنوعة.

تعتمد نسبة الشبكة الناعمة إلى الشبكة الخشنة على وظيفة الخلية؛ ففي الحيوانات متعددة الخلايا مثلا، يوجد تنوع عظيم في هذه النِّسبة. تمتلك الخلايا التي تقوم بتصنع كميات هائلة من الدهون، مثل تلك التي في الخصيتين، والأمعاء، والدِّماغ كميات كبيرة من الشبكة الناعمة. أما الخلايا التي تصنع بروتينات للإفراز، كالأجسام المضادة مثلًا، فإنها تمتلك كميات كبيرة من الشبكة الخشنة.

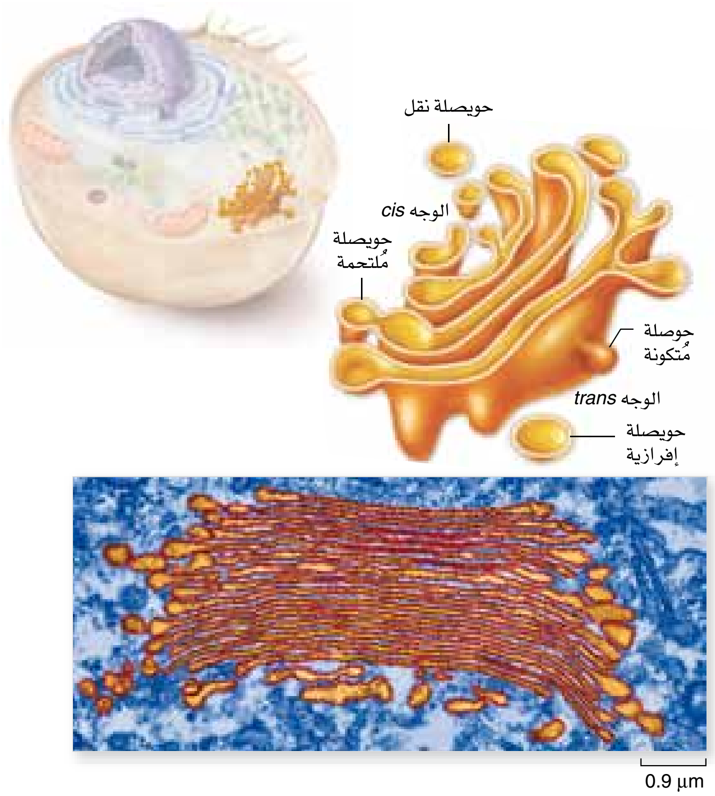
تؤدي الشبكة الناعمة دورًا آخر يكمن في تعديل المواد الغريبة لجعلها أقل





الشكل 4-11

الشبكة الإندوبلازمية. الشبكة الإندوبلازمية الخشنة باللّون الأزرق في الرَّسم، مُكوَّنة من أكياس مُنبسطة، وتُكوِّن حجرة خلال السيتوبلازم. الرايبوسومات المُرتبطة مع الوجه السيتوبلازمي للشبكة الإندوبلازمية الخشنة تقذف البروتينات المُصنَّعة حديثًا نحو الدَّاخل، أو التَّجويف. الشبكة الإندوبلازمية الناعمة، اللّون الأخضر في الرَّسم، أقرب إلى تركيب شبيه بالأنابيب، مُرتبطة بالشبكة الإندوبلازمية الخشنة. تم تلوين صورة المجهر الإلكتروني لتُطابق الرَّسم.



الشكل 4–12

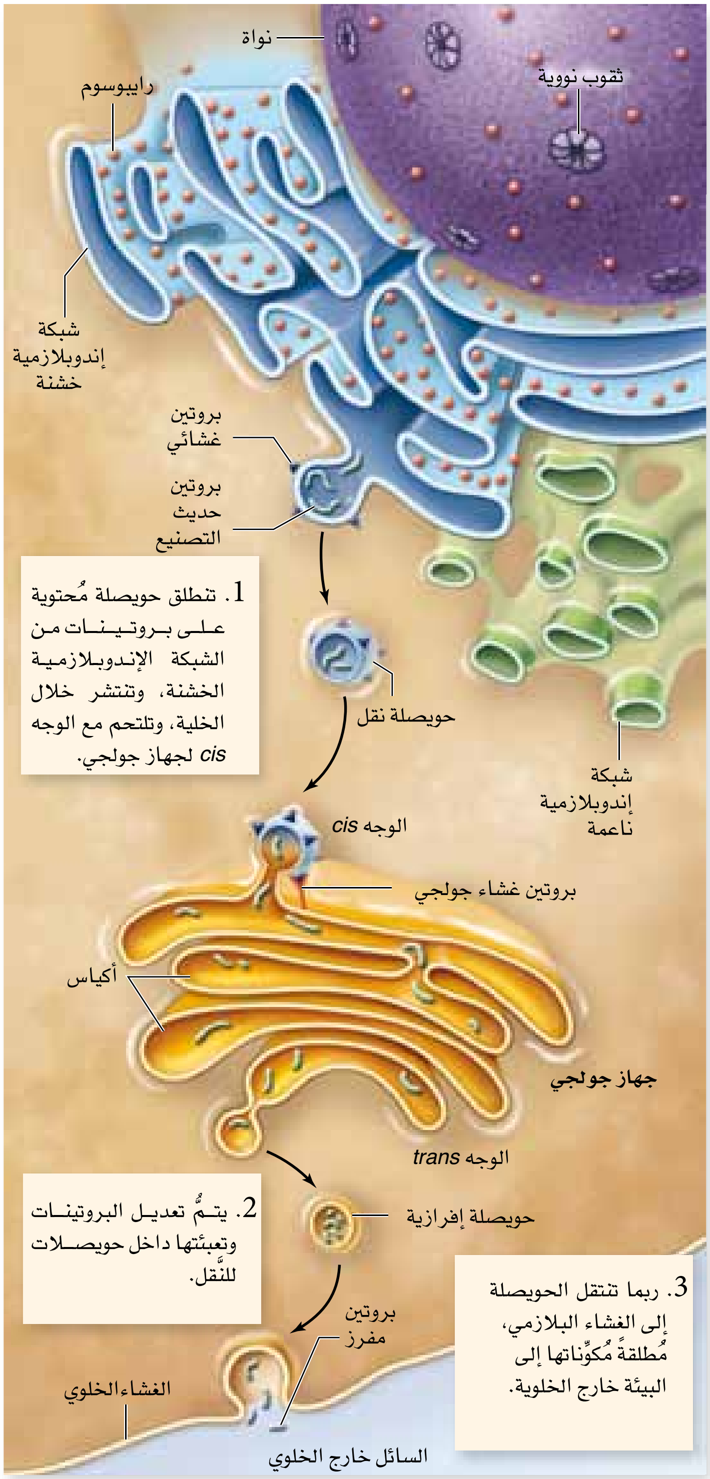
جهاز جولجي. جهاز جولجي تركيب غشائي ناعم ومُقعَّر. يستقبل المادة داخل حويصلات النقل للمُعالجة عند الوجه *Cis* ويُرسل المادة معبأة في داخل حويصلات نقل، أو حويصلات إفرازية بعيدًا من الوجه *Trans*. يُمكن أن تكون المادة التي في الحويصلة للتَّصدير خارج الخلية، أو للتَّوزيع إلى منطقة أُخرى داخل الخلية نفسها.

سميّةً. إذ تقوم أنزيمات الشبكة الناعمة في الكبد بعملية نزع السميّة. يُمكن أن يشمل هذا العمل معادلة المواد التي نتناولها لسبب علاجي، مثل البنسلين. ولهذا فإنَّ جرعات عالية نسبيًّا توصف لبعض الأدوية لمُعادلة مُحاولات جسمنا للتَّخلص منها. وتمتلك خلايا الكبد كمية كبيرة من الشبكة الناعمة، وكذلك أنزيمات يُمكنها أن تُعالج المواد المختلفة عن طريق تعديلها كيميائيًّا.

جسم جولجي يُرتِّب البروتينات ويحزمها

يمكن أن توجد أكياس غشائية مُنبسطة تُدعى **أجسام جولجي Golgi bodies** في جهاز الأغشية الدَّاخلي، مُرتبطةً غالبًا بعضها مع بعض. سُمِّيت هذه التَّراكيب على اسم كاميليو جولجي، وهو طبيب إيطالي عاش في القرن التاسع عشر، ووصف هذه التراكيب. يتراوح عدد أجسام جولجي في الخلية الواحدة بين 1 أو القليل في الطلائعيات، إلى 20 أو أكثر في الخلايا الحيوانية، ومئات عدة في الخلايا النباتية. إنَّها متوافرة أكثر في الخلايا الغدّية، التي تصنع وتفرز المواد. ويُشار إلى أجسام جولجي، بشكل جماعي **بجهاز جولجي Golgi apparatus** (الشكل 4–12).

يعمل جهاز جولجي على تجميع الجزيئات التي تُصنّع في مكان ما، وتستخدم في مكان آخر داخل الخلية أو حتى خارجها، وعلى رزمها، وتوزيعها. يتكون جسم جولجي مِن مُقدمة ومؤخرة، وتركيب يختلف تمامًا عن هاتين النِّهايتين المُتقابلتين. وتسمى المقدمةُ، أو النِّهايةُ المُستقبلة، الوجه *Cis*، وتوجد عادة بالقرب من الشبكة



الشكل 4–13

نقل البروتين عبر نظام الأغشية الدَّاخلية. البروتينات المُصنَّعة من رايبوسومات على الشبكة الإندوبلازمية الخشنة يتمُّ نقلها إلى داخل الحجرة الدَّاخلية للشبكة الإندوبلازمية. هذه البروتينات يُمكن أن تستعمل في مواقع بعيدة في الخلية أو تُفرز. يتمُّ نقل هذه البروتينات داخل حويصلات تتبرعم من الشبكة الإندوبلازمية الخشنة. تنتقل هذه الحويصلات الناقلة إلى الوجه *Cis* لجهاز جولجي. هناك يُمكن أن يتمَّ تعديل هذه البروتينات وتعبئتها على شكل حويصلات تنطلق من الوجه *Trans* إلى جهاز جولجي. تنقل الحويصلات المغادرة للوجه *Trans* البروتينات إلى مواقع أخرى في الخلية، أو تلتحم مع الغشاء البلازمي، مُطلقةً مكوناتها إلى الوسط خارج الخلوي.

الإندوبلازمية. تتحرَّك المواد إلى الوجه *Cis* عن طريق حويصلات ناقلة تخرج من الشبكة الإندوبلازمية، وتلتحم مع الوجه *Cis* مُفرِّغةً محتوياتها إلى تجويف جهاز جولجي. وتمر الجزيئات التي صنعتها الشبكة الإندوبلازمية بعد ذلك عبر قنوات جهاز جولجي حتى تصل إلى المُؤخرة، أو إلى النِّهاية المُطْلِقة، وتُدعى الوجه *Trans*، حيث تُطلق ضمن حويصلات إفرازية (الشكل 4-13).

تنتقل البروتينات والدهون المُصنعة على أغشية الشبكة الإندوبلازمية الخشنة والناعمة داخل جهاز جولجي، حيث يتمُّ تعديلها في أثناء مرورها فيه. إنّ أكثر التَّعديلات شيوعًا هي إضافة السكريات قصيرة السلسلة أو تعديلها، فتتكون بروتينات سكرية ودهون سكرية. في كثير من الحالات، تقوم أنزيمات في جهاز جولجي بتعديل بروتينات سكرية موجودة، ودهون سكرية صنعت في الشبكة الإندوبلازمية عن طريق اقتطاع سكر من السلسلة، أو تعديل سكر واحد أو أكثر.

تتجمَّع البروتينات السكرية والدهون السكرية المُتكوِّنة حديثًا أو المُعدَّلة عند نهايات أجسام جولجي في انثناءات غشائية مُتراصة ومُنبسطة تُدعى **أكياس Cisternae** (لاتينيًا، أوعية جامعة). تتدافع أغشية الأكياس بشكل دوري مع بعضها منتجَة حويصلات إفرازية صغيرة مُحاطة بغشاء، ومُحتوية على جزيئات بروتينات سكرية ودهون سكرية. تلتحم هذه الحويصلات بعد ذلك مع مواقع أُخرى في الخلية، مُوزعةً الجزيئات حديثة التَّصنيع إلى مصايرها المُناسبة.

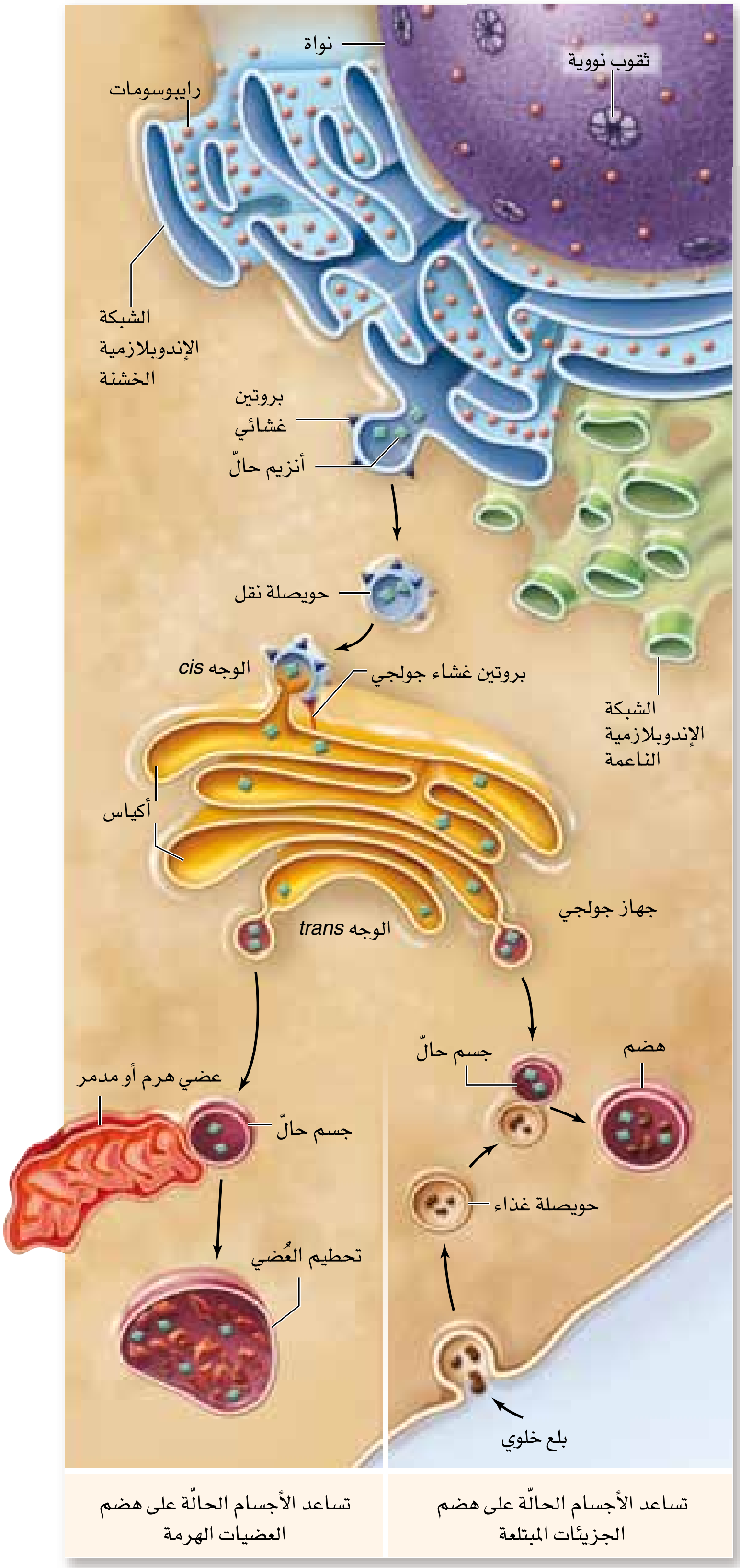
الوظيفة الأُخرى لجهاز جولجي هي تصنيع مُكونات الجدار الخلوي. تتكوَّن عديدات التَّسكر غير السليلوزية التي تكوّن جزءًا من الجدار الخلوي للنباتات في جهاز جولجي، وتُرسل إلى الغشاء البلازمي، حيث يُمكن إضافتها إلى السليلوز الذي يبنى خارج الخلية. وتفرز النباتات عديدات تسكر أُخرى تُصنع أيضًا في جهاز جولجي.

تحتوي الأجسام الحالّة على أنزيمات هاضمة

تشكل حويصلات هاضمة مُحاطة بغشاء تُدعى **الأجسام الحالّة Lysosomes**، أيضًا بعض مُكوِّنات جهاز الأغشية الدَّاخلي، وهي تنشأ من جهاز جولجي. إنها تحتوي على مستويات عالية من أنزيمات مُحطمة، تُحفِّز التَّحطيم السريع للبروتينات، والأحماض النووية، والدهون والكربوهيدرات. وتقوم أنزيمات الأجسام الحالة بتحطيم العضيات الهرمة في أثناء حياة الخلايا حقيقيات النوى، مُعيدة تدوير الجزيئات المُكوِّنة لها، ومُفسحةً المجال للعُضيَّات المُتكوِّنة حديثًا. فعلى سبيل المثال، تستبدل الميتوكندريا في بعض الأنسجة كلّ عشرة أيام.

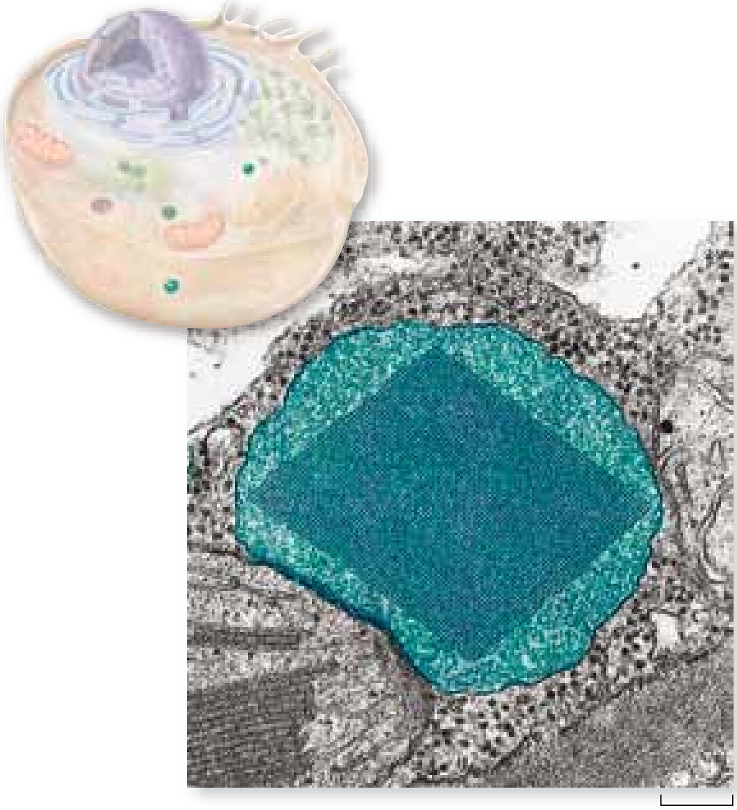
تكون الأنزيمات الهاضمة في الأجسام الحالّة نشطة إلى أقصى حدٍّ على درجة حموضة حمضية. تنشط الأجسام الحالّة عند التحامها مع حويصلة الغذاء المُتكوِّنة عن طريق البلع الخلوي *Phagocytosis* (نوع مُتخصِّص من الإدخال الخلوي؛ راجع الفصل 5) أو بالالتحام مع عضيّ هرم أو مستهلَك. تُنشِّط عملية الالتحام أيضًا مضخات بروتونات في غشاء الأجسام الحالّة، ما يؤدي إلى انخفاض درجة الحموضة الدَّاخلية. عندما تنخفض درجة الحموضة، تنشط مجموعة الأنزيمات الموجودة داخل الجسم الحالّ، فيُؤدي هذا إلى تحطيم الجزيئات الكبيرة في حويصلة الغذاء، أو تحطيم عضي هرم.

يصيب عددٌ من العلل الوراثية البشرية الأجسامَ الحالّة، تُدعى بمجموعها علل خزن الأجسام الحالّة. على سبيل المثال، مرض تاي – ساكس سببه فقدان وظيفة أنزيم واحد من أنزيمات الأجسام الحالّة. هذا الأنزيم مُهم في تحطيم دهن سكري غشائي يوجد في الخلايا العصبية. يتراكم الدهن السكري في الأجسام الحالّة ما يؤثر في وظيفة الخلية العصبية، حيث يؤدي ذلك إلى أعراض مرضية مُتنوعة مثل النوبات، وتصلُّب العضلات.



الشكل 4-14

الأجسام الحالّة. تتكوَّن الأجسام الحالّة من حويصلات تنطلق من جهاز جولجي، وهي تحتوي على أنزيمات تهضم المواد أو الخلايا التي تأخذها الخلية بالبلع الخلوي وتُحطِّم العُضيات الهرمة.



الشكل 4-15

أجسام فوق الأكسيد. أجسام فوق الأكسيد عضيات كروية ربما تحتوي على تركيب بلّوري كبير مُكوَّن من بروتين. تحتوي أجسام فوق الأكسيد على أنزيمات هاضمة ونازعة للسُّمية تنتج فوق أكسيد الهيدروجين بوصفه ناتجًا جانبيًّا. تمَّ تلوين أجسام فوق الأكسيد باللّون الأخضر في صورة المجهر الإلكتروني.

إضافة إلى تحطيم العضيات والتَّراكيب الأُخرى داخل الخلية، تُزيل الأجسام الحالة الخلايا الأُخرى التي تمَّ ابتلاعها عن طريق الأكل الخلوي. ومثال ذلك، عندما تَبتلع خلية دم بيضاء مخلوقًا مُمرضًا، فإن الأجسام الحالّة تلتحم مع «الحويصلة الغذائية» الناتجة، مُطلقةً أنزيماتها إلى الحويصلة، ومُحطمةً المادة التي في الدَّاخل (الشكل 4-14).

الأجسام الدَّقيقة هي مجموعة مُتنوعة من العُضيَّات

تحتوي الخلايا حقيقية النوى على أنواع مُختلفة من الحويصلات المُحاطة بغشاء، وتحتوي على أنزيمات تُدعى **الأجسام الدَّقيقة Microbodies**. ومع أنها ليست جزءًا من نظام الأغشية الدَّاخلي من الناحية التقنية، لكننا سوف نتناولها في هذا الجزء. توجد الأجسام الدقيقة في كلّ من خلايا النباتات، والحيوانات، والفطريات، والطلائعيات. إنَّ توزيع الأنزيمات على شكل أجسام دقيقة تشكل واحدة من الطرائق الرئيسة التي تُنظِّم بها حقيقيات النوى أيضَها.

في حين تتبرعم الأجسام الحالّة من جهاز الأغشية الدَّاخلي، فإن الأجسام الدَّقيقة تنمو عن طريق دمج الدهون والبروتين، ومن ثمَّ الانقسام. تمتلك الخلايا النباتية نوعًا خاصًّا من الأجسام الدَّقيقة يُدعى **الجلايوكسيسوم Glyoxysome**، وهو يحتوي أنزيمات تُحوِّل الدُّهون إلى كربوهيدرات.

أجسام فوق الأكسيد (البيروكسيسومات): استخدام فوق الأكسيد

يحتوي نوع آخر من الأجسام الدَّقيقة، يعرف **بأجسام فوق الأكسيد (بيروكسيسوم) Peroxisome**، أنزيمات تُحفِّز نزع إلكترونات وذرات الهيدروجين المُرافقة لها (الشكل 4-15). ولو لم تُعزل هذه الأنزيمات المؤكسدة داخل أجسام دقيقة، لأتلفت عملية الأيض في السيتوبلازم، التي تتطلب غالبًا إضافة ذرات هيدروجين إلى الأكسجين. وقد اعتُقد مدة طويلة أنَّ أجسام فوق الأكسيد تتكوَّن عن طريق إضافة الدهون إلى البروتينات، ما يؤدي إلى نموّ يتبعه تبرعم لإنتاج أجسام فوق أكسيد جديدة. وعلى الرَّغم من أنَّ هذا ما يبدو عليه الحال، فإن هناك دليلًا حديثًا أشار إلى أنَّ بعض أجسام فوق الأكسيد ربما تأتي من التحام حويصلات مشتقة من الشبكة الإندوبلازمية.

يُشير اللفظ بيروكسيسوم إلى فوق أكسيد الماء الذي ينتُج بوصفه ناتجًا جانبيًّا لنشاط أنزيمات مؤكسدة في الجسم الدَّقيق. إن فوق أكسيد الماء جزيء خطر للخلايا بسبب فاعليته الكيميائية العنيفة. على كل حال، تحتوي أجسام فوق الأكسيد أيضًا أنزيم كتاليز الذي يُحطم فوق أكسيد الماء إلى ماء وأكسجين غير ضارين.

تستعمل النباتات الفجوات من أجل الخزن وتوازن الماء

تمتلك الخلايا النباتية تراكيب مُحاطة بغشاء مُتخصِّصة تُدعى **الفجوات Vacuoles**. وتعدُّ الفجوة المركزية الكبيرة التي تُرى في مُعظم الخلايا النباتية أكثر الأمثلة وضوحًا (الشكل 4-16). وتعني كلمة فجوة المساحةَ الفارغةَ، إشارة إلى مظهرها تحت المجهر الضوئي. يُسمّى الغشاء الذي يحيط بهذه الفجوة **غشاء التوتر (تونوبلاست) Tonoplast** لأنَّه يحتوي على قنوات للماء تستعمل لمساعدة الخلية على الإبقاء على الاتزان المائي، أو الاتزان الأسموزي (راجع الخاصية الأسموزية في الفصل 5).

ظنَّ علماء الأحياء سنوات عدَّة أنَّ نوعًا واحدًا من الفجوات يوجد لخدمة كثير من الوظائف. تشمل الوظائف المُوكولة لهذه الفجوة الاتزان المائي، وخزن المواد المفيدة،

الشكل 4-16

الفجوة المركزية. فجوة النبات المركزية تُخزِّن المواد الذائبة، ويُمكنها أن تتوسع في الحجم لزيادة التُّوترية داخل الخلية النباتية. تظهر صورة المجهر الإلكتروني ملونة بلون خادع.

مثل السكريات، والأيونات، والأصباغ، وخزن الفضلات. واعتقدوا أيضًا، أنَّها تخزن الأنزيمات التي تُكسِّر الجزيئات الكبيرة والأنزيمات التي تنزع سميّة المواد الغريبة. وقد أشارت كتب فسيولوجيا النبات القديمة إلى الفجوات على أنَّها ذلك الموقع في الخلية الذي يُعتقد أنَّ كثيرًا من المواد مخزونة فيه.

أدّت دراسات النواقل في التونوبلاست وعزل الفجوات من مُختلف أنواع الخلايا إلى نظرة معقدة للفجوات. وقد أظهرت هذه الدِّراسات بوضوح أنَّ أنواعًا مُختلفة من الفجوات توجد في الخلايا المُختلفة. وهذه الفجوات مُتخصِّصة، بناءً على نوع الخلية.

الفجوة المركزية مُهمة بشكل واضح في وظائف عدَّة في الخلايا النباتية كلِّها. تُحافظ الفجوة المركزية وقنوات التونوبلاست على الاتزان المائي في الخلية، بحيث يسمح للخلية بالتَّمدد والتَّقلص بناء على الظروف. تُشارك الفجوة المركزية أيضًا في نموّ الخلية بسبب الحيِّز الكبير الذي تشغله في حجم الخلية؛ فالخلية النباتية تنمو بتمدُّد الفجوة، لا عن طريق زيادة حجم السيتوبلازم.

توجد فجوات بوظائف متنوعة أيضًا في بعض أنواع الفطريات والطلائعيات. أحد أشكالها هو الفجوة المُنقبضة، التي تضخ الماء، وتُستخدم للمُحافظة على الاتزان المائي في الخلية. وتُستخدم فجوات أُخرى للخَزْن أو لِعَزْلِ المواد السّامة عن السيتوبلازم. يعتمد عدد الفجوات الموجودة في خلية ما وأنواعها على حاجات نوع الخلية هذا بالتَّحديد.

الشبكة الإندوبلازمية نظام كثيف من الأغشية المثنَّاة تقوم بشكل خاص بتنظيم أنشطة التَّصنيع الحيوي في الخلية. تتكوَّن الشبكة الإندوبلازمية من مكوّن ناعم، وآخر خشن. الشبكة الإندوبلازمية الخشنة مغطاة بالرايبوسومات، وهي موقع بناء البروتين.

تنتقل البروتينات المُصنعة على الشبكة الإندوبلازمية الخشنة عن طريق حويصلات إلى جهاز جولجي، حيث يتمُّ تعديلها، وحزمها، وتوزيعها إلى موقعها النِّهائي.

الأجسام الحالّة حويصلات تحتوي أنزيمات هاضمة. يُمكن للأجسام الحالة أن تلتحم مع حويصلات تحتوي على مواد من خارج الخلية أو عُضيّات هرمة، ما يُسبِّب تحطم المُكونات.

أجسام فوق الأكسيد هي تحت نوع من الأجسام الدقيقة تنجز الأيض التأكسدي الذي ينتج فوق الأكاسيد. ويقي عزل هذه الأنزيمات في حويصلات بقية الخلية من العمليات الكيميائية الضارة التي تحدث في الداخل.

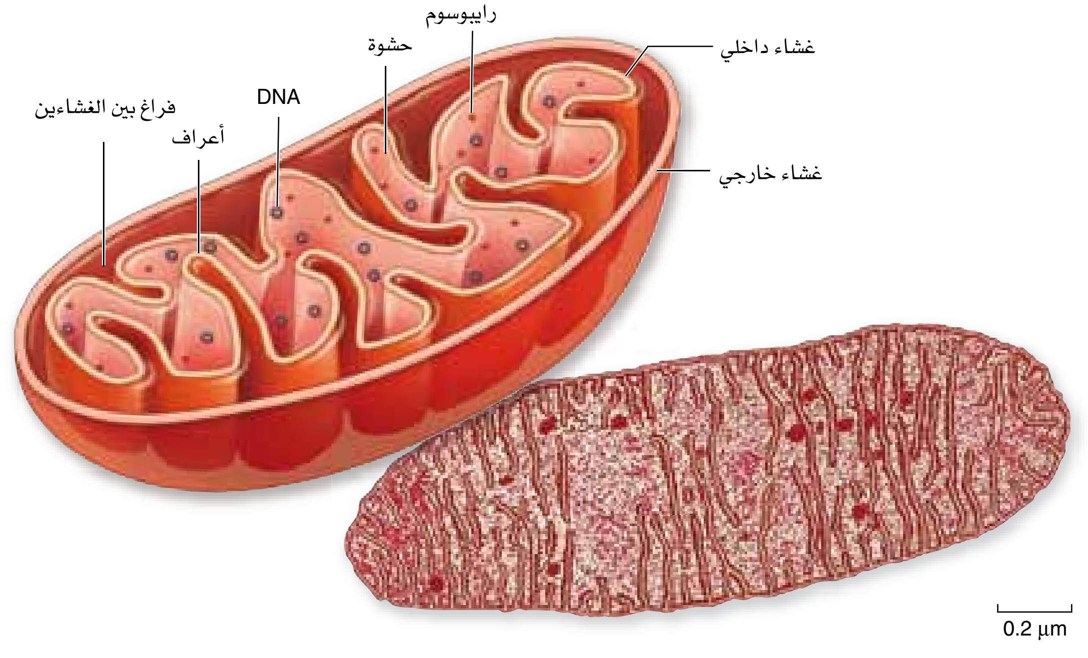
الفجوات تراكيب محاطة بأغشية، حيث تقوم بخزن ونمو الخلايا في النبات. وهي موجودة أيضًا في بعض الفطريات والطلائعيات.

5-4 الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء: مُولِّدات خلوية

تتشابه كلٌّ الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء في التركيب والوظيفة؛ فمن الناحية التَّركيبية، نجد أن كلتيهما محاطة بغشاء مزدوج، وتحتويان على DNA وآلية تصنيع بروتين خاص به. ومن الناحية الوظيفية نرى أنهما تدخلان في أيض الطَّاقة. وسنستقصي في الفصول القادمة بالتَّفصيل أيض الطَّاقة والبناء الضوئي.

تقوم الميتوكندريا بأيض السكر لتوليد ATP

الميتوكندريا (مفردها، ميتوكندريون) عضية أنبوبية الشكل، شبيهة بالنقانق توجد في أنواع الخلايا حقيقية النوى (الشكل 4-17). تُحاط الميتوكندريا بغشاءين: خارجي ناعم، وداخلي مثنى فيه الكثير من الطبقات المُتجاورة التي تُدعى **الأعراف Cristae**.

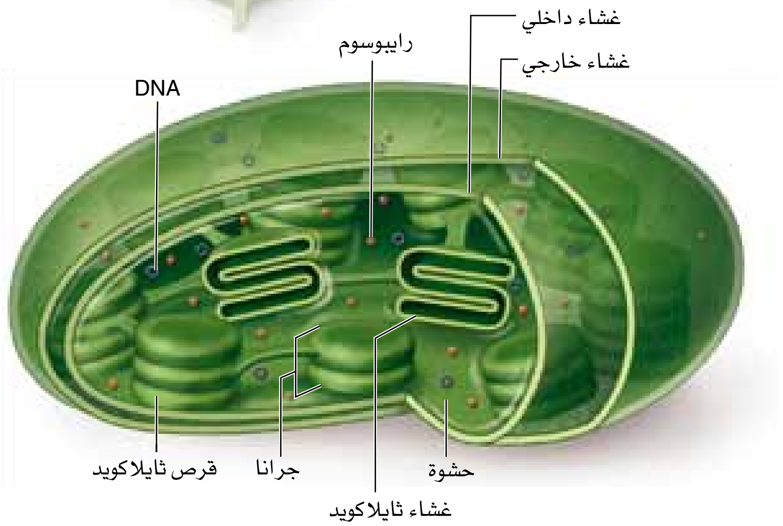


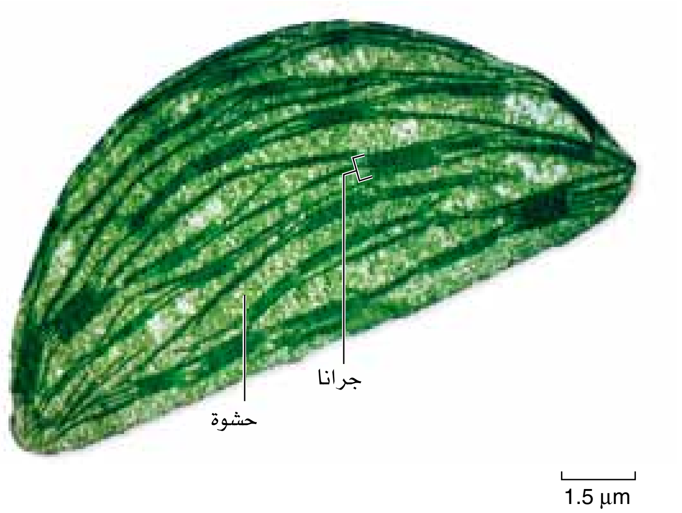
الشكل 4-17

ميتوكندريا. يحتوي غشاء ميتوكنديا الداخلي على انثناءات تُدعى الأعراف، وهي تزيد مساحة السّطح بشكل كبير من أجل الأيض التأكسدي. مقطع عرضي للميتوكندريا. وقطع بموازاة طولها يظهر باللّون الأحمر في صورة المجهر الإلكتروني.

الشكل 4-18

تركيب البلاستيدة الخضراء. يُحيط الغشاء الدَّاخلي للبلاستيدة الخضراء بنظام أغشية مكون من رزم حويصلات مُغلقة تحتوي على الكلوروفيل تُدعى أغشية الثايلاكويد، ويحدث داخلها البناء الضوئي. الثايلاكويدات متراصة فوق بعضها على شكل أعمدة تُدعى جرانا. تمَّ تلوين البلاستيدة الخضراء بلون أخضر في صورة المجهر الإلكتروني على اليمين.





تُجزئ الأعراف الميتوكندريا إلى منطقتين: **الحشوة Matrix**، وتقع داخل الغشاء الدَّاخلي، وحجرة خارجية، أو **الفراغ بين الغشاءين Intermembrane space**، تقع بين غشاءي الميتوكندريا. يوجد على سطح الغشاء الدَّاخلي، ومُنغمس فيه أيضًا بروتينات تقوم بعملية أيض مُؤكسد، وهي عملية تتطلب الأكسجين، ويتم خلالها استخدام الطاقة في الجزيئات الكبيرة لإنتاج ATP (الفصل 7).

تمتلك الميتوكندريا DNA خاصًّا بها؛ يحتوي DNA هذا على جينات عدة تقوم بإنتاج بروتينات ضرورية لتؤدي الميتوكندريا دورها في الأيض المُؤكسد. ولذلك، فإنَّ الميتوكندريا في كثير من النواحي، تتصرف بوصفها خلية داخل خلية، إذ تحتوي المعلومات الوراثية الخاصة بها، والمسؤولة عن بروتيناتها الخاصة لوظائفها المحددة. لا تُعَدُّ الميتوكندريا ذاتية بشكل كامل؛ لأنَّ مُعظم الجينات المسؤولة عن تصنيع أنزيمات الأيض المُؤكسد موجودة في نواة الخلية.

لا تُنتج الخلية حقيقية النواة ميتوكندريا جديدة كلما انقسمت الخلية. بدلًا من ذلك، تنقسم الميتوكندريا نفسها إلى اثنتين، مُتضاعفةً في العدد، وتلك يتم قسمتها بين الخلايا الجديدة. معظم المكونات المطلوبة لانقسام الميتوكندريا تُنتجها جينات في النواة، ويتم ترجمتها إلى بروتينات عن طريق رايبوسومات سيتوبلازمية. وعلى هذا؛ لا يُمكن تضاعف الميتوكندريا، دون تدخل النواة، ولذلك لا يُمكن تنمية الميتوكندريا في وسط خالٍ من الخلايا.

تستعمل البلاستيدات الخضراء الضوء لتوليد ATP وسكريات

تحتوي خلايا النبات، وخلايا المخلوقات حقيقية النوى التي تقوم بالبناء الضوئي من واحد إلى مئات عدة من **البلاستيدات الخضراء Chloroplasts**. تمنح البلاستيدات الخضراء أفضلية واضحة للمخلوقات التي تملكها؛ إذ يُمكنها أن تصنع غذاءها بنفسها. تحوي البلاستيدات الخضراء صبغة التَّمثيل الضوئي الكلوروفيل التي تعطي مُعظم النباتات لونها الأخضر.

البلاستيدة الخضراء، مثل الميتوكندريا، مُحاطة بغشاءين (الشكل 4-18). إلا أن البلاستيدات الخضراء أكبر وأكثر تعقيدًا من الميتوكندريا. إضافة إلى كلٍّ من الغشاء الخارجي والدَّاخلي، اللذين يرتبطان ببعضهما بشكل قوي، تملك البلاستيدات الخضراء حجرات مُغلقة من أغشية مُتراصة تُدعى **الجرانا Grana**، توجد داخل الغشاء الدَّاخلي.

ربما تحتوي البلاستيدة الخضراء على 100 جرانا أو أكثر، وربما تحتوي كلّ وحدة جرانا على القليل، أو على عشرات عدة من تراكيب قرصية تُدعى **ثايلاكويدات Thylakoids**. يوجد على سطح الثالاكويدات أصباغ تمثيل ضوئي ممسكة للضوء، وستُناقش هذه بعمق في (الفصل 8). يحيط بالثايلاكويد سائل يُدعى الحشوة *Stroma* تُوجد فيه أنزيمات تصنيع الجلوكوز في أثناء البناء الضوئي.

تحتوي البلاستيدات الخضراء مثلها مثل الميتوكندريا على DNA، لكن كثير من الجينات التي تصنع مُكونات البلاستيدات الخضراء توجد أيضًا في النواة. بعض العناصر المُستخدمة في عملية البناء الضوئي، بما في ذلك المكونات البروتينية الضرورية لحدوث التَّفاعل، تُصنع بشكل كامل داخل البلاستيدة الخضراء.

هناك عضيات نباتية أُخرى محتوية على DNA، تُدعى البلاستيدات الشفافة، وهي لا تحتوي على صبغة، وتركيبها الداخلي غير معقد في خلايا الجذور، وخلايا نباتية أُخرى، تعمل البلاستيدات الشفافة بوصفها مواقع خزن النشا. البلاستيدة الشفافة التي تُخزِّن النشا (أميلوز) تُدعى أحيانًا **بلاستيدات النشا Amyloplast**. إنّ هذه العضيات -البلاستيدات الخضراء، والبلاستيدات الشفافة، وبلاستيدات النشا- تُدعى بشكل جماعي **البلاستيدات Plastids**. تنتج البلاستيدات كلّها عن طريق انقسام بلاستيدات موجودة سابقًا.

استقصاء

؟ ***الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء كلاهما يُولِّدان ATP. ما الصفات التَّركيبية المُشتركة بينهما؟***

الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء نشأت عن طريق التَّكافل الدَّاخلي

نشأت كلّ من الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء عن طريق التَّكافل الدَّاخلي. التَّكافل علاقة حميمة بين مخلوقات من أنواع مُختلفة تعيش معًا. كما ذكر في الفصل 29 تقترح نظرية **التكافل الداخلي Endosymbiosis** أنَّ بعض عُضيَّات حقيقيات النوى الموجودة اليوم نشأت عن طريق تكافل وقع بين خليتين كانت كلّ واحدةٍ تعيش بشكل منفصل عن الأخرى. إحدى الخليتين، بدائية النواة، احتوتها خلية أُخرى، وأصبحت جزءًا من تلك الخلية، التي هي أصل حقيقية النواة الحديثة (الشكل 4-19).

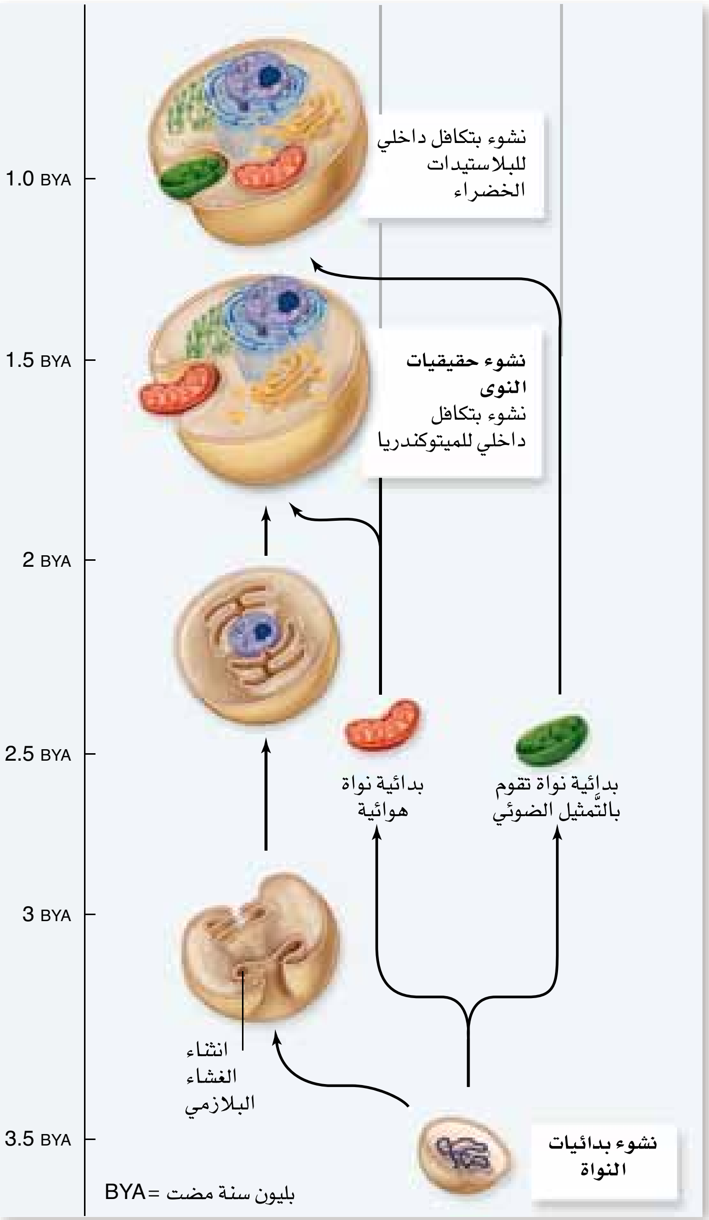
بحسب نظرية التكافل الداخلي، زوِّدت بدائيات النواة المُبتلعة مُضيفاتها بإيجابيات مُعيَّنة مُرتبطة بقدراتها الأيضية الخاصة. هناك عُضيَّتان مُهمتان في حقيقيات النوى يُعتقد أنهما من أنسال بدائيات النوى داخلية التَّكافل: الميتوكندريا، التي يُعتقد أنها نشأت بوصفها بكتيريا قادرة على القيام بالأيض المُؤكسد، والبلاستيدات الخضراء التي على ما يبدو نشأت من بكتيريا تقوم بالبناء الضوئي.

تدعم كثير من الإثباتات نظرية التَّكافل الدَّاخلي، وهي مُلخصة كما يأتي:

- كلٌّ من الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء مُحاطة بغشاءين؛ الغشاء الدَّاخلي الذي يُعْتَقَدُ أنه نشأ من الغشاء البلازمي لبدائي النواة المُبتلع؛ والغشاء الخارجي الذي يُعتقد أنه اشتُقّ من الغشاء البلازمي أو الشبكة الإندوبلازمية للخلية المضيفة.
- قياس الميتوكندريا يساوي قياس معظم بدائيات النوى تقريبًا، والأعراف المُتكونة عن طريق أغشيتها الدَّاخلية تُشبه الأغشية المثناة في المجموعات البكتيرية المُختلفة.
- تُشبه رايبوسوماتُ الميتوكندريا رايبوسومات بدائيات النوى في القياس والتَّركيب.
- كلٌّ من الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء تحتوي على جزيئات DNA دائرية شبيهة بتلك الموجودة في بدائيات النوى.
- يُظهر المحتوى الجيني لكلٍّ من الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء تشابهًا مع المحتوى الجيني للبكتيريا الابتدائية من نوع ألفا والبكتيريا الخضراء المزرقة، على التَّوالي.
- أخيرًا، تنقسم الميتوكندريا عن طريق الانشطار البسيط، أي الانقسام إلى اثنتين تمامًا كما تفعل الخلايا بدائية النوى، ويظهر أنَّها تُضاعف وتشطر DNA خاصتها بشكل كبير وبالطريقة نفسها التي تقوم بها بدائيات النوى.

تؤدي كلٌّ من الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء دورًا في تحويل الطاقة. الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء يملكان DNA خاصًا بهما، يحمل جينات مُحدَّدة لها علاقة بوظائفهما، لكنّ كليهما يعتمد على الجينات النووية لوظائف أُخرى.

تُشير إثباتات عدَّة إلى أنَّ كلًّا من الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء نشأت عبر التَّكافل الدَّاخلي.



الشكل 4-19

نشوء عن طريق تكافل داخلي مُقترح لخلايا حقيقية النوى. يُعتقدُ أنّ كلًّا من الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء قد نشأتا عن طريق تكافل داخليًّا، حيث تُبتلع خلية حرة المعيشة دون أن تُهضم. الخلية التي ابتلعت الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء المستقبلية يُعتقد أنَّها اكتسبت أولًا غلافًا نوويًّا، ونظام أغشية داخليًّا من ثنيات الغشاء البلازمي. تسلسل الأحداث المُقترح المؤدي إلى خلايا حقيقية النوى حديثة مُوضَّح بجانب خط زمن تقريبي لتاريخ الأرض.

6-4 الهيكل الخلوي The Cytoskeleton

يقطِّع سيتوبلازم الخلايا حقيقية النوى جميعها عن طريق شبكة من الألياف البروتينية التي تدعم شكل الخلية، وتثبت عضياتها في مواقع ثابتة. هذه الشبكة التي تُدعى الهيكل الخلوي، هي نظام ديناميكي، دائم التَّشكل والتَّفكك. تتكوَّن الألياف المُفردة من مبلمرات من وحدات بروتينية مُتطابقة تجذب بعضها بعضًا، وتتجمع ذاتيًّا على شكل سلاسل طويلة. وإن هذه الألياف تتفكك بالطريقة نفسها، عندما تنكسر تحت الوحدة تلو الأُخرى من إحدى نهايات السلسلة.

تُكوِّن ثلاثة أنواع من الألياف الهيكل الخلوي

تحتوي الخلايا حقيقية النوى على الأنواع الثلاثة الآتية من ألياف الهيكل الخلوي، ويتكوَّن كلٌّ واحدٍ من نوع مُختلِف من تحت الوحدات: 1. خيوط الآكتين، تُسمى أحيانًا الخيوط الدقيقة، 2. الأُنيبيبات الدَّقيقة 3. الخيوط الوسطية.

خيوط الآكتين (الخيوط الدَّقيقة)

خيوط الآكتين Actin filaments ألياف طويلة قطرها 7 نانومترات تقريبًا. يتكوَّن كلُّ خيط من سلسلتين من البروتين مُتجاورتين دون ارتباط، مثل شريطين من حبات اللؤلؤ (الشكل 4-20). كلُّ حبة لؤلؤ، أو وحدة بنائية، على السلسلتين عبارة عن بروتين كروي يُدعى **آكتين Actin**. تمتلك خيوط الآكتين خاصيّة قطبية لأنَّها تملك نهاية (+) موجبة، ونهاية (–) سالبة. تُشير هذه إلى اتجاه نمو الخيوط. تُكوِّن جزيئات الآكتين هذه الخيوط بشكل تلقائي، حتى داخل أنبوب اختبار.

تُنظِّم الخلايا مُعدَّلَ بلمرة الآكتين من خلال بروتينات أُخرى تعمل بوصفها مفاتيح، حيث تقوم بتشغيل البلمرة في الوقت المناسب. وإن خيوط الآكتين مسؤولة عن الحركة الخلوية مثل الانقباض والزحف «والتخصر» خلال الانقسام، وتكوين الامتدادات الخلوية.

الأُنيبيبات الدَّقيقة

الأُنيبيبات الدَّقيقة Microtublules، أكبر عناصر الهيكل الخلوي، وهي أنابيب مُجوَّفة قطرها 25 نانومترًا تقريبًا، يتكوَّن كلّ منها من حلقة تحوي 13 خيطًا بدائيًّا بروتينيًّا (انظر الشكل 4-20). تتبلمر بروتينات كروية مُكوَّنة من وحدات بنائية تُدعى ألفا- وبيتا- تيوبيولين لتكوين الخيوط البدائية الـ 13. تترتب الخيوط البدائية جنبًا إلى جنب حول لبّ مركزي مُعطية الأُنيبيب الدَّقيق شكله الأنبوبي المُميَّز.

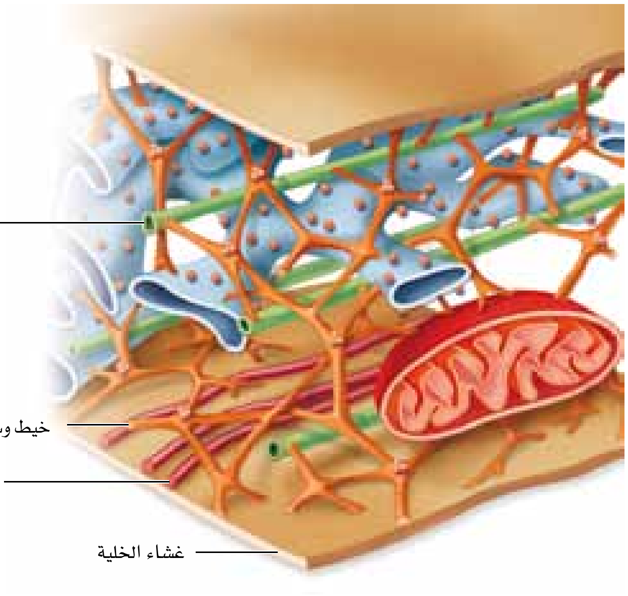
تتكوَّن الأُنيبيبات الدَّقيقة في كثير من الخلايا من مراكز تكاثف قرب وسط الخلية، وتشع نحو المُحيط. وهي تتدفق بمُعدَّل ثابت، وتتبلمر وتتفكك باستمرار. إنّ مُعدَّل نصف العمر للأُنيبيب الدَّقيق يتراوح ما بين أكثر من 10 دقائق في الخلايا الحيوانية غير المنقسمة إلى أقل من 20 ثانية في الخلايا الحيوانية المُنقسمة. يُشار إلى نهايتي الأُنيبيب الدَّقيق بالزائد (+) (بعيدًا عن مركز التَّكاثف) أو بالناقص (–) (في اتجاه مركز التَّكاثف).

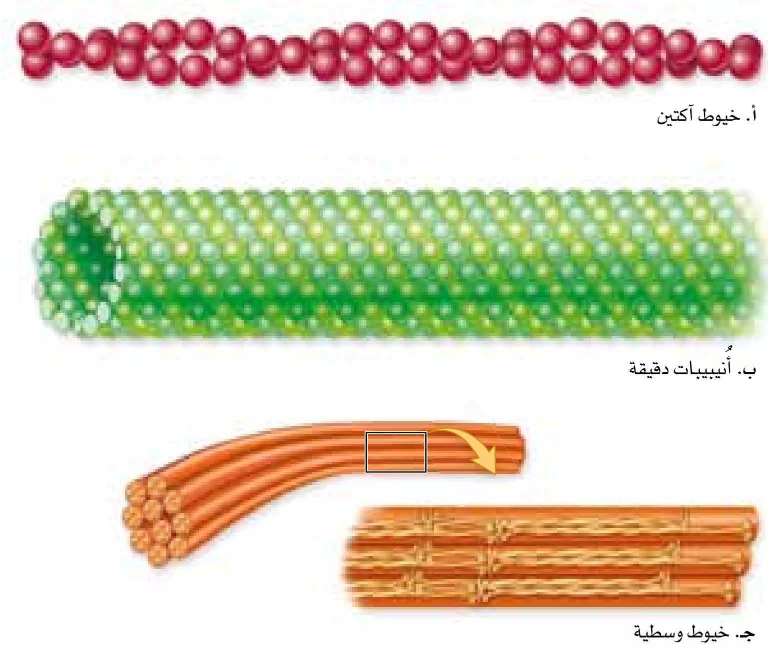
إضافة إلى تسهيل حركة الخلية، تُعطي الأُنيبيبات الدَّقيقة تنظيمًا للسيتوبلازم، وهي مسؤولة عن حركة المواد داخل الخلية نفسها، كما سنذكر بعد قليل.

الخيوط الوسطيّة

الخيوط الوسطيّة Intermediate filaments من أكثر عناصر الهيكل الخلوي متانةً في الخلايا الحيوانية، وهي نظام من جزيئات بروتينية صلبة، ليفية مُتجاورة معًا بترتيب مُتداخل (انظر الشكل 4-20). وهذه تتميَّز بقطرٍ قياسه من 8 إلى 10 نانومترات، وهو قطر وسط بين خيوط الآكتين والأُنيبيبات الدَّقيقة. عند تكوّنها، تُصبح الخيوط الوسطية مُستقرةً وفي العادة لا تتكسر.

تُكوِّن الخيوط الوسطية مجموعة مُتنوعة من ألياف الهيكل الخلوي. أكثر الأنواع شيوعًا، مُكوَّنة من تحت وحدات بروتينية تُدعى *Vimentin*، تُوفِّر ثباتًا بنائيًّا لكثير من أنواع الخلايا. يوجد كيراتين *Keratin*، وهو نوع آخر من الخيوط الوسطية في الخلايا الطلائية (الخلايا التي تبطن أعضاء الجسم وتجاويفه) وفي تراكيب ذات علاقة مثل الشعر والأظافر. تُدعى الخيوط الوسطيةُ التي في الخلايا العصبية الخيوطَ العصبية *Neurofilaments*.





الشكل 4-20

الجزيئات المُكوّنة للهيكل الخلوي. تتكون من: أ. خيوط الآكتين: التي تُدعى أيضًا الخيوط الدَّقيقة، وهي مصنوعة من شريطين من بروتين كروي يُدعى الآكتين ملتفَّين على بعضهما. وتوجد غالبًا على شكل حُزم، أو شبكة مُتشعبة. في كثير من الخلايا تتركز خيوط الآكتين تحت الغشاء البلازمي على شكل حزم تُدعى ألياف الشد، التي قد تمتلك وظيفة انقباضية. ب. أُنيبيبات دقيقة: تتكوَّن الأُنيبيبات الدَّقيقة من وحدات ألفا- تيوبيولين وبيتا-تيوبيولين مرتبة جنبًا إلى جنب لتكوين أُنبوب. تُعَدُّ الأُنيبيبات الدَّقيقة صلبة نوعًا ما، ولها وظائف عدَّة في الخلية كالنقل داخل الخلية، وفصل الكروموسومات في أثناء الانقسام المتساوي. ج. الخيوط الوسطية: تتكوَّن الخيوط الوسطية من بروتين رباعي الوحدات مُتداخل، حيث يسمح هذا التَّرتيب الجزيئي بتَركيب شبيه بالحبل يُوفِّر قوة ميكانيكية هائلة للخلية.

الأجسام المركزية مراكز مُنظِّمة للأُنيبيبات الدَّقيقة

المُريكزات Centrioles عُضيَّات برميلية الشكل، توجد في خلايا الحيوانات، ومُعظم الطلائعيات. وتوجد على شكل أزواج، تكون عادة بزوايا مُتعامدة مع بعضها بالقرب من الغلاف النووية (الشكل 4-21)؛ تُدعى المنطقةُ المُحيطةُ بزوج المريكزات في أغلب الخلايا الحيوانية **الجسم المركزي Centrosome**. تُحيط بالمُريكزات في الجسم المركزي **المادة حول المريكز Pericentriolar matrix**، التي تحتوي على تراكيب شبيهة بالحلقات مُكوَّنة من تيوبيولين. يُمكن لمادة حول المُريكز أن تتكاثف لتكوين الأُنيبيبات الدَّقيقة في الخلايا الحيوانية. التراكيب التي لها مثل هذه الوظيفة تُدعى **المراكز المُنظِّمة للأُنيبيبات الدَّقيقة Microtubule – organizing centers**. إنّ الجسم المركزي مسؤول أيضًا عن إعادة تنظيم الأُنيبيبات الدَّقيقة التي تتكون خلال الانقسام الخلوي. وإن الأجسام المركزية في النباتات والفطريات ينقصها المريكزات، ولكنها ما زالت تحتوي على مراكز مُنظِّمة للأُنيبيبات الدَّقيقة. وسوف تدرس أكثر عن وظائف الأجسام المركزية عندما نذكر عملية الانقسام الخلوي في الفصل 10.

يُساعد الهيكل الخلوي على تحريك المواد داخل الخلايا

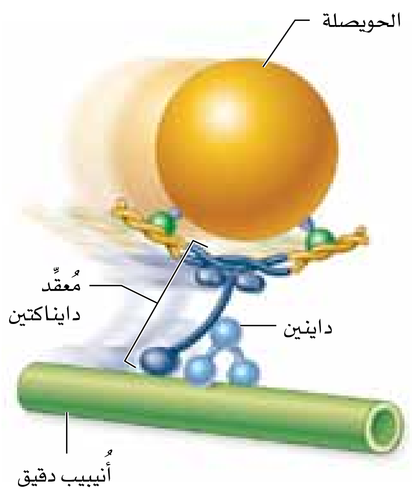
تعمل خيوط الآكتين والأُنيبيبات الدَّقيقة بتناغم للتأثير في العمليات الخلوية. على سبيل المثال، خلال تكاثر الخلية (راجع الفصل 10)، تتحرك الكروموسومات المُتضاعفة حديثًا نحو الجانبين المُتقابلين في الخلية المُنقسمة؛ لأنَّها تكون مُرتبطة مع الأُنيبيبات الآخذة في القِصَر. وفي الخلايا الحيوانية، يشطر حزامٌ من الآكتين الخلية إلى اثنتين عن طريق الانقباض، مثل خيط كيس النقود.

تستخدم الخلايا العضلية أيضًا خيوط الآكتين مُنزلقةً فوق خيوط بروتين حركي يُدعى ميوسين للانقباض. وتعتمد طرفة جفن العين، وطيران النسر، وزحف الطفل كلّها على حركات الهيكل الخلوي داخل خلايا العضلة.

الهيكل الخلوي ليس مسؤولًا فقط عن شكل الخلية وحركتها، لكنه يُوفِّر أيضًا منصة تحمل أنزيمات مُعيَّنة، وجزيئات كبيرة أُخرى في مناطق محددة في السيتوبلازم. على سبيل المثال، ترتبط الكثير من الأنزيمات العاملة في أيض الخلية مع خيوط الآكتين؛ وكذلك تفعل الرايبوسومات. ويساعد الهيكل الخلوي كالشبكة الإندوبلازمية على تنظيم أنشطة الخلية عن طريق تحريك، وتثبيت أنزيمات معينة قرب بعضها.

الشكل 4-21

المريكزات. كلُّ مريكزٍ يتكوَّن من تسع ثلاثيات من الأُنيبيبات الدَّقيقة. وهذه المريكزات لا توجد في خلايا النبات. وهي تُساعد على تنظيم الأُنيبيبات الدَّقيقة في الخلايا الحيوانية.



الشكل 4-22

المُحرِّكات الجزيئية. يُمكن نقل الحويصلات على طول الأُنيبيبات الدَّقيقة باستخدام بروتينات مُحرِّكة تستعمل ATP لتوليد قوة. ترتبط الحويصلات مع البروتينات المُحرِّكة عن طريق جزيئات رابطة، مثل مُعقّد دايناكتين الظاهر هنا. يُحرِّك البروتين المُحرِّك داينين الحويصلة المُرتبطة على طول الأُنيبيبات الدَّقيقة.

المُحرِّكات الجزيئية

يجب على الخلايا حقيقية النوى جميعها أن تُحرِّك المواد من مكان إلى آخر داخل السيتوبلازم. إحدى الطرق التي تستعملها الخلية هي استعمال قنوات الشبكة الإندوبلازمية بوصفها طريقًا سريعًا داخل الخلية. يُمكن أيضًا تحريك المواد باستعمال حويصلات مُعبأة بحمولة يُمكن نقلها على طول الهيكل الخلوي مثل سكة الحديد. على سبيل المثال، في الخلية العصبية، قد يمتد المحور بعيدًا على جسم الخلية، وبالإمكان أن تنتقل حويصلات على طول مسالك الأُنيبيبات الدَّقيقة من جسم الخلية إلى نهاية المحور.

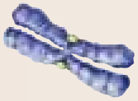
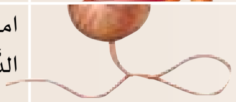
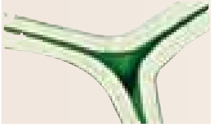
هناك أربعة مكونات ضرورية: (1.) حويصلة أو عضيّ لكي يتم نقله، (2.) بروتين مُحرِّك يُوفِّر الحركة المُعتمدة على الطاقة، (3.) جزيء رابط يربط بين الحويصلة والجزيء المحرك. (4.) أنيبيبات دقيقة تُركَّب عليها الحويصلة بوصفها قطارًا على سكة (الشكل 4-22).

يعتمد الاتجاه الذي تتحرَّك فيه الحويصلة على نوعية البروتين المُحرِّك المستعمل، حيث إن الأُنيبيبات الدَّقيقة مُرتبة، ونهاياتها الموجبة تتجه نحو مُحيط الخلية. في إحدى الحالات، يربط بروتين يُدعى كاينيكتين الحويصلات مع بروتين مُحرِّك يُدعى **كاينيسين Kinesin**. يستعمِل كاينيسين ATP من أجل تحفيز حركته نحو مُحيط الخلية، ساحبًا الحويصلة معه عندما يتحرك على طول الأنيبيب الدَّقيق في اتجاه النِّهاية الموجبة. ولأنها من أصغر المُحرِّكات في الطبيعة، فإن هذه البروتينات تدفع حويصلات النقل جانبًا على سكك من الأُنيبيبات الدَّقيقة. تربط مجموعة أُخرى من الحويصلات البروتينية، تُدعى مُعقَّد داينيكتين، الحويصلات مع بروتين مُحرِّك يُدعى **داينين Dynein** (راجع الشكل 4-22)، التي تُوجِّه الحركة في الاتجاه المُعاكس على طول أنيبيبات دقيقة نحو النِّهاية السالبة، أي إلى الدَّاخل نحو مركز الخلية. (يعمل بروتين داينين أيضًا على تحريك الأسواط في حقيقيات النوى، كما سنصف لاحقًا). إنَّ مصير حويصلة ناقلة مُعينة ومحتوياتها يعتمد بذلك على طبيعة البروتين الرَّابط المُنغمس داخل غشاء الحويصلة.

إن أهم تراكيب الخلية حقيقية النواة، ووظائف كل تركيب مُلخَّصة في الجدول 4-2.

ألياف الهيكل الخلوي الثلاثة الرئيسة هي: خيوط الآكتين (خيوط دقيقة) والأُنيبيبات الدَّقيقة، والخيوط الوسطية. تتفاعل هذه الألياف لتعديل شكل الخلية والسماح بحركتها، والعمل على تحريك المواد داخل السيتوبلازم.
تتحرك المواد أيضًا في الخلايا الكبيرة باستخدام حويصلات ومُحرِّكات جزيئية. تُحرِّك البروتينات المُحرِّكة الحويصلات على طول سكك من الأُنيبيبات الدَّقيقة.

الجدول 2-4 تراكيب الخلية حقيقية النواة ووظائفها

التركيب		الوصف	الوظيفة
الغشاء البلازمي		دهون مُفسفرة مُزدوجة مع بروتينات منغرسة فيها.	يتحكَّم فيما يمُر إلى الخلية أو خارجها؛ تمييز الخلية – للخلية؛ ربط ولصق؛ تواصل الخلية.
النواة		تركيب – عادة كروي – يحتوي على الكروموسومات، ومُحاط بغشاء مزدوج.	تعليمات لتصنيع البروتين وتكاثر الخلية؛ تحتوي على المعلومات الوراثية.
الكروموسومات		خيوط طويلة من DNA تُشكِّل مُعقَّدات مع البروتين.	تحتوي على معلومات وراثية تُسيطر على تصنيع البروتين.
النوية		موقع جينات لتصنيع rRNA.	تصنيع rRNA وبناء الرايبوسومات.
الرايبوسومات		مُعقَّدات صغيرة، من بروتين و RNA، غالبًا ما تكون مُرتبطة بالشبكة الإندوبلازمية.	مواقع تصنيع البروتين.
الشبكة الإندوبلازمية		شبكة من الأغشية الدَّاخلية.	غرف داخل خلوية تكون حويصلات نقل؛ تُشارك في تصنيع الدهون، وتصنيع الغشاء أو تصنيع بروتينات إفرازية.
جهاز جولجي		حويصلات مُنبسطة ومُتراصَّة.	تعبئة البروتينات للتَّصدير من الخلية؛ تكوين حويصلات إفرازية.
الأجسام الحالّة		حويصلات مُشتقَّة من جولجي تحتوي على أنزيمات هاضمة حالّة.	هضم العُضيات التَّالفة وبقايا الخلية؛ تهضم المادة التي تُؤخذ عن طريق الإدخال الخلوي.
الأجسام الدقيقة		حويصلات تتكوَّن عن طريق الدهون والبروتينات، وتحتوي على أنزيمات مُؤكسدة، وأنزيمات أُخرى.	تفصل أنشطة كيميائية مُحدَّدة عن بقية الخلية.
الميتوكندريا		عناصر تُشبه البكتيريا بغشاء مزدوج.	"مصانع طاقة" للخلية؛ مواقع الأيض التأكسدي.
البلاستيدات الخضراء		عناصر تُشبه البكتيريا بأغشية تحتوي على الكلوروفيل، صبغة بناء ضوئي.	مواقع البناء الضوئي.
الهيكل الخلوي		شبكة من خيوط بروتينية.	دعم بنائي؛ حركة الخلية؛ حركة الحويصلات داخل الخلية.
الأسواط (الأهداب)		امتدادات خلوية بترتيب 9 + 2 لأزواج من الأُنيبيبات الدَّقيقة.	الحركة أو تحريك السوائل فوق السطوح.
جدار الخلية		طبقة خارجية من السيليلوز أو الكايتين؛ أو مفقود.	الحماية؛ الدَّعامة .

7-4 التَّراكيب خارج الخلية وحركة الخلية

ترتبط حركة الخلية بشكل أساسي مع حركة خيوط الآكتين أو الأُنيبيبات الدَّقيقة، أو كليهما. وتؤدي الخيوط الوسطية دورًا كأوتار داخل خلوية، فتمنع تمدُّد الخلايا الزائد، وتؤدي خيوط الآكتين دورًا رئيسًا في تحديد شكل الخلايا. وبسبب إمكانية تكوين خيوط الآكتين وتفكيكها بسهولة كبيرة، فإنَّها تُمكِّن بعض الخلايا من تغيير الشكل بسرعة.

بعض الخلايا تزحف

يسمح ترتيب خيوط الآكتين داخل سيتوبلازم الخلية للخلايا بأن تزحف، والزَّحف ظاهرة خلوية مهمة، فهي ضرورية لكثير من العمليات المُتنوعة مثل الالتهاب، وتجلط الدم، وشفاء الجروح، وانتشار السرطان. إنّ خلايا الدَّم البيضاء بشكل خاص تمتلك هذه المقدرة؛ فهي تتولد في نخاع العظم، وتنطلق إلى الجهاز الدوري، ومن ثمَّ تزحف خارجةً في النِّهاية من الأوردة الصغيرة إلى الأنسجة لتدمير العوامل المُمرضة المُحتملة.

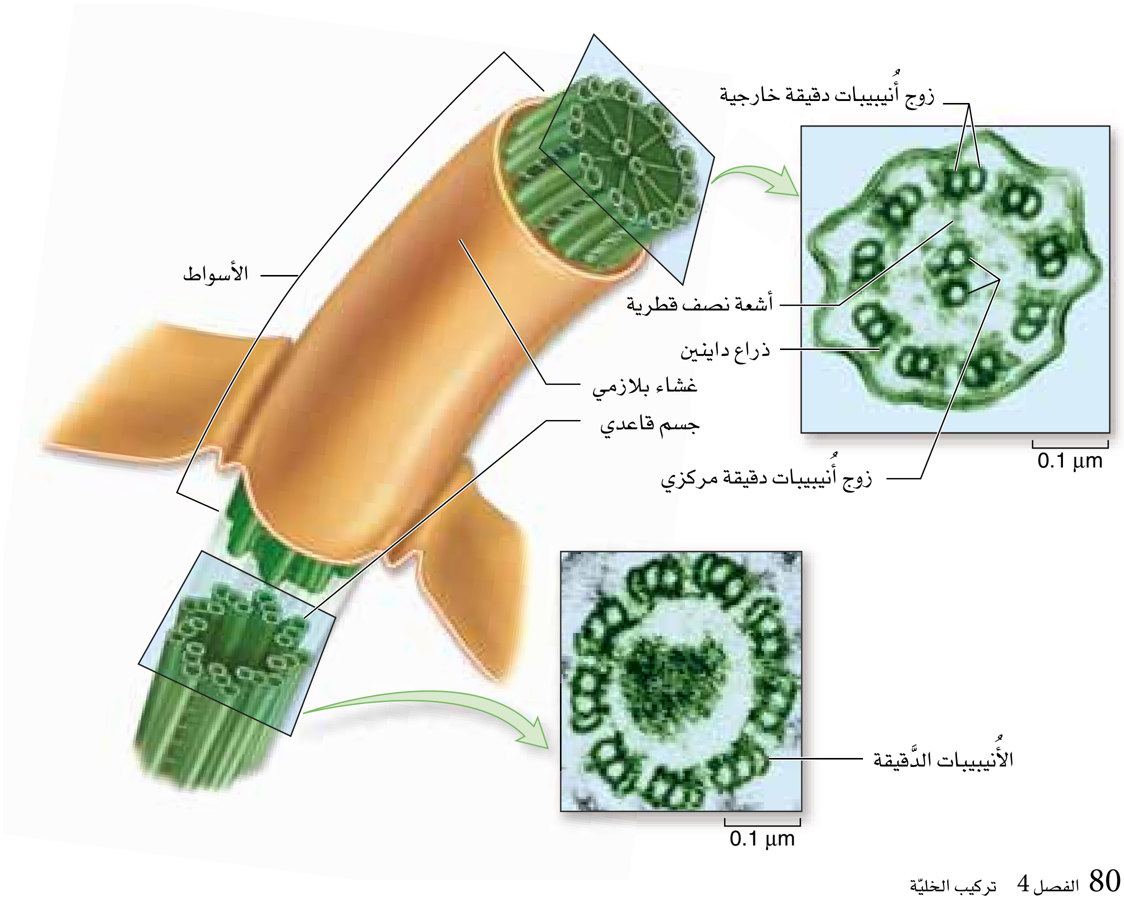
تتبلمر خيوط الآكتين بسرعة، عند الحافة المُتقدمة للخلية الزَّاحفة، ويدفع تمددها حافة الخلية بشدة نحو الأمام. تُثبَّت هذه المنطقة الممتدة عندما تتبلمر الأُنيبيبات الدَّقيقة داخل المنطقة المُتكوِّنة حديثًا. يتمُّ الوصول إلى الحركة الأمامية للخلية ككلّ من خلال عمل بروتين **ميوسين Myosin**، المعروف أكثر بدوره في انقباض العضلة. تنقبض مُحرِّكات الميوسين على طول خيوط الآكتين، ساحبةً مُكونات الخلية نحو الحافة الأمامية المُمتدة حديثًا.

يحدث زحف الخلية الكلي عندما تقع هذه الخطوات بشكل مُتواصل، إذ تتمدَّد الحافة المُتقدمة وتثبت، ومن ثمّ تنقبض المُحركات لجذب بقية مكونات الخلية إلى الأمام.

يُمكن لمُستقبلات على سطح الخلية أن تكشف الجزيئات خارج الخلية، وتُحفِّز التَّمدد في اتجاهات خاصة، سامحةً للخلايا بالتَّحرُّك نحو أهداف مُحدَّدة.

تُساعد الأسواط والأهداب على الحركة

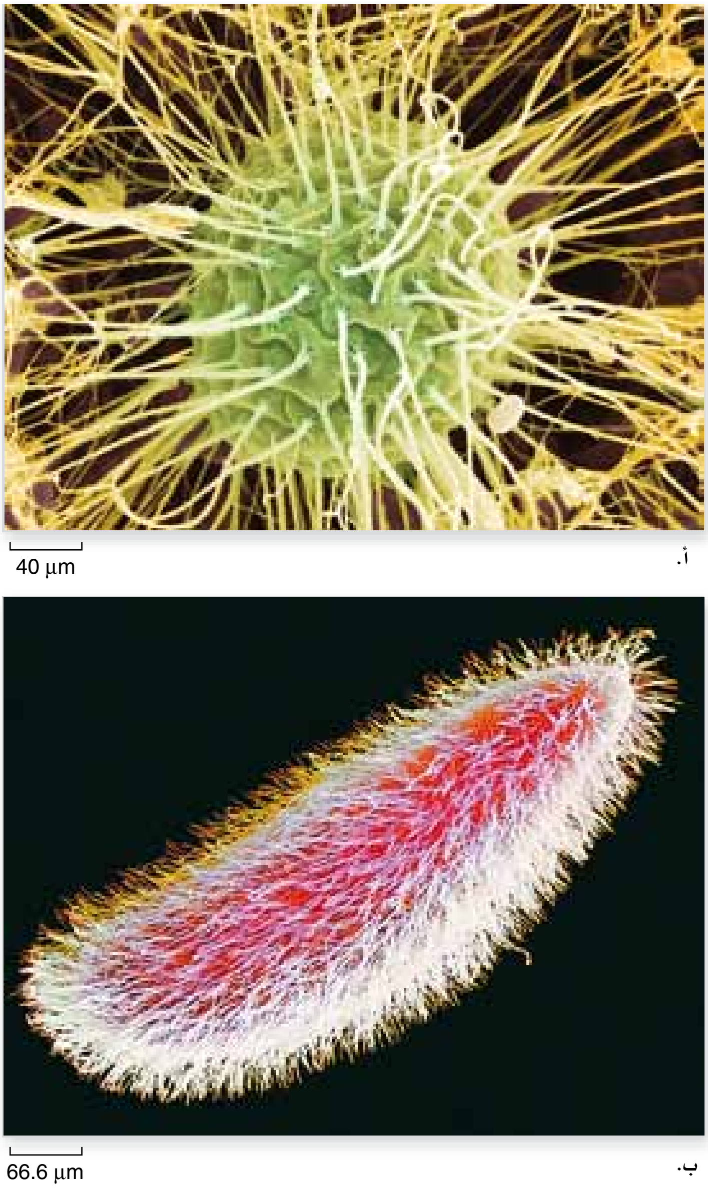
في بداية هذا الفصل، وصفنا تركيب الأسواط في بدائيات النواة. تمتلك حقيقيات النوى نوعًا مُختلفًا من الأسواط، يتكوَّن من دائرة من 9 أزواج من الأُنيبيبات الدَّقيقة تحيط باثنتين من الأُنيبيبات الدَّقيقة في المركز؛ يُدعى هذا التَّرتيب **التركيب 9+2 Structure 9+2** (الشكل 4-23). حالما تبدأ أزواج الأُنيبيبات الدَّقيقة في الحركة فوق بعضها باستخدام أذرع مُكوَّنة من بروتين مُحرِّك يُدعى داينين، يتموج سوط حقيقيات النوى، بدلًا من الدوران. عند دراسته بتمعُّن، ثبت أن كلَّ سوط هو بروز لداخل الخلية نحو الخارج، يحتوي على سيتوبلازم، ويحاط بغشاء بلازمي. الأُنيبيبات الدَّقيقة الخاصة بالسوط مُشتقة من **الجسم القاعدي Basal body**، وتقع مُباشرة تحت نقطة بروز السوط من سطح الخلية. نشأ جهاز الأُنيبيبات الدَّقيقة المُعقَّد الخاص بالسوط مُبكرًا في تاريخ حقيقيات النوى. وعلى الرَّغم من أنَّ خلايا كثير من متعددة الخلايا وبعض حقيقيات النوى اليوم لا تملك أسواطًا، ولا تستطيع الحركة، فإنَّ تركيبًا يُشبه التَّرتيب 9 + 2 من الأُنيبيبات الدَّقيقة لا يزال يوجد داخلها، في تراكيب تُدعى الأهداب Cilia. والأهداب هي زوائد خلوية غالبًا ما تكون مُنتظمة على شكل صفوف، وأعدادها أكبر من أعداد الأسواط على سطح الخلية، ولكنها تمتلك التَّركيب الداخلي نفسه.



الشكل 4-23

الأسواط والأهداب. ينشأ السوط في حقيقيات النوى مُباشرة من الجسم القاعدي. يمتلك السوط أُنيبيبين دقيقين في المركز مُرتبطين بأشعة نصف قطرية مع حلقة خارجية من تسعة أُنيبيبات دقيقة مزدوجة، ومع أذرع داينين (التَّركيب 9 + 2).
يتكوَّن الجسم القاعدي من 9 أنيبيبات دقيقة ثلاثية مُرتبطة بقطع بروتين قصيرة. يُشبه تركيب الأهداب تركيب الأسواط، ولكن الأهداب في العادة أقصر.

في كثير من الحيوانات متعددة الخلايا، تقوم الأهداب بمهام بعيدة عن مهامها الأصلية من دفع الخلية خلال الماء. وفي كثير من أنواع أنسجة الفقريات، على سبيل المثال، تُحرِّك ضربات صفوف الأهداب الماء فوق سطح الخلية. وتحتوي الخلايا الحسِّية في أذن الفقريات أيضًا على أهداب تقليدية تُحاط بأهداب ثلاثية الأبعاد مُعتمدةً على الآكتين؛ تثني أمواج الصوت هذه التَّراكيب، فتشكل المعلومات الحسية المبدئية للسمع. لذلك، فإنه يبدو أنَّ التَّركيب 9 + 2 للأسواط والأهداب مُكوَّن رئيس في خلايا حقيقية النوى (الشكل4-24).



الشكل 4-24

الأسواط والأهداب. أ. طحلب أخضر سوطي يمتلك الكثير من الأسواط تسمح له بالحركة خلال الماء. ب. يُغطَّى البراميسيوم بكثير من الأهداب التي تضرب الماء بحركة مُوحَّدة لتحريك الخلية. ويُمكن استعمالها لتحريك السائل نحو الفم لبلع المادة.

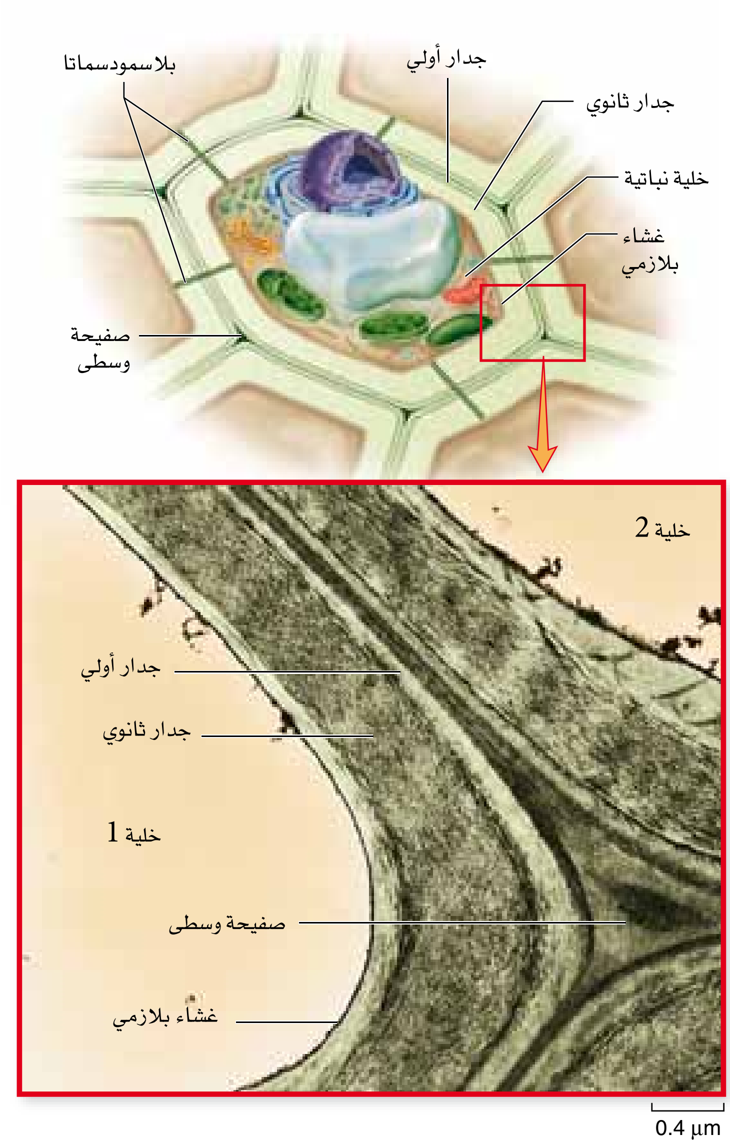
استقصاء

من المعلوم أن الممرات في قصبة الإنسان الهوائية (المسار الذي يسير فيه الهواء خارجًا أو داخلًا من الرئتين) مغطّاة بخلايا مهدّبة. ما الوظيفة التي يمكن أن تؤديها هذه الأهداب؟

جدران الخلية النباتية تُوفِّر الحماية والدعامة

تملك خلايا النبات، والفطريات، وكثير من أنواع الطلائعيات جدرًا خلوية، تحمي الخلايا وتدعمها. الجدران الخلوية لحقيقيات النوى هذه تختلف كيميائيًّا وبنائيًّا عن الجدران الخلوية لبدائيات النوى. وفي النباتات والطلائعيات، تتكون الجدران الخلوية من ألياف سليولوزية عديدة التَّسكر، في حين تتكوَّن الجدران الخلوية في الفطريات من الكايتين.

توجد **الجدران الأولية Primary walls** في النباتات، عندما تكون الخلية لا تزال تنمو، ويوجد بين جدران الخلايا المُتجاورة مادة لزجة تُدعى **الصفيحة الوسطى Middle lamella**، وتلتصق الخلايا مع بعضها (الشكل 4-25). بعض الخلايا النباتية تنتج **جدرانًا ثانوية Secondary walls** قوية، تترسب إلى الدَّاخل من الجدران الأولية للخلايا المُتسعة بشكل كامل.



الشكل 4-25

الجدران الخلوية في النباتات. جدران خلايا النبات سميكة وقوية وصلبة. تتكوَّن الجدران الأولية عندما تكون الخلية شابة. ربما تُضاف جدران ثانوية أسمك لاحقًا عندما تصل الخلية للنُّمو التّام.

(الشكل 4-26). البروتين الليفي كولاجين، وهو نفسه البروتين الموجود في الغضروف، والأوتار، والأربطة، ربما يكون متوافرًا في الحشوة خارج الخلوية. وهناك ألياف قوية من الكولاجين، ومن بروتين ليفي آخر؛ الإلاستين، تنغمر داخل شبكة مُعقَّدة من بروتينات سكرية أُخرى، تُدعى بروتيوجلايكان، لتُكوِّن طبقة واقية فوق سطح الخلية.

ترتبط الحشوة خارج الخلوية في بعض الخلايا مع الغشاء البلازمي عن طريق نوع ثالث من البروتينات السكرية، **فايبرونكتين Fibronectin**. وترتبط جزيئات فايبرونكتين ليس فقط مع الحشوة خارج الخلوية، بل أيضًا مع بروتينات تُدعى **المتكاملات (إنتجرينات) Integrins**، وهي بروتين تكاملي في الغشاء الخلوي. تمتد المتكاملات إلى داخل السيتوبلازم، حيث ترتبط مع الخيوط الدَّقيقة، والخيوط الوسطية من الهيكل الخلوي. وبربطها الحشوة خارج الخلوية مع الهيكل الخلوي، تسمح المتكاملات للحشوة خارج الخلوية بالتأثير في سلوك الخلية بطرق مهمة. فهي تعدل التَّعبير الجيني، وأنماط هجرة الخلية عن طريق مسارات ترميز ميكانيكية وكيميائية. بهذه الطريقة، يُمكن للحشوة خارج الخلوية أن تساعد على تنظيم سلوك الخلايا جميعها في نسيج مُعيَّن.

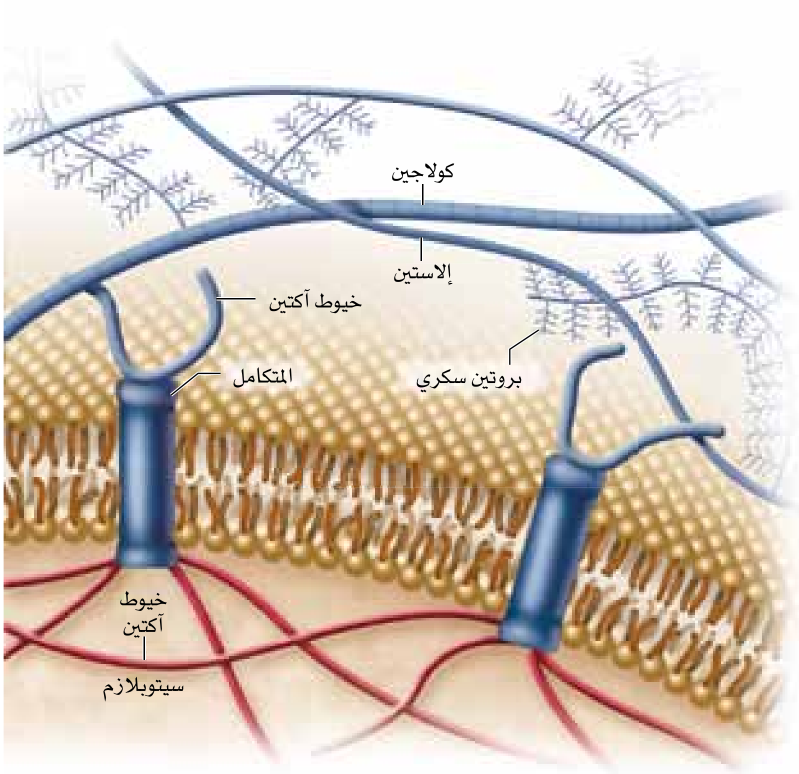
ويُقارن جدول 4-3 ويُلخِّص خصائص ثلاثة أنواع من الخلايا.

تتطلب حركة الخلية بروتينات. هذه الحركة يُمكن أن تكون داخلية كما في حالة الزَّحف الذي يستعمل الآكتين والميوسين، أو خارجية كما في حالة الخلايا التي تتحرك بالأهداب والأسواط.

تتكوَّن الأهداب والأسواط من حزم أُنيبيبات دقيقة بترتيب 9 + 2، لكنها تتموج بدلًا من الدوران.

تمتلك الخلايا النباتية جدارًا خلويًا سيليولوزيًا.

في الخلايا الحيوانية، التي ينقصها جدار خلوي، يرتبط الهيكل الخلوي عن طريق بروتينات المتكاملات مع شبكة بروتينات سكرية تُدعى الحشوة خارج الخلوية.



الشكل 4-26

الحشوة خارج الخلوية. تُحاط الخلايا الحيوانية بحشوة خارج خلوية مُكوِّنة من أنواع مُختلفة من البروتينات السكرية التي تُوفِّر للخلية الدِّعامة، والقوة، والمرونة.

تُعزِّز الخلايا الحيوانية الحشوة خارج الخلوية

تفتقر الخلايا الحيوانية إلى جدران خلوية كالتي تحيط بالنباتات، والفطريات، ومُعظم الطلائعيات. بدلًا من ذلك، تُعزِّز الخلايا الحيوانية الفراغ حولها بخليط مُحكم من البروتينات السكرية، مُكونةً **الحشوة خارج الخلوية Extracellular Matrix**

الجدول 4-3	**مقارنة بين خلايا بدائية النواة، وحيوانية ونباتية**		
	بدائية النواة	**حيوانية**	**نباتية**
التراكيب خارج الخلوية			
جدار خلوي	موجود (بروتين-عديد تسكر)	مفقود	موجود (سليلوز)
غشاء خلوي	موجود	موجود	موجود
أهداب/أسواط	الأسواط ربما تكون موجودة	ربما يكون موجودًا (تركيب 9+2)	مفقود ماعدا الحيوان المنوي في بعض الأنواع (تركيب 9+2)
التراكيب داخل الخلوية			
الشبكة الإندوبلازمية	مفقودة	عادةً موجودة	عادةً موجودة
رايبوسومات	موجودة	موجودة	موجودة
أنيبيبات دقيقة	مفقودة	موجودة	موجودة
المريكزات	مفقودة	موجودة	مفقودة
جهاز جولجي	مفقود	موجود	موجود
النواة	مفقودة	موجودة	موجودة
الميتوكندريا	مفقودة	موجودة	موجودة
البلاستيدات الخضراء	مفقودة	مفقودة	موجودة
الكروموسومات	دائرة واحدة من DNA	متعددة؛ معقد بروتين-DNA	متعددة؛ معقد بروتين-DNA
الأجسام الحالّة	مفقودة	عادةً موجودة	موجودة
الفجوات	مفقودة	مفقودة أو صغيرة	عادةً فجوة كبيرة وحيدة

مراجعة المفاهيم

1-4 نظرية الخلية

تنص نظرية الخلية الحديثة على أنَّ المخلوقات مُكوَّنة من خلية واحدة أو أكثر. الخلايا هي : أصغر وحدة للحياة، وتنشأ من خلايا سابقة لها.

- المسافة الفعَّالة للانتشار من السطح إلى داخل الخلية تُقيِّد حجم الخلية.
- كلما زاد حجم الخلية زادت مساحة السطح بدالَّة تربيعية، وزاد الحجم بدالَّة تكعيبية.
- تواجه الخلايا الكبيرة مشكلة الانتشار بامتلاكها أكثر من نواة، أو بأن تُصبح مُسطَّحة، أو مستطيلة.
- إظهار الخلية ومكوناتها أصبح سهلًا بوجود المجاهر، وبصبغ مُكونات الخلية.
- تحتوي الخلايا كلّها على DNA، وسيتوبلازم، وغشاء بلازمي، ورايبوسومات.

2-4 خلايا بدائية النوى (الشكل 4-3)

لا تمتلك خلايا بدائية النوى نواة أو نظام أغشية داخليًّا، ولا تمتلك عُضيَّات مُحاطة بغشاء.

- يحيط بالغشاء البلازمي جدارٌ خلويّ قاسٍ يُحافظ على الشكل، ويُساعد على المُحافظة على الاتزان الأسموزي.
- الغشاء البلازمي في بعض بدائيات النوى مطويّ، ويُقوم بنفسه بوظائف الأغشية الدَّاخلية لحقيقيات النوى.
- تمتلك البكتيريا جدارًا خلويًّا مصنوعًا من ببتيدوجلايكان. وتمتلك الجُدران الخلوية للبكتيريا القديمة بناءً مُختلفًا.
- تختلف الأغشية الخلوية للبكتيريا القديمة عن البكتيريا وحقيقيات النوى.
- الغشاء الخلوي لبعض أنواع البكتيريا القديمة عبارة عن طبقة واحدة مُكوَّنة من دهون مُشبَّعة مُرتبطة مع جلسيرول على كلّ طرف.
- من الناحية التَّركيبية تُشبه البكتيريا القديمة بدائيات النوى، ولكنها أكثر شبهًا بحقيقيات النوى من الناحية الوظيفية.
- تدور أسواط حقيقية النوى بسبب نقل البروتونات.

3-4 خلايا حقيقية النوى (الشكل 4-6 و 4-7)

تمتلك خلايا حقيقية النوى نواة مُحاطة بغشاء، ونظام أغشية داخليًّا، وكثيرًا من العضيات المختلفة.

- تحتوي النواة على المعلومات الوراثية.
- يتكون الغشاء البلازمي من طبقتين من الدهون المُفسفرة؛ الطبقة الخارجية مُتداخلة مع الشبكة الإندوبلازمية.
- سطح الغلاف النووي الداخلي مُغطًّى باللامينات النووية التي تُحافظ على شكل النواة.
- الثقوب النووية تسمح بتبادل الجزيئات الصغيرة بين السائل النووي والسيتوبلازم.
- يرتبط DNA مع البروتينات لتكوين الكروماتين.
- النوية منطقة في السائل النووي، حيث يستنسخ rRNA وتبنى الرايبوسومات.
- تتكوَّن الرايبوسومات من RNA وبروتين، وهي تستخدم المعلومات على mRNA لتصنيع البروتينات.

4-4 جهاز الأغشية الدَّاخلي

يُكوّن نظام الأغشية الدَّاخلي من حجرات وحويصلات، ويُوفِّر قنوات لحمل الجزيئات، وسطوحًا لتصنيع الجزيئات الكبيرة.

- تشكل الشبكة الإندوبلازمية قنواتٍ وممرات داخل السيتوبلازم (الشكل 4-11).
- تُدعى الحجرةُ الداخلية للشبكة الإندوبلازمية الفراغَ الكيسي، أو التَّجويفَ.
- تمتلك الشبكة الإندوبلازمية الخشنة رايبوسومات على السطح، وتتكوَّن إجمالًا من أكياس مُنبسطة. تُصَنِّع الشبكة الخشنة البروتين وتعدِّله.
- لا تمتلك الشبكة الإندوبلازمية الناعمة أي رايبوسومات، وهي تتكوَّن من أنابيب بشكل أكبر. تصنع الشبكة الناعمة الكربوهيدرات والدهون، ولها دورٌ في إزالة السمية.
- يستقبل جهاز جولجي حويصلات من الشبكة الإندوبلازمية على الوجه *Cis*، وهو يُعدّل ويُجمِّع الجزيئات الكبيرة، وينقلها على شكل حويصلات تتكون على الوجه *Trans* (الشكل 4-13).
- الأجسام الحالّة هي حويصلات تحتوي أنزيمات تُحطِّم الجزيئات الكبيرة الموجودة في الفجوات الغذائية، وتعيد تدوير مكونات العضيات الهرمة (الشكل 4-14).
- الأجسام الدقيقة تحتوي أنزيمات، وتنمو بإدخال الدهون والبروتينات قبل انقسامها.
- تحتوي أجسام فوق الأكسيد أنزيمات تُحفِّز تفاعلات أكسدة، وتُؤدي إلى تكوين فوق أكسيد الهيدروجين.
- تمتلك النباتات كثيرًا من الفجوات المُتخصِّصة؛ الفجوة المركزية الواضحة، يحيط بها غشاء التوتر البلازمي، وتُستعمل للخزن، والمُحافظة على الاتزان المائي، والنُّمو.

5-4 الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء: مُولِّدات خلوية

يمتلك كلّ من الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء تركيبًا غشائيًا مُزدوجًا، ويحتوي كلّ منهما على DNA الخاص به، ويُمكن أن يصنع البروتينات، وأن ينقسم، ويشارك في أيض الطَّاقة.

- تنتج الميتوكندريا ATP باستعمال جزيئات كبيرة تحتوي على الطاقة (الشكل 4-17).
  - الغشاء الدَّاخلي مثنى بشدة إلى طبقات تُدعى الأعراف.
  - الفراغ بين الغشاءين عبارة عن حجرة بين كلّ من الغشاء الدَّاخلي والخارجي.
  - حشوة الميتوكندريا عبارة عن حجرة مُكوَّنة من سائل داخل الغشاء الدَّاخلي.
- تُستعمل البلاستيدات الخضراء لتوليد ATP والسكريات (الشكل 4-18).
  - إضافة إلى الغشاء المُزدوج، تمتلك البلاستيدات الخضراء أيضًا أغشية مُتراصة تُسمّى الجرانا، وتحتوي حويصلات تُدعى الثايلاكويدات.
  - يدعى السائل الذي يحيط بالثايلاكويدات الحشوة.
- تشير الأدلة إلى أنَّ الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء نشأتا عن طريق التكافل الداخلي.

6-4 الهيكل الخلوي

يتكوَّن الهيكل الخلوي من ثلاثة ألياف مُختلفة تدعم شكل الخلية، وتُثبِّت العضيات والأنزيمات (الشكل 4-20).

- خيوط الأكتين أو الخيوط الدقيقة، هي مبلمرات رفيعة طويلة مسؤولة عن حركة الخلية وانقسام السيتوبلازم، وتكوين الامتدادات الخلوية.
- الأُنيبيبات الدَّقيقة عبارة عن تراكيب مجوفة تستخدم في حركة الخلية، وحركة المواد داخل الخلية.
- الخيوط الوسطية تراكيب مُستقرة تقوم بأنواع واسعة من الوظائف.
- تساعد مُريكزات مزدوجة، موجودة داخل الجسم المركزي، على تكوين جهاز انقسام النواة في الخلايا الحيوانية (الشكل 4-21).
- تُحرِّك مُحرِّكاتٌ جزيئية الحويصلاتِ على طول الأُنيبيبات الدقيقة.

7-4 التَّراكيب خارج الخلوية وحركة الخلية

تُوفِّر التَّراكيب خارج الخلوية الحماية، والدِّعامة، والقوة، وتمايز الخلية.

- تمتلك النباتات جدرانًا خلوية مُكوَّنة من ألياف سيليولوز. في حين تمتلك الفطريات جدرانًا خلوية مُكوَّنة من الكايتين.
- تمتلك الحيوانات حشوة خارج خلوية مُعقَّدة.
- يحصل زحف الخلية عندما يدفع تبلمر الأكتين غشاءَ الخلية نحو الأمام، في حين يدفع الميوسين الخليةَ إلى الأمام.
- تمتلك أسواط حقيقية النوى التَّركيب 9+2 الذي ينشأ من الجسم القاعدي.
- الأهداب أقصر وأكثر عددًا من الأسواط.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. واحدة من الجمل الآتية ليست جزءًا من نظرية الخلية:
   أ . تتكوَّن المخلوقات الحية جميعها من خلية واحدة أو أكثر.
   ب. تأتي الخلايا من خلايا أُخرى عن طريق الانقسام.
   جـ. الخلايا هي أصغر الأشياء الحية.
   د . نشأت الخلايا حقيقية النوى من خلايا بدائية النوى.
2. أهم عامل يُحدِّد حجم الخلية هو:
   أ . كمية البروتينات والعضيات التي يُمكن أن تصنعها الخلية.
   ب. مُعدَّل سرعة الانتشار.
   جـ. نسبة مساحة السطح إلى حجم الخلية.
   د . كمية DNA في الخلية.
3. المجهر الذي يُمكن استعماله لدراسة تفاصيل سطح الخلية هو:
   أ . المجهر الضوئي المركب. ب. المجهر الإلكتروني النّفّاذ.
   جـ. المجهر الإلكتروني الماسح. د . المجهر مُتَّحد البؤرة.
4. الخلايا جميعها تمتلك كلًّا مما يأتي باستثناء:
   أ . الغشاء البلازمي. ب. المادة الوراثية.
   جـ. السيتوبلازم. د . الجدار الخلوي.
5. الخلايا حقيقية النوى أكثر تعقيدًا من الخلايا بدائية النوى. واحد مما يأتي غير موجود في خلية بدائية النوى:
   أ . جدار خلوي. ب. غشاء بلازمي.
   جـ. نواة. د . رايبوسومات.
6. الفرق بين البكتيريا سالبة جرام وموجبة جرام هو:
   أ . سمك الجدار الخلوي المصنوع من ببتيدوجلايكان.
   ب. نوع عديد التسكر الموجود في الجدار الخلوي.
   جـ. نوع البروتين في الجدار الخلوي وكميته.
   د . طبقات السليلوز في الجدار الخلوي.
7. واحد مما يأتي ليس صحيحًا عن أسواط البكتيريا:
   أ . تدور أسواط البكتيريا مُكوِّنة موجة حلزونية.
   ب. أسواط البكتيريا مُرتبطة مع الجسم القاعدي.
   جـ. أسواط البكتيريا يُحرِّكها تدرُّج بروتوني.
   د . أسواط البكتيريا مُكوَّنة من أنيبيبات دقيقة.
8. الخلايا حقيقية النوى جميعها تمتلك كلًّا مما يأتي عدا:
   أ . ميتوكندريا. ب. جدار خلوي.
   جـ. هيكل خلوي. د . نواة.
9. في الخلية حقيقية النوى، يصنع RNA الرايبوسومي في منطقة خاصة هي:
   أ . النواة. ب. السيتوبلازم.
   جـ. النوية. د . الكروماتين.
10. واحدةٌ من العُضيَّات الآتية ليست مرتبطة مع إنتاج البروتينات في الخلية:
   أ. الرايبوسومات. ب. الشبكة الإندوبلازمية الناعمة.
   جـ. الشبكة الإندوبلازمية الخشنة. د . جهاز جولجي.
11. يُمكن للبروتينات أن تتحرك من جهاز جولجي نحو:
   أ. السائل خارج الخلوي. ب. حويصلات النقل.
   جـ. الأجسام الحالّة. د . كل ما ذكر.
12. وظيفة الأجسام الحالّة هي:
   أ. حمل البروتينات إلى سطح الخلية.
   ب. إضافة كربوهيدرات قصيرة السلسلة لتكوين بروتينات سكرية.
   جـ. تكسير العضيات والبروتينات والأحماض النووية.
   د . نزع إلكترونات وذرة هيدروجين من فوق أكسيد الهيدروجين.
13. تشترك البلاستيدات الخضراء والميتوكندريا في:
   أ. وجودها في الخلايا الحيوانية.
   ب. يملكان غشاءين؛ خارجي وداخلي مثنى.
   جـ. وجودهما في خلايا حقيقية النوى.
   د . إنتاج الجلوكوز.
14. تتكوَّن خلايا حقيقية النوى من ثلاثة أنواع من خيوط الهيكل الخلوي. تتشابه هذه الخيوط الثلاثة في:
   أ . مساهمتها في شكل الخلية.
   ب. كونها مصنوعة كلّها من البروتين نفسه.
   جـ. امتلاك كلٍّ منها القياس والشكل نفسه.
   د . امتلاك كلٍّ منها الديناميكية والليونة بالدرجة نفسها.
15. ترتبط الخلايا الحيوانية مع الحشوة خارج الخلوية عن طريق:
   أ. بروتينات سكرية. ب. فايبرونكتينات.
   جـ. المتكاملات. د . كولاجين.

أسئلة تحدٍّ

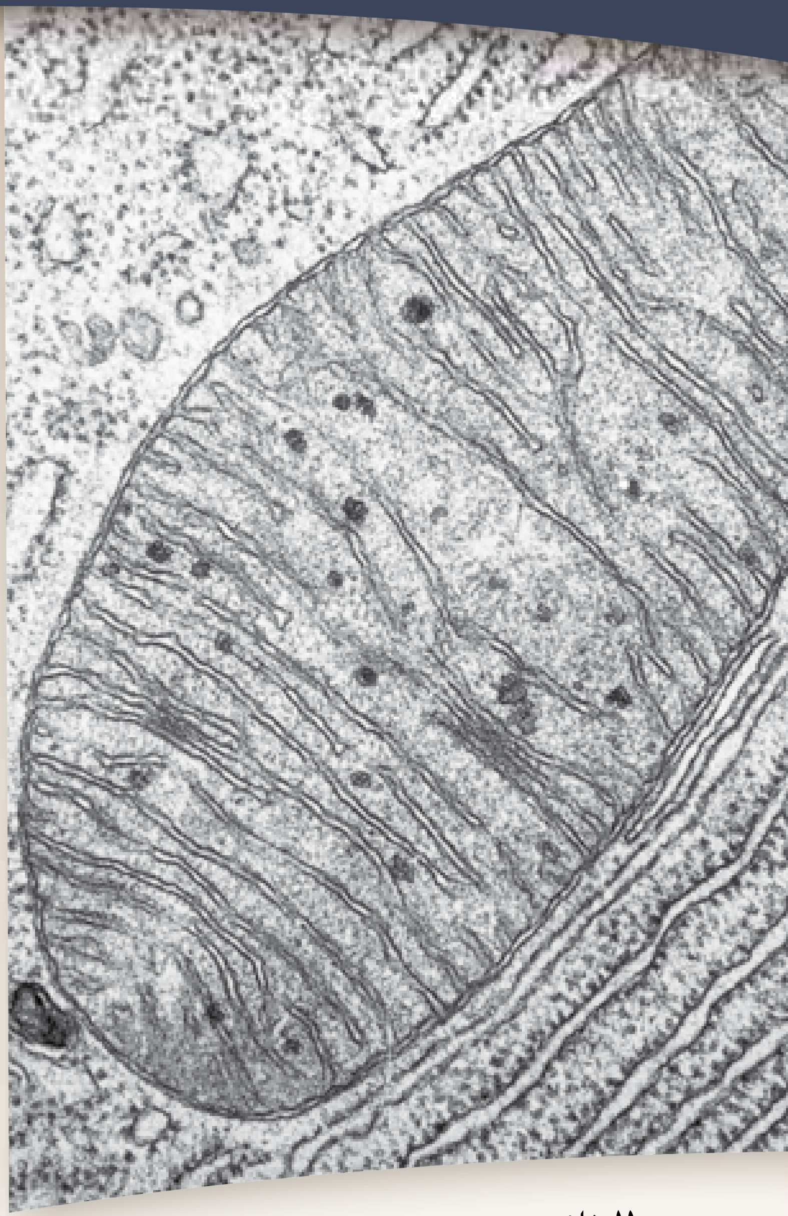
1. الخلايا حقيقية النوى أكبر من الخلايا بدائية النوى (راجع الشكل 4-2). كيف يُساعد الاختلاف في التَّركيب البنائي بين الخلية حقيقية النواة وبدائية النواة على تفسير هذه الحقيقة؟
2. الشبكة الإندوبلازمية الناعمة هي مكان تصنيع الدهون المُفسفرة التي تُكوِّن كلّ أغشية الخلية- خاصة الغشاء البلازمي. استعمل رسم الخلية الحيوانية (الشكل 4-6) لتتبع المسار الذي ينقل جزيء دهن مُفسفرًا من الشبكة الإندوبلازمية الناعمة إلى الغشاء البلازمي. أي حجرات الأغشية الدَّاخلية تُسافر خلالها الدهون المُفسفرة؟ كيف يُمكن لجزيء الدهن المُفسفر أن يتحرك بين حجرات الغشاء؟
3. استعمل المعلومات المتوافرة في جدول 4-3 لإنشاء مجموعة من التنبؤات حول خصائص الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء إذا كانت هذه العضيات خلايا بدائية النوى حرة المعيشة. كيف يُمكن لتنبؤاتك أن تتطابق مع أدلة التكافل الدَّاخلي؟
4. في النَّظرية التَّطورية، الصفات المُتماثلة هي تلك التي لها تركيب ووظيفة متشابهان مشتقة من سلف مشترك. الصفات المُتشابهة تمثل تكيُّفات لبيئة مُتشابهة، ولكن من مخلوقات بعيدة الارتباط. خذ في الحسبان تركيب الأسواط في الخلايا بدائية النوى وحقيقية النوى ووظيفتها. هل الأسواط مثال على صفات متماثلة أم متشابهة؟ دافع عن إجاباتك.
5. المخلوق *Giardia lamblia*، من الطلائعيات، مُرتبط بأمراض الإسهال التي تنتقل بالماء. غارديا مخلوق حقيقي النواة غير عادي؛ لأنَّه على ما يبدو يفتقر إلى الميتوكندريا. فسر وجود مخلوق حقيقي النواة خالٍ من الميتوكندريا في ضوء نظرية التَّكافل الداخلي.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 5

الأغشيـة

Membranes



مقدمة

إن تفاعل الخلية مع البيئة المحيطة بها من أهم أنشطتها، وهذا التفاعل المبني على الأخذ والعطاء الدائمين يحقق استمرارية الحياة. يُحيط بالخلايا الحية غشاء دهني يتم من خلاله مرور بعض المواد الذائبة في الماء، وفي الوقت نفسه، يمتلك الغشاء ممرات بروتينية تسمح بمرور مواد معينة إلى داخل الخلية أو خارجها، وتسمح للخلية بتبادل المعلومات مع بيئتها. تمتلك الخلايا حقيقية النوى أيضًا أغشية داخلية مثل أغشية الميتوكندريا والشبكة الأندوبلازمية، المصورة هنا. يدعى الجلدُ الدهني الرقيق المغلّف للخلية إضافة إلى البروتينات المغمورة به **الغشاءَ البلازمي Plasma membrane**. في هذا الفصل، سنتناول تركيب الغشاء البلازمي ووظيفته.

موجز المفاهيم

1-5 تركيب (بناء) الأغشية

- *أظهر النموذج الفسيفسائي السائل بروتينات مغمورة في طبقتين من الدهون السائلة.*
- *تتكون الأغشية الخلوية من أربعة مكونات.*
- *قدم المجهر الإلكتروني أدلة بنائية عن تركيب الغشاء.*

2-5 الدهون المفسفرة: أساس الغشاء

- *تُكوّن الدهون المفسفرة طبقتين من الدهون بشكل تلقائي.*
- *طبقتا الدهون المفسفرة سائلة في طبيعتها.*
- *حالة الغشاء السائلة قادرة على التغير.*

3-5 البروتينات: مكونات متعددة الوظائف

- *البروتينات والمعقدات البروتينية تقوم بوظائف أساسية.*
- *الصفات التركيبية لبروتينات الغشاء.*

4-5 النقل السلبي عبر الأغشية

- *يمكن أن يحدث النقل بالانتشار البسيط.*
- *تسمح البروتينات للانتشار أن يكون انتقائيًا.*
- *الخاصية الأسموزية هي حركة جزيئات الماء عبر الغشاء.*

5-5 النقل النشط عبر الأغشية

- *النقل النشط يستخدم الطاقة لنقل المواد ضد فرق التركيز.*
- *تستخدم مضخة الصوديوم - بوتاسيوم جزيء أدينوسين ثلاثي الفوسفات مباشرة.*
- *يستخدم النقلُ المقترنُ الأدينوسين ثلاثي الفوسفات بشكل غير مباشر.*

6-5 النقل الحجمي (بمقادير كبيرة) عن طريق الإدخال الخلوي، والإخراج الخلوي

- *تدخل الموادُّ بمقادير كبيرة الخلية في حويصلات.*
- *تستطيع المواد مغادرة الخلية عن طريق الإخراج الخلوي.*

1-5 تركيب (بناء) الأغشية

إنّ الأغشيةَ المحيطة بالخلايا الحية طبقاتٌ رقيقة دهنية يبلغ سمكها جزيئين؛ وعلى هذا، فإن تجميع عشرة آلاف طبقة من هذه الطبقات فوق بعضها يساوي سمك صفحة واحدة من الورق. لقد استطاع العلماء تحديد مكونات الغشاء – ليس الدهون فقط بل البروتينات والجزيئات الأخرى أيضًا – عن طريق تفاعلات كيميائية حيوية. على الرغم من ذلك بقيت طبيعة تركيب الغشاء غير واضحة.

سنبدأ بالنظريات التي تصف تركيب الغشاء، وبعد ذلك سننظر إلى مكونات الغشاء بشكل أكثر تفصيلًا.

أظهر النموذج الفسيفسائي السائل بروتينات مغمورة في طبقتين من الدهون السائلة

إن طبقة الدهون التي تُشكل أساس تركيب الأغشية الخلوية هي طبقتان من الدهون **المفسفرة Phospholipids** (الشكل 5-1). سنوات عدة، اعتقد علماء الأحياء أن التراكيب البروتينية للغشاء تُغطي السطحين الخارجي والداخلي لطبقتي الدهون المفسفرة، مثل طبقة من الطلاء. النموذج الأولي لتركيب الغشاء مثّل الغشاء بالشطيرة (الساندوتش)، حيث توجد طبقتان من الدهون المفسفرة بين طبقتين من **البروتينات الكروية Globular proteins**. على الرغم من ذلك، لم يتوافق هذا النموذج مع ما تم معرفته عن البروتينات المكونة للغشاء من قبل الباحثين في ستينيات القرن السابق.

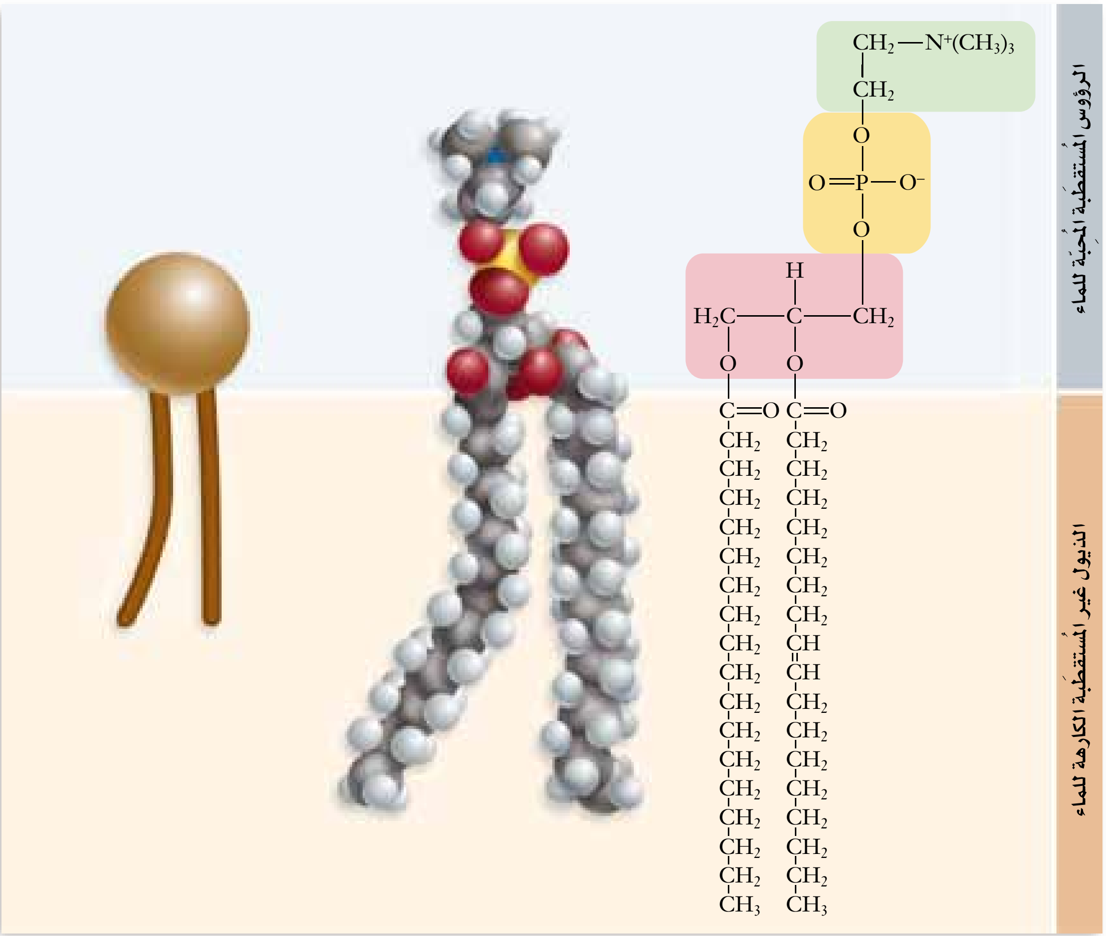
وبخلاف معظم البروتينات الموجودة في الخلية، فإن بروتينات الغشاء الخلوي غير ذائبة بشكل جيد في الماء؛ حيث تمتلك هذه البروتينات الكروية امتدادات طويلة من الأحماض الأمينية الكارهة للماء (غير مُستقطِبة). إذا كانت هذه البروتينات تُغطي سطح طبقتي الدهون المفسفرة، فإن أجزاءها الكارهة للماء سوف تفصل الأجزاء المُحبة للماء (المستقطبة) للدهون المفسفرة عن الماء، ومن ثم سيسبب ذلك ذوبان الطبقتين. وكان واضحًا أن هذا النموذج يحتاج إلى بعض التعديلات.

عام 1972، قام العالِمان جونثان سانجر، وجارث نيكلسون بتعديل هذا النموذج بطريقة بسيطة إلا أنها ذات تأثير عميق: لقد اقترح العالمان أن البروتينات الكروية مغموسة في داخل طبقتي الدهون المفسفرة، بحيث تكون القطع غير المستقطبة على اتصال مع الأجزاء الداخلية غير المستقطبة من طبقتي الدهون، أما الأجزاء المستقطبة فتكون بارزة عن سطح الغشاء. سمّي هذا النموذج، النموذج **الفسيفسائي السائل Fluid mosaic model**. في هذا النموذج تطفو البروتينات الفسيفسائية على طبقتي الدهون المفسفرة السائلة أو في الداخل كقوارب فوق سطح بركة (الشكل 5-2).

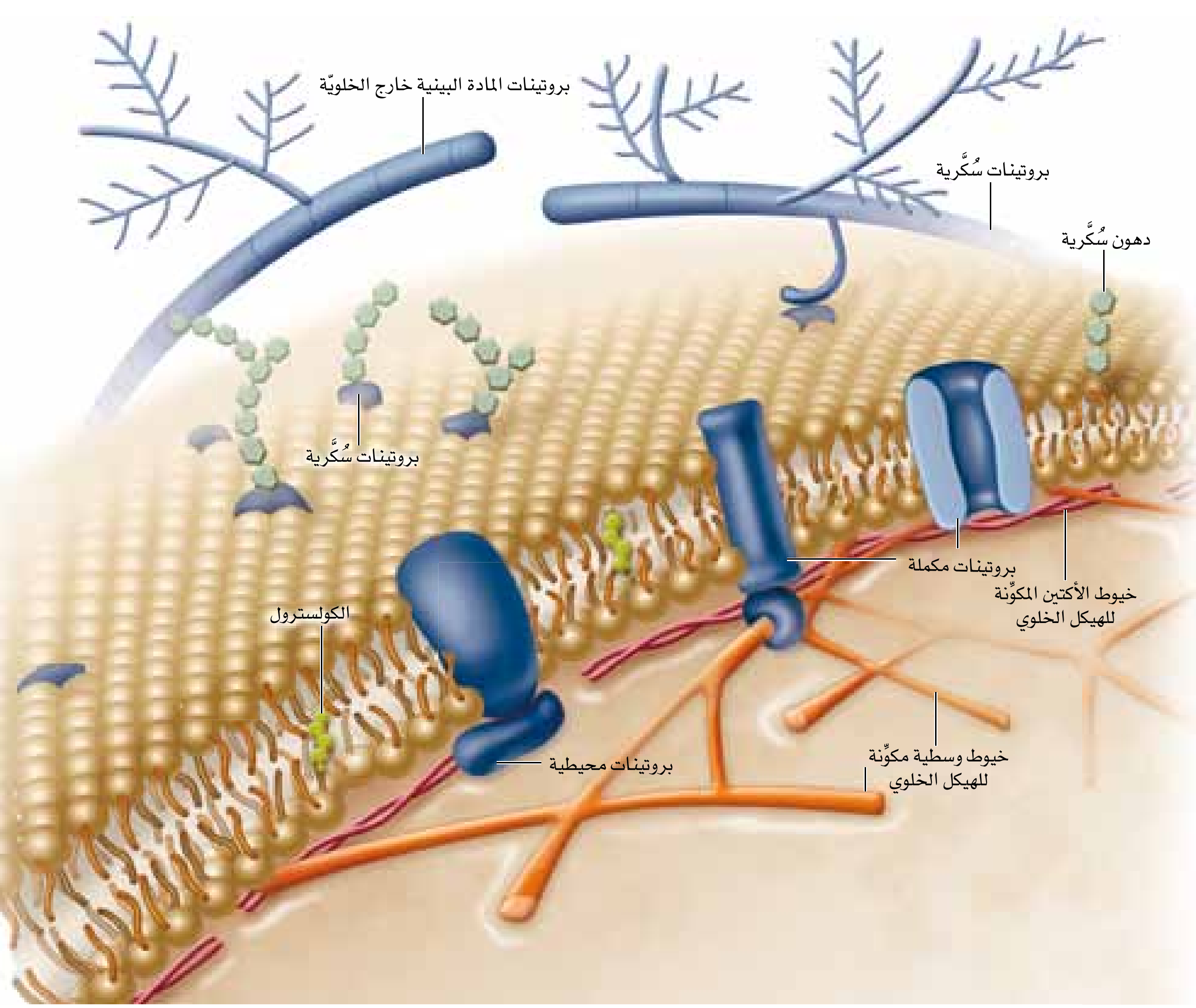
الشكل 5-1

أشكال مختلفة لتركيب الدُّهون المُفسفرة.

تتكون الدُّهون المُفسفرة من الجليسرول (الزهري) المُرتبِط مع زوج من الأحماض الدُّهنية ومجموعة فوسفات. تمتلك مجموعة الفوسفات (الأصفر) جزيئات أُخرى متصلة، مثل الكولين ذي الشُّحنة الموجبة (الأخضر) المُبيَّن هنا. الفوسفاتيدل كولين هو تركيب شائع في الغشاء، مُبيَّن في (أ) مع صيغته الكيميائية، في (ب) النموذج الفضائي، في (ج) الأيقونة المُستخدمة في مُعظم الأشكال في هذا الفصل. الجزء المفسفر في هذا الجزيء هو محب للماء، والذيولُ المكونة من الأحماض الدهنية أجزاءٌ كارهة للماء. يسمح هذا التركيب للدهون المفسفرة، عند وضعها في الماء، بتكوين طبقتين، بحيث تكون الأجزاء الكارهة للماء في وسط الطبقتين.



أ.الصيغة ب.النموذج الفضائي (ثلاثي الأبعاد) ج.أيقونة



الشكل 5-2

النموذج الفُسيفسائي السائل للأغشية الخلوية. البروتينات المكملة تعبر الغشاء البلازمي، وترتبط أجزاؤها غير المُستقطِبة بالمنطقة الداخلية غير المُستقطِبة للغشاء وتكون أجزاؤها المُستقطِبة بارزة من الغشاء. ترتبط سلاسل الكربوهيدرات بالبروتينات خارج الخلوية لتكوِّن بروتينات سُكَّرية. ترتبط البروتينات المحيطية بسطح الغشاء. يمكن تعديل الدُّهون المُفسفرة في الغشاء بإضافة الكربوهيدرات إليها لتكوِّن دهونًا سُكَّرية. إضافة إلى ذلك، هناك أنواع من البروتينات موجودة داخل الخلية وخارجها، وترتبط خيوط أكتين والخيوط الوسطية ببروتينات الغشاء داخل الخلية. وأمّا خارجها، فهناك كثير من الخلايا الحيوانية تحتوي على مادة بينية خارج خلوية متشعبة تتكون بشكل رئيس من البروتينات السُّكَّرية.

تتكون الأغشية الخلوية من أربعة مكونات

تمتلك الخلايا حقيقية النوى أغشية كثيرة، وعلى الرغم من عدم تشابهها، فإنها تمتلك تركيبًا أساسيًّا متشابهًا. تتكون الأغشية من أربعة مكونات (جدول 5-1) هي:

1. **طبقتان من الدهون المفسفرة Phospholipids bilayer**. كلّ غشاء خلوي يتكون من دهون مفسفرة موجودة على شكل طبقتين، وتنغمر مكونات الغشاء الأخرى في داخلهما. تزود هاتان الطبقتان هذه المكونات بمادة بينية قابلة للحركة. وفي الوقت نفسه، تُشكّل هاتان الطبقتان عائقًا أمام النفَاذية. تحتوي أغشية الخلايا الحيوانية على الكولسترول، وهو ستيرويد يتصل به مجموعة هيدروكسيل مستقطبة (OH—).
2. **بروتينات عبر غشائية Transmembrane proteins**. تُعَدُّ البروتينات من مكونات الغشاء الرئيسة، وهي تطفو في طبقتي الدهون المفسفرة. تُزوّد هذه البروتينات الخلايا بممرات تسمح للمواد والمعلومات بالمرور من الخلايا وإليها عبر الغشاء. إن كثيرًا من هذه البروتينات غير ثابتة في مكانها، وتستطيع الحركة مثلها مثل جزيئات الدهون المفسفرة. وتكون هذه البروتينات مجتمعة في أمكنة معينة في بعض الأغشية. وفي أغشية أخرى، تكون هذه البروتينات منتشرة وبعيدة عن بعضها، وتدعى هذه البروتينات **البروتينات المكملة Integral proteins** لأنها تعبر الغشاء بكامله.
3. **شبكة البروتينات الداخلية Interior protein network**. تُدعم الأغشية بنائيًّا عن طريق بروتينات داخل خلوية تقوي الغشاء، وتحافظ على شكله. فمثلًا، تمتلك خلايا الدم الحمراء شكلًا ثنائي التقعر؛ لأنها تمتلك شبكة تحت الغشاء مصنوعة من بروتين يُدعى سبكترين يربط بروتينات الغشاء الخلوي مع خيوط الأكتين المكونة للهيكل الخلوي. تستخدم الأغشية شبكات بروتينية أخرى للتحكم في الحركة الجانبية لبعض البروتينات المهمة، حيث تثبتها في مكان معين. تُدعى البروتيناتُ التي تتصل مع الغشاء، ولكنها لا تُشكل جزءًا من تركيبه البروتيناتِ **المحيطيةَ (الخارجية) Peripheral membrane proteins**.
4. **علامات سطح الخلية Cell surface markers**. كما تعلمت سابقًا، فإن أجزاء الغشاء الخلوي تتكون في الشبكة الأندوبلازمية، ثم تُنقل بعد ذلك إلى أجسام جولجي، ومن ثم تُرْسَلُ إلى الغشاء الخلوي. تضيف الشبكة الأندوبلازمية سلاسل من السكر إلى البروتينات والدهون المكونة للغشاء محوّلة إياها إلى **بروتينات سُكرية Glycoproteins ودهون سُكرية Glycolipids**، على التوالي. تختلف هذه البروتينات السكرية والدهون السكرية بحسب نوع الخلية، ولهذا تُعَدُّ هذه الجزيئات علامات مميزة على سطح الخلايا.

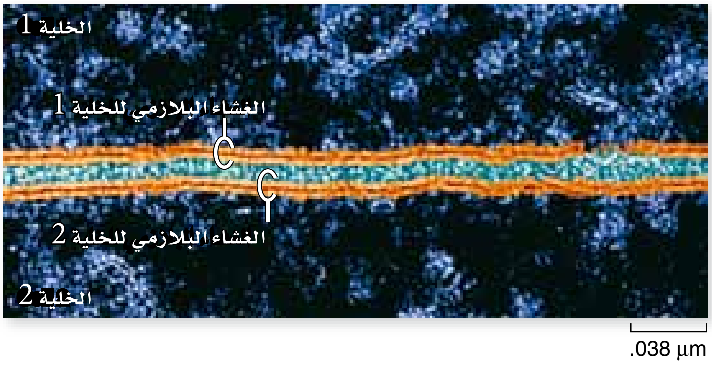
الجدول 5-1 مكونات الغشاء الخلوي				
المكوّن	**التركيب**	**الوظيفة**	**آلية العمل**	**مثال**
طبقتا الدُّهون المُفسفرة	جزيئات الدُّهون المُفسفرة	حاجز منفِّذ، مادة بينية للبروتينات	تُبعد الأجزاء الذائبة في الماء عن الجزء الداخلي غير المُستَقطب لطبقتي الدُّهون والخلية	طبقتا الدُّهون للخلية غير مُنفِّذة للأجزاء الذائبة في الماء، مثل الجلوكوز
البروتينات العابرة للغشاء	نواقل	تنقل الجزيئات بالنقل النَّشط والسلبي عبر الغشاء	تنقل جزيئات محددة عبر الغشاء عن طريق سلسلة من التغيرات في بنية البروتينات	الجلايكوفورين الناقل للسكر؛ مضخة صوديوم – بوتاسيوم
	قنوات	تنقل الجزيئات عبر الغشاء عن طريق النقل السلبي	تُوجِد ممّرات (أنفاق) انتقائية تمرر المواد عبر الغشاء	قنوات الصوديوم والبوتاسيوم في العصب والقلب والخلايا العضلية
	مُستقبلات	تنقل المعلومات إلى داخل الخلية	ترتبط جزيئات الترميز إلى السطح العلوي للمُستقبلات البروتينية؛ يُغيِّر هذا الجزء الدّاخلي الموجود داخل الخلية، وبذلك تحدث الاستجابة (التأثير)	مُستقبلات مُحدَّدة ترتبط بالهرمونات الببتيدية والنواقل العصبية
الشبكة البروتينية الداخلية	سبكترين	يُحدِّد شكل الخلية	يُشكِّل بطانة داعمة تحت الغشاء، ترتبط مع الغشاء والهيكل الخلوي	خلايا الدم الحمراء
	كلاثرين	يُثبِّت بعض البروتينات في أماكن مُحدَّدة، خاصة على الغشاء البلازمي الخارجي في عملية البلعمة عن طريق المستقبلات	تُبطِّن البروتينات الحُفرة المُغطّاة، وتُسهِّل الارتباط بجزيئات خاصة	تُثبِّت مواقع مستقبلات البروتينات الدهنية قليلة الكثافة في داخل الحفرة المُغطّاة
علامات سطح الخلية (معالم السطح خلوية)	البروتينات السُّكَّرية	تمييز الذات	تُشكِّل سلسلة من البروتين/ الكربوهيدرات تميِّز وتعطي خصوصية للشخص	بروتين التوافق النسيجي الرئيس الذي يميزه الجهاز المناعي
	الدُّهون السُّكَّرية	تمييز الأنسجة	تُشكِّل سلسلة من البروتين/ الكربوهيدرات تميِّز وتعطي خصوصية للنسيج	علامات مجموعات الدم A, B, O

كان الاعتقاد السائد أن توزيع الدهون والبروتينات في الغشاء الخلوي يكون منتظمًا بسبب طبيعة الغشاء السائلة. ولكن في العقد الماضي، ظهرت أدلة تشير إلى أن الغشاء ليس منتظمًا في تركيبه، ويحتوي على أماكن تدعى الحقول الصغيرة Microdomains، وتحتوي هذه الحقول على تراكيب مميزة من الدهون والبروتينات. من الأمثلة على هذه الحقول الصغيرة: **طوافة الدهون Lipid raft** التي تحتوي على كمية كبيرة من الكولسترول الذي يملأ الفراغات بين جزيئات الدهون المفسفرة ما يجعلها مُتراصة على بعضها بشكل كبير مقارنة بما يحيط بها من الغشاء. تؤدي هذه الطوافة الدهنية أدوارًا بيولوجية مهمة مثل استقبال الإشارات، وكذلك في حركة الخلية. إن البروتينات البنائية للفيروس المسبب لمرض نقص المناعة المكتسبة (الإيدز) المتكونة في الخلية المصابة، في أثناء تضاعف الفيروس، تتجه نحو هذه الطوافات الدهنية الموجودة على الغشاء خلال عملية تجميع الفيروس.

قدم المجهر الإلكتروني أدلة بنائية عن تركيب الغشاء

لقد سمح المجهر الإلكتروني لعلماء الأحياء أن يتفحصوا تركيب الغشاء الخلوي الرقيق. تطرقنا في الفصل الرابع إلى وجود نوعين من المجاهر الإلكترونية، هما: أ- المجهر الإلكتروني النفَّاذ. ب- المجهر الإلكتروني الماسح. هذان المجهران ساعدا على إعطاء فكرة واضحة عن تركيب الغشاء. قبل دراسة الغشاء الخلوي باستخدام المجهر الإلكتروني، يجب تحضير العينات المراد دراستها. إن إحدى طرق التحضير هي طمر العينة المراد دراستها بمادة صلبة تدعى إيبوكسي. بعد ذلك، تقطع مكعبات الإيبوكسي إلى رقائق شفافة قليلة السمك، حيث يصل سمكها في بعض الأحيان إلى ميكرون واحد، باستخدام جهاز التقطيع الدقيق (ميكروتوم) الذي يمتلك شفرة حادة جدًا.

بعد ذلك توضع هذه الرقائق، على شبكة صغيرة، ومن ثم توضع داخل المجهر الإلكتروني النفَّاذ، ويسلط عليها حِزم من الإلكترونات. استطاع المجهر الإلكتروني أن يزودنا بصورة جيدة عن طبقتي الغشاء عند استخدام تكبير عالٍ. ويمكن أن نحسن الصورة الصادرة عن المجهر الإلكتروني بإضافة الألوان الكاذبة.



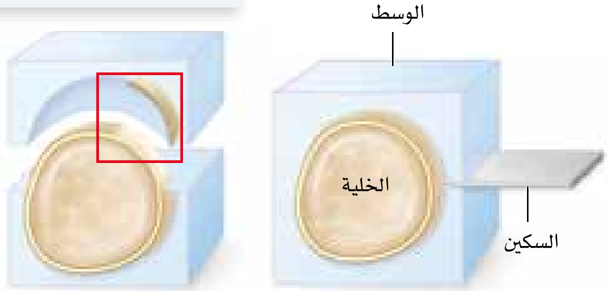
إن كسر العينة وتجميدها طريقة أخرى تُستخدم لدراسة ما بداخل الغشاء (الشكل 5-3). بهذه الطريقة، يُطمر النسيج، ثم يجمّد بسرعة باستخدام النيتروجين السائل، بعد ذلك يُضرب النسيج المجمد بسكين؛ ليتسبب ذلك في تكون صدع بين

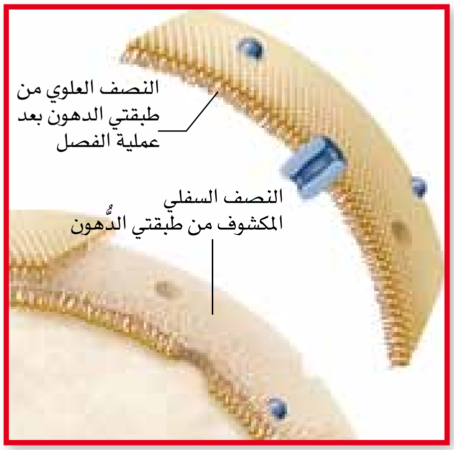
1. تُجمَّد الخلية بوسط ما، ومن ثم تُضرب بسكين لإحداث صدع في الغشاء.

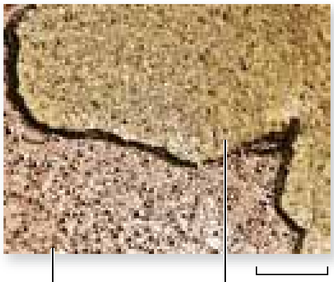
2. عادة ما تُكسَر الخلية على طول الجزء الدّاخلي الكاره للماء في طبقتي الدُّهون المُفسفرة؛ لفصل الغشاء الخلوي إلى طبقتين.

3. يؤدي فصل الغشاء الخلوي إلى بقاء البروتينات، أو تراكيب أخرى مطمورة في إحدى الطبقتين المفصولتين للغشاء.

4. يُطلَى الجزء المكشوف من الغشاء بمادة البلاتين التي تشكّل قالبًا للغشاء. بعد ذلك يُزال الغشاء من أسفل القالب، ويؤخذ القالب ليُفحص تحت المجهر الإلكتروني.







الشكل 5-3

النظر إلى الغشاء الخلوي باستخدام المجهر بعد عملية التجميد والكسر (الكسر بعد تجميد الغشاء).

طبقتي الدهون المفسفرة، حيث تنفصل البروتينات، والكربوهيدرات والثقوب، والحفر، والقنواتُ، أو أي تراكيب أخرى بشكل كامل، وتلتصق بواحدة من الطبقتين المفصولتين.

بعد ذلك، تُرش طبقة رقيقة من البلاتين على السطوح المكسورة (المكشوفة) فيتشكل بذلك قالب لهذه السطوح، ثم يذاب النسيج، ويبقى القالب. يُفحص القالب تحت المجهر الإلكتروني معطيًا منظرًا جميلًا للغشاء.

تتكون الأغشية الخلوية من أربعة مكونات: (1) طبقتان من الدهون المفسفرة، (2) بروتينات عبر غشائية، (3) شبكة بروتينات داخلية تشكل دعامة بنائية. (4) علامات سطح الخلية التي تتكون من بروتينات سكرية، ودهون سكرية.

أدت النتائج التي تم الحصول عليها عن طريق المجهر الإلكتروني، والطرق البحثية في البيولوجيا الجزيئية إلى تكوين فكرة واضحة عن تركيب الغشاء، وكيفية تفاعل مكوناته مع بعضها. تدعى النظرة الحديثة للغشاء النموذج الفسيفسائي السائل. يصف هذا النموذج طبيعة الغشاء السائلة. يوصف الغشاء بأنه مجموعة من الدهون المفسفرة والبروتينات السابحة في طبقتي الدهون المفسفرة.

2-5 الدهون المفسفرة: أساس الغشاء

تمتلك الدهون المفسفرة - مثل جزيء الدهون (ثلاثي الجليسرول) الذي وصف في الفصل 3- عمودًا فقريًّا مكونًا من جليسرول ثلاثي الكربون متعدد الكحول يرتبط به 3-1 من الأحماض الدهنية. الحمضُ الدهني سلسلةٌ طويلة من ذرات الكربون تنتهي بمجموعة الكربوكسيل (—COOH). يتكون جزئ ثلاثي الجليسرول من ثلاثة أحماض دهنية تتصل مع العمود الفقري الكربوني لجزيء الجليسرول، ولأن هذه السلاسل غير مستقطبة، ولا تشكل روابط هيدروجينية مع الماء وجزيئات ثلاثي الجليسرول، فإنها جزيئات غير ذائبة في الماء.

إن الدهون المفسفرة تمتلك حمضين دهنيين متصلين مع جزيء الجليسرول ثلاثي الكربون. ترتبط ذرة الكربون الثالثة من جزيء الجليسرول مع مجموعة فوسفات، ولهذا تسمى دهونًا مفسفرةً *Phospholipids*. إضافة إلى ذلك، يرتبط جزيء عضوي قطبي مع مجموعة الفوسفات.

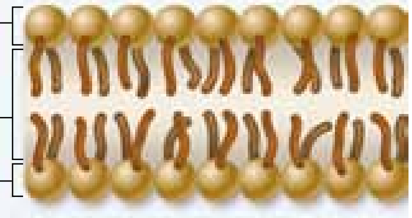
يمكن بناء أنواع كثيرة من سلاسل الدهون المفسفرة من هذا النموذج البسيط، بتغيير الجزيء العضوي القطبي، أو تغيير أنواع سلاسل الأحماض الدهنية المرتبطة بالجليسرول. مثلًا، تحتوي الأغشية الخلوية في الثدييات على مئات الأنواع من الدهون المفسفرة.

تكوّن الدهون المفسفرة طبقتين من الدهون بشكل تلقائي

مجموعةُ الفوسفات مشحونةٌ، وكذلك الجزيئات العضوية المُرتبطة بها، ما يؤدي إلى تغيرات كبيرة في الخصائص الفيزيائية لجزيئات الدهون المفسفرة بالمقارنة مع جزيئات ثلاثي الجليسرول. إنّ الطرف الحامل لمجموعة الفوسفات من جزيء الدهون المفسفرة قوي الاستقطاب، ومُحب للماء. أمّا الطرف المحتوي على الأحماض الدهنية فهو غير مستقطب، وكاره للماء. يمتد الحمضان الدهنيان غير المستقطبين في أحد الاتجاهات موازيين لبعضهما، في حين تتجه مجموعة الفوسفات في الاتجاه الآخر. ويُمثَّل تركيب الدهن المفسفر عادةً برأس مستقطب وذيلين متدليين غير مستقطبين، كما في (الشكل 5-1ج).

ماذا يحدث عندما تُوضع مجموعة من جزيئات الدهون المفسفرة في الماء؟ تدفع جزيئات الماء المستقطبة ذيول الدهون المفسفرة غير المستقطبة لتحاول البحث عن شركاء لتكوين روابط هيدروجينية. ولأن جزيئات الماء مستقطبة، فإن ذيول الدهون المفسفرة غير المستقطبة تقترب من بعضها، مبتعدة عن الماء. يترتب كلّ جزيء من الدهون المفسفرة، بحيث يكون رأسه المستقطب في اتجاه الماء، وذيله غير المستقطب بعيدًا عن الماء. عندما تتشكل طبقتان، وتواجه الذيول بعضها،

فإن الذيول لا تتصل في الماء، ويُسمى التركيب الناتج طبقتي الدهون المفسفرة. تتشكل طبقتا الدهون المفسفرة تلقائيًّا مدفوعة بميل جزيئات الماء لتشكيل أكبر عدد ممكن من الروابط الهيدروجينية.



إن الجزء الداخلي غير المُستقطب لطبقتي الدهون يمنع المواد الذائبة في الماء من المرور خلال الطبقتين، مثل طبقة من الزيت تمنع مرور قطرة من الماء. إن وجود هذا الحاجز المانع لمرور المواد الذائبة في الماء يعدُّ من أهم الصفات البيولوجية لطبقتي الدهون.

طبقتا الدهون المفسفرة سائلة بطبيعتها

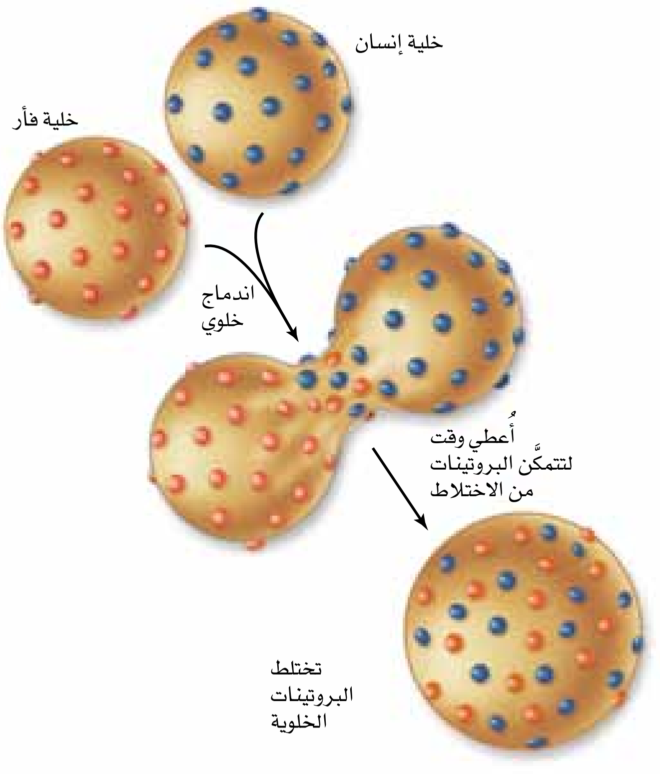
لأن الماء يكوّن روابط هيدروجينية دون توقف، فإن الطبقة الثنائية من الدهون مستقرة دائمًا. ومثلما يمسك التوتر السطحي فقاعات الصابون مع بعضها تمامًا – حتى إن كانت مكونة من سائل – فإن الروابط الهيدروجينية تحافظ على بقاء الغشاء متماسكًا.

وعلى الرغم من أن الماء يدفع جزيئات الدهون المفسفرة إلى داخل الطبقتين، فإنه لا يؤثر في حركة الدهون المفسفرة بالنسبة إلى ما يجاورها من دهون أو غيرها في الطبقة الثنائية. تستطيع جزيئات الدهون المفسفرة والبروتينات غير المثبتة الحركةَ بحرية نسبية داخل الغشاء؛ لأن الارتباط بين جزيئات الدهون المفسفرة ضعيف نسبيًّا. يمكن توضيح حركة الجزيئات داخل الغشاء بشكل حي عن طريق دمج خليتين، ومراقبة التداخل بين جزيئات البروتين مع الوقت (الشكل 5-4).

حالة الغشاء السائلة قادرة على التغير

تتغير حالة الغشاء السائلة بتغير مكوناته. ومثلما تتغير جزيئات ثلاثي الجليسرول التي يُمكن أن تكون سائلة أو صلبة على درجة حرارة الغرفة اعتمادًا على أنواع الأحماض الدهنية المكونة لها، فإنَّ حالة الغشاء السائلة تتغير بتغير مكونات الغشاء من الأحماض الدهنية. تقلل الدهون المشبعة حالة الغشاء السائلة، حيث تعمل على رص الدهون المفسفرة مع بعضها بشكل جيد، في حين تزيد الدهون غير المشبعة حالة الغشاء السائلة، حيث تمنع الالتواءات التي تُسببها الروابط الثنائية في ذيول الأحماض الدهنية من التراص بشكل جيد. لقد رأيت هذا التأثير في الدهون والزيوت عند دراستك للفصل 3. تحتوي معظم الأغشية على ستيرويدات مثل الكولسترول الذي يعمل على زيادة حالة الغشاء السائلة أو تقليلها اعتمادًا على درجة الحرارة.

تَكُون التغيرات البيئية ذات تأثير كبير في بعض المخلوقات وحيدة الخلية مثل البكتيريا. فمثلًا تزداد حالة الغشاء السائلة بزيادة درجة الحرارة، وتقل بانخفاضها. لقد طوّرت البكتيريا آليات للحفاظ على ثبات حالة الغشاء السائلة وعلى الرغم من تغير درجة الحرارة، حيث تحتوي بعض البكتيريا على أنزيمات تسمى مزيلة إشباع الأحماض الدهنية *Fatty acid desaturases* تقوم بتكوين روابط ثنائية في الأحماض الدهنية في الأغشية. لقد أثبتت الدراسات الوراثية عن طريق تثبيط هذه الأنزيمات أو إدخالها إلى خلايا لا تمتلكها أن هذه الأنزيمات تُعطي القدرة للخلايا على تحمل البرودة، فعند درجات الحرارة الباردة تضيف هذه الأنزيمات روابط ثنائية للأحماض الدهنية جاعلةً حالة الغشاء السائلة أكبر، بحيث تقاوم التأثير البيئي الخافض للحرارة.



الشكل 5-4

حركة البروتينات في الأغشية. يُمكن أن نُبرهن على وجود حركة البروتينات في الغشاء بتعليم بروتينات الغشاء البلازمي لخلية فأر بأجسام مُضادة مُشعَّة ذات لون معين. وبعد ذلك، يتم دمج هذه الخلية مع خلية أُخرى من الإنسان تمَّ تعليم بروتيناتها الخلوية بأجسام مُضادة مُشعَّة بلون آخر. في البداية، تكون مُعظم البروتينات التابعة لخلية الفأر موجودة على أحد جوانب الخلية المُدمجة، ومعظم البروتينات التابعة لخلية الإنسان على الجهة الأُخرى. مع مرور الوقت، تختلط البروتينات ذات الألوان المُختلفة فيما بينها.

تتكون الأغشية البيولوجية من جزيئات الدهون المفسفرة المرتبة على شكل طبقتين، بحيث تكون مجموعات الفوسفات مواجهة للجانب الخارجي للطبقتين، والأحماض الدهنية تحتل الجزء الوسطي الداخلي للطبقتين. يحدث هذا الترتيب تلقائيًا بسبب تفاعلات جزيئات الماء مع مجموعات الفوسفات المستقطبة، وابتعاد الأحماض الدهنية غير المستقطبة عن جزيئات الماء. يتميز هذا التركيب بالحالة السائلة، حيث تستطيع الدهون المفسفرة الانتشار في جوانب الغشاء.

3-5 البروتينات: مُكونات متعددة الوظائف

تحتوي الأغشية الخلوية على مجموعة معقدة من البروتينات المحصورة بين جزيئات الدهون المفسفرة ذات الحالة السائلة. يسمح هذا التصميم المرن بتفاعلات واسعة المجال مع البيئة المحيطة، وبعض هذه التفاعلات يتضمن البروتينات بشكل مباشر.

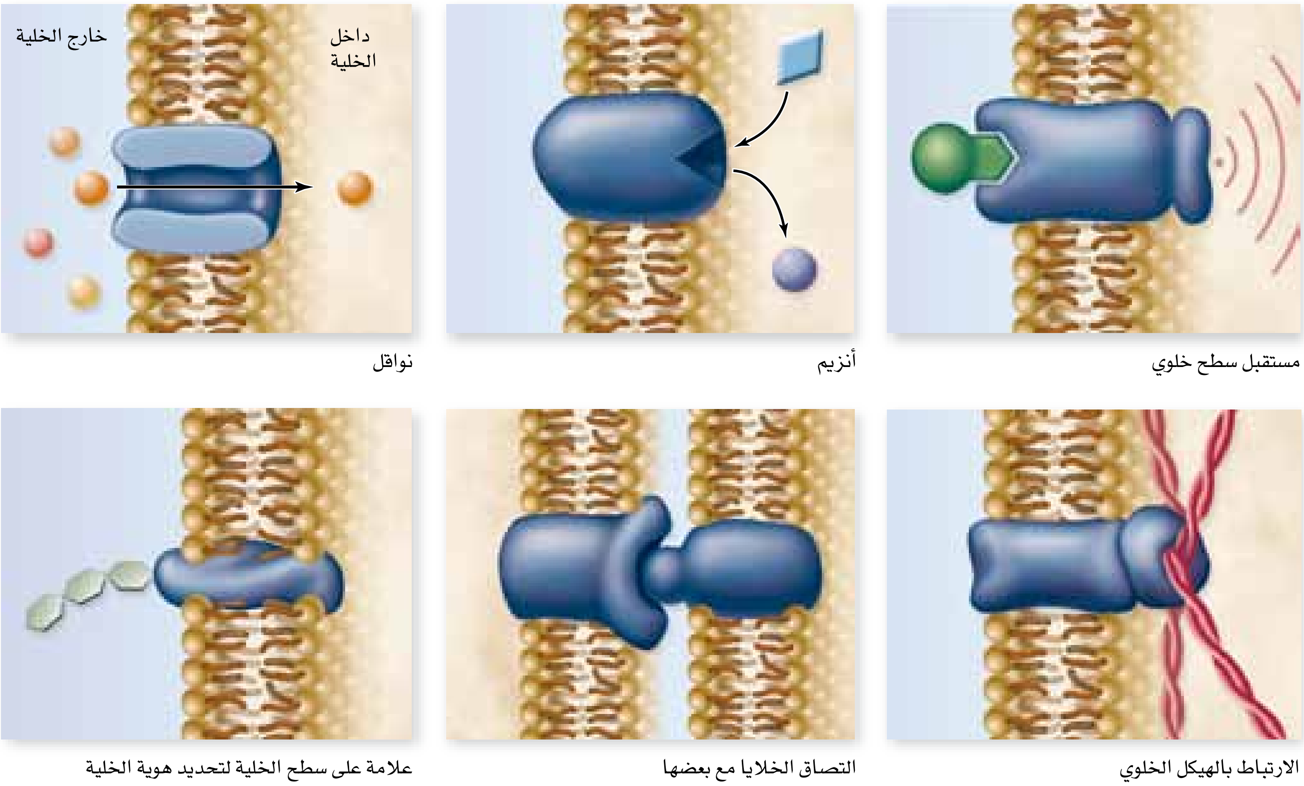
البروتينات والمعقدات البروتينية تقوم بوظائف أساسية

على الرغم من أن الخلايا تتعامل مع بيئتها عن طريق الغشاء البلازمي بطرق متعددة، فإننا سنركز على ستة أنواع من البروتينات في هذا الفصل، وفي الفصل 9 (الشكل 5-5).

1. **النواقل Transporters**. تعدّ الأغشية الخلوية شديدة الانتقائية، تسمح بمرور بعض المواد إلى داخلها وإلى خارجها من خلال قنوات أو نواقل بروتينية.
2. **الأنزيمات Enzymes**. تقوم الخلايا بعمل كثير من التفاعلات الكيميائية على سطحها الداخلي مستخدمة الأنزيمات المرتبطة بالغشاء.
3. **المستقبلات على سطح الخلية Cell surface receptors**. تعد الأغشية ذات حساسية عالية للرسائل الكيميائية التي تلتقطها عن طريق مستقبلات بروتينية موجودة على سطح الخلية.
4. **العلامات المحدِّدَة للهوية الموجودة على سطح الخلية Cell surface identity markers**. تحمل الأغشية علامات سطح خلوية تقوم بتعريفها إلى الخلايا الأخرى. تحمل معظم الخلايا السمات الخاصة بها، وهي عبارة عن مجموعة من البروتينات السطحية، والتجمعات البروتينية، مثل البروتينات السُّكّرية التي تميز ذلك النوع من الخلايا.
5. **البروتينات التي تربط الخلايا ببعضها Cell-to-cell adhesion proteins**. تستخدم الخلايا بروتينات محددة تُلْصِقُ الخلايا بعضها ببعض. وإن بعضها يصنع اتصالًا مؤقتًا وبعضها الآخر يشكل روابط دائمة (انظر الفصل 9).
6. **البروتينات المرتبطة بالهيكل الخلوي Attachment to the cytoskeleton**. عادةً ما تُثبَّت البروتينات السطحية التي تتصل مع خلايا أخرى بالهيكل الداخلي عن طريق بروتينات رابطة.

الصفات التركيبية لبروتينات الغشاء

كما ذكرنا سابقًا، فإن بروتينات الغشاء تقوم بوظائف متعددة؛ ولهذا فهي تمتلك تراكيب متنوعة. على الرغم من ذلك، فإن هذه البروتينات تمتلك صفات تركيبية مشتركة ذات علاقة بدورها كبروتينات غشائية.



الشكل 5-5

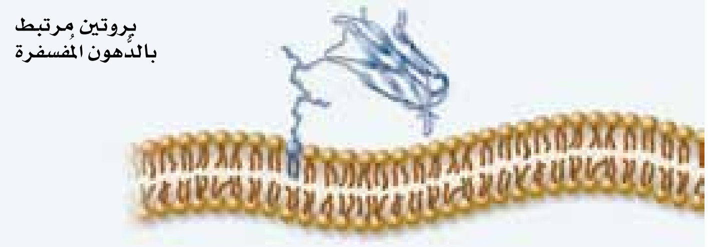
وظائف بروتينات الغشاء الخلوي. تعمل بروتينات الغشاء الخلوي بوصفها نواقل، وأنزيمات، ومُستقبلات، وعلامات على سطح الخلية، وتُساعد على التصاق الخلايا مع بعضها، وتثبيت الهيكل الخلوي.

استقصاء

طبقًا لنموذج الفسيفساء السائل، ترتبط الأغشية ببعضها بتفاعلات كارهة للماء. آخذًا في الحسبان القوى التي قد تتعرض لها بعض الخلايا، لماذا لا تنفصل الأغشية عن بعضها كلما تحرك الحيوان؟

تثبيت البروتينات في الطبقة الثنائية من الدهون

يتصل كثير من البروتينات بسطح الغشاء عن طريق جزيئات خاصة مرتبطة بقوة مع الدهون المفسفرة، كارتباط السفينة العائمة بالرصيف. هذه البروتينات المثبّتة (البروتينات المحيطية) ذات حركة حرة على سطح الغشاء، ولكنها مرتبطة بالدهون المفسفرة. الجزيئات المثبّتة هي دهون محورة تمتلك: 1. أجزاء غير مستقطبة تنغمس في الجزء الداخلي لطبقتي الدهون. 2. مناطق ارتباط كيميائية ترتبط مباشرةً مع البروتينات.

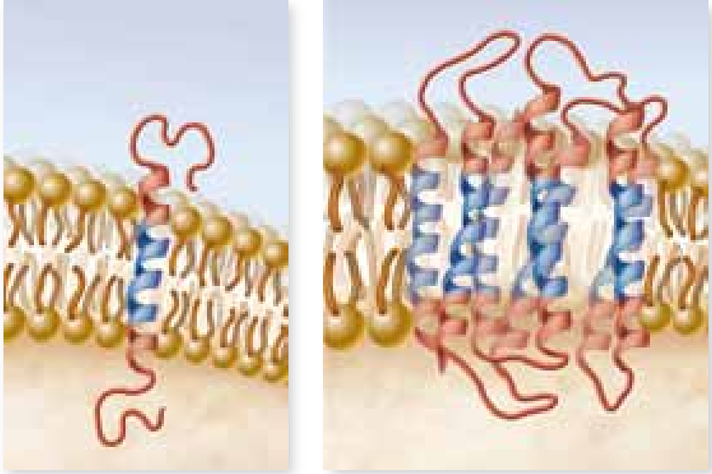


في المقابل، هناك بروتينات أخرى تعبر طبقتي الدهون (بروتينات مكملة). إن الجزء الذي يمتد خلال طبقتي الدهون، ويكون على اتصال مع الجزء غير المستقطب الداخلي يتكوّن من أحماض أمينية غير مستقطبة تأخذ شكلًا حلزونيًّا، أو صفائح بيتا المثناة (انظر الفصل 3). وحيث إن الماء يتجنب الأحماض الأمينية غير المستقطبة، فإن الأجزاء غير المستقطبة من البروتينات تبقى داخل طبقتي الدهون، وتبرز أطرافها المستقطبة من جانبي الغشاء. إن أيّ حركة للبروتينات خارج الغشاء في أي اتجاه تجعل الجزء غير المستقطب على اتصال مباشر مع الماء ما يدفعه مرة أخرى إلى الداخل. هذه القوة تمنع البروتينات من الخروج خارج الغشاء والذهاب بعيدًا.

المناطق (الحقول) العابرة للغشاء

تحتوي الأغشية على أنواع متعددة من البروتينات العابرة للغشاء، التي تختلف في طريقة عبورها لطبقتي الدهون. يكمن الاختلاف الرئيس في عدد المرات التي يعبر بها البروتين الغشاء. يُدعى كلّ جزء من البروتين العابر للغشاء **منطقة (حقل) عابرة للغشاء Transmembrane domain**. تحتوي هذه المناطق أحماضًا أمينية كارهة للماء تترتب على شكل حلزوني (حلزون ألفا) (الشكل 5-6). تحتاج البروتينات إلى منطقة واحدة لتثبت نفسها في الغشاء، ولكن عادةً ما تمتلك البروتينات أكثر من منطقة. إن البروتين الرابط الذي يربط شبكة سبكترين التابعة للهيكل الداخلي مع الجزء الداخلي للغشاء البلازمي يُعَدُّ مثالًا على بروتينات تمتلك منطقة واحدة.

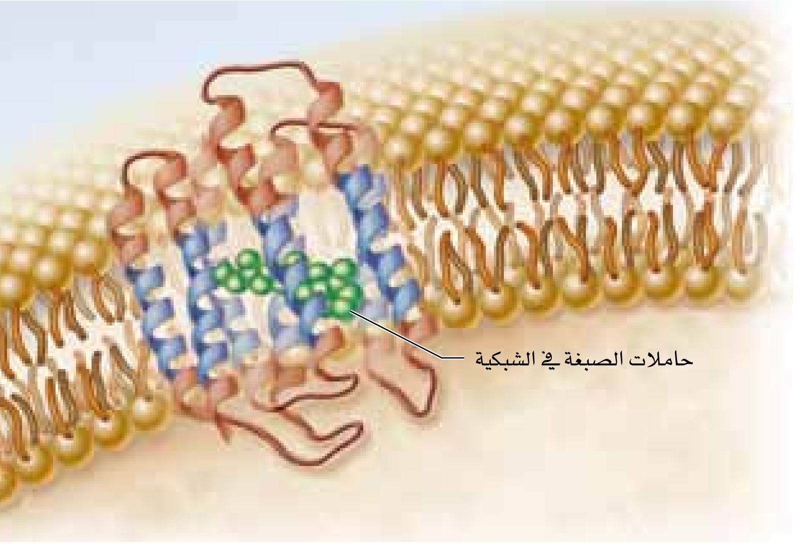
يصنف علماء الأحياء بعض أنواع المستقبلات على أساس عدد المناطق التي تمتلكها، فمثلًا، البروتينات المرتبطة ببروتين G تمتلك سبع مناطق (الفصل الـ 9). تستجيب هذه المستقبلات للجزيئات الخارجية مثل إبينفرين، وتنشأ عنها سلسلة من التفاعلات داخل الخلية. مثال آخر على البروتينات العابرة للغشاء هو بروتين رودبسين البكتيري، وهو من البروتينات الأساسية العابرة للغشاء، ويقوم بعملية البناء الضوئي في البكتيريا القديمة المحبة للأملاح. يحتوي هذا البروتين على سبع قطع حلزونية غير مستقطبة تعبر الغشاء مشكلةً تركيبًا تمر من خلاله البروتونات خلال عملية ضخ البروتونات التي تدفعها الطاقة الضوئية (الشكل 5-7).



أ. ب.

الشكل 5-6

المناطق العابرة للغشاء. تمتلك بروتينات الغشاء الكاملة منطقة واحدة على الأقل تكون كارهة للماء، وعابرة للغشاء (مُبيَّنة باللّون الأزرق) تعمل على تثبيت البروتين بالغشاء. أ. مُستقبل بروتيني له سبع مناطق عابرة للغشاء. ب. بروتين يمتلك منطقة واحدة عابرة للغشاء.

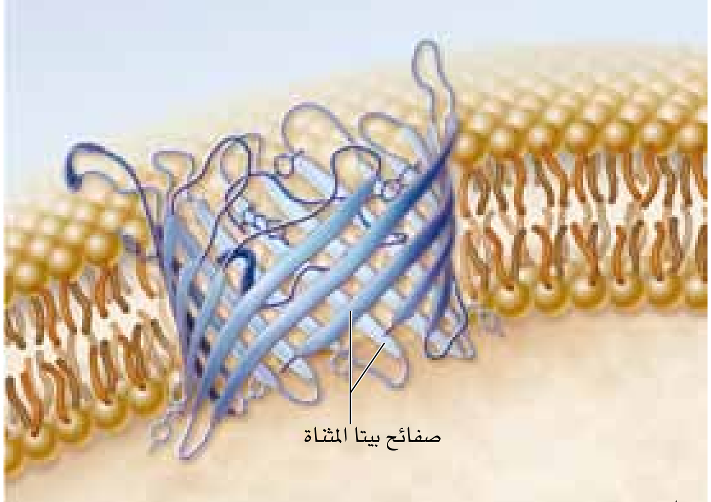


الشكل 5-7

الرودبسين البكتيريّ. يقوم هذا البروتين بالتَّمثيل الضوئي في البكتيريا من نوع *Halobacterium salinarium*. يَعبُر هذا البروتين الغشاء سبع مرات عن طريق سلاسل حلزونية كارهة للماء تمرّ من خلال المركز الكاره للماء في طبقتي الدُّهون المُفسفرة. تُشكِّل المناطق الحلزونية تركيبًا يعبر الطبقتين، تُضخ من خلاله البروتونات عن طريق حوامل الصبغة في الشبكية (الأخضر) باستخدام طاقة الضوء.

الثقوب

تمتلك بعض البروتينات العابرة للغشاء مناطق غير مستقطبة واسعة من نوع صفائح بيتا المثناة بدلًا من حلزون ألفا (الفصل 3). إن هذه الصفائح تُشكل تركيبًا مميزًا، بحيث ينطوي إلى الأمام وإلى الخلف ليشكل أسطوانة، وبهذا تترتب الصفائح لتكون أنبوبًا عابرًا للغشاء. هذا الترتيب يشكل بيئة مستقطبة داخل الصفائح العابرة للغشاء (الأنبوب). تُسمى هذه التراكيب أسطوانة بيتا، تُعدّ مفتوحة الطرفين وتُعدّ صفة شائعة لصنف البروتينات المشكلة للثقوب Porins. وإنها موجودة في الغشاء الخارجي لبعض أنواع البكتيريا، وتسمح بمرور الجزيئات عبر الغشاء (الشكل 5-8).



الشكل 5-8

بروتين الثُّقب. يُشكِّل البروتين البكتيري العابر للغشاء المُسمّى الثاقب نفقًا كبيرًا يُسمّى الثُّقب في الغشاء الخارجي لخلية البكتيريا. تمتد ست عشرة سلسلة من صفائح بيتا المُثناة بشكل يوازي، ويعاكس بعضها بعضًا، لتُشكِّل ما يُسمّى البرميل من نوع بيتا β في الغشاء البلازمي الخارجي لخلية البكتيريا. يسمح هذا النفق بمرور الماء ومواد أُخرى عبر الغشاء.

تمتلك بروتينات الغشاء البلازمي وظائف متعددة، وتعطي هذه البروتينات الاختلافات الرئيسة بين أغشية الخلايا المختلفة. تتضمن هذه الوظائف: النقل، والوظائف الأنزيمية، واستقبال الإشارات الخارجية، واتصال الخلايا مع بعضها، وعلامات لتحديد هوية الخلية. تمتلك البروتينات التي تنغمر في الغشاء واحدًا أو أكثر من المناطق الكارهة للماء والتي تُسمى المناطق (الحقول) العابرة للغشاء، حيث تثبّت البروتينات في الغشاء.

استقصاء

كيف تميز البروتينات المكملة في الغشاء الخلوي اعتمادًا على تسلسل الأحماض الأمينية فقط؟

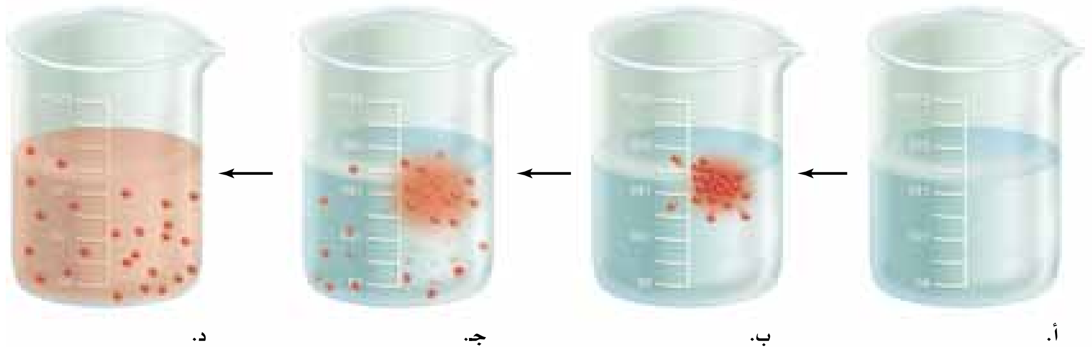
4-5 النقل السلبي عبر الأغشية

كثير من المواد تستطيع الحركة إلى داخل الخلية أو خارجها دون الحاجة إلى الطاقة. يدعى هذا النوع من الحركة **النقلَ السلبيَّ Passive transport**. بعض الأيونات والجزيئات تستطيع المرور خلال الغشاء بيسر بسبب **فرق التركيز Concentration gradient** – الذي يعني الاختلاف في التركيز بين جانبي الغشاء الداخلي والخارجي. بعض المواد تمر أيضًا استجابةً لفرق التركيز، ولكن خلال قنوات خاصة تشكلها البروتينات الموجودة في الغشاء.

يحدث النقل بالانتشار البسيط

إن الجزيئات والأيونات التي تذوب في الماء في حركة عشوائية مستمرة دائمًا، تُسبب هذه الحركة العشوائية حركة خالصة (انتقالًا) لهذه المواد من المناطق ذات التركيز العالي إلى المناطق ذات التركيز المنخفض، وتُسمى هذه العمليةُ **الانتشارَ Diffusion** (الشكل 5-9). تستمر الحركة الخالصة الناتجة عن الانتشار حتى يصبح التركيز متساويًا في المناطق جميعها. تخيل إضافة نقطة حبر ملون إلى وعاء من الماء، ماذا يحدث للحبر؟ مع الوقت، ينتشر الحبر في المحلول. إن سبب ذلك هو انتشار جزيئات الحبر. بالنسبة إلى الخلية، نحن نهتم باختلاف تركيز الجزيئات حول الغشاء. وإننا في حاجة إلى معرفة التركيز داخل الخلية وخارجها، وجاهزية الجزيء لعبور الغشاء.

إن العائق الرئيس لمرور المواد عبر الأغشية البيولوجية هو الجزء الداخلي للغشاء الكاره للماء الذي يعمل على تنفير الجزيئات المستقطبة وإبعادها، وليس الجزيئات غير المستقطبة. فإذا وجد اختلاف في تركيز جزيء غير مستقطب عبر الغشاء، فإن هذا الجزيء سيعبر الغشاء حتى يصبح التركيز متساويًا على جانبي الغشاء. عند هذه النقطة، تبقى الحركة في الاتجاهين، ولكن لا تكون هناك محصلة حركة (حركة خالصة) في أي اتجاه. تضم الجزيئات غير المستقطبة الأكسجين،



الشكل 5-9

الانتشار. إذا وُضعت نقطة من الحبر المُلوَّن في وعاء من الماء (أ). فإن: جزيئات الحبر تذوب(ب). ثمَّ تنتشر(ج). وأخيرًا، يوزع الانتشار جزيئات الحبر في الماء بشكل متساوٍ (د).

والجزيئات العضوية غير المستقطبة، مثل الهرمونات الستيرويدية.

يمتلك الغشاء البلازمي نفاذية محدودة للجزيئات المستقطبة الصغيرة، ونفاذية قليلة جدًا للجزيئات المستقطبة الكبيرة والأيونات. أما حركة الماء بوصفه أحد أهم الجزيئات المستقطبة، فستناقش لاحقًا.

تسمح البروتينات للانتشار أن يكون انتقائيًا

كثير من الجزيئات المهمة التي تحتاج إليها الخلايا لا يمكن أن تمر بسهولة خلال الغشاء البلازمي. على الرغم من ذلك، فإن هذه المواد تدخل الخلايا من خلال **قنوات بروتينية Channel proteins** خاصة أو **نواقل بروتينية Carrier proteins** مغمورة في الغشاء البلازمي بعملية الانتشار إذا كان هناك تركيز عالٍ لهذه المواد خارج الخلايا مقارنة مع داخلها. تمتلك البروتينات المكونة للقنوات جزءًا داخليًا محبًّا للماء يشكل القنوات المائية التي تمرّ من خلالها الجزيئات المستقطبة عندما تفتح هذه القنوات. ومقارنة مع القنوات، فإن البروتينات المكونة للنواقل البروتينية ترتبط بشكل خاص بالجزيئات التي سيتم نقلها مثل ارتباط الأنزيم بالمادة المتفاعلة، وعادةً ما تكون هذه القنوات والنواقل انتقائية في نقل نوع واحد من الجزيئات، ولهذا يمكن القول: إن الغشاء لديه **نفاذية انتقائية Selectively-permeable**.

انتشار الأيونات خلال القنوات

علمت في الفصل الثاني أن الذرات التي لا تمتلك عددًا متساويًا من البروتونات والإلكترونات تمتلك شحنة كهربائية، وتسمى هذه الذرات أيونات. تلك الأيونات التي تحمل شحنة موجبة تسمى أيونات موجبة *Cations* أما الأيونات التي تحمل شحنة سالبة فتسمى أيونات سالبة *Anions*. تتفاعل الأيونات بشكل جيد بسبب هذه الشحنات مع الجزيئات المستقطبة مثل الماء، ولكنها تتنافر مع الجزيئات غير المستقطبة مثل الجزء الداخلي للغشاء الخلوي. لذلك، فإن الأيونات لا تستطيع المرور بين سيتوبلازم الخلية والسائل خارج الخلوي دون مساعدة بروتينات ناقلة.

تمتلك **القنوات الأيونية Ion channels** أجزاء داخلية مُبطنة في الماء (مميئة) تعبر عرض الغشاء. تستطيع الأيونات الانتشار خلال القنوات في اتجاهين اعتمادًا على تركيز هذه الأيونات حول الغشاء (الشكل 5-10). تفتح بعض القنوات البروتينية أو تُغلق استجابة لمحفز ما، وتُدعى هذه القنوات **قنوات مبوَّبة Gated channel**. ويكون المحفز كيميائيًّا أو كهربائيًّا اعتمادًا على طبيعة القناة.

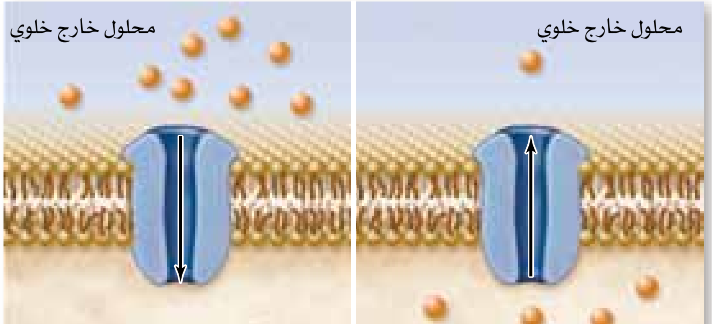
تحدد ثلاثة عوامل اتجاه محصلة حركة الأيونات، هي: (1) التركيز على جانبي الغشاء، (2) فرق الجهد حول الغشاء والقنوات المبوّبة، (3) حالة البوابة (مغلقة، مفتوحة).

إن اختلاف الجهد الكهربائي حول الغشاء يشكل فرق جهد يُسمى **جهد الغشاء Membrane potential**. يشكل التغير في جهد الغشاء أساسًا لنقل الإشارات العصبية في الجهاز العصبي وبعض الأنسجة الأخرى (سنناقش هذا الموضوع بشكل مفصّل في الفصل الـ 44). تكون القنوات الأيونية متخصصة في نقل أيونات معينة مثل أيونات؛ الكالسيوم، والصوديوم، والبوتاسيومُ، أو الكلور، وفي بعض الحالات تكون متخصصة لنقل أكثر من أيون موجب الشحنة، أو أيون سالب الشحنة. تؤدي القنوات دورًا مهمًّا في توصيل الإشارات في الجهاز العصبي.

النواقل البروتينية والانتشار الميسر

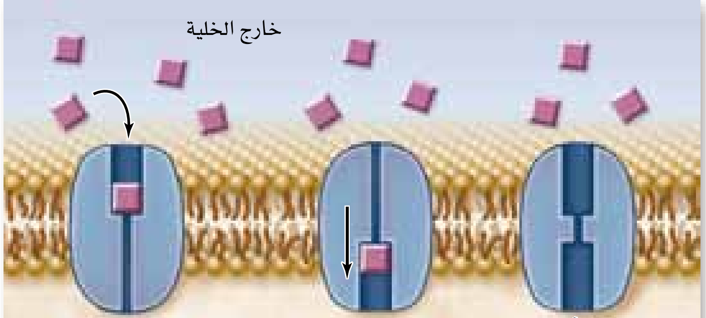
تُساعد النواقل البروتينية على نقل الأيونات، ومذابات أخرى مثل بعض السكريات، والأحماض الأمينية عبر الغشاء. إن النقل من خلال النواقل شكل من أشكال الانتشار، ولهذا فهو يحتاج إلى فرق في تركيز المواد حول الغشاء (الشكل 5-11). ولأن هذه العملية تُسَهلها البروتينات الناقلة، فإنها عادة ما تُدعى **الانتشار المُيسر Facilitated diffusion**.

يجب أن ترتبط النواقل بالجزيئات المراد نقلها ولهذا، فإن العلاقة بين التركيز ومعدل النقل تختلف عما هي عليه في الانتشار البسيط؛ لأنّ العلاقة خطية بين معدل النقل والتركيز في حالة الانتشار البسيط، وكلما زاد التركيز فإن معدل النقل عن طريق الانتشار البسيط يُظهر زيادة خطية، أما في حالة وجود النواقل البروتينية، فإن زيادة التركيز تعني زيادة في عدد النواقل المرتبطة مع الجزيئات المراد نقلها. عند التراكيز العالية، تصبح كلّ النواقل محتلّة من قبل الجزيئات



الشكل 5-10

القنوات الأيونية. يُبيِّن الشَّكل حركة الأيونات من خلال القنوات. في الرسم الموجود على الجانب الأيسر تركيز المواد المُذابة عالٍ خارج الخلية، لهذا تنتقل الأيونات من الخارج إلى داخل الخلية. في الرسم الذي على الجانب الأيمن، تم عكس الحالة. في كلتا الحالتين، يستمر انتقال المواد حتى يصبح التّركيز على جانبي الغشاء متساويًا. عند هذه النقطة، تستمر حركة الأيونات في الاتجاهين، لكن لا توجد مُحصِّلة انتقال في أي من الاتجاهين.



الشكل 5-11

الانتشار المُيسَّر عملية نقل تتم من خلال نواقل. ترتبط الجزيئات المُراد نقلها بالنواقل البروتينيّة على الجانب الخارجي للخليّة، ومن ثَمَّ تمرُّ هذه المواد من خلال الغشاء عن طريق تغيُّر في شكل البروتينات الناقلة. يحدث هذا الانتشار إذا كان تركيز الجزيئات خارج الخلية عاليًا.

المراد نقلها، ولهذا فإن معدل النقل يُظهر نوعًا من الثبات، وهذا يدل على أن النواقل أصبحت في حالة **إشباع Saturation**. تُشبه هذه الحالة ما يحدث في ملاعب كرة القدم، حيث يمر الجمهور من خلال بوابات دوّارة، فإذا لم تكن هذه البوابات جميعها مشغولة من قبل المتفرجين، فإنك تستطيع المرور خلال إحداها بسرعة، ولكن عندما تكون جميعها مشغولة، فإن عليك الانتظار. وعند امتلاء البوابات جميعها بالمتفرجين، فإن معدل الدخول لا يزيد مهما تجمع عدد أكبر من الجمهور الذي ينتظر في الخارج.

يزوّد النقل المُيسر الخلية بآلية تمنع تراكم الجزيئات غير المرغوب فيها داخل الخلية، أو لإدخال جزيئات تحتاج إليها الخلية موجودة بتركيز عالٍ خارجها. يمتلك النقل المُيسر ثلاث خصائص مهمة، هي:

1. **النوعية Specificity**. تقوم البروتينات الناقلة بنقل نوع معين من الجزيئات أو الأيونات.
2. **نقل سالب Passive**. يُحدد اتجاه محصلة النقل بحسب تركيز المواد المراد نقلها داخل الخلية وخارجها. يكون اتجاه النقل من التركيز الأعلى إلى التركيز الأقل.
3. **قابل للإشباع Saturatable**. إذا تم استخدام النواقل البروتينية جميعها، فإن زيادة فرق التركيز لا تزيد معدل النقل.

النقل المُيسر في خلايا الدم الحمراء

يمكن أن توجد أمثلة متعددة على الانتشار المُيسر عبر أغشية خلايا الدم الحمراء في الفقريات. مثلًا ينقل أحد النواقل البروتينية في خلايا الدم الحمراء جزيئات مختلفة في اتجاهين: أ. أيون الكلور في أحد الاتجاهات ب. أيون البيكربونات (HCO_3^-) في الاتجاه الآخر. وكما سنعرف في الفصل (49) يعدّ هذا الناقل ذا أهمية كبيرة في أخذ ثاني أكسيد الكربون وإطلاقه. ناقلُ الجلوكوز مثالٌ آخر على ناقل مهم يُستخدم في النقل المُيسر في خلايا الدم الحمراء. تساعد خلايا الدم الحمراء على الحفاظ على تركيز منخفض للجلوكوز من خلال خدعة كيميائية تقوم بها؛ تقوم خلايا الدم الحمراء بإضافة مجموعة فوسفات وبشكل مباشر إلى أي جزيء جلوكوز يدخل الخلية محولةً إياه إلى جزيء جلوكوز مفسفر عالي الشحنة، ولا يملك القدرة على الارتباط بناقل الجلوكوز، ومن ثم لا يستطيع الخروج من الخلية إلى الخارج. يحافظ هذا على وجود تركيز عالٍ للجلوكوز غير المفسفر خارج الخلية ما يحبذ دخوله إلى الخلية.

لا يُشكل ناقل الجلوكوز الذي يساعد على دخول الجلوكوز إلى داخل الخلية قناة في الغشاء. بدلًا من ذلك، فإن هذا البروتين العابر للغشاء يرتبط بجزيء الجلوكوز، ومن ثم يدور (ينقلب) جالبًا معه جزيء جلوكوز يطلقه داخل الخلية. بعد إطلاقه لجزيء الجلوكوز، يعود هذا الناقل إلى شكله السابق، ويصبح قادرًا على الارتباط بجزيء جلوكوز جديد موجود خارج الخلية.

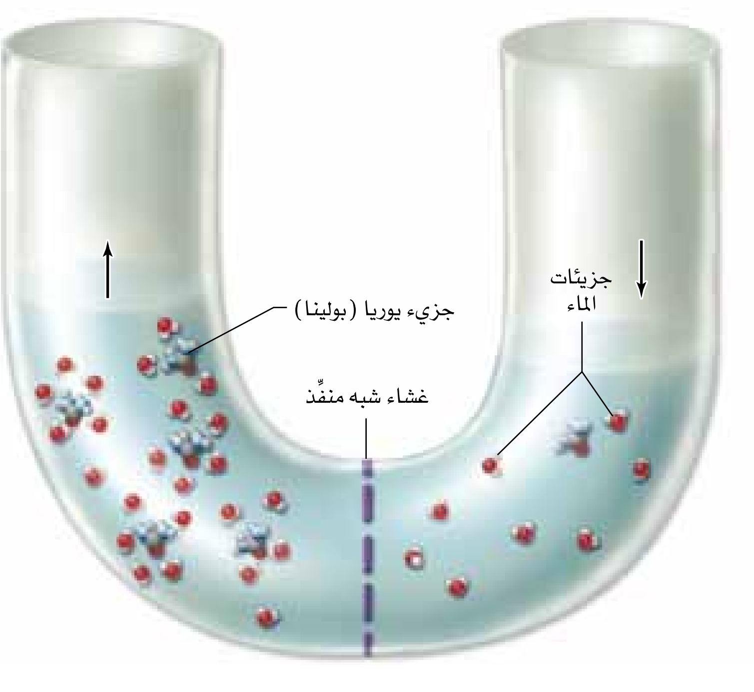
الخاصية الأسموزية هي حركة الماء عبر الأغشية

يحتوي سيتوبلازم الخلية على أيونات وجزيئات مثل السُّكريات والأحماض الأمينية الذائبة في الماء. إن المزيج المكوّن من هذه المواد مع الماء يدعى المحلول المائي، بحيث يشكل الماء **المذيب Solvent** والمواد الذائبة في الماء **المذاب Solutes**. يستطيع الماء والمذاب الانتشار من المناطق الأعلى تركيزًا إلى المناطق الأقل تركيزًا. أي إنهما ينتشران مع فرق التركيز. عندما يتم فصل منطقتين بغشاء، فإن ما سيحدث لاحقًا يعتمد على قدرة المذاب على المرور بحرية خلال هذا الغشاء. إن معظمَ المواد المذابة التي تشمل الأيونات والسكريات موادّ غير ذائبة في الدهون؛ ولهذا فهي غير قادرة على العبور خلال طبقتي الدهون المكّونة للغشاء. إن فرق التركيز لهذه المواد الذائبة يسبب حركة انتقال الماء.

الخاصية الأسموزية *Osmosis*

تتفاعل جزيئات الماء مع المواد الذائبة عن طريق تكوين مدارات متميئة حول الجزيئات المذابة المشحونة. عندما يَفصل غشاء ما محلولين لهما تراكيز مختلفة من المواد المذابة، فإن هذا يسبب اختلافًا في تركيز جزيئات الماء الحرة على جانبي الغشاء. إن الجانب ذا التركيز العالي بالمواد المذابة يربط جزيئات ماء في داخل مدار تميؤ، ومن ثم تصبح أعداد جزيئات الماء الحرة قليلة.

نتيجة لهذا الاختلاف، فإن جزيئات الماء الحرة تنتقل مع فرق التركيز لها في اتجاه التركيز العالي للمواد المُذابة. إن محصلة انتشار الماء عبر الغشاء في اتجاه التركيز العالي للمواد المُذابة تسمى الخاصية الأسموزية (الشكل 5-12).



الشكل 5–12

الخاصيّة الأسموزية. التراكيز المُختلفة للجزيئات المشحونة غير القادرة على المرور عبر الغشاء الشبه منفّذ تسبِّب حركة للماء، وهي قادرة على عبور الغشاء. تُشكِّل جزيئات الماء روابط هيدروجينية مع الجزيئات المشحونة أو المُستقطَبة مُشكِّلة ما يسمى المدار (الغلاف) المُميَّه حول هذه الجزيئات في المحلول. يجعل التركيز العالي للجزيئات المُستقطبة (اليوريا) الموجودة على الجهة اليُسرى من الغشاء جزيئات الماء تتجمّع حولها. هذا التجمع يجعل هذه الجزيئات غير حُرّة، وغير قادرة على عبور الغشاء. تقلّل جزيئات المُذاب المُستقطَب تركيز جزيئات الماء الحُرّة، مُسبِّبة فرق تركيز للماء. يُسبِّب هذا مُحصِّلة حركة للماء عن طريق الانتشار من الجانب الأيمن إلى الجانب الأيسر في الأنبوب ذي الشكل U، رافعةً مستوى الماء في الجهة اليُسرى، وخافضةً الماء في الجهة اليُمنى.

يحدد مجموع تراكيز المواد المذابة **التركيز الأسموزي للمحلول Osmotic concentration**. وإذا امتلك محلولان تراكيز أسموزية غير متساوية، فإن المحلول الذي يمتلك التركيز الأعلى يُسمى محلولًا **عالي التركيز بالمواد المذابة Hypertonic** والمحلول ذو التركيز المنخفض يُسمى محلولًا **منخفض التركيز بالمواد المذابة Hypotonic**. وعندما يكون للمحلولين التركيز الأسموزي نفسه، يسمى كلّ منهما محلولًا **متساوي التركيز Isotonic** بالنسبة إلى الآخر. تُستخدم المصطلحات: محلول **منخفض Hypoosmotic**، ومحلول **عالٍ Hyperosmotic** ومحلول **متعادل التركيز Isosmotic** لوصف هذه الظروف، يمكن تخيل الخلية في أي بيئة مثل غشاء بلازمي يفصل بين محلولين: السيتوبلازم والمحلول خارج الخلوي. يُحدَّد اتجاه انتشار الماء ومداه عبر الغشاء البلازمي بمقارنة القوة الأسموزية لهذه المحاليل. بطريقة أخرى، يخرج الماء من الخلية في المحلول عالي التركيز (أي إن سيتوبلازم الخلية محلولٌ قليل التركيز مقارنة بالمحلول خارج الخلوي). يؤدي فقدان الماء إلى انكماش الخلية حتى تُصبح التراكيز الأسموزية للسيتوبلازم والمحلول خارج الخلوي متساويةً.

الثقوب المائية: قنوات للماء

إن نقل الماء عبر الغشاء عملية معقدة. فالدراسات التي أجريت على الأغشية الاصطناعية بيّنت أن الماء على الرغم من قطبيته، يستطيع عبور الغشاء، لكن هذا العبور محدود جدًا. إن عبور الماء في الخلايا الحية تيسره **الثقوب المائية Aquaporins**، وهي قنوات متخصصة لنقل الماء. وهذه تجربة بسيطة لتوضيح ذلك. إذا وضِعت بيوض الضفدع في محلول من المياه العذبة (محلول قليل التركيز بالمواد المذابة، أو إن تركيز المواد المذابة في الخلية أعلى من الماء المحيط بها)، فإنها لا تنتفخ. أمّا إذا تم حقن RNA الرسول الخاص بالثقوب المائية في البويضة، فإن RNA الرسول يعبّر عن نفسه، وتظهر القنوات على غشاء البيوض. بعد ذلك ينتشر الماء إلى داخل هذه البيوض ما يؤدي إلى انتفاخها.

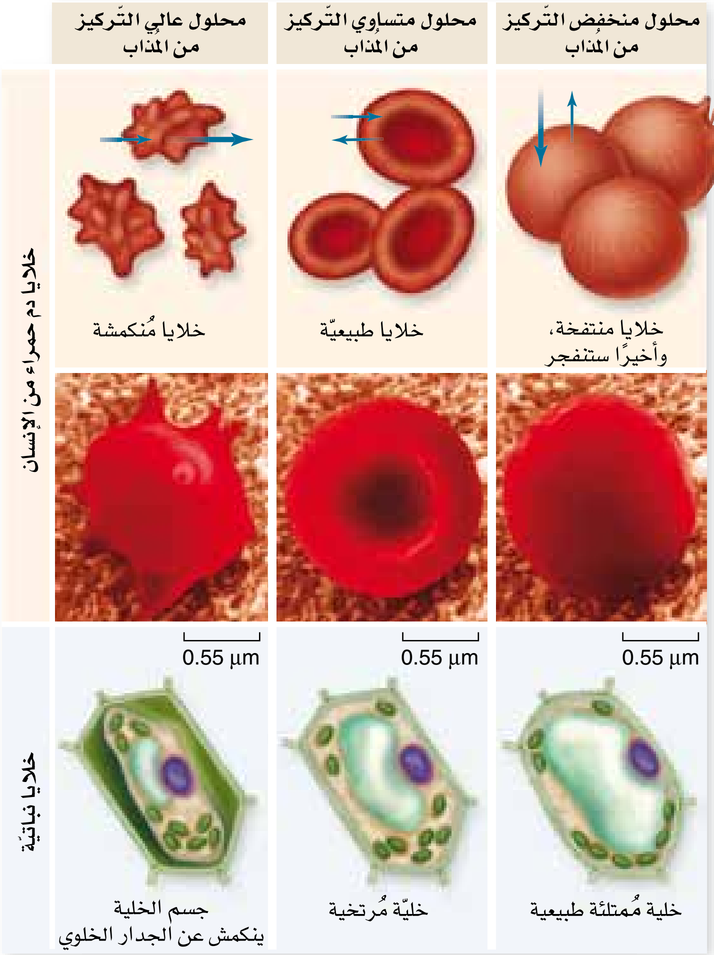
تم التعرف إلى أكثر من 11 نوعًا مختلفًا من الثقوب المائية في الثدييات. بصورة عامة، تقسم هذه الثقوب المائية إلى قسمين؛ الأول يسمح بمرور الماء فقط، والآخر يسمح بمرور جزيئات أخرى محبة للماء مثل الجليسرول واليوريا. القسم الأخير يوضح كيف أن بعض الأغشية تسمح بمرور سهل لبعض المواد المحبة للماء.

لقد تم إثبات أن المرض الوراثي الذي يصيب الإنسان -السكري الكاذب الكلوي المنشأ الذي يُسبب إخراج كميات كبيرة من البول المخفف- سببه وجود بروتينات ثقوب مائية غير فعَّالة وظيفيًا. هذا المثال يوضح أهمية الثقوب المائية لقيام أعضاء الجسم بوظائفها.

الضغط الأسموزي

ماذا يحدث للخلية إذا وُضعت في محلول ذي تركيز منخفض من المادة المذابة؟ (هذا يعني أن سيتوبلازم الخلية ذو تركيز عالٍ مقارنة بالمحلول خارج الخلوي). في هذه الحالة، سوف ينتشر الماء من المحلول خارج الخلوي إلى داخل الخلية مُسببًا انتفاخها. يسبب هذا زيادة في ضغط السيتوبلازم على الغشاء أو ما يسمى **الضغط الهيدروستاتيكي Hydrostatic pressure**. إن كمية الماء الداخل إلى الخلية تعتمد على فرق تركيز المواد المذابة بين الخلية والمحلول خارج الخلوي. وهذا يقاس على شكل **ضغط أسموزي Osmotic pressure** وهو القوة اللازمة لوقف التدفق الأسموزي (تدفق الماء).

إذا كان الغشاء على درجة كافية من القوة، فإن الخلية تصل إلى مرحلة من التعادل، وعندها يكون الضغط الأسموزي، الذي يدفع الماء إلى داخل الخلية، مساويًا ومعاكسًا للضغط الهيدروستاتيكي الذي يدفع الماء خارج الخلية. مع ذلك



الشكل 5-13

كيف تُشكِّل المواد المُذابة الضغط الأسموزي. في المحلول ذي التّركيز العالي من المواد المُذابة تنتقل جزيئات الماء إلى خارج الخلية مسببةً انكماشها. وفي المحلول المتساوي التركيز، تنتشر جزيئات الماء إلى داخل الخلية وخارجها بشكل متساوٍ، ومن ثم لا يكون هناك تغيُّر في حجم الخلية. في المحلول ذي التركيز المنخفض من المواد المُذابة تتحرك جزيئات الماء إلى داخل الخلية. إنّ اتجاه حركة الماء وكميتها مشار إليه بالأسهم الزرقاء (أعلى الرّسم). عندما يدخل الماء من المحلول قليل التركيز، يتشكَّل ضغط في داخل الخلية على الغشاء البلازمي، حتى يُسبِّب انفجارها. يدخل الماء الخلية بسبب الضغط الأسموزي من المحلول ذي التركيز العالي بالمواد المُذابة إلى داخل الخلية. يُستخدم الضغط الأسموزي بوصفه مقياسًا للقوة اللازمة لإيقاف الخاصيّة الأسموزية. يستطيع الجدار الخلوي القوي للخلية النباتية مقاومة الضغط الهيدروستاتيكي للحفاظ على الخلية من الانفجار. هذه ليست حال الخلايا الحيوانيّة.

لا يستطيع الغشاء البلازمي وحده تحمل هذا الضغط الداخلي. ولهذا، سوف تنفجر الخلية المعزولة تحت هذه الظروف، تمامًا مثل وضع هواء في بالون أكثر من اللازم (الشكل 5-13).

لهذا، فإن من المهم للخلية الحيوانية التي تمتلك غشاءً خلويًا فقط، أن تحافظ على الضغط الأسموزي. على العكس من ذلك، فإن خلايا البدائيات، والفطريات، والنباتات، وكثيرًا من الأوليات تحيط نفسها بجدار خلوي قوي، يمكِّنها من تحمل الضغط الداخلي العالي دون أن تنفجر.

الشكل 5–14

الفجوة المُنقبضة. يُبيِّن الشكّل صورةً مجهريّة لِـ *Paramecium caudatum* الذي يحتوي على فجوة مُنقبضة واضحة قرب مركز الخلية. تستطيع الفجوة الانقباض لطرح الماء إلى الخارج. يُساعد هذا الخلية على المُحافظة على التوازن الأسموزي في المحاليل قليلة التركيز من المواد المُذابة التي تُسبِّب دخول الماء إلى داخل الخلية عن طريق الخاصيّة الأسموزية.

المحافظة على التوازن الأسموزي

لقد طورت المخلوقات الحية عددًا من الإستراتيجيات لحلّ مشكلة التوازن الأسموزي؛ كونها تمتلك محاليل قليلة التركيز بالمواد المذابة مقارنةً مع بيئتها الخارجية، ومن ثم تمتلك تدفقًا ثابتًا من الماء عبر الغشاء إلى داخلها عن طريق الخاصية الأسموزية.

الإخراج Extrusion بعض وحيدة الخلايا حقيقية النوى، مثل البراميسيوم الطلائعي، يستخدم عضيّات تدعى فجوات منقبضة لإزالة الماء. كلّ فجوة تجمع الماء من أماكن مختلفة من السيتوبلازم، ومن ثَمّ تُنقل إلى الجزء المركزي للفجوة، قرب سطح الخلية. تمتلك الفجوة المنقبضة ثقوبًا صغيرة تفتح إلى الخارج. تقوم الفجوة بانقباض تناغمي لضخِّ الماء الذي يتدفق إلى داخل الخلية عن طريق القوة الأسموزية خلال هذه الثقوب (الشكل 5–14).

التنظيم الأسموزي متساوي التركيز Isosmotic regulation تُنظم بعض المخلوقات الحية التي تعيش في المحيط، التركيز الداخلي للمواد المذابة ليتساوى مع تركيز المواد المذابة في ماء البحر المحيط بها. وحيث إنها متساوية التركيز مع البيئة المحيطة، فإن الماء لا يتدفق إلى داخل هذه الخلايا أو خارجها. حلَّت كثير من الحيوانات التي تعيش على اليابسة مشكلتها بطريقة مشابهة من خلال تدوير محلول ما خلال أجسامها ليغطي الخلايا بمحلول متساوي التركيز. الدم في جسمك، مثلًا، يحتوي تركيزًا عاليًا من بروتين الألبومين (بياض البيض)، الذي يرفع تركيز المواد المذابة في الدم ليساوي تركيز المواد الموجودة في سيتوبلازم خلايا جسمك.

الامتلاء Turgor تحتوي معظم الخلايا النباتية على محاليل عالية التراكيز داخل فجواتها المركزية مقارنًة مع البيئة المحيطة بها. يسبب هذا بناء ضغط هيدروستاتيكي يدعى **ضغط الامتلاء Turgor pressure**، الذي يدفع الغشاء الخلوي ضد الجدار الخلوي جاعلًا الخلايا ممتلئة. تعتمد معظم النباتات الخضراء على هذا الضغط للمحافظة على شكلها، ولهذا فهي تذبل عندما لا يتم رِيُّها بماء كافٍ.

يضم النقل السلبي الانتشار الذي يحتاج إلى فرق في التركيز. يسبب الانتشار محصلة نقل للجزيئات حتى تصل إلى التعادل، بحيث تصبح التراكيز حول الغشاء متساوية.

يحدث الانتشار مباشرةً خلال الغشاء للجزيئات الكارهة للماء، أو خلال قنوات للأيونات. يحدث النقل المُيسر خلال نواقل بروتينية ترتبط مع الجزيئات المراد نقلها. الطبيعة الانتقائية للقنوات البروتينية والنواقل البروتينية منحت الغشاء ميزة النفاذية الانتقائية.

يُنقل الماء استجابة للتراكيز المختلفة للمواد المذابة داخل الخلية وخارجها، التي لا تملك القدرة على المرور عبر الغشاء. وتسمى هذه الخاصية الأسموزية. ينتقل الماء عبر الغشاء، ولكنه يُيَسَّر عن طريق قنوات بروتينية تدعى الثقوب المائية.

5-5 النقل النشط عبر الأغشية

إن عمليات الانتشار، والانتشار المُيسر، والخاصية الأسموزية هي عمليات نقل سلبي، تنقل المواد مع فرق التركيز، وتستطيع الخلايا أيضًا نقل المواد عبر الغشاء، وذلك عكس التركيز. تحتاج هذه العملية إلى طاقة على شكل أدينوسين ثلاثي الفوسفات، ولهذا تسمى **النقل النشط Active transport**.

النقل النشط يستخدم الطاقة لنقل المواد ضد فرق التركيز

يتضمن النقل النشط، كما الانتشار المُيسر، نواقل بروتينية متخصصة جدًا ترتبط بالمادة المراد نقلها التي يمكن أن تكون أيونات، أو جزيئات بسيطة مثل السكريات، والأحماض الأمينية أو النيوكليوتيدات. تسمى هذه النواقل البروتينية **نواقل أحادية**

Uniporters إذا كانت تنقل نوعًا واحدًا من الجزيئات، ونواقل موحدة الاتجاه، أو نواقل متضادة الاتجاه، إذا كانت تنقل نوعين مختلفين من الجزيئات مع بعضهما. النواقل **موحدة الاتجاه Symporters** تنقل جزيئين في الاتجاه نفسه، أما النواقل **المتضادة الاتجاه Antiporters** فتنقل جزيئين في اتجاهين متعاكسين؛ هذه المصطلحات يمكن استخدامها أيضًا لوصف النواقل في الانتشار المُيسر.

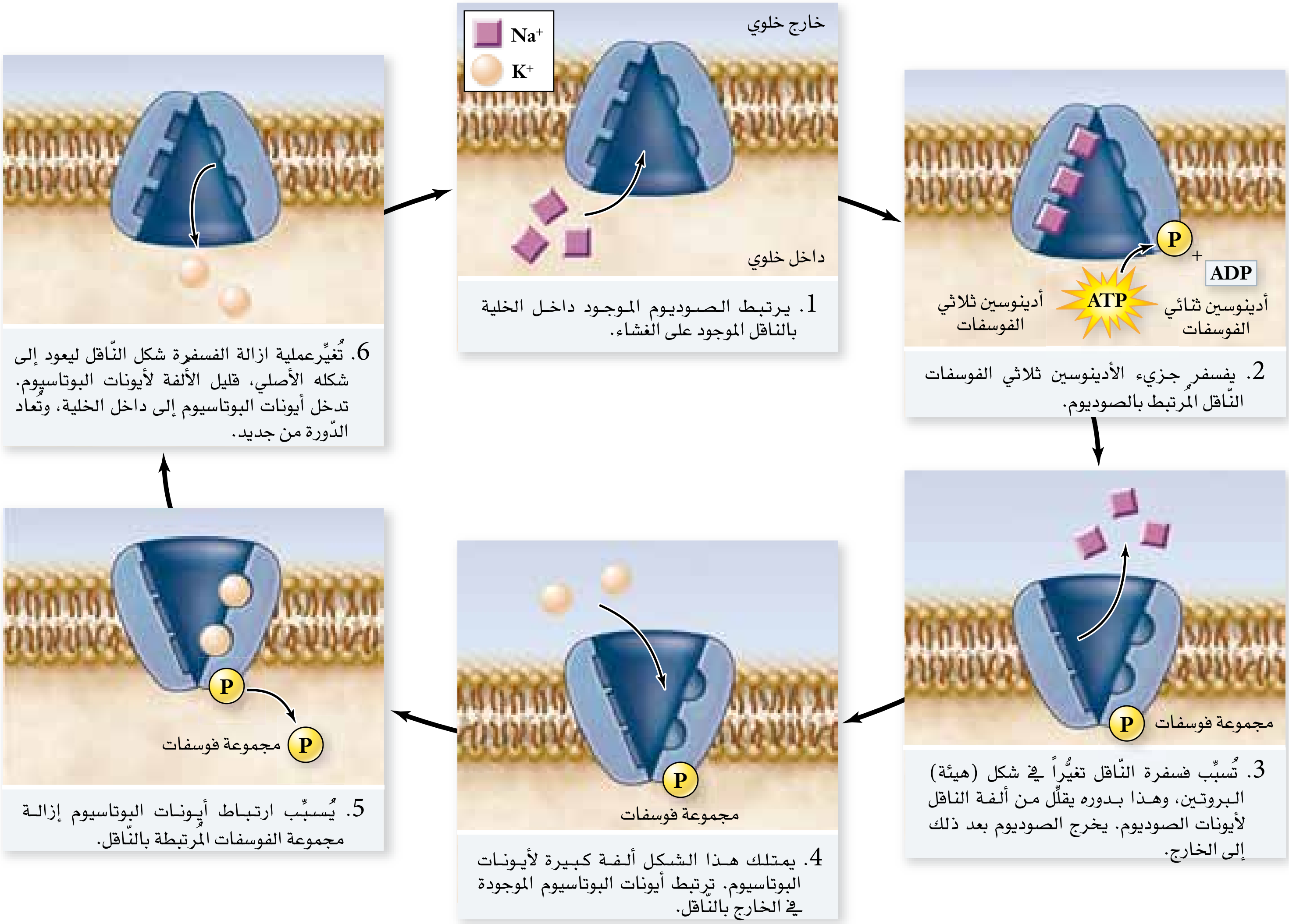
يُعَدّ النقل النشط من أهم الوظائف لأي خلية؛ لإنه يجعل الخلية قادرة على أخذ جزيئات إضافية من مادة ما موجودة في الأصل في السيتوبلازم بتركيز أعلى مما هو في السائل خارج الخلوي. يجعل النقل النشط الخلايا أيضًا قادرة على تحريك المواد خارج السيتوبلازم وإلى السائل خارج الخلوي على الرغم من تركيزها العالي الخارجي.

إن استخدام الطاقة على شكل أدينوسين ثلاثي الفوسفات في النقل النشط يكون مباشرًا أو غير مباشر. دعنا في البداية ندرس كيف يستخدم جزيء أدينوسين ثلاثي الفوسفات مباشرةً لنقل الأيونات ضد فرق التركيز.

تستخدم مضخة صوديوم- بوتاسيوم جزيء أدينوسين ثلاثي الفوسفات بشكل مباشر

تستخدم الخلية الحيوانية غير المنخرطة بنشاط الانقسام أكثر من ثلث الطاقة في النقل النشط لأيونات الصوديوم والبوتاسيوم. تمتلك معظم الخلايا الحيوانية تركيزًا منخفضًا من الصوديوم وتركيزًا عاليًا من البوتاسيوم في داخلها مقارنةً بما يحيط بها. إن المحافظة على هذا الفرق في التركيز يتم عن طريق ضخ الصوديوم إلى الخارج، ونقل البوتاسيوم إلى الداخل عن طريق النقل النشط.

إن البروتين الذي يقوم بهذا النقل لهذين الأيونين عبر الغشاء يُدعى **مضخة**



الشكل 5-15

مضخة صوديوم- بوتاسيوم. يَنقل النّاقل البروتيني المعروف بمضخة صوديوم- بوتاسيوم أيونات الصوديوم والبوتاسيوم عبر الغشاء. لكلّ ثلاثة أيونات من الصوديوم تُنقل خارج الخليّة، يتم نقل أيونين من البوتاسيوم للدّاخل. تعمل مضخة صوديوم-بوتاسيوم عن طريق تحليل جزيء الأدينوسين ثلاثي الفوسفات. تتغير ألفة هذه المضخة بعد إضافة أو حذف مجموعة الفوسفات، التي بدورها تُغيِّر شكل البروتين.

صوديوم - بوتاسيوم Sodium-potassium pump (الشكل 5-15).

يَستخدم هذا الناقل الطاقة المخزنة في جزيء الأدينوسين ثلاثي الفوسفات لنقل هذين الأيونين. في هذه الحالة، تُستخدم الطاقة في تغيير شكل الناقل البروتيني، وهذا التغير يغير بدوره من أُلفة هذا الناقل لأيونات الصوديوم والبوتاسيوم. يعد هذا توضيحًا ممتازًا يبيّن كيف أن تغيرات بسيطة في تركيب البروتين تؤثر في وظيفته.

إن أهم خاصية لمضخة صوديوم - بوتاسيوم هي أنها عملية نقل نشط تنقل الصوديوم والبوتاسيوم من المناطق ذات التركيز المنخفض إلى المناطق ذات التركيز المرتفع. هذا النقل هو عكس النقل السلبي الذي يتم في الانتشار والذي يحصل فقط باستخدام الطاقة الأيضية. تعمل مضخة صوديوم - بوتاسيوم من خلال التغيرات الشكلية الآتية في البروتين العابر للغشاء (ملخصة في الشكل 5-15).

خطوة 1. ترتبط ثلاثة أيونات Na^+ بالجانب السيتوبلازمي للبروتين مسببةً تغيرًا في شكله.

خطوة 2. يرتبط البروتين بشكله الجديد مع جزيء الأدينوسين ثلاثي الفوسفات، ويحطمه إلى أدينوسين ثنائي الفوسفات ومجموعة فوسفات. ينطلق الأدينوسين ثنائي الفوسفات، ولكن تبقى مجموعة الفوسفات مرتبطة تشاركيًا مع البروتين، ويصبح البروتين الآن مفسفرًا.

خطوة 3. تحث فسفرة البروتين على تغير آخر في البروتين. ينقل هذا التغير ثلاثة أيونات صوديوم عبر الغشاء، ومن ثم هي الآن خارج الخلية. في هذا التركيب الجديد، يمتلك البروتين أُلفة قليلة لأيونات الصوديوم، ومن ثم تنفك أيونات الصوديوم الثلاثة عن البروتين، وتنتشر إلى السائل خارج الخلوي.

خطوة 4. إن الشكل الجديد يمتلك أُلفة كبيرة لأيونات البوتاسيوم، إذ يرتبط اثنان من أيونات البوتاسيوم على جهة البروتين الخارجية حالما يفقد البروتين أيونات الصوديوم.

خطوة 5. إن ارتباط أيونات البوتاسيوم يسبب تغيرًا آخر في البروتين، هذه المرة يسبب هذا التغير انفكاك مجموعة الفوسفات المرتبطة.

خطوة 6. بعد أن تزال مجموعة الفوسفات، يعود البروتين إلى شكله الأصلي مطلقًا أيوني البوتاسيوم إلى السيتوبلازم. يمتلك هذا الشكل الجديد أُلفة قليلة لأيونات البوتاسيوم، ولهذا فإن أيوني البوتاسيوم المرتبطين ينفكان عن البروتين، وينتشران إلى داخل الخلية. إن الشكل الأصلي يمتلك أُلفةً كبيرة لأيونات الصوديوم، وعندما ترتبط هذه الأيونات به تبدأ دورة جديدة.

في كلّ دورة، تغادر الخلية ثلاثة أيونات من الصوديوم، ويدخل أيونان من البوتاسيوم. تساعد التغيرات في شكل البروتين التي تحدث خلال الدورة السريعة جدًا الناقل على القيام بنقل أكثر من 300 أيون صوديوم في الثانية. إن مضخة صوديوم–بوتاسيوم خاصة فقط بالخلايا الحيوانية، على الرغم من ذلك، تختلف الخلايا الحيوانية في عدد هذه المضخات التي تحتويها.

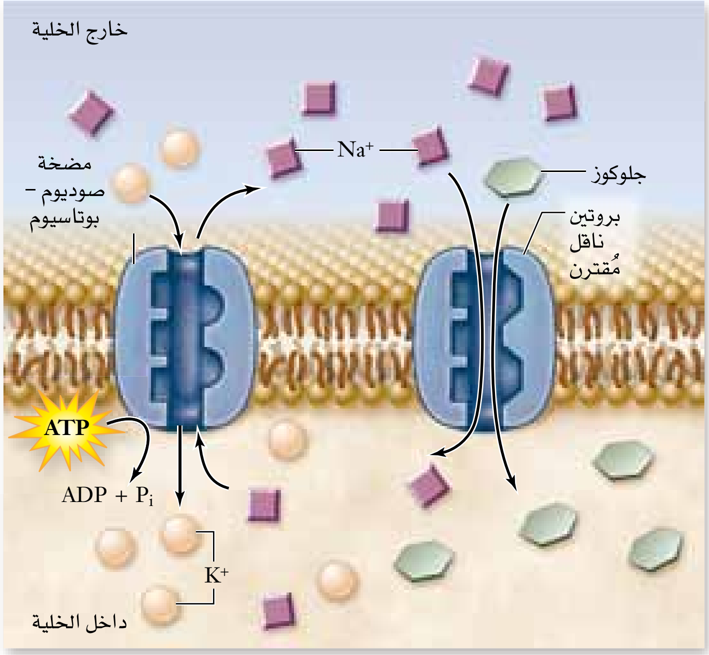
يستخدم النقل المُقترِن الأدينوسين ثلاثي الفوسفات بشكل غير مباشر

بعض الجزيئات تُنقل ضد التّركيز باستخدام الطاقة المُخزَّنة في فرق تركيز جزيء آخر. في هذه العمليّة التي تُسمّى **النّقل المُقترن Coupled transport**، ينتقل أحد هذه الجزيئات مع فرق التركيز مطلقًا طاقة تُستخدم لنقل الجزيء الآخر ضد فرق التّركيز. كما رأيت توًّا، لقد استُخدمت الطاقة المُخزَّنة في جزيئات الأدينوسين ثلاثي الفوسفات لإيجاد فرق تركيز عبر الغشاء. هذه الفروق في التركيز يمكن استخدامها لنقل جزيئات أخرى عبر الغشاء.

مثال على ذلك، دعنا ندرس النّقل النَّشط لجزيء الجلوكوز عبر الغشاء في الخلايا الحيوانية. يُعدّ الجلوكوز جزيئًا مهمًّا بسبب وجود أنواع كثيرة من النواقل له، واحد منها تمَّ مناقشته سابقًا في النقل السلبي. في المخلوقات الحية متعددة الخلايا، تمتلك الخلايا الطلائية في الأمعاء تركيزًا عاليًا للجلوكوز في داخلها مقارنةً مع خارجها، لكي تتمكن من نقل الجلوكوز ضدّ فرق التركيز له. لهذا، فإنها تحتاج إلى طاقة ونواقل مُختلفة غير تلك الأنواع الموجودة في الانتشار المُيسر للجلوكوز.

يَستخدم النّقل النَّشط الخاص بالجلوكوز فرق التّركيز للصوديوم الناتج عن مضخة صوديوم –بوتاسيوم مصدرًا للطاقة لنقل الجلوكوز إلى داخل الخلية. في هذا النظام، يرتبط الجلوكوز وأيونات الصوديوم مع البروتين الناقل، وبذلك يسمح لأيونات الصوديوم أن تنتقل مع فرق التركيز لها، مطلقةً طاقة تُستخدم لنقل الجلوكوز إلى داخل الخلية. في هذا النوع من النقل المقترن، ينتقل الجزيئان في الاتجاه نفسه عبر الغشاء؛ ولهذا يُسمّى الناقل موحد الاتجاه (الشكل 16.5).

في عملية مشابهة، يسمى **النقل مُتضاد الاتجاه Countertransport**، يُنقل الصوديوم إلى داخل الخلية مع نقل مادة أخرى، مثل أيونات الكالسيوم، أو أيونات الهيدروجين إلى الخارج. كما هو الحال في النقل النَّشط، ترتبط أيونات الصوديوم والمادة الأُخرى مع البروتين الناقل نفسه. في هذه الحالة، يُسمّى هذا البروتين،



الشّكل 5–16

النّقل المُقترن. ينقل البروتين الغشائي الصوديوم إلى داخل الخلية، مع فرق التركيز، وفي الوقت نفسه تُنقَل جزيئات الجلوكوز إلى داخل الخلية. إنّ فرقَ تركيز أيون الصوديوم الذي يقود الصوديوم، ويدفعه للدّخول إلى الخلية كبيرٌ، ويمكن استخدامه من قبل جزيئات السكر لتنتقل ضد فرق التّركيز إلى داخل الخلية. يُحافَظ على فرق تركيز الصوديوم عن طريق مضخة صوديوم–بوتاسيوم.

بالناقل مُتضادّ الاتجاه؛ لأن المواد ترتبط على الجوانب المتعاكسة للغشاء، وتتحرك في اتجاهات مختلفة. وفيه أيضًا، تستخدم الخلية الطاقة الناتجة من حركة أيونات الصوديوم مع فرق التركيز لقذف مادة ما ضد فرق التركيز لها. وفي النقل موحد الاتجاه والنّقل مُتضاد الاتجاه، تستخدم طاقة الوضع الموجودة في فرق التركيز لواحدة من الجزيئات لنقل جزيء آخر عكس فرق التركيز له. إنّ الاختلاف يكون في اتجاه حركة الجزيء الثاني بالنسبة إلى الجزيء الأول فقط.

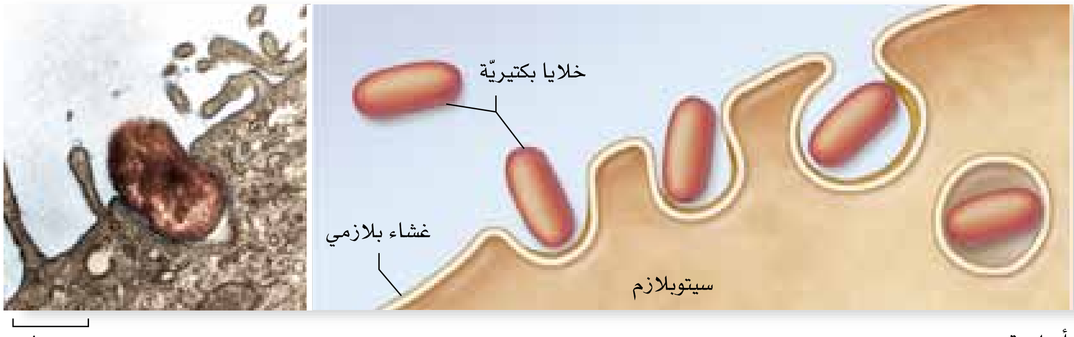
الجزيئات التي تحتاج إلى أن تتركز في داخل الخلية، أو تنتقل ضد فرق التركيز لها يجب أن تُنقل بالنّقل النشط. هذا النقل يحتاج إلى بروتينات ناقلة وطاقة، عادةً ما تكون هذه الطاقة على شكل أدينوسين ثلاثي الفوسفات. إنّ نقل جزيء ضد فرق التركيز يمكن أن يتم بازدواجه مع نقل جزيء آخر مع فرق التركيز له باستخدام الناقل نفسه.

6-5 النقل الحجمي (بمقادير كبيرة) عن طريق الإدخال الخلوي والإخراج الخلوي

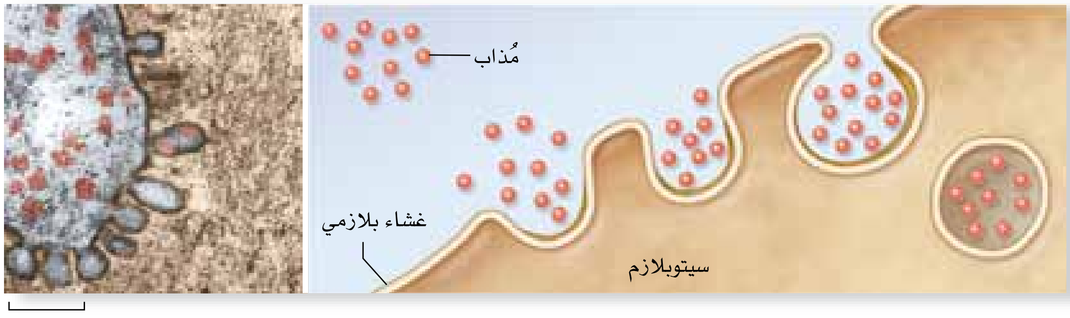
إنّ طبيعة الغشاء البلازمي الدُّهنية أظهرت مُشكلة أُخرى؛ فالمواد التي تحتاج إليها الخلية لنموها معظمها كبيرة مُستقطبة. ومن ثم، لا يمكن أن تمر عبر الحاجز الكاره للماء الذي تُشكِّله طبقتا الدُّهون في الغشاء. إذن، كيف تدخل هذه المواد إلى داخل الخلية؟ هناك عمليتان تدخلان في هذا النقل الحجمي (بمقادير كبيرة) هما: الإدخال الخلوي والإخراج الخلوي.

تدخل المواد بمقادير كبيرة الخلية في حويصلات

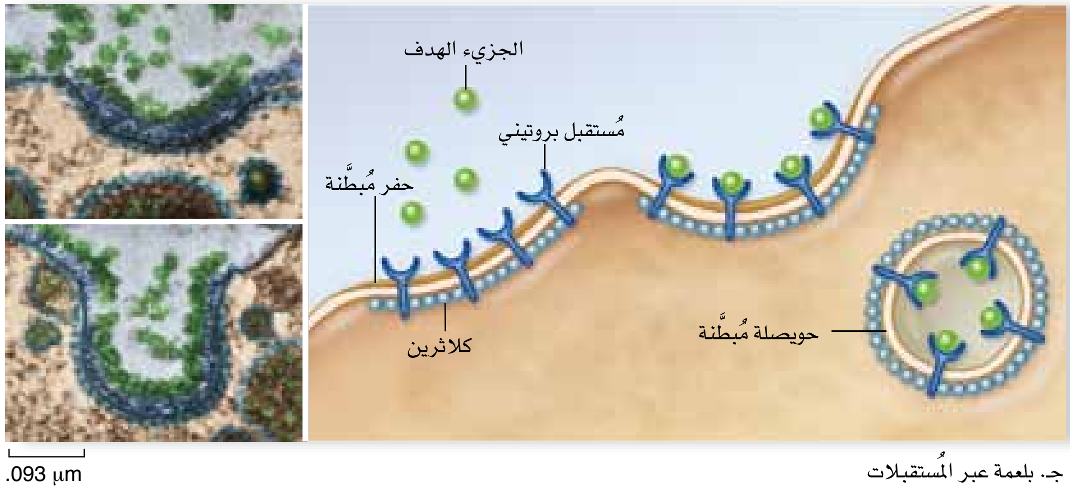
في عملية **الإدخال الخلوي Endocytosis**، يُغلِّف الغشاء الخلوي جزيئات الطعام والسوائل. تستخدم الخلايا ثلاثة أنواع من الإدخال الخلوي هي: البلعمة، والشرب الخلوي، والإدخال من خلال المستقبلات (الشكل رقم 5-17). تحتاج هذه العمليات إلى طاقة كما هو الحال في النّقل النَّشط تمامًا.



أ. بلعمة



ب. شرب خلوي



جـ. بلعمة عبر المُستقبلات

الشكل 5-17

الإدخال الخلوي. تعدّ (أ) البلعمة (ب) والشرب الخلوي أشكالًا من الإدخال الخلوي. في الإدخال الخلوي عبر المستقبلات (جـ)، تمتلك الخلية حفرًا مُغطّاة ببروتين كلاثرين الذي يبدأ بعملية الإدخال الخلوي بعد أن ترتبط الجزيئات المراد إدخالها بالمستقبلات الموجودة على الغشاء البلازمي. الصور المصغّرة هنا (تمّ إضافة الألوان الكاذبة إليها لتسهيل التمييز بين التراكيب): (أ) صورة مأخوذة بالمجهر الإلكتروني النفاذ تُبيِّن عملية بلعمة لبكتيريا، من نوع *Rickettsia tsutsugamushi*، عن طريق الخلايا الميزوثيلية لأنسجة بريتون الفأر. تدخل البكتيريا إلى داخل خلايا الفأر بعملية البلعمة، ومن ثم تتضاعف في السيتوبلازم. (ب) صورة مأخوذة بالمجهر الإلكتروني النفاذ لخلية عضلية ملساء تقوم بالشرب الخلوي. (جـ) حُفَر مُبطَّنة تظهر على الغشاء البلازمي لبويضة في مرحلة التّطوّر، مُغطاة بطبقة من البروتينات. عندما تتجمع الجزيئات المُناسبة عند هذه الحفر، تزداد الحفر عمقًا بشكل تدريجي، حتى تتحول في نهاية الأمر إلى حويصلة.

البلعمة والشرب الخلوي

إذا كانت المواد المُراد أخذها مُكوَّنة من أجزاء، مثل مخلوق حيّ ما، أو قطعة من مادة عضويّة (الشكل 5-17 أ)، فإن هذه العملية تسمّى بلعمة (**أكل الخلية**) **Phagoytosis** (إغريقيًّا *phagein* تعني "الأكل"+ *cytos* تعني "خلية"). لكن إذا كانت المواد المُراد أخذها سائلة (الشكل 5-17ب)، فتُسمّى العملية **الشربَ الخلوي Pinocytosis** (إغريقيًّا *pinein*، تعني "الشرب"). يُعَدُّ الشُّرب الخلوي شائعًا بين الخلايا الحيوانية. فمثلًا. تقوم البويضات في الثّدييّات، بعملية التغذية من الخلايا المحيطة عن طريق عملية الشرب الخلوي؛ حيث تفرز الخلايا المجاورة مواد غذائية تأخذها البويضات الناضجة.

تقوم الخلايا الحقيقية كلّها، عمليًّا، وبشكل مستمر بهذه الأنواع من عمليات الإدخال الخلوي، حيث تلتقط الجزيئات والمحلول خارج الخلوي في حويصلات، ومن ثَمَّ تقوم بابتلاعها. يختلف معدل حدوث الإدخال الخلوي من نوع خلية إلى نوع آخر. وسوف تُدهش لو علمت أن بعض أنواع خلايا الدم البيضاء تبتلع 25% من حجمها كل ساعة تقريبًا.

الإدخال من خلال المُستقبلات

تنتقل الجزيئات إلى داخل الخلايا الحقيقية- عادة - عن طريق **الإدخال من خلال مُستقبلات Receptor-mediated endocytosis**. ترتبط هذه الجزيئات في البداية مع مستقبلات محددة على الغشاء الخلوي. تحتوي الخلايا أنواعًا مختلفة من هذه المستقبلات على أغشيتها، وتكون مُتخصِّصة في نوع مُعيَّن من الجزيئات.

إنّ أجزاء المُستقبلات الواقعة في داخل الغشاء مُثبَّتة في حفرة مُسنَّنة مُغلَّفة من ناحية السيتوبلازم ببروتين يُسمّى (كلاثرين). تعمل كلّ حفرة من هذه الحفر، وكأنها مصيدة بالغة الصِّغر، حيث تُغلق لتُشكِّل حويصلة داخلية عندما تدخل بداخلها الجزيئات المُناسبة (الشكل 5-17 جـ). إنّ المُحفِّز لتكوين هذه المصايد هو ارتباط الجزيء المناسب مع المستقبلات الموجودة على الغشاء. عندما يحدث الارتباط، تستجيب الخلية بالإدخال الخلوي؛ هذه العملية غاية في الدِّقة والسرعة. بعد ذلك تصبح الحويصلات في داخل الخلية مُحمَّلة بالمواد التي تم إدخالها.

إنّ أحد الجزيئات التي تُؤخذ بهذه الطريقة البروتين الدهني منخفض الكثافة. يقوم هذا الجزيء بإدخال الكولسترول إلى داخل الخلية، حيث يدخل في تركيب الأغشية الخلوية. يؤدي الكولسترول دورًا مهمًّا في تحديد تيبُّس أغشية الجسم. في بعض الأحيان، تفتقر مستقبلات البروتين الدهني قليل الكثافة إلى ذيولها، ولهذا فهي لا تستطيع أن تُثبِّت نفسها في الحفر المُغطّاة بالكلاثرين، ومن ثم لا تحفز تكوين الحويصلات، يُسبِّب هذا مرضًا وراثيًّا عند الإنسان كثير الانتشار يُدعى ارتفاع نسبة الكولسترول بالدّم، حيث يبقى الكولسترول في مجرى الدم للأشخاص المصابين، ثمَّ يتجمع على شكل صفائح داخل الشرايين مُسبِّبًا جلطات قلبية.

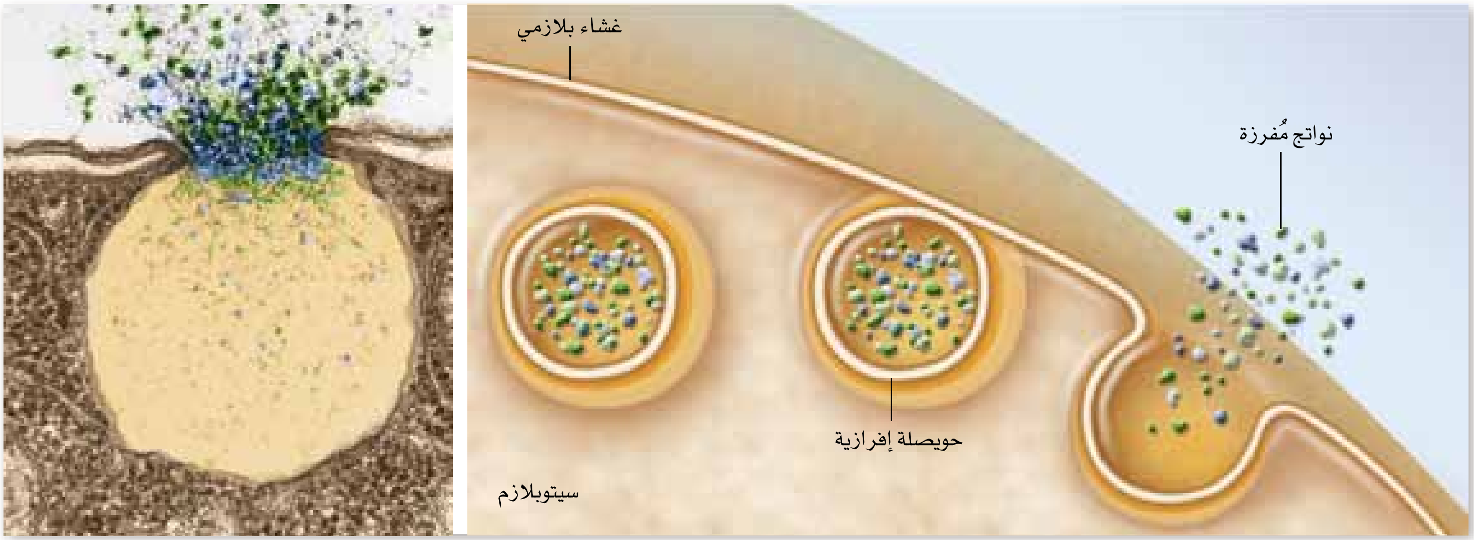
من المهم جدًا أن نفهم أنّ عملية الإدخال الخلوي لا تُدخِل المواد مُباشرة إلى داخل سيتوبلازم الخلية. حيث تبقى المواد الداخلة مفصولة عن السيتوبلازم بغشاء الحويصلة.

تستطيع المواد مغادرة الخلية عن طريق الإخراج الخلوي

عمليةُ **الإخراج الخلوي Exocytosis** عكسُ عملية الإدخال الخلوي؛ وهي طرح المواد من حويصلات عند سطح الخلية (الشكل 5-18). في الخلية النباتية، تُعَدُّ عملية الإخراج الخلوي طريقة مهمة لطرح المواد التي تحتاج إليها لبناء الجدار الخلوي عبر الغشاء البلازمي. إن طرح ما تحتويه الفجوات المنقبضة في الأوليات شكلٌ من أشكال الإخراج الخلوي. يُزوِّد الإخراج الخلوي في الخلايا الحيوانية الخلايا بآلية لإفراز كثير من الهرمونات، والمواد العصبية الناقلة، والأنزيمات الهاضمة، ومواد أُخرى.

آليات النقل عبر الغشاء الخلوي مُلخصة في جدول 5-2.

الجزيئات الكبيرة والمواد الأُخرى الضَخمة تستطيع دخول الخلية بالإدخال الخلوي، والخروج منها عن طريق الإخراج الخلوي. هذه العمليات تحتاج إلى طاقة. الإدخال الخلوي يمكن أن يتم من خلال مُستقبلات بروتينية موجودة على الغشاء تُحفز بدورها تكوين الحويصلات.



.069 μm

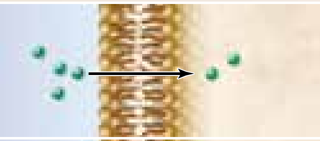
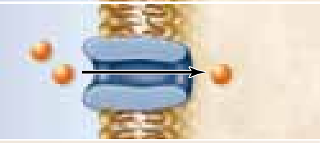
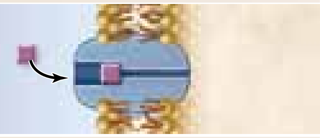
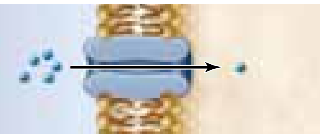
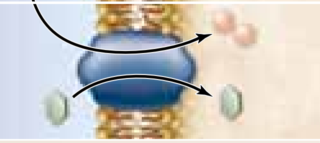
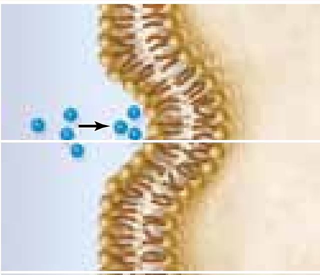
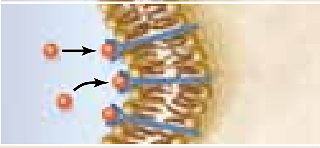
ب.

أ.

الشكل 5-18

الإخراج الخلوي. أ. تُفرَز البروتينات وجزيئات أُخرى من الخلايا في كُتَل صغيرة تُسمّى حويصلات، حيث تندمج أغشيتها مع الغشاء البلازمي للخلية، مطلقةً محتوياتها إلى خارج الخلية. **ب.** صورة مأخوذة بالمجهر الإلكتروني النفاذ لعملية الإخراج الخلوي مُلونة بألوان كاذبة.

الجدول 2-5 آليات النّقل عبر الأغشية الخلوية

العملية		آلية عملها	مثال
عمليات لا تحتاج إلى طاقة			
الانتشار			
المُباشر		الحركة الجزيئية العشوائية تُنتج محصلة انتقال للجزيئات غير المُستقطبة في اتجاه التّركيز الأقل.	حركة الأكسجين إلى داخل الخلية.
قناة بروتينية		تُنقل الجزيئات المستقطبة من خلال القناة البروتينية؛ مُحصِّلة الحركة في اتجاه التّركيز الأقل.	حركة الأيونات إلى داخل الخلية أو إلى خارجها.
الانتشار المُيسَّر			
ناقل بروتيني		يرتبط الجزيء بالبروتين الناقل على الغشاء، ومن ثم يعبر الغشاء؛ محصلة الحركة في اتجاه التّركيز الأقل.	حركة الجلوكوز إلى داخل الخلية.
الخاصيّة الأسموزية			
الثقوب المائية		انتشار الماء عبر الغشاء بالخاصية الأسموزية؛ يحتاج إلى تدرج أسموزي (فرق في تركيز الماء).	حركة الماء إلى داخل الخلية إذا وُضعت في محلول منخفض التركيز من المواد المُذابة.
عمليات تحتاج إلى طاقة			
النَّقل النَّشط			
ناقل بروتيني			
مضخّة صوديوم-بوتاسيوم		تستخدِم النّواقل الطاقةَ لنقل مادة ما عبر الغشاء ضدّ فرق التركيز.	حركة الصوديوم والبوتاسيوم ضدّ فرق التركيز لكلّ منهما.
النّقل المُقترن		تُنقل الجزيئات عبر الغشاء ضدّ فرق التركيز لها عن طريق النقل المقترن لأيون الصوديوم أو الهيدروجين مع فرق التركيز لكلّ منهما.	نقل الجلوكوز إلى داخل الخلية ضدّ فرق التركيز باستخدام فرق تركيز الصوديوم.
الإدخال الخلوي			
حويصلة غشائية			
أكل خلوي		تُبتلع الجزيئات بعد أن يكتنفها الغشاء، ومن ثمَّ تُكوِّن حويصلة.	ابتلاع البكتيريا عن طريق خلايا الدم البيضاء.
شرب خلوي		تُبتلَع قطرات السائل بعد أن يحيط بها الغشاء، ومن ثمَّ تُكوِّن حويصلة.	تغذية البويضات في الإنسان.
الإدخال الخلوي عن طريق المُستقبلات		يبدأ الإدخال الخلوي بعد ارتباط المادّة بمستقبل مُحدَّد، حيث يُسبِّب هذا تكوّن حويصلة مُحاطة بالكلاثرين.	إدخال الكولسترول إلى داخل الخلايا.
الإخراج الخلوي			
حويصلة غشائية		تندمج الحويصلات مع الغشاء الخلوي، ومن ثُمّ تُقذف المُحتويات إلى الخارج.	إفراز المُخاط؛ إفراز النواقل العصبية.

مراجعة المفاهيم

1-5 تركيب (بناء) الأغشية

الغشاء المُحيط بالخلايا الحية غطاء مُكوَّن من طبقتين من الدُّهون المُفسفرة والبروتينات المُشترَكة معها (الشكل 5-2).

- يتكوّن الغشاء من طبقتين من الدُّهون المُفسفرة، بحيث تكون المناطق الكارهة للماء مُوجّهة إلى الداخل والمناطق المحبة للماء مُوجّهة نحو الخارج.
- يتكوَّن النموذج الفسيفسائي السائل من بروتينات تعوم على طبقتي الدُّهون أو فيهما.
- البروتينات المكملة في الغشاء تعبر الغشاء بشكل كامل، ولها منطقة خارج خلوية، وأخرى داخل خلوية.
- البروتينات المحيطية في الغشاء تدخل في تركيب الغشاء، لكنها ليست أجزاء متكاملة في الغشاء.
- تتكوَّن الشبكة الداخلية البروتينية من خيوط الهيكل الداخلي، والبروتينات الجانبية للغشاء.
- يحتوي الغشاء على بروتينات سُكَّرية، ودهون سُكَّرية تعمل بوصفها علامات مُحدِّدة لهوية الخلية.
- يحتوي الغشاء على مناطق صغيرة مُميَّزة باحتوائها على تراكيب دهنية وبروتينية. مثل الطوّافة الدُّهنية، التي تحتوي على الكوليسترول.

2-5 الدُّهون المُفسفرة: أساس الغشاء الخلوي

تتكون الدُّهون المُفسفرة من حمضين دهنيين، ومجموعة فوسفات، مُرتبطة جميعها مع جزيء جليسرول ثلاثي الكربون.

- تعدّ مجموعة الفوسفات مُحبة للماء؛ لأنها مُستقطبة، وتحمل شحنة سالبة.
- تعدّ الأحماض الدُّهنية جزيئات غير مُستقطبة وكارهة للماء، وتتجه بعيدًا عن الرأس المُستقطَب للدُّهون المُفسفرة.
- إنّ الجزء الدّاخلي غير المُستقطب لطبقتي الدُّهون يمنع مرور الماء والمواد الذائبة فيه.
- تستطيع جزيئات الدُّهون المُفسفرة والبروتينات غير المُثبَّتة الانتشار بشكل جانبي في الغشاء الخلوي.
- الطبيعة السائلة للغشاء يمكن أن تتغير بتغيُّر تركيب الأحماض الدُّهنية في الغشاء.

3-5 البروتينات: مكوِّنات مُتعدِّدة الوظائف

تحتوي الأغشية الخلوية على بروتينات مُتعدِّدة تقوم بوظائف مختلفة.

- البروتينات المكملة في الغشاء تمتلك واحدًا أو أكثر من المناطق الكارهة للماء، التي تعبر الغشاء.
- النواقلُ بروتيناتٌ مكملة موجودة في الغشاء لنقل مواد مُحدَّدة عبر الغشاء.
- أنزيمات التفاعلات الأيضية عادة، تكون على السطح الداخلي للغشاء.
- المُستقبلات الموجودة على سطح الخلية (المستقبلات سطح الخلوية) تستجيب للرسائل الكيميائية الخارجية وتُغيِّر الظُّروف داخل الخلية.
- العلامات السطح خلوية تُحدِّد هوية الخلية للخلايا الأُخرى.
- بروتينات التصاق الخلايا تربط الخلايا ببعضها.
- البروتينات السطحية التي ترتبط مع الخلايا الأُخرى ترتبط مع الهيكل الخلوي الدّاخلي.
- ترتبط البروتينات السّطحية بالسّطح عن طريق المناطق غير المُستقطبة المغمورة في وسط الطبقتين وعن طريق تفاعلها مع المناطق المُستقطبة للدُّهون المُفسفرة.

4-5 النقل السِّلبي عبر الغشاء

النقل عبر الغشاء يمكن أن يحدث عن طريق الانتشار- إما بشكل مباشر عبر الغشاء للمواد الكارهة للماء أو من خلال القنوات والنواقل البروتينية للمواد المحبة للماء.

- الانتشار البسيط حركة سلبيَّة (دون الحاجة إلى الطاقة) للمواد مع فرق التركيز الكيميائي أو الكهربائي.
- يُشكِّل الوسط الكاره للماء في الغشاء الخلوي حاجزًا يمنع مرور الجزيئات المُستقطبة خلاله.
- البروتينات الموجودة في الغشاء تسمح للانتشار أن يكون انتقائيًّا.
- تمتلك القنوات البروتينية جزءًا داخليًّا محبًّا للماء، يسمح بمرور الجزيئات خلالها.
- تمتلك القنوات التي تسمح بمرور الأيونات جزءًا داخليًّا مميهًا تستطيع الأيونات المرور خلاله اعتمادًا على تركيزها.
- ترتبط النواقل البروتينية بجزيئات مُحدَّدة تُسهِّل الانتشار. إنّ سرعة الانتشار المُيسّر تعتمد على عدد النواقل البروتينة المُستخدمة.
- الخاصية الأسموزية هي حركة الماء عبر الغشاء، ويعتمد اتجاه الحركة على تركيز المذاب على جانبي الغشاء (الشكل 5 - 12).
- المحاليل يمكن أن تكون متساوية التّركيز، وذات تركيز عالٍ، وذات تركيز منخفض للمادة المُذابة (المُذاب). الخلايا الموجودة في المحلول متساوي التركيز لا تأخذ الماء، الخلايا الموجودة في المحلول عالي التركيز للمادة المُذابة تأخذ الماء بالخاصية الأسموزية، الخلايا في المحلول قليل التركيز للمادة المُذابة تفقد الماء بالخاصيّة الأسموزية.
- الثقوب المائية تُسهِّل انتشار الماء. وهي مُختصَّة فقط في الماء أو الجزيئات المرتبطة به.
- تُحافظ الخلايا على التوازن الأسموزي عن طريق قذف الماء إلى الخارج، وبالمُحافظة على تركيز المادة المذابة في داخل الخلية مساويًا لتركيزها في خارج الخلية أو في حالة الخلايا النباتية، عن طريق ضغط الامتلاء الناتج من وجود الجدار الخلوي.

5-5 النّقل النَّشط عبر الغشاء

يحتاج نقل الجزيئات ضد فرق التركيز، من المنطقة ذات التّركيز المُنخفض إلى المنطقة ذات التّركيز المُرتفع، إلى طاقة.

- يستخدِم النّقل النَّشط بروتينات ناقلة مُتخصِّصة.
- النواقل الأُحادية تنقل جزيئات مُحدَّدة في اتجاه واحد.
- النواقل موحدة الاتجاه تنقل جزيئين في الاتجاه نفسه.
- النواقل مُتضادة الاتجاه تنقل جزيئين في اتجاهين مُختلفين.
- يحدث النّقل المُقترن عندما تُستخدم الطاقة الناتجة من انتشار جزيء ما لنقل جزيء آخر ضدّ فرق التّركيز له.
- النّقل مُتضاد الاتجاه شبيه بالنّقل المُقترن، إلا أنّه يختلف في اتجاه حركة الجزيء الثاني مقارنة مع حركة الجزيء الأول.
- تعدّ مضخة صوديوم-بوتاسيوم مثالًا على ناقل بروتيني يعمل عن طريق الأدينوسين ثلاثي الفوسفات -ينقل الصوديوم خارج الخلية والبوتاسيوم داخل الخلية ضدّ فرق التركيز لكلٍّ منهما.

6-5 النقل الحجمي بمقادير كبيرة عن طريق الإدخال الخلوي والإخراج الخلوي

يُستخدم النقل بمقادير كبيرة لنقل المواد التي لا تستطيع المرور خلال الغشاء الخلوي.

- تقوم عملية الإدخال الخلوي بإدخال المواد إلى داخل الخلية بعد أن يحيط الغشاء بالمواد المراد إدخالها، ومن ثم تُكوِّن انغمادًا داخليًّا يتحول تدريجيًّا إلى حويصلة تستقر داخل الخلية.
- البلعمةُ شكلٌ من أشكال الإدخال الخلوي، تقوم بإدخال الجزيئات الصلبة الكبيرة.
- الشربُ الخلوي شكلٌ من أشكال الإدخال الخلوي، يقوم بإدخال السائل الخارج الخلوي.
- الإدخال الخلوي عن طريق المستقبلات يقوم بإدخال مواد مُحدَّدة ترتبط بالمُستقبلات على سطح الغشاء الخلوي.
- الإخراج الخلوي هو طرح المواد من الخلية عن طريق اندماج الحويصلات مع الغشاء طارحةً ما تحتويه إلى الخارج.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. إن وصف الغشاء "بالفسيفسائي السائل" يعني أنّ:
   أ . جزيئات الماء تشكّل جزءًا من الغشاء.
   ب. الغشاء هو فسيفسائي من ناحية الدُّهون المفسفرة والبروتينات.
   جـ. الدُّهون المُفسفرة في الغشاء تستطيع الحركة.
   د . الغشاء مصنوع من بروتينات ودهون قادرة على الحركة بحرية.
2. الصفة الكيميائية التي تميّز البروتينات في الغشاء الخلوي هي:
   أ . تمتلك مناطق تحتوي على أحماض أمينية كارهة للماء.
   ب. تمتلك مناطق تحتوي على أحماض أمينية محبة للماء.
   جـ. مُستقطبة.
   د . تُشكل روابط هيدروجينية مع الذيول المُكوَّنة من الأحماض الدُّهنية التّابعة للجزيئات الدهنية.
3. الصفة الكيميائية التي تميز المنطقة الداخلية لطبقتي الدُّهون المُفسفرة هي:
   أ . كارهة للماء. ب. مُحبة للماء.
   جـ. مُستقطبة. د . مُشبعة.
4. تكيفت بعض خلايا البكتيريا مع درجات الحرارة المُنخفضة عن طريق:
   أ . زيادة كمية الكولسترول في غشائها الخلوي.
   ب. تغيّر كمية البروتينات الموجودة في الغشاء.
   جـ. زيادة عدد الروابط الثنائية بين C – C في الأحماض الدُّهنية للدُّهون المُفسفرة.
   د . تقليل معدل انتشار الدُّهون المُفسفرة.
5. تتحدَّد وظائف الغشاء للخلية بـِ:
   أ . درجة إشباع الأحماض الدُّهنية في طبقتي الدُّهون المُفسفرة.
   ب. موقع الغشاء في الخلية.
   جـ. وجود الطوّافات الدُّهنية والكولسترول.
   د . عدد البروتينات في الغشاء وأنواعها.
6. مناطق البروتينات المكملة في الخلية:
   أ . مُكوَّنة من أحماض أمينية كارهة للماء.
   ب. عادة ما تكون تركيب- ألفا (α) الحلزوني.
   جـ. تعبر الغشاء عددًا من المرات.
   د . جميع ما ذكر.
7. العوامل (المُتغيرات) التي تُحدِّد إمكانية مرور جزيء غير مُستقطب عبر الغشاء عن طريق الانتشار السلبي هي:
   أ . تركيب طبقتي الدُّهون المُفسفرة.
   ب. اختلاف تركيز الجزيء عبر الغشاء.
   جـ. وجود بروتينات ناقلة في الغشاء.
   د . جميع ما ذكر.
8. واحدٌ مما يأتي لا يساهم في النَّفاذية الانتقائية للأغشية البيولوجية:
   أ . درجة نوعية البروتينات الناقلة في الغشاء.
   ب. درجة انتقائية القنوات البروتينية في الغشاء.
   جـ. العائق الكاره للماء لطبقتي الدُّهون المُفسفرة.
   د . تَشكُّل الروابط الهيدروجينية بين الماء ومجموعات الفوسفات.
9. واحد من البروتينات الغشائية الآتية لا يستخدم الانتشار في عمله:
   أ . القنوات البروتينية للأيونات. ب. النواقل البروتينية.
   جـ. الثقوب المائية. د . مضخة صوديوم-بوتاسيوم.
10. تعتمد حركة جزيئات الماء عبر الغشاء على:
   أ . تركيز المذيب. ب. تركيز المذاب.
   جـ. وجود النواقل البروتينية. د . جهد الغشاء.
11. إذا وُضِعَت خليةٌ ما في بيئة متساوية التركيز بالنسبة إلى الخلية، فواحد مما يأتي صحيح:
   أ . ستكتسب الخلية الماء، ومن ثم تنفجر.
   ب. لن تمرّ جزيئات الماء عبر الغشاء، ولهذا لن يكون هناك تأثير.
   جـ. الخاصية الأسموزية ستحدث، ولن يكون هناك مُحصِّلة اكتساب أو فقدان في حجم الخلية.
   د . ستفقد الخلية الماء وتنكمش.
12. يتشابه النّقل النَّشط والنّقل المُقترن في أنّ:
   أ . كليهما يستخدم الأدينوسين ثلاثي الفوسفات لحركة الجزيئات.
   ب. النّقل النَّشط يُكوِّن فرقًا في التركيز، أما النّقل المُقترن فلا يُكوِّن ذلك.
   جـ. النّقل المُقترن يستخدم فرق التركيز المُتكوِّن بفعل النّقل النّشط.
   د . النّقل النَّشط ينقل جزيئًا واحدًا، ولكن النقل المُقترن ينقل جزيئين.
13. في عملية الإدخال الخلوي من خلال المُستقبلات، تكون المُستقبلات بروتينات ________، في حين أن بروتين كلاثرين مثال على بروتينات ________ في الغشاء.
   أ . نواقل؛ قنوات. ب. عبر غشائية (مكملة)؛ طرفية.
   جـ. مضخة؛ نواقل أُحادية. د . بلعمة؛ شرب خلوي.
14. الآلية التي لا تُعدّ من آليات إدخال المواد إلى الخلية هي:
   أ . الإخراج الخلوي. ب. الإدخال الخلوي.
   جـ. الشرب الخلوي. د . البلعمة.

أسئلة تحدٍّ

1. يصف الشكل 5-4 تجربة تقليدية تُظهر قدرة البروتينات على الحركة في الغشاء الخلوي. يُبيِّن الجدول الآتي ثلاث تجارب مُختلفة تمّت باستخدام خلايا مُندمجة ومُعلَّمة مأخوذة من الإنسان والفأر.

تجربة	الظروف	درجة الحرارة (س°)	النتائج
1	اندماج خلية من إنسان وخلية من فأر.	37	تختلط البروتينات
2	اندماج خلية من إنسان، وخلية من فأر بوجود مثبِّط لجزيء الأدينوسين ثلاثي الفوسفات.	37	تختلط البروتينات
3	اندماج خلية من إنسان وخلية من فأر.	4	لا تختلط البروتينات

ما الاستنتاج الذي يمكن أن تصل إليه عن طبيعة حركة هذه البروتينات؟

2. كلّ جزء من نظام الأغشية الدّاخلية للخلية يتصل مع الغشاء البلازمي. باستخدام الرسم، ارسم خلية تحتوي على الشبكة الأندوبلازمية الخشنة، وجهاز جولجي، وحويصلة، والغشاء الخلوي. ابدأ من الشبكة الأندوبلازمية الخشنة، واستخدم لونين مُختلفين لتُميِّز النصفين الدّاخلي والخارجي لطبقتي الغشاء في كلّ واحدة من هؤلاء. ماذا تلاحظ؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS

الفصل 6

الطاقة والأَيض
Energy and Metabolism

مقدّمة

يمكن النظر إلى الحياة بوصفها تدفقًا متواصلًا للطاقة الموجهة إلى المخلوقات الحية لعمل الأنشطة الضرورية للحياة. إن الخصائص الأساسية التي نعرّف بها الحياة هي: الانضباط، والنمو والتكاثر، والاستجابة، والتنظيم الداخلي. وتتطلب جميعها تزويدًا متواصلًا من الطاقة. كلّ من الأسد والزرافة يحتاج إلى أن يأكل لتوفير الطاقة لمجموعة متنوعة من الأنشطة الخلوية. وإذا ما توقفت مصادر الطاقة، فإن هذا يؤدي إلى توقف الحياة. لذا، فإن دراسة مستفيضة للحياة ستكون مستحيلة دون مناقشة **حركيات الطاقة الحيوية Bioenergetic**، وتحليل الطرق التي تسيّر الطاقة فيها أنشطة المخلوقات الحية. في هذا الفصل، سنركز على الطاقة من حيث طبيعتها وكيفية تحولها خلال التفاعلات الكيميائية.

موجز المفاهيم

1-6 تدفق الطاقة في الأنظمة الحيوية

- *الطاقة تأخذ أشكالًا متعددة.*
- *تزوّدُ الشّمس الأنظمة الحيوية بالطاقة.*
- *تنقل تفاعلات التأكسد والاختزال الإلكترونات خلال تكوين الروابط وتحطمها.*

2-6 قوانين الديناميكا الحرارية والطاقة الحرّة

- *ينصُّ القانون الأول على أن الطاقة لا تفنى أو تُستحدث.*
- *ينصّ القانون الثاني على أن جزءًا من الطاقة يُفْقَدُ، في حين يزداد عدم النظام (الفوضى)*
- *يمكن توقع التفاعلات الكيميائية على أساس التغير في الطاقة الحرّة.*
- *تحتاج التفاعلات الكيميائية الذاتية إلى طاقة تنشيط.*

3-6 ATP: عملة الطاقة في الخلية

- *تخزن الخلية الطاقة في روابط ATP وتطلقها منها.*
- *تَحلّلُ ATP يدفع التفاعلات التي تتطلب الطاقة.*
- يتم تدوير ATP بشكل مستمر.

4-6 الأنزيمات: العوامل المساعدة البيولوجية

- *الأنزيمات تغير طاقة التنشيط للتفاعلات.*
- *تتشكل المواقع الفعالة في الأنزيمات بما يلائم شكل مادة التفاعل.*
- *توجد الأنزيمات بأشكال مختلفة.*
- تؤثر العوامل البيئية وعوامل اخرى في نشاط الأنزيمات

5-6 الأيض: الوصف الكيميائي لوظيفة الخلية

- *تنظم المسالك (المسارات) الكيميائية الحيوية التفاعلات الكيميائية في الخلايا.*
- *نشوء المسالك الكيميائية الحيوية حصل بشكل تدريجي.*
- *ينظم التثبيط بالتغذية الراجعة بعض المسالك الكيميائية الحيوية.*

1-6 تدفق الطاقة في الأنظمة الحيوية

تُعرف الديناميكا الحرارية، بأنها فرع الكيمياء الذي يهتم بتحولات الطاقة. إن أنشطة الخلية مُسيطَرٌ عليها من خلال قوانين الطبيعة والكيمياء، لذا، فإن علينا فهم هذه القوانين؛ لنتمكن من فهم كيفية عمل الخلايا.

الطاقة تأخذ أشكالًا متعددة

تُعرَّفُ **الطاقة Energy** بأنها القدرة على القيام بعمل. ويمكن القول: إن الطاقة توجد على شكلين: طاقة حركية، وطاقة كامنة أو طاقة الوَضع (الشكل 6-1). **فطاقة الحركة Kinetic energy** المتوافرة في بعض التراكيب والجزيئات يمكن أن تدفع حركة الجزيئات أو التراكيب الأخرى. أما **طاقة الوضع Potential energy** فهي طاقة مُخزّنة تمتلكها التراكيب غير المتحركة. إن رفع حجر إلى منطقة مرتفعة يُكسب الحجر طاقةً في موضعه الجديد. وإذا سقط الحجر إلى أسفل، فإن جزءًا من طاقة الجاذبية الأرضية المخزنة به تتحول إلى طاقة حركية. وكذلك، فإن كثيرًا من الأنشطة التي تقوم بها المخلوقات الحية تتضمن تحولات من طاقة الوضع إلى طاقة حركة.

تأخذ الطاقة أشكالًا متعددة، منها: الميكانيكية، والحرارية، والصوتية، والكهربائية، والضوئية، والإشعاعية. وحيث إنها تأخذ أشكالًا مختلفة، فإن الطاقة يمكن أن تقاس بطرق عدّة. إن أكثر الطرق ملاءمة لقياس الطاقة هي الشكل الحراري؛ لأن أشكال الطاقة جميعها يمكن تحويلها إلى حرارة. وفي الواقع أن تعبير الديناميكية الحرارية *Thermodynamics* يعني ببساطة التغيرات الحرارية.

إن وحدة الحرارة الأكثر استخدامًا في علوم الحياة هي الكيلو سعر (Kcal) حيث يساوي الكيلو سعر 1000 سعر (Cal). أما السعر فيعادل الحرارة اللازمة لرفع درجة حرارة جرام واحد من الماء درجة حرارة واحدة سيلسيوس(C°) (وفي علوم التغذية والأطعمة يُستخدم السعر، ويقصد به كيلو سعر). وتوجد وحدة أخرى لقياس الطاقة تسمى الجول *Joule* حيث يساوي الجول الواحد 0.239 سعرًا حراريًّا.

تزودُ الشّمس الأنظمةَ الحيوية بالطاقة

تستمد المخلوقات الحية طاقتها من الشّمس. تزوّد الشّمس الأرض بما يعادل 13×10^{23} سعر في العام الواحد، أو 40 مليون مليار سعر في الثانية. تمتص النباتات، والطحالب، وبعض أنواع البكتيريا جزءًا بسيطًا من هذه الطاقة عبر عملية البناء الضوئي.

تُستخدم الطاقة الشّمسية المكتسبة خلال عملية البناء الضوئي لضمِّ جزيئات صغيرة (الماء وثاني أكسيد الكربون) لتكوين جزيئات أكثر تعقيدًا (السّكريات). تحوّل هذه العملية الكربون اللاعضوي إلى الشكل العضوي، وبذلك يتم خزن طاقة الشّمس بشكل طاقة وضع في الروابط التشاركية بين الذّرات المكوّنة للسّكّر.

أ. طاقة الوضع

ب. طاقة الحركة

الشكل 6-1

طاقتا الوَضع والحركة. (أ) الأجسام التي لها القدرة على الحركة، ولكنها لا تتحرك لديها طاقة وَضْع. الطاقة اللازمة لصعود طفلة على الزلاجة تُخزّن بوصفها طاقة وَضع. (ب) الأجسام عند حركتها تمتلك طاقة حركة. طاقة الوَضْع المخزّنة يتم انبعاثها بوصفها طاقة حركة خلال نزول الطفلة على الزلاجة.

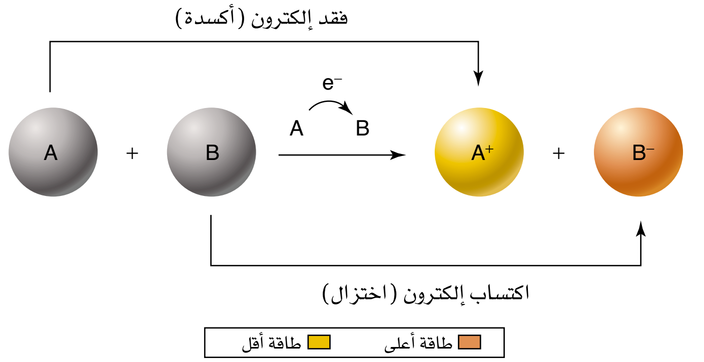
إن تحطيم الروابط بين الذّرات يحتاج إلى طاقة. وفي الحقيقة تُقاس قوة الروابط التشاركية بمقدار الطاقة اللازمة لتحطيمها. فمثلًا، يلزم 98.9 كيلو سعر لتحطيم الروابط الموجودة بين الكربون والهيدروجين في مول واحد (6.023×10^{23}) من الجزيئات العضوية.

ولهذا تستخدم جزيئات الدهون التي تحتوي على عدد كبير من هذه الروابط لتخزين الطاقة. فأكسدة مول واحد من الحمض الدهني المشبع والمحتوي على 16 ذرة كربون يولّد طاقة تساوي 2340 كيلو سعر.

تنقل تفاعلات الأكسدة والاختزال الإلكترونات خلال تكوين الروابط أو تحطمها.

يمكن استخدام الطاقة المختزنة في الروابط الكيميائية خلال التفاعلات الكيميائية لتكوين روابط جديدة. في بعض هذه التفاعلات الكيميائية، يتم نقل الإلكترونات بين الذرات أو الجزيئات، فإذا فقد إلكترون من ذرة أو جزيء فإن العملية التي أدت إلى فقدان الإلكترونات تسمى عملية **الأكسدة Oxidation** لأن الأكسجين هو المستقبل الأكثر شيوعًا للإلكترونات في الأنظمة الحيوية. وفي المقابل، فإن اكتساب الإلكترونات من قِبَل ذرّة أو جزيء يسمى عملية **اختزال Reduction**. الشكل المختزل للجزيئات يمتلك مستوى طاقة أعلى من الذي يملكه الشكل المؤكسد (الشكل 6-2).

يحصل التأكسد والاختزال دائمًا بشكل متزامن؛ لأنّ كلّ إلكترون يُفقد من إحدى الذرات خلال عملية الأكسدة تكتسبه ذرة أخرى خلال عملية الاختزال. ولهذا، فإن التفاعلات الكيميائية من هذا النوع تسمى تفاعلات **الأكسدة والاختزال Oxidation-reduction (Redox)**. ويؤدي هذا النوع من التفاعلات دورًا أساسيًّا في انتقال الطاقة خلال الأنظمة الحيوية.



الشكل 6-2

تفاعلات الأكسدة والاختزال. التأكسد: فقدان إلكترون، والاختزال: اكتساب إلكترون. في هذا المثال، الشحنات على الجزيئين A و B موضحة أعلى الحرف الممثل لكلّ جزيء. الجزيء A يفقد الطاقة عندما يفقد إلكترونًا، والجزيء B يكتسب الطاقة عند اكتسابه إلكترونًا.

في الفصلين القادمين سوف تتعلم تفاصيل كيفية حصول المخلوقات الحية على الطاقة من خلال أكسدة المواد العضوية، في عملية التنفس، ومن خلال تعريف الطاقة أنها القدرة على إنجاز شغل. ويكون هذا إما طاقة مرتبطة بالحركة، أو طاقة الحركة، أو مُختزنة بشكل طاقة وَضْع. المصدر الأساسي للطاقة في النظام الحيوي هو الشّمس. تستمد المخلوقات الحية الطاقة من تفاعلات الأكسدة والاختزال التي تنتقل فيها الإلكترونات من جزيء إلى آخر.

2-6 قوانين الديناميكا الحرارية والطاقة الحرّة

أنشطة المخلوقات الحية جميعها هي: النمو، والحركة، والتفكير، وحتى قراءة هذه الكلمات تتضمن تغيرات في الطاقة. توجد مجموعة من القوانين الكونية تُسمى قوانين الديناميكا الحرارية التي تتحكم في تحولات الطاقة في الكون ابتداء من الانشطار النووي، وانتهاء إلى تحليق الطيور في الهواء.

ينصّ القانون الأول على أن الطاقة لا تَفْنى ولا تُسْتَحْدث

القانون الأول للديناميكا الحرارية يهتم بكمية الطاقة الموجودة في الكون. فالطاقة لا يمكن تكوينها أو إفناؤها، ولكن يمكن فقط تحويلها من شكل إلى آخر (مثال: تحويل طاقة الوّضْع إلى طاقة حركة) وتبقى كمية الطاقة في هذا الكون ثابتة.

عندما يفترس الأسد الزرافة يعمل للحصول على الطاقة، وليس صناعة طاقة جديدة، أو الحصول على الطاقة من أشعة الشّمس. ما يقوم به الأسد هو ببساطة، نقل جزء من الطاقة المُخزنة في أنسجة الزرافة إلى جسمه تمامًا، كما قامت الزرافة بالحصول على الطاقة المختزنة في الأنسجة النباتية التي تستهلكها خلال حياتها.

يقوم كلّ مخلوق حيّ بنقل طاقة الوضع الكيميائية المخزنة في بعض الجزيئات إلى جزيئات أخرى، تُخزّن على شكل روابط جديدة، أو تحوّل إلى أشكال أخرى مثل الطاقة الحركية، وطاقة الضَّوء أو الكهرباء.

خلال تحولات الطّاقة، يضيع جزء من الطاقة إلى البيئة على شكل **حرارة Heat** التي تعد مقياسًا لحركة الجزيئات العشوائية (وهو من ثم مقياس للطاقة الحركية). وتتدفق الطاقة في النظام الحيوي باستقرار، وفي اتجاه واحد مَعَ دخول طاقة جديدة من الشّمس لتعويض الطّاقة التي تُفقد على شكل حرارة.

يمكن الاستفادة من الحرارة لعمل نشاط ما -فقط- عندما يكون هناك فرق في الحرارة بين منطقتين. وتعدّ الخلايا ذات حجم صغير جدًا، إذ لا يمكنها المحافظة على فروق الحرارة الدّاخلية، وبذلك فإنه لا يمكن للخلية استخدام الطاقة الحرارية للقيام بأنشطتها المختلفة، وبدلًا من ذلك، يجب على الخلايا الاعتماد على التفاعلات الكيميائية للحصول على الطاقة. ومع أن كمية الطاقة في الكون ثابتة، إلا أن الطاقة المتوافرة لعمل نشاط ما يقل باستمرار كلما تم فقدان الطاقة على شكل حرارة.

ينصّ القانون الثاني على أن جزءًا من الطاقة يُفْقَدُ، في حين يزداد عدم النظام (الفوضى)

يركّز **القانون الثاني للديناميكا الحرارية** على تحوّل طاقة الوضع إلى طاقة حراريّة، أو إلى حركة جزيئات عشوائية. وينص القانون على أن تَبَدُّدَ **الطاقة** (أو الفوضى أو العشوائية) **Entropy** في حالة ازدياد في الكون. وبشكل أكثر دقة، يقال: إن فقدان النظام هو أكثر احتمالًا من النظام. وعلى سبيل المثال، فإن عمودًا من الطّوب

ينهار بشكل أكبر من مجموعة الطوب التي تُرتب نفسها تلقائيًا لتكوّن عمودًا.

بشكل عام، تحولات الطاقة تتم بشكل تلقائي لتحول المادة من شكل منتظم إلى شكل أقل انتظامًا، ولكن أكثر ثباتًا. لهذا السبب؛ فإن القانون الثاني يُسمى في بعض الأحيان «سهمَ الوقت». فإذا ما شاهدتَ صورةً لعمود الطّوب، وأخرى لكومة الطّوب بعد الانهيار، فإنك تستطيع أن تضع الصور في ترتيبها الصحيح مستخدمًا المعلومات بأن الوقت قد مرّ، وأن ظاهرة طبيعية حدثت.

القانون الثاني للديناميكا الحرارية يمكن أن يُصاغ ببساطة إنه «زيادة عدم الانتظام». فعندما تكوّن هذا الكون كان يمتلك طاقة الوضع جميعها التي يمكن أن يحتويها، ولكنه أصبح غير منتظم بشكل متزايد منذ ذلك الوقت، حيث يزيد كلّ تحول أو تبادل في الطاقة مقدار عدم الانتظام هذا.

يمكن توقّع التفاعلات الكيميائية على أساس التغير في الطاقة الحرّة

تُستخدم الطاقة لتحطيم الروابط الكيميائية بين الذرات التي تكوّن الجزيئات. وتُستخدم الطاقة الحرارية لأنها تؤدي إلى زيادة حركة الذرات، ومن ثم سهولة انفصالها عن بعضها. ومن هنا، فإن الروابط الكيميائية والحرارة يؤثران جدًا في الجزيئات، فالأول يقلل من عدم الانتظام، في حين يقوم الثاني بزيادته. والأثر الصافي، أي كمية الطاقة المتوافرة لتحطيم الروابط ومن ثم تكوين روابط جديدة تسمى الطاقة الحرّة *Free energy* للجزيئات. وبشكل عام، تعرف الطاقة الحرة بأنها الطاقة المتوافرة والقادرة على إنجاز شغل في نظام معين.

في الجزيئات ضمن الخلية التي لا يتغير فيها الحجم والضغط عادة، يُرمز إلى الطاقة الحرة بالرمز G (مأخوذة من طاقة *Gibbs* الحرة التي تقيد النظام الذي تمثله الخلية) والتي تساوي كمية الطاقة الموجودة في روابط الجزيئات الكيميائية (تدعى **محتوى الحرارة Enthalpy** ويرمز إليها بالحرف H) ناقص الطاقة غير المتوافرة نتيجة للتبدد (**العشوائية أو الفوضى Entropy**) الذي يرمز إليها بالحرف (S) مضروبًا في درجة الحرارة المطلقة بمقياس كالفن ($K = °C + 273$)

$$G = H - TS$$

خلال التفاعلات الكيميائية، تتفكك بعض روابط المواد المتفاعلة، وتتكون روابط جديدة في المواد الناتجة عن التفاعل. وعليه، فإن التفاعلات يمكن أن تؤدي إلى تغير في الطاقة الحرّة.

عند حصول التفاعلات تحت درجات الحرارة والضغط الثابت والحجم، فإن التغير في الطاقة الحرة يرمز إليها بالحرف اللاتيني (دلتا) (ΔG) وعليه، فإن:

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S$$

إن التغير في الطاقة الحرة، أو (ΔG) خاصية أساسية للتفاعلات الكيميائية. في بعض التفاعلات تكون قيمة ΔG موجبة، حيث تحتوي نواتج التفاعل على طاقة حرة أكثر من طاقة المواد الداخلة في التفاعل؛ طاقة الروابط (H) أكبر، وعدم الانتظام أو التبدد (S) أقل. مثل هذه التفاعلات لا تحصل بشكل تلقائي؛ لأنها تحتاج إلى طاقة. وتسمى التفاعلات التي تحتاج إلى طاقة التفاعلات **المستهلِكة للطاقة Endergonic**.

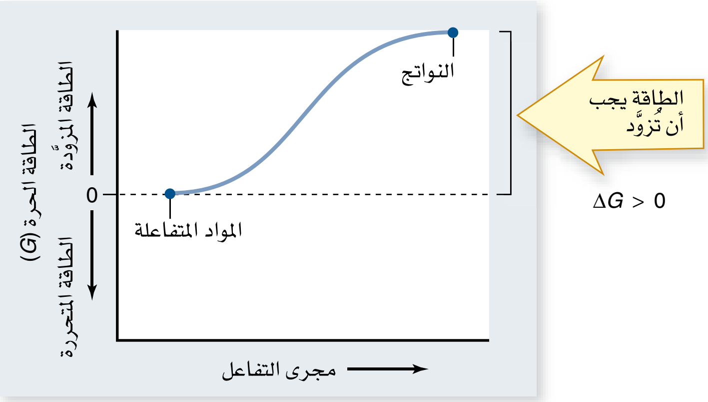
في تفاعلات أخرى، تكون ΔG ذات قيمة سالبة. في هذه الحالة، تحتوي نواتج التفاعل على كمية طاقة أقل من المواد الداخلة في التفاعل؛ إما أن طاقة الروابط أقل، أو أن عدم الانتظام أكبر أو كلاهما. مثل هذا التفاعل يحصل بشكل تلقائي. أي تفاعل كيميائي يمكن أن يحصل تلقائيًا إذا كان عدم الانتظام ($T\Delta S$) أكبر من الفرق بين طاقة الروابط في المواد الداخلة في التفاعل والنواتج (ΔH).

لاحظ أن كلمة تلقائي لا تعني حدوثها بشكل آني. فالتفاعل التلقائي يمكن أن يكون بطيئًا. هذه التفاعلات تُطلق الفائضَ من الطاقة الحرّة على صورة حرارة. ولذا، فإنها تُسمى تفاعلاتٍ **مطلقةً للطاقة Exergonic**. ويبين الشكل (6-4) معنى التفاعلات المطلِقة والمستهلِكة للطاقة.

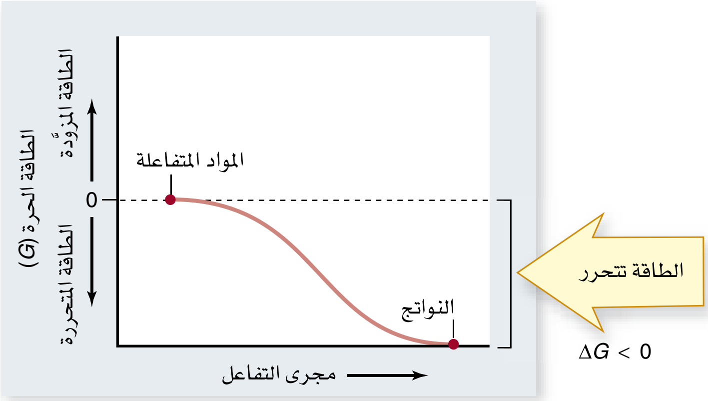
الشكل 6-3

عندما يعمل التبدد

تصبح حجرة النوم المبينة إلى اليمين أكثر فوضى وعشوائية مَعَ مرور الزمن. لقد زادت درجة التبدّد وعدم الانتظام في حالة هذه الحجرة. ويحتاج الأمر إلى طاقة لإعادتها إلى حالة النظام المبينة إلى اليسار.



أ.



ب.

الشكل 6–4

الطاقة في التفاعلات الكيميائية أ. في التّفاعل المستهلِك للطاقة، تحتوي النواتج على طاقة أعلى من المواد المتفاعلة. وهذا الفرق في الطاقة يجب أن يزوَّد للتفاعل حتى يتم. ب. في التفاعل المطلق للطاقة، تحتوي النواتج على طاقة أقل من المواد المتفاعلة، ويتم إطلاق الطاقة الفائضة.

ولأن التفاعلات الكيميائية قابلة للانعكاس، فإن تفاعلًا مطلقًا للطاقة في الاتجاه الأول يكون تفاعلًا مستهلكًا للطاقة في الاتجاه الآخر. فلكلّ تفاعل يحصل اتزان عند نقطة معينة بين كميات المواد المتفاعلة والناتجة، ولهذا التوازن قيمة رقمية تسمى ثابت الاتزان *Equilibrium constant*. توفر لنا هذه الخاصية للتفاعلات طريقة أخرى للتفكير في تغير الطاقة الحرة: التفاعل المطلق للحرارة يكون توازنه في اتجاه النواتج، في حين أن التفاعلات المستهلكة للطاقة يفضِّل توازنها اتجاه المواد المتفاعلة.

تحتاج التفاعلات الكيميائية التلقائية إلى طاقة تنشيط

إذا كانت التفاعلات التي تطلق طاقة حرة جميعها تحصل بشكل تلقائي، فلماذا لا تتم هذه التفاعلات بشكل فعلي؟ فكّر في خزّان البنزين في سيارتك: إن تأكسد الهيدروكربون في البنزين هو تفاعل مطلق للطاقة، ولكنه لا يحصل بشكل تلقائي. أحد الأسباب هو أن معظم التفاعلات تحتاج إلى طاقة معينة حتى تبدأ. وفي حالة السيارة، فإن الشرارة تعدّ الطاقة اللازمة لإحداث التفاعل.

طاقة التنشيط *Activation energy*

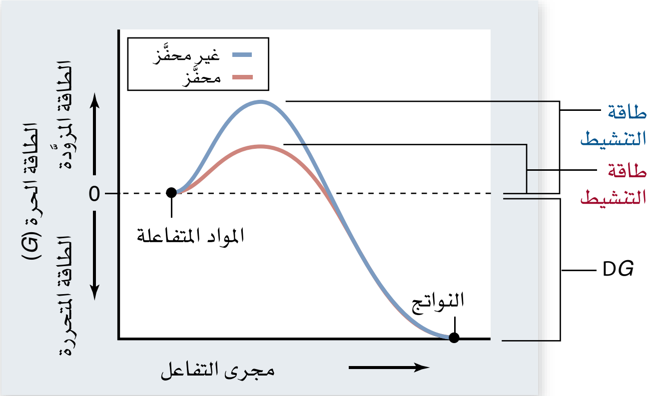
قبل أن تتكون روابط جديدة، أو حتى روابط ذات طاقة أقل، فإن الروابط أصلًا يجب أن تتحطم. وهذا يحتاج إلى طاقة. إن الطاقة الإضافية اللازمة لتفكيك هذه الروابط، وإحداث التفاعل الكيميائي تُسمى طاقةَ التنشيط. ويعتمد معدل التفاعل المطلق للطاقة على مستوى طاقة التنشيط الذي يحتاج إليه التفاعل ليبدأ؛ فالتفاعلات ذات طاقة التنشيط العالية، تحدث بشكل أبطأ؛ لأن عددًا قليلًا من الجزيئات ينجح في التخلص من الحاجة إلى هذه الطاقة. ويمكن زيادة معدل التفاعل بطريقتين: الأولى بزيادة طاقة الجزيئات الكيميائية من خلال زيادة مستوى الطاقة في الجزيئات المتفاعلة، الذي عادةً ما يتم بتسخين هذه المواد. والثانية؛ تتضمن استخدام العوامل المساعدة التي تقلل من طاقة التنشيط.

كيف تعمل العوامل المساعدة

طاقة التنشيط ليست ثابتة. وعند إجهاد بعض الروابط الكيميائية، فإنه يسهل تحطيمها. إن التأثير على الروابط الكيميائية بطريقة تخفض طاقة التنشط اللازمة لبدء التفاعل تدعى **التحفيز Catalysis**. وتسمى المواد التي يمكنها القيام بهذا الدور العوامل **المساعدة (المحفِّزة) Catalysts**. (انظر الشكل 6-5).

لا تشذ العوامل المساعدة عن القوانين الأساسية للديناميكا الحرارية: فمثلًا، إنها لا تستطيع جعل التفاعل المستهلك للطاقة يحصل تلقائيًّا. يسرع العامل المساعد التفاعل الكيميائي في اتجاهيه الأمامي والعكسي بالمقدار نفسه تمامًا. لذا، فإن العامل المساعد لا يغيّر نسب المواد المتفاعلة التي تتحول إلى نواتج.

لفهم هذا؛ تخيّلْ كرةً في حفرة ضحلة على جانب أحد التلال، في هذه الحالة، طبقة رقيقة من الأتربة تحت الكرة تمنعها من التدحرج نحو أسفل التل. ولكن تخيل عند إزالة هذه الأتربة أو جزء منها من تحت الكرة، فإنها تبدأ بالتدحرج نحو أسفل التل. إن إزالة هذه الأتربة من تحت الكرة لا يمكن أن يجعلها تصعد نحو الأعلى.



الشكل 6–5

طاقة التنشيط والعوامل المساعدة. لا تحدث التفاعلات المطلقة للطاقة بشكل سريع تحت الظروف جميعها؛ لأن كثيرًا منها يحتاج إلى طاقة تقلل من ثبات الروابط الكيميائية. هذه الطاقة هي طاقة تنشيط التفاعل، وهي موضحة بمنحنى التفاعل غير المحفز بالعامل المساعد. يسرع العامل المساعد تفاعلات محددة بتخفيض طاقة التنشيط اللازمة لبدء التفاعل، ولا يقوم بتغيير الطاقة الحرة للمواد الداخلة في التفاعل، أو الناتجة عنه. وبذلك فهي لا تحوِّرُ التغير في الطاقة الحرّة الذي يحدث في التفاعل.

إن إزالــة الأتربــة تجعل الكرة قــادرة على الحركة بحرية، في حيــن تقوم الجاذبية الأرضيــة بتحديــد اتجــاه حركتها. بالطريقة نفســها، يحــدِّد الاتجاه الــذي يأخذه التفاعــل الكيميائــي بشــكل جذري من خلال الفــرق في الطاقة الحــرة بين المواد الداخلــة في التفاعــل، والمــواد الناتجة. وكما في حالــة الكرة، فــإن إزالة التراب مــن تحتها يقلل من الطاقة المعيقة لحركتهــا. إن التفاعلات المطلقة للطاقة فقط يمكنها أن تحدث بشــكل تلقائي، ولا يســتطيع العامل المساعد تغيير ذلك. ما يقوم به العامل المســاعد هو جعل التفاعل يســير بشكل أسرع. وفي النظام الحيوي تعمل الأنزيمات بوصفها عوامل مساعدة.

تنص الديناميكا الحرارية على أن الطاقة لا تَفنى ولا تُستحدث، ولكنها تتحول من شكل إلى آخر ذي كفاءةٍ منخفضة. فَقْدُ الطاقة يسبب زيادة في عدم الانتظام أو الفوضى أو التبدّد. ويمكن توقع طبيعة التفاعل الكيميائي استنادًا إلى كمية التّغيّر في الطّاقة الحرّة (ΔG). فالتفاعلات التي لها قيمة (ΔG) سالبة تحدث بشكل تلقائي، أما التي لها قيمة موجبة فلا تحدث تلقائيًا. وتحدث التفاعلات التلقائية غالبًا ببطء؛ لأنها تحتاج إلى طاقة بادئة للتفاعل تسمى طاقة التنشيط. تخفض العوامل المساعدة كالأنزيمات في المخلوقات الحية طاقة التنشيط، ومن ثم تزيد سرعة هذه التفاعلات.

3-6 عِمْلَة الطاقة في الخلية: ATP

إن العِمْلَــة الأساســية للطاقــة بالخليــة هــي نيوكليوتيــد يســمى **أدينوســين ثلاثي الفوسفات Adenosine triphosphate (ATP)**. يدفع ATP معظم العمليات المســتهلكة للطاقــة فــي الخلايا ابتداءً من تصــنيع الســكر، وتوفير طاقة التنشــيط للتفاعلات الكيميائية، ونقل المواد عبر أغشية الخلية، والحركة في البيئة، والنمو.

تخزن الخلية الطاقة في روابط ATP وتطلقها منها

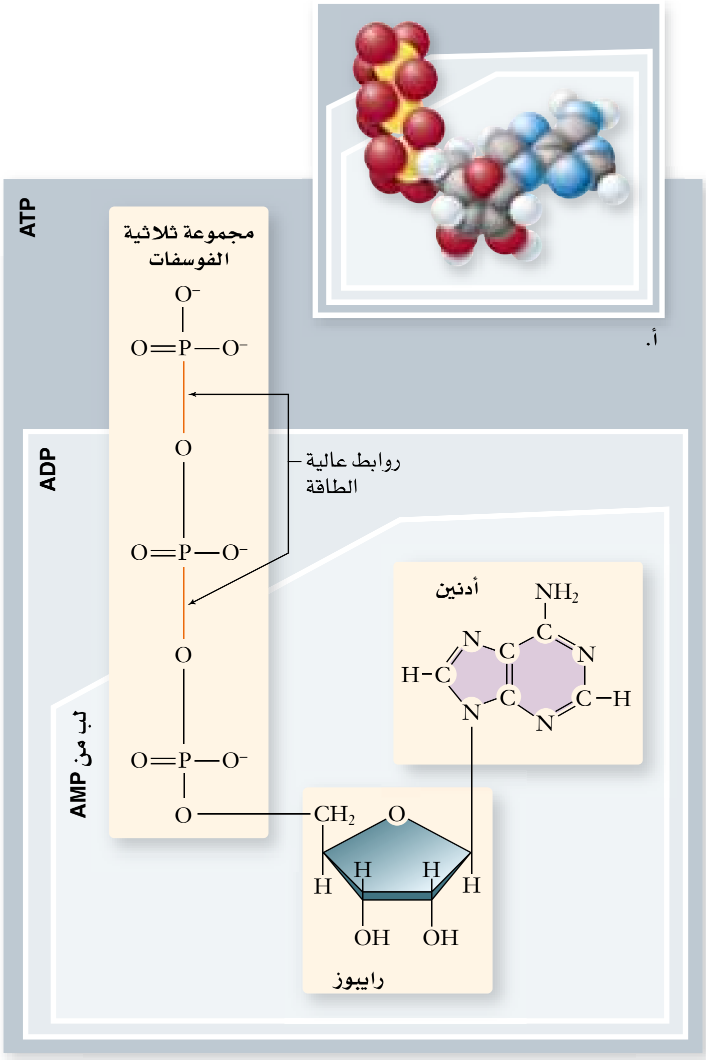
لقد رأيت في الفصل الثالث أن النيوكليوتيدات تعد الوحدات البنائية للأحماض النووية، ولها أدوار أخرى في الخلية كذلك. فتستخدم ATP بوصفه وحدة بناء لجزيئات RNA وله دور محوري بوصفه مصدرًا متعددًا للطاقة اللازمة لتحويل التفاعلات، والأنشطة المستهلكة للطاقة.

تركيب *ATP*

يتكون ATP، كما في بقية النيوكليوتيدات، من ثلاثة أجزاء؛ الأول: سكّر خماسي يُسمى (رايبوز) الذي يشكل بناء أساسيًّا يرتبط به الجزءان المتبقيان. الثاني: القاعدة النتروجينية ذات الحلقتين والمسماة أدنين. الثالث في هذا المركب: سلسلةٌ من ثلاث مجموعات من الفوسفات.

كيف يُخَزِّنُ *ATP* الطاقةَ

إن الكيفية التي يخزّن فيها جزيء ATP الطاقة يكمن في مجموعات الفوسفات الثلاث. إن مجموعات الفوسفات تحتوي على شحنة سالبة قوية، ولهذا، فإنها تتنافر مع بعضها. ونظرا لهذا التنافر، فإن الروابط المشتركة التي تربطها ليست مستقرة. لذا، فإن الجزيء كثيرًا ما يُدعى الزنبرك الملتف، حيث تشد مجموعات الفوسفات مبتعدة عن بعضها. إن الروابط غير المستقرة التي تضم مجموعات الفوسفات في جزيء ATP لها طاقة تنشيط منخفضة، ويمكن أن تتحطم بسهولة. وعند تحطمها تنطلق كمية كبيرة من الطاقة. بطريقة أخرى، فإن التفاعل المحلل لـ ATP له (ΔG) سالبة القيمة؛ وبذلك فإن الطاقة المنطلقة يمكن استخدامها لدفع أنشطة وأعمال مختلفة. في معظم التفاعلات المرتبطة بـ ATP تقوم مجموعة الفوسفات الأخيرة ذات الرابطة عالية الطاقة بالتحلل والانفصال، وعندما يحصل هذا، فإن جزيء ATP يتحول إلى **أدينوسين ثنائي الفوسفات Adenosine diphosphate (ADP)** إضافة إلى مجموعة **الفوسفات اللاعضوية Inorganic phosphate (P_i)** وكمية من الطاقة تساوي 7.3 كيلو سعر حراري تحت الظروف المعيارية. تقوم مجموعة الفوسفات بالارتباط مؤقتًا مع بعض المواد البسيطة التي تنطلق بصورة حرة، عندما تنفصل عنها مجموعة الفوسفات تنطلق بصورة حرّة.



الشكل 6-6

جزيء ATP. (أ). النموذج (ب) الشكل التركيبي مبينًا أن ATP له مركز مكوّن من AMP وإضافة مجموعة فوسفات واحدة إليه يكوّن ADP، وإضافة مجموعة ثانية تشكل ATP. ترتبط هاتان المجموعتان الطرفيتان من الفوسفات بروابط عالية الطاقة، بحيث إن تحطيم أيٍّ منهما بالتحلل هو تفاعل مطلق للطاقة.

يمكن تحلل أيّ من مجموعتي الفوسفات الطّرفيتين وانطلاق الطاقة ليتخلف المركب Adenosine monophosphate (AMP) لكن مجموعة الفوسفات الثالثة ليست مرتبطة برابطة عالية الطاقة. بوجود مجموعة فوسفات واحدة، لا يحتوي مركب AMP على مجموعات فوسفات أخرى ليحصل التنافر الكهربائي بينها، ما يجعل الروابط التي تربط مجموعات الفوسفات الطرفية روابط ذات طاقة عالية.

يدفع تحلل ATP التفاعلات المستهلكة للطاقة

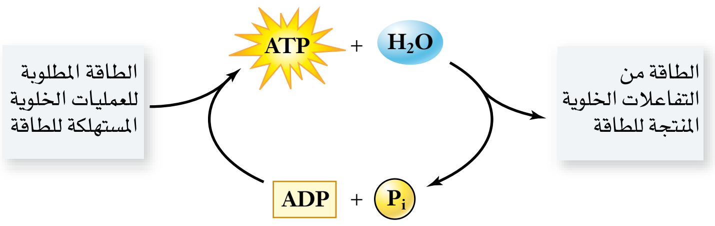
تستخدم الخلايا ATP لدفع التفاعلات المستهلكة للطاقة. هذه التفاعلات لا تحدث تلقائيًّا؛ لأن نواتجها تحتوي على طاقة حرة أكثر مما تحتويه المواد الداخلة في التفاعل. ولكن إذا انفصلت مجموعات الفوسفات الطرفية، فإنها تطلق طاقة قد تزيد على الطاقة التي يحتاج إليها التفاعل، وعندها يمكن ربط (أو ازدواج) التفاعلين معًا، بحيث تستخدم الطاقة المطلقة من ATP لدفع التفاعل المستهلك للطاقة. ينتج ربط التفاعلات كمية من الطاقة $(-\Delta G)$ ومن ثم يحصل التفاعل المطلق للطاقة تلقائيًّا. ولأن معظم التفاعلات المستهلكة للطاقة في الخلايا تحتاج إلى كميات من الطاقة أقل مما ينتج عن تحلل ATP فإن هذا الجزيء يوفر الطاقة اللازمة لمعظم أنشطة الخلية.

استقصاء

عندما يزدوج تحلل ATP مع تفاعل مستهلك للطاقة، ويقدم طاقة كافية تزيد على ما يحتاج إليه التفاعل فهل تعدّ العملية الكلية، في هذه الحالة، مستهلكة أم مطلِقة للطاقة؟ هل تكون (ΔG) لهذه العملية سالبة أم موجبة؟

يتم تدوير ATP بشكل مستمر

إن الخصائص التي تجعل ATP مصدرًا فعالًا للطاقة، والناتجة من عدم ثبات روابطه الفوسفاتية، تمنعه من اختزان الطاقة مدة طويلة، ولذلك تقوم الدهون والسكريات بهذه الوظيفة بصورة أفضل.



الشكل 6–7

دورة ATP يستخدم ATP المصنع بطريقة حلقية. إن إنتاج ATP من Pi + ADP هو تفاعل مستهلك للطاقة يدفعه التفاعلات الخلوية المنتجة للطاقة. ويستخدم تحلل ATP إلى Pi + ADP المطلق للطاقة، تستخدم الطاقة المتحررة لإنجاز الأنشطة الخلوية كحركة العضلات.

يمكن تخيل استخدام ATP بشكل دورة، فالخلايا تستخدم التفاعلات المطلقة للطاقة لتوفر الطاقة اللازمة لتصنيع ATP من ADP ومجموعة فوسفات غير عضوي، ومن ثم تستخدم هذه الطاقة عند تحلل ATP لدفع التفاعلات المستهلكة للطاقة (الشكل 6–7).

لا تحافظ الخلايا جميعها على مخزون كبير من ATP وبدلًا من ذلك لديها مخزون من ATP يكفي لعدد محدد من الثواني. إذ يتم إنتاج ATP بشكل متواصل من التفاعل بين ADP ومجموعة فوسفات غير عضوي. وقد تم تقدير كمية ATP المدوَّر في مخلوقات غير متحركة خلال يوم واحد، فوجد أنه يساوي وزن المخلوق الحيّ. هذه المعلومات الإحصائية تبين بوضوح أهمية إنتاج ATP. في الفصلين القادمين، سوف نكتشف بالتفصيل الآليات التي تستخدمها الخلية لتصنيع هذا المركب.

تستخدم الخلايا جزيئات ATP مصدرًا متنقلًا للطاقة. ATP هو نيوكليوتيد يحتوي على ثلاث مجموعات من الفوسفات. إن إزالة مجموعتي الفوسفات الطرفيتين عند تحلل هذا المركب تطلق الطاقة. أما بناء ATP فيحتاج إلى طاقة. لذا، فإن الخلية تستخدم ATP وتبنيه بشكل مستمر.

4-6 الأنزيمات: العوامل المساعدة البيولوجية

يُنظّم التفاعل الكيميائي داخل المخلوق الحيّ من خلال التحكم في المواقع التي تعمل عليها العوامل المساعدة. فالحياة ذاتها يمكن وصفها بأنها تحت تنظيم العوامل المساعدة. تُسمى الأدوات التي تقوم بالعمل بوصفها عوامل مساعدة أنزيمات. معظم الأنزيمات هي بروتينات، مع أن هناك دلائل تبين أن بعض الأنزيمات هي جزيئات من RNA كما سيتم شرحه في نهاية هذا الفصل.

الأنزيمات تغير طاقة التنشيط للتفاعلات

إن التركيب الثلاثي الخاص للأنزيمات يجعلها تثبت علاقة ارتباط مؤقتة مع المادة المتفاعلة الداخلة في التفاعل، وتجعلها مستقرة، ومن خلال وضع **مادة التفاعل Substrates** بالشكل الصحيح والمناسب للتفاعل. وبجمع مادتين حليلتين معًا إضافة إلى إجهاد بعض الروابط الكيميائية في هذه المواد، فإن الأنزيم يقلل من طاقة التنشيط اللازمة لتكوين روابط جديدة. وعليه، فإن التفاعل يسير بسرعة أكبر مما كان سيحدث في غياب الأنزيم.

لا يتغير الأنزيم نفسه، ولا يستهلك في التفاعل، ولهذا فإن كمية قليلة من الأنزيم تعمل مرات عدة بشكل متواصل. ومثال على كيفية عمل الأنزيمات، دعنا ننظر إلى تفاعل ثاني أكسيد الكربون والماء ليكون حمض الكربونيك. يحدث هذا التفاعل المهم المحفز أنزيميًّا في خلايا الدم الحمراء للفقريات

$$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons H_2CO_3$$

ثاني أكسيد الكربون ماء حمض الكربونيك

يمكن لهذا التفاعل أن يجري في اتجاهين؛ لأن طاقة تنشيطه عالية. لذا، فإنه يكون بطيئًا بغياب الأنزيم، وربما يتكون 200 جزيء من حمض الكربونيك في الساعة في الخلية بغياب الأنزيم. إن التفاعلات التي تجري ببطء تكون ذات فائدة قليلة

للخلية، ولذلك فإن خلايا الدم الحمراء في الفقريات تتخلص من هذه المشكلة باستخدام أحد الأنزيمات الموجودة في السيتوبلازم *Carbonic anhydrase* (ينتهي اسم الأنزيم باللغة الإنجليزية بالأحرف *ase*). وقد قدر أنه يتكون خلال التفاعل بوجود هذا الأنزيم 600,000 جزيء من حمض الكربونيك في الثانية لذلك، فإن الأنزيم يسرع معدل التفاعل بما يزيد على مليون مرة.

يُعرف الآن آلاف الأنواع من الأنزيمات، كلٌّ منها يسهل تفاعلًا محددًا، أو مجموعة قليلة من التفاعلات. ومن خلال تسهيل تفاعلات محددة، فإن الأنزيمات تحدد اتجاه الأيض في الخلايا (مُجْمَلُ التفاعلات الكيميائية في الخليّة).

تحتوي أنواع الخلايا المختلفة على مجموعات متنوعة من الأنزيمات. ويشكل هذا الاختلاف أحد الأسباب في التنوعين التركيبي والوظيفي بين الخلايا. على سبيل المثال، تختلف التفاعلات التي تحصل في خلايا الدم الحمراء عن تلك التي تحصل في الخلايا العصبية، ويعود ذلك جزئيًّا إلى وجود أصناف مختلفة من الأنزيمات في الأنواع المختلفة من الخلايا.

تتشكل المواقع الفعالة في الأنزيمات بما يلائم شكل مادة التفاعل

معظم الأنزيمات بروتينات كروية الشكل، على سطحها واحد أو أكثر من الجيوب أو الشقوق. ترتبط مادة التفاعل مع **الموقع النشط للأنزيم Active site** مكونةً ما يسمّى المعقّد الأنزيم، **ومادة التفاعل Enzyme-substrate complex**. وحتى يحدث التحفيز ضمن هذا المعقّد يجب أن تدخل جزيئات المادة المتفاعلة بإحكام في الموقع النشط. وعندما يحصل هذا، فإن بعض المجموعات الجانبية للأحماض الأمينية للأنزيم تصبح قريبةً جدًا من بعض روابط جزيئات مواد التفاعل.

تتداخل هذه المجموعات الجانبية كيميائيًّا مع جزيئات مواد التفاعل محدثةً إجهادًا، وتغييرًا في بعض الروابط. ومن ثم، فإنها تقلل من طاقة التنشيط اللازمة لتحطيم هذه الروابط. بعد تحطيم الروابط في جزيئات مواد التفاعل، أو تكوين روابط جديدة، تتحوّل المواد المتفاعلة إلى نواتج، عندها تنفصل النواتج عن الأنزيم تاركةً الأنزيم قادرًا على أن يربط جزيئات جديدة من مواد التفاعل.

البروتينات ليست صلبة القوام، بل إن ارتباط المادة المتفاعلة يحدث تغييرًا طفيفًا على شكلها، ما يقود إلى تلاؤم مستحث *Induced fit* (الشكل 6-8). إن هذا التداخل قد يسهل ارتباط جزيئات أخرى من المواد المتفاعلة، وفي هذه الحالة فإن مادة تفاعل تقوم بتنشيط الأنزيم لاستقبال مواد تفاعل أخرى.

توجد الأنزيمات بأشكال مختلفة

على الرغم من وجود عدد من الأنزيمات في سيتوبلازم الخلايا غير مرتبط مع تراكيب أخرى، فإن هناك أنزيمات تعمل بوصفها جزءًا من الأغشية الخلوية والعضيّات. ويمكن للأنزيمات أن تشكل تجمعات تسمى المعقد متعدد الأنزيمات *Multienzyme complex* الذي يقوم بمجموعة من التفاعلات المتسلسلة. وكما ذُكِرَ سابقًا، فإن هناك دلائل تشير إلى أن بعض الأنزيمات تتكون من RNA وليس فقط من البروتينات.

المعقدات متعددة الأنزيمات

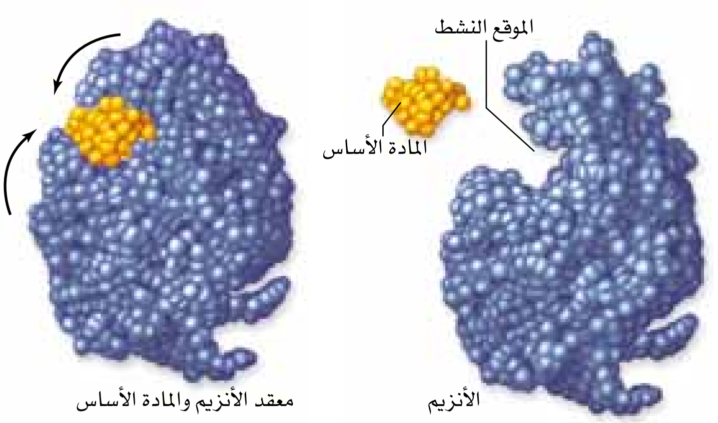
كثيرًا ما تتجمّع مجموعة من الأنزيمات المسؤولة عن سلسلة من التفاعلات المختلفة معًا لتكون **معقدات متعددة الأنزيمات Multienzyme complexes**. فمثلًا المعقد متعدد الأنزيمات المسمّى نازع هيدروجين البيروفيت في البكتيريا والموضح في الشكل (6-10) يحتوي مجموعة من الأنزيمات، ويسهل ثلاثة تفاعلات متسلسلة في الأيض التأكسدي. كلٌّ من هذه المعقدات لديه نسخ متعددة لكلٍّ من الأنزيمات الثلاثة، ولكلٍّ منها 60 تحت وحدة بروتينية بشكل إجمالي. تقوم هذه الوحدات بالعمل بشكل مرتبط مكوّنة آلية جزيئية قادرة على تسيير مجموعة من التفاعلات. توفر المعقدات الأنزيمية الفوائد الآتية لرفع كفاءة التفاعلات:

1. يعتمد معدل التفاعل الأنزيمي على معدل التصادم بين الأنزيم والمواد المتفاعلة. عند وجود سلسلة من التفاعلات المتتابعة ضمن معقدات أنزيميّة متعددة، فإن المواد الناتجة عن تفاعل تُستخدم في التفاعل اللاحق، دون السماح لها بالانتشار بعيدًا عن مكان التفاعل.
2. لأن المواد الداخلة في التفاعل لا تترك المعقد أبدًا خلال انتقالها من تفاعل إلى آخر، فإن ذلك يمنع حدوث تفاعلات غير مرغوب فيها.
3. تُنظم التفاعلات التي تحدث في معقدات الأنزيمات جميعها بوصفها وحدة واحدة.

إضافة إلى أنزيم نازع هيدروجين البيروفيت الذي ينظم دخول تفاعلات دورة كربس خلال التنفس الهوائي (الفصل الـ 7)، هناك كثير من العمليات الأساسية في الخلية تسير بالمعقدات الأنزيمية. إحدى هذه الأنظمة الأنزيمية المعقدة هي المتعلقة بالأنزيم الباني للأحماض الدهنية، الذي يوجد بشكل معقد يسهل التفاعلات البانية للأحماض الدهنية باستخدام وحدات ثنائية الكربون. إن هذا المعقد الأنزيمي يتكون من سبعة أنزيمات مختلفة، وتبقى النواتج الوسيطة لهذه التفاعلات مرتبطة بهذا المعقد خلال هذه التفاعلات جميعها.

الأنزيمات غير البروتينية

إلى ما قبل سنوات عدة، اعتمدت معظم كتب الأحياء مبدأً يشير إلى أن الأنزيمات جميعها بروتينات تعمل بوصفها عوامل مساعدة في التفاعلات الحيوية. ولكننا لا نستطيع الآن الاستمرار في هذا المبدأ.

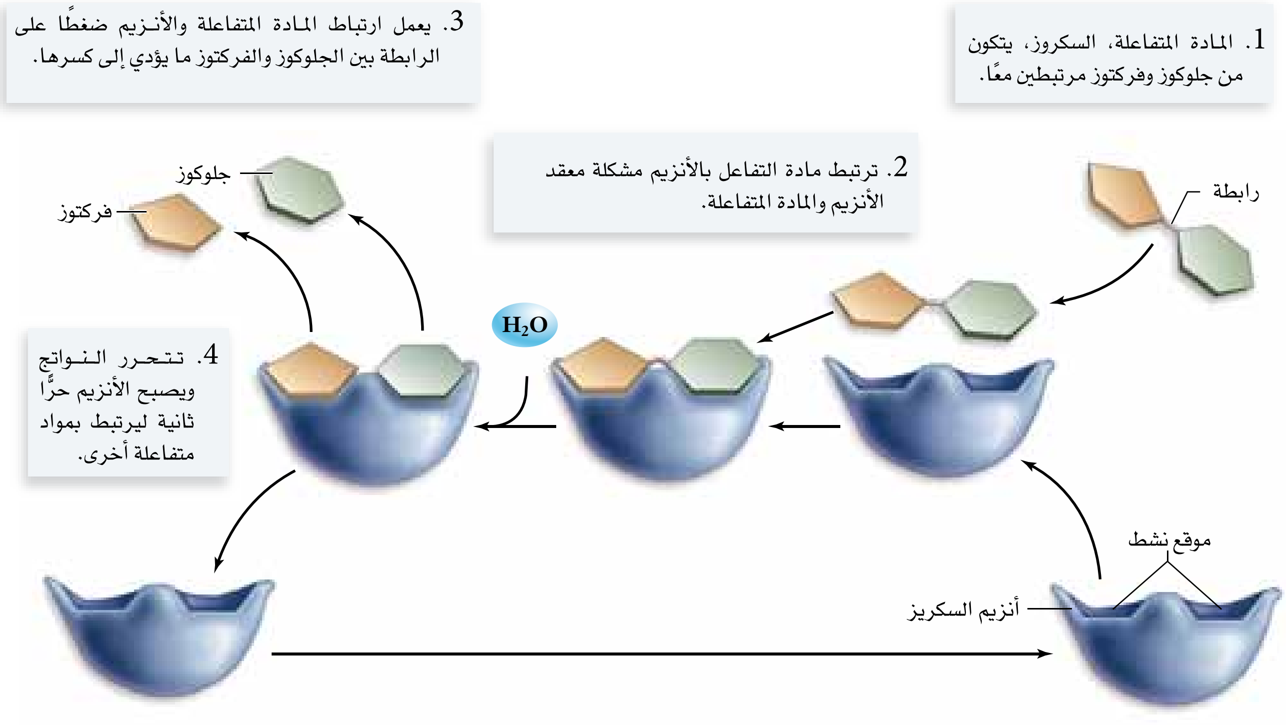


الشكل 6-8

الارتباط بين الأنزيم والمادة المتفاعلة.

أ. الموقع النشط لأنزيم الليسوزايم يلائم شكل المادة المتفاعلة، وهي تسمى ببتيدوجلايكان المكون لجدار الخلية البكتيرية.

ب. عندما تنزلق جزيئات هذه المادة، الملونة باللون الأصفر، في التجويف الموقع النشط، فإن دخولها يؤدي إلى تغير صغير في شكل البروتين، بحيث يحدث ارتباط قوي بين الأنزيم وهذه الجزيئات. وهذا التغيير في شكل الأنزيم يدخل هذه الجزيئات بإحكام، ويسمى التلاؤم المستحدث.



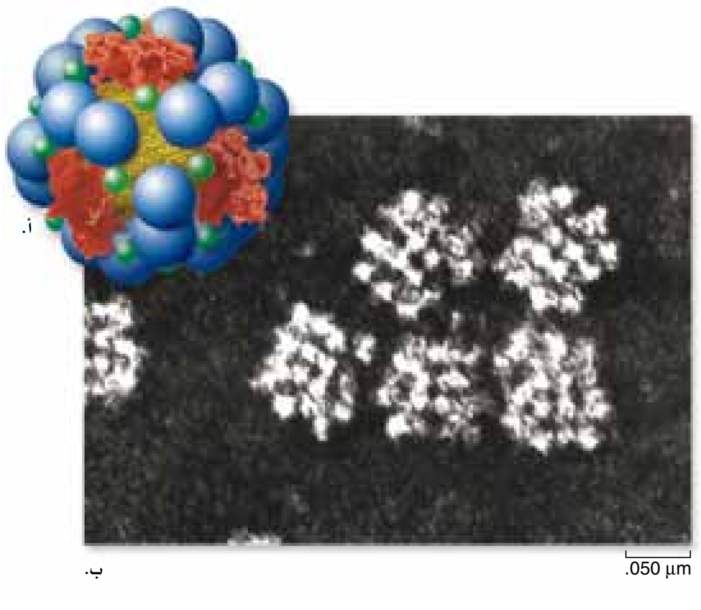
الشكل 6–9

دورة عمل الأنزيم. تسرع الأنزيمات معدل التفاعلات الكيميائية ولكنها، لا تتغير بصورة دائمة في أثناء تأديتها لهذا العمل. في الشكل، يحلل أنزيم السكريز جزيئات السكروز إلى جزيئات جلوكوز وفركتوز.

حيث وجد توماس تشيك Cech وزملاؤه في جامعة كولورادو عام 1981م أن بعض التفاعلات المتعلقة بجزيئات RNA يسهلها جزيئات من RNA ذاتها وليست الأنزيمات. تسرّع هذه العوامل المساعدة التي يطلق عليها تساهلًا «رايبوزيمات» التفاعلات الكيميائية بصورة ملحوظة، وتبدي مستوى عاليًا من التخصص على موادها الأساس.

لقد أثبتت الأبحاث أن هناك نوعين على الأقل من الرايبوزيمات. فبعضها لها تركيب مثنى وتسهّل تفاعلات على ذاتها، وهي عملية تسمّى تحفيز تفاعلات داخل جزيئية، أما رايبوزيمات أخرى فتعمل على جزيئات أخرى دون أن تغير ذاتها وهذه العملية تسمى تسهيلًا بين جزيئين. إن أكثر الأمثلة لتوضيح دور RNA بوصفه أنزيمًا قد ظهر من خلال الأبحاث التي أجريت على تركيب الرايبوسومات ووظيفتها. لقد اعتقد سنوات عدة أن RNA هو التركيب الأساسي لهذه الأجزاء، ولكن أصبح واضحًا الآن أن RNA الرايبوسومي يؤدي دورًا أساسيًّا في عمل الرايبوسومات، بحيث إن الرايبوسوم نفسه يُعَدُّ رايبوزايميًّا أو أنزيمًا رايبوزيًّا.

إن قدرة RNA، بوصفه جزيئًا حاملًا للمعلومات، على تسهيل التفاعلات أحدثت قدرًا كبيرًا من الإثارة بين علماء الأحياء؛ لأنها توفر إجابة مقنعة عَمَّن جاء أولًا؛ البروتينات، أم الأحماض النووية. ويبدو الآن أن RNA قد نشأ أولًا، وعمل على تسهيل تكوين البروتينات.



الشكل 6–10

المعقد الأنزيمي: نازع هيدروجين البيروفيت. أنزيم نازع هيدروجين البيروفيت هو أحد المعقدات الأنزيمية المعروفة. أ. نموذج للأنزيم يبين ترتيب 60 تحت وحدة بروتينية. ب. يظهر كثير من تحت الوحدات هذه بوضوح في صورة المجهر الإلكتروني.

تؤثر العوامل البيئية وعوامل أخرى في نشاط الأنزيمات

يتأثر معدل التفاعل الأنزيمي بتركيز كلٍّ من الأنزيم والمواد المتفاعلة التي تعمل عليها الأنزيمات. إضافة إلى ذلك، فإن العوامل الكيميائية والفيزيائية التي تغير الشكل الثلاثي للأنزيمات، مثل الحرارة، ودرجة الحموضة، وارتباط الجزيئات المنظمة، يمكنها أن تؤثر في قدرة الأنزيم على تسيير التفاعلات الكيميائية.

الحرارة

إن رفع درجة حرارة التفاعل دون وجود الأنزيم، يرفع معدلَ هذا التفاعل؛ لأنّ الحرارة تزيد من الحركة العشوائية للجزيئات، وهذه الحركة قد تضيف إجهادًا على الروابط الجزيئية، ولذلك فإنها تؤثر في طاقة تنشيط التفاعل.

يزداد معدل التفاعل الذي يحفزه الأنزيم مع ارتفاع الحرارة، ولكن إلى درجة معينة تسمى درجة الحرارة المثلى *Optimum temperature* (الشكل 6-11أ). عندما تكون درجة الحرارة أقل من هذه الدرجة، تكون الروابط الهيدروجينية والتفاعلات الكارهة للماء التي تحدد شكل الأنزيم ليست بدرجة من المرونة تسمح لأن يأخذ الأنزيم الشكل الأنسب للعمل. وعند ارتفاع درجة الحرارة فوق الدرجة المثلى، تصبح هذه القوى ضعيفة، ولا تستطيع المحافظة على شكل الأنزيم نتيجة لتزايد حركة الجزيئات العشوائية لذرات الأنزيم. عند درجات حرارة أعلى مما ذكر يفقد الأنزيم شكله. كما تم توضيحه في الفصل الثالث.

إن درجة الحرارة المثلى للأنزيمات في جسم الإنسان تقع بين 35-40 درجة مئوية، وهذا يقع ضمن مدى درجة حرارة الجسم العادية. تمتلك المخلوقات الحية البسيطة التي تعيش في ينابيع المياه الحارة أنزيمات لها درجة ثبات عالية، بحيث تكون درجة الحرارة المثلى لعمل هذا الأنزيم 70 درجة مئوية أو أكثر. وفي الأحوال جميعها، فإن درجة الحرارة المثلى لعمل الأنزيم تتناسب ودرجة الحرارة في بيئة المخلوق الحي أو حرارة جسمه.

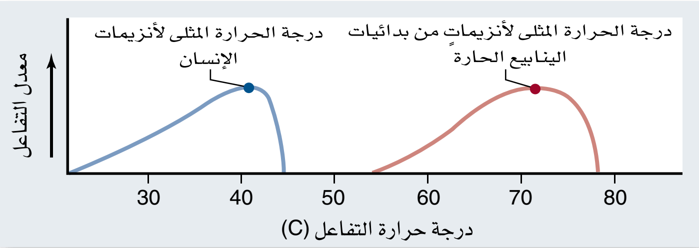
درجة الحموضة (*pH*)

الارتباط الأيوني بين الأحماض الأمينية التي تحمل شحنات سالبة وموجبة مثل تلك الموجودة بين حمض الجلوتاميك واللايسين تجمع الأنزيمات معًا. هذه التداخلات حساسة لتركيز أيون الهيدروجين في السوائل التي توجد فيها الأنزيمات؛ لأن التغيير في تركيزها يحدث خللًا في التوازن بين الأحماض الأمينية بين الشحنات السالبة والموجبة. لهذا السبب، فإن معظم الأنزيمات تعمل بصورة أفضل عند درجة حموضة مثلى *Optimum pH* وغالبًا ما تمتد ما بين درجة الحموضة 6-8.

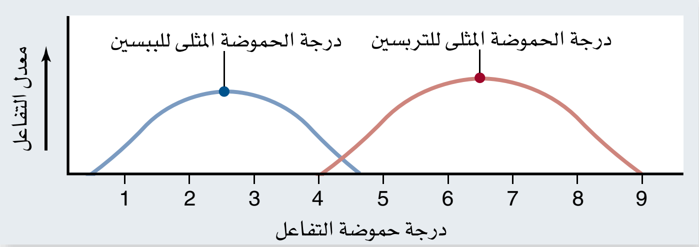
للأنزيمات التي تعمل ضمن ظروف حمضية تركيب بروتيني ثابت الشكل حتى بوجود تركيز عالٍ من أيونات الهيدروجين. فمثلًا، يعمل أنزيم الببسين الذي يهضم البروتينات في المعدة على درجة حموضة متدنية تصل إلى 2 (الشكل 6-11ب).

المثبطات والمنشطات

يعتمد نشاط الأنزيمات على وجود بعض المواد التي ترتبط معها والتي تحدث تغييرًا في شكلها، حيث تستخدم هذه المواد لتنظيم نشاط الأنزيم في وقت معين. ومن خلال هذه المواد تصبح الخلية قادرة على تنظيم أي الأنزيمات سيكون نشطًا، وأيها سيكون مثبطًا. إن هذه القدرة تجعل الخلية قادرة على زيادة كفاءتها والسيطرة على التغيرات في خصائصها عند التطور والتكوين. عند ارتباط مادة معينة بالأنزيم، وحصول انخفاض كبير في نشاطه نتيجة لذلك، فإن هذه المادة تسمى **المثبط Inhibitor**. وغالبًا ما تكون النواتج النهائية في التفاعلات الحيوية قادرة على تثبيط هذه التفاعلات في عملية تسمى التثبيط بالتغذية الراجعة *Feedback inhibition* (ستناقش لاحقًا في هذا الفصل).



أ.



ب.

الشكل 6-11

تأثر الأنزيمات بالبيئة. يتأثر نشاط الأنزيم بكلٍّ من (أ) الحرارة (ب) درجة الحموضة. معظم الأنزيمات الموجودة في الإنسان مثل أنزيم التربسين الذي يهضم البروتينات؛ يعمل بصورة أفضل على درجة حرارة 40 درجة مئوية تقريبًا، وضمن درجة حموضة تتراوح بين 6-8. المخلوقات البسيطة الموجودة في الينابيع ذات درجة الحرارة العالية لها درجة حرارة مثلى عالية لعمل أنزيماتها. يعمل أنزيم الببسين في البيئة الحمضية للمعدة تحت درجات حرارة منخفضة مثلى لعمل هذا الأنزيم.

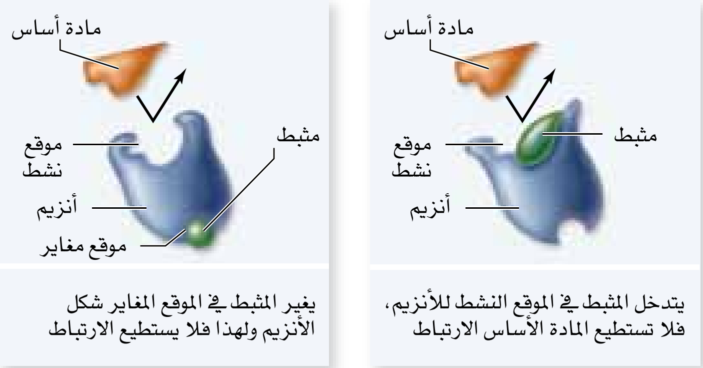
تثبط الأنزيمات بطريقتين:

أ - **المثبطات التنافسية Competitive inhibitors** التي تتنافس مع المادة الأساس للارتباط في الموقع النشط نفسه، وعند احتلالها لهذا الموقع يُمنع ارتباط المادة الأساس هذه.

ب- **المثبطات غير التنافسية Non-competitive inhibitors** ترتبط في مواقع غير الموقع النشط للأنزيم مغيرة شكل الأنزيم، وبذلك يصبح غير قادر على ربط المادة المتفاعلة (الشكل 6-12). توجد كثير من الأنزيمات على شكلين؛ نشط وخامل، وتسمى هذه **الأنزيمات ذات الموقع المغاير Allosteric enzymes**. معظم المثبطات غير التنافسية ترتبط في موقع خاص بالأنزيم يسمى الموقع المغاير *Allosteric site* يعمل هذا الموقع بوصفه منظم بدء وإيقاف: فارتباط مادة في هذا الموقع يغير وضع الأنزيم من نشط إلى خامل. المادة التي ترتبط في الموقع المغاير، وتوقف نشاط الأنزيم تسمى **مثبطًا في الموقع المغاير Allosteric inhibitor** (الشكل 6-12ب). ويقوم هذا الشكل من التنظيم بتنشيط الأنزيمات أيضًا، فعند ارتباط **منشط في الموقع المغاير Allosteric activator** بهذا الموقع، فإنه يحافظ على الشكل النشط للأنزيم، ومن ثم يرفع من نشاطه.

العوامل المرافقة للأنزيم *Enzyme cofactors*

كثيرًا ما يساعد وظيفة الأنزيمات مركبات كيميائية تسمى **مرافقات الأنزيم Coenzymes**. هذه المواد قد تكون أيونات معدنية، التي غالبًا ما ترتبط بالموقع النشط للأنزيم، وتعمل مباشرة في التفاعل الأنزيمي. مثال ذلك، أيونات الزنك التي تستخدم في بعض الأنزيمات الهاضمة للبروتينات المسمّاة الكاربوكسيببتيديز لإبعاد الإلكترونات عن مواقع الروابط المشتركة ومؤدية إلى خفض ثباتها وسهولة تحطيمها. وهناك عناصر معدنية أخرى كالألومنيوم والمنجنيز تقوم بدور مماثل لدور الزنك. ولهذا، فإن هذه المواد يجب توافرها في الغذاء بكميات مناسبة.



أ. تثبيط تنافسي

ب. تثبيط غير تنافسي

الشكل 6-12

كيف يتم تثبيط الأنزيمات. أ. في حالة التثبيط التنافسي، يكون شكل المادة المثبطة مماثلًا لشكل المادة الأساس، وتتنافس هذه المادة على الموقع النشط للأنزيم. ب. في حالة التثبيط غير التنافسي، يرتبط المثبط في موقع يسمى الموقع المغاير، وهو موقع بعيد عن الموقع النشط، ويقوم بتغيير شكل الأنزيم ليصبح غير قادر على ربط المادة الأساس.

عندما يكون العامل المرافق مادة عضوية غير بروتينية، فتسمى مرافق الأنزيم Coenzyme. كثير من المواد العضوية الأساسية في غذائنا المسماة الفيتامينات تقوم بعمل مرافق الأنزيم. على سبيل المثال، فإن فيتاميني B_6 و B_{12} كليهما يعملان بوصفهما مرافق لكثير من الأنزيمات. ويقوم بهذا العمل مجموعة من النيوكليوتيدات المعدلة كيميائيًّا.

في كثير من تفاعلات الأكسدة والاختزال التي تحفزها الأنزيمات، يتم تحرير الإلكترونات بشكل أزواج من الموقع النشط للأنزيم إلى مرافق الأنزيم الذي يعمل بوصفه مستقبلًا للإلكترونات. ويقوم هذا المرافق بنقل الإلكترونات إلى أنزيم آخر، الذي يحررها (مع طاقتها) إلى المواد الأساس في تفاعل آخر. غالبًا ما ترتبط الإلكترونات مع البروتونات (H^+) لتكون ذرة الهيدروجين. بهذا الأسلوب، ينقل مرافق الأنزيم الطاقة بشكل ذرات هيدروجين من أنزيم إلى آخر في الخلية. وسيتم شرح دور مرافق الأنزيم وأنشطته الخاصة في الفصلين القادمين.

تسمى العوامل البيولوجية المساعدة الأنزيمات، وهي غالبًا ما تكون البروتينات. ترتبط الأنزيمات بالمواد الأساس على بناء أشكالها، وبذلك تأخذ عملية الارتباط درجة عالية من النوعية. يتأثر نشاط الأنزيمات بالعوامل البيئية مثل درجتي الحرارة والحموضة. بعض الأنزيمات تحتاج إلى مرافق غير عضوي.

5-6 الأيض: الوصف الكيميائي لوظيفة الخلية

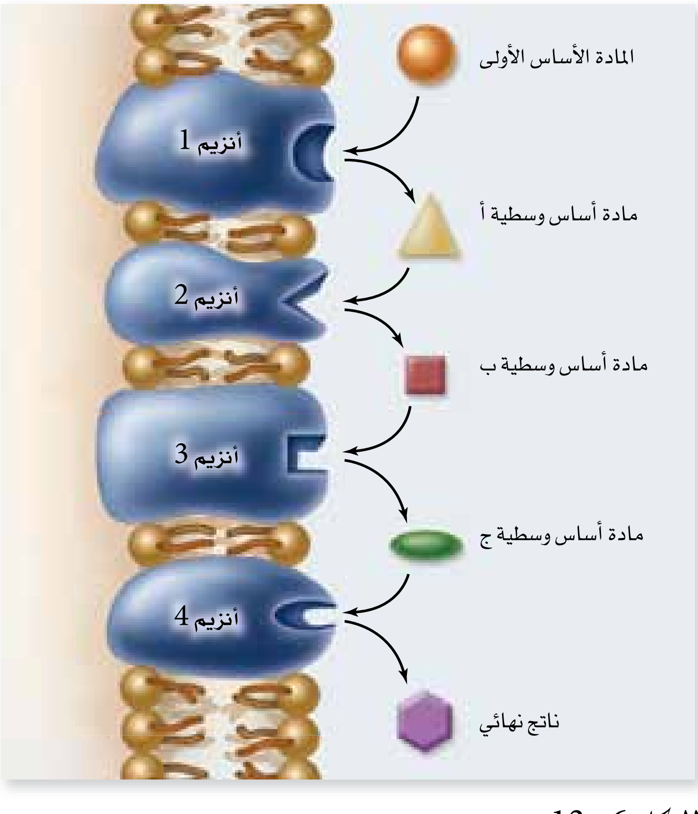
تسمى الكيمياء الحيوية التي تضم جميع التفاعلات الكيميائية التي تقوم بها المخلوقات الحية **الأيض (الاستقلاب) Metabolism**. التفاعلات التي تستهلك طاقة لتصنيع الروابط الكيميائية أو نقلها تسمى تفاعلات الأيض البنائي أو **البناء Anabolism**. أما التفاعلات التي تجمع الطاقة عند تحطم الروابط الكيميائية فتسمى الأيض الهدمي، أو **عملية الهدم Catabolism**. يبين هذا الجزء بشكل عام العمليات الأيضية التي ستوصف في الفصول اللاحقة.

تنظم المسالك (المسارات) الكيميائية الحيوية التفاعلات الكيميائية في الخلايا

تحتوي المخلوقات الحية على آلاف من أنواع الأنزيمات التي تحفز تفاعلات متعددة. يحدث كثير من هذه التفاعلات في الخلية بشكل متسلسل يسمى **المسلك الكيميائي الحيوي Biochemical pathway**. في هذه المسالك، تصبح نواتج كلّ تفاعل مادةً للتفاعل الذي يليه (الشكل 6-13). المسالك الكيميائية الحيوية هي وحدة الترتيب في الأيض، وهي الأسس التي يستخدمها المخلوق الحيّ للقيام بعمليات أيض منظّمة. يحدث كثير من التفاعلات الأنزيمية المتسلسلة في أماكن محددة في الخلية. مثال ذلك، تحصل تفاعلات دورة كربس (الفصل الـ 7) في حشوة الميتوكندريا في الخلايا حقيقية النوى. وبالتعرف إلى مكان عمل هذه الأنزيمات يمكننا وضع نموذج لعمليات الأيض في الخليّة.

نشوء المسالك الكيميائية الحيوية حصل بشكل تدريجي

في الخلايا الأولية، يُعتقد أن العمليات الحيوية الأولى تضمنت جزيئات غنية بالطاقة اقتاتت عليها من البيئة. وقد اعتُقد أن معظم الجزيئات الضرورية لهذه العمليات وُجدت بشكل مستقل في "الحساء العضوي" في المحيطات الأولى.

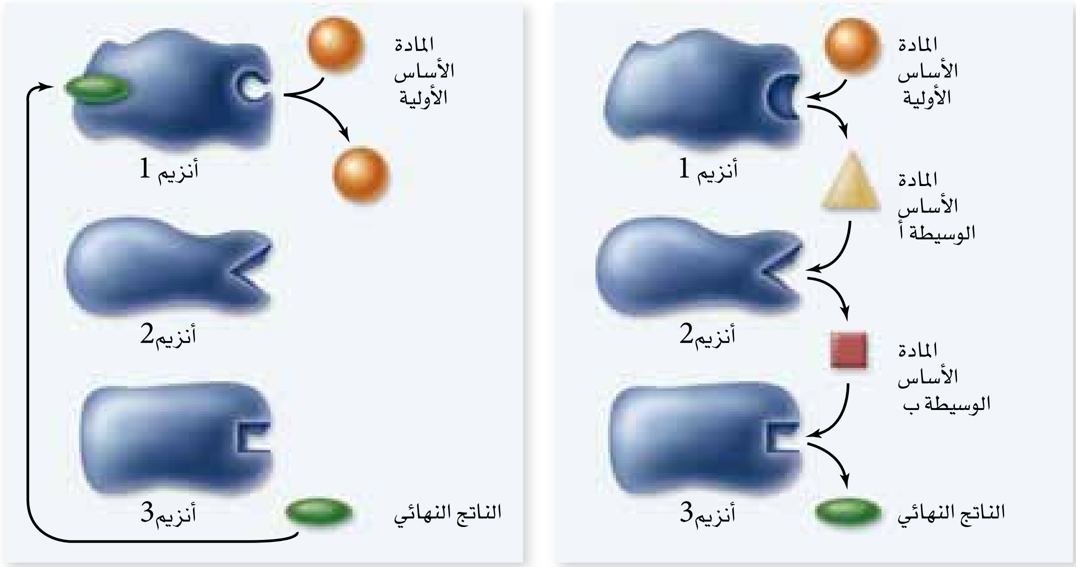


الشكل 6-13

المسلك الكيميائي الحيوي. يعمل الأنزيم 1 على المادة الأساس الأصلية محولًا إياها إلى مادة وسيطة جديدة هي ب التي يميزها الأنزيم 2 بوصفها مادة أساسًا له. يعمل كل أنزيم في المسلك الحيوي على ناتج المرحلة السابقة. وهذه الأنزيمات قد تكون ذائبة أو مرتبة بشكل متسلسل في الغشاء، كما هو مبين هنا.

الشكل 6-14

التثبيط بالتغذية الراجعة. أ. مسلك كيميائي حيوي دون تثبيط بالتغذية الراجعة. ب. مسلك كيميائي حيوي يصبح فيه الناتج النهائي مثبطًا عند الموقع المغاير للأنزيم الأول في المسلك. بعبارة أخرى، إن تكوين الناتج النهائي للمسلك سيوقف التفاعلات. قد يكون المسلك بناء حمضًا أمينيًّا، أو نيوكليوتيدًا، أو أيّ جزيء مهم آخر.



أ. ب.

يُعتقد أن التفاعلات الأنزيمية الأولية كانت بسيطة، أي إنها تفاعل من خطوة واحدة قام بجمع هذه الجزيئات معًا بتشكيلات مختلفة. في النهاية، تم استهلاك هذه الجزيئات الغنية بالطاقة فى البيئة المحيطة خلال هذه التفاعلات. إلا أن المخلوقات التي طوّرت طرقًا لصنع هذه الجزيئات من مواد أخرى كانت وحدها الأقدر على البقاء. لذا، فإن التفاعل الافتراضي

$$\begin{array}{c} F \\ + \\ G \end{array} \longrightarrow H$$

حيث هناك جزيئان غنيّان بالطاقة هما (F،G) يتفاعلان معًا لإنتاج المادة H، وإطلاق الطاقة يصبح أكثر تعقيدًا عند انتهاء المادة (F) من البيئة.

وقد أضيف تفاعل آخر يصنع المادة F التي نضبت من جزيء آخر (E) متوافر في البيئة

$$\begin{array}{c} E \longrightarrow F \\ + \\ G \end{array} \longrightarrow H$$

عندما تم استنفاد المادة E، وقامت بعض المخلوقات بتصنيع E من مادة أخرى (D) ما جعلها قادرة على الاستمرار في الحياة. وعند استنفاد المادة (D)، قامت المخلوقات الحية فاستبدلت بها مادة يمكن تصنيعها من جزيء آخر (C) كما فى التفاعل:

$$\begin{array}{c} C \longrightarrow D \longrightarrow E \longrightarrow F \\ + \\ G \end{array} \longrightarrow H$$

هذه التفاعلات الافتراضية تطورت بشكل بطيء مع الزمن، بحيث كان التفاعل النهائي في سلسلة التفاعلات هو الأول في الظهور، في حين تكوّنت التفاعلات التي سبقتها لاحقًا.

بالرجوع إلى هذه السلسلة من التفاعلات، يمكن القول: إن المخلوقات المتقدمة تمكنت من تكوين المادة H ابتداءً من المادة C في سلسلة من الخطوات. وهكذا يُعتقد أن المسالك الحيوية في المخلوقات الحية نشأت- ليس بشكل مفاجئ، بل على مراحل.

ينظم التثبيط بالتغذية الراجعة بعض المسالك الكيميائية الحيوية

لكي تعمل المسالك الكيميائية الحيوية بشكل فعال، يجب تنظيم نشاطها، وتنسيقه عن طريق الخلية، بسبب عدم جدوى إنتاج مواد متوافرة في الخلية بكميات كبيرة. ليس هذا فحسب، بل إن القيام بعمل كهذا يستهلك الطاقة والمواد الأولية التي يمكن الاستفادة منها في تفاعلات أخرى. لذلك، فإن الخلايا يمكن أن تستفيد عند إيقاف هذه المسالك الكيميائية، ولو مؤقتًا ما دامت لا تحتاج إلى هذه المواد.

في الغالب، يعتمد تنظيم المسالك الحيوية البسيطة على نظام التغذية الراجعة رائع التصميم. الناتج النهائي في السلسلة الكيميائية الحيوية يرتبط بالموقع المغاير للأنزيم الذي يسير التفاعل الأول في المسلك الحيوي. هذه الآلية المنظمة تسمى **التثبيط بالتغذية الراجعة Feedback inhibition** (الشكل 6-14).

في المسلك الافتراضي الذي تحدثنا عنه سابقًا، يمتلك الأنزيم الذي يحفز تفاعل تحول C ⟵ D موقعًا مغايرًا لارتباط المادة H التي هي الناتج النهائي في المسلك. فعندما تزداد كميات H في الخلية يصبح احتمال ارتباط H مع هذا الموقع المغاير للأنزيم المحفز للتفاعل C ⟵ D كبيرًا. وعند حدوث هذا الارتباط، فإن التفاعل C ⟵ D يتوقف، الذي يوقف بدوره بشكل فعال كامل المسلك الأيضي.

في هذا الفصل، راجعنا أساسيات الطاقة وتحولاتها، كما تنجزها الخلايا الحية. إن الروابط الكيميائية هي الموقع الرئيس لخزن الطاقة وتحررها. وقد طوّرت الخلايا طرقًا رائعة لصنع هذه الروابط الكيميائية وكسرها من أجل بناء المواد التي تحتاج إليها. وتقوم الأنزيمات بتحفيز هذه التفاعلات بالعمل بوصفها عوامل مساعدة. في الفصل القادم، ستتعلم بالتفصيل الآليات التي تستخدمها المخلوقات الحية في الحصول على الطاقة وخزنها واستهلاكها.

يشكل مجموعُ التفاعلات الكيميائية في الخلية الأيضَ. تحصل هذه العمليات في الغالب بشكل مسالك كيميائية متسلسلة لبناء مواد معقدة، أو لتحطيم المواد المعقدة بشكل تدريجي. ولمادة ما. تنظم هذه المسالك غالبًا بالتغذية الراجعة للناتج النهائي، لإيقاف إنتاجه عندما يصبح التركيز مرتفعًا.

مراجعة المفاهيم

6-1 تدفق الطاقة في النظام الحيوي

تعرف الطاقة بأنها القدرة على إنجاز شغل ما، وهي على صورتين: طاقة حركية، أو طاقة وضع.

- طاقة الحركة هي الطاقة المرتبطة بالحركة.
- طاقة الوضع هي طاقة كامنة (مُخْتَزَنَة).
- تأخذ الطاقة أشكالًا عدة: الطاقة الميكانيكية، والحرارية، والكهربائية، والصوتية، والضوئية، والإشعاعية.
- تقاس الطاقة بوحدات حرارية تسمى الكيلو سعر.
- تخزن عملية البناء الضوئي الطاقة الضوئية على شكل طاقة وضع في الروابط التشاركية في جزيئات السّكر.
- الأكسدة تفاعلات كيميائية تتضمن فقدان إلكترونات، والاختزال يتضمن اكتساب إلكترونات (الشكل 6-2).
- توفر تفاعلات الأكسدة والاختزال الطاقة اللازمة للمخلوقات الحية.

6-2 قوانين الديناميكا الحرارية والطاقة الحرة

تتضمن الأنشطة جميعها تغيرات في الطاقة، وهذه التغيرات تحكمها مجموعة من قوانين الديناميكا الحرارية.

- ينصّ القانون الأول من قوانين الديناميكا الحرارية على أن الطاقة لا تَفْنى، ولا تُسْتَحدث، ويمكن- فقط- تحويلها من شكل إلى آخر.
- ينصّ القانون الثاني للديناميكا الحرارية على أن عدم الانتظام يزداد في هذا الكون بشكل مستمر، وهذا يعني أن تحولات الطاقة من شكل إلى آخر ليست ذات كفاءة عالية. وخلال هذه التحولات يصبح جزء من الطاقة على شكل حرارة.
- الطاقة الحرة (G) هي الطاقة المتوافرة لإنجاز شغل ما.
- التغير في الطاقة الحرة (ΔG) يتنبأ باتجاه التفاعلات. فعندما تكون قيمة ΔG سالبة يكون التفاعل تلقائيًّا، ويدعى التفاعل مُطْلِقًا للطاقة. أما التفاعلات ذات قيم ΔG موجبة فهي غير تلقائية، وتسمى تفاعلات مستهلكة للطاقة.
- تحصل التفاعلات المستهلكة للطاقة على الطاقة اللازمة لها من البيئة.
- تطلق التفاعلات المطلِقة للطاقة طاقتها إلى البيئة المحيطة.
- طاقة التنشيط مطلوبة من أجل خفض ثبات الروابط الكيميائية، وبدء التفاعلات الكيميائية (الشكل 6-5).
- تقوم العوامل المساعدة بتسريع التفاعل الكيميائي من خلال خفض طاقة التنشيط اللازمة للتفاعل.

6-3 عملة الطاقة في الخلية: ATP

يعد الأدينوسين ثلاثي الفوسفات وحدة الطاقة المستخدمة في الخلية.

- ATP هو نيوكليوتيد يخزن الطاقة بشكل روابط غير مستقرة في مجموعة الفوسفات الطرفية.
- يتم استعمال ATP في دورة: يعطي ATP الطاقة، ويدفع التفاعلات المستهلكة للطاقة، ويُبْنى من خلال استهلاك الطاقة التي تزودها التفاعلات المطلقة للطاقة. (الشكل 6-7).

6-4 الأنزيمات: العوامل المساعدة البيولوجية

تنظم التفاعلات الحيوية من خلال عوامل مساعدة تسمى الأنزيمات.

- تقلل الأنزيمات من طاقة التنشيط اللازمة لبدء التفاعل الكيميائي.
- الأنزيمات لا تستهلك، ولا تتغير خلال التفاعلات. وتستخدم بكميات قليلة.
- نوعية الأنزيمات تؤدي إلى اختلاف تركيب أنواع الخلايا المختلفة ووظيفتها (الشكل 6-9).
- ترتبط المواد الأساس في موقع خاص بالأنزيم يسمى الموقع النشط، وتقوم الأنزيمات بتعديل شكلها لإدخال المواد الأساس في هذا الموقع بإحكام.
- الأنزيمات ذات الموقع المغاير تمتلك مواقع أخرى بعيدًا عن الموقع النشط، ترتبط بها المواد المثبطة أو المنشطة للأنزيمات.
- قد تكون الأنزيمات حرة في السيتوبلازم، ويمكن أن تكون مرتبطة مع الأغشية أو العضيّات.
- الأنزيمات المسؤولة عن سلسلة من التفاعلات الكيميائية يمكن أن تشكل معقدًا أنزيميًّا، وهذا يسهل حصول التفاعلات بشكل متسلسل، ويحمي المواد الوسطية والنواتج، ويمكن أن ينظم التفاعلات ضمن هذا المعقد.
- الأنزيمات ليس جميعها بروتينات. بعضها يتكون من RNA ويسمى رايبوزايم أو أنزيم رايبوزي، ويمكن أن يحفز بعض التفاعلات.
- يعتمد عمل الأنزيم على المحافظة على شكله ثلاثي الأبعاد، وهذا يتأثر بالحرارة ودرجة الحموضة.
- ترتبط المثبطات التنافسية مع الموقع النشط للأنزيم، وتقلل من نشاطه (الشكل 6-12).
- المثبطات غير التنافسية والمنشطات ترتبط في الموقع المغاير للأنزيم، ومن ثم تغير تركيب الأنزيم مؤدية إلى تنشيطه، أو تثبيطه.
- العوامل المرافقة مواد معدنية ضرورية لعمل الأنزيمات.
- مرافقات الأنزيم مواد عضوية غير بروتينية ضرورية لعمل الأنزيمات.

6-5 الأيض: الوصف الكيميائي لوظيفة الخلية

الأيض مجموعة التفاعلات الكيميائية في المخلوق الحي.

- تفاعلات الأيض البنائية تحتاج إلى طاقة لتصنيع الروابط الكيميائية أو تحويلها.
- تفاعلات الأيض الهادمة تحطم الروابط الكيميائية، وتطلق الطاقة.
- المسالك الكيميائية الحيوية تستخدم الناتج النهائي للتفاعل بوصفه مادة للتفاعل اللاحق.
- المسالك الكيميائية الحيوية تنظَّم عادة بآلية تسمى التثبيط بالتغذية الراجعة التي يقوم فيها الناتج الأخير للسلسلة بالعمل مثبطًا في الموقع المغاير يعمل على إيقاف نشاط الأنزيم الأول في سلسلة التفاعلات (الشكل 6-14).

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1 - الروابط التشاركية بين ذرتين مثال على طاقة:
أ . الحركة. ب. الوضع.
جـ. ميكانيكية. د . شمسية.

2 - خلال تفاعل الأكسدة والاختزال، المادة التي تكسب الإلكترون:
أ. تختزل، وتمتلك طاقة عالية. ب. تتأكسد، وتمتلك مستوى طاقة أقل.
جـ. تختزل، وتمتلك مستوى طاقة أقل. د . تتأكسد، وتمتلك مستوى طاقة أعلى.

3 - التفاعل المطلق للطاقة له الخاصية:
أ . ΔG+ موجب وتلقائي. ب. ΔG+ موجب وغير تلقائي.
جـ. ΔG+ سالب وتلقائي. د . ΔG+ سالب وغير تلقائي.

4 - التفاعل التلقائي:
أ . المواد المتفاعلة لها طاقة حرة أقل من المواد الناتجة.
ب. النواتج لها طاقة حرة أعلى من المواد المتفاعلة.
جـ. تحتاج إلى طاقة.
د . يقل التبدد وعدم الانتظام.

5 - طاقة التنشيط:
أ . طاقة حرارية ناتجة عن حركة الجزيئات.
ب. طاقة ناتجة عن تحطم الروابط الكيميائية.
جـ. الفرق بين الطاقة الحرة للمواد الداخلة في التفاعل والمواد الناتجة عنه.
د . الطاقة اللازمة لبدء التفاعل الكيميائي.

6 - الخاصية التي لا تنطبق على العامل المحفز هي:
أ . يخفض طاقة التنشيط اللازمة للتفاعل.
ب. يقلل الطاقة الحرة للمواد المتفاعلة.
جـ. لا يتغير خلال التفاعل.
د . يعمل في الاتجاه الأمامي والعكسي للتفاعل.

7 - يتم اختزان الطاقة في جزيء ATP في:
أ . الروابط بين النيتروجين والكربون.
ب. الروابط الكربونية الموجودة في الرايبوز.
جـ. الرابطة المزدوجة للأكسجين.
د . الروابط التي تربط مجموعات الفوسفات الطرفية.

8 - يمكن لـ ATP أن يدفع التفاعلات المستهلكة للطاقة؛ لأنّ:
أ . ATP عامل محفز.
ب. الطاقة المطلقة من ATP تجعل قيم ΔG+ للتفاعلات المرتبة أكثر سلبية.
جـ. الطاقة المنطلقة من ATP تجعل ΔG+ للتفاعلات المرتبطة أكثر إيجابية.
د . تحول ATP إلى ADP مطلق للطاقة.

9 - الذي لا ينطبق على الأنزيمات هو:
أ . تستخدم الأنزيمات الشكل ثلاثي الأبعاد للموقع النشط لربط المواد المتفاعلة.
ب. تخفض الأنزيمات طاقة تنشيط التفاعلات.
جـ. تتغير طبيعة الأنزيم خلال التفاعل.
د . تستطيع الأنزيمات تسهيل التفاعلات في الاتجاهين الأمامي والعكسي.

10 - وظيفة الموقع النشط للأنزيم هي:
أ . ربط المواد الأساس مع الأنزيم مكونة معقدًا من الأنزيم والمادة الأساس.
ب. المجموعات الجانبية للموقع النشط تتفاعل مع المواد المتفاعلة.
جـ. ترتبط مع النواتج مؤدية إلى تلاؤم مستحث.
د . (أ+ب).

11 - المعقد الأنزيمي قادر على:
أ . تسهيل تفاعل واحد.
ب. تسهيل مجموعة من التفاعلات باستخدام مجموعة من الأنزيمات المختلفة.
جـ. تقليل طاقة تنشيط التفاعل من خلال نشاط المعقد الأنزيمي.
د . (أ+ب).

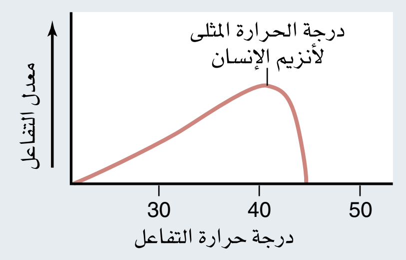
12 - العامل المشترك الذي يؤثر في نشاط الأنزيم تحت درجات الحرارة العالية والحموضة المرتفعة هو:
أ . معدل حركة جزيئات المواد الأساس.
ب. قوة الروابط بين جزيئات المواد الأساس.
جـ. الشكل ثلاثي الأبعاد للأنزيم.
د . معدل حركة جزيئات الأنزيم.

13 - اكتشاف الرايبوزيمات يعني أنَّ:
أ . البروتينات فقط تحفز التفاعلات.
ب. الأحماض النووية فقط تحفز التفاعلات.
جـ. RNA له نشاط أنزيمي.
د . تحطيم RNA بالأنزيمات.

14 - الجزيئات التي ترتبط بالموقع النشط للأنزيم تسمى ________________
أما الجزيئات التي ترتبط بعيدًا عن الموقع النشط فتسمى ________________
أ . عاملًا مرافقًا، نواتج.
ب. مثبطات تنافسية، مثبطات الموقع المغاير.
جـ. مثبطات غير تنافسية، مثبطات تنافسية.
د . نواتج، مرافق الأنزيم.

أسئلة تحدٍّ

1 - افحص الرسم البياني الذي يبين معدل التفاعل المحفز بالأنزيمات في الإنسان على درجات حرارة مختلفة:
أ . صف ماذا يحصل للأنزيم على 40° مئوية.
ب. اشرح لماذا يلامس الخط المحور السيني على 20° و 45° تقريبًا.
جـ. إذا كان معدل درجة حرارة الإنسان 37°م. فبيِّن الأسباب التي تجعل درجة الحرارة المثلى لهذا الأنزيم أعلى قليلًا من 37°م.



2- يعمل أنزيم فوسفو فركتوكاينيز على إضافة مجموعة فوسفات إلى جزيء فركتوز-6-فوسفات. هذا الأنزيم يعمل مبكرًا في تحلل الجلوكوز، وهو مسلك أيضي منتج للطاقة سيُناقش في الفصل 7. لهذا الأنزيم موقع نشط يربط الفركتوز و ATP. هناك موقع مغاير مثبط أيضًا يربط ATP عندما يكون مستوى ATP في الخلية مرتفع جدًا.
أ . تنبأ بمعدل التفاعل إذا كان مستوى ATP منخفضًا جدًا.
ب. تنبأ بمعدل التفاعل إذا كان مستوى ATP مرتفعًا جدًا.
جـ. صف ماذا يحدث للأنزيم عندما يكون مستوى ATP مرتفعًا جدًا.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 7

كيف تجني الخلايا الطَّاقة؟

How Cells Harvest Energy?

مقدّمة

الحياة تُسيِّرها الطَّاقة. كلّ الأنشطة التي تقوم بها المخلوقات الحية – سباحة البكتيريا، خرخرة القطة، تفكيرك في هذه الكلمات – تستعمل الطَّاقة. في هذا الفصل، سنُناقش العمليات التي تستعملها الخلايا كلّها لاستخلاص الطَّاقة الكيميائية من الجُزيئات العضوية، وتحويل تلك الطَّاقة إلى الأدينوسين ثلاثي الفوسفات (ATP). بعد ذلك، في (الفصل الـ 8)، سوف نتفحص التَّمثيل الضوئي، الذي يستعمل الطَّاقة الضّوئيّة لصناعة طاقة كيميائية. سندرس مسألة تحويل الطَّاقة الكيميائية إلى ATP أولًا؛ لأنَّ المخلوقات جميعها، بما في ذلك النبات الذي يقوم بالتَّمثيل الضوئي، واليسروع المُتغذي على النبات، الظاهرين في الصورة، تحصل على الطَّاقة من الرَّوابط الكيميائية. الحصول على الطاقة عن طريق التَّنفس هو عملية شمولية.

موجز المفاهيم

1-7 نظرة عامة على التَّنفس

- *تُؤكسد الخلايا المُركبات العضوية لدفع عملية الأيض.*
- *التَّنفس الخلوي هو الأكسدة الكاملة للجلوكوز.*
- *تؤدي نواقل الإلكترونات دورًا مهمًّا في أيض الطَّاقة.*
- *يحصد الأيض الطَّاقة على مراحل.*
- *يؤدي ATP دورًا مركزيًّا في الأيض.*

2-7 أكسدة الجلوكوز: مُلخَّص

3-7 التَّحليل الجلايكولي: شطر الجلوكوز

- *التَّحفيز يحوّل الجلوكوز إلى شكل سهل الانشطار.*
- *يُصنَّع ATP عن طريق الفسفرة على مستوى المادة الأساس (الجزيئات المتفاعلة).*
- *يجب إعادة تدوير NADH حتى يستمر التَّنفس.*

4-7 أكسدة البيروفيت لإنتاج أستيل مُرافق الأنزيم - أ

5-7 دورة كربس

- *تتكوَّن دورة كربس من ثلاث قطع: نظرة عامة.*
- *تحوَّرت دورة كربس لاستخلاص الإلكترونات، وتصنيع ATP واحد.*
- *يتحول الجلوكوز إلى CO_2 وطاقة وضع.*
- *تتبُّع الإلكترونات في التَّفاعلات يُظهر اتجاه الانتقال.*

6-7 سلسلة نقل الإلكترونات والأسموزية الكيميائية Chemiosmosis

- *تُنتج سلسلة نقل الإلكترونات فرق تركيز للبروتونات.*
- *يتشكَّل فرق التركيز عندما تتحرك الإلكترونات عبر نواقل الإلكترونات.*
- *تستفيد الأسموزية الكيميائية من التدرُّج البروتوني لتكوِّن ATP.*
- *أنزيم بناء ATP عبارة عن مُحرِّك دوّار جُزيئي.*

7-7 ناتج الطَّاقة للتَّنفس الهوائي

- *النَّاتج النَّظري لحقيقيات النّوى هو 36 ATP لكلّ جُزيء جلوكوز.*
- *النَّاتج الحقيقي لحقيقيات النّوى هو 30 ATP لكلّ جُزيء جلوكوز.*

8-7 تنظيم التَّنفس الهوائي

9-7 الأكسدة دون الأكسجين الجُزيئي

- *تستخدم بكتيريا الميثان ثاني أكسيد الكربون.*
- *تستخدم بكتيريا الكبريت الكبريتات.*
- *يَستخدم التَّخمر مُركبات عضوية بوصفها مُستقبلات للإلكترونات.*

10-7 هدم البروتينات والدُّهون

- *هدم البروتينات ينزع مجموعة الأمين.*
- *هدم الأحماض الدُّهنية يُنتج مجموعات الأستيل.*
- *عدد قليل من المُركبات الوسطية المُهمة تربط المسارات الأيضية.*
- *لجُزيء أستيل مُرافق الأنزيم - أ أدوار عدة.*

11-7 نشوء الأيض

- *أقدم أشكال الحياة حطّمت الجُزيئات المعتمدة على الكربون الموجودة في البيئة.*
- *نشوء التَّحلُّل الجلايكولي حدث مُبكرًا أيضًا.*
- *التَّمثيل الضوئي اللاهوائي سمح بالتقاط الطَّاقة الضّوئيّة.*
- *استخدم التَّمثيل الضوئي المُكوِّن للأكسجين مصدرًا مُختلفًا للهيدروجين.*
- *وفّر تثبيت النتيروجين نيتروجينًا عضويًّا جيدًا.*
- *استعمل التَّنفس الهوائي الأكسجين.*

1-7 نظرة عامة على التَّنفس

تحصل النَّباتات والطَّحالب وبعض البكتيريا على الطَّاقة من الشَّمس من خلال التَّمثيل الضوئي، مُحوِّلةً الطَّاقة الإشعاعية إلى طاقة كيميائية. هذه المخلوقات، إضافة إلى مخلوقات أُخرى قليلة، تستخدم الطَّاقة الكيميائية بالطَّريقة نفسها، وتُسمّى **ذاتية التَّغذية Autotrophs**. المخلوقات الأُخرى جميعها تعيش على المُركبات العضوية التي تُنتجها ذاتية التَّغذية، مُستخدمةً إياها غذاءً، وتُدعى **عضوية التَّغذية Heterotrophs**. إنّ 95% على الأقل من أنواع المخلوقات على الأرض –الحيوانات والفطريات كلّها، ومُعظم الطلائعيات وبدائيّات النّوى – هي عضوية التَّغذية. تستخلص ذاتية التَّغذية أيضًا الطَّاقة من المُركبات العضوية – فهي تمتلك فقط المقدرة الإضافية على استخدام ضَوء الشّمس لتصنيع هذه المركبات. وتُسمَّى العملية التي يتم فيها حصاد الطَّاقة **التَّنفس الخلوي Cellular respiration** – أكسدة المركبات العضوية للحصول على الطَّاقة من الرَّوابط الكيميائية.

تُؤكسد الخلايا المُركبات العضوية لدفع عملية الأيض

تحتوي أغلب الأغذية على أنواع من الكربوهيدرات والبروتينات والدُّهون، وكلّها غنية بالرَّوابط الكيميائية المُحملة بالطَّاقة. تمتلك الكربوهيدرات والدُّهون، كما تتذكر من الفصل 3، كثيرًا من روابط كربون – هيدروجين (C – H)، وكذلك روابط كربون – أكسجين (C – O).

إنَّ وظيفة استخلاص الطَّاقة من الخليط العضوي المُعقَّد في مُعظم الأغذية يتمُّ على مراحل. أولًا، تُكسِّر الأنزيماتُ الجُزيئاتِ الكبيرةَ إلى جزيئات أصغر، بعملية تُدعى **الهضم Digestion** (الفصل 48). وبعد ذلك، تُفكِّك أنزيمات أُخرى هذه القطع قليلًا قليلًا خلال الوقت، حاصدةً الطَّاقة من C – H ومن الرَّوابط الكيميائية الأُخرى في كلّ مرحلة.

التَّفاعلات التي تُكسِّر هذه الجزيئات تتشاطر خاصية مُشتركة: وهي أنَّها تفاعلات أكسدة. ولهذا، فإن أيض الطَّاقة يتعلق بتفاعلات الأكسدة والاختزال. وحتى نفهم العملية يجب أن نتتبع مصير الإلكترونات المفقودة من جزيئات الغذاء.

هذه التَّفاعلات ليست ببساطة انتقال إلكترونات، إنَّما تفاعلات **نزع هيدروجين Dehydrogenations** أيضًا. ويعني ذلك، أنَّ الإلكترونات المفقودة يُرافقها بروتونات، وبذلك ما يُفقد حقيقةً هو ذرة هيدروجين، وليس إلكترونات فقط.

التَّنفس الخلوي هو الأكسدة الكاملة للجلوكوز

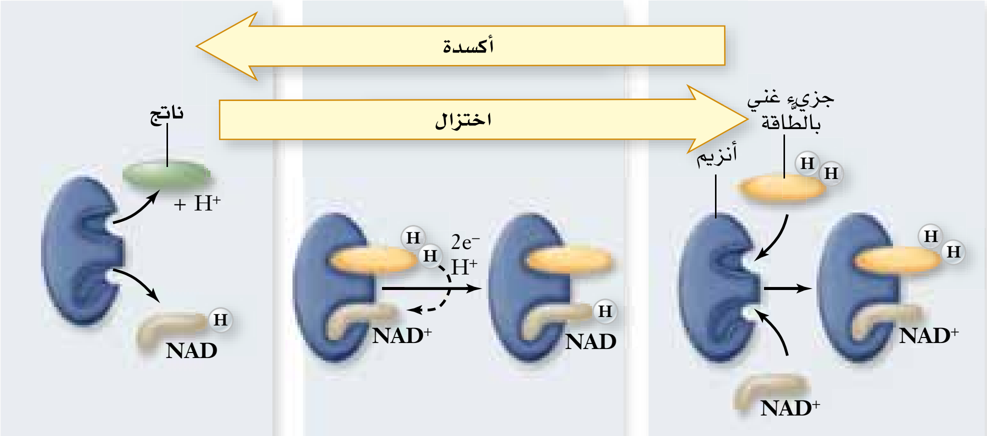
في الفصل 6، تعلمت أنَّ الذَّرة التي تفقد إلكترونات يُقال: إنها تأكسدت، والذَّرة التي تكسب إلكترونات يُقال عنها: إنَّها اختُزلت. ترتبط تفاعلات الأكسدة على الأغلب مع تفاعلات الاختزال في الأنظمة الحية، وهذه التَّفاعلات المُزدوجة تُسمّى تفاعلات اختزال – أكسدة *Redox reactions*. تستفيد الخلايا من تفاعلات اختزال- أكسدة تُحفِّزها الأنزيمات لكي تستخلص الطَّاقة من مصادر الغذاء وتحولها إلى ATP.

تفاعلات الأكسدة – والاختزال

تقوم تفاعلات الأكسدة والاختزال بدور مهم في تدفُّق الطَّاقة خلال الأنظمة الحيوية؛ لأنَّ الإلكترونات التي تعبر من ذرة إلى أُخرى تحمل معها الطَّاقة. تعتمد كمية الطَّاقة التي يملكها الإلكترون على موقعه المداري، أو على مستوى الطاقة، حول نواة الذَّرة. وعندما يُغادر الإلكترون ذرة إلى أخرى في تفاعل أكسدة واختزال، تنتقل طاقة الإلكترون معه.

الشكل 7-1 يُظهر كيف يُحفِّز أنزيمٌ تفاعل أكسدة واختزال، مُتضمِّنًا جزيئًا غنيًّا بالطَّاقة، بمُساعدة عامل مُساعد هو، **نيكوتين أمايد ثنائي النيوكليوتيد Nicotinamide adenine dinucleotide (NAD^+)**. في هذا التَّفاعل، يقبل NAD^+ زوجًا من الإلكترونات من المادة الأساس، مع بروتون واحد، ليتكون **NADH** (سوف نشرح هذه العملية بالتَّفصيل أكثر بعد قليل). وسيتم إطلاق الناتج المُؤكسَد الآن من الموقع النَّشط للأنزيم، على شكل NADH.

في عملية حصاد الطَّاقة الخلوية ككل، تحدث هناك العشرات من تفاعلات الأكسدة والاختزال، وتعمل كثير من الجزيئات، بما في ذلك NAD^+، بوصفها مستقبلات للإلكترونات. وتنطلق الطَّاقة خلال كلّ انتقال للإلكترونات. يُمكن لهذه الطَّاقة أنْ تُلتقط وتُستعمل لتكوين ATP أو لتكوين روابط كيميائية أُخرى، أما الباقي فيضيع على شكل حرارة.



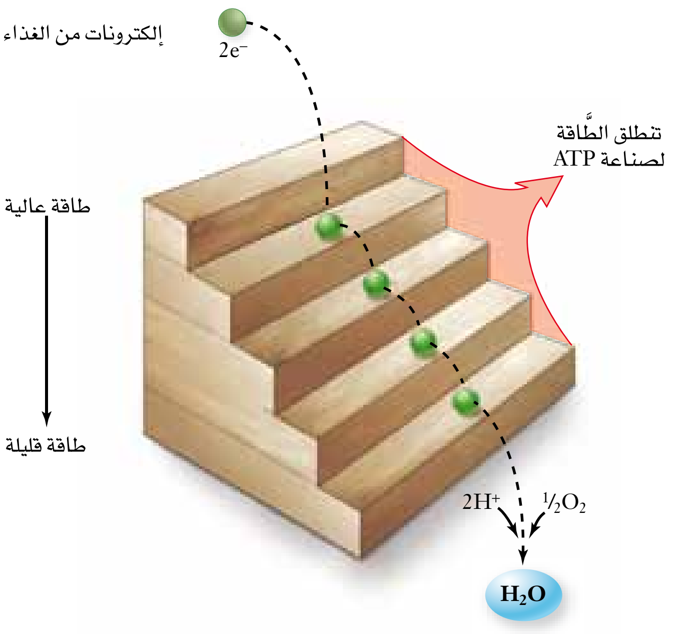
1. الأنزيمات التي تستعمل NAD^+ بوصفه عاملًا مُساعدًا لتفاعلات الأكسدة تتَّحد مع NAD^+ والمادة المُتفاعلة.

2. في تفاعل أكسدة واختزال، ينتقل إلكترونان وبروتون واحد إلى NAD^+، مُكونًا NADH. ويُمنح بروتون آخر إلى المحلول.

3. ينتشر NADH مُبتعدًا ويُمكنه بعد ذلك أن يمنح الإلكترونات إلى جزيئات أخرى.

الشكل 7-1

غالبًا ما تَستخدمُ تفاعلاتُ الأكسدة والاختزال أنزيمات مُساعدةً. تستعمل الخلايا عاملًا مُساعدًا كيميائيًّا يدعى NAD^+ لإجراء تفاعلات أكسدة واختزال عدَّة. ينتقل إلكترونان وبروتون إلى NAD^+ مع بروتون آخر يُمنح للمحلول. الجزيئات التي تكتسب إلكترونات مليئة بالطَّاقة يُقال: إنها اختُزلَت، في حين أن الجُزيئات التي تخسر إلكترونات مليئة بالطَّاقة يُقال: إنَّها تأكسدت. يُؤكسد NAD^+ جزيئات عالية الطَّاقة بقبوله إلكتروناتها (في الشَّكل، هذا يسير 1 ⟵ 2 ⟵ 3) ومن ثَمَّ يختزل جزيئات أُخرى عن طريق إعطاء الإلكترونات لها (في الشَّكل، هذا يسير من 1 ⟵ 2 ⟵ 3).



الشكل 7–2

كيف يعمل نقل الإلكترون. يُبيِّن هذا الشَّكل كيف يتكوَّن ATP عندما تنتقل الإلكترونات من مستوى طاقة إلى آخر. بدلًا من إطلاق الطَّاقة بشكل انفجاري «تسقط» الإلكترونات إلى مستويات طاقة أقل فأقل على شكل خطوات، مُطلقةً طاقة مخزونة مع كلّ سقوط مُتجهةً نحو أقل (أكثر سالبية كهربائية) مُستقبل إلكترونات، أي الأكسجين.

في نهاية هذه العملية، تكون الإلكترونات عالية الطَّاقة من الروابط الكيميائية الابتدائية قد فقدت طاقتها، وتنتقل الإلكترونات فقيرة الطَّاقة إلى آخر مُستقبل للإلكترونات (الشكل 7–2). عندما يكون هذا المُستقبل هو الأكسجين، تُسمَّى هذه العملية **التَّنفس الهوائي Aerobic respiration**. ولكن عندما يكون مُستقبل الإلكترونات الأخير جزيئًا غير عضوي، غير الأكسجين، تُسمَّى هذه العملية **التَّنفس اللاهوائي Anaerobic respiration**. أما عندما يكون جزيئًا عضويًّا، فإن العملية تُسمَّى **التَّخمر Fermentation**.

«حرق» الكربوهيدرات

هناك اختلاف قليل، من النَّاحية الكيميائية، بين هدم الكربوهيدرات في الخليّة من جهة، وحرق الخشب في المدفأة من جهة أخرى. في الحالتين، المواد المُتفاعلة هي الكربوهيدرات والأكسجين، والنواتج هي: ثاني أكسيد الكربون، وماء، وطاقة:

$$C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2 \longrightarrow 6\,CO_2 + 6\,H_2O + \text{طاقة (حرارة + ATP)}$$

سكر الجلوكوز　　أكسجين　　أكسيد الكربون　　ماء

التَّغير في الطاقة الحرة مقداره 686 كيلو كالوري/ مول من الجلوكوز (أو 2870 كيلو جول/ مول) تحت الظروف المعيارية (أي، على درجة حرارة الغرفة، 1 ضغط جوي، وهكذا). في الظروف الموجودة داخل الخليّة، يُمكن أن تصل كمية الطاقة المنطلقة إلى نحو 720 كيلو كالوري/ مول (3012 كيلو جول/ مول) من الجلوكوز. وهذا يعني أنه تحت الظروف الخلوية الحقيقية، تنطلق طاقة أكثر من تلك التي تنطلق تحت الظروف المعيارية.

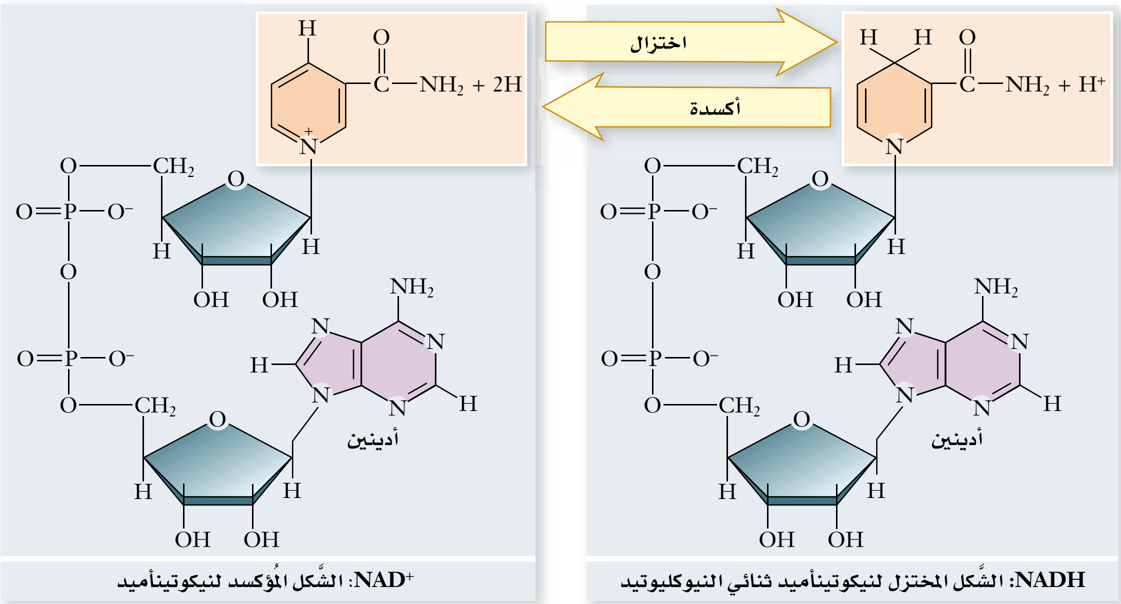
تنطلق الكمية نفسها من الطَّاقة سواءً عند أكسدة الجلوكوز أو حرقه، لكن عندما يتمُّ حرقه، تُطلق مُعظم الطَّاقة على شكل حرارة. تحصد الخلايا الطَّاقة المُفيدة من هدم الجلوكوز باستخدام جزء من الطَّاقة لتوليد ATP.

تؤدي نواقل الإلكترونات دورًا مُهمًا في أيض الطَّاقة

خلال التَّنفس، يتأكسد الجلوكوز إلى CO_2، ولكن إنْ أُعطيت الإلكترونات مُباشرةً للأكسجين، فسيكون التَّفاعل احتراقًا، وستشتعل الخلايا. بدلًا من ذلك، وكما شاهدت توًّا، تنقل الخلايا الإلكترونات إلى نواقل إلكترونات وسطية، ومن ثَمَّ إلى O_2 أخيرًا.

تُستخدم أشكال عدة من نواقل الإلكترونات في هذه العملية: نواقل ذائبة تُحرِّك الإلكترونات من جزيئ إلى آخر، نواقل مُرتبطة بالغشاء مُشكلةً سلسلة أكسدة واختزال، ونواقل تتحرك خلال الغشاء. الصِّفة المُشتركة لهذه النَّواقل جميعها أنَّ بإمكانها التأكسد والاختزال بشكل قابل للانعكاس. بعض هذه النَّواقل، مثل السيتوكرومات المُحتوية على الحديد، يُمكنها أنْ تنقل الإلكترونات، وبعضها ينقل الإلكترونات والبروتونات.

يُعَدّ NAD^+ أحد أهم نواقل الإلكترون (والبروتون). كما يظهر في (الشكل 7–3) على اليسار، يتكوَّن جزيء NAD^+ من نيوكليوتيدين مُرتبطين معًا. النيكليوتيدان



الشكل 7–3

NAD^+ و NADH. ثنائي النيوكليوتيد هذا يعمل «ناقل إلكترونات» في أثناء التَّنفس الخلوي. يقبل NAD^+ زوجًا من الإلكترونات، وبروتونًا واحدًا من الجزيئات الكبيرة بعد هدمها، ويُختزل إلى NADH.

المُكوِّنان لـ NAD^+ نيكوتين أمايد أحادي الفوسفات (NMP) وأدينوسين أحادي الفوسفات (AMP)، مُرتبطان رأسًا لرأس عن طريق مجموعات الفوسفات الخاصة بهما. للنيوكليوتيدين وظائف مُختلفة في جزيء NAD^+: يعمل AMP بوصفه أساسًا يُوفِّر الشَّكل الذي تُميِّزه كثير من الأنزيمات؛ في حين يوفر NMP الجزء النَّشط في الجزيء، حيث إنَّه سهل الاختزال، أي إنَّه يقبل الإلكترونات بسهولة.

عندما يكتسب NAD^+ إلكترونين وبروتونًا من الموقع النَّشط للأنزيم، فإنَّه يُختزل إلى NADH، كما هو مُوضح على اليمين في (الشكل 7-3). يحمل جزيء NADH الآن إلكترونين مُحمَّلين بالطَّاقة، ويُمكنه أن يعطيهما لجزيئات أخرى مُختزلًا إياها.

إن هذه المقدرة على تقديم إلكترونات عالية الطَّاقة مُهمة جدًا لكلٍّ من أيض الطَّاقة وللبناء الحيوي لجزيئات عضوية عدة، مثل الدُّهون والسكريات. في الحيوانات، عندما يصبح ATP وفيرًا، تتحول قوة اختزال NADH المُتراكم نحو تزويد خامات أحماض دهنية بإلكترونات عالية الطَّاقة، مُختزلةً إياها لتشكيل دهون، وخزن الطَّاقة التي في الإلكترونات.

يحصد الأيض الطاقة على مراحل

بشكل عام، كلّما كان إطلاق الطَّاقة أكبر في أي مرحلة، زاد انطلاق الطَّاقة على شكل حرارة، وقلَّ توافرها للاستعمال بطرق أكثر فائدة. في عملية احتراق البنزين، تنطلق الكمية نفسها من الطَّاقة لو انفجر البنزين كله في خزان وقود السيارة دفعة واحدة، أو لو اشتعل في سلسلة من الانفجارات الصغيرة داخل الأسطوانات. بإطلاق الطَّاقة من البنزين قليلًا قليلًا، يكون حصاد الفعالية أكبر، ويُمكن استعمال الطَّاقة أكثر لدفع المكبس، وتحريك السيارة.

ينطبق المبدأ نفسه على أكسدة الجلوكوز داخل الخليّة. إذا انتقلت الإلكترونات كلّها إلى الأكسجين بخطوة انفجارية واحدة، مُطلقةً الطاقة الحُرَّة كلّها دفعة واحدة، فإن الخليّة سوف تستعيد القليل من تلك الطَّاقة في شكل مفيد. بدلًا من ذلك، تحرق الخلايا وقودها لحد قريب مثلما تفعل السيارة، أي قليلًا قليلًا.

تُنتزع الإلكترونات من روابط C—H في الجلوكوز على مراحل في سلسلة من تفاعلات تُحفِّزها الأنزيمات، ويُشار إليها بشكل جماعي بالتَّحليل الجلايكولي ودورة كربس. تُنتزع الإلكترونات عن طريق نقلها إلى NAD^+ - كما ذكرنا سابقًا، أو إلى نواقل إلكترونات أُخرى.

لا تنطلق الطَّاقة التي تنتج عن تفاعلات الأكسدة هذه كلّها دفعة واحدة (راجع الشكل 7-2). إذ تُمرَّر الإلكترونات إلى مجموعة أُخرى من نواقل الإلكترونات تُدعى **سلسلة نقل الإلكترونات Electron transport chain**، موجودة في الغشاء الدَّاخلي للميتوكندريا. وتُنتج حركة الإلكترونات عبر هذه السلسلة طاقة وضع على شكل تدرُّج كهروكيميائي. وسنفحص هذه العملية بتفصيل أكثر لاحقًا في هذا الفصل.

يؤدي ATP دورًا مركزيًا في الأيض

قدَّم الفصل السابق جزيء ATP أنه عِمْلة الطَّاقة في الخليّة. تستعمل الخلايا ATP لتحريك مُعظم تلك الأنشطة التي تحتاج إلى عمل. أحد أكثر الأنشطة وضوحًا هو الحركة. إذ تنسحب ألياف دقيقة جدًا داخل الخليّة العضلية فوق بعضها، فتنقبض عندئذ العضلات. ويُمكن للميتوكندريا أن تتحرك مترًا أو أكثر على طول خلايا عصبية ضيقة تمتد من نخاعك الشوكي إلى قدميك. وتُسحب الكروموسومات بعيدًا عن بعضها عن طريق الأُنيبيبات الدَّقيقة خلال انقسام الخليّة. هذه الحركات كلّها يلزمها صرف طاقة عن طريق التَّحلُّل المائي لـ ATP. تستعمل الخلايا ATP لتحريك التَّفاعلات الماصة للطَّاقة، التي لا تحدث بشكل تلقائي دون ذلك (الفصل الـ 6).

كيف يقود ATP تفاعلًا ماصًا للطَّاقة؟ يمتلك الأنزيم المُحفِّز لتفاعل مُعيَّن موقعين للارتباط على سطحه: أحدهما للمادة الأساس والآخر لـATP. يكسر موقع ارتباط ATP جزيء ATP، مُطلقًا أكثر من 7 كيلوكالوريات من الطَّاقة الكيميائية. تدفع هذه الطَّاقة المادة الأساس على الموقع الآخر «نحو الأعلى» في سلم الطَّاقة لتصل إلى طاقة التَّنشيط مُحرِّكةً التَّفاعل الماصّ للطَّاقة. لذلك، فإن التَّفاعل الماص المُرتبط بالتَّحلُّل المائي لـ ATP يُصبح مُمكن الحدوث.

إن الهدف النهائي من الخطوات المتعددة للتنفس الخلوي هو إنتاج ATP. إن تصنيع ATP هو تفاعل ماصّ للطاقة، وهذا يتطلب من الخليّة القيام بتفاعلات طاردة للطاقة من أجل هذا التصنيع. تفاصيل هذه التفاعلات سنقدمها في الأجزاء القادمة من هذا الفصل.

تحتاج الخلايا إلى الطَّاقة للمُحافظة على تركيبها، للنُّمو والأيض. تُنجز عملية التَّنفس الخلوي الأكسدة الكاملة للجلوكوز. تستعمل هذه العملية نواقل إلكترونات تُساعد على الإطلاق التَّدريجي للطَّاقة من أكسدة الجلوكوز. ناتج أيض الطَّاقة هو ATP، الذي تستخدمه الخلايا بوصفه مصدر طاقة مُتنقِّلًا.

2-7 أكسدة الجلوكوز: مُلخَّص

تستطيع الخلايا صناعة ATP من أكسدة الجلوكوز عن طريق آليتين رئيستين مُختلفتين، هما:

1. **الفسفرة على مستوى المادة الأساس Substrate – level phosphorylation**، يتكوَّن ATP عن طريق نقل مجموعة فوسفات مُباشرة إلى ADP من وسيط أو جزئ حامل للفوسفات (الشكل 7-4). خلال التَّحلُّل الجلايكولي Glycolysis، أو التحطم المبدئي للجلوكوز (سيناقش لاحقًا)، تُغيِّر الرَّوابط الكيميائية مواقعها في تفاعلات توفر الطَّاقة اللازمة لتكوين ATP عن طريق الفسفرة على مستوى المادة الأساس.
2. **الفسفرة التأكسدية Oxidative phosphorylation**، يتكوَّن ATP عن طريق **أنزيم بناء ATP** (**ATP synthase**)، مُستعملًا طاقة ناتجة عن فرق تركيز (تدرُّج) بروتوني (H^+). هذا التَّدرُّج يتشكل عن طريق إلكترونات عالية الطَّاقة نتجت عن أكسدة الجلوكوز، وتمر عبر سلسلة نقل الإلكترونات (ستُناقش لاحقًا). مع تناقص طاقة هذه الإلكترونات، تُمنح عندئذٍ للأكسجين، وهذا سبب التَّسمية الفسفرة التأكسدية. يستعمل أنزيم بناء ATP الطَّاقة الناتجة عن تدرُّج البروتونات لتحفيز التَّفاعل:

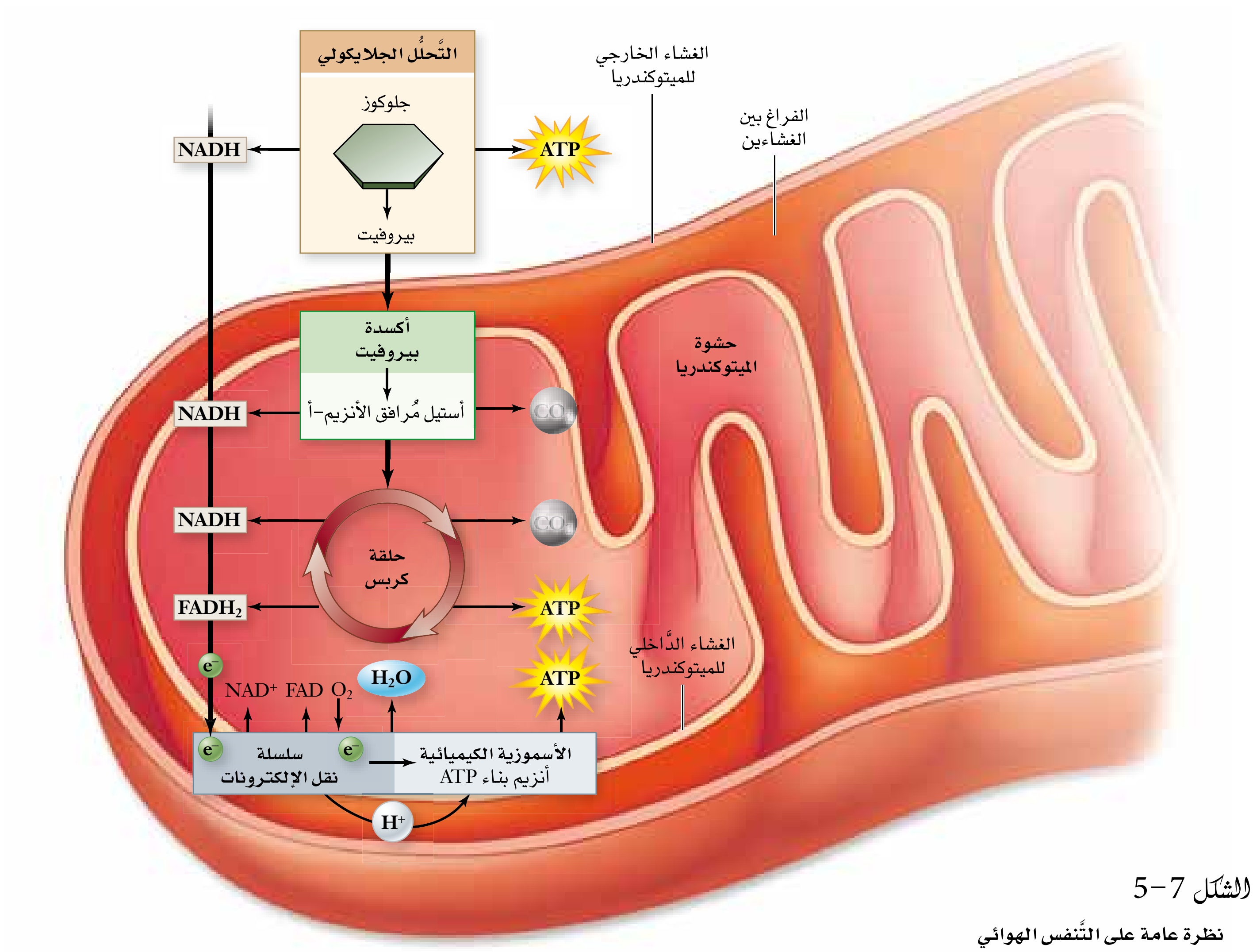
$$ADP + P_i \longrightarrow ATP$$

الشكل 7-4

الفسفرة على مستوى المادة الأساس. تمتلك بعض الجُزيئات، مثل فوسفوإينول بيروفيت، رابطة فوسفات عالية الطّاقة شبيهة بالرَّوابط في ATP. عندما تُنقل مجموعة فوسفات من فوسفوإينول بيروفيت إلى ADP، يتمُّ الحفاظ على الطّاقة في الرَّابطة، ويتولَّد ATP.

تنتج حقيقيّات النّوى وبدائيّات النّوى الهوائية الغالبية العظمى من ATP الخاص بها بهذه الطريقة.

في مُعظم المخلوقات، هاتان العمليتان مندمجتان. لحصاد الطاقة من أجل صناعة ATP بوجود الأكسجين، تقوم الخليّة بإجراء سلسلة مُعقَّدة من التّفاعلات المُحفَّزة أنزيميًّا التي تقع في أربع مراحل: تلتقط المرحلة الأولى الطَّاقة عن طريق الفسفرة على مستوى المادة الأساس من خلال التَّحلُّل الجلايكولي؛ تجري المراحل الثلاث اللاحقة تنفسًا هوائيًّا عن طريق أكسدة النَّاتج النِّهائي للتَّحلُّل الجلايكولي، مُكوِّنةً ATP. في هذا الجزء، سنلقي نظرة عامة على هذه المراحل (الشكل 7-5) ؛ وكلّ موضوع سيُغطّى بعد ذلك بالتَّفصيل في الأجزاء اللاحقة.



الشكل 7-5

نظرة عامة على التَّنفس الهوائي

المرحلة الأولى: التَّحلُّل الجلايكولي مسار كيميائي حيوي مُكوَّن من 10 تفاعلات تُسمَّى التَّحلُّل الجلايكولي الذي يُنتج ATP عن طريق الفسفرة على مستوى المادة الأساس. توجد الأنزيمات التي تُحفِّز تفاعلات التَّحلُّل الجلايكولي في سيتوبلازم الخليّة، غير مُرتبطة مع أي غشاء أو عُضيَّة.

يُستهلك جزيئا ATP، لكلّ جزيء جلوكوز، مبكرًا في بدء المسار، ويُنتج أربعة جزيئات ATP لكلّ جزيء جلوكوز يتم هدمه. إضافة إلى ذلك، يتمُّ حصاد أربعة إلكترونات من الرَّوابط الكيميائية في الجلوكوز، ويتمُّ حملها عن طريق NADH من أجل الفسفرة التأكسدية. يُنتج التَّحلُّل الجلايكولي جزيئين من **بيروفيت Pyruvate** غنيَّين بالطَّاقة من كلّ جزيء جلوكوز يدخل المسار. ويُمكن أن تُحصد الطَّاقة المُتبقية في مراحل لاحقة.

المرحلة الثانية: أكسدة البيروفيت في المرحلة الثانية، يتمُّ تحويل البيروفيت إلى ثاني أكسيد الكربون وجزيء ثنائي الكربون يُدعى أستيل مُرافق الأنزيم – أ **acetyl-CoA**. يُختزل جزيء واحد من NAD^+ إلى NADH، لكلِّ جزيء بيروفيت يتمُّ تحويله، وذلك من أجل حمل إلكترونات يُمكن أن تستعمل لصناعة ATP. تذكّر أن جزيئي بيروفيت ينتُجان من كلّ جلوكوز.

المرحلة الثالثة: دورة كربس تُدخِل المرحلة الثالثة جزيء أستيل مُرافق الأنزيم – أ إلى حلقة من تسعة تفاعلات تُسمّى دورة كربس Krebs cycle، التي سمِّيت كذلك على اسم العالِم الكيميائي الألماني هانز كربس، الذي اكتشفها. تُسمَّى دورة كربس أيضًا دورة حمض الستريك *Citric acid cycle*، بسبب حمض الستريك، أو السترات، الذي يتكوَّن في أول خطوة فيها، وتُسمَّى، بشكل أقل شيوعًا، حلقة الحمض ثلاثي مجموعة الكربوكسيل *Tricarboxylic acid cycle*، لأنَّ السترات يمتلك ثلاث مجموعات كربوكسيل.

في كلّ دورة من دورات كربس، ينتج ATP واحدًا عن طريق الفسفرة على مستوى المادة الأساس، وعددًا كبيرًا من الإلكترونات تُنتزع باختزال NAD^+ إلى NADH و FAD إلى $FADH_2$. يزوِّد كلّ جلوكوز واحد دورة كربس بجزيئي أستيل مُرافق الأنزيم – أ مُعطيًا دورتين اثنتين لدورة كربس.

المرحلة الرَّابعة: سلسلة نقل الإلكترونات والأسموزية الكيميائية في المرحلة الرَّابعة، يتمُّ نقل الإلكترونات عالية الطَّاقة التي يحملها NADH إلى سلسلة من نواقل الإلكترونات التي تستخلص طاقة الإلكترونات بشكل تدريجي، وتستخدمها في ضخ بروتونات عبر الغشاء.

التَّدرُّج البروتوني الذي صنعه نقل الإلكترونات يستعمله أنزيم بناء ATP لإنتاج ATP. هذا الاستغلال لتدرُّج البروتونات لتحريك صناعة ATP يدعى **الأسموزية الكيميائية Chemiosmosis** التي هي أساس الفسفرة التأكسدية.

تحدث أكسدة البيروفيت، وتفاعلات دورة كربس، وإنتاج ATP عن طريق سلاسل نقل الإلكترونات داخل أشكال عدة من بدائيّات النّوى وداخل الميتوكندريا في حقيقيّات النّوى جميعها. يلقي الشكل 7–5 نظرة عامة على العملية الكاملة للتَّنفس الهوائي بدءًا من التَّحلُّل الجلايكولي.

يُمكن تجزئة أكسدة الجلوكوز إلى مراحل عدَّة. تشمل هذه المراحل التَّحلُّل الجلايكولي، الذي يُنتج بيروفيت، وأكسدة البيروفيت، ودورة كربس. تُستعمل الإلكترونات المُستخلصة من تفاعلات الأكسدة في سلسلة نقل الإلكترونات لإنتاج تدرُّج بروتوني يُمكن أن يُستعمل من قِبَلِ أنزيم بناء ATP لبناء ATP بعملية تُدعى الأسموزية الكيميائية.

3-7 التَّحلُّل الجلايكولي: شطر الجلوكوز

يُمكن لجزيئات الجلوكوز أن تتفكك بطرق عدة، لكن المخلوقات البدائية أنشأت عملية هادمةً للجلوكوز تُطلق طاقة حرة كافية لتكوين ATP في تفاعلات تُحفِّزها أنزيمات. يحدث التَّحلل الجلايكولي في السيتوبلازم، ويُحوِّل الجلوكوز إلى جزيئين، في كلٍّ منهما 3 ذرات كربون، ويُدعى بيروفيت (الشكل 7–6). تُنتج الخليّة جزيئين من ATP بشكل صافٍ، لكلّ جزيء من جلوكوز يمرُّ عبر هذا التَّحول.

التحفيز يُحوِّل الجلوكوز إلى شكل سهل الانشطار

يتكوَّن النِّصف الأول من التَّحلل الجلايكولي من خمسة تفاعلات مُتتابعة، تُحوِّل جزيئًا واحدًا من جلوكوز إلى جزيئين من مركب ثلاثي الكربون يُدعى **جليسر ألدهايد 3 – فوسفات (G3P)**. تحتاج هذه التَّفاعلات إلى صرف ATP، لهذا، فهي عملية ماصّة للطَّاقة.

الخطوة أ: تحفيز الجلوكوز: «تحفّز» ثلاثة تفاعلات الجلوكوز عن طريق تحويله إلى مركب يُمكنه أن ينشطر بسهولة إلى جزيئين مُفسفرين، كلٌّ منهما فيه 3 كربونات. ينقل تفاعلان من هذه التَّفاعلات الفوسفات من ATP. لهذا، هذه الخطوة تتطلب من الخليّة استخدام جزيئين من ATP.

الخطوة ب: شطر وإعادة ترتيب: في أول تفاعل من زوج التَّفاعلات المُتبقية، ينشطر المُركَّب سداسي الكربون في الخطوة أ إلى جزيئين ثلاثيَّي الكربون. الأول هو G3P، والثاني يتمُّ تحويله بعد ذلك بتفاعل ثانٍ إلى G3P (الشكل 7–7).

يُصنَّع ATP عن طريق الفسفرة على مستوى المادة الأساس

في النِّصف الثاني من التَّحلُّل الجلايكولي، تُحوِّل خمسة تفاعلات إضافية G3P إلى بيروفيت بعملية مُنتجة للطَّاقة تُولِّد ATP.

الخطوة ج: الأكسدة ينتقل إلكترونان (وبروتون واحد) من G3P إلى NAD^+ ليتكون NADH. يُضاف أيضًا جزيء P_i إلى G3P ليتكون جليسرات 1، 3 ثنائي الفوسفات. تنتقل مجموعة الفوسفات لاحقًا إلى ADP عن طريق الفسفرة على مستوى المادة الأساس لتسمح بإنتاج صافٍ من ATP.

الخطوة د: توليد ATP تحول أربعة تفاعلات جليسرات 1، 3 ثنائي الفوسفات إلى بيروفيت. وتُولِّد هذه العملية جزيئين من ATP لكل G3P أنتج في الخطوة ب (انظر الشكلين 7–4 و7–7).

ولأنَّ جزيء الجلوكوز الواحد يتمُّ شطره إلى جزيئي G3P، فإن التَّفاعل الكلّي يُعطي ناتجًا صافيًا مقداره جزيئان من ATP، وكذلك جزيئان من NADH وجزيئان من بيروفيت:

4 ATP (2 ATP لكل من جزيئي G3P في المرحلة D)

- 2 ATP (تُستهلكان في التَّفاعلين في المرحلة A)

---

2 ATP (النَّاتج الصافي في العملية كلّها)

ينتج التَّحلُّل المائي لجزئ ATP واحد طاقة مقدارها 7.3 كيلوكالوريات/ مول في الظروف المعيارية. لهذا تحصد الخلايا حدًّا أقصى مقداره 14.6 كيلوكالوريات من الطَّاقة لكلّ مول جلوكوز من التَّحلُّل الجلايكولي.

نبذة تاريخية عن التَّحلُّل الجلايكولي

على الرَّغم من بعد التَّحلُّل الجلايكولي عن المثالية فيما يخص كمية الطَّاقة التي يُنتجها، فإنه يُنتج فعلًا ATP. ولأكثر من بليون عام خلال المراحل اللاهوائية الأولى على الأرض، كان التَّحلُّل الجلايكولي الطَّريقة الأساسية التي تنتج فيها المخلوقات عضوية التَّغذية ATP من جزيئات عضوية.

يُعتقد أنَّ التَّحلُّل الجلايكولي كغيره من كثير من مسارات الكيمياء الحيوية، قد نشأ بطريقة معكوسة، فالخطوات الأخيرة في العملية هي الأكثر قدمًا. لذلك، فإن النِّصف الثاني من التَّحلُّل الجلايكولي؛ أي تكسير G3P من الجلوكوز ربما ظهر مُتأخرًا، ربما عندما نضبت مصادر G3P البديلة.

لماذا يحدث التَّحلُّل الجلايكولي في المخلوقات الحديثة، على الرَّغم من أنَّ إنتاج الطَّاقة في ظروف غياب الأكسجين قليل نسبيًّا؟ الجواب هو أنَّ التَّطور عملية متزايدة: إذ يقع التغيُّر بالتَّحسين في نجاحات سابقة. في الأيض الهدمي، سد التَّحلُّل الجلايكولي حاجة المعيار التَّطوري الأساسي الوحيد – لقد كان تحسينًا. الخلايا التي لم تتمكن من إجراء التَّحلُّل الجلايكولي كانت في سلبية تنافسية، والخلايا التي تؤدي التَّحلل الجلايكولي عاشت تحسينات هدم لاحقة بُنيت على هذا النَّجاح. وتؤدي تقريبًا المخلوقات الموجودة حاليًا جميعها التَّحلُّل الجلايكولي، بوصفها ذاكرة أيضيَّة لماضيها السابق.

الجزء الأخير من هذا الفصل يناقش تطور الأيض بتفصيل أكبر.

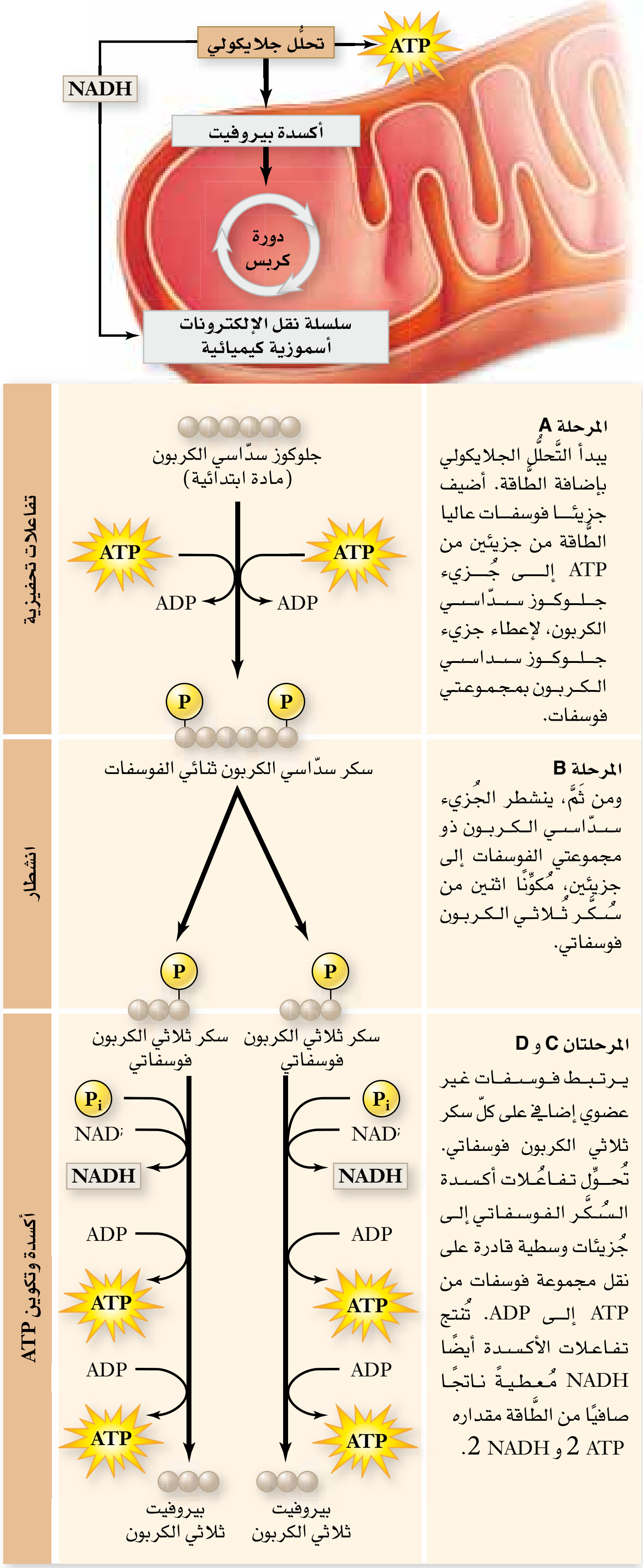
يجب إعادة تدوير NADH حتى يستمر التَّنفس

تفحص برهة المُعادلة الصافية للتَّحلُّل الجلايكولي:

جلوكوز + 2 ADP + 2 فوسفات غير عضوي + $2\ NAD^+$ ⟵ 2 بيروفيت +

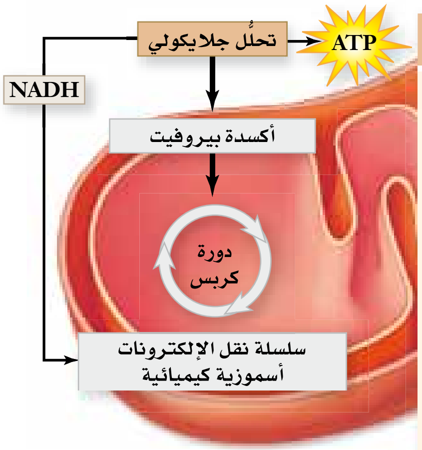
$2\ H_2O + 2\ H^+ + 2\ NADH + 2\ ATP$

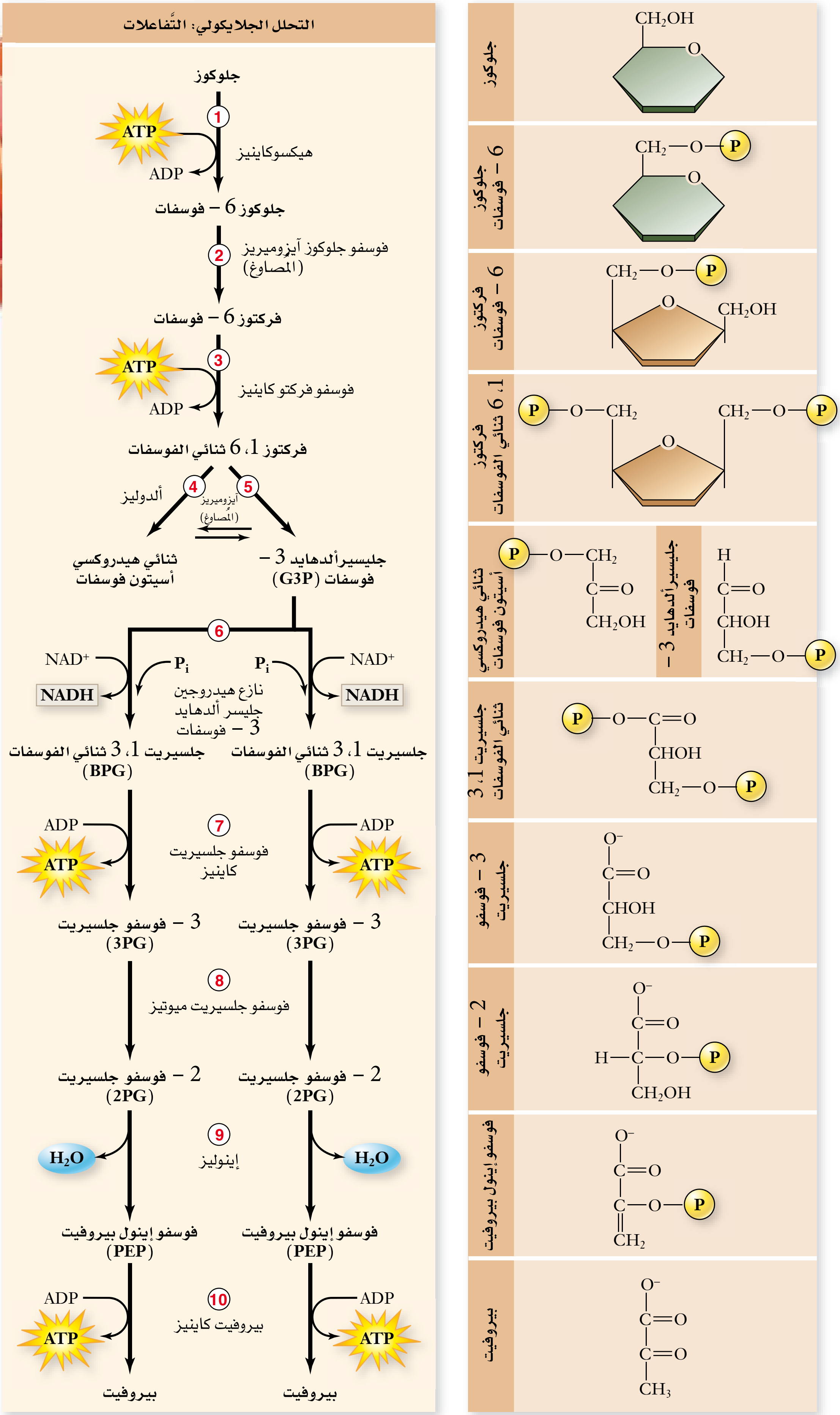
يُمكنك أنْ ترى أنّ هناك ثلاثة تغيرات تحدث خلال التَّحلُّل الجلايكولي: (1) يتحوَّل الجلوكوز إلى جزيئين من بيروفيت؛ (2) يتحوَّل جزيئان من ADP إلى ATP عن طريق الفسفرة على مستوى المادة الأساس. (3) يتحول جزيئان من NAD^+ إلى NADH. يترك هذا الأمر الخليّة تعاني مشكلتين، هما: استخلاص الطَّاقة المُتبقية في جزيئي البيروفيت، وإعادة تكوين NAD^+ للإبقاء على التَّحلُّل الجلايكولي.



الشكل 7-6

كيف يعمل التَّحلُّل الجلايكولي

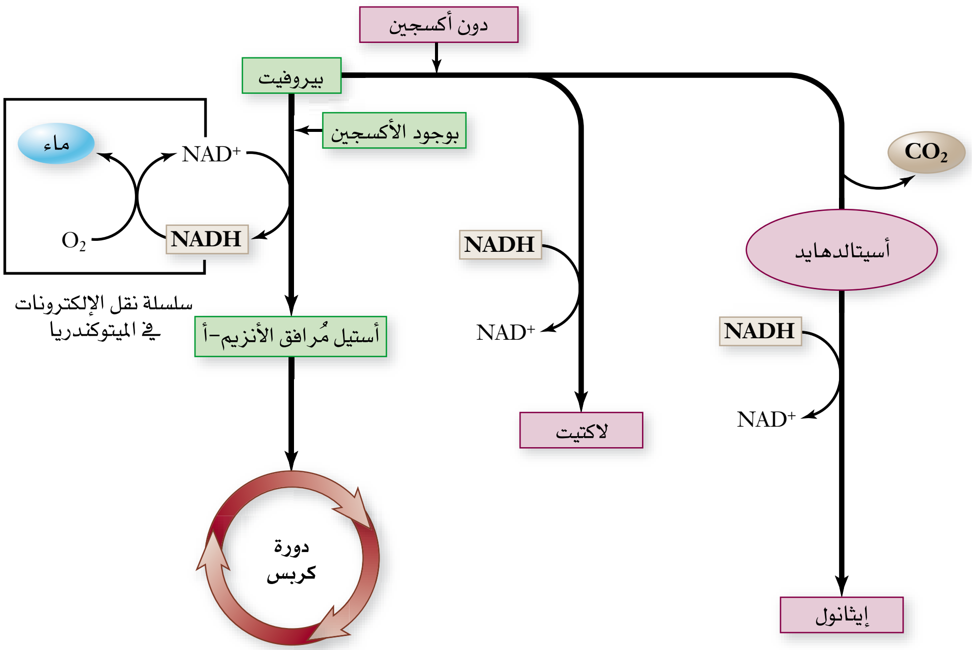




1. فسفرة الجلوكوز عن طريق جزيء ATP.
2، 3. إعادة ترتيب الرَّوابط، يتبعها فسفرة ثانية عن طريق ATP.
4، 5. ينشطر الجُـزيء سداسي الكـربون إلـى جزيئين ثلاثي الكربون – جزيء G3P، وجزيء آخر يتحول إلى G3P في تفاعل آخر.
6. يتبع الأكسدة فسفرة تُنتج جزيئين من NADH وجزيئين من ثنائي فسوفوجلسيريت BPG، كلّ واحد منهما يمتلك روابط فوسفاتية واحدة عالية الطَّاقة.
7. تُعطي إزالة فوسفات عالي الطَّاقة عن طريق جزيء ADP جزيئي ATP فـيـبـقـى جـزيـئـي 3- فوسفوجلسيريت.
8، 9. تـؤدي إزالـة الماء إلـى إنتاج جزيئين من فوسفواينول بيروفيت PEP، كلّ واحد برابطة فوسفاتية عالية الطَّاقة.
10. تُنتج إزالـة الفوسفات عالي الطَّاقة عن طريق جزيئي ADP، جزيئين من ATP، وجزيئين من بيروفيت.

الشكل 7-7

مسار التَّحلُّل الجلايكولي. تُحوِّل أول خمسة تفاعلات جُزيء جلوكوز إلـى جزيئين من G3P. وتُحوِّل ثاني خمسة تفاعلات G3P إلى بيروفيت.



الشكل 7-8

مصير بيروفيت و NADH المُتكوّن في التَّحلُّل الجلايكولي. بوجود الأكسجين، تتمُّ أكسدة NADH عن طريق سلسلة نقل الإلكترونات في الميتوكندريا باستخدام الأكسجين بوصفه مُستقبل إلكترونات أخيرًا. يُعيد هذا تكوين NAD^+ سامحًا للتَّحلُّل الجلايكولي بالاستمرار. يتأكسد بيروفيت المُتكوّن بالتَّحلُّل الجلايكولي إلى أستيل مُرافق الأنزيم - أ، الذي يدخل دورة كربس. بغياب الأكسجين، يُختزل بيروفيت بدلًا من ذلك، مُؤكسدًا NADH ومُنتجًا NAD^+ مرة أُخرى الذي يسمح للتَّحلُّل الجلايكولي بالاستمرار. الاختزال المُباشر للبيروفيت، كما يحدث في خلايا العضلة، يُنتج لاكتيتًا. في الخميرة، يُنتزع ثاني أكسيد الكربون من بيروفيت مُكونًا أسيتالديهايد، يُختزل بعد ذلك إلى إيثانول.

إعادة تدوير *NADH*

يُمكن للخلية أن تُنتج باستمرار ATP للقيام بأنشطتها، مادام أنَّ جزيئات الغذاء التي يتمُّ تحويلها إلى جلوكوز متوافرة. بعملها هذا، على كلّ حال، تُراكم الخليّة NADH وتُنقص مخزون NAD^+. لا تحتوي الخليّة على كمية كبيرة من NAD^+. ولهذا، فحتى يستمر التَّحلُّل الجلايكولي، يجب أنْ يُعاد تدوير NADH إلى NAD^+. بعض الجزيئات الأُخرى، يجب عليها بشكل حتمي أنْ تقبل الإلكترونات المأخوذة من G3P، وأن يتمَّ اختزالها. يُمكن أن تقوم بهذه المُهمة الأساسية عمليتان (الشكل 7-8):

1. **التَّنفس الهوائي Aerobic respiration**. يُعَدُّ الأكسجين مستقبل إلكترونات ممتازًا. خلال سلسلة من عمليات انتقال الإلكترونات، تُؤخذ الإلكترونات من G3P وتُعطى إلى الأكسجين، مُكوِّنة ماء. تحدث هذه العملية في ميتوكندريا خلايا حقيقيّات النّوى بوجود الأكسجين. ولأنَّ الهواء غني بالأكسجين، فإنه يُشار إلى هذه العملية أيضًا بالأيض الهوائي *Aerobic metabolism*. يتمُّ أيضًا إنتاج كمية مناسبة من ATP.
2. **التخمّر Fermentation**. عندما يكون الأكسجين غير متوافر، فإن جزيئًا عضويًّا مثل أسيتالديهايد في تخمّر النَّبيذ، يُمكن أنْ يقبل إلكترونات بدلًا عن الأكسجين (الشكل 7-9). يؤدي هذا التَّفاعل دورًا مُهمًّا في أيض مُعظم المخلوقات، حتى القادرة منها على التَّنفس الهوائي.

مصير البيروفيت

يعتمد مصير البيروفيت الذي أنتجه التَّحلُّل الجلايكولي على حدوث أيّ طريقة من هاتين الطريقتين. يبدأ مسار التَّنفس الهوائي بأكسدة البيروفيت إلى أستيل مُرافق الأنزيم - أ، الذي يجري له المزيد من الأكسدة في سلسلة من التَّفاعلات تُدعى دورة كربس. أما مسار التخمّر فعلى العكس من ذلك، يستعمل الاختزال لكلّ البيروفيت أو لجزء منه لأكسدة NADH إلى NAD^+ مرة أخرى. سندرس التَّنفس الهوائي في الجزء المقبل؛ أما التخمّر فستتم دراسته بالتَّفصيل في جزء لاحق.

الشكل 7-9

كيف يُصنَع النَّبيذ. يحدث تحويل البيروفيت إلى إيثانول بشكل طبيعي في العنب المتروك لكي يتخمَّر في الكروم، وأيضًا في التَّخمير في أوعية تخمير العنب المعصور. تقوم الخميرة بإجراء العملية للاستمرار في التَّحلُّل الجلايكولي في ظروف لا هوائية. عندما يزيد تحويلها تركيز الأيثانول إلى 12% تقريبًا، تقتل التَّأثيرات السَّامة للكحول خلايا الخميرة، ويتبقى النَّبيذ.

يشطر التَّحلُّل الجلايكولي سكر الجلوكوز سداسي الكربون إلى جزيئي بيروفيت ثلاثي الكربون. تتطلب هذه العملية أولًا استهلاك 2 ATP بتفاعلات «التحفيز» مُنتجةً في النِّهاية 4 ATP لكلّ جزيء جلوكوز و2 ATP بوصفه ناتجًا صافيًا. تتطلب تفاعلات الأكسدة في التَّحلُّل الجلايكولي NAD^+، لإنتاج NADH. يجب إنتاج NAD^+؛ مرة أُخرى إما عن طريق الأكسدة عبر سلسلة نقل الإلكترونات باستخدام الأكسجين، أو عن طريق استخدام جزيء عضوي في تفاعل تخمّر.

4-7 أكسدة البيروفيت لإنتاج أستيل مُرافق الأنزيم – أ

بوجود الأكسجين، تستمر أكسدة الجلوكوز الذي بدأ في التَّحلُّل الجلايكولي الذي يغادر بإعطاء بيروفيت. في المخلوقات حقيقية النّوى، يحدث استخلاص المزيد من الطّاقة من البيروفيت بشكل حصري داخل الميتوكندريا. وفي بدائيّات النّوى، تحدث تفاعلات مُشابهة في السيتوبلازم، وعند الغشاء البلازمي.

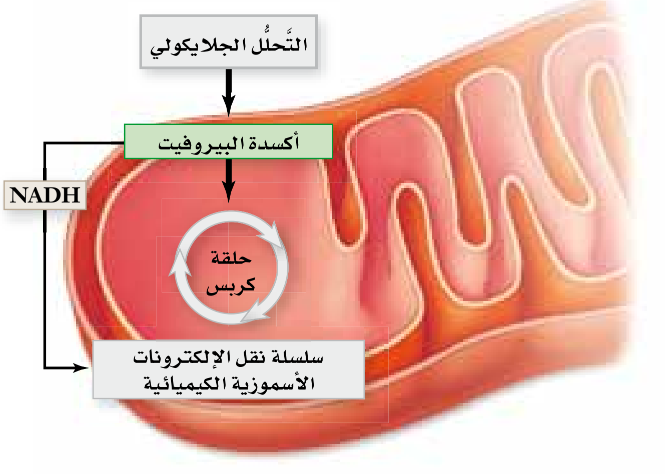
تحصد الخليّة طاقة مناسبة من البيروفيت بخطوتين: الأولى، يتأكسد فيها البيروفيت إلى مركب ثنائي الكربون و CO_2، مع انتقال الإلكترونات إلى NAD^+ لإنتاج NADH. الثانية، يتمُّ فيها أكسدة المركب ثنائي الكربون إلى CO_2 بتفاعلات دورة كربس.

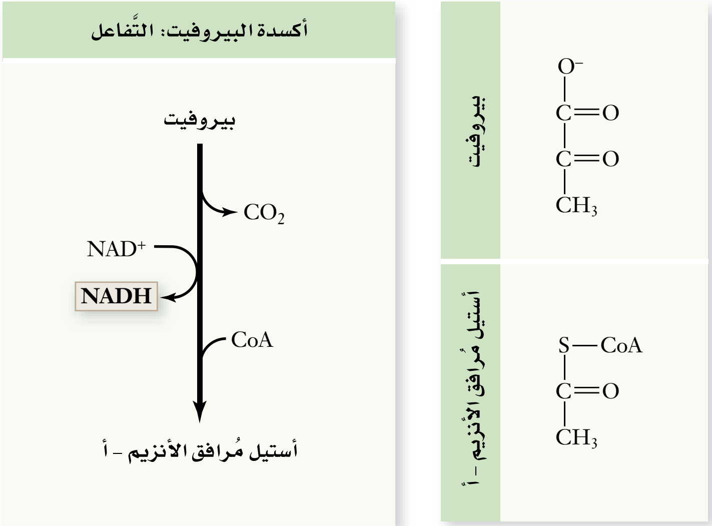
يتمُّ أكسدة البيروفيت بتفاعل «نزع مجموعة الكربوكسيل» الذي ينزع ذرة كربون من ثلاث ذرات كربون للبيروفيت. تُغادر ذرة الكربون هذه على شكل CO_2 (الشكل 7–10). يتمُّ ربط المركب ثنائي الكربون المُتبقي، المُسمّى مجموعة الأستيل، مع مُرافق الأنزيم – أ؛ هذا المركب الكلي الناتج يُدعى أستيل مُرافق الأنزيم – أ. يتمُّ نقل زوج من الإلكترونات وبروتون مُرتبط معهما إلى ناقل إلكترونات NAD^+، ما يختزله إلى NADH، ويُعطى بروتونًا ثانيًا إلى المحلول.

يدخل في هذا التَّفاعل ثلاث مراحل، ويُحفَّز في داخل الميتوكندريا عن طريق مُعقَّد عديد الأنزيمات *Multienzyme complex*. كما وضَّحنا في الفصل 6، يُنظِّم المُعقَّد عديد الأنزيمات سلسلة من الخطوات الأنزيمية لذلك لا تنتشر فيه المركبات الكيميائية الوسطية بعيدًا، ولا تدخل في تفاعلات أُخرى. داخل المُعقَّد، تقوم مكونات عدة ببتيد بنقل المواد المُتفاعلة من أنزيم إلى الأنزيم الذي يليه، دون أن تتركها حرة. يُعدُّ أنزيم نازع هيدروجين بيروفيت *Pyruvate dehydrogenase*، وهو مُعقَّد أنزيمي ينزع CO_2 من البيروفيت، أحدَ أكبر الأنزيمات المعروفة؛ فهو يحتوي على 60 تحت وحدة. يُمكن تلخيص التَّفاعل كما يأتي:

بيروفيت + NAD^+ + CoA ⟵ أستيل مُرافق الأنزيم – أ + NADH + CO_2 + H^+

يستعمل NADH الناتج لاحقًا في إنتاج ATP. تدخل مجموعة أستيل دورة كربس، حيث يُعاد تدوير مُرافق الأنزيم – أ لأكسدة بيروفيت آخر. ثُمَّ تُكمِّل دورة كربس أكسدة ذرات الكربون الأصلية في الجلوكوز.





الشكل 7–10

أكسدة البيروفيت. يستعمل هذا التَّفاعل المُعقَّد NAD^+ لكي يستقبل الإلكترونات، مُختزلًا إياه إلى NADH. النَّاتج، أستيل مُرافق الأنزيم – أ، يُغذِّي بالأستيل وحده دورة كربس، ويُعاد استعمال مُرافق أنزيم – أ في عملية أكسدة أُخرى للبيروفيت. يوفر NADH إلكترونات مليئة بالطَّاقة لسلسلة نقل الإلكترونات.

يتأكسد البيروفيت في الميتوكندريا لإنتاج أستيل مُرافق الأنزيم – أ و CO_2. هذا التَّفاعل هو رابط بين التَّحلُّل الجلايكولي وتفاعلات دورة كربس، حيث إنَّ أستيل مُرافق الأنزيم – أ يُستعمل في دورة كربس.

5-7 دورة كربس

في هذه المرحلة الثالثة، تُؤكسَد مجموعة الأستيل القادمة من البيروفيت في سلسلة من تسعة تفاعلات يُطلق عليها دورة كربس. تتم هذه التَّفاعلات في حشوة الميتوكندريا.

في هذه الحلقة، تلتحم مجموعة الأستيل ثنائية الكربون في الأستيل مرافق الأنزيم – أ مع جزيء رباعي الكربون يُدعى الأكسالوأسيتيت. يتكوَّن بذلك مركب سداسي الكربون، ويُدعى سِترات، يدخل في سلسلة من تفاعلات الأكسدة المُطلِقة للإلكترونات، ويتمُّ خلالها فصل جزيئين من CO_2، مستعيدة بذلك جزيء الأكسالوأسيتيت. يستعمل الأكسالوأسيتيت المُتكوِّن مرة أُخرى في الارتباط مع مجموعة أستيل أُخرى في دورة أُخرى لدورة كربس.

في كلّ دورة من دورات كربس، تُضاف مجموعة أستيل جديدة، وتضيع ذرتا كربون على شكل جزيئين من CO_2، وينتقل المزيد من الإلكترونات إلى نواقل إلكترونية. تمُّر هذه الإلكترونات بعد ذلك في سلسلة نقل إلكترونات لتحريك مضخَّات بروتونات *Proton pumps* تُولِّد ATP.

تتكون دورة كربس من ثلاث قطع: نظرة عامة

يمكن ترتيب التفاعلات التسعة في دورة كربس إلى ثلاث قطع. وهي مذكورة في الأجزاء القادمة، وملخصة في (الشكل 7-11).

القطعة أ: أستيل مُرافق الأنزيم - أ زائد أكسالوأسيتيت. يُنتج هذا التَّفاعل مركبًا سداسي الكربون يُدعى سِتْرات.

القطعة ب: إعادة ترتيب السترات وعملية نزع الكربوكسيل. وتتكون من خمس خطوات إضافية، تمَّ تبسيطها في (الشكل 7-11)، تختزل سترات إلى وسيط خماسي الكربون، ومن ثمَّ إلى مركب سَكْسينيت رباعي الكربون. خلال هذه التَّفاعلات، يتمُّ إنتاج جزيئين من NADH وجزيء ATP واحد.

القطعة جـ: إعادة تشكيل أكسالوأسيتيت. يتعرض سكسينات إلى ثلاثة تفاعلات إضافية، موضَّحةً أيضًا في (الشكل 7 - 11)، حتى يصبح أكسالوأسيتيت. خلال هذه التَّفاعلات، ينتج NADH واحدًا؛ إضافة إلى، جزيء **فلافين أدينين ثنائي النيوكليوتيد Flavin adenine dinucleotide (FAD)**، وهو عامل مُساعد آخر، يُختزل إلى $FADH_2$.

وسيتمُّ ذكر خصائص كلّ تفاعل لاحقًا.

تحوَّرت دورة كربس لاستخلاص الإلكترونات وتصنيع ATP واحد

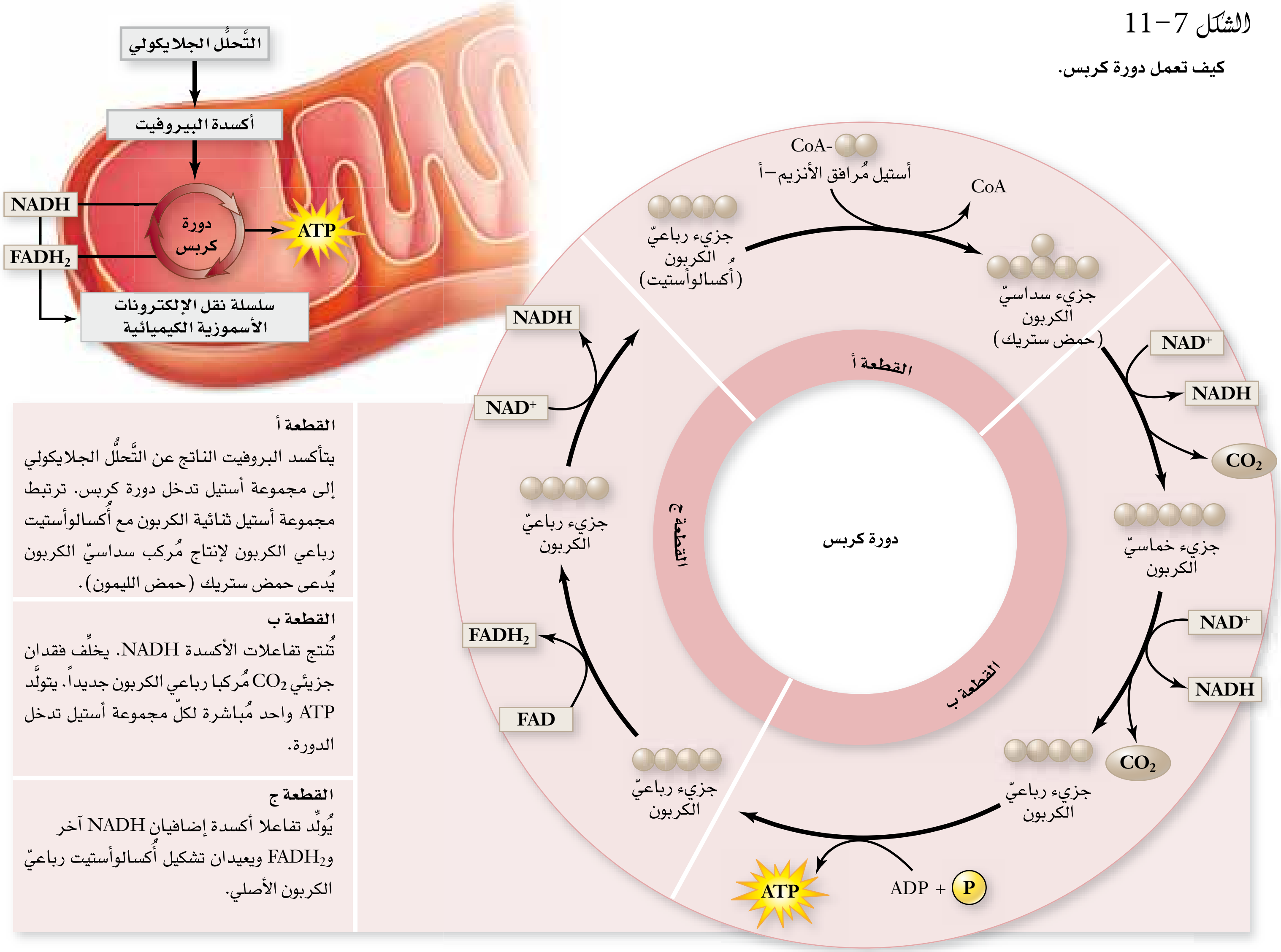
يُلخِّص (الشكل 7-12) تتابع تفاعلات دورة كربس. تدخل مجموعة ثنائية الكربون من أستيل مُرافق أنزيم - أ الحلقة من البداية، وينتُج جزيئان من CO_2، وجزيء ATP واحد، وأربعة أزواج من الإلكترونات.

التَّفاعل 1: تكاثف يتكوَّن السترات من أستيل مُرافق أنزيم - أ وأكسالوأستيت. تفاعل التَّكاثف غير منعكس، إذ يلتزم بإدخال مجموعة أستيل ثنائية الكربون إلى دورة كربس. يُثبَّط هذا التَّفاعل عندما يكون تركيز ATP في الخليّة مُرتفعًا، وينشط عندما يكون مُنخفضًا. فعندما تمتلك الخليّة كميات عالية من ATP، تتوقف دورة كربس، ويتحول أستيل مُرافق أنزيم - أ إلى تصنيع الدُّهون.

التفاعلان 2 و 3: التَّصاوغ قبل أن تبدأ تفاعلات الأكسدة، يجب أن يُعدَّل موقع مجموعة الهيدروكسيل (—OH) على جزيء السترات. تحدث عملية إعادة الترتيب هذه على خطوتين: أولًا، يُنزع جزيء ماء من ذرة كربون؛ ومن ثم يضاف الماء إلى ذرات كربون أخرى. وبهذا، تتغيَّر مواقع مجموعة —H و —OH. يكون النَّاتج مصاوغًا للسترات، ويُدعى آيزوسترات. هذا التَّعديل يُسهِّل التَّفاعلات اللاحقة.

الشكل 7-11

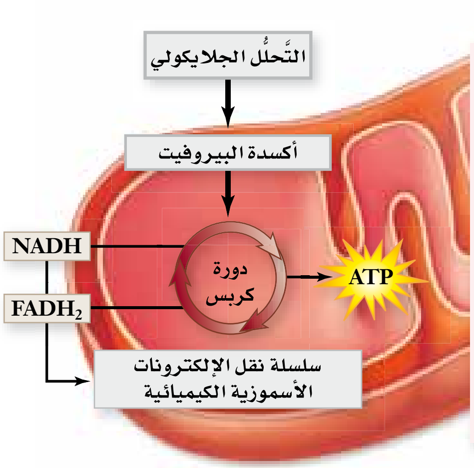
كيف تعمل دورة كربس.



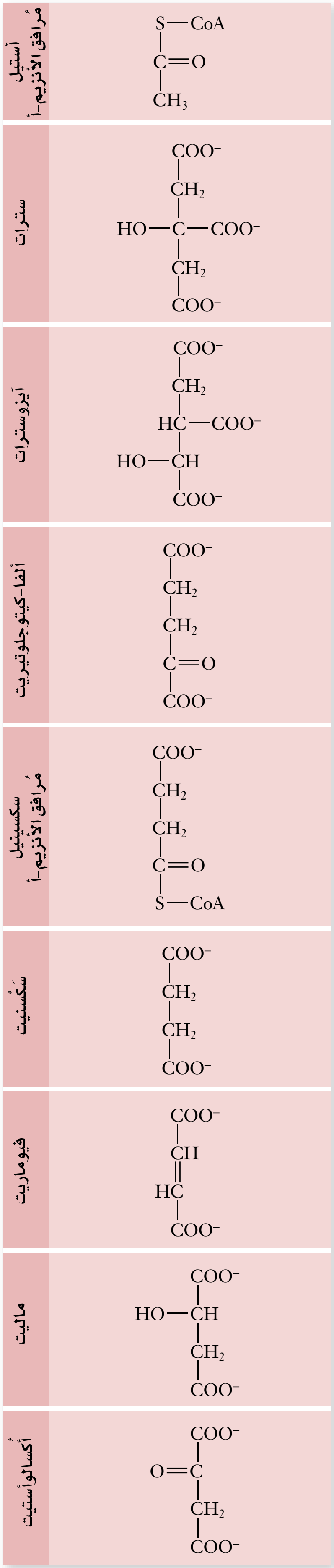
القطعة أ
يتأكسد البروفيت الناتج عن التَّحلُّل الجلايكولي إلى مجموعة أستيل تدخل دورة كربس. ترتبط مجموعة أستيل ثنائية الكربون مع أكسالوأستيت رباعي الكربون لإنتاج مُركب سداسيّ الكربون يُدعى حمض ستريك (حمض الليمون).

القطعة ب
تُنتج تفاعلات الأكسدة NADH. يخلِّف فقدان جزيئي CO_2 مُركبا رباعي الكربون جديداً. يتولَّد ATP واحد مُباشرة لكلّ مجموعة أستيل تدخل الدورة.

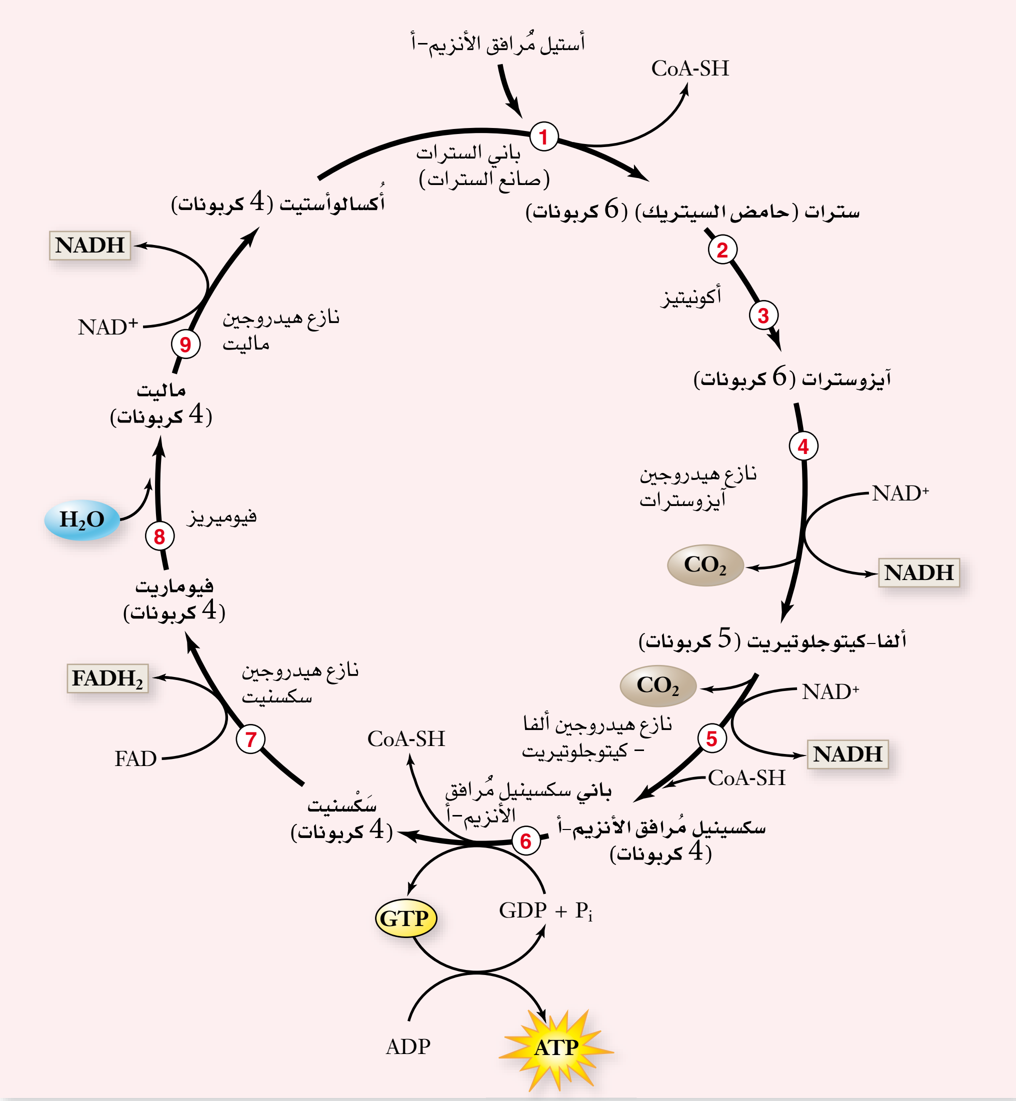
القطعة ج
يُولِّد تفاعلا أكسدة إضافيان NADH آخر و$FADH_2$ ويعيدان تشكيل أكسالوأستيت رباعيّ الكربون الأصلي.



1. التَّفاعل 1: تكاثف
2–3. التَّفاعلان 2 و 3: التَّصاوغ
4. التَّفاعل 4: تفاعل الأكسدة الأول
5. التَّفاعل 5: تفاعل الأكسدة الثاني
6. التَّفاعل 6: الفسفرة على مستوى المادة الحليلة
7. التَّفاعل 7: تفاعل الأكسدة الثالث
8–9. التَّفاعلان 8-9: إعادة تكوين أُكسالوأستيت وتفاعل الأكسدة الرَّابع



دورة كربس: التَّفاعلات



الشَّكل 7–12

دورة كربس. تحدُث سلسلة التَّفاعلات هذه في حشوة الميتوكندريا. من أجل التحطيم الكامل لجزيء جلوكوز، يجب أن يقوم كلّ واحد من جزيئي أستيل مُرافق الأنزيم – أ الناتجين من التَّحلُّل الجلايكولي وأكسدة البيروفيت برحلة داخل دورة كربس. تتبَّع الكربونات المُختلفة عبر الدورة، ولاحظ التَّغيُّرات التي تقع على الهيكل الكربوني للجزيئات، وأين تقع تفاعلات الأكسدة عندما تحدث في الدورة.

التَّفاعل 4: التأكسد الأول في أول خطوة مُنتجة للطَّاقة في الحلقة. يتعرَّض آيزوسترات لتفاعل أكسدة نازعة للكربوكسيل. أولًا، يتأكسد آيزوسترات، مُنتجًا زوجًا من الإلكترونات التي تختزل جزيء NAD^+ إلى NADH. ثم تُنزع مجموعة كربوكسيل من الوسيط المُتأكسد، تنفصل الكربوكسيل المركزية لتُكوِّن CO_2، ما يعطي جزيئًا خماسي الكربون يُدعى ألفا-كيتوجلوتاريت *α-ketoglutarate*.

التَّفاعل 5: التأكسد الثاني. لاحقًا لذلك، تنزع مجموعة كربوكسيل من ألفا كيتوجلوتاريت عن طريق مُعقَّد عديد الأنزيم شبيه بأنزيم نازع هيدروجين بيروفيت. تغادر مجموعة سكسينيل المتبقية بعد إزالة CO_2 لترتبط مع مُرافق أنزيم - أ، مُكوِّنة سكسينيل مُرافقًا - أ. في هذه العملية، يتمُّ استخلاص إلكترونين، وهما يختزلان جزيئًا آخر من NAD^+ إلى NADH.

التَّفاعل 6: الفسفرة على مستوى المادة الأساس. إن الرَّابطة بين مجموعة سكسينيل رباعي الكربون ومُرافق الأنزيم - أ رابطة عالية الطَّاقة. ويتم كسر هذه الرابطة في تفاعل مزدوج شبيه بذلك الذي يحدث في التَّحلُّل الجلايكولي، وتقود الطَّاقة المُنطلقة فسفرة GDP إلى GTP. يُمكن لـ GTP أن ينقل فوسفات إلى ADP مُحوِّلًا إياه إلى ATP. يُدعى المركب رباعي كربون المُتبقي سكسينيت *Succinate*.

التَّفاعل 7: التَّأكسد الثالث بعد ذلك، يتأكسد سكسينيت إلى فيوماريت *Fumarate* بأنزيم موجود في الغشاء الدَّاخلي للميتوكندريا. لا يكون التَّغيير في الطَّاقة الحرة لهذا التَّفاعل كبيرًا بشكل يكفي لاختزال NAD^+. بدلًا من ذلك، سيكون FAD هو مستقبل الإلكترونات. وبخلاف NAD^+، لا يستطيع FAD الحركة في الميتوكندريا؛ أنه مرتبط بقوة مع الأنزيم الخاص به في الغشاء الدَّاخلي للميتوكندريا. ويُمكن الشَّكل المُختزل له، $FADH_2$، أن يُساهم بإلكتروناته فقط لسلسلة نقل الإلكترونات في الغشاء.

التفاعلان 8 و9: إعادة بناء أكسالوأستيت في آخر تفاعلين في الدورة، يُضاف جزيء ماء إلى فيوماريت، مُكوِّنًا ماليت *Malate*. يتأكسد ماليت بعد ذلك، مُعطيًا جزيئًا رباعي الكربون، وهو الأكسالوأستيت *Oxaloacetate* وزوج إلكترونات تختزل جزيء NAD^+ إلى NADH. وهكذا، فإن الأكسالوأستيت، الجزيء الذي بدأ الدورة، هو الآن حرٌّ، يُمكنه أن يرتبط مع مجموعة أستيل ثنائية الكربون من أستيل مُرافق أنزيم - أ آخر، ما يعيد بدء الدورة.

يتحول الجلوكوز إلى CO_2 وطاقة وضع

في عملية التَّنفس الهوائي، يُستهلك الجلوكوز بشكل كامل، إذ ينشطر جزيء الجلوكوز سداسي الكربون إلى زوج من جزيئات البيروفيت ثلاثية الكربون خلال التَّحلُّل الجلايكولي. تُفقد ذرة كربون واحدة من كلّ بيروفيت على شكل CO_2 في أثناء تحويل البيروفيت إلى أستيل مُرافق الأنزيم - أ. وتُفقد ذرتا الكربون الأخريان على شكل CO_2 خلال عمليات أكسدة في دورة كربس.

كلّ ما يتبقى ليشير إلى مرور الجلوكوز وتحوله إلى ستة جزيئات CO_2 هو الطَّاقة النَّاتجة عنه، التي يكون بعضها محفوظًا في أربعة جزيئات ATP وفي الحالة المُختزلة لـ 12 ناقل إلكترون. عشرة من هذه النَّواقل هي جزيئات NADH؛ والآخران هما جزيئا $FADH_2$.

تتبُّع الإلكترونات في التَّفاعلات يظهر اتجاه الانتقال

عندما تدرس التَّغيرات في الشحنة الكهربائية في التَّفاعلات التي تُؤكسد الجلوكوز، فإن الإستراتيجية الجيدة لإبقاء عمليات النَّقل واضحة في الذهن هي دائمًا بتتبُّع الإلكترونات. فعلى سبيل المثال، في التَّحلُّل الجلايكولي، يقوم أنزيم بنزع ذرتي هيدروجين - أي، إلكترونين وبروتونين - من الجلوكوز وينقل كلا الإلكترونين وأحد البروتونين إلى NAD^+. ويُطلق البروتون الآخر على شكل أيون هيدروجين H^+ إلى المحلول المُحيط. يُحوِّل هذا النَّقل NAD^+ إلى NADH؛ أي إنَّ إلكترونين سالبين ($2e^-$) وبروتونًا موجبًا (H^+) واحدًا تضاف إلى جزيء NAD^+ موجب الشَّحنة لتكوين NADH، الذي يُعَدُّ متعادلًا كهربائيًّا.

كما ذكر سابقًا، لا يتمُّ حصاد الطَّاقة التي يلتقطها NADH دفعة واحدةً. إذ يمرُّ زوج الإلكترونات التي يحملها NADH عبر سلسلة نقل الإلكترونات، التي تتكوَّن من سلسلة من نواقل الإلكترونات، وهي بروتينات في الأغلب، مُنغمسةً في الغشاء الدَّاخلي للميتوكندريا.

يُسلِّم NADH الإلكترونات إلى بداية سلسلة نقل الإلكترونات، ويلتقطها الأكسجين عند النِّهاية. ويرتبط الأكسجين بعد ذلك مع الهيدروجين مُكوِّنًا الماء. عند كلّ خطوة في السلسلة، تتحرك الإلكترونات نحو النَّاقل الأعلى قليلًا بالسالبية الكهربائية، وتُزاح عن أماكنها قليلًا. وعلى هذا، فإن الإلكترونات تتحرك نزولًا مع تدرُّج الطَّاقة.

تطلق عملية انتقال الإلكترونات كلّها ما مجموعه 53 كيلو كالوري/ مول (222 كيلو جول/ مول) في الظروف المعيارية. يسمح انتقال الإلكترونات عبر هذه السلسلة باستخلاص الطَّاقة بشكل تدريجي. وسنُناقش في الجزء الآتي كيفية توظيف هذه الطَّاقة في عملية تجعلها تُنتج ATP.

تكمل دورة كربس أكسدة الجلوكوز الذي بدأ مع التَّحلُّل الجلايكولي. تُضاف وحدات من جزيء ثنائي الكربون هو أستيل مُرافق أنزيم - أ إلى جزيء رباعي الكربون يُدعى أكسالوأستيت لإنتاج حمض الستريك (اسم آخر للدورة هو حلقة حمض الستريك). تُجري الدورة بعد ذلك سلسلة من تفاعلات الأكسدة ونزع الكربوكسيل، وتفاعلات إعادة التَّرتيب للعودة إلى الأكسالوأستيت. تنتج هذه العملية NADH و $FADH_2$، اللذين يعطيان إلكترونات وبروتونات إلى سلسلة نقل الإلكترونات. وتُنتج جزيء ATP واحدًا في كلّ جزء من الدورة.

6-7 سلسلة نقل الإلكترونات والأسموزية الكيميائية

يحتوي كلٌّ من NADH و$FADH_2$ - وهي جزيئات تكوَّنت خلال التَّنفس الهوائي - على زوج من الإلكترونات اكتسبتها عند اختزال NAD^+ وFAD. تحمل جزيئات NADH إلكتروناتها إلى الغشاء الداخلي للميتوكندريا، حيث تُنقل إلكتروناتها إلى سلسلة من البروتينات المُرتبطة بالغشاء تُدعى معًا سلسلة نقل الإلكترونات.

تُنتج سلسلة نقل الإلكترونات فرقًا في تركيز (تدرُّجًا) البروتونات

أول البروتينات التي تستقبل الإلكترونات هو مُعقَّد أنزيمي، مُنغمس في الغشاء يُدعى **نازع هيدروجين NADH (NADH dehydrogenase)**. بعد ذلك يقوم ناقل إلكترونات يُسمَّى يوبيكينون *Ubiquinone* بتمرير الإلكترونات إلى مُعقَّد

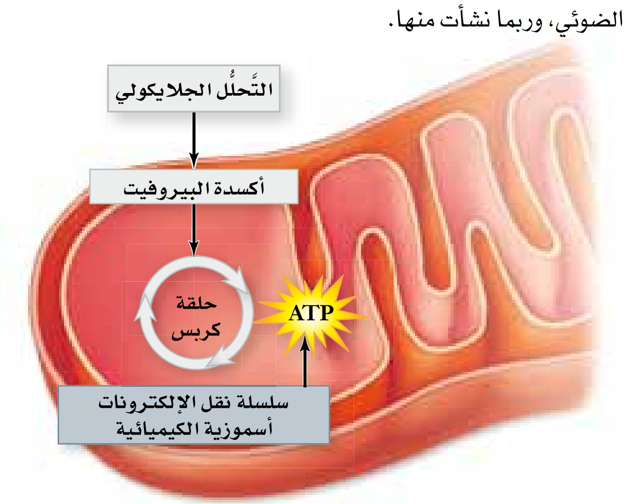
بروتين–سيتوكروم يُسمّى مُعقَّد bc_1.كلّ مُعقَّد في السلسلة يعمل بوصفه مضخة بروتينية، دافعًا بروتونًا خارجًا عبر الغشاءين إلى الفراغ بين الغشاءين (الشكل 13-7أ).

تُحمل الإلكترونات بعد ذلك بناقل آخر، يُسمّى سيتوكروم c *cytochrome c*، إلى مُعقَّد أكسيديز السيتوكروم. يستخدم هذا النَّاقل 4 إلكترونات لاختزال جزيء O^2. ثُمَّ يتَّحد كلّ أكسجين بعد ذلك مع بروتونين لإعطاء جزيء ماء:

$$O_2 + 4\,H^+ + 4\,e^- \longrightarrow 2\,H_2O$$

على العكس من NADH، الذي يمنح إلكتروناته إلى نازع هيدروجين NADH، يمنح $FADH_2$، الذي يوجد في الغشاء الدَّاخلي للميتوكندريا، إلكتروناته إلى يوبيكينون، الذي يوجد أيضًا في الغشاء. ولذلك، فإن إلكترونات $FADH_2$ «تخطو» أول خطوة في سلسلة نقل الإلكترونات.

إنّ توافر الكثير من مستقبل الإلكترون القوي، الأكسجين، هو ما يجعل عملية التَّنفس التأكسدية مُمكنة. وكما سترى في (الفصل الـ 8)، فإن سلسلة نقل الإلكترونات المُستخدمة في التَّنفس الهوائي شبيهة بالسلسلة المُوظفة في البناء الضوئي، وربما نشأت منها.



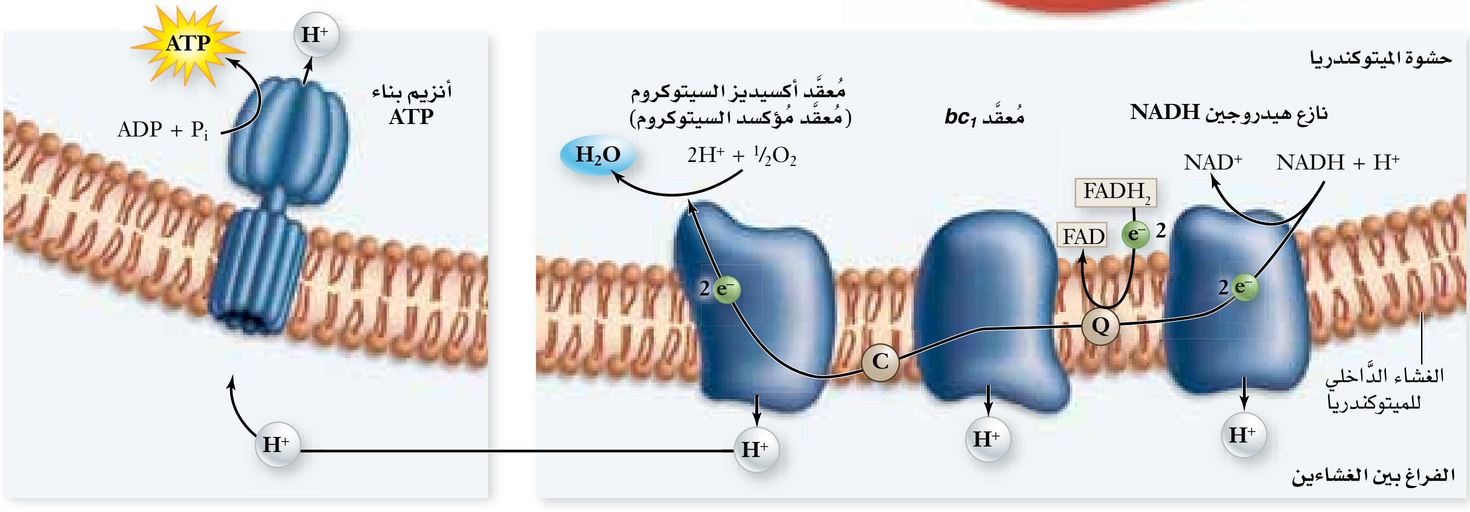
يتشكَّل التَّدرُّج عندما تتحرك الإلكترونات عبر نواقل

يحدث التَّنفس داخل الميتوكندريا الموجودة في الخلايا حقيقية النّوى كلّها. تحوي الحجرة الداخلية، أو حشوة، عُضيَّة الميتوكندريا أنزيمات تقوم بإجراء تفاعلات دورة كربس. كما ذُكر سابقًا، تتولَّد بروتونات (H^+) عندما تنتقل إلكترونات إلى NAD^+. عندما تمرُّ الإلكترونات التي تمَّ حصادها عن طريق التَّنفس التأكسدي عبر سلسلة نقل الإلكترونات، تُطلق طاقة تنقل بروتونات خارجًا من الحشوة في اتجاه الحجرة الخارجية المُسمّاة الفراغ بين الغشاءين.

في الحقيقة، تقوم ثلاثة من المُعقَّدات المُخترقة للغشاء من سلسلة نقل الإلكترونات في الغشاء الدَّاخلي للميتوكندريا، بنقل البروتونات (راجع الشكل 7-13أ). يُحفِّز تدفُّق الإلكترونات عالية الطَّاقة تغيُّرًا في شكل بروتينات المضخات، ما يجعلها تنقل البروتونات عبر الغشاء. تنشِّط الإلكترونات التي تساهم بها جزيئات NADH المضخات البروتونية الثلاث كلّها، في حين تنشِّط الإلكترونات التي تساهم بها جزيئات $FADH_2$ مضختين بروتونيتين فقط بسبب المكان الذي تدخل منه السلسلة. بهذه الطريقة، ينشأ تدرُّج بروتوني في الفراغ بين الغشاءين والحشوة.

تستفيد الأسموزية الكيميائية من التدرُّج البروتوني لتُكوّن ATP

مُقارنةً مع الفراغ بين الغشاءين، تجذب السالبية الدَّاخلية للحشوة، البروتونات الموجبة، وتشجعها على الدُّخول مرة أُخرى إلى الحشوة. وإنَّ التَّركيز الخارجي العالي للبروتونات يقود البروتونات عائدة عن طريق الانتشار، ولكن بسبب عدم النَّفاذية النسبية للأغشية للأيونات، فإن هذه العملية تحدث ببطء. تعبر مُعظم البروتونات التي تدخل الحشوة مرة أُخرى من خلال أنزيم بناء ATP، وهو أنزيم يستفيد من طاقة التَّدرُّج لتحفيز صناعة ATP من ADP والفوسفات غير

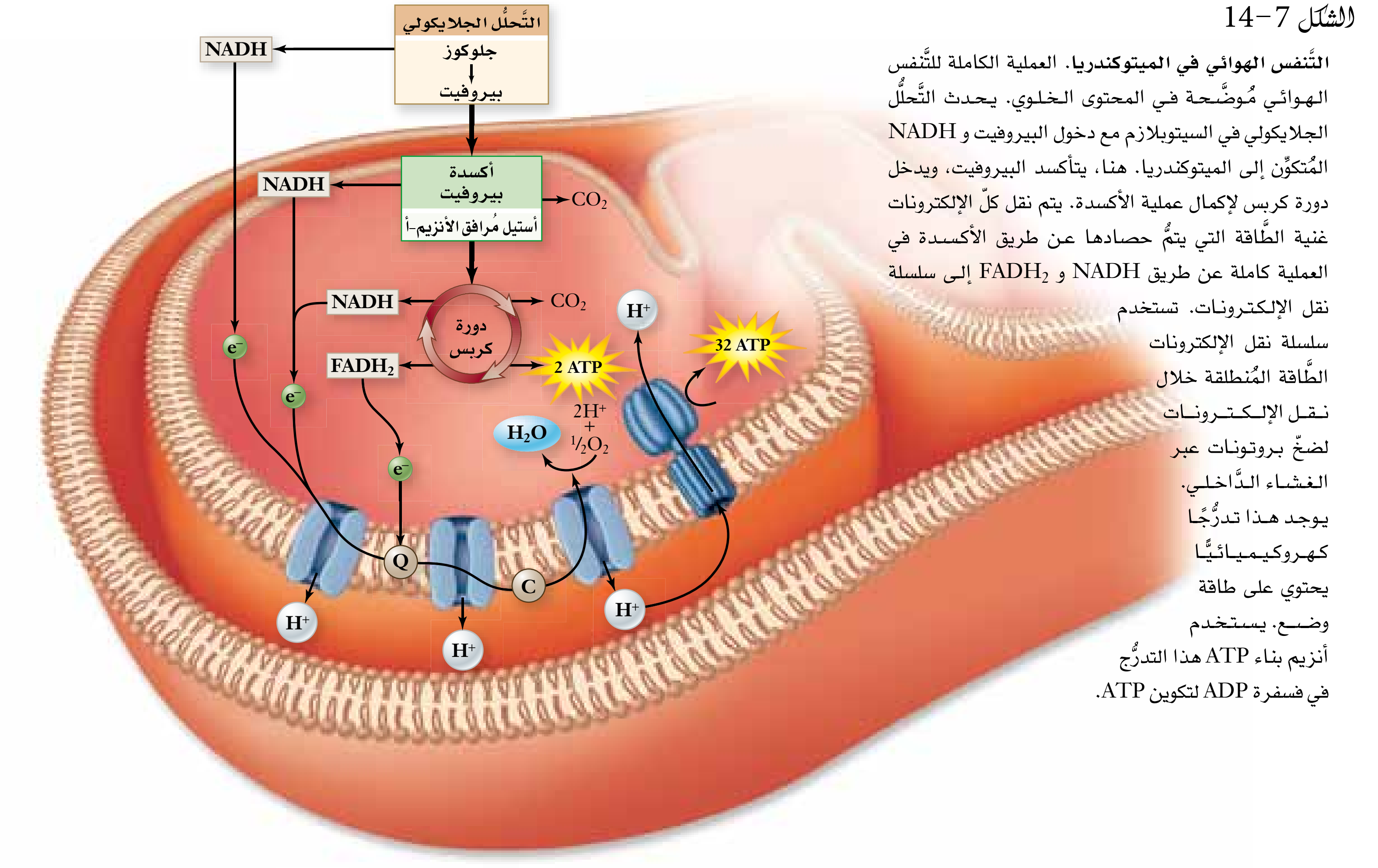


أ. سلسلة نقل الإلكترونات

ب. الأسموزية الكيميائية

الشكل 7–13

سلسلة نقل الإلكترونات والأسموزية الكيميائية. أ. تُحصد إلكترونات عالية الطَّاقة من الجزيئات المحطمة، وتُنقل عبر نواقل إلكترونات مُتحركة (يوبيكينون، يُرمز إليه بـ Q، وسيتوكروم c، ويُرمز إليه بـ C) بين ثلاثة مُعقَّدات من بروتينات الغشاء. تستخدم هذه المعقدات الثلاثة جزءًا من طاقة الإلكترونات في ضخ بروتونات خارج الحشوة نحو الفراغ بين الغشاءين. تُستخدم الإلكترونات أخيرًا لاختزال الأكسجين مُكوِّنةً ماء. ب. يولِّد هذا تدرُّجا في تركيز البروتونات عبر الغشاء الدَّاخلي. هذا التَّدرُّج الكهروكيميائي شكل من أشكال طاقة الوضع، ويُمكن أن يستخدم من قبل أنزيم بناء ATP. يربط هذا الأنزيم عودة البروتونات مرة أخرى مع فسفرة ADP لتكوين ATP.



الشكل 7-14

التَّنفس الهوائي في الميتوكندريا. العملية الكاملة للتَّنفس الهوائي مُوضَّحة في المحتوى الخلوي. يحدث التَّحلُّل الجلايكولي في السيتوبلازم مع دخول البيروفيت و NADH المُتكوِّن إلى الميتوكندريا. هنا، يتأكسد البيروفيت، ويدخل دورة كربس لإكمال عملية الأكسدة. يتم نقل كلّ الإلكترونات غنية الطَّاقة التي يتمُّ حصادها عن طريق الأكسدة في العملية كاملة عن طريق NADH و $FADH_2$ إلى سلسلة نقل الإلكترونات. تستخدم سلسلة نقل الإلكترونات الطَّاقة المُنطلقة خلال نقل الإلكترونات لضخّ بروتونات عبر الغشاء الدَّاخلي. يوجد هذا تدرُّجًا كهروكيميائيًّا يحتوي على طاقة وضع. يستخدم أنزيم بناء ATP هذا التدرُّج في فسفرة ADP لتكوين ATP.

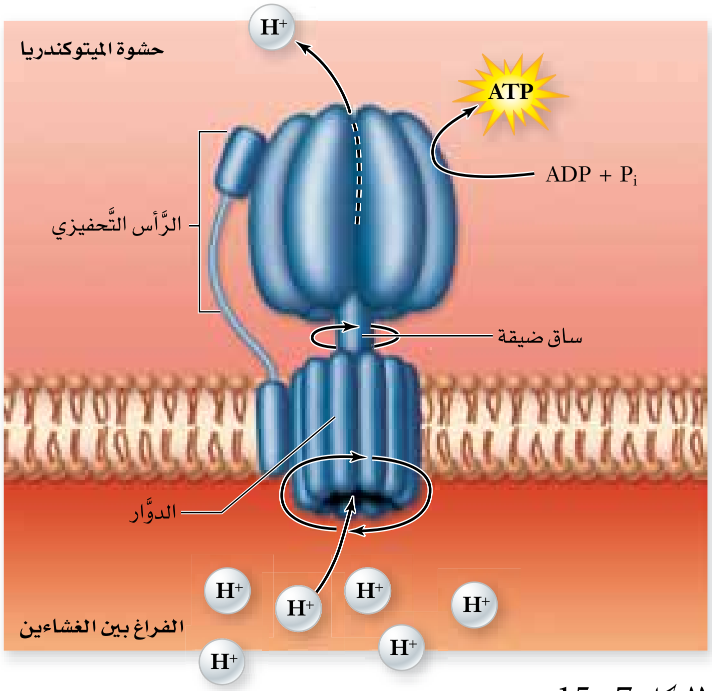
العضوي P_i. وحيث إنَّ التَّكوين الكيميائي لجزيئات ATP تحركه قوة انتشار شبيهة بالخاصية الأسموزية، فيُشار إلى هذه العملية بالأسموزية الكيميائية (الشكل 7-13ب). يُنقل ATP المُتكوِّن حديثًا عن طريق الانتشار المُيسَّر إلى المناطق المتعددة في الخليّة، حيث هناك أنزيمات تحتاج إلى طاقة لكي تحفز تفاعلات ماصّة للطَّاقة.

تُحرِّك الطَّاقة النَّاتجة عن التَّنفس الخلوي مضخات البروتون التي تُنتج تدرُّجًا بروتونيًّا. ويُزوِّد هذا التَّدرُّج البروتوني الطَّاقة اللازمة لتصنيع ATP. ويُلخِّص (الشكل 7 - 14) هذه العملية كاملة.

أنزيم بناء ATP عبارة عن مُحرِّك دوَّار جزيئي

يستخدم أنزيم بناء ATP آلية مُدهشة لأداء عملية تصنيع ATP (الشكل 7-15). من ناحية بنائية، يمتلك هذا الأنزيم جزءًا مُرتبطًا بالغشاء، وساقًا ضيقة تربط الجزء الغشائي مع جزء تحفيزي يُشبه العُقدة. يُمكن أن يتفكَّك هذا المُعقَّد إلى جزأين صغيرين: مُعقَّد مُرتبط بالغشاء يدعى F_0، ومُعقَّد F_1 يتكون من ساق وعقدة، أو منطقة الرأس.

يمتلك F_1 نشاطًا أنزيميًّا، في حين يحوي المُعقَّد F_0 قناة تتحرك خلالها البروتونات مع تدرُّج التَّركيز الخاص بها عبر الغشاء. بقيامها بذلك، تُسبِّب حركتها دوران جزء من معقد F_0 والساق بالنِّسبة إلى العقدة. تستعمل الطَّاقة الميكانيكية للدَّوران في تغيير شكل المنطقة التَّحفيزية في المُعقَّد F_1.



الشكل 7-15

مُحرِّك ATP الدَّوار. تتحرَّك البروتونات مع فرق تركيزها. تجعل الطَّاقة المُنطلقة الدَّوار والساق يدوران. وتُغيِّر هذه الطَّاقة الميكانيكية من شكل أنزيم بناء ATP وهو الأنزيم الذي يُحفِّز تكوين ATP.

وهكذا، يتحقّق تصنيع ATP عن طريق مُحرِّك دوراني دقيق، ويقود التّدرُّج البروتوني دورانه. تُشبه هذه العملية ما يحدث في المطحنة التي تديرها المياه، حيث يُسبِّب جريان الماء بسبب الجاذبية دوران عجلة مطحنة تنجز عملًا أو تُنتج طاقة. يُشبه تدفُّق البروتونات جريان الماء الذي يُسبِّب دوران العجلة. بالتّأكيد، إن أنزيم بناء ATP محرك أكثر تعقيدًا، ويُنتج ناتجًا نهائيًّا كيميائيًّا.

تستخدم سلسلة نقل الإلكترونات إلكترونات من تفاعلات الأكسدة تحملها NADH و $FADH_2$ لتكوين تدرُّج بروتوني عبر الغشاء الدّاخلي للميتوكندريا. توجد مُعقَّدات بروتونية تابعة لسلسلة نقل الإلكترونات في الغشاء الداخلي، وتستخدم الطّاقة الناتجة عن نقل الإلكترونات لضخ بروتونات عبر الغشاء، مُكوِّنة تدرُّجًا كهروكيميائيًّا. بعد ذلك، يُمكن لأنزيم بناء ATP أنْ يستعمل هذا التّدرُّج لتحريك تفاعل فسفرة ADP إلى ATP الماص للطّاقة.

7-7 ناتج الطّاقة للتّنفس الهوائي

كم طاقة الأيض التي تكسبها الخليّة على شكل ATP من الهدم الهوائي للجلوكوز؟ بمعرفتنا للخطوات التي تشترك في هذه العملية، يُمكن لنا أنْ نحسب النّاتج النّظري لـ ATP ومقارنته بالنّاتج الحقيقي.

النّاتج النّظري في حقيقيّات النّوى هو 36 ATP لكلّ جزيء جلوكوز

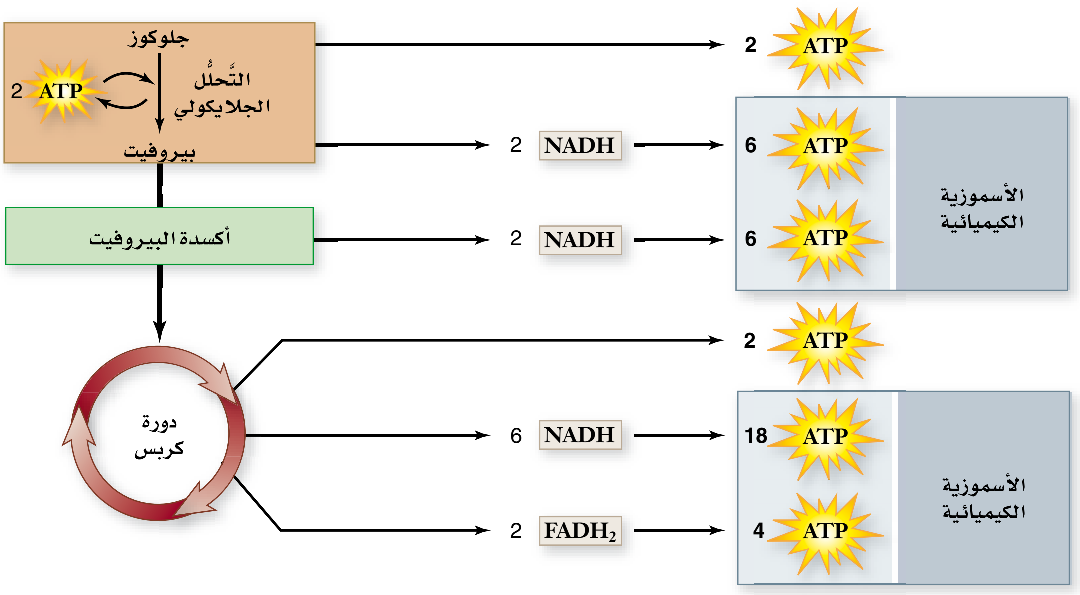
يقترح النموذج الكيميائي الأسموزي أنّ جزيء ATP واحدًا يتولّد عن كلّ مضخة بروتونات تُنشَّط عن طريق سلسلة نقل الإلكترونات. ولأنّ الإلكترونات من NADH تُنشِّط ثلاث مضخات، وتلك التي من $FADH_2$ تُنشِّط مضختين، فإننا نتوقع أنّ كلّ جزيء NADH و $FADH_2$ يولِّد ثلاثة جزيئات، وجزيئين اثنين من ATP، على التّوالي.

بإجراء مثل هذه الحسابات، تذكَّر أنْ تضرب كلّ ما يخرج من التّحلُّل الجلايكولي في 2؛ لأنّ جزيئين من بيروفيت ينتُجان من كلّ جزيء جلوكوز. يتولّد من التّنفس ما مجموعه 10 جزيئات NADH: اثنان من التّحلُّل الجلايكولي، واثنان من أكسدة البيروفيت (1×2) وست أُخرى من دورة كربس (3×2). وأيضًا، يتكوَّن اثنان من $FADH_2$ (1×2). أخيرًا، جزيئان من ATP يتكوَّنان مُباشرةً من التّحلُّل الجلايكولي، واثنان آخران من دورة كربس (1×2). وهذا يعطي ما مجموعه $10 \times 30 = 30$ ATP من NADH، إضافة إلى $2 \times 2 = 4$ ATP من $FADH_2$، إضافة إلى 4 ATP، أي ما مجموعه 38 ATP (الشكل 7-16).

هذا العددُ دقيقٌ تمامًا بالنِّسبة إلى البكتيريا. ولكنه لا ينطبق على حقيقيّات النّوى؛ لأنَّ NADH المُنتج في السيتوبلازم عن طريق التّحلُّل الجلايكولي في حاجة إلى أنْ يُنْقَلَ إلى داخل الميتوكندريا عن طريق النّقل النّشط، الذي يُكلِّف 1 ATP لكلّ جزيء يتمُّ نقله. وهذا يُقلِّل النّاتج المتوقع لحقيقيات النّوى إلى 36 ATP.

النّاتج الحقيقي لحقيقيات النّوى هو 30 ATP لكلّ جزيء جلوكوز

كمية ATP الحقيقية المنتجة في حقيقيّات النّوى خلال التنفس الهوائي أقل من 36، لسببين: الأول، الغشاء الداخلي للميتوكندريا هو إلى حدّ ما «مُنفِّذ» للبروتونات، سامحًا لبعضها بالعودة إلى الحشوة دون العبور من خلال أنزيم بناء ATP. الثاني، تستعمل الميتوكندريا تدرُّج البروتونات المُتولِّد عن طريق الأسموزية الكيميائية لأهدافٍ أُخرى غير تصنيع ATP (مثل نقل البيروفيت إلى الحشوة).



إجمالي محصول ATP الصافي = 38.
(36 في حقيقيات النوى)

الشّكل 7–16

ناتج ATP النّظري. النّاتج النّظري لـ ATP الذي يتمُّ حصاده من جُزيء جلوكوز عن طريق التّنفس الهوائي مجموعه 38 جُزيئًا ATP. ينخفض هذا في حقيقيّات النّوى إلى 36 جزيئًا؛ لأنَّ NADH المُتكوِّن في السيتوبلازم عن طريق التّحلُّل الجلايكولي يجب نقله بطريقة النّقل النّشط إلى الميتوكندريا بخسارة 1 ATP لكل NADH يتمُّ نقله.

بناءً على ذلك، فالكمية الحقيقية المقيسة لـ ATP المتولد من جزيئات NADH و $FADH_2$ هي قريبة إلى 2.5 لكلّ NADH، و1.5 لكلّ $FADH_2$. مع هذه التّعديلات، يُمكن حساب النّاتج الكامل لـ ATP من جزيء جلوكوز كما يأتي:

4 ATP من الفسفرة على مستوى المادة الأساس + 25ATP من NADH (10 × 2.5) + 3ATP من $FADH_2$ (2 × 1.5) − 2ATP لنقل NADH النّاتج من التّحلُّل الجلايكولي = 30 جزيء ATP.

كما ذكرنا سابقًا، إنَّ هدم الجلوكوز عن طريق التّنفس الهوائي، بالمقارنة مع التّحلُّل الجلايكولي وحده، يمتلك ناتج طاقة عاليًا. يحصد التنفس الهوائي في خليّة حقيقية النّوى نحو (30 × 7.3) / 686 = 32% من الطاقة المُتوافرة في الجلوكوز. (بالمُقارنة، تحوّل سيارة نموذجية فقط نحو 25% من طاقة البنزين إلى طاقة مفيدة).

النّاتج العالي للطّاقة التي يحصدها التّنفس الهوائي كان أحد العوامل المهمة التي تبنت نشوء عضوية التّغذية. عندما نشأت هذه الآلية لإنتاج الطّاقة، أصبح بإمكان المخلوقات التي لا تقوم بالبناء الضوئي أن تؤسس أيضها بنجاح كبير على الاستعمال الحصري لجزيئات مُشتقة من مخلوقات أُخرى. فما إن تمكنت بعض المخلوقات من الإمساك بالطّاقة عن طريق البناء الضوئي، فإن مخلوقات أُخرى أمكنها الوجود عن طريق التّغذية عليها فقط.

يُنتج انتقال الإلكترونات عبر سلسلة نقل الإلكترونات تقريبًا 3 ATP لكلّ جزيء NADH. ويُمكن أن يُنتج بحد أقصى 38 ATP لكلّ جزيئات نواقل الإلكترونات التي تكوَّنت نتيجة للأكسدة الكاملة للجلوكوز، إضافة إلى ATP الذي تكوّن عن طريق الفسفرة على مستوى المادة الأساس. NADH المُتكوّن في السيتوبلازم فقط يعطي 2 ATP لكلّ NADH بسبب تكلفة نقل NADH إلى داخل الميتوكندريا، مُعطيًا ما مجموعه 36 ATP للميتوكندريا لكلّ جزيء جلوكوز.

8-7 تنظيم التّنفس الهوائي

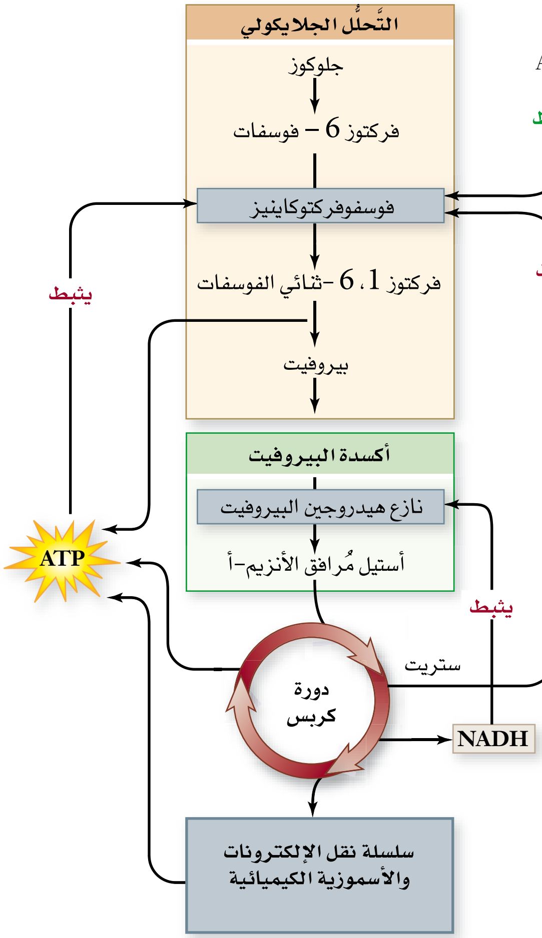
عندما تمتلك الخلايا كميات وافرة من ATP، تُثبّط التّفاعلات الرئيسة في التّحلُّل الجلايكولي ودورة كربس، وهدم الأحماض الدُّهنية، مُبطِّئًا إنتاج ATP. إنَّ تنظيم هذه المسارات الكيميائية الحيوية لمستويات ATP مثال على التّغذية الرّاجعة المُثبِّطة. في المقابل، عندما تكون مستويات ATP في الخليّة مُنخفضة، ومستويات ADP مُرتفعة، فإن ADP يُنشِّط أنزيمات في مسارات هدم الكربوهيدرات لتُحفِّز إنتاج ATP أكثر.

يحدث التّحكم في عملية هدم الجلوكوز عند نقطتين مهمتين في مسار الهدم، وبالتّحديد عند نقطة في التّحلُّل الجلايكولي وعند البدء بدورة كربس (الشكل 7–17). إن نقطة التّحكم في عملية التّحلُّل الجلايكولي هي أنزيم فوسفوفركتوكاينيز، الذي يُحفِّز تحويل فركتوز فوسفات إلى فركتوز ثنائي الفوسفات. وهو التّفاعل الأول في التّحلُّل الجلايكولي غير القابل للانعكاس مُلزمًا المادة المُتفاعلة على دخول التّحلُّل الجلايكولي. يعدّ ATP في حدِّ ذاته مُثبِّطًا مُختلف الموقع (الفصل الـ 6) للأنزيم فوسفوفركتوكاينيز، كما هو الحال بالنِّسبة إلى السترات المادة الوسطية في دورة كربس. المستوى العالي لكلّ من ATP والسترات يُثبِّطان فوسفوفركتوكاينيز. وهكذا، فعند الظروف التي يكون عندها ATP فائضًا، أو عندما تُنتج دورة كربس سترات بشكل أسرع من استهلاكه، تبطئ عملية التّحلُّل الجلايكولي.

تحدث نقطة التّحكم الرئيسة في عملية أكسدة البيروفيت عند خطوة مهمة في دورة كربس عن طريق أنزيم نازع هيدروجين البيروفيت، الذي يُحوِّل البيروفيت إلى أستيل مُرافق الأنزيم – أ. هذا الأنزيم يُثبَّط عن طريق مستويات مُرتفعة من NADH، النّاتج المهم لدورة كربس.

نقطة تحكم أُخرى في دورة كربس هي أنزيم بناء السترات، الذي يُحفِّز التّفاعل الأول، أي تحويل الأكسالوأستيت وأستيل مُرافق الأنزيم – أ إلى سترات. تُثبِّط مستويات عالية من ATP أنزيم بناء السترات (إضافة إلى فوسفوفركتوكاينيز، ونازع الهيدروجين البيروفيت، وأنزيمين آخرين من أنزيمات دورة كربس) مُبطِّئًا مسار الهدم بكامله.

يتحكّم في التّنفس مستويات ATP في الخليّة ومستويات جزيئات وسطية رئيسة في العملية. نقطة التّحكُّم في التّحلُّل الجلايكولي هي أنزيم فوسفوفركتوكاينيز.



الشّكل 7–17

التّحكم في هدم الجلوكوز. المستويات النِّسبية لـ ATP و ADP وجزيئات وسطية مُهمة مثل NADH وسترات تتحكم في المسار الهدمي عند نقطتين مهمتين: التّفاعلات المُلتزمة في التّحلُّل الجلايكولي ودورة كربس.

9-7 الأكسدة دون الأكسجين الجزيئي

تستطيع الخلايا استخدام الأكسجين عند وجوده لإنتاج كمية كبيرة من ATP. وحتى بعدم وجود أكسجين لكي يستقبل الإلكترونات، تستطيع بعض الخلايا أن تتنفس لاهوائيًّا *Anaerobically*، باستخدام جزيئات غير عضوية بوصفها مستقبلات أخيرة للإلكترونات في سلسلة نقل إلكترونات.

على سبيل المثال، كثير من بدائيّات النّوى تستخدم الكبريت، أو النيترات، أو CO_2، أو حتى معادن غير عضوية بوصفها مستقبلًا أخيرًا للإلكترونات بدلًا من الأكسجين (الشكل 7-18). لا تكون الطّاقة الحُرَّة المُنطلقة من استخدام هذه الجزيئات الأُخرى مستقبلات نهائية للإلكترونات كبيرة، كما هو في حال استخدام الأكسجين بوصفه مستقبلًا؛ لأنها تمتلك قابلية مُنخفضة للإلكترونات. فالنتيجة مجموع أقل من ATP، ولكن العملية لا تزال تنفسًا، وليست تخمّرًا.

تستخدم بكتيريا الميثان ثاني أكسيد الكربون

من المخلوقات عضوية التّغذية التي تقوم بعملية التّنفس اللاهوائي البكتيريا البدائيةُ القديمةُ مثل بكتيريا المياه الساخنة وبكتيريا الميثان. تستخدم بكتيريا الميثان CO_2 مُستقبلًا للإلكترونات مُختزلةً CO_2 إلى ميثان. ذرات الهيدروجين في الميثان مُشتقة من جزيئات عضوية أنتجتها مخلوقات أُخرى. توجد بكتيريا الميثان في بيئات متنوعة، تشمل التربة، والأجهزة الهضمية للحيوانات المُجترَّة مثل الأبقار.

تستخدم بكتيريا الكبريت الكبريتات

يشاهد دليل على عملية تنفس لاهوائي أُخرى بين البكتيريا البدائية في مجموعة من الصخور عمرها نحو 2.7 بليون سنة، تُعرف بالتكوين الحديدي لنهر المرأة. المادة العضوية في هذه الصخور غنية بالنّظير الخفيف للكبريت، ^{32}S، نسبة إلى النّظير الثّقيل ^{34}S. لا تُعرف عملية جيوكيميائية تُنتج مثل هذه الكمية الكبيرة، لكن الاختزال الحيوي للكبريت يمكنه فعل ذلك بعملية لا تزال تقوم بها اليوم بعض المخلوقات بدائية النّوى.

في تنفس الكبريتات هذا، تستخلص المخلوقات بدائية النّوى الطّاقة من اختزال الكبريتات غير العضوي (SO_4) إلى كبريتيد الهيدروجين (H_2S). يتم الحصول على ذرات الهيدروجين من مركبات عضوية تُنتجها مخلوقات أُخرى، ولكنها تستخدم الكبريتات بوصفها عاملًا مُؤكسدًا (أي، مُستقبل للإلكترونات) بدلًا من CO_2.

وضعت مُختزلات الكبريتات الأولى أساس نشوء البناء الضوئي، منشئة بيئة غنية بكبريتيد الهيدروجين. وكما سيُذكر في (الفصل الـ 8)، فإن أول شكل من البناء الضوئي حصل على الهيدروجين من كبريتيد الهيدروجين باستخدام طاقة من ضوء الشّمس.

أ.

ب.

الشكل 7-18

بدائي النّوى يتنفس الكبريت.

أ. تُظهر الصورة بالمجهر الإلكتروني بكتيريا قديمة تُدعى *Thermoproteus tenax*. هذا المخلوق يُمكنه أن يستخدم عنصر الكبريت بوصفه مُستقبلًا أخيرًا للإلكترونات من أجل التّنفس اللاهوائي.

ب. يوجد *Thermoproteus* على الأغلب في الينابيع السّاخنة المُحتوية على الكبريت، مثل ينابيع الماء السّاخن في مُتنزّه يلوستون الوطني الظاهر هنا.

يستخدم التخمّر مركبات عضوية بوصفها مستقبلات للإلكترونات

في ظل ظروف غياب الأكسجين، يجب أن تعتمد الخلايا التي لا تستطيع استعمال مُستقبل إلكترونات بديل في التّنفس على التّحلُّل الجلايكولي لإنتاج الطّاقة بشكل حصري. في هذه الظروف، تُمنح الإلكترونات المُتولِّدة من التّحلُّل الجلايكولي إلى مركبات عضوية بعملية تُدعى التخمّر *Fermentation*. تعيد هذه العملية تدوير NAD^+، مُستقبل الإلكترونات الذي يسمح للتّحلُّل الجلايكولي بالاستمرار.

تقوم البكتيريا بأكثر من عشرة أنواع من تفاعلات التخمّر، وغالبًا باستخدام البيروفيت، أو باستخدام مركّب مشتق من البيروفيت لكي يستقبل الإلكترونات من NADH. يُمكن أن تستعمل أيضًا جزيئات عضوية غير البيروفيت ومشتقاته؛ النقطة المُهمة هي أنَّ العملية تُعيد إنتاج NAD^+:

جزيء عضوي + NADH ⟵ جزيئًا عضويًّا مُختزلًا + NAD^+

وغالبًا ما يكون المركب العضوي المُختزل حمضًا عضويًّا – مثل حمض الخليك أو حمض البيوتريك، أو حمض بروبيونيك، أو حمض اللبنيك – أو كحولًا.

التخمّر الكحولي *Ethanol fermentation*

الخلايا حقيقية النّوى قادرة على أنواع قليلة من التخمّر. في نوع منها، يحصل في الخميرة، يكون الجزيء الذي يقبل إلكترونات من NADH مشتقًّا من البيروفيت، وهو النّاتج النّهائي للتّحلُّل الجلايكولي.

تزيل أنزيمات الخميرة مجموعة CO_2 طرفية من البيروفيت خلال عملية نزع الكربوكسيل مُكوِّنةً مركبًا ثنائي الكربون يُدعى أسيتالديهايد. يُسبِّب انطلاق CO_2 انتفاخ الخبز المصنع عن طريق الخميرة؛ والخبز المصنع دون خميرة (خبز غير مُختمر) لا ينتفخ. يستقبل أسيتالديهايد زوجًا من الإلكترونات من NADH، مُعطيًا NAD^+ وإيثانولًا (كحول إيثيلي) (الشكل 7–19).

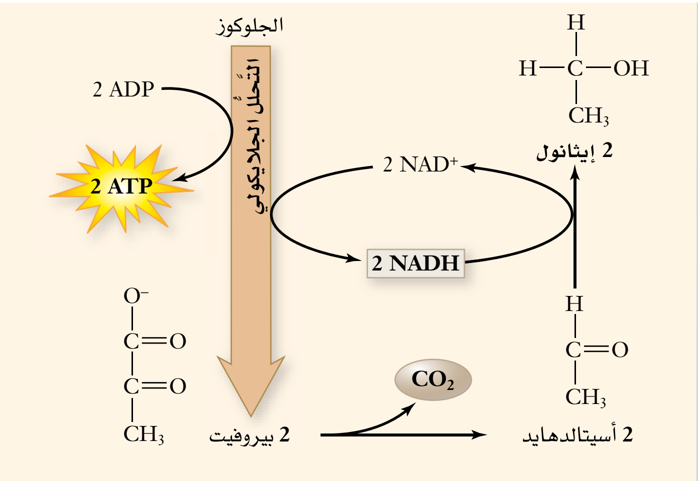
هذا النّوع من التخمّر له أهمية عظيمة للبشر؛ لأنّه مصدر الإيثانول في النبيذ والبيرة. يُعدّ الإيثانول النّاتج الجانبي للتّخمر، وهو في الحقيقة سام للخميرة؛ إذ حالما يصل تركيزه إلى نحو 12%، فإنّه يبدأ بقتل الخميرة. وهذا يُفسر سبب احتواء النبيذ المخمر طبيعيًّا على 12% فقط من الإيثانول.

تخمّر حمض اللّبن *Lactic acid fermentation*

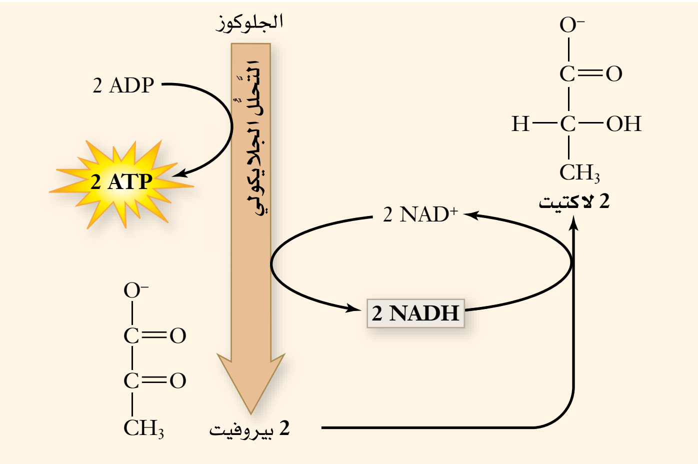
تعيد مُعظم الخلايا الحيوانية تشكيل NAD^+ دون نزع الكربوكسيل؛ فخلايا العضلات على سبيل المثال، تستعمل الأنزيم نازع هيدروجين حمض اللبنيك في نقل الإلكترونات من NADH مُعيدًا إياها إلى البيروفيت الذي نتج عن التّحلُّل الجلايكولي. هذا التّفاعل يُحوِّل البيروفيت إلى حمض اللّبنيك، ويعيد تشكيل NAD^+ من NADH (انظر الشّكل 7–19). وبهذا، فهو يُغلق دائرة الأيض، سامحًا للتّحلُّل الجلايكولي بالاستمرار طالما كان الجلوكوز مُتوافرًا.

يزيل الدم الجاري اللاكتيت، أي الشّكل المُتأيّن من حمض اللّبنيك، الزائد من العضلات، ولكن عندما لا تجاري الإزالة الإنتاج، فإن حمض اللّبنيك المُتراكم يُعيق وظيفة العضلة ويُسهم في إعيائها.

التّخمر الكحولي في الخميرة



تخمّر حمض اللّبنيك في خلايا العضلات



الشكل 7–19

التّخمر. تحوّل الخميرة البيروفيت إلى إيثانول. في حين تحوّل خلايا العضلات البيروفيت إلى لاكتيت، وهو أقل سمية من الإيثانول. في كلّ حالة، أدى اختزال ناتج أيض الجلوكوز إلى أكسدة NADH إلى NAD^+ مرة أُخرى للسَّماح بالتّحلُّل الجلايكولي بالاستمرار في الظُّروف اللاهوائية.

الأكسجين هو مُستقبل إلكترونات في التّنفس الخلوي. تُسبِّب قابلية الأكسجين العالية للإلكترونات إنتاجًا أعلى لـ ATP، ولكن هذا ليس النّوع الوحيد للتّنفس الموجود في الأنظمة الحيوية. النترات، والكبريت، وثاني أكسيد الكربون من بين أنواع أُخرى من مُستقبلات الإلكترون النهائية في التّنفس اللاهوائي. يُمكن أيضًا أن تستعمل الجزيئات العضوية في تفاعلات التخمّر، ولكنّها تسمح فقط بأكسدة جزيء الجلوكوز خلال التّحلُّل الجلايكولي. تُنتج تفاعلات التخمّر مركبات مُتنوعة، تشمل الإيثانول في الخميرة، وحمض اللّبنيك في الإنسان.

10-7 هدم البروتينات والدُّهون

إلـى هنا، ركَّزنا علـى التنفس الهوائي للجلوكوز الذي تحصـل عليه المخلوقات من هضـم الكربوهيـدرات، أو من التَّمثيل الضـوئي. الجزيئات العضـوية غير الجلوكـوز، وبالتَّحديـد البروتينـات والدُّهـون، مصـادر مُهمـة للطاقة أيضًـا (الشـكل 7-20).

هدم البروتينات ينزع مجموعة الأمين

تُحطّمُ البروتينات أولًا إلى أحماض أمينية مُنفردة. تُنزع المجموعة الجانبية المُحتوية على النيتروجين (مجموعة الأمين) من كلّ حمض أميني بعملية تُدعى نزع مجموعة **الأمين Deamination**. ثم تحول سلسلة من التَّفاعلات سلسلة الكربون المُتبقية إلى جزيء يُمكنه أن يدخل التَّحلُّل الجلايكولي أو دورة كربس. على سبيل المثال، يتمُّ تحويل ألانين إلى بيروفيت، وجلوتاميت إلى ألفا – كيتوجلوتاريت (الشكل 7-21)، وأسبارتيت إلى أكسالوأستيت. تستخلص تفاعلات التَّحلُّل الجلايكولي ودورة كربس الإلكترونات عالية الطَّاقة من هذه الجزيئات وتُسخِّرها لتصنيع ATP.

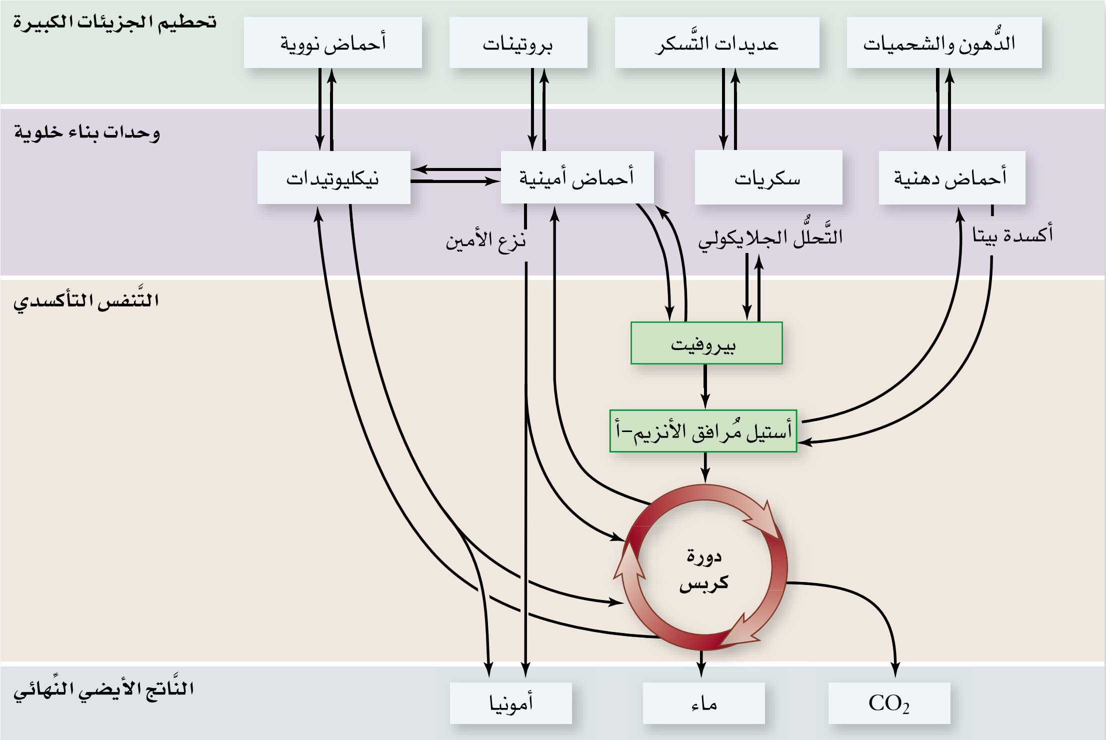
هدم الأحماض الدُّهنية يُنتج مجموعة أستيل

تُحطّمُ الدُّهون إلى الأحماض دهنية وجليسرول. عادةً، تحتوي الأحماض الدُّهنية طويلة السلسلة عددًا زوجيًّا من الكربون، حيث تُوفِّر روابط C—H المتعددة مصدرًا غنيًّا بالطَّاقة. تُؤكسد الأحماض الدُّهنية في حشوة الميتوكندريا. تنزع الأنزيمات مجموعات أستيل ثُنائية الكربون من نهاية كلّ حمض دهني حتى يتحوَّل الحمض كلُّه إلى مجموعات أستيل (الشكل 7-22). ترتبط كلّ مجموعة أستيل مع مُرافق أنزيم – ألكي يتكوَّن أستيل مُرافق أنزيم – أ. تُعرف هذه العملية **بأكسدة بيتا β-oxidation**. إن هذه العملية مُعتمدة على الأكسجين، وهذا يُفسِّر سبب حرق التَّنفس الهوائي الدُّهون، ولا يستطيع التَّنفس اللاهوائي ذلك.

كم كمية ATP التي ينتجها هدم الأحماض الدُّهنية؟ لنقارن حمضًا دهنيًّا افتراضيًّا سداسي الكربون مع الجلوكوز سداسي الكربون، الذي قلنا سابقًا: إنه يُنتج 30 جزيئًا من ATP في الخليّة حقيقية النّوى. ستحوّل دورتان من أكسدة بيتا الحمض الدُّهني إلى 3 جزيئات أستيل مُرافق أنزيم – أ. كلّ دورة تتطلب جزيئًا واحدًا من ATP لتحفيز العملية، ولكنها تنتج جزيئًا من NADH وآخر من $FADH_2$. هذان الجزيئان معًا يُطلقان 4 ATP (على افتراض 2.5 ATP لكلّ NADH و 1.5 ATP لكلّ $FADH_2$).

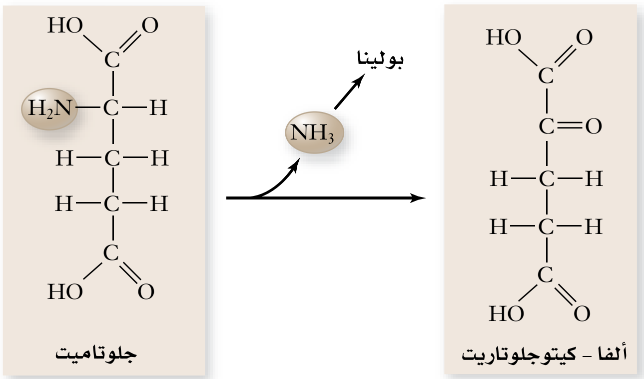
تُنتج أكسدة كلّ جزيء أستيل مُرافق أنزيم – أ في دورة كربس في النِّهاية 10 جزيئات ATP إضافية. على العموم، بعد ذلك، سوف يكون ناتج ATP لحمض دهني سداسي الكربون تقريبًا: 8 (من دورتي أكسدة بيتا) – 2 (للتحفيز لهاتين الدَّورتين) + 30 (من أكسدة 3 أستيل مُرافق أنزيم – أ) = 36 جزيء ATP. لذلك، التَّنفس الهوائي لحمض دهني سداسي الكربون ينتج 20% طاقة أكثر من التَّنفس الهوائي للجلوكوز.

إضافة إلى ذلك، سيكون وزن حمض دهني بهذا الطول أقل من ثُلثي وزن الجلوكوز لذلك، فإنَّ جرامًا واحدًا من الأحماض الدُّهنية يحتوي على ضعف الطَّاقة بالكيلو كالوري من الوزن نفسه من الجلوكوز. تستطيع أنْ ترى من هذه الحقيقة لماذا يكون الدُّهن جزيئًا خازنًا للطَّاقة الزائدة في أنواع عدة من الحيوانات. ولو أنَّ الطَّاقة الزَّائدة تمَّ خزنها بدل ذلك على شكل كربوهيدرات، كما في النّباتات، لكانت أجسام الحيوانات أثقل.



الشكل 7-20

كيف تستخلص الخلايا الطَّاقة الكيميائية. تستخلص كلُّ حقيقيّات النّوى وكثير من بدائيّات النّوى الطَّاقة من الجزيئات العضوية عن طريق أكسدتها. المرحلة الأولى من هذه العملية، أي كسر الجزيئات الكبيرة إلى جزيئات أصغر، تطلق طاقة قليلة. المرحلة الثانية، أو التَّنفس التأكسدي أو الهوائي، تستخلص الطَّاقة، مبدئيًّا على شكل إلكترونات عالية الطَّاقة، وينتج الماء وثاني أكسيد الكربون. تُستعمل جزيئات وسطية مُهمة في مسارات الطَّاقة هذه أيضًا في مسارات البناء الحيوي، كما هو مُوضَّح بالأسهم العكسية.



الشكل 7-21

نزع الأمين. بعد تحطيم البروتينات إلى مكوناتها من الأحماض الأمينية، تُنزع مجموعات الأمين من الأحماض الأمينية لتشكيل جزيئات تُشارك في التَّحلل الجلايكولي ودورة كربس. على سبيل المثال، يُصبح الحمض الأميني (جلوتاميت)، عندما يفقد مجموعته الأمين، ألفا- كيتوجلوتاريت، وهو جزيء وسطي في دورة كربس.

عدد قليل من المركبات الوسطية المهمة تربط المسارات الأيضية

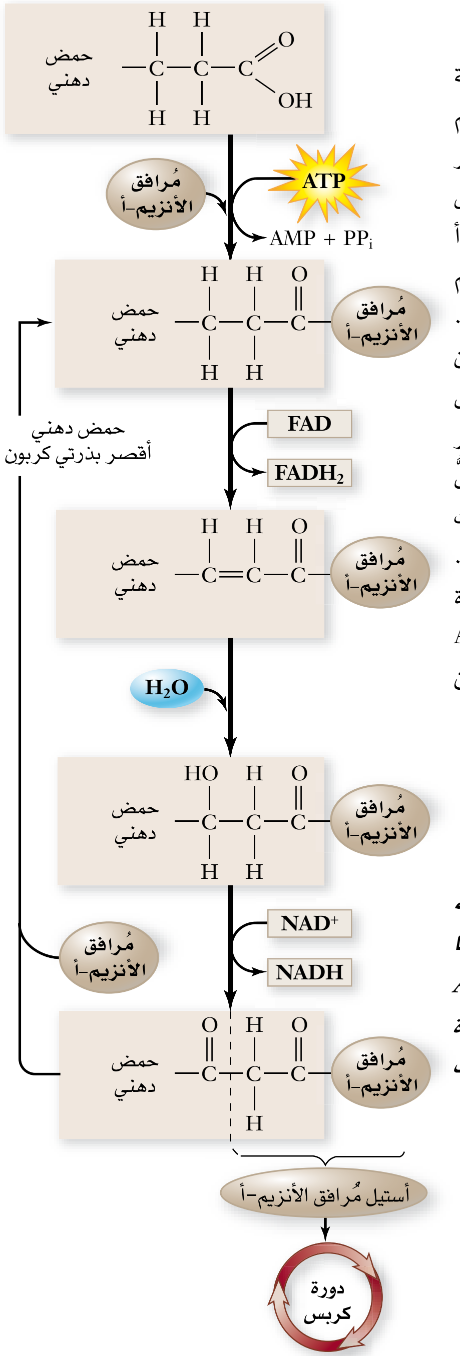
إن مسارات أكسدة جزيئات الغذاء مُترابطة من حيث إن عددًا قليلًا من الجزيئات الوسطية مثل البيروفيت وأستيل مُرافق أنزيم - أ، تربط عملية التحطيم من نقاط بداية مُختلفة. هذه الجزيئات الوسطية المهمة تسمح بالتَّحول المُتبادل للجزيئات المُختلفة، مثل السكريات والأحماض الأمينية (انظر الشكل 7-20).

يُمكن للخلايا أنْ تصنع جلوكوزًا، وأحماضًا أمينية، ودهونًا، إضافة إلى أخذها من مصادر خارجية، وتستخدم تفاعلات شبيهة بتلك التي تُكسِّر هذه المواد. في أحيان عدة يمكن أن تستعمل المسارات المُنعكسة الأنزيمات نفسها، إذا كانت الفروق في الطاقة الحرّة قليلة. فعلى سبيل المثال، يستعمل تصنيع الجلوكوز من مصادر غير سكّرية كلّ أنزيمات التَّحلُّل الجلايكولي ما عدا ثلاثة أنزيمات. ولذلك، فإن مُعظم التَّحلُّل الجلايكولي يجري إلى الأمام وإلى الخلف، بالاعتماد على تركيز الجزيئات الوسطية – مع ثلاث خطوات مهمة تمتلك أنزيمات مُختلفة لاتجاهات الأمام أو الخلف.

لجزيء أستيل مُرافق أنزيم - أ أدوار عدة

تُولِّد عمليات عدة مُختلفة أستيل مُرافق أنزيم - أ. إذ لا يفعل ذلك فقط أكسدة البيروفيت، ولكن كسر البروتينات والدُّهون، والشحميات الأُخرى أيضًا تُولِّد أستيل مُرافق أنزيم - أ. وفي الحقيقة، تُحوَّل تقريبًا كلّ الجزيئات التي تُحطّم لإنتاج الطَّاقة، إلى أستيل مُرافق أنزيم - أ.

يقوم أستيل مُرافق الأنزيم - أ بدور في الأيض البنائي أيضًا. إذ تستعمل وحدات ثنائية الكربون مشتقة من أستيل مُرافق الأنزيم - أ لبناء السلاسل الهيدروكربونية في الأحماض الدُّهنية. وعلى هذا، فإن أستيل مُرافق الأنزيم - أ المُصنَّع من مصادر مُتنوعة يُمكن أنْ يدخل في تكوين الأحماض الدُّهنية أو في إنتاج ATP، بالاعتماد على احتياجات المخلوق من الطَّاقة. ويعتمد أي خيار من الخيارين تتبعه الخليّة على مستويات ATP في الخليّة.



الشكل 7-22

أكسدة بيتا. خلال سلسلة من التَّفاعلات تُعرف باسم أكسدة بيتا، ترتبط آخر ذرتي كربون في الحمض الدُّهني مع مُرافق الأنزيم - أ لتكوين أستيل مُرافق الأنزيم - أ، الذي يدخل دورة كربس. يُصبح الحمض الدُّهني، الآن أقصر بذرتي كربون، ويدخل المسار مرة أُخرى، ويستمر بالدُّخول حتى تُستعمل كلّ كربوناته في تشكيل جزيئات أستيل مُرافق الأنزيم - أ. تستعمل كلُّ جولة من أكسدة بيتا جزيئًا واحدًا من ATP وتولِّد جزيئًا واحدًا من $FADH_2$ و NADH.

استقصاء

إذا استعملت ما تعلمته في هذا الفصل، ما عدد جزيئات ATP التي تنتج من أكسدة حمض دهني عدد ذرات الكربون فيه 16 ذرة؟

عندما تكون مستويات ATP عالية، فإن مسار الأكسدة يتم تثبيطه، ويدخل أستيل مُرافق الأنزيم - أ في تصنيع الأحماض الدُّهنية. يُفسِّر هذا لماذا تتولَّد في كثير من الحيوانات (ومن ضمنها الإنسان) مخازن دهون وشحوم عندما يكون الغذاء الذي تستهلكه أكثر من حاجة أنشطتها. وبشكل بديل، وعندما تكون مستويات ATP قليلة، يتحفَّز مسار الأكسدة، ويدخل أستيل مُرافق أنزيم - أ مسار الأيض المُؤكسد المُنتج للطَّاقة.

الدُّهون جزيئات خزن رئيسة يُمكن تكسيرها إلى وحدات أستيل مُرافق أنزيم - أ عن طريق أكسدة بيتا، ثم إدخالها إلى دورة كربس. المسارات الأيضية الرئيسة مُرتبطة بجزيئات وسطية عدَّة مُهمة. وهذا يسمح لعمليات عدَّة أن تُستعمل لبناء الجزيئات الكبيرة الحيوية أو هدمها، ويسمح بالتَّحويل بين أنواع الجزيئات المُختلفة.

11-7 نشوء الأيض

تكلّمنا عن التَّنفس الهوائي بوصفه سلسلة من المراحل المُتصلة، ولكن من المهم ملاحظة أنَّ هذه المراحل قد نشأت خلال الزَّمن، وأنَّ الأيض تغيَّر كثيرًا خلال ذلك الزَّمن. نشأت عمليات الهدم والبناء بانسجام مع بعضها. لا نعلمُ تفاصيل هذا التَّطور الكيميائي الحيوي، أو ترتيب ظهور هذه العمليات. لهذا فإن خط الزّمن الآتي يعتمد عل الأدلة الجيوكيميائية، ويمثل فرضية لا جدولًا مُحدّدًا.

أقدم أشكال الحياة حطّمت الجزيئات المُعتمدة على الكربون الموجودة في البيئة

يُعتَقد أن أكثر أشكال الأرض بدائيةً حصلت على الطَّاقة الكيميائية عن طريق تكسير، أو تحطيم الجزيئات العضوية التي تمَّ إنتاجها لاحيويًّا، أي، جزيئات مُحتوية على الكربون تكوَّنت بعمليات غير عضوية في بداية الحياة.

كان أول حدث رئيس في نشوء الأيض ظهور القُدرة على حصد طاقة الرَّوابط الكيميائية. إذ بدأت المخلوقات تُخزِّن هذه الطَّاقة في روابط ATP، في مرحلة مُبكرة.

نشوء التَّحلُّل الجلايكولي حدث مبكرًا أيضًا

إن ثاني حدث رئيسٍ في نشوء الأيض هو التَّحلُّل الجلايكولي، أو التحطيم المبدئي للجلوكوز. وحالما طورت البروتينات وظائف تحفيزية مُتنوعة، أصبح بالإمكان الإمساك بتركيز أكبر من الطَّاقة الكيميائية في الرَّوابط بسلسلة من التَّفاعلات.

دون شك، نشأ التَّحلُّل الجلايكولي مُبكرًا في تاريخ الحياة على الأرض؛ لأنَّ مُعظم المخلوقات الحية احتفظت بهذا المسلك الكيميائي الحيوي؛ إنها عملية كيميائية لا يبدو أنَّها تغيَّرت خلال بليوني عام.

التَّمثيل الضوئي اللاهوائي سمح بالتقاط الطَّاقة الضّوئيّة

ثالث حدث رئيس في نشوء الأيض كان البناء الضوئي اللاهوائي. مُبكرًا في تاريخ الحياة، نشأت طريقة مُختلفة لتوليد ATP في بعض المخلوقات. بدلًا من الحصول على الطَّاقة لتكوين ATP بإعادة ترتيب الرَّوابط الكيميائية، كما في التَّحلُّل الجلايكولي، طوَّرت هذه المخلوقات المقدرة على استعمال الضَّوء لضخ بروتونات خارج خلاياها، ثم استخدم تدرُّج البروتونات الناتج لتحريك إنتاج ATP عبر الأسموزية الكيميائية.

نشأ البناء الضوئي بغياب الأكسجين، وعمل جيدًا دونه. عمل غاز كبريتيد الهيدروجين المُذاب الموجود في محيطات الأرض البدائية في غلاف جوي خالٍ من غاز الأكسجين، بوصفه مصدرًا جاهزًا لذرات الهيدروجين لبناء جزيئات عضوية. ونتج الكبريت الحُرّ بوصفه ناتجًا جانبيًّا لهذا التَّفاعل.

استخدم التَّمثيل الضوئي المُكوّن للأكسجين مصدرا مُختلفًا للهدروجين

شكَّل استبدال الماء المرحلة الرَّابعة الرئيسة في تاريخ الأيض. وظف البناء الضوئي المُكوِّن للأكسجين الماء بدلًا من كبريتيد الهدروجين بوصفه مصدرًا لذرات الهدروجين وإلكتروناته المُرتبطة. ولأنّ البناء الضوئي يجمع إلكتروناته من أكسجين مُختزل بدلًا من كبريت مُختزل، فإنَّه يُولِّد غاز الأكسجين بدلًا من الكبريت الحرّ.

منذ أكثر من بليوني عام، أصبحت الخلايا الصغيرةُ القادرة على أداء البناء الضوئي المُكوِّن للأكسجين، مثل البكتيريا الخضراء المُزرَّقة، الأشكالَ السائدة للحياة على الأرض. وبدأ غاز الأكسجين بالتَّراكم في الغلاف الجوي. وكان هذا البداية لتحوُّل عظيم غيَّر الظروف على الأرض بشكل دائم. يتكوَّن غلافنا الغازي اليوم من 20.9% من الأكسجين، كلّ جزيء منه مشتق من تفاعل بناء ضوئي مُطلق للأكسجين.

وفّر تثبيت النيتروجين نيتروجينًا عضويًّا جديدًا

النيتروجين مُتوافر من المادة العضوية الميتة، ومن التَّفاعلات الكيميائية التي ولّدت الجزيئات العضوية الأصلية. لكي تتسع الحياة، أصبحت هناك حاجة إلى مصدر جديد للنيتروجين. وكان تثبيت النيتروجين الحدث الخامس الرئيس في نشوء الأيض. لا يُمكن تصنيع البروتينات والأحماض النَّووية من نواتج البناء الضوئي؛ لأنَّ كلا الجزيئين الحيويين المهمين يملكان نيتروجينًا. يُسمى الحصول على النيتروجين من النيتروجين الجزيئي الغازي، تثبيت النيتروجين *Nitrogen fixation*، ويتطلب ذلك كسر الرَّابطة الثلاثية $N \equiv N$.

نشأ هذا التَّفاعل المهم في الغلاف الجوي الغني بالهدروجين للأرض البدائية، حيث لا يوجد الأكسجين. يعمل الأكسجين بوصفه سمًّا لتثبيت النيتروجين، الذي يحدث اليوم فقط في البيئات الخالية من الأكسجين، أو في حجرات خالية منه داخل بعض بدائيّات النّوى.

استعملَ التَّنفسُ الهوائيُّ الأكسجينَ

التَّنفس الهوائي هو الحدَث السادس والأخير في تاريخ الأيض. يستخدم التَّنفس الهوائي مضخات البروتونات نفسها التي استخدمها البناء الضوئي، ويُعتَقد أنَّه نشأ تعديلًا لآلية البناء الضوئي الأساسية.

يعتقد علماء الأحياء أنَّ المقدرة على أداء البناء الضوئي دون كبريتيد الهيدروجين نشأ أولًا بين البكتيريا الأرجوانية اللاكبريتية، التي حصلت على ذرات الهيدروجين من مركبات عضوية بديلًا. ربما أنَّه كان من المُحتَّم أن من بين المخلوقات المُنحدرة من هذه البكتيريا المُتنفسة التي تقوم بالبناء الضوئي من يقدر على العيش أخيرًا دون أن يقوم بالبناء الضوئي بشكل كامل، وأن يعيش فقط على الطَّاقة والإلكترونات المشتقة من كسر الجزيئات العضوية. يُعتَقد أن الميتوكندريا داخل حقيقيّات النّوى جميعها انحدرت من هذه البكتيريا.

تطوَّرت العملية المُعقَّدة للأيض الهوائي عبر الزَّمن الجيولوجي، عندما فضل الانتخاب الطبيعي المخلوقات ذات الطرق الأكثر فعالية في الحصول على الطَّاقة من الجزيئات العضوية. تطوَّرت عملية البناء الضوئي أيضًا، كما شاهدت في الجزء الختامي، خلال الوقت. إنَّ بروز البناء الضوئي غيَّر الحياة على الأرض إلى الأبد. والفصل القادم يستكشف البناء الضوئي بالتَّفصيل.

على الرَّغم من أنَّ نشوء الأيض غير معروف بالتَّفصيل، إلا أن أحداثًا مهمة تمَّت مُلاحظتها. وهذه تشمل نشوء المسارات الأيضية التي تسمح باستخلاص الطَّاقة من المُركبات العضوية، ونشوء البناء الضوئي، ونشوء تثبيت النيتروجين. بدأ البناء الضوئي بوصفه عملية لا أكسجينية تطوَّرت لاحقًا لإنتاج الأكسجين، سامحةً بذلك لنشوء الأيض الهوائي.

مراجعة المفاهيم

7-1 نظرة عامة على التَّنفس

يحدث التَّنفس عندما يتحوَّل كلٌّ من الكربوهيدرات والأكسجين إلى ثاني أكسيد الكربون، وماء، وطاقة.

- تُحوِّل ذاتية التَّغذية الطَّاقة من ضَوء الشّمس إلى مركبات عضوية.
- تستعمل عضوية التَّغذية المُركبات العضوية التي صنعتها ذاتية التَّغذية.
- تُكسِّر الجزيئات الغنية بالطَّاقة عن طريق تفاعلات أكسدة.
- يُمكن لنواقل الإلكترونات أن تتأكسد وتُختزل بشكل قابل للانعكاس.
- الطَّاقة المُنطلِقة من تفاعلات الأكسدة والاختزال تُستعمل لصناعة ATP.
- NAD^+ ناقل إلكترونات مهم يُمكن أن يعمل أنزيمًا مُساعدًا.
- يستعمل التَّنفس الهوائي الأكسجين بوصفه مُستقبل إلكترونات أخيرًا.
- أكسدة جزيئات الغذاء على مراحل أكثر فعالية من أكسدتها بخطوةٍ واحدةٍ.

7-2 أكسدة الجلوكوز: مُلخَّص

تصنع الخلايا ATP من أكسدة الجلوكوز بطريقتين مُختلفتين مُهمَّتين.

- الفسفرة على مستوى المادة الأساس تنقل مجموعة فوسفات من جزيء وسطي يمتلك فوسفات مُباشرة إلى ADP (الشكل 7-4).
- في الفسفرة التأكسدية يتكوَّن ATP عن طريق أنزيم بناء ATP، الذي يُحرِّكه فرق تركيز (تدرُّج) بروتوني.

7-3 التَّحلُّل الجلايكولي: شطر الجلوكوز (الشكل 7-6)

التَّحلُّل الجلايكولي سلسلة من التَّفاعلات الكيميائية تحدث في سيتوبلازم الخليّة.
يُنتج الجلوكوز 2 بيروفيت، و 2 NADH و 2 ATP.

- تفاعلات التحفيز تُضيف مجموعتي فوسفات إلى الجلوكوز.
- ينشطر سداسي الكربون ثنائي الفوسفات إلى جزيئين من جليسير ألديهايد – 3 – فوسفات (G3P)، ثلاثي الكربون.
- أكسدة G3P تنقل الإلكترونات إلى NAD^+ فيتكون NADH.
- النَّاتج النِّهائي جزيئان من بيروفيت.
- يُنتج التَّحلُّل الجلايكولي بشكل صافٍ 2 NADH، 2 ATP، و 2 بيروفيت.
- يجب أن يُعاد تدوير NADH إلى NAD^+ حتى يستمر التَّحلُّل الجلايكولي.
- بوجود الأكسجين يُؤكسد NADH خلال التَّنفس.

7-4 أكسدة البيروفيت لإنتاج أستيل مُرافق أنزيم - أ

يتمُّ نقل بيروفيت من التَّحلُّل الجلايكولي إلى الميتوكندريا حيث يُؤكسد، ويدخل النَّاتج لدورة كربس.

- ينتج عن أكسدة البيروفيت 1 NADH، 1 CO_2، و 1 أستيل مُرافق أنزيم – أ لكلّ بيروفيت.
- يدخل أستيل مُرافق أنزيم – أ دورة كربس بوصفه وحدات أستيل ثنائية الكربون.

7-5 دورة كربس

تُنتج كلّ مجموعة أستيل تدخل دورة كربس 2 CO_2 و 1 ATP و 3 NADH و 1 $FADH_2$.

- تلتحم مجموعة أستيل مع أكسالوأستيت مُنتجة سترات.
- يتأكسد السترات، مُزيلًا CO_2 ومُكوِّنًا NADH.

7-6 سلسلة نقل الإلكترونات والأسموزية الكيميائية (الشكل 7-13)

تقع سلسلة نقل الإلكترونات على الغشاء الدَّاخلي للميتوكندريا. إنَّها تُنتج تدرُّجًا بروتونيًّا يستعمل في تصنيع ATP.

- يتأكسد NADH إلى NAD^+ عن طريق نازع الهيدروجين NADH.
- تنتقل الإلكترونات بالتتابع خلال 3 معقدات إلى أكسيديز السيتوكروم، حيث ترتبط الإلكترونات مع H^+ والأكسجين.
- حالما تتحرك الإلكترونات عبر سلسلة نقل الإلكترونات، يتمُّ ضخ ثلاثة بروتونات إلى الفراغ بين الغشاءين.
- يُوفِّر هذا طاقة كافية لإنتاج 3 ATP.
- تنتشر البروتونات عائدة إلى حشوة الميتوكندريا عبر قناة أنزيم بناء ATP، ما يُفسفر ADP إلى ATP.
- حالما يمرُّ كلّ بروتون خلال أنزيم بناء ATP تُسبِّب الطَّاقة دوران الدُّوار والساق مُغيِّرًا شكل أنزيم بناء ATP ومُحفِّزًا إنتاج 1 ATP (الشكل 7-15).
- ينقل $2FADH$ إلكتروناته إلى يوبيكينون. ينتقل بروتونان فقط إلى الفراغ بين الغشاءين وينتج 2 ATP.

7-7 ناتج الطَّاقة للتَّنفس الهوائي

يُنتج التَّنفس الهوائي نظريًّا 38 ATP لكلّ جزيء جلوكوز.

- حقيقيّات النّوى تنتج 36 ATP لأنَّ نقل NADH المُتكوِّن خلال التَّحلُّل الجلايكولي إلى الميتوكندريا يكلف ATP.

7-8 تنظيم التَّنفس الهوائي

يتمُّ التَّحكُّم في هدم الجلوكوز عن طريق تركيز جزيئات ATP ونواتج دورة كربس.

- يُثبِّط التَّركيز العالي لـ ATP أنزيم فوسفوفركتوكاينيز، الأنزيم الثالث في التَّحلُّل الجلايكولي؛ تُحفِّز مستويات ATP المنخفضة هذا الأنزيم.
- يُثبِّط التَّركيز العالي لـ NADH نازع هيدروجين البيروفيت.

7-9 الأكسدة دون الأكسجين الجزيئي (الشكل 7-18)

بغياب الأكسجين، يُصبح ضروريًّا وجود مستقبل أخير آخر للإلكترونات من أجل إتمام التَّنفس. في المخلوقات الهوائية العادية، وبغياب الأكسجين، يُمكن إنتاج ATP عن طريق التَّحلُّل الجلايكولي فقط.

- في كثير من بدائيّات النّوى، تُستعملُ جزيئات غير عضوية كآخر مستقبلات الإلكترونات المنقولة عبر سلسلة نقل الإلكترونات.
- يُدعى إعادة إنتاج NAD^+ عن طريق أكسدة NADH واختزال الجزيء العضوي التخمّر.
- في الخميرة، تُنزع مجموعة كربوكسيل من البيروفيت، ومن ثمَّ يُختزل إلى إيثانول في حين يتأكسد NADH إلى NAD^+.
- في الحيوانات، يختزل بيروفيت إلى لاكتيت أما NADH فيتأكسد.

7-10 هدم البروتينات والدُّهون (الشكل 7-20)

تُبنى البروتينات والدُّهون والأحماض النَّووية، وتُحَطَّمُ عبر جزيئات وسطية مهمة.

- تدخل الأحماض النووية الأيض عبر دورة كربس.
- تُنزع مجموعة الأمين من الأحماض الأمينية قبل أنْ تدخل الأيض.
- تُحوّل الأحماض الدُّهنية إلى أستيل مُرافق أنزيم – أ عن طريق عملية أكسدة بيتا.
- بوجود مستويات عالية من ATP، يتحوَّل أستيل مُرافق الأنزيم – أ إلى أحماض دهنية.

7-11 نشوء الأيض

يُمكن ملاحظة أحداث مهمة خلال نشوء الأيض، وترتيب هذه الأحداث فَرَضيٌّ.

- نشأت خمس عمليات أيضية مهمة قبل أنْ يوجد الأكسجين الجوي.
  - استعملت أشكال الحياة الأولى في الأيض جزيئات عضوية نتجت لاحيويًّا، وبدأت بخزن الطاقة على شكل ATP.
  - نشأ التَّحلُّل الجلايكولي بشكل مُتسارع.
  - استعمل البناء الضوئي البدائي كبريتيد الهيدروجين لبناء جزيئات عضوية من CO_2.
- استبدال الماء بكبريتيد الهيدروجين أدى إلى تكوين الأكسجين.
  - تثبيت النيتروجين جَعَلَهُ متوافرًا.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. ذاتيُّ التَّغذية مخلوقٌ يمكنه أنْ:
   أ. يستخلص الطاقة من مصادر عضوية.
   ب. يُحوِّل الطَّاقة من ضوء الشّمس إلى طاقة كيميائية.
   جـ. يعتمد على الطاقة التي أنتجتها مخلوقات أخرى بوصفها مصدرًا للطَّاقة.
   د. أ و ب.

2. العملية التي نحتاج إليها لإتمام أكسدة الجلوكوز هي:
   أ. دورة كربس. ب. التَّحلُّل الجلايكولي.
   جـ. أكسدة البيروفيت. د. كلّ ما سبق.

3. الطَّاقة المُرتبطة بجزيء من الجلوكوز تُختزن في:
   أ. ذراته الكربونية. ب. روابطه الكيميائية.
   جـ. إلكتروناته. د. بروتوناته.

4. يُنتَج ATP عن طريق التَّحلُّل الجلايكولي من خلال:
   أ. تفاعلات التحفيز.
   ب. إنتاج G3P.
   جـ. عن طريق الفسفرة على مستوى المادة الأساس.
   د. اختزال NAD^+ إلى NADH.

5. الجملة غير الصحيحة بالنِّسبة إلى التنفس الخلوي هي:
   أ. أنزيمات تُحفِّز تفاعلات نقل إلكترونات.
   ب. إلكترونات لها طاقة وضع أعلى عند نهاية العملية.
   جـ. ثاني أكسيد الكربون هو ناتج جانبي.
   د. تتطلَّب العملية تفاعلات أكسدة واختزال مُتعدِّدة.

6. مُعظم ATP المُنتج خلال التَّنفس الهوائي تكوّن عن طريق:
   أ. الإلكترونات التي تحملها جزيئات NADH.
   ب. حركة أيونات الهيدروجين خلال أنزيم بناء ATP.
   جـ. الفسفرة على مستوى المادة الأساس.
   د. الفسفرة الذَّاتية.

7. دور NAD^+ في عملية التَّنفس الخلوي أنه:
   أ. ناقل للإلكترونات.
   ب. يعمل بوصفه أنزيمًا.
   جـ. المستقبل الأخير لإلكترونات التَّنفس اللاهوائي.
   د. مصدر نيوكليوتيد يستعمل لصناعة ATP.

8. واحدٌ مما يأتي ليس من نواتج التَّحلُّل الجلايكولي:
   أ. ATP. ب. بيروفيت.
   جـ. CO_2. د. NADH.

9. التخمّر وظيفة أيضية مُهمة في الخلايا؛ لأنه:
   أ. يولّد جلوكوزًا للخليّة في ظل ظروف غياب O_2.
   ب. يُؤكسد NADH إلى NAD^+.
   جـ. يُؤكسد بيروفيت.
   د. يُنتج ATP.

10. العبارة غير الصحيحة عن أكسدة البيروفيت هي:
   أ. تحدث أكسدة البيروفيت في السيتوبلازم.
   ب. تحدث أكسدة البيروفيت فقط إن كان الأكسجين موجودًا.
   جـ. يتحول البيروفيت إلى أستيل مُرافق الأنزيم - أ.
   د. تُؤدي أكسدة البيروفيت إلى إنتاج NADH.

11. تحدث دورة كربس في منطقة من الميتوكندريا هي:
   أ. الغشاء الدَّاخلي. ب. الفراغ بين الغشاءين.
   جـ. الغشاء الخارجي. د. الحشوة.

12. الإلكترونات التي تحملها NADH و $FADH_2$ يتمّ:
   أ. ضَخها نحو الفراغ بين الغشاءين.
   ب. نقلها إلى أنزيم بناء ATP.
   جـ. نقلها بين بروتينات في الغشاء الدَّاخلي للميتوكندريا.
   د. نقلها إلى الحشوة في الميتوكندريا.

13. هل يحدث التَّنفس الخلوي بغياب الأكسجين؟ الجواب هو:
   أ. لا؛ فالأكسجين ضروري بوصفه مستقبلًا أخيرًا للإلكترونات.
   ب. لا؛ المخلوقات غير الهوائية تحتاج فقط إلى التحلّلِ الجلايكولي والتخمّر.
   جـ. نعم؛ لأنَّ الأكسجين يُمكن توليده بشطر الماء.
   د. نعم؛ إنْ توافر مُستقبل أخير للإلكترونات آخر.

أسئلة تحدٍّ

1. استعمل الجدول الآتي لتُلخِّص العلاقة بين الجزيئات وتفاعلات الأيض.

الجزيء	التَّحلُّل الجلايكولي	التَّنفس الخلوي
الجلوكوز		
بيروفيت		
أكسجين		
ATP		
CO_2		

2. أطفال البشر والحيوانات التي تبيت شتويًّا، أو ذات التَّأقلم للبرودة، تستطيع أن تُبقي درجة حرارة الجسم ثابتة (عملية تُدعى توليد الحرارة) بسبب وجود دهن بني. يتَّصف الدُّهن البني بتركيز عالٍ من الميتوكندريا. تمتلك هذه الميتوكندريا بروتينًا خاصًّا في غشائها الدَّاخلي يدعى *Thermogenin* والذي يعمل ناقلًا غير نشط للبروتون. اقترح تفسيرًا مُحتملًا لدور الدُّهن البني في توليد الحرارة، مُعتمدًا على معرفتك بالأيض، والنَّقل وتركيب الميتوكندريا ووظيفتها.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 8

البناء الضّوئيّ

Photosynthesis

مقدّمة

إن التنوع الغني للمخلوقات الحية على سطح الأرض لم يكن ممكنًا دون عملية البناء الضّوئيّ. فكلُّ جزيء من جزيئات الأكسجين الذي تتنفسه كان قد أُنتج في زمن ما خلال عملية البناء الضّوئيّ من جزيئات الماء. إن الطّاقة الناتجة عن حرق الفحم الحجري، والخشب، والبترول، والغاز الطبيعي، وحتى الغذاء في أجسامنا يتم الحصول عليها -بشكل مباشر أو غير مباشر- من أشعة الشّمس عن طريق عملية البناء الضّوئيّ. لهذا فإن من الضروري أن نفهم عملية البناء الضّوئيّ. فالأبحاث في هذا المجال قد تمكّن من تحسين إنتاجية المحاصيل الزّراعية، وهو هدف مهم جدًا خاصة في ضَوء الزيادة الكبيرة لأعداد السكان على الأرض. في الفصل السّابع، وَصَفْنا كيف تستخلص الخلايا الطّاقة الكيميائية من جزيئات الغذاء، وكيف يتم استخدامها في أنشطة الخلية المختلفة. وفي هذا الفصل، سنتناول عملية البناء الضّوئيّ، وهي العملية التي يقوم بها نبات مثل دوّار الشّمس المبين في الصورة باقتناص الطّاقة من ضَوْ الشّمس واستخدامها لبناء جزيئات الغذاء الغنية بالطاقة الكيميائية.

موجز المفاهيم

1-8 نظرية شاملة على البناء الضّوئيّ

- في عملية البناء الضّوئيّ، يتّحد ثاني أكسيد الكربون CO_2 والماء H_2O لإنتاج الجلوكوز والأكسجين.
- في النّباتات، تحصل عملية البناء الضّوئيّ في البلاستيدات الخضراء.

2-8 اكتشاف عمليات البناء الضّوئيّ

- الزيادة في وزن النباتات لا تأتي من التربة والماء فقط.
- تشمل عملية البناء الضّوئيّ تفاعلات معتمدة على الضوء وأخرى غير معتمدة على الضوء.
- الأكسجين المنطلق مصدره الماء، وليس ثاني أكسيد الكربون.
- ATP و NADPH المنتج خلال التفاعلات المعتمدة على الضوء يستخدم لاختزال CO_2 وتكوين الجلوكوز..

3-8 الصّبغات

- الضّوء شكل من أشكال الطاقة.
- كلُّ نوع من الصّبغات له طيفُ امتصاصٍ مُحدّد.

4-8 تركيب النّظام الضّوئيّ

- يتطلب إنتاج جزيء واحد من الأكسجين مجموعة من جزيئات الكلوروفيل.
- النظام الضّوئيّ العام يحتوي على معقد مجَمِّع للطاقة الضوئية ومركز للتفاعل.

5-8 التفاعلات المعتمدة على الضّوء

- تستخدم بعض أنواع البكتيريا نظامًا ضوئيًّا واحدًا.
- تحتوي البلاستيدات الخضراء على نظامين ضوئيين مرتبطين.
- يعمل النظامان الضّوئيان معًا خلال الفسفرة الضوئية غير الحلقية.
- تكون ATP عن طريق الكيميائية الأسموزية (الكيموأسموزية).
- يبين تركيب الثايلاكويد مواقع المكوّنات.

6-8 تثبيت الكربون- دورة كالفن

- تحوّل تفاعلات دورة كالفن الكربون اللاعضوي إلى جزيئات عضوية.
- ينقل الكربون عبر دورة من التراكيب الوسيطة منتجًا في النهاية مادة الجلوكوز.

7-8 التّنفس الضّوئيّ

- يؤدي التّنفسُ الضّوئيّ إلى خفض إنتاجية البناء الضّوئيّ.
- تطورت نباتات C_4 للحدّ من عملية التّنفس الضّوئيّ.
- يقسم مسار حمض الكراسوليشتين عملية البناء الضوئي إلى جزء يحدث في الليل وجزء آخر يحدث في النهار..

1-8 نظرة شاملة على البناء الضّوئيّ

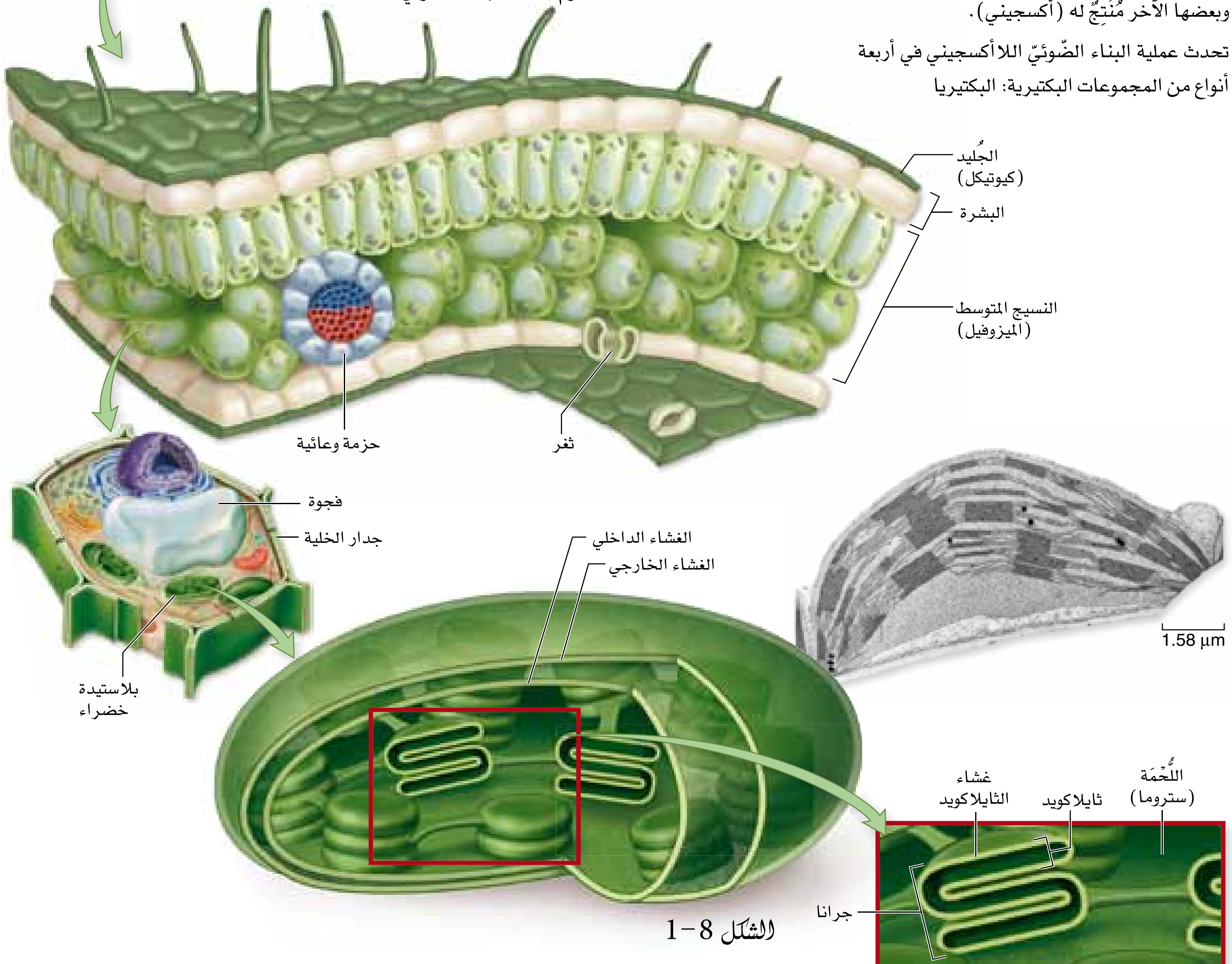
توفر الشّمس الطّاقة اللازمة لمعظم المخلوقات الحية. فالطّاقة الموجودة في أشعة الشّمس تمتصها الطّحالب والنّباتات والبكتيريا خلال عملية البناء الضّوئيّ. إن تنوع الحياة ممكن فقط؛ لأن كوكبنا يغمره فيض من الطّاقة القادمة من الشّمس. ففي كلّ يوم تصل إلى سطح الأرض طاقة إشعاعية تعادل طاقة مليون قنبلة نووية كالتي استُخدمت في تدمير هيروشيما. تسخدم عملية البناء الضّوئيّ 1% فقط من هذه الكمية الضّخمة من الطّاقة لبناء الطّاقة اللازمة لتفعيل الحياة على الأرض.

في عملية البناء الضّوئيّ يتّحد ثاني أكسيد الكربون CO_2 والماء H_2O لإنتاج الجلوكوز والأكسجين

تحدث عملية البناء الضّوئيّ في أنواع مختلفة من المخلوقات الحية، وتتم بأشكال مختلفة. تتضمن هذه شكلًا من البناء الضّوئيّ لا ينتج الأكسجين (لاأكسجيني) وبعضها الآخر مُنْتِجٌ له (أكسجيني).

تحدث عملية البناء الضّوئيّ اللاأكسجيني في أربعة أنواع من المجموعات البكتيرية: البكتيريا الحمراء، والبكتيريا الخضراء المنتجة للكبريت، وغير المنتجة للكبريت، والبكتيريا اللولبية. فيما تقوم الطّحالب الخضراء المزرقة، وسبع مجموعات من الطّحالب، والنباتات التي تعيش على اليابسة جميعها بعملية البناء الضّوئيّ الأكسجيني. يشترك هذان النوعان من البناء الضّوئيّ في أنواع الصّبغات التي تمتص الطّاقة الضّوئيّة، ولكنها تختلف في ترتيب هذه الصّبغات وعملها.

في النباتات، تحصل عملية البناء الضّوئيّ في الأوراق بشكل أساسي. ويبين (الشّكل 1-8) مستويات تنظيم الورقة النامية، وكما تعلمت في الفصل الرّابع، فإن خلايا الورقة تحتوي على عضيات مهمة تسمى البلاستيدات الخضراء تقوم بعملية البناء الضّوئيّ.



الشّكل 1-8

رحلة في الورقة. تحتوي الورقة على طبقة سميكة من الخلايا تسمى خلايا الميزوفيل الغنية بالبلاستيدات الخضراء. يحيط بالبلاستيدات الخضراء غشاءان: الأول خارجي يحوي العضيات الداخلية، والآخر داخلي منظم على شكل تراكيب مسطحة تسمى أقراص الثايلاكويد. وتنتظم أقراص الثايلاكويد المسطحة في البلاستيدة في أعمدة تسمى الجرانا. في حين يمتلئ باقي المحتوى الداخلي بمادة شبه سائلة تسمى اللُّحْمَة (ستروما).

لا يوجد تركيب آخر في الخلية النباتية قادر على القيام بعملية البناء الضّوئيّ (الشكل 8-2). وتحدث عملية البناء الضّوئيّ في ثلاث مراحل، هي:

1. امتصاص الطّاقة الضّوئية من أشعة الشّمس.
2. استخدام الطّاقة الضّوئية لتكوين ATP واختزال مركب $NADP^+$ - الذي هو مستقبل للإلكترونات - إلى NADPH.
3. استهلاك ATP و NADPH لبناء المواد العضوية من CO_2 الجوي.

وتحتاج المرحلتان 1 و 2 إلى الضّوء، وعادة ما تسمى **التفاعلات الضّوئية Light-dependent reactions**. أما المرحلة الثالثة التي يتم فيها بناء المركبات العضوية من CO_2 فتسمى عملية **تثبيت الكربون Carbon fixation**، وتتم من خلال سلسلة من التفاعلات الحلقية.

وما دام كلّ من ATP و NADPH متوافرًا، فإن تفاعلات تثبيت الكربون تتم بوجود الضّوء أو بعدم وجوده. لذا، فإن هذه التفاعلات تسمى التفاعلات **غير المرتبطة بالضّوء Light- independent reactions**.

ويمثل التفاعل البسيط الآتي عملية البناء الضّوئيّ:

$$6\ CO_2 + 12\ H_2O + \text{ضوء} \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\ H_2O + 6\ O_2$$

ثاني اكسيد الكربون   ماء   جلوكوز   ماء   أكسجين

ويمكنك الملاحظة أن هذه المعادلة هي تمامًا عكس التفاعل الذي يحصل خلال عملية التّنفس. ففي عملية التّنفس، تتم أكسدة الجلوكوز إلى CO_2 مع استخدام الأكسجين بوصفه مستقبلًا للإلكترونات. أما في حالة البناء الضّوئيّ، فإن CO_2 يختزل إلى الجلوكوز باستخدام إلكترونات يتم الحصول عليها من أكسدة الماء. وتحتاج عمليتا أكسدة الماء واختزال CO_2 إلى الطّاقة التي توفرها أشعة الشّمس. وعلى الرغم من أن الجمل السابقة ليست إلا تبسيطًا شديدًا لما يتم، فإنها تقدم منظورًا شموليًّا مفيدًا.

في النّباتات، تحصل عملية الْبناء الضّوئيّ في البلاستيدات الخضراء

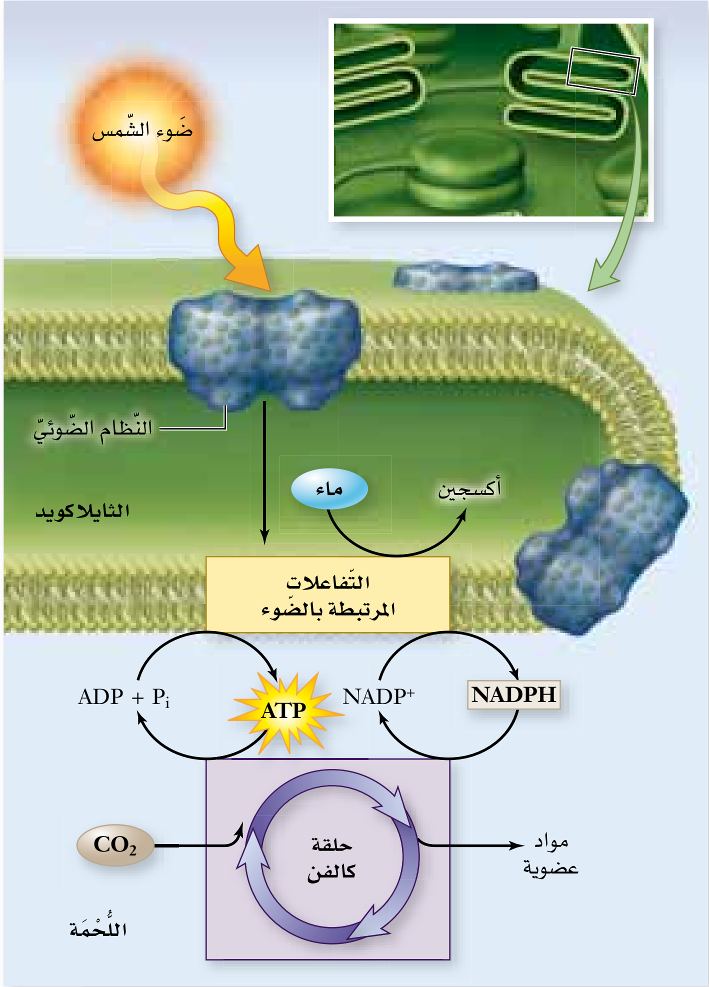
علمت في الفصل السابق أن التركيب المعقد لأغشية الميتوكوندريا الداخلية والخارجية يتوافق مع وظيفتها. وهذا ينطبق أيضًا على تركيب البلاستيدات الخضراء.

إن الأغشية الداخلية للبلاستيدات الخضراء، والمسماة **أغشية الثايلاكويد Thylakoid membranes**، عبارة عن طبقتين متواصلتين من الدهون المفسفرة، تترتب على شكل أكياس مسطحة تتراكم فوق بعضها على شكل طبقات عمودية تسمى **جرانا Grana**. تحتوي أغشية الثايلاكويد على **صبغة الكلوروفيل Chlorophyll** والصّبغات الأخرى المشتركة في امتصاص الطّاقة الضّوئيّة، وتحتوي على التراكيب اللازمة لبناء ATP. وتتصل الجرانا ببعضها من خلال تراكيب غشائية تسمى طبقات اللُّحْمَة *Stroma lamella*.

يحيط بأغشية الثايلاكويد مادة شبه سائلة لزجة تسمى **اللُّحْمَة Stroma**. تحتوي اللُّحْمَة على الأنزيمات الضرورية لبناء المادة العضوية من CO_2 باستخدام طاقة ATP و NADPH. تتجمع أعداد من الصّبغات المشاركة في عملية البناء الضّوئيّ معًا لتكوين تركيب يسمى **النّظام الضّوئيّ Photosystem** الذي يتشكل بنمط معين داخل أغشية الثايلاكويد.

يستطيع كلّ جزيء من الصّبغة ضمن النّظام الضّوئيّ امتصاص الفوتونات، وهي وحدات الطّاقة الضّوئية. وعندما يسقط طول موجي معين على جزيء الصّبغة، فإن التهيج الناتج ينتقل من جزيء إلى آخر.

لا تنتقل الإلكترونات المُهيجَة فعليًّا، ولكن طاقة هذه الإلكترونات تنتقل من جزيء إلى آخر بطريقة مشابهة لانتقال الطّاقة الحركية لحجارة الدومينو التي إذا دُفِعَ واحدٌ منها يقع ما بعده، فالذي يليه. وهكذا، حتى وقوع الحجارة جميعها.



الشّكل 8-2

تحصل التفاعلات الضوئية على أغشية الثايلاكويد، حيث تقوم الأنظمة الضّوئية بامتصاص طاقة الفوتونات الضوئية، وتُستعمل هذه الطّاقة لتكوين كلٍّ من ATP و NADPH. يتم التعويض عن الإلكترونات التي تفقدها الأنظمة الضّوئية من خلال أكسدة الماء، وينتج خلال ذلك غاز الأكسجين بوصفه ناتجًا ثانويًّا. يُستخدم ATP و NADPH الناتجان خلال التفاعل الضّوئيّ لدفع تفاعلات دورة كالفن. وتحتوي اللُّحْمَة على الأنزيمات اللازمة لهذه التفاعلات.

تصل هذه الطّاقة في النهاية إلى جزيء مهم من الكلوروفيل المتصل مع أحد البروتينات المرتبطة بالغشاء. تنقل الطّاقة على شكل إلكترون مُهيَّج إلى البروتين الذي ينقل هذا الإلكترون إلى سلسلة من البروتينات الموجودة في الغشاء. تستخدم الإلكترونات المتحركة عبر هذه البروتينات طاقتها لتصنيع كلٍّ من ATP وNADPH وبعد ذلك تستهلك هذه النواتج لبناء المواد العضوية. وبذلك، فإن النّظام الضّوئيّ يعمل كهوائي كبير يجمع الطّاقة الضّوئية من خلال جزيئات الصّبغة المختلفة المكونة له.

تحوِّل عملية البناء الضّوئيّ الطّاقة الضّوئيّة إلى مواد عضويّة. وتستخدم هذه العملية تفاعلات تسمى التفاعلات المعتمدة على الضّوء، التي تحتاج إلى أشعة الشّمس وتفاعلات أخرى تحول CO_2 إلى مواد عضوية ضمن عملية تسمى تثبيت الكربون. التفاعل الكلي لهذه العملية هو بشكل أساسي عكس ما يحدث في عملية التنفس. تُستخدم الطّاقة الضوئية لأكسدة الماء مكوّنة الإلكترونات والبروتونات التي تستخدم لاختزال CO_2 إلى جلوكوز، وينتج الأكسجين خلال هذه التفاعلات بوصفه مادة جانبية.

2-8 اكتشاف عمليات البناء الضّوئيّ

تم اكتشاف عملية البناء الضّوئيّ منذ ما يزيد على 300 سنة، ولا تزال تدّرس حتى الآن. وقد بدأت قصة اكتشاف عملية البناء الضّوئيّ من خلال الاهتمام بكيفية نموّ النّبات وزيادة وزنه بإضافة كميات كبيرة من المواد العضوية إلى تركيبه.

الزيادة في وزن النّبات لا تأتي من التربة والماء فقط

منذ زمن اليونانيين القدماء اعتُقد أن النباتات تحصل على غذائها من التربة، وذلك بامتصاصها بشكل مباشر من خلال الجذور. وقد فحص البلجيكي جان فان هلمونت (1644-1850) هذه الفكرة بطريقة بسيطة من خلال غرس إحدى الأشجار النباتية في وعاء يحتوي على وزن معلوم من التربة، ومتابعة تغير وزن كلّ من النّبات والتربة. استمر نموّ النّبات في الوعاء سنوات عدة، ولم تتم إضافة أي مواد إلى التربة سوى الماء. وبعد 5 سنوات، ازداد وزن النّبات 74.4 كجم مع أن وزن التربة في الوعاء نقص بمقدار 57 جم فقط عما كان عليه في بداية التجربة.

بهذه التجربة، توصّل فان هلمونت إلى أن المادة النباتية لم تأتِ فقط من التربة. واعتقد أنّ الماء الذي أضيف إلى التربة هو المسؤول عن زيادة وزن النّبات، وكان مخطئًا في ذلك.

وبعد مرور مئة عام، أصبحت الصورة أكثر وضوحًا؛ ففي 17 أغسطس عام 1771 وضع العالِمُ الإنجليزي برستلي قطعة من نبات النعناع في جوّ يحتوي على هواء حرقت فيه شمعة. بعد عشرة أيام، وجد برستلي لاحقًا أن شمعة أخرى يمكن أن تشتعل في الهواء نفسه. وهكذا، فإن النّبات قد أعاد تجديد الهواء الذي استُخدم في احتراق الشمعة. ووجد برستلي أن فأرًا لا يستطيع التنفس في هواء تم إشعال شمعة فيه، ولكنه يستطيع التنفس إذا وُضِعَ في الهواء نبات. وتوصل إلى أن «النباتات الحية قد أضافت شيئًا ما إلى الهواء».

كيف تقوم النباتات بإعادة الهواء إلى طبيعته؟ جاءت الإجابة عن هذا السؤال بعد خمسة وعشرين عامًا على لسان العالِم الهولندي إنجن-هاوس (1730–1799) الذي وجد أن إعادة الهواء إلى طبيعته لا تحصل إلا بوجود ضوء الشّمس وبوجود أوراق النّبات الخضراء، وليس جذوره. واقترح أن أوراق النباتات الخضراء تقوم بعملية تعتمد على الضّوء يتحلل فيها ثاني أكسيد الكربون إلى كربون، وأكسجين، بحيث ينطلق الأكسجين إلى الهواء، في حين تتفاعل ذرات الكربون مع الماء لتصنيع السكّريات. وقد صقلت دراسات أخرى استنتاجاته، بحيث أمكن كتابة التفاعل العام لعملية البناء الضّوئيّ في نهاية القرن التاسع عشر على النحو الآتي:

$$CO_2 + H_2O + \text{طاقة الضّوء} \longrightarrow (CH_2O) + O_2$$

إلا أنه اتضح لاحقًا أن عملية البناء الضّوئيّ ليست بهذه السهولة. فبعد الدراسات التي أجراها الباحثون في القرن العشرين على تفاصيل هذه العملية، تبين أن دور الضّوء كان أكثر تعقيدًا مما كان متوقعًا.

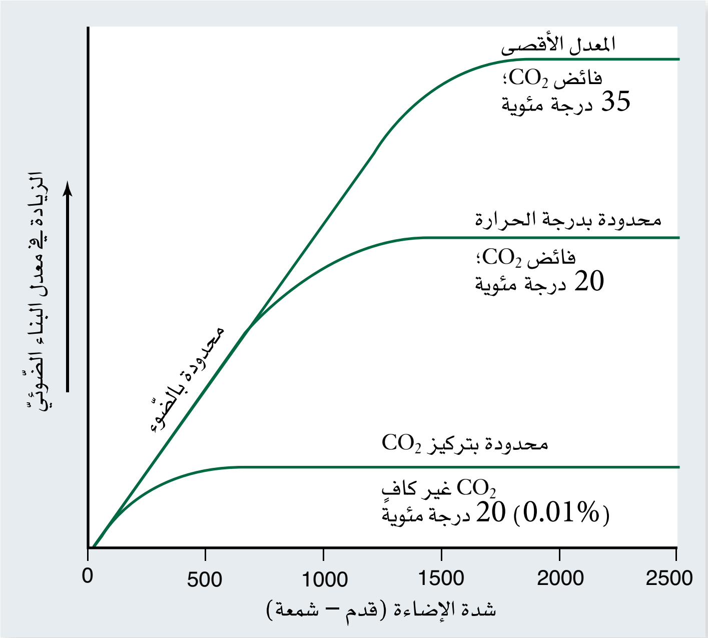
تشمل عملية البناء الضّوئيّ تفاعلات معتمدة على الضوء وأخرى غير معتمدة على الضّوء

استنتج العالِم الإنجليزي بلاكمان (1866-1947) في بداية القرن العشرين استنتاجًا مثيرًا يشير إلى أن عملية البناء الضّوئيّ تتم من خلال خطوات عدة تستخدم واحدة منها فقط الضوء بشكل مباشر.

قاس بلاكمان تأثير شدة الإضاءة، وتركيز CO_2، ودرجة الحراة في عملية البناء الضّوئيّ. ووجد أنه طالما بقيت شدة الإضاءة متدنية، فإنه يمكن زيادة معدل البناء الضّوئيّ بزيادة شدة الإضاءة، وليس بزيادة درجة الحرارة وكميات CO_2.

واستنتج بلاكمان أنّ عملية البناء الضّوئيّ تبدأ بمجموعة من التفاعلات أسماها التفاعلات «الضوئية»، تعتمد بشكل مباشر على شدة الإضاءة، ولا تتأثر بدرجة الحرارة. وأن هناك مجموعة أخرى من تفاعلات «الظلام» (تسمى بشكل مناسب أكثر التفاعلات غير المعتمدة على الضوء) التي يبدو أنها غير معتمدة على الضوء، ولكنها محددة بثاني أكسيد الكربون.

وهنا يجب الانتباه إلى وصف بلاكمان لتفاعلات «الظلام» التي تحدث بوجود الضوء (لأنها في الحقيقة تحتاج إلى نواتج التفاعلات الضوئية) لأنّ استخدامه لكلمة مظلم تشير إلى أن الضوء لا يتدخل بشكل مباشر. التفاعل سُمِّيَ مظلمًا لإنه لا يحتاج إلى الضّوء بشكل مباشر.



الشّكل 8–3

اكتشاف التفاعلات غير المعتمدة على الضوء. قام العالِم الإنجليزي بلاكمان بقياس معدلات البناء الضّوئيّ في مستويات عدة من شدة الإضاءة، وتركيز CO_2 ودرجة الحرارة. كما هو موضح في الرسم البياني، فإن الضّوء هو العامل المحدد لعملية البناء الضّوئيّ عند وجوده بمستويات منخفضة، فيما يكون كلّ من درجة الحرارة وتركيز CO_2 عاملَين محددين فقط بوجود مستويات عالية من الإضاءة. تثبت هذه التجارب وجود تفاعلات أنزيمية تستهلك CO_2.

استقصاء

وجد بلاكمان أن ارتفاع شدّة الضّوء فوق 200 شمعة-قدم لم تؤدِّ إلى أي زيادة إضافية في معدل البناء الضّوئيّ. هل يمكنك اقتراح فرضية تشرح هذه النتيجة؟

لقد وجد بلاكمان أن الزيادة في درجة الحرارة قد صاحبها زيادة في معدل التفاعلات غير المعتمدة على الضوء، ولكن فقط حتى 35°س. إذ تؤدي درجات الحرارة الأعلى إلى انخفاض سريع في معدل هذه التفاعلات. ونظرًا لأن عددًا من الأنزيمات النباتية تفقد شكلها وطبيعتها على 35°س استنتج بلاكمان أنه لا بد أن يكون للأنزيمات دور مهم في التفاعلات غير المعتمدة على الضوء.

الأكسجين المنطلق مصدره الماء وليس CO_2

في ثلاثينيّات القرن الماضي، اكتشف فان نيل (1897-1985)؛ طالب دراسات عليا في جامعة ستانفورد، أن بكتيريا الكبريت البنفسجية لا تطلق الأكسجين خلال عملية البناء الضّوئيّ، ولكنها تستهلك H_2S، وتحوله إلى كريات كبريت تتراكم داخل الخلايا، بحسب المعادلة الآتية:

$$CO_2 + 2\,H_2S + \text{طاقة الضوء} \longrightarrow (CH_2O) + H_2O + 2\,S$$

ونظرًا للتشابه الكبير بين هذه المعادلة ومعادلة العالِم إنجن-هاوس، اقترح فان نيل التفاعل العام لعملية البناء الضّوئيّ على النحو الآتي:

$$CO_2 + 2\,H_2A + \text{طاقة الضوء} \longrightarrow (CH_2O) + H_2O + 2\,A$$

في هذه المعادلة، يشكل المركّب H_2A مصدرًا مانحًا للإلكترونات. هذا المركّب في النباتات الخضراء هو الماء، وفي بكتيريا الكبريت البنفسجية H_2A هو كبريتيد الهيدروجين H_2A وبذلك فإن الناتج A يأتي من تحلل H_2A. وعليه، فإن الأكسجين المنطلق خلال عملية البناء الضّوئيّ في النباتات الخضراء ينتج من تحلل الماء، وليس من ثاني أكسيد الكربون.

وعندما بدأ العلماء استخدام النظائر الكيميائية في بداية 1950 قاموا بفحص اقتراح فان نيل، حيث أُجْرِيَت تجارب على عملية البناء الضّوئيّ في النباتات الخضراء بوجود الماء المحتوي على نظير الأكسجين ^{18}O، وقد تبين لهم أن ^{18}O المنطلق خلال عملية البناء كان O ولم يحتوِ السكر الناتج على هذا النوع من الأكسجين، تمامًا كما توقّع فان نيل.

$$CO_2 + 2\,H_2{}^{18}O + \text{طاقة الضوء} \longrightarrow (CH_2O) + H_2O + {}^{18}O_2$$

إن السكّر الذي تنتجه الطحالب والنباتات في الغالب هو سكر الجلوكوز المحتوي على ست ذرات كربون. ومعادلة البناء الضّوئيّ الموزونة في هذه المخلوقات هي على النحو الآتي:

$$6\,CO_2 + 12\,H_2O + \text{طاقة الضوء} \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\,H_2O + 6\,O_2$$

ATP و NADPH المنتج خلال التفاعلات المعتمدة على الضوء يستخدم لاختزال CO_2 وتكوين الجلوكوز

إن الأبحاث الرائدة التي أجراها فان نيل على عملية البناء الضّوئيّ جعلته يقترح أن أيونات الهيدروجين (البروتونات) والإلكترونات الناتجة عن تحلل الماء تستخدم لتحويل CO_2 إلى مادة عضوية، وقد سمّى هذه العملية تثبيت الكربون Carbon fixation. وفي الخمسينيّات من القرن الماضي، بيَّن العالِم روبرت هيل (1899-1991) صحة نتائج فان نيل، وأكّد أنه بالإمكان تجميع الطّاقة الضوئية واستخدامها في تفاعل اختزالي. وجد هيل أن البلاستيدات الخضراء المعزولة من أوراق النّبات تستطيع أن تختزل صبغة، وأن تطلق الأكسجين بوجود الضّوء. وفي تجارب لاحقة، تم التأكد من أن الإلكترونات الناتجة عن تحلل الماء تنقل إلى $NADP^+$، وأن البلاستيدات الخضراء المعرضة للضوء تُراكم ATP بغياب CO_2. وإذا ما تم إضافة CO_2 لهذه البلاستيدات فلا يتم تراكم ATP أو NADPH، ويتحول CO_2 إلى مادة عضوية.

هذه التجارب مهمة لأسباب ثلاثة، هي: أولًا، لأنها أثبتت بشكل قاطع أن عملية البناء الضّوئيّ في النباتات تحصل في البلاستيدات الخضراء. ثانيًا، لأنها تبين أن التفاعلات المعتمدة على الضوء تستخدم الطّاقة الضوئية لاختزال $NADP^+$ وتصنيع ATP. وثالثًا، لأنها تؤكد أن ATP و NADPH يستخدمان في التفاعلات الأخرى لعملية البناء الضّوئيّ التي تختزل ثاني أكسيد الكربون لإنتاج السّكّريات البسيطة.

تم الحصول على المعلومات عن عملية البناء الضّوئيّ خلال سنوات عدة، وقد بينت التجارب الأولى أن نموّ النباتات لا يعتمد بشكل تام على المغذيات الموجودة في التربة.

لقد بينت هذه التجارب أن نوعين من التفاعلات يؤديان إلى تكوين المادة العضوية: تفاعلات معتمدة على الضوء تنتج الأكسجين من الماء وتكوّن ATP و NADPH التي يمكن استخدامها في المجموعة الثانية من التفاعلات التي تكون المواد العضوية.

3-8 الصّبغات

حتى تستطيع النباتات الاستفادة من طاقة ضوء الشمس يجب أن يوجد في البلاستيدات الخضراء والثايلاكويد بعض التراكيب الكيميائية القادرة على امتصاص الطّاقة. تسمى الجزيئات القادرة على امتصاص الطّاقة الضوئية في نطاق الجزء المرئي من الضّوء **الصّبغات Pigments**، ونحن نعرف أن كثيرًا من الصّبغات تُستخدم في تصنيع الملابس الملونة وغيرها. واللون الذي نراه من الضّوء هو الذي لا يمتصّ، وهو في الحقيقة الذي يعكس. وحتى تعرف كيف تستخدم النباتات الصّبغات لامتصاص الطّاقة الضوئية، يجب أولًا أن نراجع بعض المعلومات حول طبيعة الضّوء.

الضّوء شكل من أشكال الطّاقة

إن الطبيعة الموجية للضوء ستنتج طيفًا كهرومغناطيسيًّا يميز بين الضّوء على أساس طول موجاته. (الشكل 8-4). إن أكثر ما نعرفه هو عن الجزء المرئيّ من الضّوء؛ لأننا نستطيع رؤيته، ولكن هذا الضّوء يشكل جزءًا صغيرًا من الطيف الكليّ.

يمكن تقسيم الضّوء المرئيّ إلى ألوان عدة منفصلة عند استخدام منشور يقوم بفصل الضّوء اعتمادًا على طول موجاته.

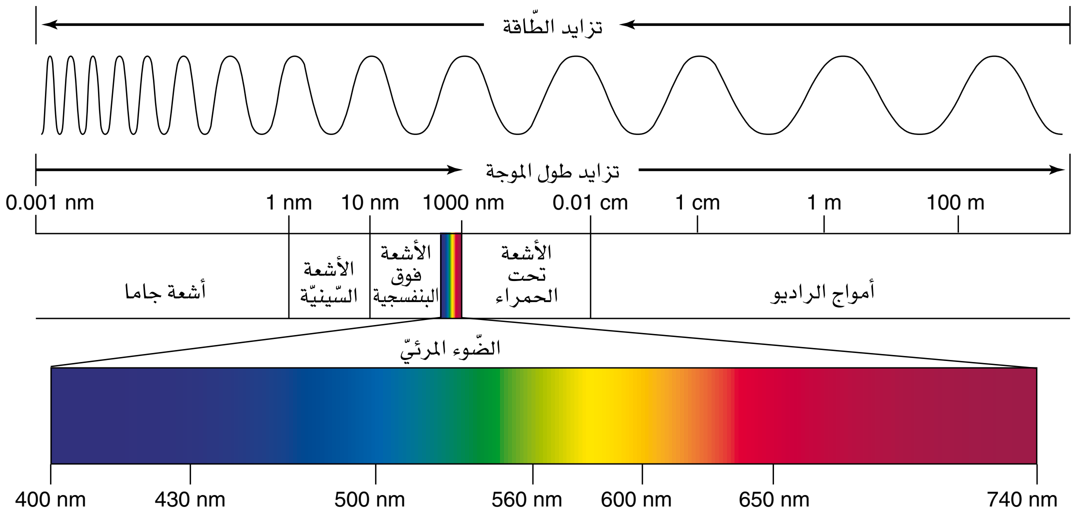
تُسمّى دقيقة الضَّوء **الفوتون Photon**، الذي يعمل بوصفه رزمة محددة من الطّاقة. ونستخدم الطبيعة الموجية للضوء لفهم ألوانه، وطبيعته الجزيئية، ولفهم انتقال الطّاقة التي تحدث خلال عملية البناء الضّوئيّ، سنستخدم الطول الموجيّ للضوء وفوتونات الضوء خلال هذا الفصل.

طاقة الفوتونات

تتناسب طاقة الفوتون تناسبًا عكسيًّا مع طول موجة الضّوء. الأضواء ذات طول موجي قصير تحتوي فوتونات ذات طاقة أعلى من طاقة ضوء له طول موجي كبير. فالأشعة السّينية التي تحتوي على طاقة عالية جدًا لها طول موجات قصير جدًا، وأقل كثيرًا من طول موجات الضّوء المرئيّ.

الشّكل 8–4

الطيف الكهرومغناطيسي. الضّوء شكل من الطّاقة الكهرومغناطيسية، وينظر إليه بشكل مناسب على أنه ذو طبيعة موجية. وتزداد طاقة الضّوء كلما كان طول موجته أقصر. ويشكل الضّوء المرئي جزءًا صغيرًا من الطيف الكهرومغناطيسي الذي يقع بين 400 – 740 نانومترًا.



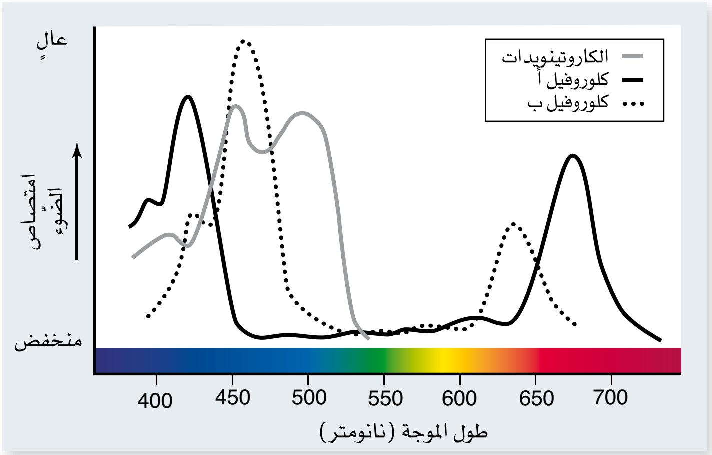
يستطيع الشّعاع الضّوئيّ أن يزيل الإلكترونات من بعض المواد، محدثًا تيارًا كهربائيًّا، وتُسمّى هذه الظاهرة **التّأثيرَ الكهروضوئيّ Photoelectric effect** الذي يحدث عندما تنقل طاقة الفوتونات إلى الإلكترونات. وتعتمد قوة التأثير على طول موجة الضّوء؛ كلما قل طول الموجة يزداد التأثير؛ لأن هذه الأمواج تحمل طاقة عالية.

في عملية البناء الضّوئيّ، تعمل البلاستيدات الخضراء بوصفها أجهزة كهروضوئية تقوم بامتصاص الضّوء، وتنقل الإلكترونات المُهيَّجة إلى مادة ناقلة. وعندما نوضِّحُ هذه العملية بالتفصيل، سوف يصبح واضحًا كيف تُستخدم الطّاقة التي تم جمعها في بناء المركبات العضوية.

كلُّ نوع من الصّبغات له طيفُ امتصاص مُحدد

عند اصطدام فوتون بأحد الجزيئات، فإن طاقته إما أن تُفقد على شكل حرارة، أو تُمتص من خلال إلكترونات هذه الجزيئات، ما يدفع هذه الإلكترونات إلى مستوى طاقة أعلى. ويعتمد ما إذا امتصت طاقة الإلكترون على مقدار الطّاقة التي يحملها (ويحدد ذلك طول الموجة) وعلى الطبيعة الكيميائية للجزيئات التي تصطدم بها.

وكما تم وصفه في الفصل الثاني، فإن الإلكترونات تحتل مستوى معينًا من الطّاقة في مداراتها حول النواة. ولذلك، فإنه يجب تزويد هذه الإلكترونات بمقدار من الطّاقة لترتفع إلى مستوى مداريّ أعلى، تمامًا كالطّاقة اللازمة للانتقال من درجة إلى درجة أخرى أعلى على سُلّم. تمتص كلّ ذرة من الذرات نوعًا محددًا من فوتونات الضّوء، وتحديدًا تلك التي تتناسب والطّاقة المتوافرة لمستوى طاقة الذرة. ولذلك، فإن كلّ جزيء له **طيف امتصاص خاص Absorption spectrum** يبين مدى طول الموجات والكفاءة التي يتم بها امتصاص الضّوء.



أ.

ب.

الشّكل 8–5

العلاقة بين طيف الامتصاص لصبغة الكلوروفيل، وطيف النشاط في عملية البناء الضّوئيّ.

أ. تمثل القمم طول موجات ضوء الشمس التي يمتصها نوعان معروفان من الصّبغات العاملة في البناء الضّوئيّ. كلوروفيل أ وكلوروفيل ب والكاروتينويدات. يمتص الكلوروفيل بشكل كبير الأضواء البنفسجية، والزرقاء، والحمراء في منتصف الطيف. وتمتص الكاروتينويدات بشكل كبير الضّوء الأزرق والأخضر، وتعكس الأضواء الصفراء والبرتقالية.

ب. تمكّن تجربة بسيطة من تحديد طيف النشاط لعملية البناء الضّوئيّ التي تبين أطوال موجات الضّوء التي تمتص في العملية بشكل أقصى في أثناء العملية. يوضع خيط من طحلب أخضر على شريحة مضاءة بضوء تم تحليله عن طريق منشور. أطوال الموجات المعتمدة على الضوء المستخدمة في عملية البناء الضّوئيّ تدفع خلايا الطحلب لإنتاج الأكسجين، وهذا يستدل عليه من خلال وجود البكتيريا الهوائية في تلك المناطق. تتحرك هذه البكتيريا نحو المناطق التي تنتج أكبر كميات من الأكسجين، وهي التي تمثل المناطق الأكثر نشاطًا في عملية البناء الضّوئيّ، وتتجمع في المناطق التي يمتص الكلوروفيل فيها الضّوء بأقصى ما يمكن.

وكما ذُكِرَ سابقًا، فإن الصّبغات عبارة عن جزيئات تمتص الضّوء المرئي بفعالية كبيرة. وقد طورت المخلوقات الحية أنواعًا مختلفة من الصّبغات إلا أن نوعين أساسيين من الصّبغات يستخدمان في عملية البناء الضّوئيّ في النباتات الخضراء: الكلوروفيل والكاروتينويدات، وفي بعض المخلوقات تقوم صبغات أخرى بامتصاص الطّاقة المعتمدة على الضوء.

طيف الامتصاص لصبغة الكلوروفيل

يمتص الكلوروفيل الفوتونات ضمن مستويات طاقة محددة. هناك نوعان من الكلوروفيل – كلوروفيل أ وكلوروفيل ب. تمتص هذه الصّبغات الأضواء الزرقاء-البنفسجية والحمراء (الشكل 8-5أ). ولا تقوم هذه الصّبغات بامتصاص موجات الضّوء ما بين 500-600 نانوميتر، حيث يتم انعكاسها، وعند وقوع هذه الفوتونات على شبكية العين فإنها تمتص، وترى بلون أخضر.

يعدُّ **الكلوروفيل أ *a* Chlorophyll**، الصّبغة الأساسية التي تقوم بعملية البناء الضّوئيّ في النباتات الخضراء، والطحالب الخضراء المزرقة، الصّبغة الوحيدة القادرة على تحويل الطّاقة المعتمدة على الضوء إلى طاقة كيميائية. في حين تعمل صبغة **الكلوروفيل ب *b* Chlorophyll بوصفها صبغة مساعدة Accessory pigment** أو صبغة ممتصة للضوء ثانوية تكمّل وتضيف إلى الطّاقة الممتصة من خلال الكلوروفيل أ.

ويمتاز طيف امتصاص الكلوروفيل ب بإزاحة نحو أمواج الضّوء الخضراء، لذا فإن الكلوروفيل ب قادر على امتصاص الفوتونات التى لا يستطيع كلوروفيل أ امتصاصها، ومن ثم، فإن لها القدرة على زيادة كمية الفوتونات التي يمكن امتصاصها من أشعة الشّمس. إضافة إلى ذلك، هناك مجموعة من الصّبغات الثانوية في كلٍّ من النباتات والبكتيريا والطحالب.

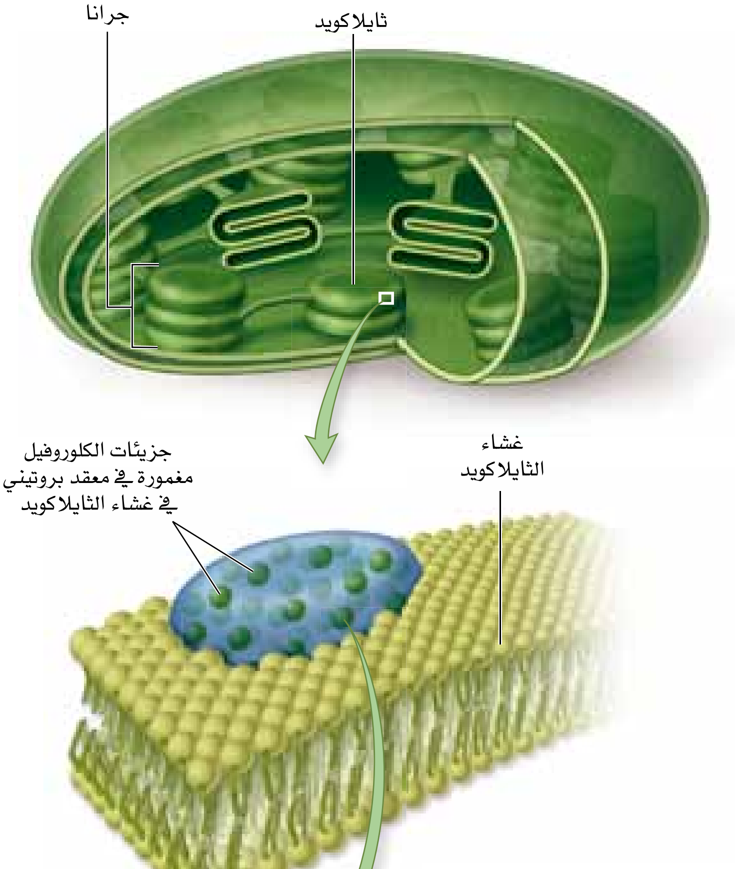
تركيب الكلوروفيل

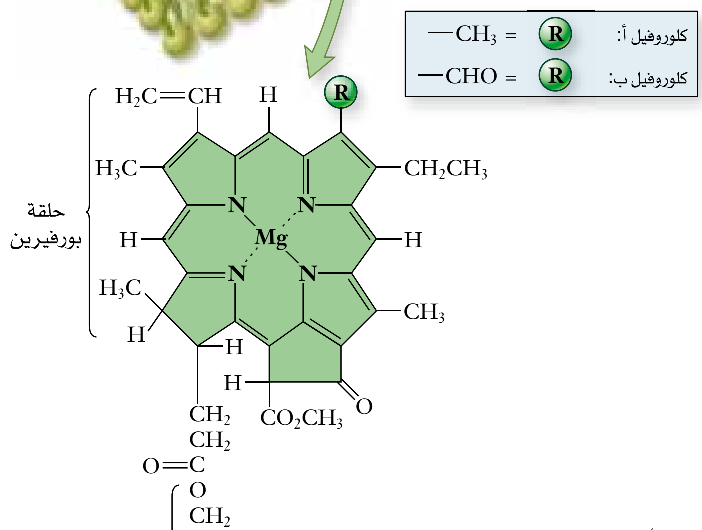
يمتص الكلوروفيل فوتونات الضوء عن طريق عملية تهيج مشابهة للتأثير الكهروضوئيّ. تتكون هذه الصّبغات من تركيب حلقي معقد يسمى دورة البورفيرين Prophyrin ring المحتوية على روابط أحادية وثنائية متبادلة. ويوجد في مركز هذا التركيب الحلقي ذرة ماغنسيوم (الشكل 8-6).

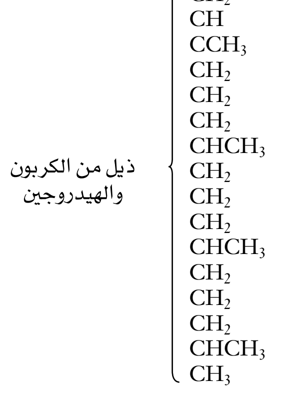
تُهيج الفوتونات الإلكترونات في دورة البورفيرين التي يتم توجيهها بعيدًا عبر الروابط الأحادية والثنائية المتبادلة. يغير عدد من المجموعات الجانبية المختلفة المرتبطة بالتركيب الحلقي صفات الامتصاص الضّوئيّ لهذه الجزيئات في الأنواع المختلفة من الكلوروفيل (انظر الشكل 8-6). وتؤثر البيئة المحلية المصغرة التي توجد فيها هذه الجزيئات، والتي تنتج من ارتباطها مع أنواع مختلفة من البروتينات في طيف امتصاصها الدقيق.

طيف فعل **البناء الضّوئيّ Action spectrum** – الفعالية النسبية لأطوال موجية مختلفة من الضوء في دفع عملية البناء الضّوئيّ- يطابق طيف الامتصاص الضّوئيّ للكلوروفيل. وهذا موضح في التجربة المبينة في الشكل 8-5ب. تستخدم النباتات جميعها والطحالب، والطحالب الخضراء المزرقة كلوروفيل أ بوصفه صبغات أساسية في عملية البناء الضّوئيّ.

من المنطق الاستفسار عن سبب عدم استخدام المخلوقات التي تقوم بعملية البناء الضّوئيّ صبغات مثل الريتنال (الصّبغة الموجودة في العين) التي تمتص الضّوء ضمن مجال واسع يمتد من 500-600 نانومتر. إن الفرضية الأكثر احتمالاً هي التي تعني بالكفاءة الضوئية *Photoefficiency*. فمع أن الريتنال يمتص مجالاً واسعًا من الموجات الضوئية لكنه يقوم بذلك بكفاءة منخفضة. بالمقارنة، صبغة الكلوروفيل التي تمتص الضّوء ضمن مجالين ضيقين، تقوم بهذه العملية بكفاءة عالية جدًا. لذا، فإن النباتات ومعظم المخلوقات التي تقوم بعملية البناء الضّوئيّ







الشكل 8-6

الكلوروفيل. يتكون جزيء الكلوروفيل من رأس بورفيرين، وذيل من الكربون والهيدروجين يقوم بتثبيت الصّبغة مع الجزيئات البروتينية غير المحبة للماء في غشاء الثايلاكويد. والفرق الوحيد بين نوعي الكلوروفيل هو استبدال CHO— (مجموعة الألدهايد) في الكلوروفيل بمجموعة CH_3— (المثيل) في كلوروفيل أ.

الشّكل 7-8

ألوان الخريف تُكَوِّنها الكاروتينويدات والصّبغات الثانوية الأخرى. خلال الرّبيع والصّيف يطغى الكلوروفيل، ويمنع ظهور صبغات الكاروتينويدات والصّبغات الأخرى الثانوية. وعندما تنخفض درجة الحرارة في الخريف، تتوقف الأوراق عن إنتاج الكلوروفيل، وبذلك فإن الأوراق لن تعكس اللون الأخضر؛ لعدم وجوده في الأوراق، ولكنها سوف تعكس الأضواء البرتقالية والصفراء التي لا تمتصها الكاروتينويدات والصّبغات الأخرى.

تتمكن من القيام بامتصاص مستويات عالية من الطّاقة من خلال صبغة الكلوروفيل مقارنة بالصبغات الأخرى.

الكاروتينويدات والصّبغات الأخرى

تتكون الكاروتينويدات من حلقات كربونية متصلة مع سلسلة تحتوي على روابط أحادية وثنائية متبادلة. تستطيع هذه الصّبغات امتصاص فوتونات ذات مدى واسع من الطّاقة، مَعَ أنها قد لا تكون ذات كفاءة عالية في نقل هذه الطّاقة. تساعد الكاروتينويدات في عملية البناء الضّوئيّ، إذ إنها تمتص الطّاقة الضوئية للأمواج التي لا تمتصها صبغة الكلوروفيل بكفاءة (الشكل 8-7 والشكل 8-5).

للكاروتينويدات دور مهم في التخلص من الجذور الحرة. إن تفاعلات الأكسدة والاختزال التي تتم في البلاستيدات الخضراء يمكن أن تنتج جذورًا، أو شوارد حرة خطرة. وتعمل الكاروتينويدات بوصفها مادة مضادة للتأكسد تقلل من خطر هذه المواد. وليس من الغريب أن تقوم الكاروتينويدات بدور الحماية هذا، حيث إن هذه الصّبغات موجودة في مخلوقات متعددة بعكس الكلوروفيل (الشكل 8-7؛ وانظر أيضًا الشكل 8-5).

أحد الكاروتينويدات المعروفة هو ما يسمى بيتا كروتين الذي يحتوي على حلقتي كربون مرتبطتين بسلسلة مكوّنة من 18 ذرة كربون ذات روابط أحادية وثنائية متبادلة. وينتج تحطيم جزيء بيتا كروتين إلى نصفين متساويين جزيئين من فيتامين أ. عند تأكسد فيتامين أ. تنتج أكسدة فيتامين أ إلى إنتاج مادة الريتينال، وهي الصّبغة التي تستخدمها الفقريات في الرؤية. إن هذا الارتباط يبين سبب تحسّن الرؤية عند تناول الجزر الغني بهذه الصّبغة.

الفيكوبيلوبروتينات Phycobiloproteins صبغات ثانوية توجد في بعض الطحالب الخضراء المزرقة، والطحالب الأخرى. وتتكون هذه الصّبغات من بروتينات مرتبطة مع مجموعة البيرول الرباعي. تحتوي هذه الحلقات البيرولية نظامًا متبادلًا من روابط ثنائية تشبه تلك الموجودة في الصّبغات الأخرى والمواد الناقلة للإلكترونات. ويمكن للفيكوبيلوبروتينات أن تكوِّن معقدًا يسمى جسيمات فيكوبيلين، وهي نوع آخر من المعقدات الممتصة للضوء، التي يمكنها امتصاص الضّوء الأخضر الذي يعكسه الكلوروفيل عادة. وتعدّ هذه المعقدات ذات أهمية بيئية للطحالب الخضراء المزرقة؛ لأنها تساعد على وجودها في المناطق ذات الإضاءة القليلة في المحيطات. وفي هذه البيئة يتوافر الضّوء الأخضر بعد امتصاص الأمواج الزرقاء والحمراء عن طريق الطحالب الخضراء القريبة من السّطح.

الضّوء نوع من أنواع الطّاقة له طبيعة موجية وأخرى جزيئية. تعتمد عملية البناء الضّوئيّ على قدرة بعض الجزيئات على امتصاص طاقة الضّوء: أي الصّبغات. يعدّ الكلوروفيل الصّبغة الأساسية التي تقوم بعملية البناء الضّوئيّ، وتوجد بأشكال عدة. تمتاز جزيئات الصّبغات بطيف امتصاص ضوئي ذي كفاءة عالية. يمكن زيادة كفاءة امتصاص طاقة الضّوء من خلال الصّبغات الثانوية التي تمتاز بطيف امتصاص ضوئي مختلف عن صبغة الكلوروفيل.

4-8 تركيب النّظام الضّوئيّ

إحدى الطرق لدراسة دور الصّبغات في عملية البناء الضّوئيّ هي قياس العلاقة بين شدة الإضاءة، ونواتج عملية البناء الضّوئيّ، بمعنى: كم من النواتج ينتج، وبكم من الطّاقة الضوئية؟

بينت نتائج التجارب في النباتات أن نواتج البناء الضّوئيّ تزداد بشكل خطي مع ازدياد كمية الإضاءة من مستوى قليل إلى أعلى، ولكنها في النهاية تستقر عند مستويات تسمى مستويات الإشباع (أي لا تزداد نواتج البناء الضّوئيّ مع زيادة شدة الضّوء). يحصل الإشباع لأن قدرة النّبات على امتصاص الضّوء قد وصلت إلى أقصى درجات الاستخدام.

يتطلب إنتاج جزيء واحد من الأكسجين مجموعة من جزيئات الكلوروفيل

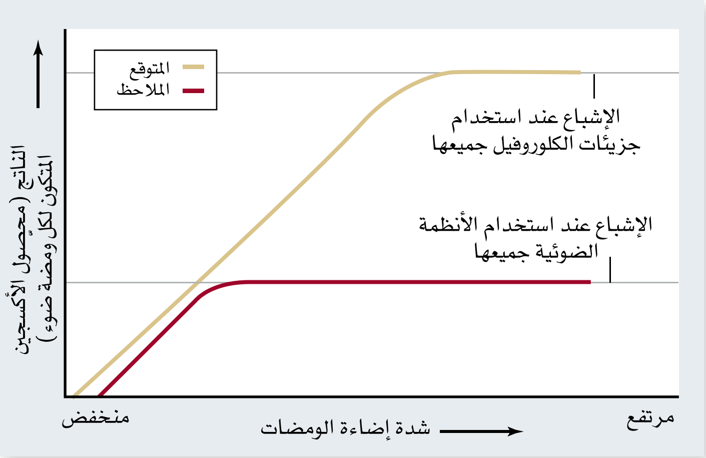
إذا أخذنا في الحسبان ظاهرة الإشباع في عملية البناء الضّوئيّ، فإن السؤال الآتي هو: كم جزيئًا من صبغة الكلوروفيل قد امتصت فوتونات بشكل فعلي؟ ويمكن وضع صيغة السؤال بشكل آخر هو: هل تصل عملية البناء الضّوئيّ إلى مستوى الإشباع عندما تكون جزيئات الكلوروفيل جميعها قد امتصت فوتونات؟

للحصول على إجابة عن هذا السؤال، يجب قياس كلّ من نواتج البناء الضّوئيّ (أي عدد جزيئات الأكسجين المنتجة) وعدد جزيئات الكلوروفيل الموجودة. استطاع الباحثون باستخدام الطحالب أحادية الخلية المسماة كلوريلا *Chlorella* الحصول على هذه القيم. فتعريض مزرعة كلوريلا لومضات من الضوء متزايدة الشدة، يجب أن يزيد محصول الأكسجين الناتج عن كلّ ومضة، إلى أن يصبح النّظام مشبعًا. بعد ذلك يمكن مقارنة إنتاج الأكسجين مع عدد جزيئات الكلوروفيل الموجودة في المزرعة.

لقد وُجد أنّ مستوى الأكسجين الملاحظ لكلّ جزيء كلوروفيل عند الإشباع هو جزيء واحد من الأكسجين لكلّ 2500 جزيء من الكلوروفيل (الشكل 8-8). أدت هذه النتيجة للتوصل إلى الاستنتاج بأنّ الضّوء لا يمتص من خلال جزيئات الصّبغات بشكل أحادي، بل بشكل تجمعات من جزيئات الكلوروفيل والصّبغات الثانوية الأخرى التي تشكل ما يُسمّى النّظام الضّوئيّ. عند امتصاص الضّوء من أيّ واحد من مئات جزيئات الصّبغة في النّظام الضّوئيّ، يتم نقل طاقة التهيج إلى جزيء واحد ذي مستوى طاقة أقل منه.

النّظام الضّوئيّ العام يحتوي على معقد مجمِّع للطاقة الضوئية ومركز للتفاعل

تمتص الطّاقة الضوئية من خلال الأنظمة الضوئية في البلاستيدات الخضراء للنباتات، وأنواع المخلوقات جميعها التي تقوم بالبناء الضّوئيّ ما عدا بعض المخلوقات بدائية النوى. يتكون كلّ نظام ضوئي من تركيب متشابك من جزيئات صبغة كلوروفيل، والأصباغ الثانوية وبروتينات مرتبطة معًا ضمن معقد بروتيني على سطح أغشية الثايلاكويد. وكما تقوم العدسة بتجميع الضّوء في نقطة معينة،



الشكل 8-8

إشباع عملية البناء الضّوئيّ. عند إشباع عملية البناء الضّوئيّ لا تؤدي الزيادة الإضافية في شدة الإضاءة إلى زيادة في الناتج. يحصل الإشباع تحت مستويات أقل من المتوقع من عدد جزيئات الكلوروفيل الموجودة. أدى هذا إلى فكرة وجود الأنظمة الضوئية المنظمة التي يحتوي كلّ منها على مجموعة من جزيئات الكلوروفيل. تُشبَع الأنظمة الضوئية، وتنتج محصولًا من الأكسجين أقل مما هو متوقع لعدد جزيئات الكلوروفيل الأحادية.

استقصاء

في أي الظروف التجريبية تتوقع أن تكون مستويات التشبع أعلى بوجود عدد معروف من جزيئات الكلوروفيل؟

يقوم النّظام الضّوئيّ بتوجيه الطّاقة الضوئية المجمعّة من خلال جزيئات الصّبغة المشكلة له نحو جزيء من الكلوروفيل يسمى مركز التفاعل. يعمل جزيء مركز التفاعل على تمرير الطّاقة خارج النّظام الضّوئيّ على شكل إلكترون مُهيَّج يدفع عمليات بناء ATP والمواد العضوية.

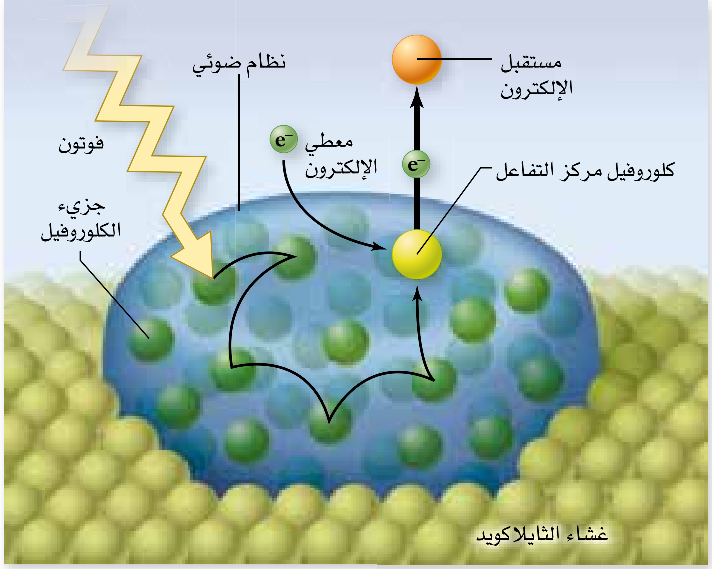
يتكون النّظام الضّوئيّ من تركيبين متصلين، هما: (1) معقد مجمِّع للطاقة الضوئية *Antenna complex* يتكون من مئات الجزيئات مع الصّبغات وظيفتها تجميع الطّاقة الضوئية، وتوجيهها نحو مركز التفاعل. (2) مركز التفاعل *Reaction center* من جزيء أو أكثر من جزيئات كلوروفيل أ ضمن حشوة بروتينية تقوم بنقل الإلكترونات المهيجة خارج النّظام الضّوئيّ.

معقد الهوائي *Antenna complex*

يُسمى معقد الهوائي أيضًا المعقد المجمِّع للطاقة الضوئية؛ لأنه يصف دوره بدقة. يقوم هذا المعقد بتجميع الطّاقة المتوافرة في فوتونات الضوء القادمة من أشعة الشمس (الشكل 8-9) وتوجيه هذه الطّاقة نحو مركز التفاعل.

في البلاستيدات الخضراء، يتكون هذا المعقد من شبكة من جزيئات الكلوروفيل المرتبطة معًا، والمحمولة على مجموعة من البروتينات الموجودة في أغشية الثايلاكويد، وتوجد كميات متفاوتة من الأصباغ الثانوية ضمن هذا المعقد. تترتب جزيئات الأصباغ بشكل مثالي لانتقال الطّاقة الضوئية.

وتنقل طاقة التهيج الناتجة عن امتصاص طاقة الفوتون من جزيء إلى جزيء مجاور في طريقها نحو مركز التفاعل. بعد الانتقال، يعود الإلكترون المهيج إلى موقعه الطبيعي قليل الطّاقة الذي كان عليه قبل امتصاص طاقة الفوتون. وعليه، فإن الطّاقة، وليست الإلكترونات هي التي تنقل بين جزيئات الصّبغات، ويقوم معقد تجميع الطّاقة بتوجيه الطّاقة نحو جزيء مركز التفاعل.



الشكل 8-9

كيفية عمل المعقد الهوائي. عندما يقع الضّوء بطول موجي ملائم على جزيء الصّبغة في النّظام الضّوئيّ، فإنّ الصّبغة تمتصّ الضّوء. يتم بعد ذلك نقل طاقة التهيّج من جزيء إلى آخر ضمن تجمّع جزيئات الصّبغة إلى أن تصل إلى جزيء الكلوروفيل أ الخاص في مركز التفاعل. عند وصول طاقة التهيّج إلى صبغة الكلوروفيل أ في مركز التفاعل، تبدأ عملية نقل الإلكترونات.

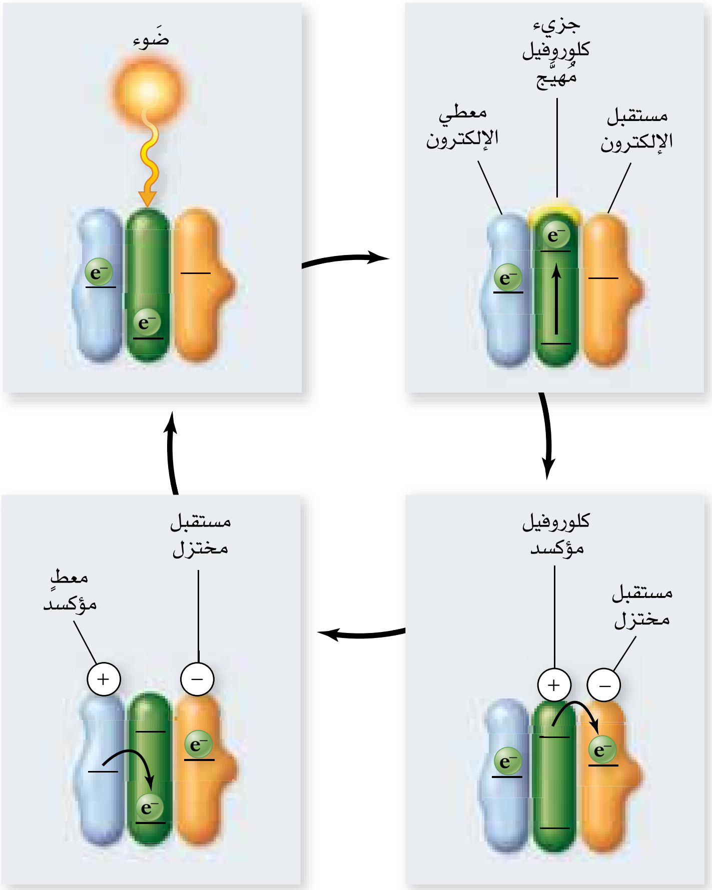
مركز التفاعل

مركز التفاعل Reaction center هو معقد يتكون من صبغة، وبروتين غشائي. في بعض أنواع البكتيريا الضوئية المحتوية على تراكيب أبسط من البلاستيدات الخضراء، ولكنها مفهومة بشكل أفضل، يعمل جزيئان من الكلوروفيل البكتيري أ بوصفهما مصيدة لطاقة الفوتونات، ويمرران الإلكترون المهيج إلى مستقبل إلكتروني موجود بالقرب منهما. لاحظ هنا أن الإلكترون المُهيَّج ذاته هو الذي ينتقل وليس طاقة الفوتونات كما يحصل بين جزيئات الصّبغات في المعقد المجمع للطاقة، وهذا يمكّن من انتقال طاقة الفوتون بعيدًا عن جزيئات الكلوروفيل، وهي الخطوة الأهم في تحول الطّاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية.

يبين (الشكل 8–10) كيفية انتقال الإلكترونات المُهيَّجة من مركز التفاعل إلى المستقبل الابتدائي للإلكترونات. عند ارتفاع طاقة إلكترون في جزيء كلوروفيل مركز التفاعل يكون الضّوء قد كوّن مركزًا مانحًا للإلكترونات ذا فعالية عالية لم يكن موجودًا قبل امتصاص الضّوء. ينقل الكلوروفيل الإلكترون المُهيَّج إلى المستقبل الابتدائي للإلكترونات، وهو جزيء من الكوينون، فيختزل بعدها هذا الجزيء، ويتحول إلى مصدر مانح للإلكترونات. يقوم جزيء قريب ذو قدرة ضعيفة على إعطاء الإلكترونات بتقديم إلكترون ضعيف الطّاقة إلى الكلوروفيل ليعيده إلى الوضع السابق قبل خسارته للإلكترون. في حين يقوم الكوينون بنقل الإلكترونات إلى مستقبل آخر، وتتكرر هذه العملية.

في البلاستيدات الخضراء للنباتات، يقوم الماء بدور المانح الضعيف للإلكترونات، وعند أكسدة الماء بهذه الطريقة يتم انطلاق الأكسجين مع بروتونين (H^+).

تترتب صبغات الكلوروفيل مع مجموعة من الصّبغات الثانوية مكوّنة أنظمة ضوئية توجد في أغشية الثايلاكويد داخل البلاستيدات الخضراء. يمكن تقسيم النّظام الضّوئيّ إلى جزيء يسمى المعقد الهوائي الذي يجمع الطّاقة الضوئية، وجزيء آخر يُسمّى مركز التفاعل، حيث يتم التفاعل الضّوئيّ الكيميائي في هذا الجزء. يستخدم مركز التفاعل الطّاقة الضوئية لتهييج إلكترون يمكن نقله إلى مستقبل للإلكترونات.



الشّكل 8–10

تحوّلُ الطّاقة الضوئية إلى طاقة كيميائيّة. عندما يمتصّ الكلوروفيل في مركز التفاعل طاقة فوتون الضّوء، يتهيج إلكترون إلى مستوى طاقة مرتفع. ينتقل هذا الإلكترون ذو الطّاقة العالية إلى المستقبل الابتدائي للإلكترونات، فيتم اختزاله. يقوم الكلوروفيل المتأكسد بالحصول على إلكترون بديل للذي تم فَقْدُه من خلال أكسدة مواد أخرى قادرة على إعطاء الإلكترونات، وتختلف طبيعة هذه المواد باختلاف النّظام الضّوئيّ كما تم مناقشته في النصّ.

5-8 التفاعلات المعتمدة على الضَّوء

كما رأيت، فإن التفاعلات المعتمدة على الضّوء تحدث في مجموعة من الأغشية. في البكتيريا الضوئية تحدث هذه التفاعلات في الغشاء البلازمي، وفي كثير من أنواع البكتيريا يكون الغشاء البلازمي متعرجًا لزيادة مساحة السّطح. أما في الطّحالب والنّباتات فإن عملية البناء الضّوئيّ تحدث في البلاستيدات الخضراء، التي يُعْتَقَدُ أنها كانت قد تطوّرت من أصول تعود إلى البكتيريا الضوئية.

لغشاء الثايلاكويد الداخلي تركيب عالي التنظيم، يحتوي على تراكيب لها دور في التفاعلات المعتمدة على الضَّوءِ، ولهذا، فإن هذه التفاعلات تسمى أيضًا تفاعلات الثايلاكويد، وتحدث هذه التفاعلات من خلال أربع مراحل، هي:

1. **الحدث الضّوئيّ الابتدائي Primary photoevent**
في هذه العملية، تلتقط الصّبغة طاقة أحد الفوتونات، ويكون نتيجة هذا الحدث الضّوئيّ الابتدائي تهيُّجَ أحد الإلكترونات في هذه الصّبغة.

2. **فصل الشحنات Charge separation**
يتم نقل طاقة التهيّج إلى مركز التفاعل الذي يقوم بدوره بنقل إلكترون مُهيَّج إلى جزيء مستقبل للإلكترونات مبتدئًا بذلك عملية نقل إلكتروني.

3. **النقل الإلكتروني Electron transport**
تنقل الإلكترونات المُهيَّجة عبر سلسلة من الجزيئات الناقلة للإلكترونات والموجودة ضمن الأغشية النباتية الضوئية. تستجيب كثير من هذه الجزيئات بنقل البروتونات عبرالغشاء ما يجعل فرقًا في تركيز البروتونات. في نهاية هذه السلسلة، تستخدم الإلكترونات لاختزال المستقبل النهائي الذي يكون مركبًا يدعى NADPH.

4. **الأسموزية الكيميائية Chemiosmosis**
تتدفق البروتونات التي تراكمت في جهة واحدة من الأغشية لتعود من خلال مُصَنِّع ATP نحو التركيز الأقل، حيث يتم تصنيع ATP نتيجة لهذه الأسموزية الكيميائية، كما يحدث في عملية التنفس الهوائي (الفصل 7).

تشكل هذه الخطوات الأربع مرحلتي التفاعلات المعتمدة على الضّوء التي ذكرت سابقًا في بداية هذا الفصل. تمثل الخطوات 1-3 المرحلة التي تُمتص فيها الطّاقة الضوئية والمرحلة الرابعة هي المرحلة التي يتم فيها إنتاج ATP (وكذلك NADPH كما سترى لاحقًا). وفيما تبقى من هذا الجزء سنناقش تطور الأنظمة الضوئية، وتفاصيل عمل النّظام الضّوئيّ في التفاعلات المعتمدة على الضّوء.

تستخدم بعض البكتيريا نظامًا ضوئيًا واحدًا

يُعتقد أن تجمع الصّبغات الضوئية قد تطور قبل بليوني سنة في البكتيريا المشابهة لبكتيريا الكبريت الموجودة حاليًا. تحدث في الأنظمة الضوئية لهذه البكتيريا خطوتان، هما:

1. **يرتبط إلكترون مع بروتون لتكوين الهيدروجين**
في هذه البكتيريا، يكون امتصاص الضّوء أعلى ما يكون على طول موجة 840 nm (الأشعة تحت الحمراء القريبة وغير المرئية لعين الإنسان)، ولذلك فإن مركز التفاعل في هذه المخلوقات يسمى P_{840}. وامتصاص الفوتون يؤدي إلى نقل إلكترون مُهيَّج عبر سلسلة من النواقل الإلكترونية. وفي نهاية هذه السلسلة، يتحد الإلكترون مع بروتون مكونًا ذرة الهيدروجين. في بكتيريا الكبريت يتم استخلاص الإلكترونات من كبريتيد الهيدروجين مخلفًا عنصر الكبريت وبروتونات بوصفها نواتج جانبية. وفي البكتيريا التي تطورت لاحقًا وفي الطحالب والنباتات يأتي الإلكترون من الماء مخلفًا أكسجينًا وبروتونات بصفتها نواتج جانبية.

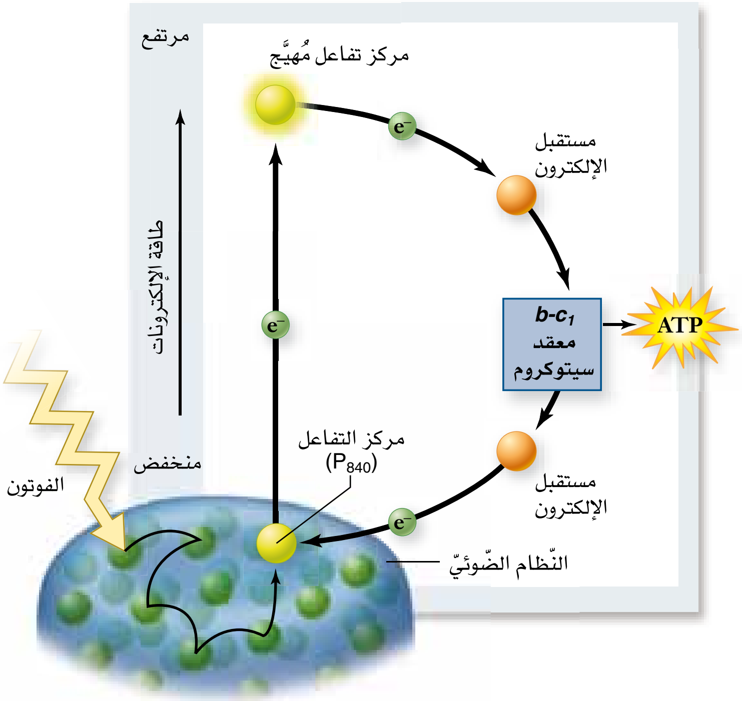
2. **إعادة دوران الإلكترون إلى الكلوروفيل**
إن انفصال إلكترون وانطلاقه من مركز التفاعل في البكتيريا يؤدي إلى خسارته لإلكترون. وقبل أن يقوم النّظام الضّوئيّ بالعمل مرة أخرى في بكتيريا الكبريت، فإن من الضروري إعادة الإلكترون. تقوم هذه البكتيريا بتوجيه الإلكترونات رجوعًا نحو الصّبغة من خلال نظام ناقل للإلكترونات مشابه لما تم وصفه في (الفصل الـ 7). وتؤدي حركة الإلكترونات إلى دفع مضخات بروتونية تبني ATP من خلال الأسموزية الكيميائية، حيث يتم إنتاج جزيء واحد من ATP لكلّ ثلاثة من الإلكترونات التي تسير في هذا النّظام.

وبشكل عام (الشكل 8-11)، مسار الإلكترون حلقي، ولهذا السبب يُسمّي الكيميائيون عملية النقل الإلكتروني التي تكون ATP **الفسفرة الضوئية الحلقية Cyclic Photophosphorylation**.

لاحظ أن الإلكترون الذي غادر P_{840} ضمن مركز التفاعل ذو طاقة عالية نتجت من خلال امتصاص الفوتون الضّوئيّ. وعلى العكس من ذلك، فإن الإلكترون بعد عودته يحمل طاقة مساوية لما كان عليه قبل امتصاص الطّاقة الضوئية. ويقوم الفرق في الطّاقة بدفع المضخة البروتونية.

ومنذ أكثر من مليار عام، كانت الفسفرةُ الضوئيةُ الحلقيةُ النوعَ الوحيدَ من التفاعلات المعتمدة على الضّوء. ومن أهم محدودياتها أنها تتجه نحو توليد الطّاقة، وليس نحو تصنيع السكّريات.

ونظرًا لأن جزيئات السّكّر مختزلة بشكل أكبر (أي إنها تحتوي على عدد أكبر من ذرات الهيدروجين) من ثاني أكسيد الكربون، يجب أن يتوافر مصدر للهيدروجين اللازم للاختزال، ولا يمكن لعملية الفسفرة الحلقية الضوئية أن تقوم بهذا الدور. إن ذرات الهيدروجين التي يتم الحصول عليها من H_2S تستخدم بوصفها مصدرًا للبروتونات اللازمة لتصنيع ATP ولا يتم استخدامها للاتحاد مع الكربون. وعلى البكتيريا المحددة بهذه العملية الحصول على الهيدروجين من مصادر أخرى. وعليه، فهي عملية ليست ذات كفاءة مناسبة.



الشكل 8-11

مسار الإلكترون في بكتيريا الكبريت. عند انطلاق إلكترون ذي طاقة عالية (بعد امتصاص الطّاقة الضوئية) من النّظام الضّوئيّ ذي مركز التفاعل P_{840} يعود هذا الإلكترون مجددًا إلى النّظام الضّوئيّ عبر مسار حلقي ينتج ATP ولكن دون إنتاج NADPH.

تحتوي البلاستيدات الخضراء على نظامين ضوئيين مرتبطين

بعكس بكتيريا الكبريت، تمتلك النباتات نظامين ضوئيين متصلين. يؤدي هذا إلى التخلص من محدودية الفسفرة الضوئية الحلقية بتوفير مصدر بديل للإلكترونات من خلال أكسدة الماء. تنتج عمليةُ أكسدة الماء الأكسجينَ أيضًا، وبذلك تسمى هذه العملية البناء الضّوئيّ الأكسجيني. إن الانتقال غير الحلقي للإلكترونات يُنتج أيضًا NADPH الذي يمكن استخدامه في بناء السّكّريات.

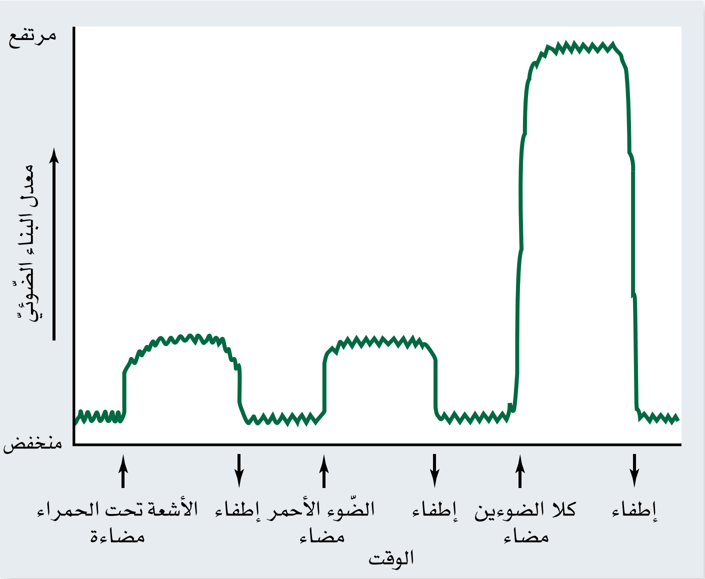
يسمى أحدُ هذين النظامين **النّظامَ الضّوئيَّ I Photosystem I** وتكون قمة امتصاص الضّوء له على طول موجة 700 نانومترٍ. ولهذا، فإن صبغة مركز التفاعل في هذا النّظام تسمى P_{700}. ويعمل هذا النّظام الضّوئيّ بطريقة مشابهة للنظام الضّوئيّ الموجود في بكتيريا الكبريت، الذي تم مناقشته سابقًا. أما النّظام الضّوئيّ الآخر فيسمى **النّظام الضّوئيّ II Photosystem II** وتكون قمة امتصاص الضّوء له على طول موجة 680 نانومترًا، ولهذا فإن مركز التفاعل في هذا النّظام الضّوئيّ يسمى P_{680}. ويمكن لهذا النّظام الضّوئيّ أن يوفر قدرةً مؤكسدةً كافيةً لأكسدة الماء. وعند عمل هذين النظامين معًا، فإنهما يقومان بعملية نقل غير حلقية للإلكترونات تستخدم لإنتاج كلٍّ من ATP و NADPH.

سمي النظامان الضوئيان I و II على الترتيب بحسب ترتيب اكتشافهما، وليس بحسب طريقة عملهما في التفاعل المعتمد على الضّوء. في الطّحالب والنباتات، يختص النظامان الضوئيان بأدوار مختلفة في مجمل عملية البناء الضّوئيّ الأكسجيني. فالنظام الضّوئيّ I ينقل الإلكترونات نحو $NADP^+$ منتجًا NADPH ويتم التعويض عن الإلكترون الذي فقده النّظام الضّوئيّ I من الإلكترونات القادمة من

النّظام الضّوئيّ II الذي له قدرة عالية على أكسدة الماء للتعويض عن الإلكترون الذي فقد من **النّظام الضّوئيّ I**. لذا، فإن هناك عملية انتقال إجمالية للإلكترونات من الماء إلى NADPH. يرتبط النظامان الضوئيان بمعقد من الناقلات الإلكترونية يسمى معقّد سيتوكروم **cytochrome/b_6-*f*** (سيتم شرحه لاحقًا). ويمكن لهذا المعقد استخدام الطّاقة الناتجة عن حركة الإلكترونات لنقل البروتونات عبر غشاء الثايلاكويد لإنتاج فرق، أو تدرجٍ في تركيز البروتونات يستخدمه الأنزيم المُصنّع لـ ATP.

يعمل النظامان الضوئيان معًا خلال الفسفرة الضوئية غير الحلقية

جاءت الدلائل على عمل النظامين الضوئيين من خلال التجارب التي تم فيها قياس معدلات البناء الضوئي باستخدام شعاعين من الضّوء لهما طولان موجيان مختلفان: أحدهما ضوء أحمر، والآخر ضوء تحت الأحمر. فباستخدام الضوءين معًا، تم حدوث معدلات بناء ضوئي تزيد على مجموع معدلات البناء لكلٍّ منهما على حدة (الشكل 8-12). يمكن تفسير هذه النتائج غير المتوقعة، التي تدعى **"التأثير المُحَسِّن" Enhancement effect**، من خلال آلية تتضمن نظامين ضوئيين يعملان بشكل متسلسل (واحدٌ تلو الآخر). فأحد النظامين الضوئيين يمتص الضّوء الأحمر بشكل خاص، في حين يمتص الآخر الضّوء تحت الأحمر.



الشكل 8-12

التأثير المُحَسِّن. يزيد معدل البناء الضّوئيّ عند استخدام الضّوء الأحمر وتحت الأحمر معًا على مجموع المعدلَين اللذين يحدثهما كلّ من النظامين الضوئيين بشكل منفرد. هذه النتائج كانت مدهشة للباحثين خلال خمسينيات القرن الماضي. واليوم هناك دليل أساسي يؤكد أن عملية البناء الضّوئيّ تحصل من خلال نظامين ضوئيين كيميائيين يعملان معًا بشكل متعاقب: أحدهما يمتص الضّوء تحت الأحمر بأقصى درجة، والآخر يمتص الجزء الأحمر من الطيف.

استقصاء

ماذا يمكن أن تستنتج إذا لم يكن هناك فرق في معدلات البناء الضّوئيّ في حالة نشاط الضوءين معًا؟

تستخدم النباتات النظامين الضوئيين II و I بشكل متسلسل. يستخدم النّظام الضّوئيّ الأول أولًا، ومن ثم النّظام الضّوئيّ الثاني لإنتاج كلّ من ATP وNADPH. تسمى هذه العملية ذات المرحلتين **الفسفرة الضوئية غير الحلقية Noncyclic photophosphorylation**، لأن مسار الإلكترونات ليس حلقيًّا– فالإلكترونات المنطلقة من النّظام الضّوئيّ لا تعود إليه، بل إنها تنتهي في NADPH ، ويتم تعويض الإلكترونات في النظامين الضوئيين من الإلكترونات التي يتم الحصول عليها من تحلل الماء.

يوضح النمط المبين في (الشكل 8-13)، الذي يدعى المخطط *Z diagram* Z، خطوتي تنشيط الإلكترونات، ويحفزّ كلّ نظام ضوئي إحداهما. يبين المحور الأفقي سير التفاعلات الضوئية والموقع النسبي للمعقدات. أما المحور العمودي فيبين المستوى النسبي لطاقة الإلكترونات. تنشأ الإلكترونات من الماء الذي يمسك بإلكتروناته بقوة (قدرة أكسدة واختزال له = +820 mV) وتنتهي بـ NADPH الذي يمسك بالإلكترونات بقوة أضعف (قدرة أكسدته واختزاله = −320 mV).

يعمل النّظام الضّوئيّ II أولًا. تستخدم الإلكترونات ذات الطّاقة العالية التي ينتجها النّظام الضّوئيّ II في بناء ATP، ومن ثم يتم تمريرها إلى النّظام الضّوئيّ I لدفع إنتاج NADPH. ولكلّ زوج من الإلكترونات يتم الحصول عليها من جزيء من الماء ينتج جزيء واحد من NADPH وأكثر قليلًا من جزيء واحد من ATP.

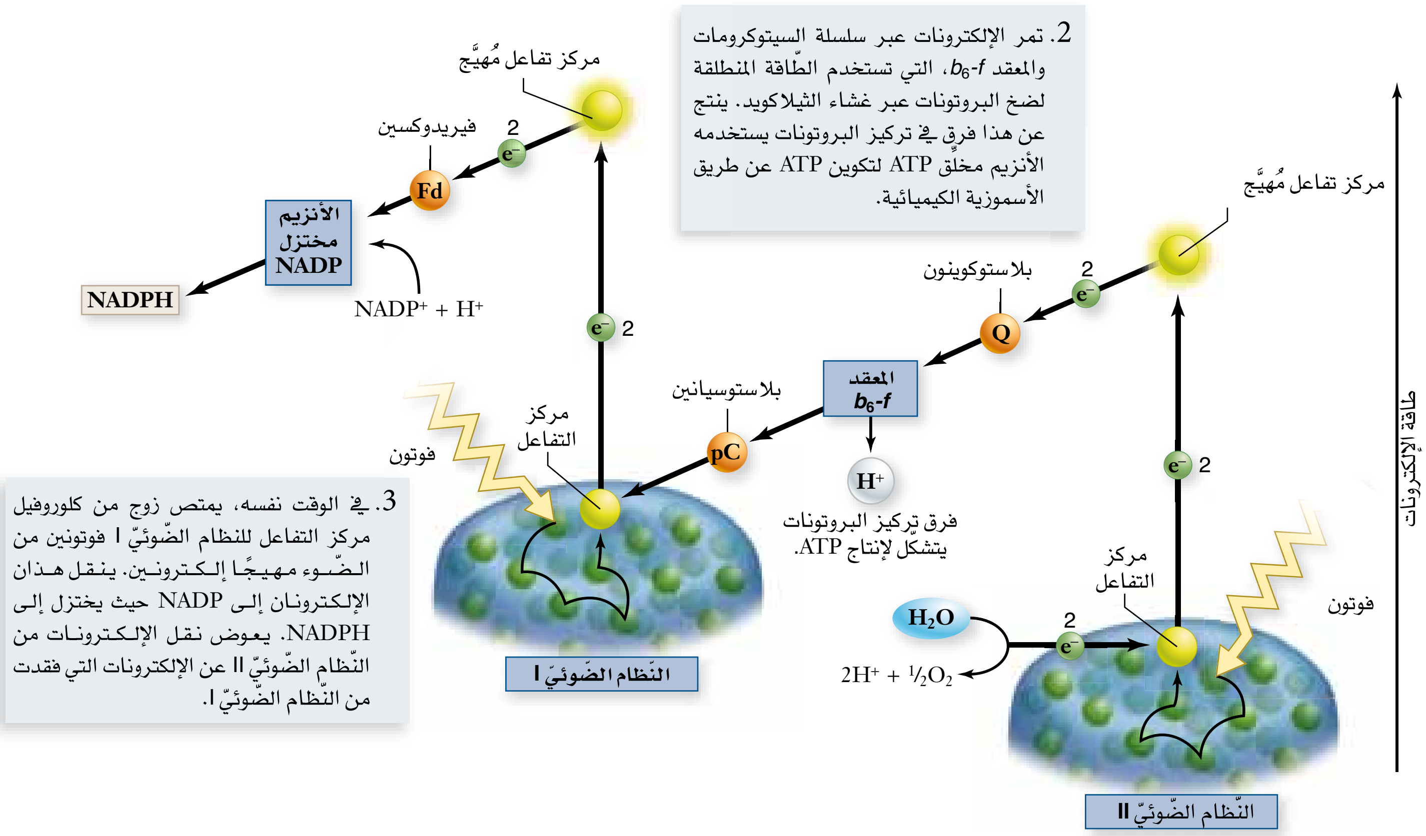
النّظام الضّوئيّ II

يتشابه مركز التفاعل الخاص بالنظام الضّوئيّ II إلى حد كبير مع مركز التفاعل للبكتيريا الحمراء الأرجوانية، حيث يتكون من لبّ من 10 تحت وحدات من البروتينات عبر الغشائية وتراكيب ناقلة للإلكترونات وجزيئين من الكلوروفيل P_{680} المرتبة حول اللبّ. أما الهوائي أو المعقد المجمع للضوء، فيتكون من مجموعة من جزيئات الكلوروفيل أ، وصبغات ثانوية مرتبطة مع سلاسل بروتينية متعددة. ويختلف مركز التفاعل II عن مركز تفاعل البكتيريا الحمراء الأرجوانية في أنه يحتوي أيضًا على 4 ذرات من المنجنيز، وهذه ضرورية لأكسدة الماء.

ومع أن تفاصيل عملية تأكسد الماء ليست واضحة تمامًا، لكن الصورة العامة لهذه العملية بدأت بالظهور. ترتبط مجموعات من 4 ذرات من المنجنيز مع بروتينات مركز التفاعل، ويرتبط جزيئان من الماء مع هذا التجمع من المنجنيز. وعندما يمتص مركز التفاعل للنظام الضّوئيّ II طاقة الفوتون يُهيَّج أحد إلكترونات جزيء الكلوروفيل P_{680} الذي ينقل هذا الإلكترون إلى مستقبل للإلكترونات. عند خسارة P_{680} للإلكترون، تصبح هذه الصّبغة مادة مؤكسدة تزيل إلكترونًا من ذرة المنجنيز. تزيل ذرة المنجنيز المؤكسَدة وبمساعدة البروتينات الموجودة في مركز التفاعل الإلكترونات من ذرات الأكسجين في جزيئين من الماء. تتم هذه العملية بعد أن يقوم مركز التفاعل بامتصاص 4 فوتونات تؤدي إلى أكسدة كاملة لجزيئين من الماء وإنتاج جزيء واحد من الأكسجين.

دور المعقد b_6-*f*

إن المستقبل الابتدائي للإلكترونات المُهيَّجة بالطاقة الضوئية التي تنطلق من النّظام الضّوئيّ II هو عبارة عن جزيء من مادة كوينون. عند اختزال الكوينون بعد استقباله زوجًا من الإلكترونات يتكون مركب بلاستوكوينون *Plastoquinone* يرمز إليه بـ (PQ). هذا المركب مانح قوي للإلكترونات؛ لذا يقوم بتمرير زوج الإلكترونات إلى مضخة بروتونية تسمى المعقد *b_6–f complex* منغرسة ضمن غشاء الثايلاكويد (الشكل 8-14). يشبه هذا المعقد إلى حد كبير المعقد bc_1 الموجود في السلسلة الناقلة للإلكترونات العاملة في عملية التنفس، التي نوقشت في الفصل 7.



الشكل 8-13

مخطط Z للنظامين الضوئيين I و II. يعمل النظامان الضوئيان بشكل متسلسل، ولكلّ منهما دور مختلف عن الآخر. يقوم النّظام الضوئي II بنقل الإلكترونات المُهيَّجة (ذات الطّاقة العالية) إلى النّظام الضّوئيّ I من خلال سلسلة نقل إلكترونية. يُعوّض عن هذا الإلكترون من خلال أكسدة الماء. يستخدم النّظام الضّوئيّ I هذه الإلكترونات لاختزال $NADP^+$ وتكوين NADPH.

عند وصول زوج الإلكترونات ذات الطّاقة العالية إلى معقد b_6-f، يضخ هذا المعقد البروتونات إلى فراغ الثايلاكويد، في حين يحمل بروتين صغير محتوٍ على النحاس يسمى بلاستوسيانين Plastocyanin (يرمز إليه PC) زوج الإلكترونات إلى النّظام الضّوئيّ I.

النّظام الضّوئيّ *I*

يتكون مركز التفاعل للنظام الضّوئيّ I من لُبّ من معقد البروتينات عبر الغشائية يتكوّن من 12-14 تحت وحدة بروتينية، وجزيئين مرتبطين من صبغة الكلوروفيل P_{700}. يُغذى المركز بالطّاقة من الهوائي أو المعقد المجمع للطاقة الضوئية والمتكون من جزيئات من صبغة كلوروفيل أ وصبغات ثانوية.

يستقبل النّظام الضّوئيّ I إلكترونًا من جزيء البلاستوسيانين ليعوض النقص الذي حصل بفقدان إلكترون بفعل الطّاقة الضّوئيّة الممتصة. فعند امتصاص النّظام الضّوئيّ I الفوتون، ترتفع طاقة الإلكترون إلى مستوى كبير، بحيث يترك هذا الإلكترون مركز التفاعل. وبعكس النّظام الضّوئيّ II والأنظمة الضوئية البكتيرية، فإن النّظام الضّوئيّ I في النباتات لا يعتمد على الكوينون بوصفه مستقبلًا لهذه الإلكترونات، بل يقوم بنقل هذه الإلكترونات إلى بروتين غني بالحديد والكبريت يسمى فيريدوكسين *Ferredoxin* (Fd).

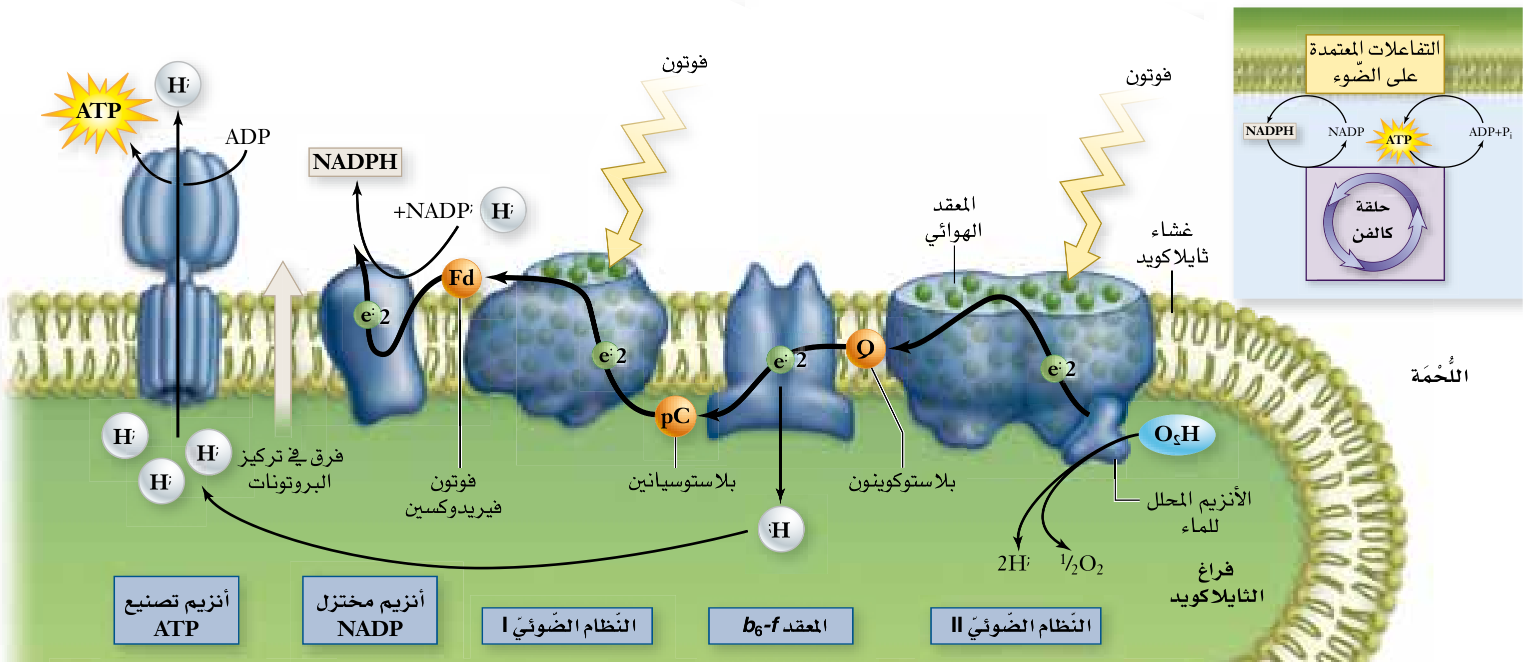
تصنيع *NADPH*

ينقل النّظام الضّوئيّ I الإلكترونات إلى الفيريدوكسين الموجود على سطح غشاء الثايلاكويد القريب من اللُّحْمَة. يحمل الفيريدوكسين المختزل الإلكترونات ذات الطّاقة العالية إلى جزيء $NADP^+$ ليتكون جزيء NADPH، ويسهل هذا التفاعل أنزيمًا مرتبطًا بالغشاء يسمى الأنزيم مختزل $NADP^+$ *NADP⁺ reductase*.

وحيث إن هذا التفاعل يحصل على جانب لغشاء الثايلاكويد القريب من اللُّحْمَة، ويتضمن استهلاك بروتونات عند تكوين NADPH فإن لهذا التفاعل دورًا إضافيًّا في تكوين فرق في تركيز البروتونات المتشكل خلال النقل الإلكتروني لعملية البناء الضّوئيّ. لاحظ أن وظيفة النظامين الضوئيين ملخصة في (الشكل 8-14).

تكون ATP عن طريق الكيميائية الأسموزية (الكيموأسموزية) Chemiosmosis

يتم ضخ البروتونات من اللُّحْمَة إلى حجرة الثايلاكويد عبر المعقد b_6-f. وتضيف عملية تحلل الماء كميات أخرى من البروتونات التي تشارك في تكوين الفرق في تركيز البروتونات. ولأن غشاء الثايلاكويد غير منفذ للبروتونات، فإن تراكم البروتونات فيه يؤدي إلى تشكل فرق في الجهد الكهربائي الكيميائي يمكن أن يُستخدم في بناء ATP.



1. يمتص النّظام الضّوئيّ II الموجود في غشاء الثايلاكويد الضّوء، ويهيج إلكترونات تُنقل إلى بلاستوكوينون وهو ناقل متحرك للإلكترونات في الغشاء. الإلكترونات التي تُفقد من النّظام الضّوئيّ II يُعوَّض عنها من خلال أكسدة الماء.

2. يستقبلُ المعقد b_6-f الموجود في غشاء الثايلاكويد أيضًا الإلكترونات من بلاستوكوينون، ويمررها إلى ناقل متحرك آخر للإلكترونات هو بلاستوسيانين. يستعمل المعقد b_6-f طاقة الإلكترونات لضخّ البروتونات من اللُّحْمَة إلى فراغ الثايلاكويد.

3. النّظام الضّوئيّ I هو آخر المعقدات في السّلسلة الموجودة في غشاء الثايلاكويد. عندما يمتص النّظام الضّوئيّ I الفوتونات فإن الإلكترونات المُهيَّجة تُنقل عبر ناقل إلى $NADP^+$ الذي يختزل إلى NADPH. الإلكترونات التي يفقدها النّظام الضّوئيّ I تعوض عن طريق إلكترونات تنقل من النّظام الضّوئيّ II.

4. يَستخدم أنزيم تصنيع ATP الفرق في تركيز البروتونات المتكون خلال انتقال الإلكترونات لبناء ATP من ADP و Pi. هذا الأنزيم عبارة عن معقد كبير يوجد على غشاء الثايلاكويد، ويعمل بوصفه قناة تمر من خلالها البروتونات إلى اللُّحْمَة مستخدمة هذه الطّاقة لبناء ATP.

الشّكل 8-14

النّظام الناقل للإلكترونات ومُصنّع ATP. تترتب الأنظمة الضوئية في غشاء الثايلاكويد، وتتصل مع بعضها من خلال نظام ناقل للإلكترونات محتوٍ على المعقد b_6-f. تقوم هذه بالعمل معًا لتكوين فرق في تركيز البروتونات يُستخدم من خلال مُصنّع ATP لتصنيع ATP.

مُصنِّع ATP *ATP synthase*

يوجد الأنزيم المُصنّع لـ ATP في غشاء الثايلاكويد للبلاستيدات الخضراء، حيث يكوّن قناة تسمح للبروتونات بالمرور من خلالها إلى اللُّحْمَة، حيث تبرز هذه القنوات على السّطح الخارجي لغشاء الثايلاكويد. عند مرور البروتونات عبر هذه القنوات خارجة من الثايلاكويدات يتم فسفرة ADP وتحويله إلى ATP الذي يغادر إلى اللُّحْمَة (الشكل 8-14). تحتوي اللُّحْمَة على الأنزيمات الضرورية لتفاعلات تثبيت الكربون من خلال تفاعلات دورة كالفن.

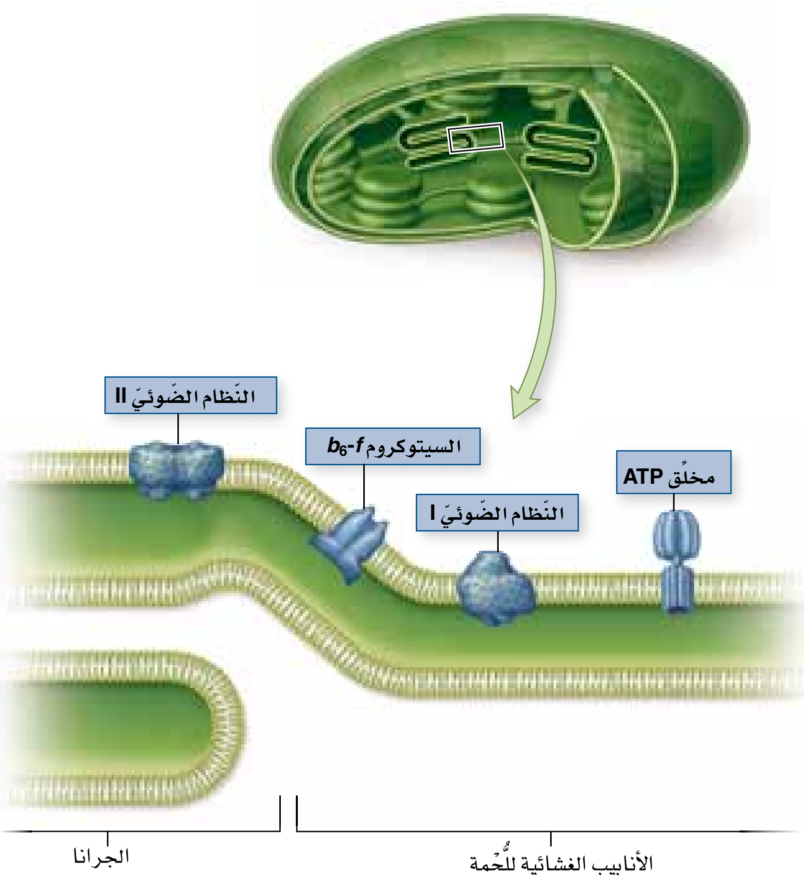
إن هذه الآلية، وتركيب الأنزيم المُصنّع لـ ATP هي نفسها الموجودة في الميتوكوندريا. وفي الحقيقة، فإن هناك تماثلًا في تطور هذين الأنزيمَين. إن التشابه في تشكيل فرق في تركيز البروتونات من خلال نظام نقل الإلكترونات، وتكوين ATP من خلال العملية الكيموأسموزية تبين التشابه في تركيب الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء ووظيفتهما.

إنتاج *ATP* إضافي

إن تحرك زوج من الإلكترونات من الماء إلى $NADP^+$ خلال الفسفرة الضوئية غير الحلقية يُنتج جزيئًا واحدًا من NADPH وكمية من ATP تزيد قليلًا على جزيء واحد. وكما سنتعلم لاحقًا في هذا الفصل، فإن بناء المواد العضوية يحتاج إلى طاقة تزيد على هذه. إذ يستهلك 1.5 جزيء من ATP مع كلّ جزيء من NADPH لتثبيت كلّ ذرة كربون.

لإنتاج الطّاقة الإضافية من ATP فإن عددًا من النباتات تستطيع استخدام النّظام الضّوئيّ I للتحول نحو الفسفرة الضوئية الحلقية *Cyclic photophosphorylation*، التي بها تستخدم طاقة الإلكترونات المنطلقة من النّظام الضّوئيّ I لبناء ATP بدلًا من NADPH. يتم هنا نقل الإلكترونات ذات الطّاقة العالية ببساطة رجوعًا إلى المعقد b_6-f بدلًا من ذهابها نحو $NADP^+$.

يقوم المعقد b_6-f بضخ البروتونات إلى فراغ الثايلاكويد مضيفًا إلى فرق تركيز البروتونات التي تدفع البناء الكيموأسموزي لـ ATP. وتحدد النسبة بين الفسفرة الضوئية الحلقية واللاحلقية في هذه النباتات كميات ATP و NADPH النسبية المتوافرة لبناء المواد العضوية.



الشكل 8-15

نموذج لترتيب المعقدات ضمن الثايلاكويد. إن توزيع نوعي الأنظمة الضوئية وترتيبهما والمعقدات الأخرى ذات العلاقة بعملية البناء الضّوئيّ ليس عشوائيًا. يتركز النّظام الضّوئيّ II في الجرانا وخاصة في المناطق المتراصة. أما النّظام الضّوئيّ I ومُصنّع ATP فإنها تتركز في الغشاء المحاذي للّحمة وأطراف الجرانا، في حين يوجد معقد السيتوكروم b6-f عند الحواف بين أغشية اللُّحْمَة والجرانا. ويعدّ هذا أحد النماذج الممكنة لترتيب هذه المعقدات.

يبين تركيب الثايلاكويد مواقع المكونات

إن المعقدات الأربعة المسؤولة عن التفاعلات الضوئية، وهي: النّظام الضّوئيّ I، و II وسيتوكروم *b_6-f*، ومُصنّع ATP لا تترتب بشكل عشوائي في الثايلاكويد. لقد بدأ الباحثون تصوير هذه المعقدات باستخدام مجهر القوة الذرية. وبدأت تظهر صورة تبين أن النّظام الضّوئيّ II يوجد بشكل أساسي في الجرانا، أمّا النّظام الضّوئيّ I ومُصنِّع ATP فيوجدان بشكل أساسي على الأغشية المحاذية للحمة، وقد يوجدان أيضًا على الحواف بين أغشية الجرانا واللُّحْمَة. ويبين (الشكل 8-15) أحد النماذج المحتملة التي تبين ترتيب هذه المعقدات.

لا يُعتقد الآن أن الثايلاكويدات مجرد أقراص ذات ترتيب طبقي فقط، بل هناك نماذج للثايلاكويدات مستمدة من دراسات مجهرية إلكترونية وغيرها، تبين أن الجرانا أغشيةٌ متعرجةٌ ومتصلة. ويُعَدُّ هذا النوع من الترتيب مشابه إلى حد كبير للبكتيريا التي تقوم بالبناء الضّوئيّ، وهي ذات طبيعة مرنة تتناسب مع ترتيب المعقدات المختلفة نسبة إلى بعضها بعضًا.

تنتج التفاعلات الضوئية كلًا من ATP و NADPH. تستخدم بكتيريا الكبريت نوعًا مبسطًا من البناء الضّوئيّ مكونًا من نقل حلقي للإلكترونات لتشكيل فرق في تركيز البروتونات المُستخدم لبناء ATP، ولكنها لا تؤدي إلى تكوين NADPH بشكل مباشر. تحتوي البلاستيدات الخضراء على نظامين ضوئيين يوجدان على غشاء الثايلاكويد، ويتصلان معًا من خلال سلسلة ناقلة للإلكترونات. يستطيع كلّ نظام ضوئي أن يمتص طاقة فوتون ضوئي تؤدي إلى تهيج أحد الإلكترونات التي يتم نقلها إلى مركب مستقبل للإلكترونات. في النّظام الضّوئيّ I تمرر الإلكترونات إلى NDPH. يتم التعويض عن هذه الإلكترونات من تلك القادمة من النّظام الضّوئيّ II عبر سلسلة نقل الإلكترونات. ويقوم النّظام الضّوئيّ II بأكسدة الماء للتعويض عن الإلكترونات التي فقدها النّظام الضّوئيّ II. يتم تكوين ATP من خلال العملية الكيموأسموزية باستخدام فرق تركز البروتونات المتشكل نتيجة لحركة الإلكترونات بين النظامين الضوئيين.

6-8 تثبيت الكربون–دورة كالفن

تحتوي السّكّريات على عدد كبير من الروابط بين C–H، وهي مختزلة بشكل كبير مقارنة مع ثاني أكسيد الكربون CO_2. لبناء السّكّريات، تستخدم الخلية الطّاقة ومصدرًا للإلكترونات يتم إنتاجه خلال التفاعلات المعتمدة على الضوء في الثايلاكويدات.

1. **طاقة** ATP. يتم توفيرها عن طريق الفسفرة الضوئية الحلقية واللاحلقية، وهي تدفع التفاعلات المستهلكة للطاقة.
2. **القدرة الاختزالية.** يوفر NADPH (الذي يتم توفيره من خلال نشاط النّظام الضّوئيّ I) مصدرًا للبروتونات والإلكترونات ذات الطّاقة العالية اللازمة لربط هذه البروتونات مع ذرات الكربون. ينتهي جزء كبير من الطّاقة الضوئية التي يتم امتصاصها خلال عملية البناء الضّوئيّ بوصفه طاقة في الروابط الغنية بالطاقة والموجودة بين C—H في السّكّريات.

تحوّل تفاعلات دورة كالفن الكربون اللاعضوي إلى جزيئات عضوية

كان الباحثون الأوائل قد بينوا أن معدل عملية البناء الضّوئيّ تعتمد على درجة الحرارة، وبذلك فقد كان واضحًا أن تفاعلات البناء الضّوئيّ تتكون من مجموعة من التفاعلات التي تسيّرها مجموعة من الأنزيمات. تشكل هذه التفاعلات مجموعة حلقية من التفاعلات المعتمدة على الأنزيمات، التي تشابه دورة كربس التي تحدث خلال عملية التّنفس. وبعكس ما يحصل في دورة كربس، فإن التفاعلات الحلقية لتثبيت الكربون تسير بطريقة تؤدي إلى تكوين مركبات جديدة. وبذلك، فإن طبيعة هذه التفاعلات مختلفة تمامًا.

وتسمى التفاعلات الحلقية التي تثبت الكربون **دورة كالفن Calvin cycle** نسبة إلى مكتشفها ملفن كالفن (1911-1997).

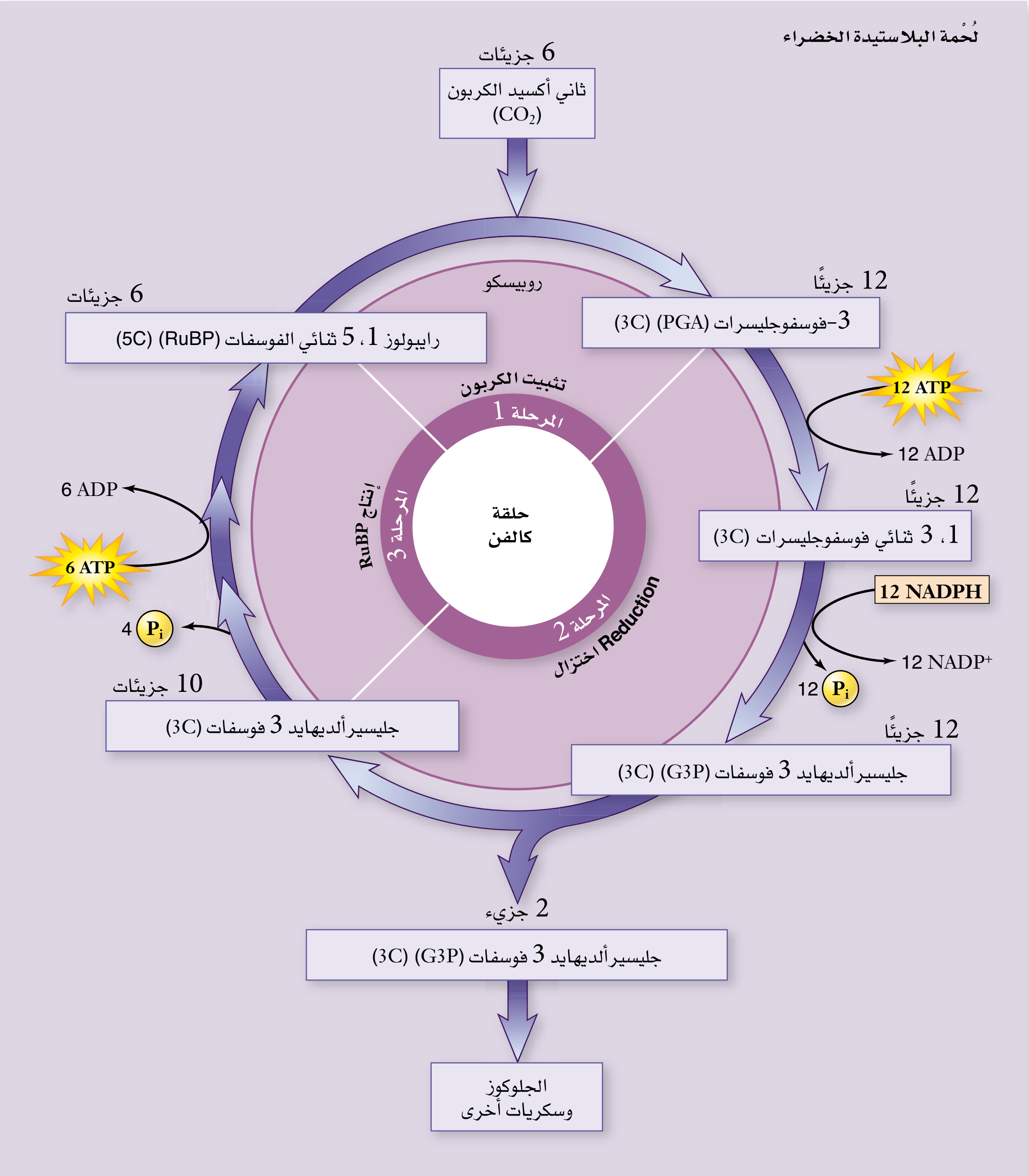
ولأن المادة الوسيطة الأولى في هذه الدورة المسماة فوسفوجليسرات مادة ثلاثية الكربون، فإن هذه العملية تسمى **البناء الضّوئيّ** نوع C_3 **C_3 photosynthesis**.

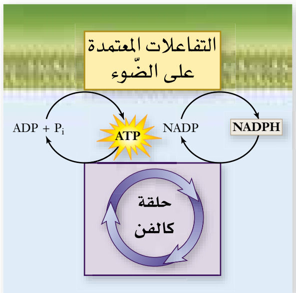
الخطوة الأساسية في هذه العملية هي المرحلة التي تؤدي إلى اختزال ثاني أكسيد الكربون (CO_2) تتضمن ارتباط CO_2 مع مركب عضوي خاص. تنتج الخلايا التي تقوم بعملية البناء الضّوئيّ هذا الجزيء من خلال إعادة تكوين الروابط في وسيطين في عملية تحلل الجلوكوز–وهما مادة فركتوز –6– فوسفات وجليسرألدهايد 3 – فوسفات (G_3P) – لتكوين سكر خماسي غني بالطاقة يسمى **رايبولوز 1،5 ثنائي الفوسفات** (**RuBp**) **ribulose 1,5- bisphosphate** .

يتحد CO_2 مع رايبولوز ثنائي الفوسفات ليكونا مركّبًا مرحليًّا سداسيّ الكربون غير مستقر لا يلبث أن ينقسم إلى جزيئين من مادة ثلاثية الكربون تسمى 3 فوسفوجليسرات *3-phosphoglycerate (PGA)*. ويسمى هذا التفاعل تفاعل تثبيت الكربون *Carbon fixation reaction*؛ لأن الكربون اللاعضوي في CO_2 يصبح جزءًا من شكل عضوي - الحمض PGA. ويقوم الأنزيم المسمى نازع كربوكسيل و**مؤكسد رايبولوز ثنائي الفوسفات ribulose bisphosphate carboxylase/ oxygenase** وعادة ما يختصر بـ **روبيسكو Rubisco** وهو أنزيم ضخم مكون من 16 تحت وحدة موجود في لُحمة البلاستيدات الخضراء، هو الذي ينجز هذا التفاعل.

ينقل الكربون عبر دورة من التراكيب الوسيطة منتجًا في النهاية مادة الجلوكوز

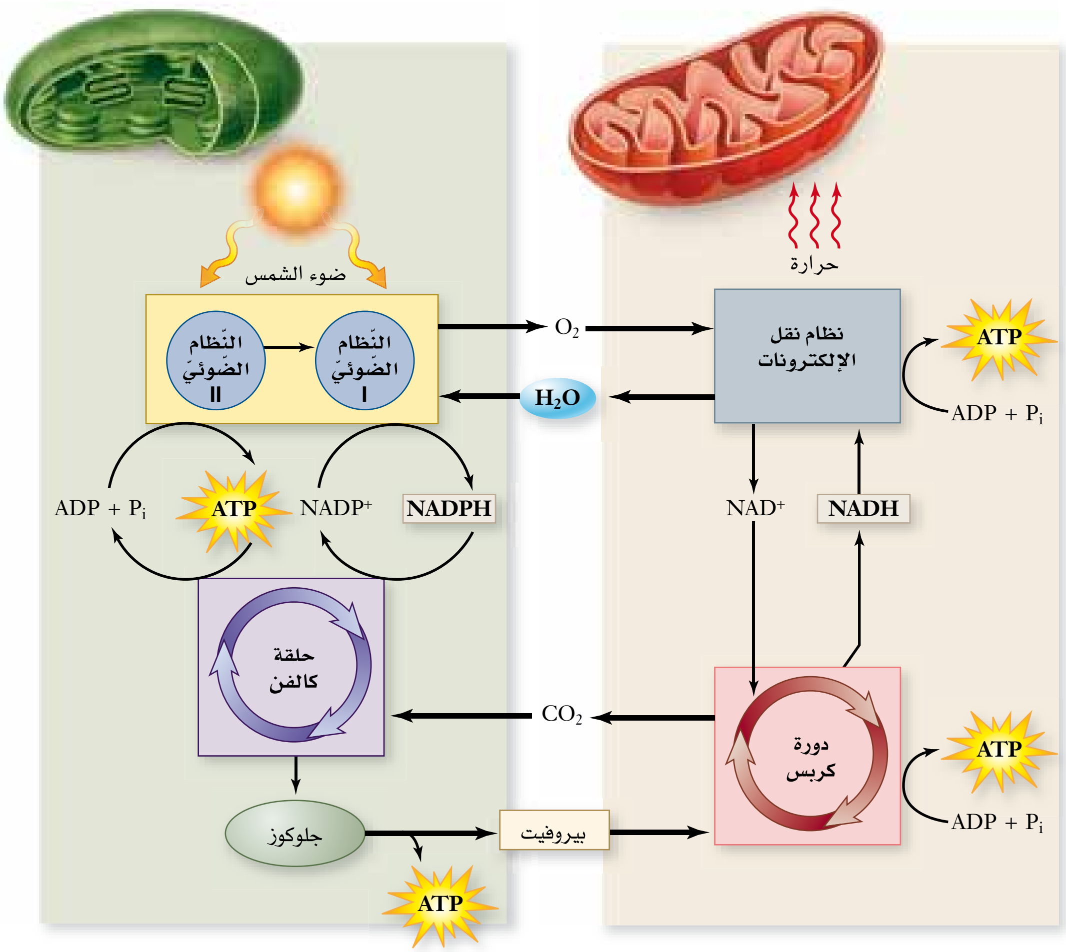
سوف نرى كيف تنتج تفاعلات دورة كالفن جزيئًا واحدًا من الجلوكوز مع أن جزيء الجلوكوز لا يتم إنتاجه بشكل مباشر خلال هذه الدورة (الشكل 8-16). في سلسلة من التفاعلات ترتبط 6 جزيئات من CO_2 مع 6 جزيئات من رايبولوز ثنائي الفوسفات بمساعدة أنزيم روبيسكو لإنتاج 12 جزيئًا من 3–فوسفوجليسرات (تحتوي على 12× 3 = 36 ذرة كربون بمجموعها، 6 ذرات من CO_2 و 30 ذرة من رايبولوز ثنائي الفوسفات). تدخل الـ 36 ذرة كربون دورة من التفاعلات الحلقية لتعيد إنتاج 6 جزيئات رايبولوز ثنائي الفوسفات التي استخدمت في





الشكل 8–16

دورة كالفن. تؤدي دورة كالفن إلى تثبيت الكربون، حيث تقوم بتحويل الكربون اللاعضوي إلى شكل عضوي – بشكل سكّريّات. تقسم الدورة إلى ثلاث مراحل: تثبيت الكربون، والاختزال وإعادة تكوين رايبولوز ثنائي الفوسفات. لكلّ 6 جزيئات CO_2 يتم تثبيتها من خلال هذه الدورة يبنى جزيء واحد من الجلوكوز من نواتج تفاعلات الاختزال، أي من جليسيرألديهايد فوسفات. تستهلك الدورة ATP وNADPH الذي تنتجه التفاعلات الضوئية.



الشكل 8-17

البلاستيدات الخضراء والميتوكوندريا: اكتمال دورة الطّاقة. يدور الماء والأكسجين معًا بين البلاستيدات الخضراء والميتوكندريا في الخلايا النباتية وكذلك الجلوكوز و CO_2. تحتاج الخلايا المحتوية على بلاستيدات خضراء إلى مصدر خارجي من CO_2 و H_2O لإنتاج جلوكوز وO_2. وتحتاج الخلايا غير المحتوية على بلاستيدات خضراء، كالخلايا الحيوانية، إلى مصدر خارجي من الجلوكوز و O_2 لإنتاج CO_2 و H_2O.

الخطوة الأولى (محتوية على 6×5=30 ذرة كربون) وبذلك يبقى جزيئان من مركب جليسيرألدهايد 3- فوسفات (*glyceraldehyde 3-phosphate; G3P*) (كلّ منها يحتوي على 3 ذرات من الكربون) بوصفها مردودًا صافيًا.

يمكن أن نتذكر أن جليسيرألديهايد فوسفات هو أحد النواتج في النصف الأول من تفاعلات تحلل الجلوكوز (كما ورد في الفصل الـ 7). يتم استخدام جزيئين من جليسيرألديهايد فوسفات لإنتاج جزيء واحد من الجلوكوز. والمعادلة العامة لدورة كالفن، هي:

$$6\ CO_2 + 18\ ATP + 12\ NADPH + \text{ماء} \longrightarrow 2\ \text{glyceraldehyde 3-phosphate} + 16\ P_i + 18\ ADP + 12\ NADP^+$$

وعند تكرار الدورة 6 مرات يدخل في التفاعلات 6 جزيئات CO_2، وينتج جزيئان من جليسيرألديهايد فوسفات، ويعاد إنتاج 6 جزيئات من رايبولوز ثنائي الفوسفات. ولهذا، فإن 6 دورات من دورة كالفن تنتج جزيئين من جليسيرألديهايد فوسفات يمكن أن يستخدما لإنتاج جزيء واحد من الجلوكوز. كما تؤدي 6 دورات من دورة كالفن لدمج 6 جزيئات من CO_2 الداخلة في التفاعلات لتوفر عددًا من ذرات الكربون كافيًا لإنتاج الجلوكوز، إلا أن هذه الذرات من CO_2 ليس بالضرورة أن تنتهي بجزيء الجلوكوز.

أطوار الدورة

يمكن تقسيم دورة كالفن إلى ثلاث مراحل، هي:

1. تثبيت الكربون.
2. الاختزال.
3. إعادة تكوين رايبولوز ثنائي الفوسفات.

تؤدي مرحلة تثبيت الكربون إلى إنتاج جزيئين من حمض ثلاثي الكربون هو PGA. يتم اختزال 3-فوسفوجليسرات في تفاعلات تشابه بشكل أساسي التفاعلات العكسية لتحلل الجلوكوز إلى جليسيرألديهايد فوسفات، وأخيرًا يستخدم 3- فوسفوجليسرات لإعادة تكوين رايبولوز ثنائي الفوسفات. عند حدوث هذه الدورة 3 مرات تكون التفاعلات قادرة على إنتاج جزيء واحد من جليسيرألديهايد فوسفات، وعند تكرارها 6 مرات يمكن إضافة كمية من الكربون كافية لإنتاج جزيء واحد من الجلوكوز.

نحن نعرف الآن أن الحاجة إلى الضّوء خلال تفاعلات دورة كالفن غير مباشرة. تنشط 5 من الأنزيمات التي تعمل خلال دورة كالفن بما فيها أنزيم روبيسكو بالضّوء، بمعنى أنها تعمل بشكل فاعل بوجود الضّوء. ويسارع الضّوء بنقل المواد الوسيطة ثلاثية الكربون عبر أغشية البلاستيدات الخضراء. وأخيرًا، فإن الضّوء يحفز دخول Mg، الذي يقوم بدور أساسي في تنشيط أنزيم روبيسكو، إلى لُحْمة البلاستيدات الخضراء.

مخرجات دورة كالفن

يعدّ جليسيرألديهايد3-فوسفات، وهو سكر ثلاثي الكربون، أحد المواد الوسيطة الأساسية في تحلل الجلوكوز. تنتقل معظم جزيئات هذا المركب من البلاستيدات الخضراء إلى السيتوبلازم في الخلية، حيث يدخل مجموعة من تفاعلات تكون عكسية لما يحصل في تحلل الجلوكوز. ويتم تحويله من خلالها إلى فركتوز-6- فوسفات وجلوكوز -6- فوسفات. وهذه النواتج يمكن أن تستخدم في بناء السّكّروز – سكر المائدة – وهو ثنائي التّسكّر يتكوّن من فركتوز وجلوكوز.

عند حصول معدلات عالية من البناء الضّوئيّ، يزداد تركيز جليسيرألديهايد-3- فوسفات في لُحْمة البلاستيدات الخضراء. نتيجة لهذا، فإن جزيئات جليسيرألديهايد-3- فوسفات

فوسفات في البلاستيدات تتحول إلى جلوكوز-1فوسفات من خلال مجموعة من التفاعلات المشابهة لتلك التي تحصل في السيتوبلازم، وذلك من خلال مسار عكسي للتفاعلات التي تتم خلال تحلل الجلوكوز. تتفاعل جزيئات الجلوكوز-1-فوسفات معًا مكوّنة معقدًا لا يذوب من سلاسل النشا يتم خزنها على شكل حبيبات في السيتوبلازم. وتمثل هذه الحبيبات شكلًا من أشكال تخزين الجلوكوز للاستخدام مستقبلًا.

دورة الطّاقة

إن الأيض المقتنص للطاقة في البلاستيدات الخضراء الذي درسته في هذا الفصل والأيض في الميتوكوندريا الذي درسته في (الفصل الـ 7) يتلاقيان بشكل كبير جدًا (الشكل 8-17).

يستخدم البناء الضّوئيّ نواتج التنفس بوصفها مواد بادئة للتفاعلات، ويستخدم التنفس نواتج البناء الضّوئيّ بوصفها مواد بادئة لتفاعلاته، حتى إن إنتاج الجلوكوز من جليسيرألديهايد-3-فوسفات يستخدم جزءًا من تفاعلات تحلل الجلوكوز القديمة، وإن بشكل عكسي. وإن البروتينات الأساسية التي تنقل الإلكترونات وإنتاج ATP في النباتات مماثلة من حيث تطورها لتلك الموجودة في الميتوكندريا.

إن عملية البناء الضّوئيّ ليست إلا واحدة من بيولوجية النباتات فقط، على الرغم من أنها جزء مهم. في (الفصول 36-42) سوف نتفحص النباتات بتفصيل أكثر. وقد قمنا هنا بدراسة عملية البناء الضّوئيّ بوصفها جزءًا من بيولوجيا الخلية؛ لأن عملية البناء الضّوئيّ قد تطورت قبل مدة طويلة من تشكل النباتات، ولأن معظم الكائنات تعتمد بشكل مباشر أو غير مباشر على عملية البناء الضّوئيّ للحصول على الطّاقة اللازمة لحياتها.

تثبيت الكربون هو إضافة CO_2 اللاعضوي إلى مادة عضوية. يتم هذا في تفاعلات دورة كالفن التي تحدث في لُحمة البلاستيدات الخضراء. المركب الوسيط المهم في هذه العملية هو سكر خماسي الكربون، يدعى رايبولوز ثنائي الفوسفات، يرتبط مع CO_2 خلال تفاعل تثبيت الكربون. يعمل الأنزيم روبيسكو على تسهيل هذا التفاعل. يمكن تقسيم الدورة إلى ثلاث مراحل، هي: تثبيت الكربون، والاختزال، وإعادة تكوين رايبولوز ثنائي الفوسفات. يوفر ATP و NADPH اللذان يتم إنتاجهما خلال التفاعلات الضوئية، الطّاقة والإلكترونات الضرورية للتفاعل المختزل.

7-8 التنفس الضّوئيّ Photorespiration

ليس بالضرورة أن يقدم التطور حلولًا مناسبة، ولكنه يُحفز حلولًا يمكن أن تستخدم ضمن خصائص متوافرة لدى المخلوق الحي، وهذا ما يحصل في عملية البناء الضّوئيّ التي لا تعد استثناء. يوفر الأنزيم روبيسكو الذي يحفز تفاعل تثبيت الكربون خلال عملية البناء الضّوئيّ وضعًا أقل من المناسب؛ لأن لهذا الأنزيم نشاطًا آخر يتداخل سلبًا مع نشاطه المثبت الكربون، وهذا النشاط هو أكسدة رايبولوز ثنائي الفوسفات. خلال هذه العملية المسماة **التنفس الضّوئيّ Photorespiration** يضاف O_2 إلى رايبولوز ثنائي الفوسفات، وبعد مجموعة من التفاعلات الإضافية يتم انطلاق CO_2. ولهذا، فإن عملية التنفس الضّوئيّ تطلق CO_2 الذي كان من المفترض أن يتم تثبيته.

يؤدي التنفس الضّوئيّ إلى خفض إنتاجية البناء الضّوئيّ

يُضاف ثاني أكسيد الكربون إلى رايبولوز ثنائي الفوسفات وأكسدته في نفس الموقع النشط للأنزيم روبيسكو. ولهذا، فإن كلًّا من CO_2 و O_2 يتنافسان على هذا الموقع. في الظروف العادية وعلى 25°س يكون معدل إضافة ثاني أكسيد الكربون إلى رايبولوز ثنائي الفوسفات أربعة أضعاف التفاعلات المؤكسدة له، بمعنى أن 20% من الكربون الذي يثبت بالبناء الضّوئيّ، يُفقد خلال عملية التنفس الضّوئيّ.

ويزداد هذا الفقدان بشكل كبير كلما زادت درجة الحرارة؛ ذلك لأن ظروف الحرارة العالية والجفاف يؤديان إلى إغلاق فتحات خاصة على سطح الأوراق تسمى الثغور *Stomata* (الشكل 8-18) من أجل الحفاظ على الماء. لكن إغلاق الثغور يؤدي أيضًا إلى انخفاض كبير في معدل دخول CO_2 إلى الورقة، في حين لا يسمح لخروج O_2 (الشكل 8-19). ونتيجة لهذا، فإن وجود CO_2 بكميات قليلة و O_2 بتراكيز عالية يوفر ظروفًا ملائمة لحصول عملية التنفس الضّوئيّ.

تسمى النباتات التي تستخدم البناء الضّوئيّ C_3 (دورة كالفن) **نباتات C_3** **C_3 plants** (الشكل 8-20أ). لكن نباتات أخرى تقوم بإضافة CO_2 إلى فوسفوإينول بيروفيت PEP لتكون مركبًا رباعي الكربون، ويقوم الأنزيم نازع كربوكسيل فوسفوإينول بيروفيت PEP carboxylase بتسهيل هذا التفاعل. يمتلك هذا الأنزيم اثنتين من المزايا بالمقارنة مع الأنزيم روبيسكو. يمتلك هذا الأنزيم ألفة لـ O_2 أعلى بكثير من روبيسكو، ولا يمتلك أي نشاط مؤكسد.

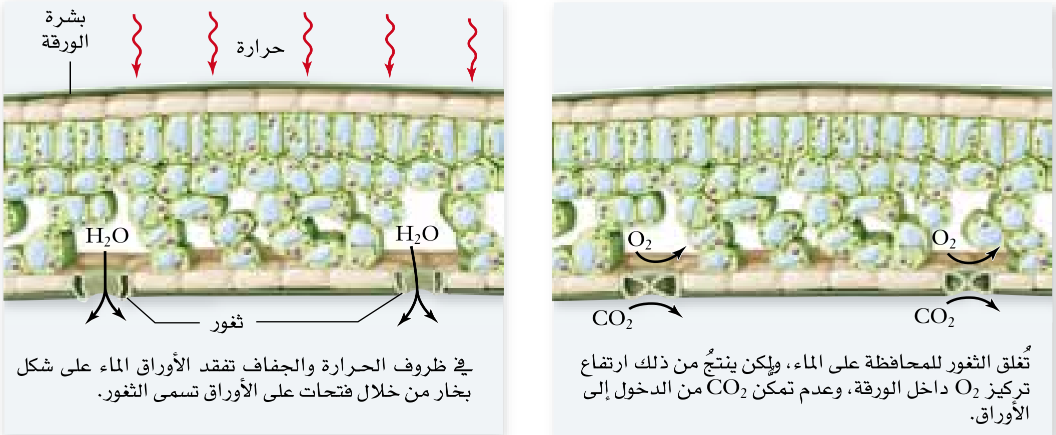
يدخل المركب رباعي الكربون الذي ينتجه نازع كربوكسيل فوسفوإينول بيروفيت في تعديلات إضافية ليتم انتزاع ثاني أكسيد الكربون منه في النهاية. ويستخدم روبيسكو CO_2 المنتزع في تفاعلات دورة كالفن. وحيث إن مصدر CO_2 كان مادة عضوية، وليس CO_2 الهوائي، فإن تركيز CO_2 نسبةً إلى O_2 يزداد، ومن ثم تنخفض عملية التنفس الضّوئيّ بشكل كبير جدًا. إن المركب رباعي الكربون الذي ينتج عند عمل الأنزيم نازع كربوكسيل فوسفوإينول بيروفيت يسمح بخزن CO_2 بشكل عضوي، ويتم إطلاقه لاحقًا لإبقاء مستويات CO_2 أكبر من O_2.

الشكل 8-18

الثغر Stoma. ثغر مغلق في ورقة نبات التبغ. يتكون كلّ ثغر من خليتين حارستين يتغير شكلهما بتغير الضغط المائي الداخلي لكي يفتح ويغلق. تغلق النباتات ثغورها للحفاظ على الماء في ظروف الجفاف.

الشكل 8-19

الظروف المشجعة للتنفس الضّوئيّ. تغلق الثغور في البيئات الحارة والجافة للحفاظ على الماء، ولكن هذا يمنع دخول CO_2 وخروج O_2 من الورقة. النسبة العالية لـ O_2 والمنخفضة من CO_2 تشكل ظروفًا مشجعةً لعملية التنفس الضّوئيّ.



إن الانخفاض في إنتاجية البناء الضّوئيّ نتيجة لعملية التنفس الضّوئيّ ليست قليلة. فالنباتات من نوع C تفقد ما بين 25-50 % من الكربون الذي تقوم بتثبيته. ويعتمد معدل هذه العملية بشكل كبير على درجة الحرارة. ففي المُناخات الاستوائية، وبخاصة تلك التي تكون درجات الحرارة فيها أعلى من 28°س تكون المشكلة حادة، وتكون ذات تأثير واضح على الزراعة الاستوائية.

تختلف المجموعتان الأساسيتان من النباتات التي تستغل CO_2 باستخدام نازع كربوكسيل فوسفوإينول بيروفيت في كيفية الحفاظ على تراكيز CO_2 مرتفعة نسبة إلى O_2. في **نباتات C_4 plants C_4** (الشكل 8-20ب)، يضاف CO_2 في نوع من الخلايا، في حين يتم انتزاع CO في خلايا مجاورة.

ويُشكل هذا حلًّا مكانيًّا لمشكلة التنفس الضّوئيّ. أما المجموعة الثانية؛ نباتات **عائلة السِّيْدوم CAM plants CAM**، فتقوم بالعمليتين في الخلية نفسها، ولكنها تقوم بإضافة CO_2 باستخدام نازع كربوكسيل فوسفوإينول بيروفيت في الليل، وتقوم بإطلاقه في النهار. تعني CAM **"أيض حمض الكراسوليشين" Crassulacean acid metabolism** نسبة إلى العائلة النباتية السيدومية (كراسوليسي) التي تم اكتشاف هذا الأيض فيها أولًا، وتشكل هذه الآلية حلًّا زمانيًّا لمشكلة التنفس الضّوئيّ.

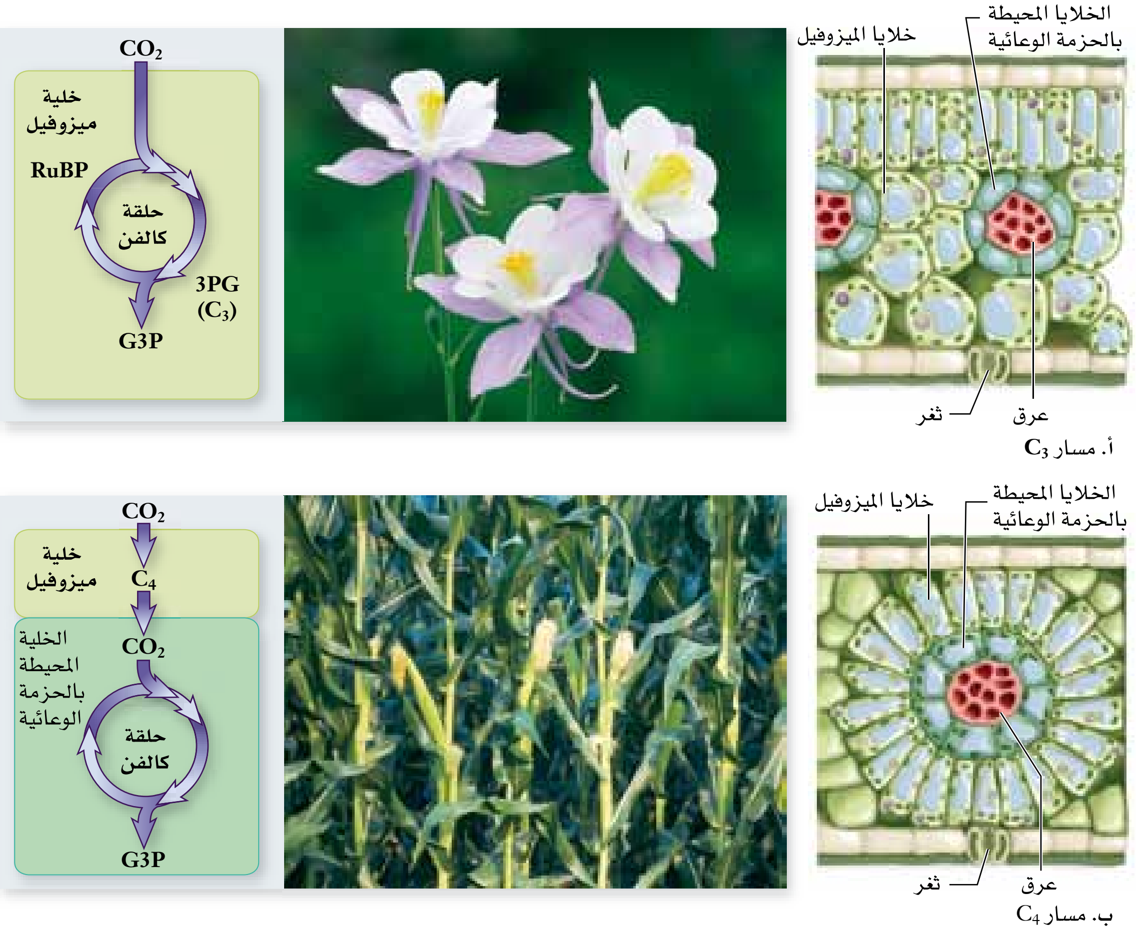
تطورت نباتات C_4 للحد من عملية التنفس الضّوئيّ

تضم نباتات C_4 كلًّا من الذرة، وقصب السكر، والسورجم، ومجموعة من الأعشاب. تثبت هذه النباتات الكربون أولًا باستخدام الأنزيم نازع كربوكسيل فوسفوإينول بيروفيت في خلايا الميزوفيل. ينتج هذا التفاعل الحمض العضوي أوكسالوأسيتيت الذي يُحوّل إلى الماليت، حيث يُنقل إلى الخلايا المحيطة بالحزمة الوعائية التي تحيط بعروق الورقة. ينزع CO_2 من الماليت في الخلايا المحيطة بالحزمة

الشكل 8-20

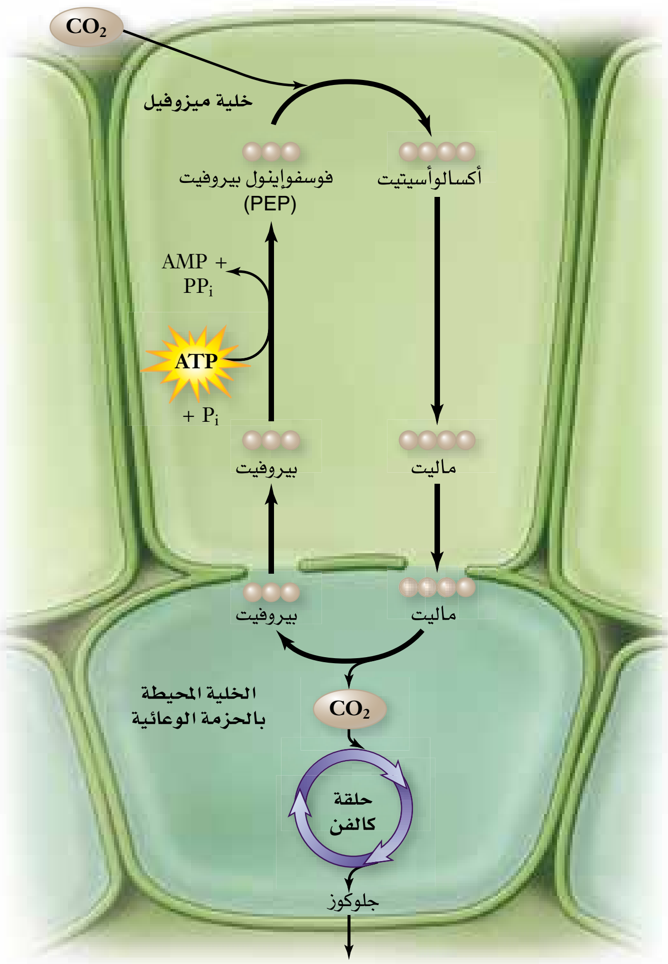
مقارنة بين مسارات تثبيت الكربون في نباتات C_3 و C_4.

أ. تثبيت الكربون من خلال مسار C_3 باستخدام دورة كالفن، كما تم وصفه في المتن. تحصل التفاعلات جميعها في خلايا الميزوفيل باستخدام CO_2 المنتشر عبر الثغور. ب. تثبيت الكربون من خلال مسار C_4 الذي فيه تقوم إحدى الخلايا بتثبيت CO_2 لإنتاج مركب رباعي الكربون يدعى (ماليت)، ويحصل هذا في خلايا الميزوفيل. ينقل الماليت إلى الخلايا المحيطة بالحزمة الوعائية حيث يُحوّل إلى CO_2 وبيروفيت منتجًا بذلك تراكيز عالية من CO_2 في هذه الخلايا. يشجع هذا الوضع على تثبيت الكربون بكفاءة عالية من خلال دورة كالفن، ويمنع حصول عملية التنفس الضّوئيّ.



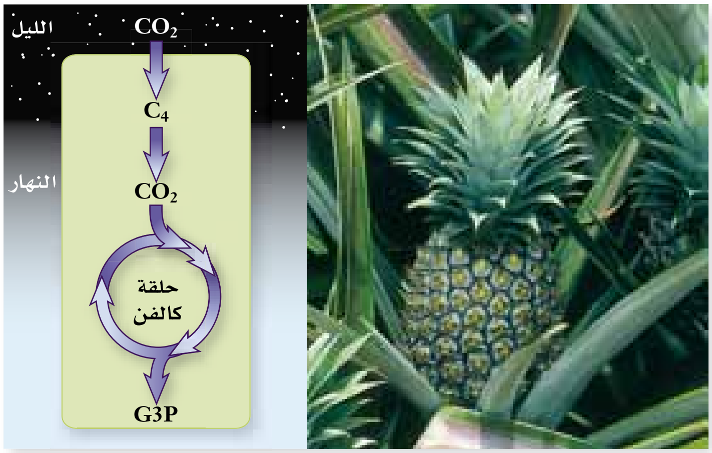
الوعائية، حيث يتكون كلّ من البيروفيت و CO_2 (الشكل 8-21). ولأن الخلايا المحيطة بالحزمة الوعائية غير منفذة لـ CO_2 لذا يتراكم CO_2 في هذه الخلايا، وبذلك تصبح عملية تثبيت الكربون عن طريق أنزيم روبيسكو ودورة كالفن ذات كفاءة عالية. ينقل البيروفيت المتكون بعد انتزاع CO_2 ليعود إلى خلايا الميزوفيل، حيث يُحوّل إلى فوسفواينول بيروفيت، وبذلك تكتمل هذه الدورة.

ومع أن مسار C_4 يخلص النّبات من مشكلة التنفس الضّوئيّ إلا أن له ثمنًا. فإعادة تكوين فوسفواينول بيروفيت من البيروفيت يحتاج إلى استهلاك رابطتين ذواتي طاقة عالية في جزيء ATP. فانتقال كلّ CO_2 إلى الخلايا المحيطة بالحزمة الوعائية يستهلك ما يعادل جزيئين من ATP. ولإنتاج جزيء واحد من الجلوكوز هناك استهلاك لـ 12 جزيئًا إضافيًّا من ATP مقارنة بما يُستهلك خلال دورة كالفن. وعلى الرغم من هذه الكلفة الزائدة فإن مسار C_4 في عملية البناء الضّوئيّ ذو قيمة عالية وفائدة كبيرة في الأجواء الحارة والجافة، التي يمكن لعملية التنفس الضّوئيّ أن تزيل ما يزيد على نصف الكربون المثبت في مسار C_3.



الشكل 8-21

تثبيت الكربون في نباتات C_4. تسمى هذه العملية مسار C_4 لإن أول جزيء يتم إنتاجه هو أكسالوأسيتيت المحتوي على أربع ذرات من الكربون. يتحول أكسالواسيتات إلى الماليت الذي يُنقل إلى الخلايا المحيطة بالحزمة الوعائية حيث يتم انتزاع CO_2 وينتج البيروفيت من التفاعل. تُنتج هذه الخطوات مستويات عالية من CO_2 في الخلايا المحيطة بالحزمة الوعائية يتم تثبيتها من خلال دورة كالفن كالعادة بحدوث قليل من التنفس الضّوئيّ. يعود البيروفيت لينتشر في خلايا الميزوفيل، حيث يتم إعادة تحويله إلى فوسفواينول بيروفيت؛ كي يُستخدَمَ من جديد في تفاعلات تثبيت الكربون C_4.



الشكل 8-22

تثبيت الكربون في نباتات العائلة السِّيدومية. CAM تستخدم نباتات CAM مسارات كلّ من C_3 و C_4 لتثبت الكربون، للحد من التنفس الضّوئيّ. في نباتات CAM، تحصل مجموعتان من التفاعلات في الخلايا نفسها، ولكن في وقتين مختلفين. تفاعلات C_4 تستخدم لتثبيت الكربون في الليل، وتطلق CO_2 في النهار، لتدفع تفاعلات C_3. يُنجز هذا النوع من التفاعلات الأثر نفسه، إذ يقلل من التنفس الضّوئيّ، ويحدّ من خسارة الماء، وذلك بفتح الثغور خلال الليل عندما تكون الحرارة منخفضة.

يقسم مسار حمض الكراسوليشيَن عملية البناء الضّوئيّ إلى جزء يحدث في الليل وجزء آخر يحدث في النهار

الإستراتيجية الثانية التي يتم من خلالها خفض معدلات التنفس الضّوئيّ في المناطق الحارة تستغله نباتات CAM التي تشمل مجموعة من النباتات العصارية، كالصّبّار، والأناناس وبعض المجموعات النباتية الأخرى.

في هذه النباتات، تفتح الثغور في الليل، وتغلق في النهار (الشكل 8-22). وهذا النمط لعمل الثغور عكس ما يوجد في معظم النباتات. تثبت نباتات الـ CAM الكربون أولًا باستخدام الأنزيم نازع كربوكسيل فوسفواينول بيروفيت لإنتاج أوكسالوأسيتيت. ويتم تحويل أوكسالوأسيتيت إلى أحماض عضوية أخرى بحسب نوع النّبات. تتراكم هذه المواد العضوية في الليل، ويتم خزنها في الفجوة العصارية. خلال النهار، وعندما تكون الثغور مغلقة، يتم انتزاع CO_2 من هذه المواد العضوية لتنتج مستويات عالية من CO_2. تدفع هذه الكميات العالية من CO_2 تفاعلات دورة كالفن، وتقلل بشكل كبير تفاعلات التنفس الضّوئيّ.

كما في نباتات C_4، تستخدم نباتات CAM كلًّا من تفاعلات C_3 و C_4 وتختلف عنها في أن هذه التفاعلات تحدث في نوع واحد من الخلايا: تفاعلات C_4 في الليل و C_3 في النهار. أما في نباتات C_4 فتحدث هذه التفاعلات في نوعين مختلفين من الخلايا.

إضافة إلى تسهيل تفاعل تثبيت الكربون، يقوم أنزيم روبيسكو بأكسدة رايبولوز ثنائي الفوسفات. يؤدي هذا التنفس الضّوئيّ إلى خفض عملية البناء الضّوئيّ في ظرف CO_2 المنخفضة و O_2 المرتفعة. تأقلمت النباتات في البيئات الحارة والجافة بتحويل تفاعلات الظلام لتخزين جزيئات عضوية. تسمى هذه العملية تفاعلات C_4 لتمييزها من تفاعلات C_3. يتضمن هذا النوع خزن CO_2 بشكل مركب عضوي رباعي الكربون في خلية معينة، ومن ثم نقله إلى خلية أخرى، حيث يتم انتزاع CO_2 منه واستخدامه في تفاعلات دورة كالفن. إضافة إلى هذا، هناك تأقلم آخر تتمّ فيه تجزئة عملية البناء الضّوئيّ إلى تفاعلات ليلية وأخرى نهارية تتم في نوع الخلايا نفسه، كما هو الحال في نباتات عائلة السيدوم CAM.

مراجعة المفاهيم

1-8 نظرة شاملة على البناء الضّوئيّ

البناء الضّوئيّ؛ عملية تحويل الطّاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية (الشكل 8-10).

- هناك ثلاث مراحل في عملية البناء الضّوئيّ، هي: امتصاص الطّاقة الضوئية، واستخدام الطّاقة الممتصة لإنتاج ATP و NADPH، واستخدامهما لتحويل CO_2 إلى جزيئات عضوية.
- تتضمن عملية البناء الضّوئيّ تفاعلات معتمدة على الضّوء، وأخرى غير معتمدة عليه.
- في النباتات والطحالب، تحدث عملية البناء الضّوئيّ في البلاستيدات الخضراء.
- تحتوي البلاستيدات على أغشية ثايلاكويدية داخلية ولُحْمَة سائلة.

2-8 اكتشاف عملية البناء الضّوئيّ

تجمعت المعلومات حول عملية البناء الضّوئيّ خلال الـ 300 عام الماضية.

- لا يزداد وزن النباتات من التربة والماء وحدهما، كما كان يُعتقد سابقًا.
- يعتمد معدل البناء الضّوئيّ على الكميات النسبية لكلٍّ من الضّوء، وتركيز CO_2 ودرجة الحرارة.
- يأتي الأكسجين المنطلق خلال عملية البناء الضّوئيّ من الماء.
- تنتج التفاعلات الضّوئيّة الأكسجين من الماء وتولّد ATP وNADPH اللذين يستخدمان في تفاعلات تثبيت الكربون.

3-8 الصّبغات

حتى تتمكن النباتات من استخدام الضّوء في عملية البناء الضّوئيّ، فإنها تحتاج إلى صبغات قادرة على امتصاص الضّوء.

- الضّوء نوع من أنواع الطّاقة، يوجد بشكل موجي، وعلى هيئة دقيقة تدعى فوتونًا.
- يمكن للضوء إزاحة الإلكترونات من بعض المعادن من خلال الظاهرة الكهروضوئية.
- الصّبغات المشاركة في البناء الضّوئيّ تشمل كلوروفيل أ، وكلوروفيل ب، والكاروتينويدات وكلٌّ له طيفُ امتصاصٍ خاص به.
- كلوروفيل أ هو الصّبغة الأساسية الوحيدة التي تستطيع تحويل الطّاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية.
- كلوروفيل ب هو صبغة ثانوية تزيد نسبة الفوتونات التي يمكن تجميعها لدفع عملية البناء الضّوئيّ.
- الكاروتينويدات وغيرها من الصّبغات الثانوية تعطي النّبات قدرة إضافية على تجميع الفوتونات.

4-8 تركيب النّظام الضّوئيّ (الشكل 8-9)

تترتب الأصباغ التي تشارك في عملية البناء الضّوئيّ على شكل أنظمة ضوئية تمتص الضّوء، وتطلق الإلكترونات.

- النّظام الضّوئيّ عبارة عن تركيب متشابك من كلوروفيل أ، وأصباغ ثانوية، وبروتينات موجودة في أغشية الثايلاكويد.
- يحتوي النّظام الضّوئيّ على معقد كالهوائي يجمع الطّاقة الضوئية، وعلى مركز تفاعل.
  - يتشكل المعقد الهوائي المجمع للطاقة الضوئية من جزيئات الصّبغات التي تقوم بتجميع طاقة الفوتونات، ونقلها إلى مركز التفاعل.
  - يتكون مركز التفاعل من جزيئين من كلوروفيل أ في لُحْمة من البروتين، حيث يُنْقَلُ إلكترون مهيج ذو طاقة عالية إلى جزيء مستقبل للإلكترونات.

5-8 التفاعلات المعتمدة على الضّوء

تستخدم النباتات، والطحالب، والبكتيريا الضوئية الأنظمةَ الضوئية لتجميع الطاقة ونقلها.

- تستخدم البكتيريا الضوئية اللاهوائية نظامًا ضوئيًّا واحدًا لإنتاج ATP من خلال عملية الفسفرة الضوئية الحلقية (الشكل 8-11).
- تؤدي الفسفرة الضوئية الحلقية إلى دوران إلكترون مهيج ذي طاقة عالية، وتعيده إلى جزيء الصّبغة لإنتاج فرق في تركيز البروتونات.
- تستخدم النباتات نظامين ضوئيين متصلين، هما: النّظام الضّوئيّ I، والنّظام الضّوئيّ II اللذين يعملان على إنتاج كلٍّ من ATP و NADPH (الشكل 8-14).
- ينقل النّظام الضّوئيّ I الإلكترونات إلى NADP فيختزله إلى NADPH.
- يعوض عن الإلكترون الذي فقده النّظام الضّوئيّ I من خلال إلكترون قادم من النّظام الضّوئيّ II.
- تعوض الإلكترونات التي يفقدها النّظام الضّوئيّ II بإلكترونات قادمة من أكسدة الماء، وينطلق O_2 خلال هذه العملية.
- يتصل النظامان الضوئيان I و II معًا من خلال سلسلة نقل الإلكترونات التي تضخ البروتونات إلى فراغ الثايلاكويد.
- يستخدم مُصنّع ATP الفرق في تركيز البروتونات لفسفرة ADP وتحويله إلى ATP عن طريق الآلية الكيموأسموزية المشابهة لما يحدث في عملية التنفس في الميتوكندريا.
- يمكن للنباتات إنتاج ATP إضافي من خلال عملية الفسفرة الضوئية الحلقية.

6-8 تثبيت الكربون - دورة كالفن (الشكل 8-16)

تصنع دورة كالفن موادّ عضوية من الكربون اللاعضوي (CO_2).

- تحتاج دورة كالفن إلى كلٍّ من CO_2، ATP و NADPH.
- تحدث تفاعلات دورة كالفن في ثلاث مراحل، هي: تثبيت الكربون، والاختزال، وإعادة التكوين.
  - يتضمن تثبيت الكربون نشاط الأنزيم روبيسكو الذي يساعد على حصول التفاعل بين CO_2 ومركب خماسي الكربون يدعى رايبولوز 1.5 - ثنائي الفوسفات، وينتج مركبًا ينقسم إلى جزيئين من مادة ثلاثية الكربون تدعى 3 - فوسفوجليسرات.
  - تحول مرحلة الاختزال 3- فوسفوجليسرات المحتوي على 3 ذرات كربون إلى جليسيرألديهايد 3 فوسفات من خلال مجموعة من التفاعلات تستهلك ATP و NADPH.
  - تسخدم مرحلة إعادة التكوين 3 - فوسفوجليسرات لتكوين رايبولوز ثنائي الفوسفات.
- يكفي تكرار تفاعلات دورة كالفن ثلاث مرات لإنتاج جزيء واحد من 3- فوسفوجليسرات.
- تستخدم تفاعلات دورة كالفن 6 مرات لإنتاج جزيئين من 3 - فوسفوجليسرات من خلال تثبيت كمية كافية من الكربون، ويمكن تحويل هذين الجزيئين إلى جزيء واحد من الجلوكوز.

7-8 التنفس الضّوئيّ

يستطيع الأنزيم روبيسكو المسؤول عن تثبيت الكربون أيضًا أن يساعد على أكسدة رايبولوز ثنائي الفوسفات، وبذلك يعكس عملية تثبيت الكربون.

- تؤدي الظروف الحارة والجافة إلى إغلاق الثغور، وتحدث انخفاضًا في تركيز CO_2 وارتفاعًا في تركيز O_2 داخل الورقة.
- نتيجة لازدياد تركيز O_2 تزداد قدرة روبيسكو على ربط الأكسجين وأكسدة رايبولوز ثنائي الفوسفات منتجًا في النهاية CO_2.
- يمكن لعملية التنفس الضّوئيّ أن تقلل إنتاج الجلوكوز بنسبة 50%.
- تستخدم نباتات C_4 آلية بديلة لتثبيت الكربون.
- تثبت نباتات C_4 الكربون من خلال إضافة CO_2 إلى مركب ثلاثي الكربون – فوسفواينول بيروفيت ليتكون مركب رباعي الكربون – أوكسالوأسيتيت. ويثبت CO_2 الذي ينطلق لاحقًا من خلال دورة كالفن.
- تقوم النباتات C_4 بتثبيت الكربون في نوع من الخلايا من خلال تفاعلات C_4 ومن ثم تطلق CO_2 في خلايا أخرى لإتمام تفاعلات دورة كالفن (الشكل 8-21).
- تستخدم نباتات عائلة السيدوم ومثيلاتها (CAM) تفاعلات C_4 في الليل، وتقوم بتفاعلات دورة كالفن في النهار في الخلية نفسها.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. تعدّ التفاعلات المعتمدة على الضَّوء مسؤولة عن إنتاج:
   أ . جلوكوز. ب. CO_2.
   جـ. ATP و NADPH. د . OH.

2. الموقع الذي تُمتص فيه الطاقة الضوئية في البلاستيدات الخضراء هو:
   أ . غشاء الثايلاكويد. ب. الغشاء الخارجي.
   جـ. اللحمة. د . أ و جـ.

3. لون الضّوء الأكثر فعالية في عملية البناء الضّوئيّ هو:
   أ . الأحمر، الأزرق والبنفسجي.
   ب. الأخضر، الأصفر والبرتقالي.
   جـ. تحت الحمراء وفوق البنفسجي.
   د. هذه الأضواء جميعها متشابهة في فعاليتها.

4. الألوان المصاحبة للأصباغ مثل الكلوروفيل والكاروتينويدات تنتج بسبب طول موجة الضوء الذي:
   أ . تمتصه الصّبغة. ب. تعكسه الصّبغة.
   جـ. تمرره الصّبغة. د . تشعه الصّبغة.

5. الوصف الذي يبين طبيعة النّظام الضّوئيّ هو أنه مجموعة من:
   أ . جزيئات الصّبغة.
   ب. الصّبغات التي تنقل طاقة الضّوء الممتص إلى مركز التفاعل.
   جـ. أغشية الثايلاكويد تكون تركيبًا يسمى الجرانا.
   د . جزيئات الكلوروفيل التي تمتص الطّاقة الضوئية وتحولها إلى ATP.

6. تختلف الصّبغة التي تعمل في مركز التفاعل عن الصّبغة التي تعمل في المعقد الهوائي الذي يجمع الطّاقة الضوئية من حيث:
   أ . صبغة مركز التفاعل هي جزيء من الكلوروفيل.
   ب. صبغات المعقد الذي يجمع الطّاقة يؤدي إلى إنعكاس الضّوء فقط.
   جـ. تفقد الصّبغة في مركز التفاعل إلكترونًا كلما امتصت الطّاقة الضوئية.
   د . لا ترتبط الأصباغ المكونة للمعقد الذي يجمع الطّاقة الضوئية بالبروتينات.

7. تُسْتَخْدَمُ الطاقةُ التي تؤدي إلى تهيج إلكترون في مركز التفاعل خلال الفسفرة الضوئية الحلقية في بكتيريا الكبريت لـ:
   أ . بناء ATP.
   ب. فسفرة البروتينات الموجودة في سلسلة نقل الإلكترونات.
   جـ. تكوين جزيئات صبغة جديدة.
   د . تهييج جزيء آخر من الأصباغ الموجودة في النّظام الضّوئيّ.

8. خلال البناء الضّوئيّ اللاحلقي يقوم النّظام الضّوئيّ I بـ______________ في حين يعمل النّظام الضّوئيّ II على ______________
   أ . تكوين ATP، إنتاج O.
   ب. اختزال NADP، أكسدة الماء.
   جـ. اختزال CO_2، أكسدة NADPH.
   د . إعادة الإلكترون إلى مركز تفاعله، اكتساب إلكترون من الماء.

9. في البلاستيدات الخضراء، توجد أعلى تراكيز من البروتونات في:
   أ . اللُّحمة. ب. فراغ الثايلاكويد.
   جـ. الغشاء البيني. د . الهوائي أو المعقد المجمع للطاقة.

10. يعيد مركز التفاعل في النّظام الضّوئيّ I الإلكترون الذي يفقده خلال عملية البناء الضّوئيّ اللاحلقي من:
    أ . إعادة تدوير الإلكترون بشكل مباشر إلى الصّبغة في مركز التفاعل.
    ب. الماء.
    جـ. النّظام الضّوئيّ II.
    د . NADPH.

11. التركيب الذي لا يرتبط بغشاء الثايلاكويد هو:
    أ . النّظام الضّوئيّ II. ب. مُصنّع ATP.
    جـ. روبيسكو. د. معقد b_6-f.

12. يتم تثبيت الكربون عند تفاعل كلّ جزيء من CO_2 مع جزيء:
    أ . رايبولوز 1،5 – ثنائي الفوسفات.
    ب. جليسيرألديهايد -3 فوسفات.
    جـ. تثبيت الكربون.
    د . تحويل الجلوكوز إلى CO_2 وإنتاج الطّاقة.

13. وظيفة دورة كالفن هي:
    أ . امتصاص طاقة الضّوء.
    ب. بناء رايبولوز ثنائي الفوسفات.
    جـ. تثبيت الكربون.
    د. تحويل الجلوكوز إلى CO_2، مما يعطي الطّاقة.

14. التنفس الضّوئيّ هو:
    أ . إنتاج الطّاقة الكيميائية ATP باستخدام طاقة الضّوء.
    ب. تثبيت الكربون باستخدام الطّاقة التي تم الحصول عليها من تفاعلات الضّوء في البناء الضّوئيّ.
    جـ. استخدام الأكسجين من قِبَلِ النباتات بوصفه مستقبلًا نهائيًّا للإلكترونات في البناء الضّوئيّ.
    د . إضافة الأكسجين إلى رايبولوز ثنائي الفوسفات ما يؤدي إلى خسارة ثاني أكسيد الكربون و ATP.

15. التكيف المتمثل في تثبيت CO_2 من الجو في الليل هو سمة مميزة لنباتات:
    أ . C_3. ب. C_4.
    جـ. عائلة السيدوم CAM. د . كلّ ما ذكر أعلاه.

أسئلة تحدٍّ

1. ادرس عملية دورة كالفن المبينة في الشكل 8-16. من أين يأتي كلّ من ATP و NADPH المستخدمين في هذا التفاعل؟ كيف تستطيع البلاستيدة الخضراء إنتاج كمية كافية من ATP لدعم حاجات دورة كالفن؟
2. قارن عملية البناء الضّوئيّ في كلّ من النباتات الخضراء والبكتيريا اللاأكسجينية.
3. هل تحتاج خلايا النباتات إلى الميتوكوندريا؟ وضِّح إجابتك.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™

الفصل 9

التواصل بين الخلايا
Cell Communication

مقدّمة

الربيع وقت التجديد والولادة من جديد. فالأشجار التي بدت ميتة، أنتجت أوراقًا جديدة، وتفتحت الأزهار من الأرض. لا يُعد الربيع ممتعًا لمن يعانون الحساسية، فحبوب اللقاح التي تبدو في الصورة المأخوذة بالمجهر الإلكتروني، والمواد المثيرة للحساسية الأخرى تنبه جهاز المناعة لإنتاج جزيء الهستامين، وجزيئات أخرى تشكل كلها إشارات خلوية. تسبب هذه الإشارات التهابًا، وإفراز مخاط، وتوسعًا في الأوعية الدموية، واستجابات أخرى، جميعها تسبب سيلان المخاط، وإدماع العين مع الحكة، وأعراضًا أخرى تشكل معًا رد فعل التهابيًّا. نُعالج أعراض الالتهاب باستعمال أدوية تدعى مضادات الهستامين التي تتدخل في نقل الإشارات الخلوية هذه. والعلاج المشهور المسمى لوراتادين (ومعروف أكثر باسم كلارتين) مثلًا يعمل بإغلاقه لمستقبلات الهستامين، ومنع عملها.

في هذا الفصل، سنبدأ بمراجعة عامة لعملية نقل الإشارات، وأنواع الخلايا المستقبلة التي تسبب الاستجابة لهذه الإشارات. ثم سننظر بمزيد من التفصيل إلى قدرة المستقبلات المختلفة على إحداث استجابة من خلية، وأخيرًا كيف تصنع الخلايا اتصالات مع بعضها.

موجز المفاهيم

9-1 نظرة شاملة على التواصل بين الخلايا

- *يُعرف الترميز بدلالة المسافة بين المصدر والمستقبل.*
- *مسارات تحويل الإشارات تقود إلى الاستجابات الخلوية.*
- *الفسفرة أساسية في السيطرة على وظيفة البروتين.*

9-2 أنواع المستقبلات

- *تعرف المستقبلات بدلالة مواقعها.*
- *المستقبلات الغشائية تتضمن ثلاثة أنواع.*
- *مستقبلات الغشاء يمكن أن تولد رُسُلًا ثانية.*

9-3 المستقبلات داخل الخلية

- *مستقبلات الهرمونات الستيرويدية تؤثر في التعبير عن الجينات.*
- *تعمل مستقبلات داخل الخلية وأخرى بوصفها أنزيمات.*

9-4 تحويل الإشارات عن طريق مفسفر المستقبل

- *يُنشِّط مفسفر تيروسين المستقبل بالفسفرة الذاتية.*
- *مناطق تيروسين المفسفَرة تتوسط التفاعل بين البروتينات.*
- *سلاسل مفسفِر البروتين الأنزيمية يمكن أن تضخم الإشارة.*
- *البروتينات القوالب (السقالات) تنظم سلاسل الأنزيم المفسفر.*
- *بروتينات Ras تربط المستقبل بسلاسل الأنزيم المفسفر.*
- *يتم إخماد نشاط مفسفر تيروسين المستقبل بالإدخال إلى الخلية.*

9-5 تحويل الإشارات عن طريق المستقبلات المقترنة ببروتين G.

- *بروتينات G تصل المستقبلات بالبروتينات المتأثرة.*
- *تُنتج البروتينات المؤثرة رسلًا ثانية متعددة..*
- *المستقبلات المختلفة يمكن أن تنتج الرسول الثاني نفسه.*
- *تحت أنواع المستقبل يمكن أن تقود إلى تأثيرات مختلفة في الخلايا المختلفة.*
- *المستقبلات المقترنة ببروتين G ومفسفر تايروسين المستقبل يمكن أن تنشط المسارات نفسها.*

9-6 التفاعل بين خلية وأخرى

- *تعطي البروتينات السطحية للخلية هويتها.*
- *وصلات الخلايا تتوسط التصاق الخلايا ببعضها.*

1-9 نظرة شاملة على التواصل بين الخلايا

التواصل بين الخلايا شائع في الطبيعة. فالترميز بين الخلايا يحدث في المخلوقات متعددة الخلايا جميعها، مشكلًا آلية لا يمكن الاستغناء عنها، وبها تؤثر خلية في أخرى. والترميز الفعال يتطلب جزيئًا للترميز يدعى **رابطًا Ligand**، وجزيئًا يرتبط به يدعى **البروتين المستقبل Receptor protein**. إن التفاعل بين هذين المكونين ينشئ عملية تحويل الإشارة، التي تتحول بها المعلومات الواردة على هيئة إشارة إلى استجابة خلوية (الشكل 9 - 1).

تستخدم خلايا المخلوقات متعددة الخلايا تشكيلة من الجزيئات بوصفها إشارات من ضمنها، وليس قصرًا عليها: الببتيدات، والبروتينات الكبيرة، والأحماض الأمينية المفردة، والنيوكليوتايدات، والستيرويدات، ودهون أخرى. حتى بعض الغازات الذائبة مثل NO (أكسيد النتريك) تستخدم بوصفها إشارات.

أي خلية في المخلوقات متعددة الخلايا تتعرض لتيار مستمر من الإشارات. وفي أي لحظة من الزمن، قد توجد مئات من الإشارات الكيميائية المختلفة في البيئة المحيطة بالخلية. كل خلية تستجيب فقط لإشارات معينة، وتهمل الأخرى، كالشخص الذي يتتبع المحادثة مع شخص أو اثنين في غرفة مزدحمة بالأصوات.

كيف « تختار» الخلية الإشارات التي تستجيب لها؟ يقرر ذلك عدد الجزيئات المستقبلة ونوعها. فعندما يقترب الرابط من بروتين مستقبل له شكل مكمل لشكل الرابط، فإن الاثنين يمكن أن يرتبطا ليشكلا معقدًا. يُحدث هذا الارتباط تغيرًا في شكل البروتين المستقبل، ما ينتج في النهاية استجابة في الخلية من خلال مسار تحويل الإشارات. بهذه الطريقة، تستجيب خلية معينة لجزيئات الترميز التي تلائم مجموعة محددة من البروتينات المستقبلة التي تملكها، وتهمل تلك التي تفتقر إلى مستقبلاتها.

يعرف الترميز بدلالة المسافة بين المصدر والمستقبل.

يمكن أن تتواصل الخلايا بواحدة من أربع آليات أساسية، استنادًا إلى المسافة بين الخلية المنتجة للإشارة والخلية المستجيبة لها بصورة أساسية (الشكل 9 - 3). وهذه الآليات هي:

(1) الاتصال المباشر (2) الترميز عن طريق الهرمون الجواري (3) الترميز عن طريق الهرمونات المفرَزة من الغدد الصماء (4) الترميز التشابكي. إضافة لاستخدام هذه الآليات الأساسية الأربع، ترسل بعض الخلايا فعلًا إشارات إلى نفسها، مفرزة إشارة ترتبط بمستقبلات محددة على الأغشية الخلوية للخلية نفسها. يعتقد أن هذه العملية التي تدعى الترميز عن طريق **الإفراز الذاتي Autocrine**، تؤدي دورًا مهمًّا في تعزيز التغيرات التطورية الجنينية، وهي مكون مهم للترميز في جهاز المناعة (الفصل الـ 51).

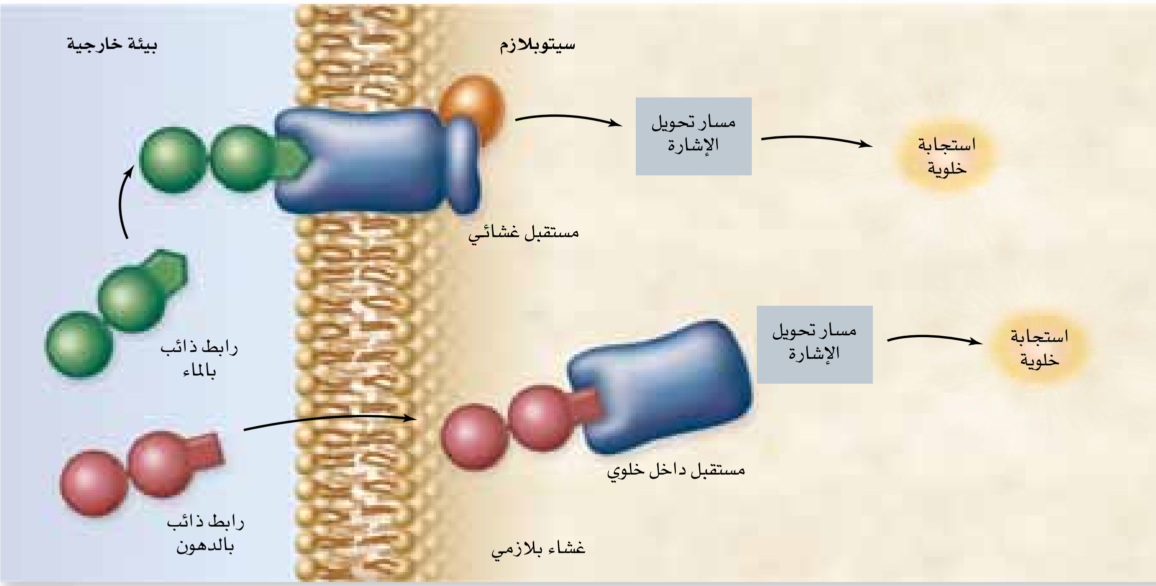
الاتصال (التماس) المباشر

كما رأيت في (الفصل الـ 50)، فإن سطح الخلية حقيقية النوى مشبع بقوة بالبروتينات والكربوهيدرات والدهون التي ترتبط، وتمتد خارجة من غشاء الخلية. وعندما تكون الخلايا قريبة من بعضها، فإن بعض الجزيئات على الغشاء الخلوي لخلية ما يمكن التعرف إليها من قبل المستقبلات على الغشاء الخلوي للخلية المجاورة. يتم كثير من التفاعلات المهمة بين الخلايا في مراحل التكوين الجنيني المبكرة عن طريق الاتصال المباشر بين سطوح الخلايا. يمكن للخلايا أن ترسل إشارات من خلال المفاصل الفجوية (الشكل 9 – 2أ). وسوف نتعرف طرق التفاعل بين الخلايا المعتمدة على الاتصال المباشر لاحقًا في هذا الفصل.

الترميز عن طريق الإفرازات الجوارية

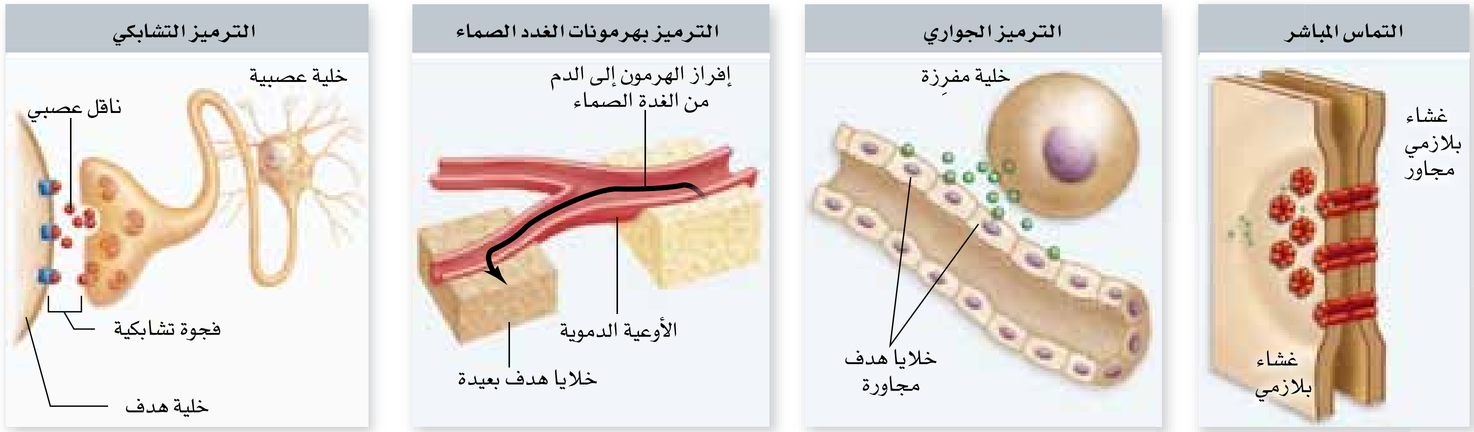
يمكن لجزيئات الإشارة التي تفرزها الخلايا أن تنتشر خلال السائل خارج الخلايا إلى الخلايا الأخرى. وإذا ما تناولت الخلايا المجاورة هذه الجزيئات، أو حطمتها الأنزيمات خارج الخلوية، أو أزيلت بسرعة من السائل خارج الخلايا بطريقة أو أخرى، فإن تأثيرها سيكون مقصورًا في الخلايا الواقعة مباشرة قرب الخلية المفرزة. تدعى الإشارات قصيرة الأمد وذات الأثر المحلي **إشارات جوارية Paracrine signals** (الشكل 9 – 2ب).

تؤدي الإشارات الجوارية، مثلها مثل الاتصال المباشر، دورًا مهمًّا في التكوين الجنيني المبكر. إذ تنسق أنشطة الخلايا المتجاورة. كذلك تتضمن الاستجابة المناعية في الفقريات ترميزًا جواريًّا بين الخلايا المناعية (الفصل الـ 51).



الشكل 9 – 1

نظرة شاملة على الترميز الخلوي. يتضمن الترميز في الخلية وجود جزيء إشارة يدعى الرابط، ومستقبلًا، ومسار تحويل الإشارة الذي يُنتج استجابة خلوية. يكون موقع المستقبل داخل الخلية للرابط غير المحب للماء الذي يستطيع عبور غشاء الخلية، أو في غشاء الخلية للرابط الذائب في الماء الذي لا يستطيع عبور الغشاء.



الشكل 9 – 2

أربعة أنواع من الترميز الخلوي. تتفاهم الخلايا، وتتواصل بطرق عدّة: **أ.** قد ترسل خليتان في تماس مباشر مع بعضهما إشارات عبر المفاصل الفجوية. **ب.** في الترميز الجواري، يكون للإفرازات الخارجة من خلية من خلية ما تأثير فقط في المنطقة المحاذية. **جـ.** في الترميز بهرمونات الغدد الصماء تُفرز الهرمونات في الجهاز الدوري للمخلوق الذي يحملها إلى الخلايا الهدف. د. الترميز عن طريق التشابك الكيميائي يتضمن بث جزيئات الإشارة، وتدعى نواقل عصبية، من خلية عصبية عبر فجوة تشابكية صغيرة إلى الخلايا الهدف.

الترميز بإفرازات الغدد الصماء

قد تدخل جزيئات الإشارة المفرزة التي تبقى في السائل خارج خلايا الجهاز الدوري للمخلوق الحي، وتنتقل خلال أرجاء الجسم كله. هذه الجزيئات طويلة الأمد، التي قد تؤثر في الخلايا البعيدة جدًا عن الخلية المفرزة تدعى **الهرمونات Hormones**، وهذا النوع من الاتصال بين الخلايا يدعى الترميز **بالغدد الصماء Endocrine signaling** (الشكل 9 – 2ج). يناقش (الفصل الـ 46) الترميز بالغدد الصماء بشكل تفصيلي. وتستخدم كل من الحيوانات والنباتات آلية الترميز هذه بشكل مكثف.

الترميز التشابكي

تتواصل خلايا الجهاز العصبي سريعًا مع الخلايا البعيدة في الحيوانات. فجزيئات الإشارة، وتدعى **نواقل عصبية Neurotransmitters**، لا تنتقل إلى الخلايا البعيدة خلال الجهاز الدوري كما تفعل الهرمونات. بل إن الامتدادات الطويلة التي تشبه الألياف للخلايا العصبية تفرز نواقل عصبية من قممها القريبة جدًا من الخلايا الهدف (الشكل 9 – 2د). إن علاقة الارتباط بين عصبون وخليته الهدف تدعى **تشابكًا كيميائيًّا Chemical synapse** ويدعى هذا النوع من التواصل **ترميزًا تشابكيًّا Synaptic signaling**. وفي حين تنتقل الإشارات الجوارية خلال السائل بين الخلايا، تعبر النواقل العصبية الفجوة التشابكية، وتبقى هناك مدة وجيزة. وسوف ندرس بشكل أوسع الترميز التشابكي في (الفصل الـ 44).

مسارات تحويل الإشارات تقود إلى الاستجابات الخلوية

إن الموجز الذي قدمناه سابقًا لأنواع الترميز وصفي، ولا يشي بالكثير عن كيفية استجابة الخلايا للإشارات. تدعى الأحداث التي تتم داخل الخلية بعد تسلّمها للإشارة **تحويل الإشارة Signal transduction**. تشكل هذه الأحداث مسارات محددة تقود إلى استجابة الخلية للإشارة التي تسلّمتها المستقبلات. وقد حدث انفجار معرفي فيما يتعلق بمسارات تحويل الإشارات في السنوات الأخيرة، ما يشير إلى درجة عالية من التعقيد تفسر لنا كيف يمكن لأنواع مختلفة من الخلايا، في بعض الحالات، أن تبدي الاستجابة نفسها للإشارات المختلفة.

وفي حالات أخرى يمكن لأنواع مختلفة من الخلايا أن تعطي استجابات مختلفة للإشارة نفسها.

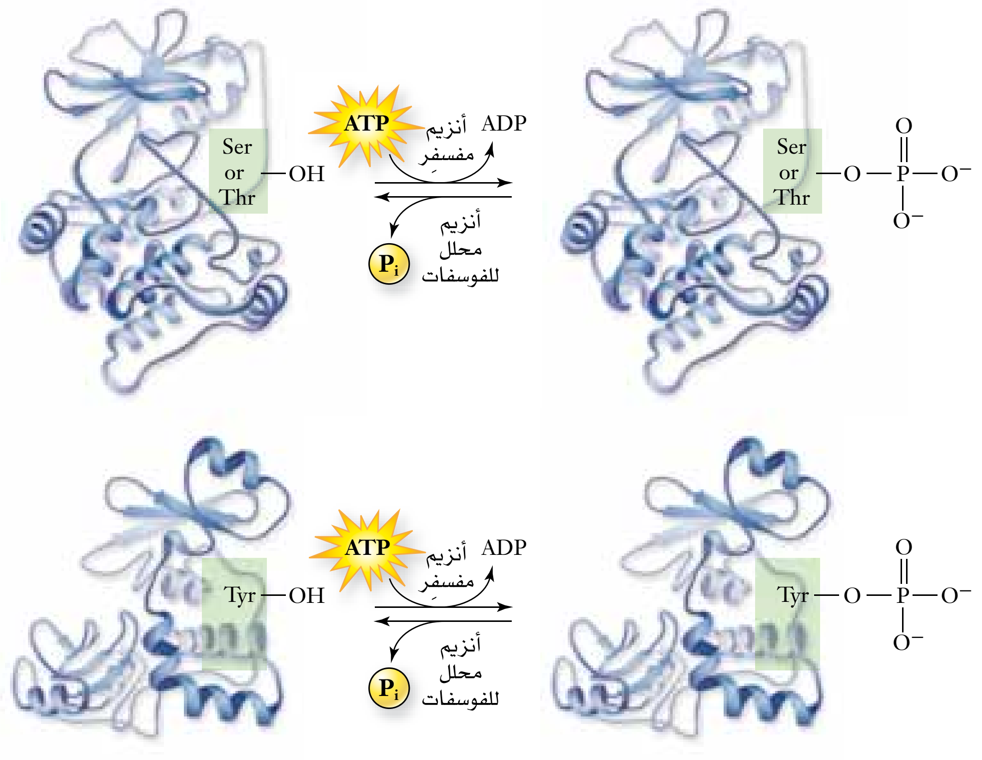
مثلًا، تستجيب أنواع مختلفة من الخلايا للهرمون جلوكاجون بتحرير الجلوكوز وتحريكه بوصفه جزءًا من آليات الجسم للسيطرة على جلوكوز الدم (الفصل 46). يتضمن هذا الأمر تحطيم جليكوجين إلى جلوكوز، وتنشيط الجينات المشفرة للأنزيمات الضرورية لتصنيع الجلوكوز. في المقابل، للهرمون إبينفرين تأثيرات معاكسة في أنواع مختلفة من الخلايا، فكلنا عايشنا حالة من الخوف أو الفزع عند حادث مفاجئ، ينبض قلبك بشكل أسرع، وتشعر بتيقظ أكبر، وقد تشعر بأن شعر جلدك ينتصب. كل ذلك نتيجة لإفراز جسمك هرمون إبينفرين (يدعى أيضًا أدرنالين) في تيار الدم. يقود هذا إلى حالة الاستعداد المرتفع لليقظة، وزيادة في نبض القلب والطاقة التي تُعدك للاستجابة للأوضاع الطارئة المتطرفة. تعتمد هذه الآثار المختلفة لإبينفرين على أنواع مختلفة من الخلايا التي لديها مستقبلات لهذا الهرمون. ففي الكبد، تُحفز الخلايا لتحريك جلوكوز، في حين تنقبض خلايا القلب العضلية بقوة أكبر لزيادة تدفق الدم. إضافة إلى ذلك، تستجيب الأوعية الدموية بالتوسع في بعض المناطق وبالتقلص في أخرى، لإعادة توجيه الدم نحو الكبد، والقلب، والعضلات الهيكلية. تكشف هذه التفاعلات المختلفة عن حقيقة أن كل نوع من الخلايا لديه مستقبل لإبينفرين، ولكن مجموعات مختلفة من البروتينات هي التي تستجيب لهذه الإشارة.

الفسفرة أساسية في السيطرة على وظيفة البروتين

إن وظيفة مسار تحويل الإشارة هي تغيير كلّ من سلوك الخلية و طبيعتها. هذا فعل قد يتطلب تغيير تركيب البروتينات التي تشكل الخلية، أو تغيير نشاط البروتينات الخلوية. كثير من البروتينات تكون خامدة النشاط، أو غير وظيفية عندما تخلَّق في البداية، وهي تحتاج إلى تحوير بعد بنائها لكي تصبح نشطة وفعالة. في حالات أخرى، قد يتطلب البروتين تحويرًا لكي يصبح خامد النشاط. وتشكل عملية إضافة مجموعات الفوسفات أو إزالتها (وتدعيان على التوالي **فسفرة Phosphorylation** و**إزالة الفسفرة Dephosphorylation**) مصدرًا رئيسًا للسيطرة على وظيفة البروتين.

الشكل 9 – 3

فسفرة البروتينات. يُسيطر على كثير من البروتينات من خلال الفسفرة: فهي تصبح نشطة بالفسفرة، ويخمد نشاطها بإزالتها، أو العكس. الأنزيمات التي تضيف مجموعة فوسفات تدعى أنزيمات مفسفرة. تشكل هذه طائفتين بناء على الحمض الأميني الذي تضاف مجموعة الفوسفات إليه، فهي إما سيرين / ثريونين أو مفسفرات تايروسين. يمكن عكس أثر المفسفرات بأنزيم آخر هو محلل فوسفات البروتين.



وكما تعلمت في الفصول السابقة، كانت النتيجة النهائية للمسارات الأيضية للتنفس الخلوي والبناء الضوئي هي فسفرة ADP ليصبح ATP. ويستطيع ATP المُصَنّع بهذه الطريقة أن يمنح مجموعات فوسفات للبروتينات. تُغير فسفرة البروتينات وظائفها ما يسمح لها بنقل المعلومات من الإشارة خارج الخلوية عبر مسار تحويل الإشارة.

الأنزيمات مفسفرة البروتين

تدعى طائفة الأنزيمات التي تنقل مجموعات فوسفات من ATP إلى البروتينات أنزيمات فسفرة البروتين أو كاينيز البروتين *protein kinase*. يمكن إضافة مجموعات الفوسفات هذه إلى الأحماض الأمينية الثلاثة التي تحتوي مجموعة هيدروكسيل OH بوصفها جزءًا من مجموعتها الجانبية R ألا وهي: سيرين، وثريونين، وتايروسين. وتُصنف الأنزيمات مفسفرة البروتين اعتمادًا على أي من هذه المواد الثلاث يتم تغييرها (الشكل 9 – 3). وتقع معظم مفسفرات البروتين السيتوبلازمية في طائفة مفسفرات سيرين، أو ثريونين.

محللات الفوسفات

يعود جزء من السبب في تعدد استعمال الفسفرة بوصفه شكلًا من أشكال تحوير البروتين إلى أنه قابل للانعكاس. فهناك طائفة أخرى من الأنزيمات تدعى **محللات الفوسفات Phosphatases** تزيل مجموعة الفوسفات، عاكسة بذلك أثر المفسفرات (انظر الشكل 9 -3). وعليه، فالبروتين الذي ينشط بوجود الأنزيم المفسفر يمكن إخماد نشاطه بالأنزيم محلل الفوسفات، أو العكس.

تتضمن عملية التواصل بين الخلايا إشارات كيميائية، أو رابطًا يرتبط إلى مستقبلات خلوية. ارتباط الرابط إلى مستقبل ينشئ مسارًا لنقل الإشارة يقود إلى الاستجابة الخلوية. قد يكون للخلايا المختلفة الاستجابة نفسها للإشارة نفسها، والإشارة نفسها قد تحدث استجابات مختلفة في الخلايا المختلفة. عملية فسفرة البروتين – وإزالة فسفرته هي آلية شائعة للسيطرة على وظائف البروتين الموجود في مسارات الترميز.

2-9 أنواع المستقبلات

الخطوة الأولى في فهم ترميز الخلايا، هي النظر إلى المستقبلات نفسها؛ فالخلايا يجب أن يكون لديها مستقبل محدد لتكون قادرة على الاستجابة لجزيء إشارة معين. إن التفاعل بين مستقبل ما والرابط الخاص به مثال على التعرف الجزيئي، وهو العملية التي يتلاءم بها جزيء ما بشكل محدد بناءً على شكله الفراغي مع جزيء آخر. يُحدث هذا التفاعل تغييرات دقيقة في تركيب المستقبل، وبهذا يتم تنشيطه. وتشكل هذه بداية لأي مسار من مسارات نقل الإشارة.

تعرف المستقبلات بدلالة موقعها

تعتمد طبيعة الجزيئات المستقبلة على مواقعها، وعلى نوع الرابط الذي ترتبط به. الأنواع الرئيسة للمستقبلات هي تلك التي ترتبط بالرابط داخل الخلية (**مستقبلات داخل الخلية Intracellular receptors**) وتلك التي ترتبط بالرابط خارج الخلية (**مستقبلات سطح الخلية أو مستقبلات غشائية Cell surface receptors** أو **Membrane receptors**). المستقبلات الغشائية تتألف من بروتينات عبر غشائية تكون على اتصال مع كل من السيتوبلازم والبيئة خارج الخلايا. ويلخص (الجدول 9 – 1) أنواع المستقبلات وآليات التواصل الأخرى التي سنناقشها في هذا الفصل.

المستقبلات الغشائية تتضمن ثلاثة أنواع

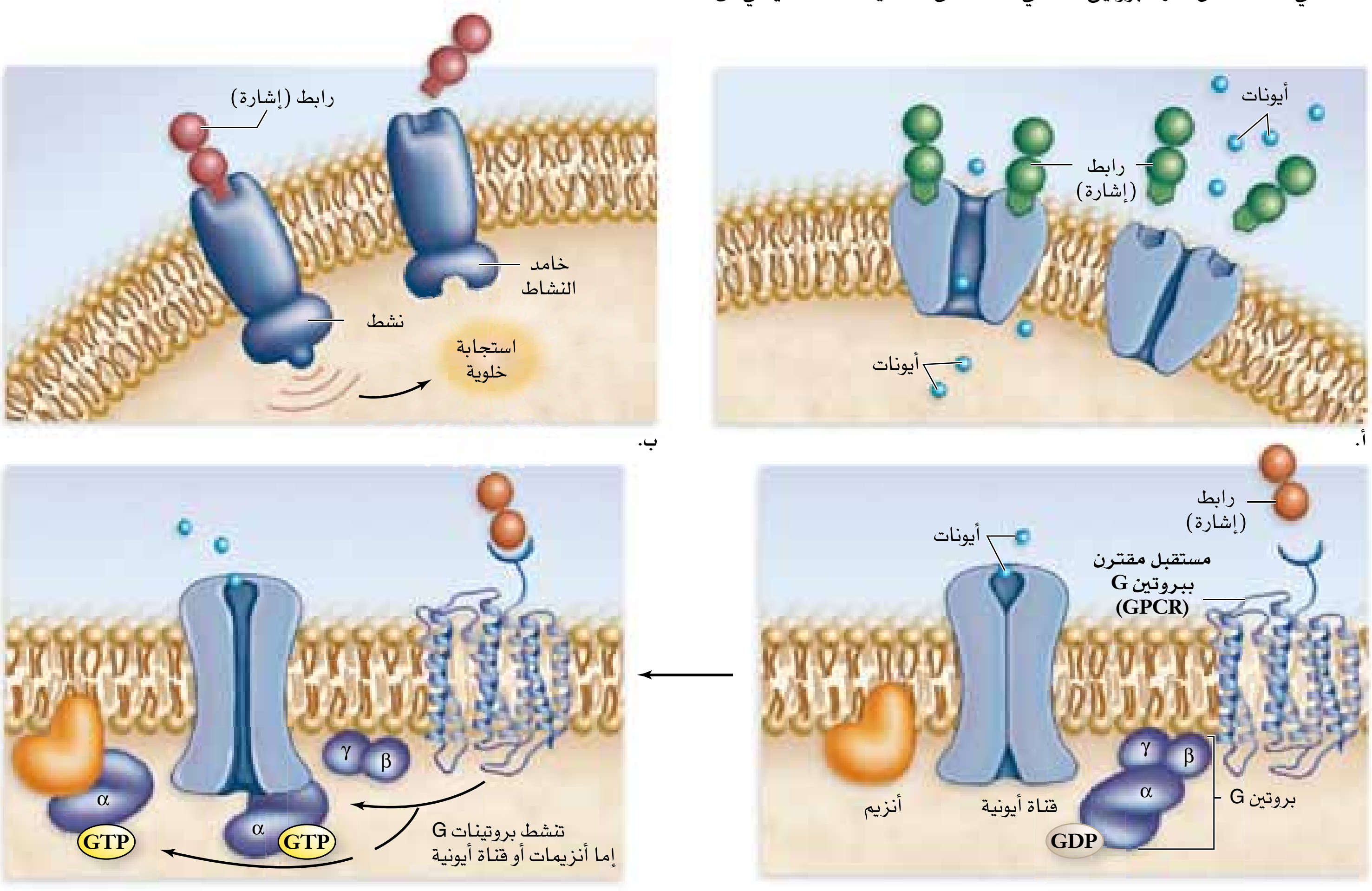
عندما يكون المستقبل بروتينًا عبر غشائي، يستطيع الرابط الارتباط بالمستقبل خارج الخلية، ولا يعبر الغشاء البلازمي أبدًا. في هذه الحال، يكون المستقبل نفسه – وليس جزيء الإشارة – مسؤولًا عن انتقال المعلومات عبر الغشاء. يمكن تقسيم مستقبلات الغشاء بناءً على تركيبها ووظائفها.

الجدول 9-1	المستقبلات ذات العلاقة بالترميز في الخلايا		
نوع المستقبل	التركيب	الوظيفة	مثال
مستقبلات داخل الخلايا	لا يوجد موقع ارتباط للإشارة خارج الخلية.	يستقبل إشارات من جزيئات صغيرة ذائبة بالدهون، أو غير مشحونة، أو غير مستقطبة.	مستقبلات أكسيد النتريك، الهرمونات الستيرويدية، فيتامين D، هرمونات الغدة الدرقية.
مستقبلات سطح الخلية			
قنوات أيونية مبوبة كيميائيًّا	بروتين عبر غشائي متعدد العبور يشكل ثقبًا مركزيًّا.	«بوابات» جزيئية تُحفز كيميائيًّا لتفتح أو تغلق.	العصبونـات
مستقبلات أنزيمية	بروتين عبر غشائي وحيد العبور.	يرتبط بالإشارة خارج الخلية، ويحفز استجابة داخل الخلية.	فسفرة عن طريق مفسفرات البروتين.
مستقبلات مقترنة ببروتين	بروتين عبر غشائي سباعي العبور، له موقع ارتباط سيتوبلامي لبروتينG	ارتباط الإشارة بالمستقبل يسبب ارتباط GTP إلى بروتين G. بروتين G المرتبط به GTP ينفصل ليسلّم الإشارة إلى داخل الخلية.	الهرمونات الببتيدية وخلايا العصي في العين.

المستقبلات المرتبطة بقنوات

القنوات الأيونية المبوّبة كيميائيًّا هي بروتينات مستقبلة تسمح بعبور الأيونات (الشكل 9 - 4أ).

إن المستقبلات البروتينية التي ترتبط بكثير من النواقل العصبية، لها التركيب الأساسي نفسه. فكل منها بروتين غشائي له مناطق غشائية عدة، ما يعني أن سلسلة الأحماض الأمينية تعبر الغشاء البلازمي جيئة وذهابًا مرات عدة. ويوجد في مركز البروتين ثقب يوصل السائل خارج الخلايا بالسيتوبلازم. ويكون الثقب من الكبر، بحيث تعبره الأيونات. لذا، فإن البروتين يقوم بوظيفة **قناة أيونية Ion channel**.



الشكل 9 – 4

مستقبلات سطح الخلية. أ. القنوات الأيونية المبوبة كيميائيًّا هي بروتينات تشكل ثقبًا في الغشاء البلازمي. يفتح هذا الثقب أو يغلق عن طريق إشارة كيميائية. تكون هذه عادة انتقائية، إذ تسمح بمرور نوع واحد من الأيونات فقط. **ب.** المستقبلات الأنزيمية هي بروتينات غشائية مكملة تربط الإشارة على السطح خارج الخلايا. تقوم بعد ذلك منطقة التحفيز الواقعة على الجزء السيتوبلازمي ببث الإشارة بأن تعمل بوصفها أنزيمًا في السيتوبلازم. **ج.** المستقبلات المقترنة ببروتين G ترتبط بالإشارة خارج الخلية وببروتينات G داخل الخلية. **د.** تحفز بروتينات G بعد ذلك أنزيمًا أو قناة أيونية، ميسّرة بذلك مرور الإشارة من سطح الخلية إلى داخلها.

ويقال عن القناة: إنها مبوّبة كيميائيًّا؛ لأنها تفتح فقط عندما ترتبط مادة كيميائية (الناقل العصبي) بها. أما نوع الأيون المنقول عبر الغشاء عندما تفتح القناة الأيونية المبوّبة كيميائيًّا فيعتمد على شكل شحنة القناة وتركيبها. فكل من أيونات الصوديوم، والبوتاسيوم، والكالسيوم والكلور، له قناته الأيونية الخاصة به.

يعمل مستقبل مادة الأستيل كولين الموجود في أغشية خلايا العضلات بوصفه قناة للصوديوم. فعندما يرتبط المستقبل بالرابط الخاص به، أي بالناقل العصبي أستيل كولين، تفتح القناة سامحة للصوديوم بالتدفق إلى داخل الخلية العضلية. وتشكل هذه خطوة حرجة تربط الإشارة القادمة من العصبون الحركي بانقباض الخلية العضلية (الفصل الـ 44).

المستقبلات الأنزيمية

كثير من مستقبلات سطح الخلية، تعمل بوصفها أنزيمات، أو أنها مرتبطة مباشرة بأنزيمات (الشكل 9-4 ب). عندما يرتبط جزيء الإشارة بالمستقبل، فهو ينشط أنزيميًّا. وفي معظم الحالات تكون هذه الأنزيمات **مفسفرة للبروتين Protein kinases** تقريبًا، وهي أنزيمات تضيف مجموعات فوسفات إلى البروتينات. وسنناقش هذه المستقبلات في جزء آخر من هذا الفصل لاحقًا.

المستقبلات المقترنة ببروتين *G*

الطائفة الثالثة من مستقبلات سطح الخلية تعمل بشكل غير مباشر على أنزيمات، أو على قنوات أيونية موجودة في الغشاء البلازمي، بمساعدة بروتين يدعى **بروتين G** (**G protein**). سُمِّي بروتين G هكذا؛ لأنه يرتبط بنيوكليوتايد جوانوسين ثلاثي الفوسفات (GTP)، ويمكن النظر إليه على أنه يدخل بين المستقبل والأنزيم (المتأثر). هذا يعني أن الرابط يرتبط بالمستقبل وينشطه، وهذا ينشط بروتين G الذي ينشط بدوره بروتينًا متأثرًا (الشكل 9 – 4 ج)؛ هذه المستقبلات موصوفة أيضًا بالتفصيل لاحقًا.

مستقبلات الغشاء يمكن أن تولد رُسُلًا ثانية

بعض المستقبلات الأنزيمية، ومعظم المستقبلات المقترنة ببروتين G تستخدم مواد أخرى لنقل الرسالة داخل السيتوبلازم. تُغير هذه المواد، وهي جزيئات صغيرة أو أيونات، ويُدعى أحدها **الرسول الثاني Second messenger**، سلوك البروتينات الخلوية بالارتباط بها وتغيير شكلها. (يُعد جزيء الإشارة الأصلي «الرسول الأول»). هناك رسولان آخران شائعان هما **أدينوسين ثنائي الفوسفات الحلقي Cyclic adenosine monophosphate** ويدعى اختصارًا **Cyclic AMP** أو حتى **cAMP**، وأيونات الكالسيوم. سوف نستقصي دور كل من هذين الرسولين بالتفصيل في جزء لاحق.

المستقبلات يمكن أن تكون داخلية (مستقبلات داخل الخلية) أو خارجية (مستقبلات غشائية). تشمل المستقبلات الغشائية مستقبلات مرتبطة بالقنوات، ومستقبلات أنزيمية، ومستقبلات مقترنة ببروتين G. يتضمن تحويل الإشارة عبر المستقبلات الغشائية غالبًا إنتاج جزيء ترميز ثانٍ، أو رسول ثانٍ داخل الخلية.

3-9 المستقبلات داخل الخلية

كثير من إشارات الخلايا جزيئات ذائبة بالدهون، أو صغيرة جدًا، وتستطيع المرور بيسر خلال الغشاء البلازمي للخلية الهدف، وإلى داخل الخلية، حيث تتفاعل مع مستقبلات داخلها. بعض هذه الروابط يرتبط بمستقبلات بروتينية موجودة في السيتوبلازم، وبعضها الآخر يعبر الغلاف النووي كذلك، ويرتبط بمستقبلات داخل النواة.

مستقبلات الهرمونات الستيرويدية تؤثر في التعبير عن الجينات

يُعد عمل مستقبلات الهرمونات الستيرويدية الأبسط والأكثر مباشرة من بين أنواع المستقبلات كلها التي ناقشناها في هذا. تشكل الهرمونات الستيرويدية طائفة كبيرة من المركبات التي تشترك في تركيب غير مستقطب مشترك. فهرمونات إستروجين وبروجستيرون وتستوستيرون كلها ذات علاقة بالتطور الجنسي وبالسلوك (الفصل الـ 52). هناك هرمونات ستيرويدية أخرى، مثل كورتيزول، لها تأثيرات مختلفة اعتمادًا على النسيج الهدف، وتتراوح بين تحريك الجلوكوز وتحريره إلى تثبيط خلايا الدم البيضاء، للسيطرة على الالتهاب. ويُعد تأثيرها الضار للالتهاب هو الأساس في استخدامها في الطب.

يسمح التركيب غير المستقطب لهذه الهرمونات، أن تعبر غشاء الخلية، وترتبط بمستقبلات داخل الخلايا. إن موقع مستقبلات الهرمونات الستيرويدية قبل ارتباط الهرمون يكون في السيتوبلازم، ولكن الموقع الأساسي لعملها هو داخل النواة. يسبب ارتباط الهرمون بالمستقبل انتقال المعقد من السيتوبلازم إلى النواة (الشكل 9 – 5). ونظرًا لأن معقد الرابط – المستقبل يعبر كامل المسافة إلى نواة الخلية، فإن هذه المستقبلات غالبًا ما تدعى **مستقبلات نووية Nuclear receptors**.

عمل مستقبل الستيرويدات

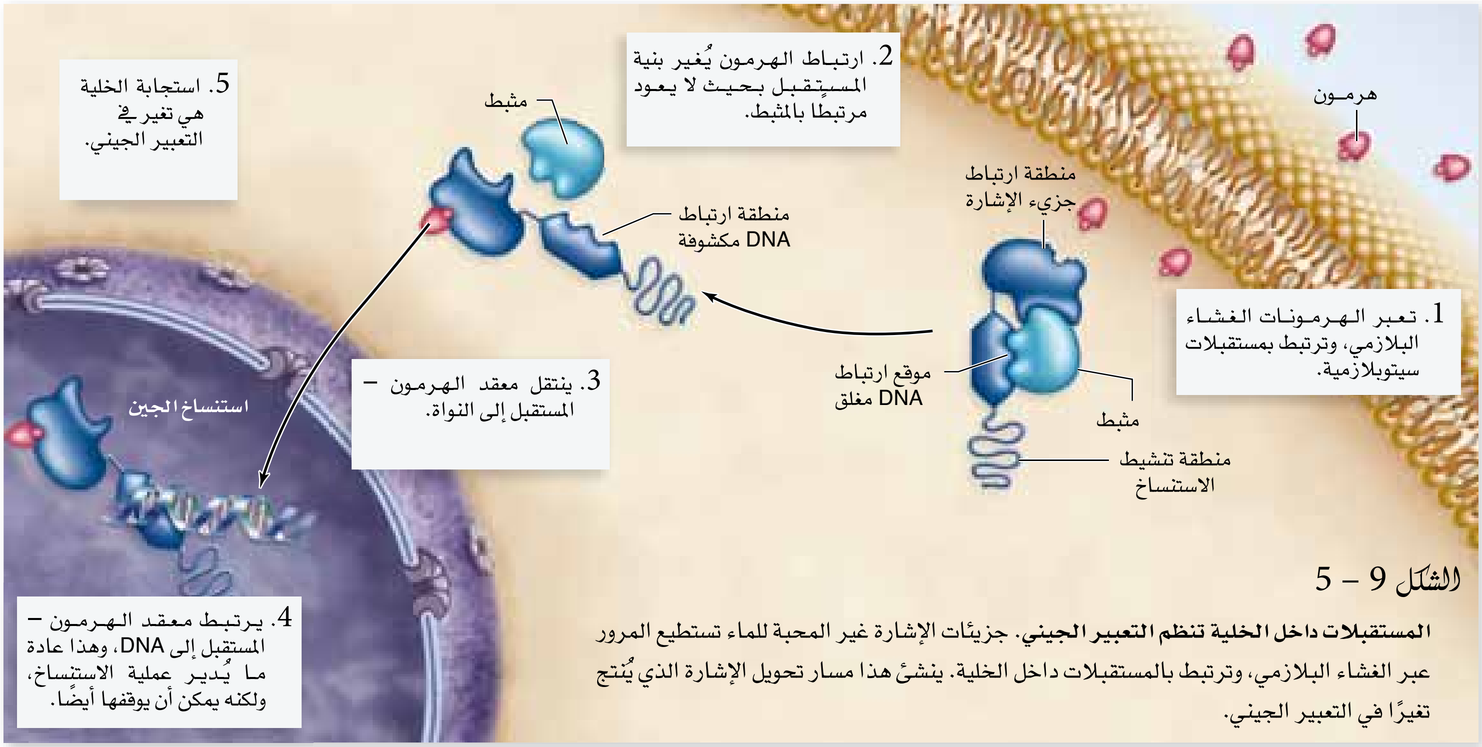
إن الوظيفة الأساسية لمستقبلات الهرمونات الستيرويدية، ولمستقبلات عدد من جزيئات الإشارة الصغيرة الذائبة بالدهون مثل فيتامين D وهرمونات الدرقية، هي أنها تعمل بوصفها منظمات للتعبير عن الجينات (انظر الفصل 16).

كل هذه المستقبلات لها تراكيب متماثلة؛ فالجينات المشفرة لها يبدو أنها أحفاد تطورية لجين سلفي واحد، ونظرًا لوجود هذا التشابه التركيبي، فإنها تشكل جميعًا جزءًا من فوق عائلة *superfamily* المستقبل النووي.

كل من هذه المستقبلات له ثلاث مناطق وظيفية، هي:

1) منطقة ارتباط بالهرمون.
2) منطقة ارتباط بـ DNA.
3) منطقة تستطيع الارتباط بالمنشطات المرافقة لكي تؤثر في مستوى استنساخ الجين.

لا يستطيع المستقبل في حالته الخامدة (غير النشطة)، بشكل مثالي، أن يرتبط بـ DNA لأن بروتينًا مثبطًا يحتل موقع ارتباط DNA. عندما يرتبط جزيء الإشارة إلى منطقة الارتباط بالهرمون، تتغير بنية المستقبل وشكله، فيحرر المادة المثبطة ما يكشف منطقة ارتباط DNA، سامحًا للمستقبل بالتعلق بتتابع محدد من النيوكليوتايدات في DNA (انظر الشكل 9–5). هذا الارتباط ينشط (أو في حالات قليلة يثبط) جينات محددة، تقع في الغالب مجاورة للتتابع المرتبط بالمستقبل. في حالة الكورتيزول، وهو هرمون منظم لأيض الكربوهيدرات، ويستطيع زيادة مستوى الجلوكوز في الخلايا، هناك عدد من الجينات المختلفة ذات العلاقة ببناء الجلوكوز لديها مواقع ارتباط لمعقد الهرمون-المستقبل.



الشكل 9 – 5

المستقبلات داخل الخلية تنظم التعبير الجيني. جزيئات الإشارة غير المحبة للماء تستطيع المرور عبر الغشاء البلازمي، وترتبط بالمستقبلات داخل الخلية. ينشئ هذا مسار تحويل الإشارة الذي يُنتج تغيرًا في التعبير الجيني.

الروابط الذائبة بالدهون التي تتعرف إليها المستقبلات داخل الخلية تميل للدوران في الدم مدة أطول من الإشارات الذائبة بالماء. فمعظم الهرمونات الذائبة بالماء تتحطم خلال دقائق، والنواقل العصبية تتحطم خلال ثوانٍ أو حتى في أجزاء عدة من الألف من الثانية (مليثواني). في المقابل، قد يستمر بقاء الهرمونات الستيرويدية مثل كورتيزول وإستروجين، ساعـات.

النوعية ودور المنشطات المرافقة

يمكن أن تتباين استجابة الخلية الهدف لإشارة ذائبة بالدهون بشكل هائل اعتمادًا على طبيعة الخلية. هذه الصفة صحيحة حتى عندما تمتلك الخلايا الهدف المختلفة المستقبل نفسه داخل الخلية. ويبدو الأمر محيرًا إذا ما افترضنا أن المستقبل البروتيني يرتبط بتتابع DNA محدد، وهذا هو نفسه في الخلايا جميعها. يمكن تفسير ذلك جزيئًا استنادًا إلى أن المستقبلات تعمل بالتعاون مع **منشطات مرافقة Coactivators**، إن عدد هذه الجزيئات وطبيعتها قد يختلف من خلية إلى أخرى. وهكذا، فاستجابة الخلية لا تعتمد على المستقبلات فحسب، بل على المنشطات المرافقة الموجودة.

فالهرمون إستروجين له تأثيرات مختلفة في أنسجة الرحم عنها في نسيج الثدي. هذه الاستجابات المختلفة تتوسطها منشطات مرافقة مختلفة، وليس وجود المستقبل أو غيابه في النسيجين. ففي نسيج الثدي، يغيب منشط مرافق حرج ومهم، ولهذا يتفاعل معقد الهرمون – المستقبل بدلًا من ذلك مع بروتين آخر يعمل على تخفيض التعبير عن الجين وتقليله. أما في نسيج الرحم، فإن المنشط المرافق موجود، ويتم تحفيز التعبير عن الجينات التي تشفر البروتينات ذات العلاقة بإعداد الرحم للحمل.

تعمل مستقبلات داخل الخلية أخرى بوصفها أنزيمات

أحد الأمثلة المثيرة للاهتمام لمستقبل يعمل بوصفه أنزيمًا يوجد في مستقبل أكسيد النتريك (NO). ينتشر جزيء الغاز الصغير هذا بسرعة خارجًا من الخلايا التي يُنتج بها، ويمر مباشرة إلى الخلايا المجاورة، حيث يرتبط بالأنزيم محلق جوانيل.

يؤدي ارتباط NO إلى تنشيط هذا الأنزيم، ممكنًا إياه من تحفيز بناء **جوانوسين أحادي الفوسفات الحلقي Cyclic guanosine monophosphate؛ cGMP**، وهو رسول داخل الخلية يُنتج استجابات خلوية محددة، مثل انبساط خلايا العضلات الملساء.

عندما يرسل الدماغ إشارة عصبية لانبساط العضلات الملساء الموجودة في جدران الأوعية الدموية للفقريات، يرتبط أستيل كولين الذي تفرزه الخلايا العصبية إلى مستقبلاته على الخلايا الطلائية، الداخلية. يسبب هذا زيادة في تركيز الكالسيوم داخل الخلايا الطلائية، وينبه أنزيم مخلّق أكسيد النتريك الذي ينتج NO. ينتشر NO إلى الخلايا الملساء، حيث يزيد تركيز cGMP ما يقود إلى الانبساط. يسمح هذا الانبساط للوعاء الدموي بالتوسع وزيادة تدفق الدم، وهذا يفسر سر استعمال مادة نيتروجلسرين في معالجة آلام الذبحة الصدرية التي يُسببها انقباض الأوعية الدموية في القلب. فمادة نيتروجلسرين تحولها الخلايا إلى أكسيد نتريك، وهذا يعمل بعدها لإحداث النشاط في الأوعية الدموية.

يعمل عقار سايدنأفيل (مشهور باسم فياجرا) أيضًا من خلال مسار تحويل الإشارة بالارتباط إلى (وتثبيط) الأنزيم محلل ثنائي الإستر الفوسفاتي لـ cGMP الذي يحطم cGMP. يحافظ هذا التثبيط على مستوى cGMP مرتفعًا وهذا ينبه إنتاج NO. إن السبب في التأثير الانتقائي للفياجرا، هو أنه يرتبط إلى شكل من الأنزيم cGMP محلل ثنائي الإستر الفوسفاتي الموجود في خلايا العضو الذكري للرجل، وهذا يسمح بانبساط العضلات الملساء في النسيج الانتصابي ما يزيد من تدفق الدم.

جزيئات الترميز غير المحبة للماء يمكن أن تعبر الغشاء، وترتبط بمستقبلات داخل الخلية. يعمل مستقبل الهرمونات الستيرويدية بالتأثير في التعبير عن الجينات مباشرة. حال ارتباط الهرمون، ينتقل معقد الهرمون– المستقبل إلى داخل النواة، وينشّط (وفي بعض الأحيان يثبط) التعبير عن الجينات. يتطلب هذا الأمر أيضًا بروتينًا آخر يدعى المنشّط المرافق الذي يعمل بتعاون مع الهرمون- المستقبل. لذا، فإن استجابة الخلية للهرمون تعتمد على وجود كل من المستقبل، والمنشط المرافق كذلك.

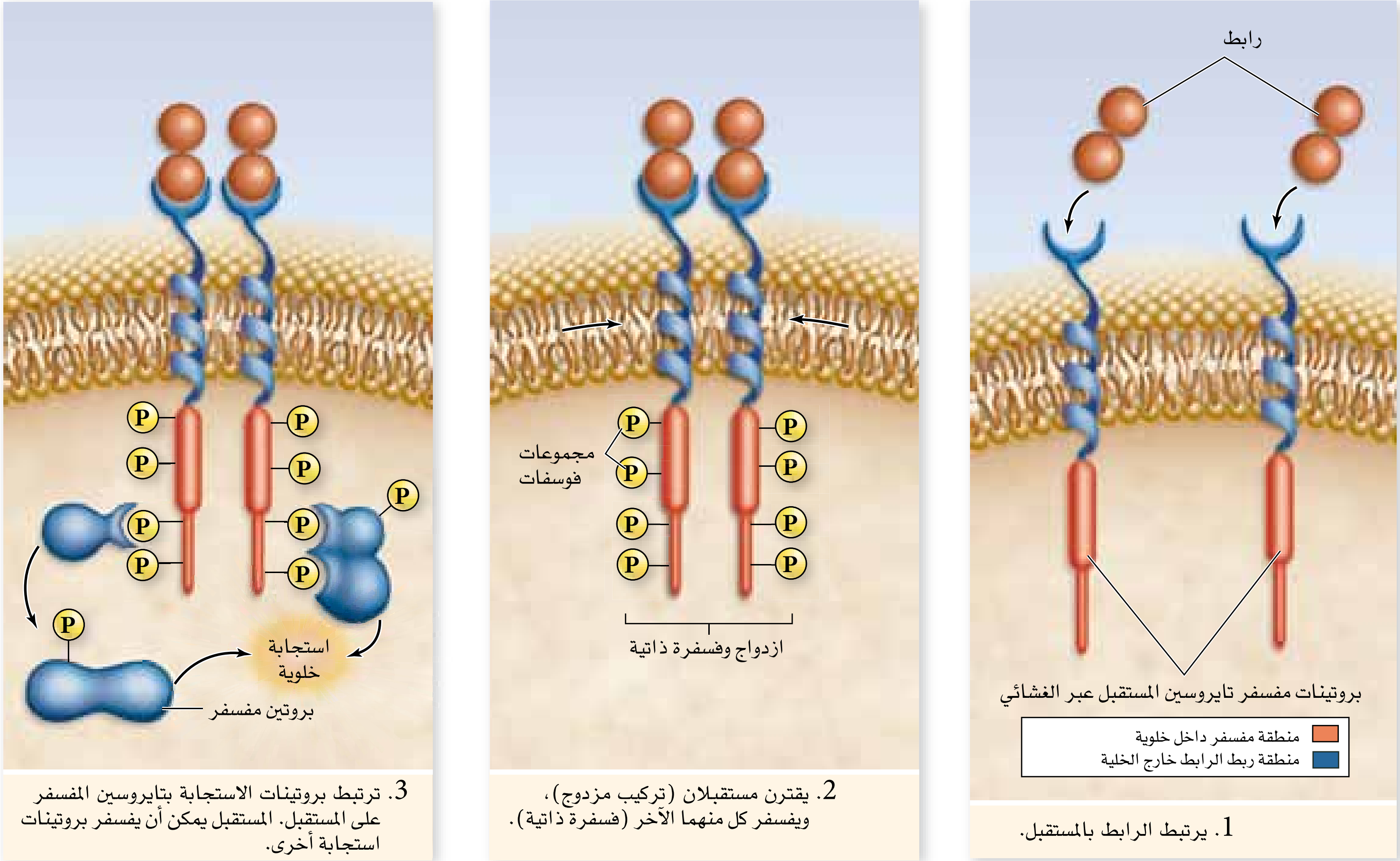
4-9 تحويل الإشارة عن طريق مفسفر المستقبل

لقد قرأت فيما سبق من هذا الفصل أن الأنزيم مفسفر البروتين يفسفر البروتينات ليغير وظيفتها، وأن أكثر الأنزيمات شيوعًا تلك التي تعمل على الأحماض الأمينية سيرين وثريونين وتايروسين. يؤثر **مفسفر تايروسين المستقبل Receptor tyrosine kinase** في دورة الخلية، وهجرة الخلايا، وأيضها، وتضاعفها – بشكل أساسي، نواحي الخلية كلّها تتأثر بالترميز عن طريق هذه المستقبلات – إن حدوث تغير في وظائف هذه المستقبلات ومسارات ترميزها يمكن أن يؤدي إلى حدوث السرطان في الإنسان، وفي حيوانات أخرى.

بعض الأمثلة المبكرة للجينات المسببة للسرطان، أو الجينات المسرطنة oncogenes، تتضمن وظيفة مفسفر تايروسين المستقبل (موصوفة في الفصل 10). فالفيروس المسبب للسرطان في القردة يحمل جينًا لعامل النمو المشتق من الصفائح الدموية. عندما يصيب الفيروس خلية ما، تنتج الخلية كميات كبيرة من عامل النمو المشتق من الصفائح وتفرزها، مسببة زيادة في نمو الخلايا المحيطة. يحمل فيروس آخر، فيروس توليد خلايا الدم في الطيور، شكلًا معتلًّا من مستقبل عامل النمو البَشري الذي يفتقر إلى معظم جزئه خارج الخلايا. عندما يصيب هذا الفيروس خلية ما، فإن المستقبل المعتل الناتج يبقى عالقًا في حالة نشاط. الترميز المستمر من هذا المستقبل يقود إلى خلايا فقدت قدرتها على السيطرة الطبيعية على النمو.

يتعرف مفسفر تايروسين المستقبل روابط محبة للماء، ويشكل طائفة كبيرة من المستقبلات الغشائية في الخلايا الحيوانية. تمتلك النباتات مستقبلات ذات تركيب إجمالي ووظيفة مشابهين، ولكنها من نوع مفسفر سيرين وثريونين. هذه المستقبلات النباتية سميت **مفسفر مستقبل النبات Plant receptor kinase**.

ولأن هذه المستقبلات تنجز وظائف متشابهة في خلايا النبات والحيوان، ولكنها تختلف في موادها الأساس، فإن تضاعف كل نوع وانشقاقه من مفسفر المستقبل ربما حدث بعد انشقاق مملكتي النبات والحيوان. ويعتقد أن تضاعف هذه الأنواع من جزيئات الترميز جاء مصادفة مع التطور المستقل لظهور تعدد الخلايا في كل مجموعة. وفي هذا الجزء، سنركّز على عائلة مفسفر تايروسين المستقبل التي درست بشكل مكثف في تشكيلة من الخلايا الحيوانية.



الشكل 9 – 6

ينشط مفسفر تايروسين المستقبل. تربط هذه المستقبلات الغشائية هرمونات أو عوامل نمو تكون محبةً للماء، ولا تستطيع عبور الغشاء. والمستقبل هو بروتين عبر غشائي له منطقة ارتباط للرابط واقعة خارج الخلية، وإن له منطقة مفسفر داخل الخلية. يبدأ مسار تحويل الإشارة بربط بروتينات استجابة إلى تايروسين المفسفَر على المستقبل وعن طريق فسفرة المستقبل لبروتينات الاستجابة.

ينشِّط مفسفر تايروسين المستقبل بالفسفرة الذاتية

لمفسفر تايروسين المستقبل تركيب بسيط نسبيًّا، إذ يتكون من منطقة عبر غشائية مفردة تعلق المستقبل بالغشاء، ومن منطقة ارتباط بالرابط خارج الخلية، ومن منطقة مفسفر داخل الخلية. تحتوي منطقة المفسفر على موقع التحفيز في المستقبل الذي يعمل بوصفه مفسفر بروتين يضيف مجموعات فوسفات إلى الحمض الأميني تايروسين. حال ارتباط الرابط بمستقبل نوعي محدد، يرتبط اثنان من معقدات الرابط- المستقبل معًا (يشار إلى ذلك غالبًا بأنه ازدواج) ويفسفر كل منهما الآخر، وهي عملية تدعى فسفرة ذاتية (الشكل 9-6).

تبث عملية الفسفرة الذاتية عبر غشاء الخلية الإشارة التي بدأت بارتباط الرابط بالمستقبل. الخطوة اللاحقة، وهي بث الإشارة في السيتوبلازم، يمكن أن تأخذ أشكالًا متعددة. تشمل هذه الأشكال تنشيط منطقة مفسفر تايروسن لكي يفسفر أهدافًا أخرى داخل الخلية، أو تفاعل بروتينات أخرى مع المستقبل المفسفر. تعتمد الاستجابة الخلوية بعد التنشيط على بروتينات الاستجابة المحتملة في الخلية. فقد يكون لخليتين مختلفتين المستقبل نفسه. ومع ذلك، فإن الاستجابة تختلف اعتمادًا على أيٍ من بروتينات الاستجابة كان في السيتوبلازم. فمثلًا، عامل نمو الخلايا المولدة للألياف يحفز انقسام الخلايا في خلايا مولدة الألياف، ولكنه يحفز الخلايا العصبية على التمايز بدلًا من الانقسام.

مناطق تايروسين المفسفرة
تتوسط التفاعلات بين البروتينات

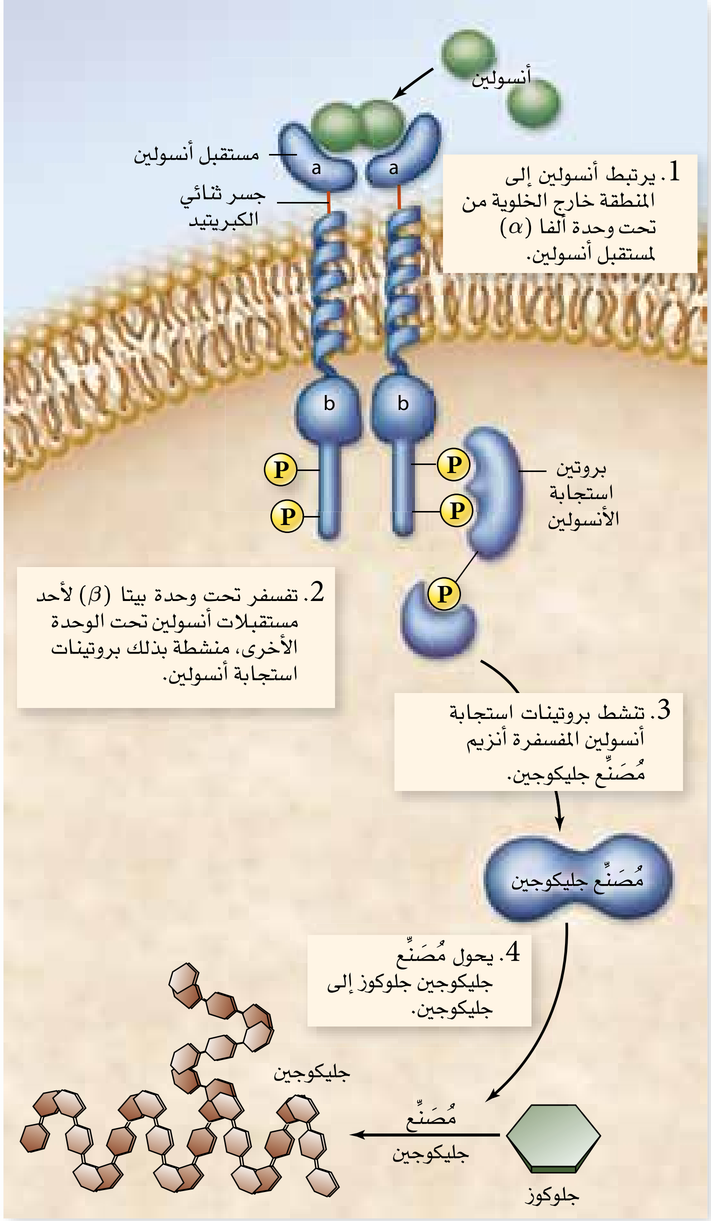
إحدى الطرق التي يمكن أن تثبت بها الإشارة عند المستقبل تكون من خلال البروتينات التي ترتبط بشكل محدد بتايروسين المفسفَر في المستقبل. فعندما ينشّط المستقبل، تتم فسفرة مناطق البروتين خارج موقع التحفيز. هذا الأمر ينشئ مواقع «رسو» للبروتينات التي ترتبط بشكل محدد إلى تايروسين المفسفر. يمكن للبروتينات التي ارتبطت بتايروسين المفسفر أن تبدأ أحداثًا داخل الخلية، حيث تحوّل الإشارة من رابط إلى استجابة (انظر الشكل 9-6).

مستقبل أنسولين

يمكن توضيح بروتينات الرسو بمستقبل أنسولين. الهرمون أنسولين جزء من نظام السيطرة في الجسم للحفاظ على مستوى ثابت من جلوكوز الدم. يتمثل دور أنسولين في تخفيض جلوكوز الدم، إذ يعمل بالارتباط بمفسفر تايروسين المستقبل. هناك بروتين آخر يدعى بروتين استجابة أنسولين يرتبط بالمستقبل المفسفر، وتتم فسفرته كذلك. يبث بروتين استجابة أنسولين هذه الإشارة بالارتباط ببروتينات إضافية تقود إلى تنشيط أنزيم مُصنّع جليكوجين، الذي يحول جلوكوز إلى جليكوجين (الشكل 9-7)، ما يخفض جلوكوز الدم. هناك بروتينات أخرى تعمل لتثبيط بناء أنزيمات ذات علاقة بصناعة الجلوكوز.

البروتينات الوصيلة

هناك طائفة أخرى من البروتينات، تدعى **البروتينات الوصيلة Adapter protein**، يمكن أن ترتبط أيضًا بتايروسين المفسفر. هذه البروتينات نفسها لا تسهم في تحويل الإشارة، ولكنها تعمل كصلة الوصل بين المستقبل والبروتينات التي تنشئ مسلسل أحداث الترميز. فمثلًا، بروتين Ras الذي سنصفه لاحقًا، ينشط عن طريق ارتباط بروتينات وصيلة إلى المستقبل.

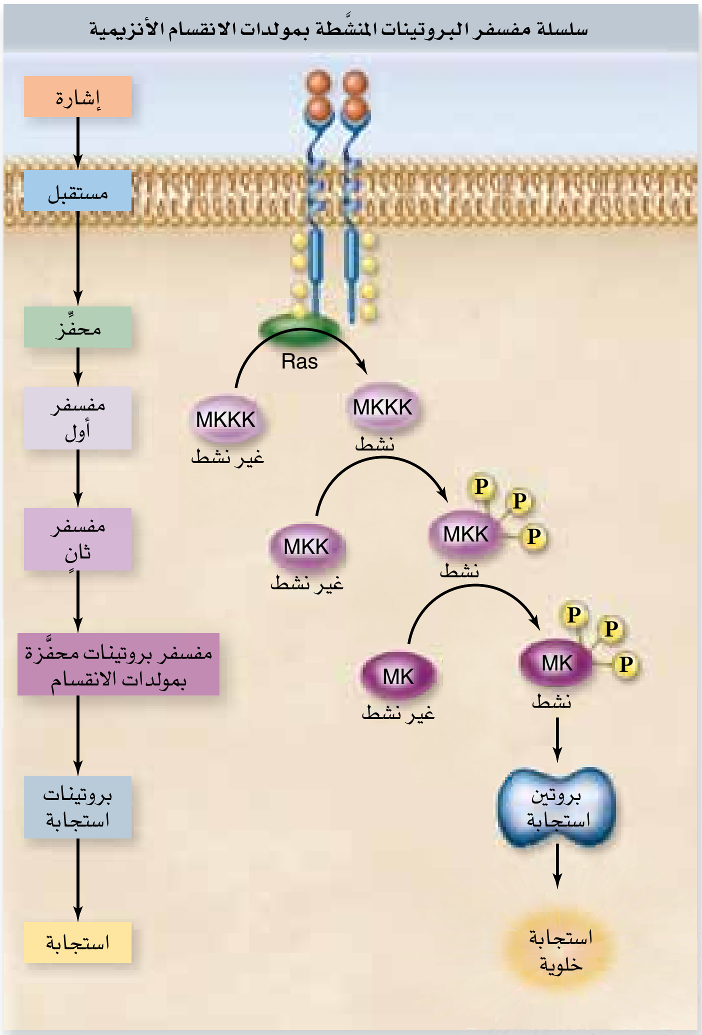


الشكل 9-7

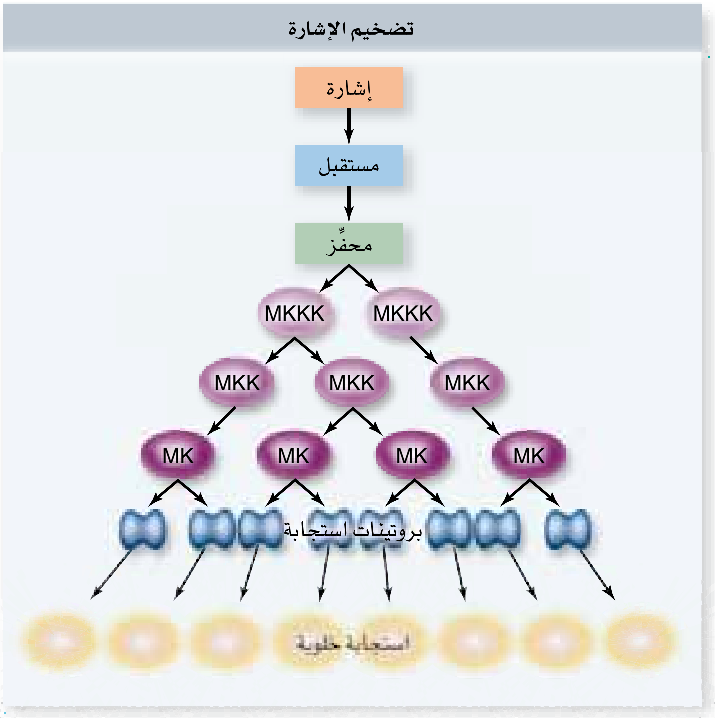
مستقبل أنسولين. مستقبل أنسولين هو مفسفر تايروسين المستقبل الذي يُنشئ تشكيلة من الاستجابات المتعلقة بأيض جلوكوز. أحد مسارات تحويل الإشارة التي يتوسطها هذا المستقبل تقود إلى تنشيط أنزيم مُصنّع جليكوجين. يحوّل هذا الأنزيم جلوكوز إلى جليكوجين.

سلاسل مفسفر البروتين الأنزيمية
يمكن أن تضخم الإشارة

إحدى طوائف المفسفرات السيتوبلازمية المهمة هي **الأنزيمات المفسفرة للبروتين المحفَّز بمولدات الانقسام Mitogen - activated protein kinases**. مولد الانقسام هو مادة كيميائية تحفز انقسام الخلية بتنشيط المسارات الطبيعية التي تسيطر على الانقسام. الأنزيمات المفسفرة للبروتين المحفَّز بمولد الانقسام تُنشَّط عن طريق وِحدة ترميز تدعى سلاسل الفسفرة، أو **سلاسل الأنزيم المفسفر Kinase cascade**. هذه الوحدة هي سلسلة من مفسفرات البروتين التي يُفسفر بعضها الآخر بالتعاقب. الخطوة النهائية في ذلك التسلسل هي تنشيط



أ.



ب.

الشكل 9-8

السلسلة الأنزيمية لمفسفر البروتينات المحفَّزة بمولدات الانقسام تقود إلى تضخيم الاستجابة .أ. مسلسل الفسفرة مبين هنا على هيئة مخطط إلى اليمين. بجانب المخطط، الأحداث الخلوية المطابقة موضحة أيضًا، بدءًا من المستقبل على غشاء الخلية. كل أنزيم مفسفر يسمى ابتداءً بالذي سبقه، فهناك مفسفر البروتينات المحفزة بمولد الانقسام MAPK الذي يفسفر عن طريق مفسفر المفسفر MAPKK الذي يُفسفَر عن طريق مفسفر المفسفر MAPKKK. ترتبط هذه السلسلة ببروتين المستقبل عن طريق بروتين منشط. البروتينات هنا ذات شيفرة ملونة لربط فعلها في الخلية مع المخطط. ب. في كل خطوة يقود الفعل الأنزيمي للمفسفر على مواد أساس متعددة إلى تضخيم الإشارة.

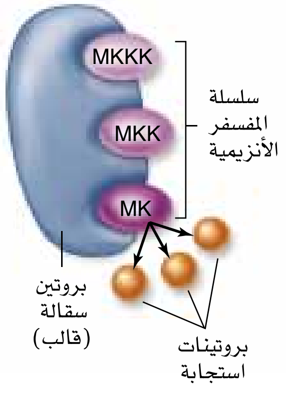
أنزيم مفسفر البروتين المحفَّز بمولدات الانقسام نفسه عن طريق الفسفرة (الشكل 9-8). إحدى وظائف مسلسل المفسفر هي تضخيم الإشارة الرئيسة. وحيث إن كل خطوة في المسلسل هي أنزيم، فهو قد يعمل على عدد كبير من جزيئات المادة الأساس. فإذا عمل كل أنزيم في المسلسل على عدد من المواد الأساس، فإن هذا سينتج كمية كبيرة من المنتج النهائي (انظر الشكل 9-8). يتيح هذا الأمر لعدد صغير من جزيئات الترميز الأساسية لأن تنتج استجابة كبيرة.

الاستجابة الخلوية لهذا المسلسل في خلية معينة تعتمد على المواد الهدف لمفسفر البروتين المحفَّز بمولدات الانقسام، لكنها تتضمن عادة عوامل استنساخ مفسفرة، تُنشط بعدئذٍ التعبير عن الجينات (الفصل الـ 16). أحد الأمثلة على هذا النوع من الترميز عن طريق مستقبلات عوامل النمو موصوف في (الفصل الـ 10)، وهو يوضح كيف يمكن أن تسيطر عملية تحويل الإشارة التي تبدأ بعوامل النمو على عملية انقسام الخلية من خلال سلسلة الأنزيم المفسفر.

البروتينات القوالب (السقالات) تنظم سلاسل الأنزيم المفسفر

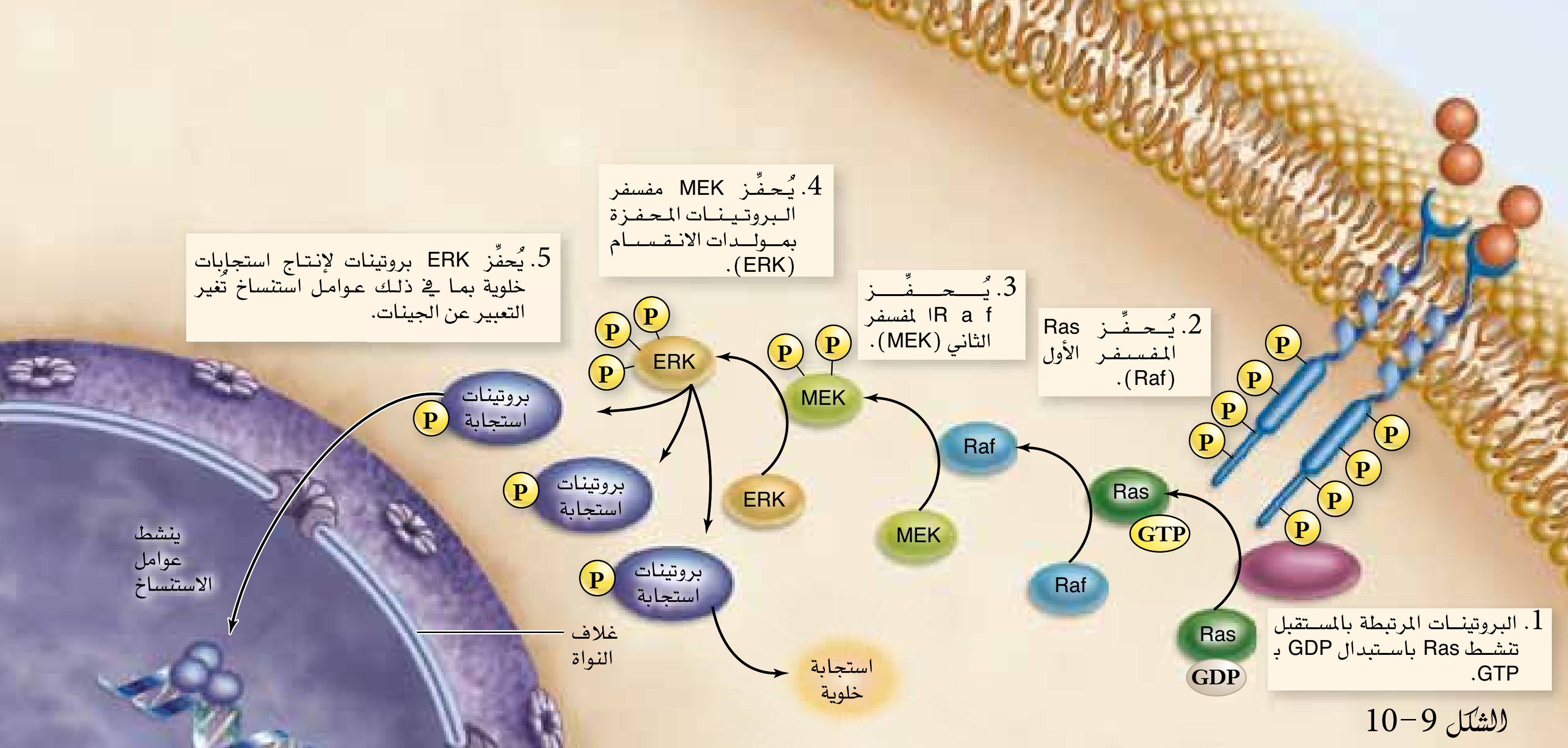
يجب على البروتينات كي تكون فاعلة في سلسلة الأنزيم المفسفر أن تعمل بشكل تتابعي تعاقبي. وإحدى الطرق التي ترتفع بها فعالية هذه العملية هي أن تنظم سلاسل الأنزيم المفسفر في السيتوبلازم. ويعتقد أن بروتينات تدعى **البروتينات السقالة Scaffold proteins** تُنظم مكونات سلسلة الأنزيم المفسفر على هيئة معقد بروتيني واحد، وهو النهائي في وحدة الترميز. يرتبط البروتين القالب بكل أنزيم مفسفر مفرد، بحيث إن الأنزيمات تُنظم مكانيًا بصورة تسمح للقيام بالوظيفة على أفضل ما يمكن (الشكل 9-9).

الفوائد التي تنجم عن هذا النوع من التنظيم عدة. فالتتابع المنظم فيزيائيًا هو أكثر فعالية بشكل واضح من آخر يعتمد على الانتشار، لكي يُنتج ترتيبًا محددًا للأحداث. هذا التنظيم يسمح أيضًا بعزل وحدات الترميز في المواقع المختلفة من السيتوبلازم.



الشكل 9-9

سلسلة المفسفر الأنزيمية يمكن تنظيمها عن طريق بروتينات تعمل بوصفها سقالة. يرتبط بروتين السقالة بكل أنزيم مفسفر في السلسلة منظمًا إياها، بحيث إن كل مادة أساس تقع مجاورة لأنزيم. هذا التنظيم يحجز أيضًا الأنزيمات المفسفرة عن مسارات الترميز الأخرى في السيتوبلازم.



الشكل 9-10

يربط بروتين Ras مفسفر تايروسن المستقبل إلى سلسلة مفسفر البروتينات المحفزة بمولدات الانقسام. غالبًا ما ترتبط مستقبلات عوامل النمو بسلسلة مفسفر البروتينات المحفزة بمولدات الانقسام عن طريق بروتين Ras. يبين الشكل تنشيط مفسفر البروتينات المحفزة بمولدات الانقسام الذي يدعى المفسفر المنظم من خارج الخلايا ERK. هذا المفسفر المنظم المنشَّط يفسفر عددًا من بروتينات الاستجابة التي تستطيع أن تعمل في السيتوبلازم، وعوامل استنساخ يمكن أن تنتقل إلى داخل النواة لتدير الجينات المطلوبة للتقدم خلال دورة حياة الخلية.

أما الضرر الناتج عن مثل هذا التنظيم، فهو تقليل تأثير التضخيم لسلسلة الأنزيم المفسفر. فالأنزيمات المربوطة في مكان معين ليست حرة لتجد جزيئات المادة الأساس، بل تعتمد على المواد الأساس التي تقترب منها.

أحد أفضل الأمثلة على بروتين سقالة، يأتي من سلوك التزاوج في خميرة التبرعم. تستجيب خلايا الخميرة لفيرمونات التزاوج بحدوث تغيرات في شكل الخلية، وفي التعبير عن الجينات تتم عن طريق سلسلة مفسفر البروتين. وقد تم تحديد هوية بروتين يدعى Ste5 بوصفه بروتينًا مطلوبًا لسلوك التزاوج، ولكن لم يتم الكشف عن نشاط أنزيمي لهذا البروتين. ولقد ظهر الآن أن هذا البروتين يتفاعل مع أفراد سلسلة الأنزيم المفسفر جميعها، ويعمل بوصفه بروتين قالب ينظم السلسلة ويعزلها عن مسارات الترميز الأخرى.

بروتينات Ras تربط المستقبل بسلاسل الأنزيم المفسفر

إن صلة الوصل بين مفسفر تايروسين المستقبل، وسلسلة مفسفر البروتين المحفز بمولدات الانقسام هو بروتين صغير يرتبط بمادة GTP (فهو بروتين G) ويدعى **Ras**. تحدث طفرة في بروتين Ras في كثير من الأورام في الإنسان، ما يشير إلى دوره المركزي في ربط مستقبلات عوامل النمو بالاستجابة الخلوية.

يكون بروتين Ras نشطًا، عندما يرتبط بـ GTP، وخامدًا عندما يرتبط بـ GDP. وعندما ينشط مفسفر تايروسين لمستقبل ما، مثل مستقبل عامل النمو، فإنه يرتبط ببروتينات وصيلة تعمل بعدها على Ras لتحفز استبدال GTP بـ GDP، ما ينشط Ras. بعدها يعمل بروتين Ras على تحفيز المفسفر الأول في سلسلة مفسفر البروتين المحفز بمولدات الانقسام (الشكل 9-10).

إحدى الطرق للترميز من خلال هذا المسار، هي أن Ras يمكن أن ينظم ذاته. فالبروتين Ras له نشاط محلل داخلي، إذ يعمل بوصفه أنزيمًا يحلل GTP إلى GDP، ومجموعة فوسفات غير عضوية، ما يدع GDP مرتبطًا بـ Ras الذي يصبح الآن خامد النشاط. إن عمل مفسفر تايروسين المستقبل يُدير نشاط Ras الذي يمكن النظر إليه على أنه مفتاح تشغيل يسبب تعطيل نفسه. وهذا أحد الأسباب في أن تنبيه انقسام الخلية عن طريق عوامل النمو يكون قصير الأمد.

يتم إخماد نشاط مفسفر تايروسين المستقبل بالإدخال إلى الخلية

من المهم للخلايا أن تُنشط مسارات الترميز بصورة مؤقتة فقط. فالتنشيط المستمر قد يجعل الخلايا عاجزة عن الاستجابة لإشارات أخرى، أو الاستجابة بصورة غير مناسبة لإشارة لم تعد مهمة. وعليه، فإن إخماد النشاط مهم للسيطرة على الترميز كأهمية التنشيط نفسه. هناك طريقتان أساسيتان يمكن بهما إخماد مفسفر تايروسين المستقبل هما: إزالة الفسفرة والإدخال. يتم الإدخال بطريقة الإدخال الخلوي، التي بها يُمتص المستقبل نحو السيتوبلازم داخل حويصلة، حيث يتم تحطيمه، أو إعادة تدويره.

يسيطَر على أنزيمات سلسلة الأنزيم المفسفر جميعها بإزالة الفسفرة التي تتم عن طريق الأنزيمات المحللة للفوسفات. يؤدي هذا إلى إنهاء الاستجابة على مستوى المستقبل، وبروتينات الاستجابة.

مفسفرات تايروسين المستقبل هي مستقبلات غشائية تفسفر تايروسين، وعندما تنشط فإنها تفسفر ذاتها، صانعة بذلك مناطق ارتباط لبروتينات أخرى. هذه البروتينات تبث الإشارة إلى داخل الخلية. أحد أشكال مسارات الترميز يتضمن مسلسل الأنزيم المفسفر للبروتينات المحفَّزة بمولدات الانقسام، وهو تسلسل من الأنزيمات المفسفرة ينشط واحدها الأنزيم الذي بعده في السلسلة. ينتهي هذا الأمر بالأنزيم مفسفر البروتين المحفَّز بمولدات الانقسام الذي ينشط عوامل استنساخ تُغير التعبير عن الجينات.

5-9 تحويل الإشارة عن طريق المستقبلات المقترنة ببروتين G

إن المجموعة الأعظم من أنواع المستقبلات في الخلايا الحيوانية هي **مستقبلات مقترنة ببروتين G protein –coupled receptors G**، التي سميت هكذا؛ لأن المستقبل يقترن ببروتين G. بروتينات G ترتبط بنيوكليوتايدات جوانوسين مثل Ras الذي أشرنا إليه آنفًا.

يقدر أن نحو 750 جينًا مختلفًا تشفِّر مستقبلات مقترنة ببروتين G في المحتوى الجيني في الإنسان. إن هذا الرقم المحض، وتنوع وظائف هذه المستقبلات مربكان حقًّا. في هذا الجزء، سنركز على الآليات الأساسية للتنشيط، وعلى بعض مسارات تحويل الإشارة المحتملة.

بروتينات G تصل المستقبلات بالبروتينات المتأثرة

إن وظيفة بروتين G في الترميز عن طريق المستقبلات المقترنة به تشكل صلة الوصل بين المستقبل الذي تسلم الإشارة والمتأثر الذي يُنتج الاستجابة الخلوية. يعمل بروتين G بوصفه مفتاح تشغيل يديره المستقبل. وفي حالة «العمل» يُنشِّط بروتين G البروتين المتأثر لتحدث الاستجابة الخلوية.

تكون بروتينات G جميعها نشطة عندما ترتبط بـ GTP ويَخمد نشاطها عندما ترتبط بـ GDP. إن الفرق الرئيس بين بروتينات G في المستقبلات المقترنة ببروتينات G وبروتين Ras الذي وصفناه سابقًا، هو أن بروتينات G مؤلفة من تحت وحدات ثلاث، تدعى α، β، γ (ألفا وبيتا وجاما). نتيجة لذلك، فإنها غالبًا ما تدعى **بروتينات G مختلفة القطع الثلاث Heterotrimeric G proteins**. عندما يرتبط الرابط بمستقبل مقترن ببروتين G ويُنشط بروتين G المقترن، فإن بروتين G يُحِل GTP محل GDP وينحل إلى جزأين: أحدهما تحت وحدة G_α المرتبطة بـ GTP والثاني مؤلف من G_β، G_γ معًا. يمكن بعد ذلك بث الإشارة إما عن طريق الجزء G_α أو عن طريق الجزء $G_{\beta\gamma}$، وبهذا يعمل لإدارة البروتينات المتأثرة وتشغيلها. إن تحلل GTP المرتبط إلى GDP عن طريق تحت الوحدة G_α يسبب إعادة ائتلاف التركيب ثلاثي القطع المختلفة، ويعيد حالة «الإيقاف» لهذا النظام (الشكل 9-11).

تكون البروتينات المتأثرة أنزيمات في العادة. فالبروتين المتأثر قد يكون أنزيمًا مفسفرًا للبروتين، يفسفر بروتينات لبث الإشارة مباشرة، أو قد يُنتج رسولًا ثانيًا لبدء مسار تحويل الإشارة.

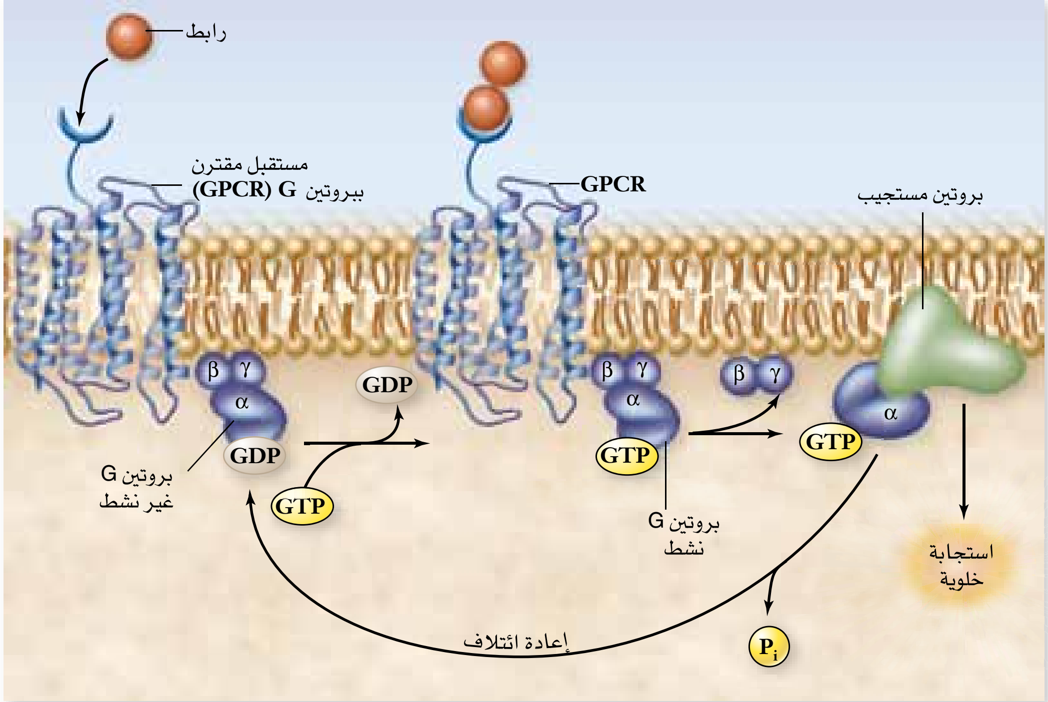
تُنتج البروتينات المتأثرة رُسلًا ثانية متعددة

غالبًا ما تُنتج البروتينات المتأثرة المحفزة عن طريق بروتينات G رسولًا ثانيًا. يشكل كل من أنزيم محلق الأدنيليل، وأنزيم محلل الدهون المفسفرة أكثر البروتينات المتأثرة شيوعًا، وهما ينتجان أدينوسين أحادي الفوسفات الحلقي cAMP، وإينوسايتول ثلاثي الفوسفات IP_3 وجليسرول ثنائي الأحماض DAG على التوالي.

أدينوسين أحادي الفوسفات الحلقي *cAMP*

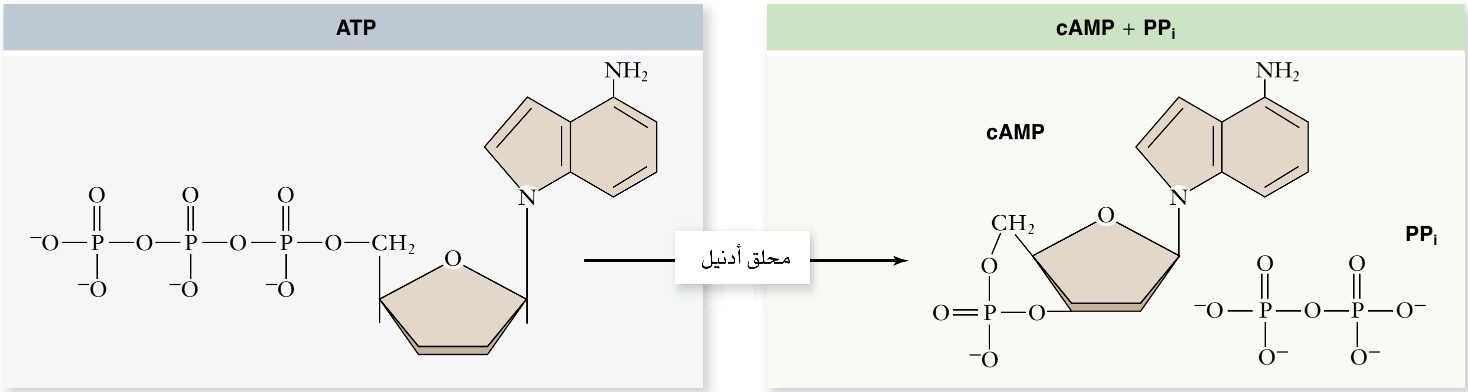
تستخدم الخلايا التي درست حتى الآن جميعها cAMP رسولًا ثانيًا (الفصل 46). فعندما يرتبط جزيء ترميز بالمستقبلات المقترنة ببروتين G التي تستخدم الأنزيم **محلق الأدنيليل Adenyl cyclase** بوصفه بروتينًا متأثرًا، فإن كمية كبيرة من cAMP تنتج داخل الخلية (الشكل 9-12أ). يرتبط cAMP بالأنزيم مفسفر البروتين A (اختصارًا PKA) وينشطه، وهذا يضيف مجموعات فوسفات إلى بروتينات محددة في الخلية (الشكل 9-13).

يعتمد أثر هذه الفسفرة في وظيفة الخلية على هوية الخلية، وعلى البروتينات التي تمت فسفرتها. ففي خلايا العضلات مثلًا، يُنشط الأنزيم المفسفر PKA أنزيمًا ضروريًّا لتحطيم جليكوجين، ويثبط أنزيمًا آخر ضروريًّا لبناء جليكوجين.

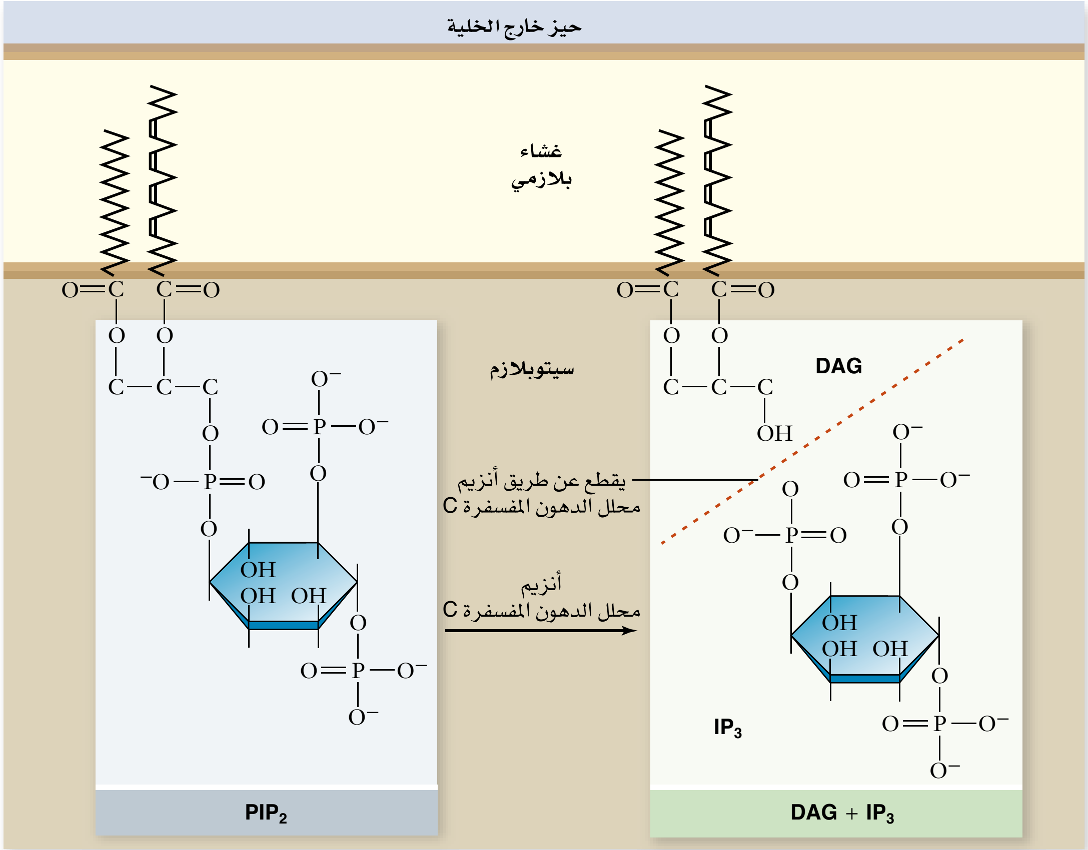


الشكل 9-11

عمل المستقبلات المقترنة ببروتين G. تعمل هذه المستقبلات من خلال بروتين G ذي القطع الثلاث المختلفة، الذي يربط المستقبل بالبروتين المستجيب. عندما يرتبط الرابط بالمستقبل ينشط بروتين G المتصل به، فيستبدل GTP بدلًا من GDP. ينفك معقد بروتين G النشط إلى G_α، $G_{\beta\gamma}$. في الشكل، تبدو تحت الوحدة G_α (مرتبطة مع GTP) تنشط بروتينًا مستجيبًا. البروتين المستجيب قد يعمل مباشرة على بروتينات خلوية أو ينتج رسولا ثانيا. تستطيع تحت الوحدة G_α أن تحلل GTP مما يخمد نشاط النظام ثم تعود لتأتلف مع $G_{\beta\gamma}$.



أ.



ب.

الشكل 9–12

إنتاج الرسول الثاني. الرسول الثاني هو جزيء ترميز ينتج داخل الخلية. أ. يتحول النيوكليوتايد ATP عن طريق أنزيم محلق الأدنيليل إلى أدينوسين أحادي الفوسفات الحلقي (cAMP). ب. الدهون المفسفرة ذات إينوسايتول تتكون من دهنين، ومجموعة فوسفات مرتبطة بجليسرول. الفوسفات معلقة أيضًا بسكر إينوسايتول. هذا الجزيء يمكن أن ينشق عن طريق أنزيم محلل الدهون المفسفرة ليُنتج نوعين مختلفين من الرسول الثاني: DAG المكون من جليسرول وحمضين دهنيين وIP_3 أي إينوسايتول ثلاثي الفوسفات.

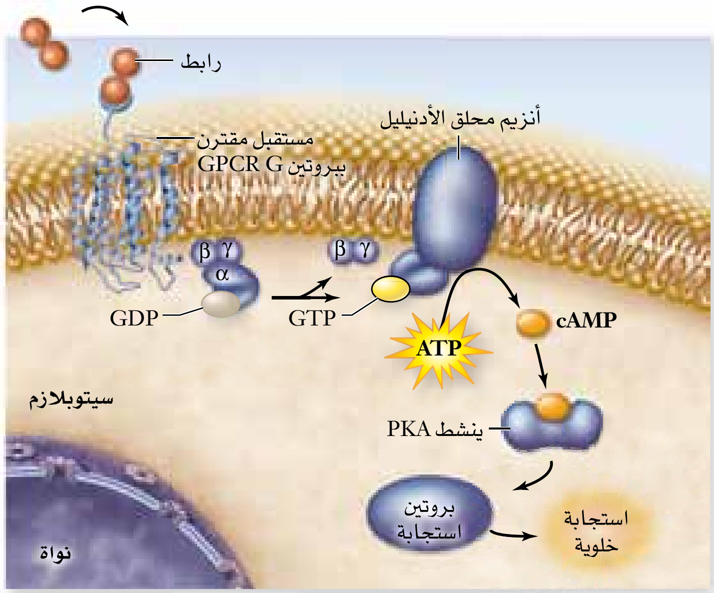
يقود هذا الأمر إلى زيادة جلوكوز المتوافر لدى العضلات. يؤدي عمل PKA في الكلية، في المقابل، إلى إنتاج قنوات مائية تزيد نفاذية الخلايا الأنبوبية للماء.

إن تعطيل الترميز عن طريق cAMP قد يكون له تشكيلة من الآثار، فأعراض مرض الكوليرا تُعزى إلى خلل في مستوى cAMP في خلايا القناة الهضمية. فالبكتيريا *Vibrio cholerae* تُنتج سُمًّا يرتبط بالمستقبل المقترن ببروتين G في طلائية القناة الهضمية، جاعلًا إياه يُقفل، ويبقى في حالة «عمل». يسبب هذا زيادة كبيرة في مستوى cAMP داخل الخلية، في هذه الخلايا، ويسبب نقل أيونات الكلور خارج الخلية. هذا النقل تتبعه حركة للماء تقود إلى الإسهال، والجفاف المميزين لهذا المرض.

أينوسايتول الفوسفات

نوع شائع آخر من الرسول الثاني، ينتج عن جزيئات الدهون المفسفرة التي تحمل إينوسايتول. تدخل هذه الدهون الغشاء البلازمي عن طريق نهاياتها الدهنية، أما جزؤها إينوساتيول الفوسفات، فيبرز نحو السيتوبلازم. أكثر أنواع الدهون المفسفرة ذات الإينوساتيول شيوعًا هو فسفاتيديل إينوسايتول- 4، 5 - ثنائي الفوسفات (واختصارًا PIP_2). تشكل هذه المادة مادة أساس للبروتين المتأثر، أنزيم محلل الدهون المفسفرة الذي يشق PIP_2 ليعطي الجليسرول ثنائي الأحماض **Diacylglycerol (DAG)** وإينوسايتول ثلاثي الفوسفات **Inositol – 1, 4,5-triphosphate** واختصارًا (IP_3) (انظر الشكل 9 – 12ب).

يعمل كل من هذين المركبين رسولًا ثانيًا، معطيًا تشكيلة واسعة من الآثار الخلوية. فالجليسرول ثنائي الأحماض، مثله كمثل cAMP يُنشط أنزيمًا مفسفرًا للبروتين C ويدعى في هذه الحالة PKC.



الشكل 9–13

مسار ترميز cAMP. ترتبط الإشارة القادمة من خارج الخلية بمستقبل GPCR، منشطةً بروتين G. ينشط البروتين G بعدئذ البروتين أنزيم محلق الأدنيليل الذي يحفز تحويل ATP إلى cAMP. ينشط cAMP مفسفر البروتين A (PKA) الذي يفسفر بروتينات هدف ليسبب استجابة الخلية.

الكالسيوم

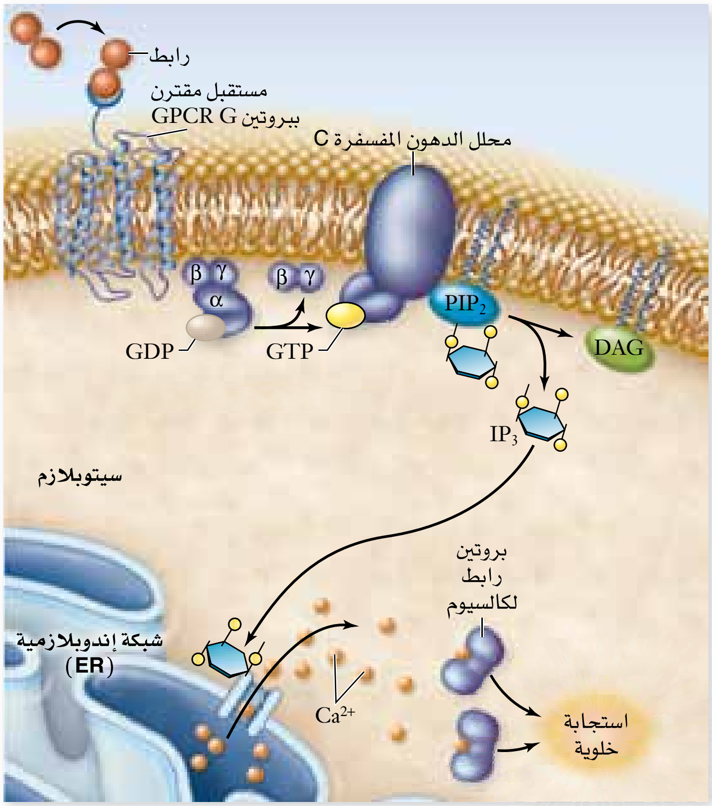
تعمل أيونات الكالسيوم (Ca^{2+}) بوصفها رسولًا ثانيًا بشكل واسع. يكون مستوى الكالسيوم داخل السيتوبلازم منخفضا جدًا في العادة (أقل من 10^{-7} جزيئي أو مول) في حين يكون مرتفعًا جدًا خارج الخلية، وفي الشبكة الأندوبلازمية (نحو 10^{-3} جزيئي). يوجد لدى الشبكة الأندوبلازمية بروتينات مستقبلة تعمل بوصفها قنوات أيونية لتحرر الكالسيوم. يمكن أن يرتبط أحد أكثر هذه المستقبلات شيوعًا بالرسول الثاني IP_3 لتحرير الكالسيوم، رابطًا بذلك الترميز عن طريق إينوسايتول الفوسفات مع الترميز عن طريق الكالسيوم (الشكل 9 – 14). تعتمد نتيجة تدفق الكالسيوم من الشبكة الأندوبلازمية على نوع الخلية. ففي العضلات الهيكلية مثلًا، يحفز الكالسيوم انقباض العضلة، ولكنه ينبه إفراز الهرمونات في خلايا الغدد الصماء.

يبدأ الكالسيوم بعض الاستجابات الخلوية عن طريق الارتباط بمادة تدعى كالموديولين، وهو بروتين سيتوبلازمي مكون من 148 حمضًا أمينيًّا، ويحتوي أربعة مواقع ارتباط لكالسيوم (الشكل 9 – 15). فعندما ترتبط أربعة أيونات كالسيوم مع كالموديولين، فإن معقد كالموديولين / كالسيوم الناتج قادر على الارتباط ببروتينات أخرى وتنشيطها. هذه البروتينات تشمل مفسفرات البروتين، وقنوات أيونية، وبروتينات مستقبلة، ومحلل ثنائي الإستر الفوسفاتي الخاص بالنيوكليوتايدات الحلقية. هذه الاستعمالات المتعددة للكالسيوم تجعله واحدًا من أكثر أنواع الرسول الثاني تنوعًا في الاستخدام.

المستقبلات المختلفة يمكن أن تنتج الرسول الثاني نفسه

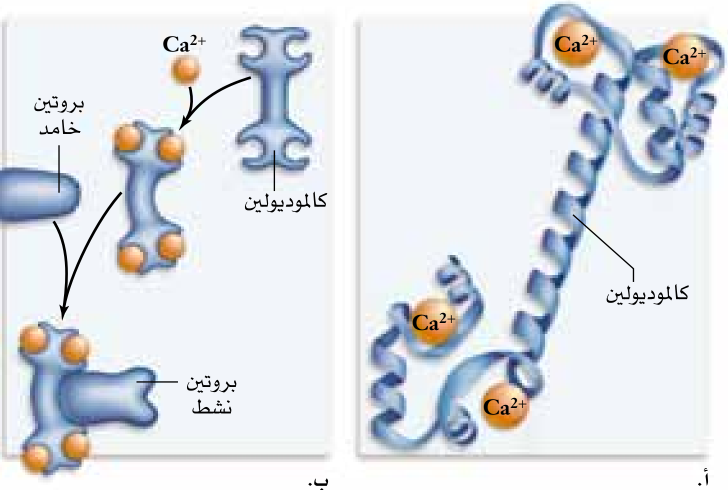
كما ذكرنا سابقًا، يستطيع كل من الهرمونين جلوكاجون، وإيبنفرين تنبيه خلايا الكبد لتحرير جلوكوز. يكمن السبب في أن هاتين الإشارتين المختلفتين تعطيان التأثير نفسه؛ لأن كلتيهما تستخدم مسار تحويل الإشارة نفسه ما يحفز على تحطيم جليكوجين، ويثبط بناءه.

ينشط ارتباط أي من الهرمونين بمستقبله بروتين G الذي ينشط أنزيم محلق الأدنيليل. ويؤدي إنتاج cAMP إلى تنشيط PKA الذي ينشط بدوره مفسفر



الشكل 9–14

الدهون المفسفرة ذات إينوسايتول والترميز بكالسيوم. ترتبط الإشارة القادمة من خارج الخلية بمستقبل GPCR منشطةً بروتين G. ينشط بروتين G البروتين المستجيب أنزيم محلل الدهون المفسفرة C الذي يحول PIP_2 إلى DAG و IP_3. يرتبط IP_3 بمستقبل مرتبط بقناة على الشبكة الأندوبلازمية، ما يدفع الشبكة الأندوبلازمية لتحرير الكالسيوم المخزون في السيتوبلازم. بعدئذٍ، يرتبط Ca^{2+} ببروتين رابط لكالسيوم مثل كالموديولين، أو مفسفر بروتين C (PKC) ليسبب الاستجابة الخلوية.



أ. ب.

الشكل 9–15

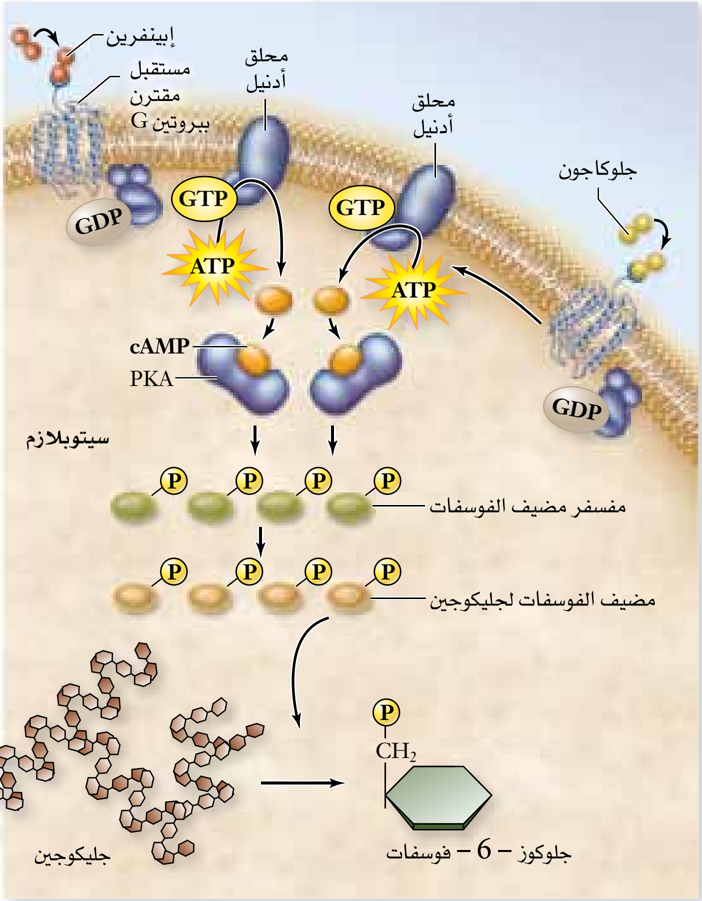
كالموديولين. أ. كالموديولين هو بروتين يحتوي 148 حمضًا أمينيًّا يتوسط وظيفة كالسيوم. ب. عندما ترتبط أربعة أيونات كالسيوم بجزيء كالموديولين، فإنه يعاني تغيّرًا في بنيته ما يسمح له الارتباط ببروتينات سيتوبلازمية أخرى، ويسبب استجابات خلوية.

بروتين آخر يدعى مفسفر مضيف الفوسفات لجليكوجين، الذي يشق وحدات من جلوكوز - 6 - فوسفات عن جليكوجين عديد التبلمر. إن عمل المفسفرات المتعددة يؤدي إلى تضخيم؛ لأن عددًا قليلًا من جزيئات الترميز ينتج عددًا كبيرًا من جزيئات الجلوكوز المتحررة.

في الوقت نفسه، يفسفر الأنزيم PKA الأنزيم مُصنِّع جليكوجين، ولكنه في هذه الحالة يثبط الأنزيم، فيمنعه من تصنيع جليكوجين. إضافة إلى ذلك، فإن PKA يفسفر بروتينات أخرى تنشط التعبير عن الجينات التي تُشفر الأنزيمات المطلوبة لبناء الجلوكوز. هذا الالتقاء في مسارات تحويل الإشارة من مستقبلات مختلفة يقود إلى النتيجة نفسها: تحرير الجلوكوز.

تحت أنواع المستقبل يمكن أن تقود إلى تأثيرات مختلفة في الخلايا المختلفة

لقد رأينا سابقًا أيضًا كيف أن جزيء ترميز واحدًا مثل إبينفرين يمكن أن يكون له تأثيرات مختلفة في الخلايا المختلفة. إحدى الطرق التي يحدث بها هذا الأمر تتم من خلال وجود أشكال عدة من المستقبل نفسه. فمستقبل إبينفرين له بالفعل تسعة في أنواع مختلفة أو أشكال متناظرة. هذه الأشكال مشفرة بجينات مختلفة،



الشكل 9 – 16

يمكن للمستقبلات المختلفة أن تُنشط مسار الترميز نفسه. الهرمونان جلوكاجون وإبينفرين يعملان كلاهما من خلال مستقبل مقترن ببروتين G. يعمل كل من المستقبلين عن طريق بروتين G الذي ينشط محلق الأدنيليل المنتج لمادة cAMP. يبدأ تنشيط مفسفر البروتين PKA سلسلة مفسفر أنزيمية تقود إلى تحطيم جليكوجين.

وهي بالفعل جزيئات مستقبلة مختلفة. إن تتابع هذه البروتينات متشابه جدًا، وخاصة في المنطقة التي تربط الرابط ما يسمح لهذه الأشكال جميعها الارتباط بإبينفرين. إنها تختلف بشكل رئيس في مناطقها السيتوبلازمية التي تتفاعل مع بروتين G، وهذا ما يجعل الأشكال المتناظرة المختلفة تنشط أنواعًا مختلفة من بروتين G. ويقود من ثم إلى مسارات تحويل إشارة متباينة.

ففي القلب مثلًا، لدى خلايا العضلات شكل واحد من المستقبل الذي إن ارتبط به إبينفرين سينشط بروتين G الذي ينشط أنزيم محلق الأدنيليل، وسيؤدي إلى زيادة cAMP. هذا سيزيد معدل الانقباض وقوته. أما في الأمعاء، فإن الخلايا العضلية الملساء لها شكل مختلف من المستقبل الذي إن ارتبط به إبينفرين، فإنه ينشط بروتين G مختلف يثبط أنزيم محلق الأدنيليل، وهذا يخفض cAMP وستكون نتيجة ذلك انبساط العضلات.

المستقبلات المقترنة ببروتين G ومفسفر تايروسين المستقبل يمكن أن تنشط المسارات نفسها.

قد تؤثر أنواع المستقبلات المختلفة في وحدة الترميز نفسها. فمثلًا، تبين أن مفسفر تايروسين المستقبل ينشط مفسفر البروتين المحفز بمولدات الانقسام، ولكن المستقبلات المقترنة ببروتين G يمكن أيضًا أن تنشط المسلسل نفسه. وبالطريقة نفسها، فقد سبقت الإشارة إلى تنشيط أنزيم محلل الدهون المفسفرة C في سياق الترميز بالمستقبل المقترن ببروتين G، ولكن يمكن أيضًا أن يُنشط عن طريق مفسفر تايروسين المستقبل.

قد يبدو أن هذا التفاعل العرضي يُضيف تعقيدًا إلى وظيفة الخلية، ولكنه في الواقع يزودها بدرجة هائلة من المرونة. فالخلايا لديها عدد هائل من وحدات الترميز، ولكنه محدود داخل الخلية. هذه يمكن تشغيلها، أو إيقافها بالأنواع المختلفة من المستقبلات الغشائية. يقود هذا إلى شبكة ترميز تربط متأثرات خلوية محتملة مع كثير من الإشارات القادمة.

تمثل الشبكة العنكبوتية مثالًا لشبكة ترتبط بها أنواع عدة مختلفة من أجهزة الحاسوب حول العالم. يمكن أن تفكك هذه الشبكة إلى شبكات مرتبطة بالشبكة الكلية. وبسبب طبيعة الوصلات، فإنك تستطيع أن ترسل رسالة بالبريد الإلكتروني عبر الشبكة العنكبوتية تصل إلى وجهتها النهائية عن طريق مسارات عدة مختلفة. بشكل مشابه، فإن الخلية لها شبكات مترابطة فيما بينها من مسارات الترميز، وبها ترتبط إشارات مختلفة عدة ومستقبلات وبروتينات استجابة. والمسارات المحددة مثل مسلسل مفسفر البروتين المحفز بمولدات الانقسام، والترميز عن طريق الرسول الثاني مثل cAMP وكالسيوم، كلها تمثل شبكات ضمن شبكة الترميز الإجمالية. فالإشارة المحددة تستطيع أن تحفز مسارات مختلفة في الخلايا المختلفة، أو أن إشارات مختلفة تستطيع أن تحفز المسار نفسه، ونحن لا نفهم بعد الخلية على هذا المستوى، ولكن حقل أحياء ا لأنظمة يتحرك نحو فهم شمولي لوظائف الخلية.

يستخدم الترميز عن طريق المستقبلات المقترنة ببروتين G نظامًا مكونًا من ثلاثة أجزاء: مستقبل، وبروتين G، وبروتين متأثر. بروتينات G تكون نشطة عند ارتباطها بـ GTP، وخامدة عند ارتباطها بـ GDP. الرابط الذي يرتبط بالمستقبل ينشط بروتين G الذي ينشط عندئذ البروتين المتأثر. تشمل البروتينات المتأثرة أنزيم محلق الأدنيليل الذي ينتج الرسول الثاني cAMP. بروتين متأثر آخر هو أنزيم محلل الدهون المفسرة C يشق إينوسايتول الفوسفات، ويسبب تحررًا لكالسيوم من الشبكة الأندوبلازمية.

9-6 التفاعل بين خلية وأخرى

في المخلوقات متعددة الخلايا، يجب على الخلايا ألا تكون قادرة على التواصل مع بعضها فحسب، بل عليها أيضًا أن تكون منظمة بطريقة معينة. وباستثناء أنواع بدائية قليلة من المخلوقات، فإن السمة المميزة للحياة متعددة الخلايا هي تنظيم المجموعات شديدة التخصص من الخلايا في أنسجة كالدم والنسيج العضلي. وبشكل يدعو للدهشة، فإن كل خلية ضمن النسيج تنجز وظائف ذلك النسيج، ولا شيء غير ذلك، حتى إن كانت خلايا الجسم جميعها مشتقة من خلية واحدة، وتحتوي المعلومات الوراثية نفسها — كل الجينات الموجودة في المحتوى الجيني.

يتطلب هذا النوع من تنظيم الأنسجة أن تكون للخلايا هوية، وأنواع محددة من الوصلات التي تربط خلية بأخرى. وفي حين يتطور المخلوق، فإن الخلايا تكتسب هوياتها بالسيطرة الحذرة على التعبير عن الجينات، وذلك بإدارة مجموعة محددة من الجينات التي تشفر وظائف كل نوع من الخلايا. كيف تعرف الخلايا؟ أين تكون؟ وكيف لها أن تعرف نوع النسيج الذي تنتمي إليه؟ يقدم لنا (الجدول 9 – 2) ملخصًا لأنواع الوصلات بين الخلايا التي سنكتشفها في الأجزاء الآتية.

تعطي البروتينات السطحية للخلية هويتها

وظيفة إحدى مجموعات الجينات المهمة تعليم سطح الخلايا، إذ تمنحها هوية بأنها تعود إلى نوع محدد. وعندما تلامس الخلايا بعضها، فإنها « تقرأ» العلامات الموجودة على سطوحها، وتتفاعل معًا طبقًا لذلك. فالخلايا التي هي جزء من نوع النسيج نفسه تتعرف إلى بعضها، وغالبًا ما تستجيب لذلك بتكوينها وصلات بين سطوحها لكي تتسق وظائفها بصورة أفضل.

الدهون السكرية

معظمُ العلامات على سطح الخلية المحددة للنسيج دهونٌ سكرية، أي دهون عليها رؤوس سكرية. وهذه الدهون موجودة على سطح خلايا الدم الحمراء، ومسؤولة عن أنواع فصائل الدم A ، B ، O، بروتينات معقد التوافق النسيجي الرئيس.

بروتينات معقد التوافق النسيجي الرئيس *MHC*

أحد الأمثلة على وظيفة العلامات الموجودة على سطح الخلية هو تمييز خلايا «الذات» من «غير الذات» عن طريق الجهاز المناعي. هذه الوظيفة حيوية بالنسبة إلى المخلوقات متعددة الخلايا التي تحتاج إلى أن تدافع عن نفسها ضد الخلايا الغازية أو السرطانية. يستخدم الجهاز المناعي في الفقريات مجموعة محددة من العلامات لتمييز خلايا الذات من غير الذات مشفرة عن طريق جينات معقد التوافق النسيجي الرئيس (*MHC*). التعرف إلى الخلايا والجهاز المناعي موصوف في (الفصل الـ51).

وصلات الخلايا تتوسط التصاق الخلايا بعضها ببعض

معظم الخلايا في المخلوقات متعددة الخلايا في اتصال فيزيائي مع الخلايا الأخرى في كل الأوقات، وهي في العادة تعمل بوصفها مكونات في الأنسجة المنظمة كتلك التي في الورقة، أو في الرئتين، أو القلب، أو القناة الهضمية. تلك الخلايا، وكتل الخلايا الأخرى المجتمعة حولها تشكل وصلات دائمة وطويلة الأمد مع بعضها تسمى **مفاصل الخلايا Cell junctions**.

تقرر طبيعة الوصلات الفيزيائية بين خلايا النسيج إلى حد كبير ما سيكون عليه النسيج. وفي الحقيقة، فإن قيام النسيج بوظيفته بشكل رئيس يعتمد بشكل رئيس على كيفية انتظام الخلايا المفردة ضمنه. وكما لا يستطيع المنزل أن يحافظ على بنيته وتركيبه دون أسمنت ومسامير، فإن النسيج لا يستطيع الحفاظ على هندسته وتركيبه دون وجود المفاصل الخلوية الصحيحة.

تقسم المفاصل الخلوية إلى ثلاث مجموعات اعتمادًا على وظائفها: محكمة ومعلِّقة، وتفاهمية (الشكل 9 – 17).

المفاصل المُحكمة

تربط **المفاصل المحكمة Tight junctions** الأغشية الخلوية للخلايا المتجاورة في طبقة، مانعة الجزيئات الصغيرة من التسرب بين الخلايا. يسمح هذا لخلايا الطبقة أن تتصرف بوصفها جدارًا ضمن المخلوق، ما يُبقي الجزيئات على جانب أو آخر من الطبقة (الشكل 9 – 17أ).

تكوين طبقات من الخلايا: الخلايا التي تبطن القناة الهضمية لحيوان منظمة في طبقات سمكها طبقة واحدة فقط من الخلايا. أحد وجهي الطبقة يواجه داخل القناة الهضمية والوجه الآخر يواجه الحيز خارج الخلايا، حيث توجد الأوعية الدموية. تحيط المفاصل المحكمة كل خلية في الطبقة كالحزام المشدود حول

الجدول 9-2 الوصلات بين الخلايا وهوية الخلية

نوع الوصلة	التركيب	الوظيفة	مثال
علامات سطحية	متغير، بروتينات مكملة أو دهون سكرية في الغشاء البلازمي.	تحدد هوية الخلية.	معقد التوافق النسيجي الرئيس، مجموعات الدم، الأجسام المضادة.
المفاصل المحكمة	محكمة الربط، ضد التسرب، بروتين ليفي مانع للتسرب يحيط بالخلية.	مفصل منظم، يربط الخلايا معًا، بحيث إن المواد تمر من خلاله وليس بين الخلايا.	المفاصل بين الخلايا الطلائية في الأمعاء.
المفاصل المعلقة (دسموسومات)	خيوط متوسطة من الهيكل الخلوي موصولة إلى الخلايا المجاورة من خلال كادهيرين.	مفصل معلّق، يربط الخلايا معًا.	النسيج الطلائي.
المفاصل المعلقة (مفصل أدهيرين)	بروتينات ليفية عبر الأغشية.	مفصل معلق: يوصل المادة البينية خارج الخلايا بالهيكل الخلوي داخلها.	الأنسجة التي تتعرض لشد ميكانيكي عالٍ كالجلد.
المفاصل التفاهمية (مفاصل فجوية)	بروتينات سداسية العبور تشكل ثقبًا يربط الخلايا ببعضها.	مفصل تفاهمي: يسمح بمرور الجزيئات الصغيرة من خلية إلى أخرى في النسيج.	الأنسجة القابلة للتهيج مثل عضلة القلب.
المفاصل التفاهمية (بلازمودسماتا)	وصلات سيتوبلازمية بين الفجوات في الجدار الخلوي لخلايا النبات المتجاورة.	مفصل تفاهمي بين خلايا النبات.	الأنسجة النباتية.

خصر المرء. فالمفاصل بين الخلايا المتجاورة متصلة بإحكام لدرجة عدم وجود فراغ بينها يسمح للتسرب. لذا، فإن المواد الغذائية الممتصة من الطعام في القناة الهضمية يجب أن تمر مباشرة خلال الخلايا في الطبقة لتدخل تيار الدم؛ لأنها لا تستطيع المرور خلال الفراغات بين الخلايا.

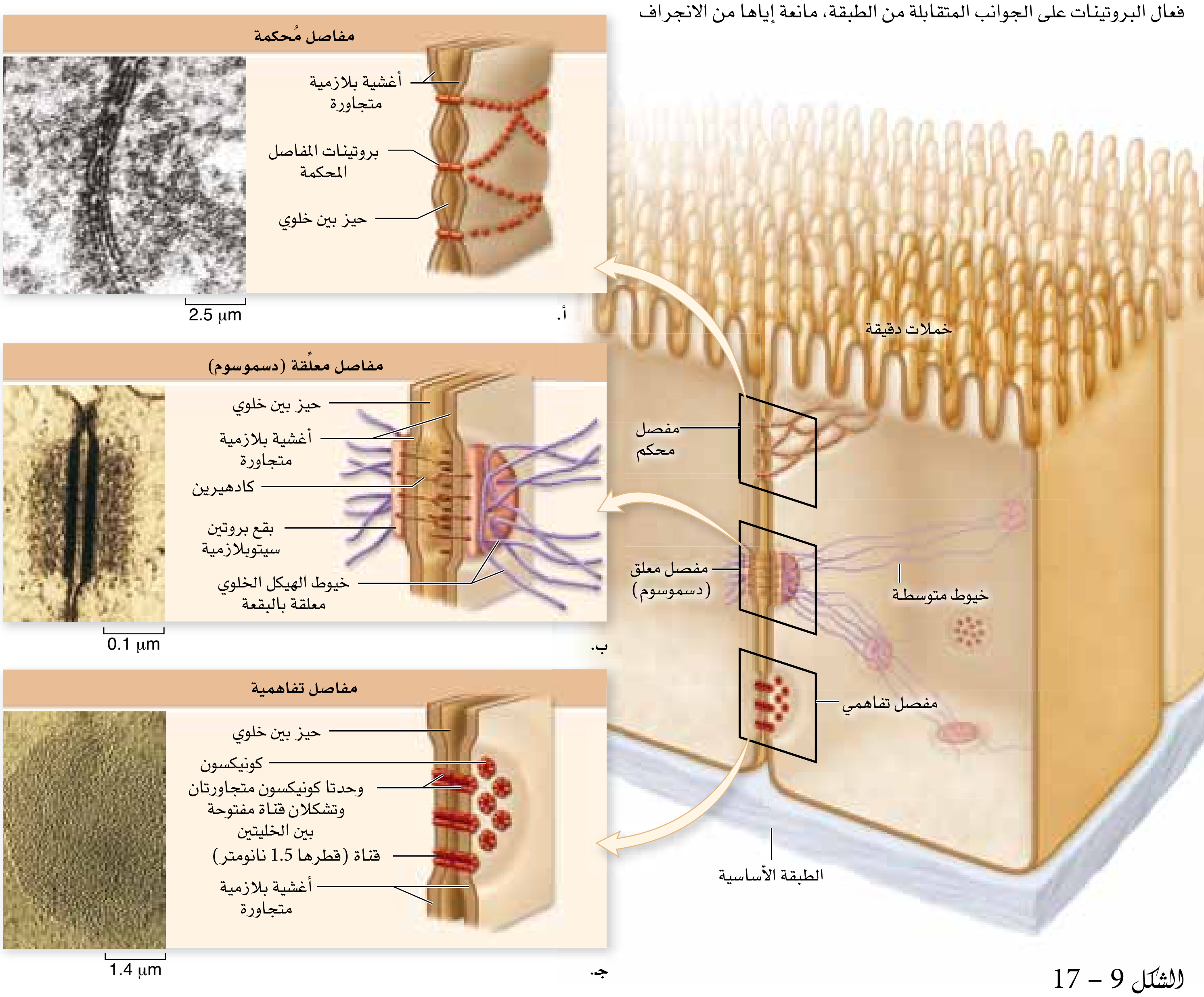
تقسيم الطبقة إلى حجرات بحواجز: تقسِّم المفاصل المحكمة بين الخلايا المبطنة للقناة الهضمية الغشاء البلازمي للخلايا إلى حجرات منفصلة. فبروتينات النقل في الغشاء التي تواجه داخل القناة الهضمية تحمل المواد الغذائية من ذلك الجانب إلى سيتوبلازم الخلايا. تنقل بروتينات أخرى موجودة في الغشاء في الجانب المقابل للخلايا هذه المواد الغذائية من السيتوبلازم إلى السائل خارج الخلايا، حيث تستطيع الدخول إلى الدم.

ولكي تمتص الطبقة المواد الغذائية بصورة صحيحة، فإن هذه البروتينات يجب أن تبقى في الموقع الصحيح ضمن الغشاء السائل. تعزل المفاصل المحكمة بشكل فعال البروتينات على الجوانب المتقابلة من الطبقة، مانعة إياها من الانجراف ضمن الغشاء من جانب من الطبقة إلى الجانب الآخر. وعندما تجري بعثرة لهذه المفاصل المحكمة بصورة تجريبية، فإن هذا النوع من الهجرة يحدث.

المفاصل المعلِّقة

تعلق **المفاصل المعلقة Anchoring junctions** الهيكل الخلوي للخلية بصورة ميكانيكية إلى الهيكل الخلوي للخلايا الأخرى، أو إلى المادة بين الخلوية الواقعة خارج الخلايا. توجد هذه المفاصل بشكل شائع في الأنسجة التي تتعرض لشد ميكانيكي كالعضلات، وطلائية الجلد.

كادهيرين والخيوط المتوسطة تربط الدسموسومات الهياكل الخلوية للخلايا المتجاورة (الشكل 9 – 17 ب)، وأنصاف الدسموسمات تعلق الخلايا الطلائية إلى الغشاء القاعدي. تشكل بروتينات تدعى **كادهيرين Cadherins** ومعظمها بروتينات سكرية ذات عبور واحد للغشاء الوصلة الحرجة. فالبروتينات



الشكل 9 – 17

نظرة شاملة إلى أنواع المفاصل الخلوية. هنا، يوضح الرسم التخطيطي لطلائية القناة الهضمية على الجانب الأيمن، التراكيب المقارنة ومواقع الخلايا الشائعة. وتبين النماذج المفصلة على اليسار تراكيب الأنواع الرئيسة الثلاث من المفاصل الخلوية: **أ**. المفاصل المحكمة. **ب**. المفاصل المعلِّقة، والمثال المبين هو الدسموسوم. **ج**. المفاصل التفاهمية، والمثال المبين هو مفصل فجوي.

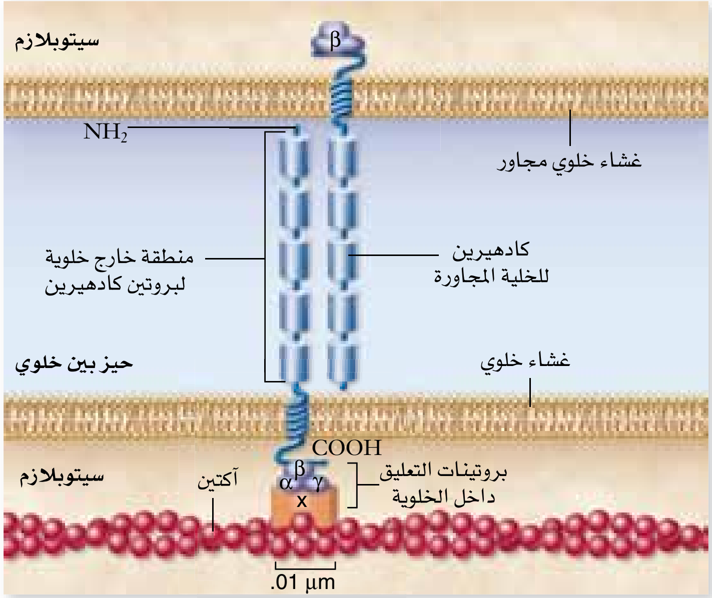
تربط النهاية السيتوبلازمية القصيرة لكادهيرين إلى الخيوط المتوسطة في الهيكل الخلوي. أما النهاية الأخرى لجزيء كادهيرين فتندفع إلى الخارج من غشاء الخلية، وتتصل مباشرة مع كادهيرين مندفع من خلية مجاورة بصورة تشبه التصافح بالأيدي، ما يربط الخلايا معًا. إن الوصلات بين البروتينات المشدودة إلى الخيوط الوسطية هي أكثر إحكامًا بكثير من الوصلات بين بروتينات الغشاء حرة الحركة.

كادهيرين وخيوط آكتين: يستطيع كادهيرين كذلك أن يربط هيكل آكتين في الخلايا في مفصل يتوسطه كادهيرين (الشكل 9 – 18). عندما يتم ذلك، فإنه يشكل وصلات أقل ثباتًا بين الخلايا مما لو ارتبط بالخيوط الوسطية. هناك أنواع من كادهيرين المرتبط بآكتين موجودة في الأنسجة المختلفة. فمثلًا خلال التكوين الجنيني للفقريات، ترتبط هجرة العصبونات في الجنين بالتغيرات في نوع كادهيرين المُعبر عنه على أغشيتها البلازمية.

الوصلات التي يتوسطها إنتجرن: تربط وصلات معلقة تدعى **مفاصل أدهيرين Adherin junctions** خيوط آكتين من خلية ما بتلك التي في الخلية المجاورة أو بالمادة البينية الخارجية. البروتينات الموصلة في هذه المفاصل هي أفراد في فوق عائلة كبيرة من مستقبلات سطح الخلية تدعى **إنتجرن Integrins** التي ترتبط بمكون بروتيني من المادة البينية الخارجية. يوجد على الأقل 20 إنتجرنًا مختلفًا ذات مناطق ارتباط مختلفة الشكل.

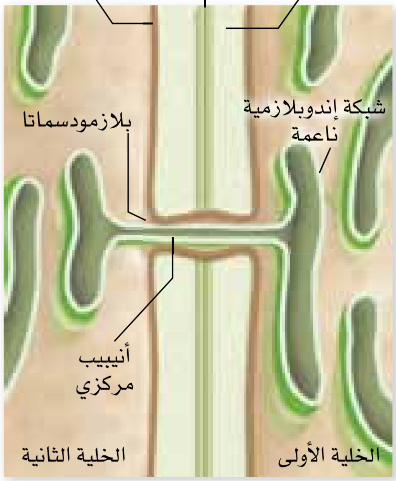
المفاصل التفاهمية

قد تتفاهم كثير من الخلايا مع الخلايا المجاورة من خلال وصلات مباشرة تدعى **المفاصل التفاهمية Communicating junctions**. في هذه المفاصل، تعبُر إشارة كيميائية أو كهربائية مباشرة من خلية إلى الخلية المجاورة. تسمح المفاصل التفاهمية لجزيئات صغيرة، أو أيونات المرور من خلية إلى أخرى. تدعى قنوات التفاهم المباشرة هذه في الحيوانات المفاصل الفجوية، وفي النباتات تدعى بلازمودسماتا.



الشكل 9 – 18

مفصل يتوسط كادهيرين. جزيء كادهيرين معلق إلى آكتين في الهيكل الخلوي، ويمر خلال الغشاء ليتفاعل مع كادهيرين للخلية المجاورة.



الشكل 9 – 19

بلازمودسماتا. يمكن لخلايا النبات أن تتواصل عن طريق فتحات متخصصة في جدرانها الخلوية؛ حيث السيتوبلازم للخلايا المتجاورة يكون متصلًا.

المفاصل الفجوية في الحيوانات. تتركب **المفاصل الفجوية Gap junctions** من تراكيب تدعى كونيكسون، وهي معقدات من ستة بروتينات عبر غشائية متماثلة (الشكل 9 – 17 ج). تترتب البروتينات في كونيكسون على هيئة دائرة لتصنع قناة خلال الغشاء البلازمي تندفع نانومترات عدة فوق سطح الخلية. يتشكل المفصل الفجوي عندما ينتظم اثنان من كونيكسون في خليتين متجاورتين في صف واحد بدقة، ما يصنع قناة مفتوحة تخترق الغشاء البلازمي لكلتا الخليتين.

تزود المفاصل الفجوية الخلايا بممرات هي من الكبر بحيث تسمح لجزيئات صغيرة كالسكريات البسيطة والأحماض الأمينية أن تمر من خلية إلى أخرى مجاورة، وفي الوقت نفسه من الصغر بحيث تمنع مرور جزيئات أكبر، كالبروتينات.

قنوات المفاصل الفجوية تراكيب ديناميكية يمكن لها أن تفتح أو تغلق استجابة لتشكيلة من العوامل بما في ذلك أيونات كالسيوم وهيدروجين. هذا التبويب يخدم وظيفة مهمة واحدة على الأقل. فالأيونات التي توجد بتركيز عالٍ خارج الخلية كالكالسيوم تتدفق إلى داخل الخلايا المدمرة، وتغلق قنوات المفاصل الفجوية. يعزل هذا الخلايا، ويمنع الضرر من أن ينتشر إلى خلايا أخرى.

البلازمودسماتا في النباتات. يفصل الجدار الخلوي كل خلية عن الخلايا الأخرى في النباتات. والمفاصل بين خلية وأخرى تحدث فقط عند الثقوب، أو الفجوات في الجدران الخلوية، حيث تلتقي الأغشية البلازمية للخلايا المتجاورة مع بعضها. تدعى الوصلات السيتوبلازمية التي تتشكل عبر الأغشية البلازمية المتلامسة **بلازمودسماتا Plasmodesmata** (والمفرد بلازمودسما) (الشكل 9 – 19). ترتبط غالبية الخلايا الحية في النباتات الأرقى مع الخلايا المجاورة عن طريق هذه المفاصل.

تعمل البلازمودسماتا تمامًا كما المفاصل الفجوية في الخلايا الحيوانية على الرغم من أن تركيبها أكثر تعقيدًا. البلازمودسماتا مبطنة بغشاء بلازمي، وليس كالمفاصل الفجوية، وهي تحتوي أنيبيبًا مركزيًّا يربط الشبكة الأندوبلازمية للخليتين.

الخلايا في المخلوقات متعددة الخلايا منظمة عادة في أنسجة. يتطلب هذا أن يكون للخلايا هوية مميزة ووصلات. تُحدد هوية الخلية عن طريق بروتينات سكرية، ومن ضمنها بروتينات معقد التوافق النسيجي الرئيس، وهي مهمة في الجهاز المناعي. تقع الوصلات بين الخلايا في ثلاث مجموعات أساسية: محكمة، ومعلّقة، وتفاهمية. المفاصل المحكمة تساعد على تكوين طبقات من الخلايا تشكل مانعًا محكمًا لتسرب الماء. والمفاصل المعلقة تزود الأنسجة بالقوة وبالمرونة. وتتضمن المفاصل التفاهمية المفاصل الفجوية في الحيوانات والبلازمودسماتا في النباتات.

مراجعة المفاهيم

1-9 نظرة شاملة على التواصل بين الخلايا (الشكل 9 – 1)

يتطلب التواصل بين الخلايا جزيئات إشارة تُدعى الرابط، ويُنتج ارتباطها بمستقبل بروتيني محدد استجابة خلوية.

- اعتمادًا على المسافة بين الخلية المرسلة للإشارة والخلايا المستجيبة لها هناك أربع آليات أساسية للترميز (الشكل 9 – 2).
  - تماس مباشر: الجزيئات على الغشاء البلازمي لخلية تلامس الجزيئات المستقبلة على الخلية المجاورة.
  - ترميز عن طريق الإفرازات الجوارية: جزيئات إشارة قصيرة العمر تفرز إلى السائل خارج الخلوي، وتؤثر في الخلايا المجاورة.
  - ترميز غدي أصم: هرمونات طويلة العمر تدخل الجهاز الدوري، وتحمل إلى الخلايا الهدف الموجودة على بُعد.
  - ترميز تشابكي: نواقل عصبية قصيرة العمر تتحرر من العصبونات إلى فجوة تدعى التشابك العصبي، توجد بين الأعصاب والخلايا الهدف.
- يشير تحويل الإشارة إلى الأحداث التي تتم داخل الخلية، وتنتج من ارتباط المستقبل بجزيء إشارة.
- يمكن السيطرة على البروتينات عن طريق الفوسفات التي يضيفها أنزيم مفسفر، وتزيلها أنزيمات محللة للفوسفات.

2-9 أنواع المستقبلات (الشكل 9 – 4)

يمكن تصنيف البروتينات المستقبلة استنادًا إلى وظيفتها وموقعها.

- عمومًا، يمكن تصنيف المستقبلات إلى مستقبلات داخل الخلايا، أو أنها على سطح الخلايا (مستقبلات غشائية).
- المستقبلات الغشائية بروتينات عبر غشائية، وتنقل المعلومات، وليس جزيء الإشارة، عبر غشاء الخلية.
- تقسم المستقبلات الغشائية إلى ثلاثة أنواع:
  - مستقبلات مرتبطة بقنوات: قنوات أيونية مبوبة كيميائيًّا، وتسمح لأيونات محددة أن تمر خلال ثقب مركزي.
  - مستقبلات أنزيمية: أنزيمات تنشط عند ارتباط الرابط، وهذه الأنزيمات هي مفسفرات بروتين عادة.
  - مستقبلات مقترنة ببروتين G: تتفاعل مع بروتين G الذي يسيطر على وظائف البروتينات المستجيبة سواء أكانت أنزيمات أم قنوات أيونية.
- تنتج بعض المستقبلات الأنزيمية ومعظم المستقبلات المقترنة ببروتين G رُسُلًا ثانية لنقل الرسائل في السيتوبلازم.

3-9 المستقبلات داخل الخلية (الشكل 9 – 5)

كثير من إشارات الخلايا ذائبة بالدهون، وتمر بسهولة خلال الغشاء البلازمي، وترتبط بمستقبلات في السيتوبلازم أو في النواة.

- الهرمونات الستيرويدية ترتبط بمستقبلات سيتوبلازمية، ثم تنتقل إلى النواة. ولهذا، فإنها تدعى مستقبلات نووية.
- المستقبلات النووية تستطيع أن تؤثر مباشرة في التعبير الجيني، وهي عادة تنشط استنساخ الجينات التي تسيطر عليها.
- يغير ارتباط الرابط بالمستقبل شكل المستقبل، ويحرر مادة مثبطة تحتل موقع ارتباط DNA.
- تعتمد استجابة الخلية لإشارة ذائبة بالدهون على معقد الهرمون – المستقبل وعلى منشطات مرافقة بروتينية أخرى.
- بعض المستقبلات داخل الخلية تنشط أنزيمات خلوية، ولا تؤثر في التعبير عن الجينات.

4-9 تحويل الإشارة عن طريق مفسفر المستقبل

تتعرف مفسفرات المستقبل في النباتات والحيوانات إلى الرابط ذي الطبيعة الذائبة بالماء، التي تؤثر في كلٍّ من: دورة حياة الخلية، وهجرتها، وأيضها، وتضاعفها.

- نظرًا لعلاقتها بالسيطرة على النمو، فإن التغيرات التي تحدث في مفسفرات المستقبل ومسارات ترميزها يمكن أن تؤدي إلى حدوث السرطان.
- يجعل ارتباط الرابط المستقبل يفسفر ذاته عند أحماض تايروسين محددة، وهذا يدعى فسفرة ذاتية.
- يمكن أن يفسفر المستقبل المُنشَّط بروتينات أخرى داخل الخلية.
- يمكن أن ترتبط البروتينات الوصيلة إلى تايرسين المفسفر، وتعمل بوصفها وصلة بين المستقبل وأحداث الترميز اللاحقة.
- يستطيع مفسفر البروتين أن يُضخم الإشارة؛ لأنه في كل خطوة من المسلسل الأنزيمي يعمل أنزيم على عدد من جزيئات المادة الأساس.
- تنظِّم البروتينات القوالب مسلسل البروتينات في معقد واحد لكي تعمل بتعاقب منظم من أجل وظيفة مثلى.
- يُخمد نشاط مفسفرات تايروسين المستقبل بإزالة الفسفرة، أو بالإدخال حيث يتم تحطيمها وإعادة تدويرها.

5-9 تحويل الإشارة عن طريق المستقبلات المقترنة ببروتين G (الشكل 9 – 11)

تعمل المستقبلات المقترنة ببروتين G من خلال تنشيط بروتين G الذي يربط المستقبل بالبروتينات المستجيبة.

- تكون بروتينات G نشطة عندما ترتبط بـ GTP وخامدة عندما ترتبط بـ GDP والمستقبل يسبب استبدال GTP بدلًا من GDP.
- يتفكك بروتين G المنشط إلى جزأين: G_{α} و $G_{\beta\gamma}$ ويعمل كل منهما على بروتين مستجيب.
- تسبب G_{α} تحلل GTP إلى GDP لكي تخمد نشاط بروتين G.
- يمكن أن تنتج البروتينات المستجيبة رُسُلًا ثانية.
- من أمثلة البروتينات المتأثرة الشائعة: أنزيم محلق الأدنيليل الذي ينتج الرسول الثاني cAMP، ومحلل الدهون المفسفرة، الذي ينتج الرسل الثانية IP_3 و DAG.
- أيونات كالسيوم هي أيضًا رسول ثانٍ. يُحفَّز تحرر Ca^{2+} عند ارتباط IP_3 إلى مستقبل مرتبط بقناة في الشبكة الأندوبلازمية.
- يمكن لكالسيوم أن يرتبط ببروتين كالموديولين الذي ينشط بدوره بروتينات أخرى منتجًا تشكيلة من الاستجابات.
- تستطيع المستقبلات المختلفة أن تُنشط المستجيب نفسه، الذي سيُنتج الرسول الثاني نفسه ما يؤدي إلى الاستجابة نفسها.
- في أنواع المستقبل المختلفة أو أشكاله المتناظرة تؤدي إلى تأثيرات مختلفة في الخلايا المختلفة.
- أنواع المستقبل المختلفة مثل المستقبلات المقترنة ببروتين G، ومفسفرات تايروسين المستقبل يمكن أن تنشط مسارات الترميز نفسها.

6-9 التفاعل بين خلية وأخرى (الشكل 9 – 17)

تُنظم الخلايا، في المخلوقات متعددة الخلايا، بطرق محددة، بحيث تعمل كأنسجة.

- تشكل الخلايا وصلات طويلة الأمد أو دائمة مع بعضها تدعى المفاصل الخلوية.
- هناك ثلاث مجموعات من مفاصل الخلايا، هي:
  - المفاصل المحكمة: تربط الأغشية البلازمية للخلايا المتجاورة في طبقات وتمنع الجزيئات الصغيرة من التسرب خارج الخلايا.
  - المفاصل المعلقة تربط الخلايا المتجاورة.
- توصل الدسموسومات الخيوط المتوسطة وخيوط آكتين للخلايا المتجاورة بوصلات يتوسطها كادهيرين.
- مفاصل أدهيرين تربط خيوط آكتين للخلايا المتجاورة، أو تعلق المادة البينية خارج الخلية بوصلات يتوسطها إنتجرين.
  - المفاصل التفاهمية تسمح بتحرك السيتوبلازم بين الخلايا المتجاورة.
- في الحيوانات، تتألف المفاصل الفجوية من كونيكسون يسمح بمرور الجزيئات الصغيرة بين الخلايا.
- في النباتات، هناك مفاصل مبطنة بغشاء بلازمي تدعى بلازمودسماتا تخترق الجدار الخلوي، وتربط الخلايا.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. يتكون الرابط من:
   - أ . بروتين غشائي مكمل مرتبط ببروتين G.
   - ب. بروتين يربط DNA ويغير التعبير الجيني.
   - جـ. جزيء رسول ثانٍ في السيتوبلازم.
   - د . جزيء أو بروتين يمكن أن يرتبط بالمستقبل.
2. الرابط في حالة الترميز الجواري:
   - أ . تنتجه الخلية نفسها.
   - ب. تفرزه الخلايا المجاورة.
   - جـ. موجود على الغشاء البلازمي للخلايا المجاورة.
   - د . تفرزه خلايا بعيدة.
3. يعمل الناقل العصبي كرابط في نوع الترميز:
   - أ . التماس المباشر. ب. الغدد الصماء.
   - جـ. التشابكي. د . ذاتي الإفراز.
4. وظيفة ________ هي إضافة فوسفات إلى البروتينات في حين يعمل ________ لإزالة الفوسفات.
   - أ . تايرسين، سيرين.
   - ب. محلل فوسفات البروتين، مانع إزالة فوسفات البروتين.
   - جـ. مفسفر البروتين، محلل فوسفات البروتين.
   - د . مستقبل، رابط.
5. أحد الأنواع الآتية من المستقبلات الغشائية يعمل عن طريق تغيير حالة فسفرة البروتينات في الخلية:
   - أ . المستقبل المرتبط بقناة. ب. المستقبل الأنزيمي.
   - جـ. المستقبل المقترن ببروتين G. د . ب + جـ.
6. تختلف وظيفة المستقبل داخل الخلوي عن المستقبل الغشائي في أن:
   - أ . المستقبل داخل الخلوي يرتبط برابط.
   - ب. المستقبل داخل الخلوي يرتبط بـ DNA.
   - جـ. المستقبل داخل الخلوي ينشط أنزيمًا مفسفرًا.
   - د . المستقبل داخل الخلوي يعمل رسولًا ثانيًا.
7. خلال مسلسل إشارة مفسفر البروتين الأنزيمي:
   - أ . تقود الفسفرة التعاقبية للمفسفرات المختلفة إلى تغير في التعبير الجيني.
   - ب. كثير من بروتينات G تصبح نشطة.
   - جـ. تقود فسفرة البروتينات الوصلية إلى تكوين رسل ثانية.
   - د . يتضخم عدد بروتينات مفسفر البروتينات المحفز بمولدات الانقسام.
8. وظيفة Ras في أثناء الترميز عن طريق مفسفر تايروسين هي:
   - أ . تنشيط فتح مستقبلات مرتبطة بالقنوات.
   - ب. إنشاء الرُّسل الثانية.
   - جـ. فسفرة أنزيمات أخرى بوصفها جزءًا من المسار.
   - د . ربط البروتين المستقبل بمسار مفسفر البروتينات المحفَّز بمولدات الانقسام.
9. الوصف الجيد للتأثيرات الآتية لارتباط الرابط بالمستقبل المقترن ببروتين G هو:
   - أ . الجزء ثلاثي القطع من بروتين G يحرر GDP ويرتبط بـ GTP.
   - ب. الجزء ثلاثي القطع من بروتين G ينفصل عن المستقبل.
   - جـ. الجزء ثلاثي القطع من بروتين G يتفاعل مع البروتين المستجيب.
   - د . تحت الوحدة (ألفا) لبروتين G تصبح مفسفرة.
10. يتطلب تضخيم الإشارة الخلوية كلًّا مما يأتي باستثناء:
    - أ . الرابط. ب. DNA.
    - جـ. رسول ثانٍ. د . مفسفر بروتين.
11. أنزيم محلق الأدنيليل مسؤول عن إنتاج جزيء من جزيئات الرسول الثاني، هو:
    - أ. أدينوسين ثنائي الفوسفات الحلقي.
    - ب. كالسيوم.
    - جـ. IP_3.
    - د . كالموديولين.
12. الاستجابة للترميز عن طريق المستقبلات المقترنة ببروتينG يمكن أن تختلف في الخلايا المختلفة؛ لأن:
    - أ . المستقبلات جميعها تعمل من خلال بروتين G نفسه.
    - ب. الأشكال المتناظرة المختلفة للمستقبل ترتبط بالرابط نفسه، ولكنها تنشط مستجيبات مختلفة.
    - جـ. كمية المستقبل في الغشاء تختلف في أنواع الخلايا المختلفة.
    - د . المستقبلات المختلفة يمكن أن تنشط المستجيب نفسه.
13. وظيفة المفاصل المحكمة في تكوين النسيج:
    - أ . ربط خلية إلى أخرى مجاورة، مشكلةً حاجزًا بين الخلايا.
    - ب. تشكيل مكان تعلق قوي بين الخلايا.
    - جـ. السماح بحركة الجزيئات الصغيرة بين الخلايا.
    - د . ربط الخلايا بالمادة البينية خارج الخلية.
14. ترتبط كادهيرين والخيوط المتوسطة مع ________ في حين يرتبط كونيكسون مع ________
    - أ. المفاصل المحكمة، المفاصل المعلقة.
    - ب. العلامات على سطح الخلية، المفاصل المحكمة.
    - جـ. الدسموسومات، والمفاصل الفجوية.
    - د . مفاصل أدهيرن، البلازمودسماتا.
15. الخلايا قادرة على تعليق نفسها بالمادة البينية خارج الخلايا من خلال نشاط بروتينات:
    - أ. كونيكسون. ب. معقد التوافق النسيجي الرئيس.
    - جـ. كادهيرين. د . إنتيجرن.

أسئلة تحدٍّ

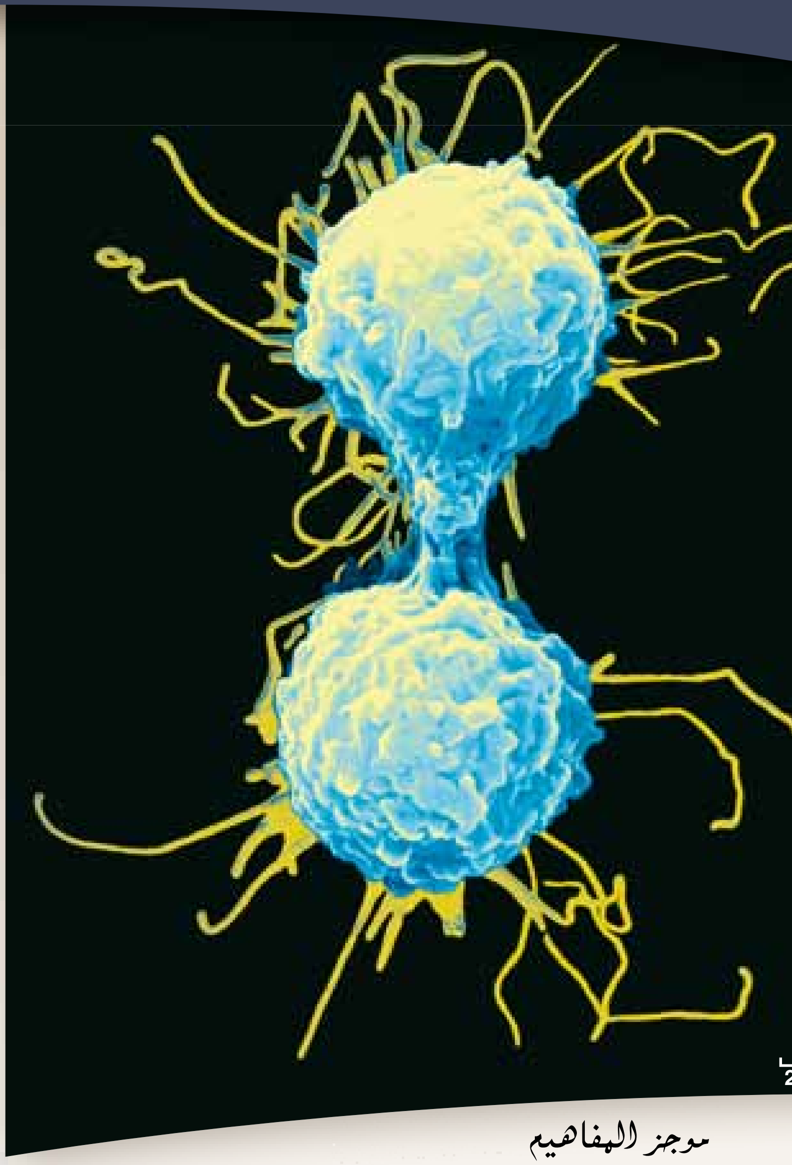
1. صف الخصائص المشتركة الموجودة في أمثلة الترميز الخلوي التي وصفت في هذا الفصل كلها. أعطِ أمثلة لتوضيح ذلك.
2. الخلايا التي تشكل طلائية القناة الهضمية تنثني مشكلة قممًا تدعى خملات، وأودية تدعى مغارات. تفرز الخلايا الواقعة ضمن المغارة بروتينًا، يدعى نيترين-1، يصبح تركيزه عاليًا ضمن المغارة. يشكل نيترين-1 الرابط لمستقبلات بروتينية موجودة على سطح الخلايا الطلائية جميعها في القناة الهضمية. يحفز ارتباط نيترين-1 مسار إشارة يسبب نمو الخلايا. تعاني خلايا طلائية القناة الهضمية موتًا مبرمجًا (موت الخلايا) بغياب ارتباط نيترين-1.
   - أ. بِمَ تصنف نوع الترميز الموجود في هذا النظام (ذاتي الإفراز، أم جواري الإفراز، أم غدي أصم)؟
   - ب. تنبأ أين يحدث أكثر الموت المبرمج للخلايا، وأين يحدث أكبر مقدار من النمو في الطلائية؟
   - جـ. يرتبط فقد مستقبل نيترين-1 ببعض أنواع سرطان القولون. اقترح تفسيرًا للربط بين مسار الترميز هذا وتكوين الورم.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™

الفصل 10

كيف تنقسم الخلايا
How Cells Divide



مقدّمة

كلّ أنواع المخلوقات – البكتيريا، تماسيح أمريكا، الأعشاب الضارة في مرج- تنمو، وتتكاثر. بدءًا من المخلوق الأصغر إلى الأكبر، تُنتج كلّ الأنواع ذرية تُشابهها، وتُمرر لها المعلومات الوراثية التي تجعلها على ما هي عليه. في هذا الفصل، سندرس كيف تنقسم الخلايا وتتكاثر، كخلية الدم البيضاء المشار إليها في الصورة. الانقسام الخلوي ضروري لنمو المخلوقات، ولالتئام الجروح، ولاستبدال الخلايا التي تُفقد بانتظام، كالخلايا التي في جلدك، وفي بطانة قناتك الهضمية. لقد تغيرت آلية تكاثر الخلية ونتائجها البيولوجية بشكل مُميز خلال تطور الحياة على الأرض. العملية معقدة في حقيقيات النوى، وتتضمن كلًّا من عمليتي تضاعف الكروموسومات، وفصلها وتوزيعها في الخلايا البنوية. ويُعزى الكثير مما نتعلمه عن أسباب مرض السرطان إلى كيفية ضبط الخلايا لهذه العملية، وبخاصة ميلها للانقسام، وهي آلية تظل بإطارها العام هي نفسها في المخلوقات حقيقية النوى جميعها.

موجز المفاهيم

1-10 الانقسام الخلوي في البكتيريا
- *الانشطار الثنائي شكل بسيط للانقسام الخلوي.*
- *تسيطر بروتينات على فصل الكروموسومات وتكوين الجدار الفاصل.*

2-10 كروسومات الخلايا حقيقية النوى
- *يختلف عدد الكروسومات بين أنواع المخلوقات الحية.*
- *تُظهر كروموسومات حقيقيات النوى تركيبًا معقدًا.*

3-10 رؤية شاملة لدورة الخلية في حقيقيات النوى
- *تنقسم دورة الخلية إلى خمسة أطوار.*
- *يتفاوت أمد دورة الخلية بناءً على نوع الخلية.*

4-10 الطور البيني: التحضير للانقسام المتساوي (الانقسام الفتيلي أو الخيطي)

5-10 الانقسام المتساوي: انفصال الكروموسومات
- *خلال الطور التمهيدي، يتكون جهاز الانقسام المتساوي.*
- *خلال*
- تتصل الكروموسومات بالمغزل في أثناء الطور قبل الاستوائي.
- *تصطف السنتروميرات في الطور الاستوائي.*
- *تنفصل الكروماتيدات في الطور الانفصالي.*
- *خلال الطور النهائي، تتشكل النواة من جديد.*

6-10 انقسام السيتوبلازم: تقسيم محتويات السيتوبلازم
- *في الخلايا الحيوانية، يفصل حزام من الأكتين الخلايا البنوية.*
- *تقسم صفيحة الخلية الخلايا البنوية، في الخلايا النباتية.*
- *تنفصل الأنوية البنوية خلال انقسام السيتوبلازم، في الفطريات وبعض الطلائعيات.*

7-10 ضبط عمل الدورة الخلوية
- *لمحة تاريخية لضبط الدورة الخلوية.*
- *يمكن إيقاف الدورة الخلوية عند ثلاث نقاط ضبط حساسة.*
- *الأنزيمات المفسفرة المعتمدة على السايكلين تحرك الدورة الخلوية.*
- *في حقيقيات النوى متعددة الخلايا، تحدث كثير من Cdks وإشارات خارجية في الدورة الخلوية.*
- *السرطان هو إخفاق ضبط الدورة الخلوية.*

1-10 الانقسام الخلوي في البكتيريا

تنقسم الخلايا البكتيرية بوصفها وسيلة للتكاثر. تكاثر البكتيريا نُسيلي أي إنّ، كلّ خلية تنتج من الانقسام الخلوي هي نسخة طبق الأصل للخلية الأصل. ومع أن آليات تبادل مادة DNA يمكن أن توجد في البكتيريا، إلا أن البكتيريا ليس لها دورة تكاثر جنسي كما لحقيقيات النوى. ولهذا، فكلّ الزيادة في كثافة جماعة البكتيريا ناتج من الانقسام لإنتاج خلايا جديدة.

الانشطار الثنائي شكل بسيط للانقسام الخلوي

تتكاثر كلّ من البكتيريا والخلايا حقيقية النوى عن طريق آليات تُنتج خليتين جديدتين لكلّ منهما المعلومات الوراثية نفسها الموجودة في الخلية الأصل. الفروق بين هذين النوعين الأساسيين من الخلايا يؤدي إلى فروق كبيرة في كيفية حدوث هذه العملية. وعلى الرغم من هذه الفروق، فإن مبادئ العملية هي نفسها: تضاعف وفصل المعلومات الوراثية في الخلايا البنوية، وانقسام محتويات الخلية. سنبدأ بفحص العملية الأبسط، **الانشطار الثنائي Binary fission**، الذي يحدث في البكتيريا.

معظم البكتيريا لها محتوى وراثي (محتوى جيني) مركّب من جزيء DNA دائري منفرد. على الرغم من بساطته الظاهرة، فإن جزيء DNA لبكتيريا القولون *Escherichia coli* هو في الواقع أطول من الخلية نفسها بـ 500 مرة! ومن ثم، فإن هذا التركيب «البسيط» في الواقع يتراص بإحكام شديد ليلائم داخل الخلية. ومع أنه غير موجود داخل نواة، إلا أن DNA يوجد بشكل ملتز يسمى نظير النواة *Nucleoid* الذي يمكن تمييزه من السيتوبلازم المحيط به.

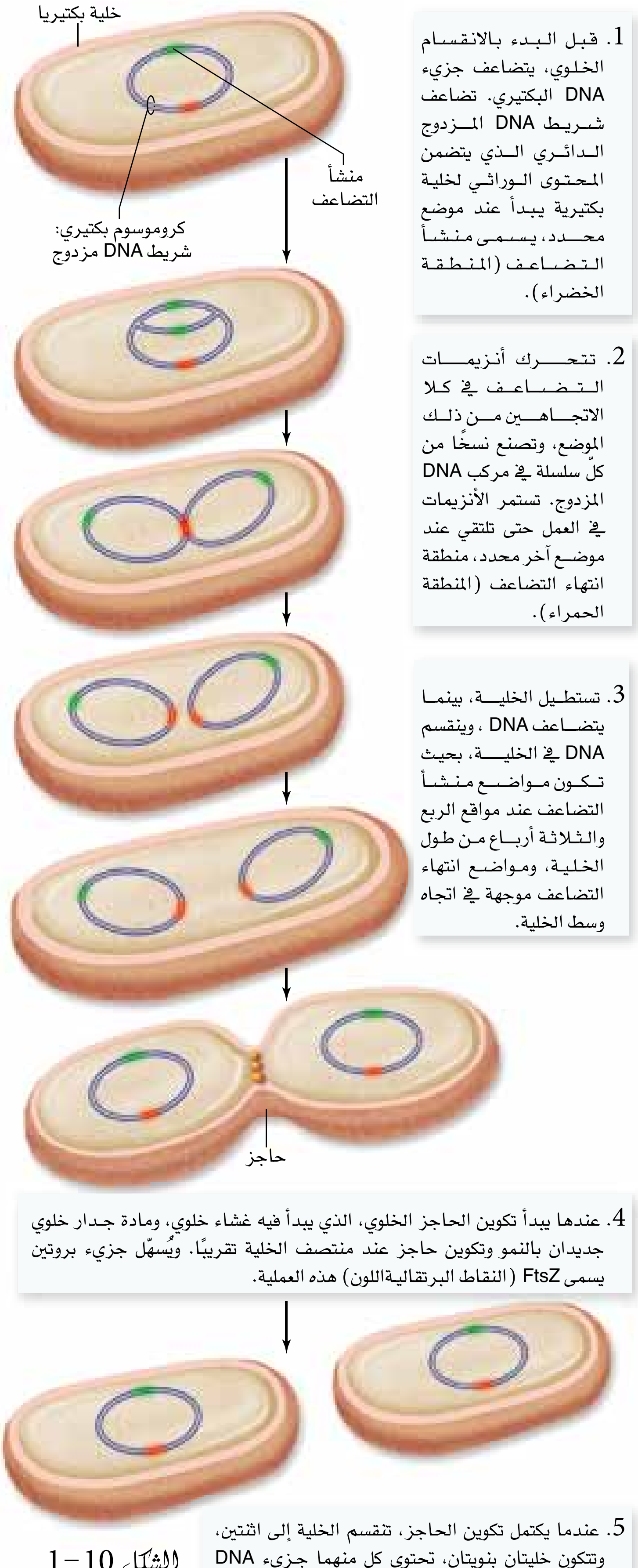
في أثناء الانشطار الثنائي، يجب أن يتضاعف الكروموسوم، وبعدها تُوزع النواتج إلى كلّ من طرفي الخلية قبل بدء الانقسام الحقيقي للخلية إلى خليتين بنويتين. الميزة الرئيسة للانقسام الخلوي في البكتيريا هي أنّ تضاعف الكروموسوم وتقسيمه يحدثان بوصفهما عملية متكاملة. في المقابل، فإن تضاعف DNA في حقيقيات النوى يحدث خلال مرحلة مبكرة من الانقسام، في حين يحدث فصل الكروموسومات في مرحلة متأخرة أكثر.

تسيطر بروتينات على فصل الكروموسومات وتكوين الجدار الفاصل

منذ سنوات عدة، اعتقد علماء الوراثة أن جزيئات DNA في *E. coli* التي تضاعفت حديثًا تمّ فصلها سلبيًّا باتصالها بالغشاء، ونمو الغشاء في أثناء استطالة الخلية. منذ عهد قريب جدًّا، تظهر صورة أكثر تعقيدًا تتضمن انفصالاً نشطًا لـ DNA واختيارًا مسيطرًا عليه أنزيميًّا للموقع الذي ستنقسم عنده الخلية المُتطاولة إلى خليتين. تُظهر أنواع مختلفة مثل *E.coli* و*Bacillus subtilis* كلتيهما توزيعًا نشطًا لجزيئات DNA المتضاعفة حديثًا خلال الانقسام.

يبدأ الانشطار الثنائي بتضاعف DNA البكتيريا عند موضع محدد – **منشأ التضاعف Origin of replication** (انظر الفصل 14) – ويتقدم في اتجاهين حول DNA الدائري وصولاً إلى موضع إنهاء محدد (الشكل 10-1). يؤدي نمو الخلية إلى استطالة، وتتموضع جزيئات DNA المتضاعفة حديثًا بشكل نشط في مواضع الربع، والثلاثة أرباع من طول الخلية. ويبدو أن هذه العملية تتطلب تسلسلات DNA معينة قرب منشأ التضاعف، وبروتينات ترتبط مع هذه التسلسلات.

رُبما تُسهم عملية التضاعف نفسها في عملية انقسام الكروموسوم. يتضمن أحد النماذج مركب تضاعف مثبتًا في وسط الخلية، بحيث إن عملية تكوين DNA تعمل



1. قبل البدء بالانقسام الخلوي، يتضاعف جزيء DNA البكتيري. تضاعف شريط DNA المزدوج الدائري الذي يتضمن المحتوى الوراثي لخلية بكتيرية يبدأ عند موضع محدد، يسمى منشأ التضاعف (المنطقة الخضراء).

2. تتحرك أنزيمات التضاعف في كلا الاتجاهين من ذلك الموضع، وتصنع نسخًا من كلّ سلسلة في مركب DNA المزدوج. تستمر الأنزيمات في العمل حتى تلتقي عند موضع آخر محدد، منطقة انتهاء التضاعف (المنطقة الحمراء).

3. تستطيل الخلية، بينما يتضاعف DNA، وينقسم DNA في الخلية، بحيث تكون مواضع منشأ التضاعف عند مواقع الربع والثلاثة أرباع من طول الخلية، ومواضع انتهاء التضاعف موجهة في اتجاه وسط الخلية.

4. عندها يبدأ تكوين الحاجز الخلوي، الذي يبدأ فيه غشاء خلوي، ومادة جدار خلوي جديدان بالنمو وتكوين حاجز عند منتصف الخلية تقريبًا. ويُسهّل جزيء بروتين يسمى FtsZ (النقاط البرتقاليةاللون) هذه العملية.

5. عندما يكتمل تكوين الحاجز، تنقسم الخلية إلى اثنتين، وتتكون خليتان بنويتان، تحتوي كل منهما جزيء DNA بكتيريًّا.

الشكل 10-1
الانشطار الثنائي.

الشكل 10-2

بروتين FtsZ. في هذه الخلايا المنقسمة لبكتيريا *E.coli*، عُلِّم بروتين *FtsZ* بصبغة مُشعّة لبيان موضعه في أثناء الانشطار الثنائي. يتجمع البروتين في حلقة عند منتصف الخلية تقريبًا، حيث يُسهّل عملية تكوين الحاجز وانقسام الخلية. البكتيريا التي تحمل طفرات في جين *FtsZ* غير قادرة على الانقسام.

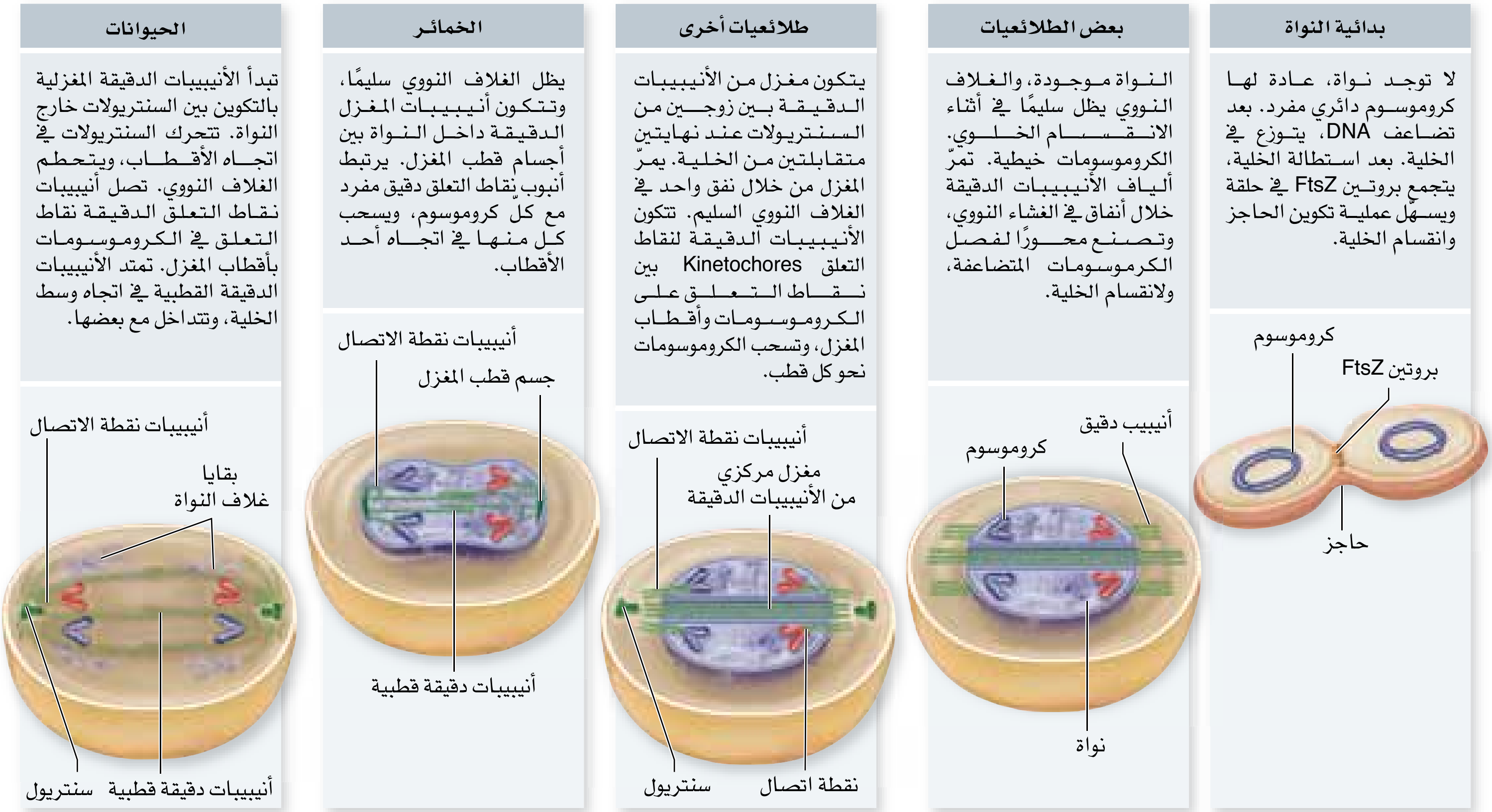
على دفع الكروموسومات البنوية بعيدًا عن بعضها بعضًا. وربما تتضمن الوضعية النهائية عندها بروتينات ترتبط مع تسلسلات المنشأ.

يتم تقسيم بقية مكونات الخلية بنُمو غشاء جديد وإنتاج **جدار فاصل Septum** (انظر الشكل 10-1). هذه العملية، المعروفة بتكوين **الحواجز Septation**، معقدة، وتخضع للضبط من قبل بروتينات خلوية. موقع تكوين الحواجز يكون عادة وسط الخلية، ويبدأ بتكوين حلقة مكونة من نسخ عدة من البروتين FtsZ (الشكل 10-2). بعد ذلك، يحدث تراكم لعدد من البروتينات الأخرى، بما في ذلك تلك المنغرسة في الغشاء. إن الآلية الدقيقة لعملية تكوين الحواجز غير معروفة، ولكن هذا التركيب ينكمش إلى الداخل بشكل شعاعي، حتى تنقسم الخلية إلى خليتين جديدتين.

إن البروتين FtsZ مُثير للانتباه لأسباب عدة؛ فله تاريخ تطوري طويل، اذ تمّ التعرف إليه في معظم الخلايا بدائية النوى، بما في ذلك البكتيريا القديمة. ويمكنه أن يُكون خيوطًا وحلقات، وبلّوراته ذات الثلاثة أبعاد الحديثة تظهر كذلك درجة عالية من التشابه مع تيوبيولن الموجود في حقيقيات النوى. إضافة إلى ذلك، تمّ اكتشاف جزيئات شبيهة بالآكتين، وهو مُكون آخر للهيكل الخلوي في حقيقيات النوى. التيوبيولن والآكتين يؤديان دورًا في الانقسام الخلوي لحقيقيات النوى، وهذه الجزيئات المماثلة في الخلايا بدائية النوى قد توفر دليلًا لصلة تطورية بين العمليتين.

يتضمّن تطور الخلايا حقيقية النوى محتوى جينيًّا أكثر تعقيداً بكثير مؤلّفًا من كروموسومات خيطية متعددة موضوعة داخل نواة محاطة بغشاء. أصبح ممكنًا حدوث هذا المحتوى الجيني المعقد بتطور آليات عملت على تأخير فصل الكروموسومات بعد تضاعفها. مع أنه من غير الواضح كيف تطورت هذه القدرة على حفظ الكروموسومات معًا، لكنها تبدو الأكثر قربًا للانشطار الثنائي ممّا كُنا نظن يومًا ما (الشكل 10-3).

معظم البكتيريا تنقسم بالانشطار الثنائي، وهو شكل بسيط للانقسام الخلوي الذي يحدث فيه تضاعف DNA وفصله معًا في وقت واحد. تتضمن هذه العملية انقسامًا نشطًا للكروموسوم، وتحديد موقع تكوين الحواجز.



الشكل 10-3

مقارنة لتجمعات البروتين خلال الانقسام الخلوي بين مخلوقات مختلفة. شكل بروتين FtsZ للخلايا بدائية النوى يُشبه شكل بروتين تيوبيولن في الخلايا حقيقية النوى. إن تيوبيولن هو المكون البروتيني للأنيبيبات الدقيقة، التي هي ألياف تُستعمل لفصل الكروموسومات في الانقسام الخلوي لخلايا حقيقية النوى.

2-10 كروموسومات الخلايا حقيقية النوى

لقد تمت رؤية الكروموسومات أول مرة من قبل عالِم الأجنّة الألماني والثر فليمنج Walther Flemming (1843–1905) عام 1879، عندما كان يفحص خلايا يرقة السلمندر سريعة الانقسام. عندما نظر فليمنج إلى الخلايا من خلال ما يُعَدُّ في الوقت الحاضر مجهرًا ضوئيًّا بدائيًّا، لاحظ خيوطًا دقيقة داخل أنويتها بدت أنها تنقسم طوليًّا. سمّى فليمنج انقسامها **الانقسام المتساوي Mitosis**، معتمدًا على الكلمة اليونانية *mitos*، وتعني "خيط".

يختلف عدد الكروموسومات بين الأنواع

وُجدت الكروموسومات منذ اكتشافها الأولي في خلايا جميع حقيقية النوى التي تمت دراستها. قد يختلف عددها بشكل هائل من نوع إلى آخر. لأنواع قليلة من المخلوقات زوج واحد فقط من الكروموسومات، في حين أن بعض السرخسيات لها اكثر من 500 زوج (جدول 10-1). معظم حقيقيات النوى لها ما بين 10 إلى 50 كروموسومًا في خلاياها الجسدية.

تحتوي كلّ من خلايا الإنسان 46 كروموسومًا، تشكل 23 زوجًا متطابقًا تقريبًا (الشكل 10-4). كلّ من هذه الكروموسومات الستة وأربعون يحتوي مئات أو آلاف

الجدول 10-1	عدد الكروموسومات في مجموعة مختارة من حقيقيات النوى
المجموعة	**العدد الكلي للكروموسومات**
الفطريات	
النيروسبورا *Neurospora* (أحادي العدد الكروموسومي)	7
خميرة *Saccharomyces*	16
الحشرات	
البعوض	6
ذبابة الفاكهة *Drosophila*	8
نحل العسل	الإناث ذات العدد الزوجي 32، الذكور ذات العدد المفرد 16
دودة القز (دودة الحرير)	56
النبات	
Haplopappus gracilis	2
البازلاء	14
الذرة	20
قمح الخبز	42
قصب السكر	80
ذيل الحصان (الكُنبات)	216
خنشار لسان الأفعى	1262
الفقريات	
منقار البط	22
الضفدع	26
الفأر	40
الإنسان	46
الشمبانزي	48
الحصان	64
الدجاجة	78
الكلب	78

الجينات التي تؤدي أدوارًا مهمة في تحديد كيفية تطور جسم الإنسان وعمله. لهذا السبب، يعدّ امتلاك الكروموسومات جميعها أساسيًّا للبقاء. الأجنة البشرية التي ينقصها حتى ولو كروموسوم واحد، حالة تسمى فردية الصبغيات *Monosomy*، لا تبقى على قيد الحياة في معظم الحالات. وامتلاك نسخة إضافية لأيّ كروموسوم، حالة تسمى ثلاثية الصبغيات أو (ثلاثية الكروموسومات) *Trisomy*، تكون عادة مُميتة إلا عندما تكون الكروموسومات الأصغر هي المعنية بالأمر. (وستتعلم أكثر عن شذوذ الكروموسومات البشرية في الفصل الـ 13).

تُظهر كروموسومات حقيقيات النوى تركيبًا معقدًا

تعلّم الباحثون الكثير عن بناء الكروموسومات وتركيبها خلال أكثر من 125 سنة بعد اكتشافها. ولكن على الرغم من البحث المجّهد، فإنّ التركيب الدقيق لكروموسومات حقيقيات النوى خلال الدورة الخلوية يبقى غير واضح. تُمثل التراكيب التي تمّ وصفها في هذا الفصل النموذج الأكثر قَبُولًا في الوقت الحاضر.

تركيب الكروماتين

تتكون الكروموسومات من **الكروماتين Chromatin**، وهو مُعقّد من DNA والبروتين؛ معظم الكروموسومات تشتمل على 40% DNA و 60% بروتين. ترتبط كمية لا بأس بها من RNA كذلك بالكروموسومات؛ لأن الكروموسومات هي مواقع تكوين RNA.

إن DNA للكروموسوم الواحد هو خيط واحد مزدوج طويل جدًا، يمتد بشكل متصل على كامل طول الكروموسوم. ويحتوي كروموسوم بشري نموذجي على 140 مليون

الشكل 10-4

الكروموسومات البشرية. تُظهر هذه الصورة، المأخوذة عن طريق المجهر الإلكتروني الماسح، الكروموسومات البشرية كما تبدو مباشرة قبل انقسام النواة. كلّ جزيء DNA قد تضاعف قبل الآن، مكونًا نسخًا متماثلة مُمسكة بعضها ببعض، عند انقباض مرئي يسمى السنترومير (القطعة المركزية). أضيف لون زائف للكروموسومات.

(1.4×10^8) نيوكليوتيد في DNA له. لو فكّرنا في كلّ نيوكليوتيد بوصفه "كلمة" فستملأ عندها كمية المعلومات التي يحتويها كروموسوم عادي نحو 280 كتابًا مطبوعًا يحتوي كلّ منها على 1000 صفحة، وكلّ صفحة على 500 "كلمة". ولو استطعنا أن نفرد شريط DNA في الكروموسوم الواحد على شكل خط مستقيم، سيتراوح طوله نحو 5 سم. إن إحكام مثل هذا الشريط داخل نواة الخلية يُشبه حشر سلك طوله يساوي طول ملعب كرة القدم داخل كرة القاعدة – وهذا فقط كروموسوم واحد من 46 كروموسومًا! ومع ذلك، يكون DNA داخل الخلية ملتفًّا، ما يسمح له أن يُحشر داخل مساحة أصغر بكثير ما قد يكون ممكنًا بطريقة مختلفة.

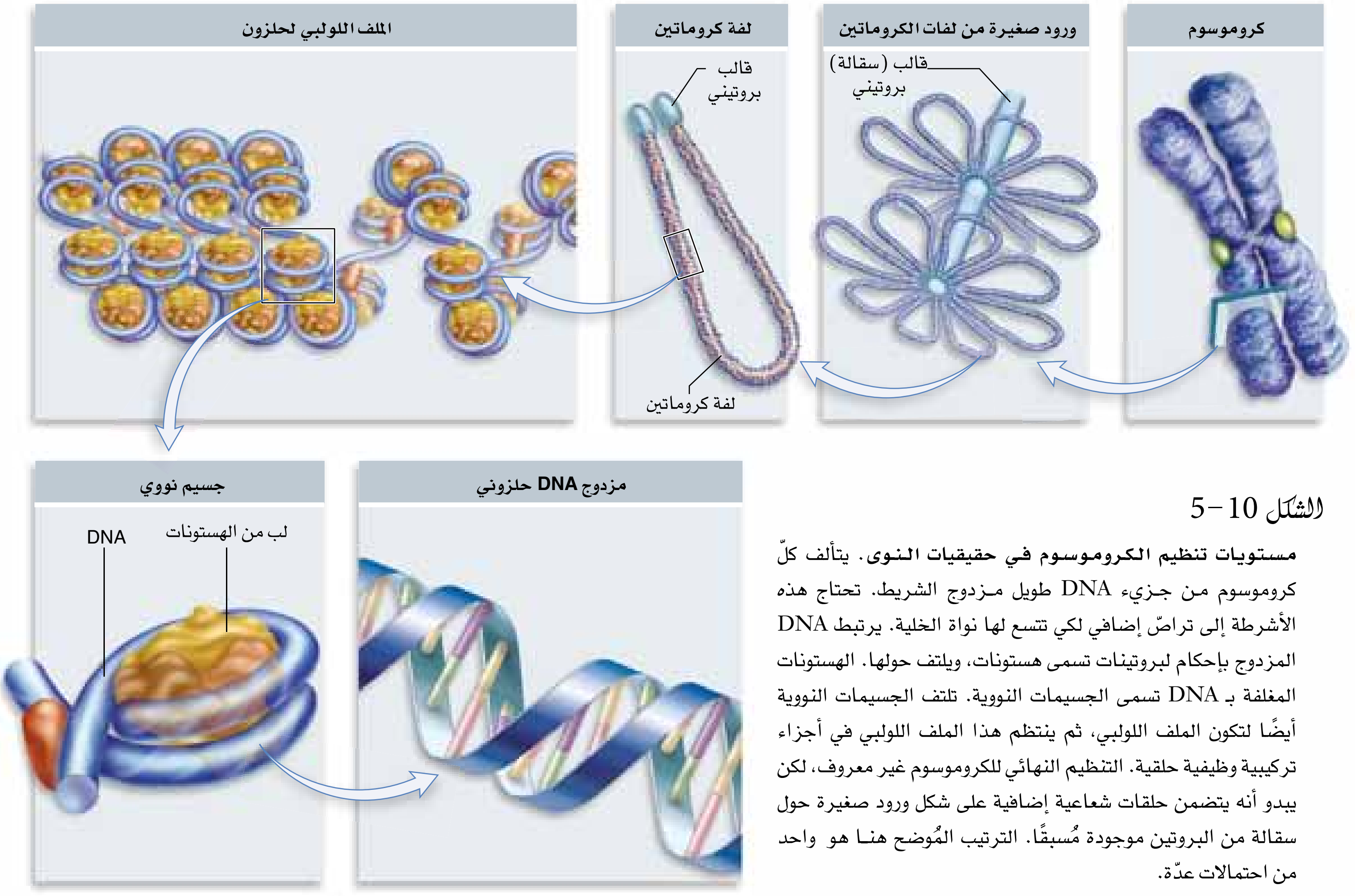
إن تنظيم الكروماتين في النواة غير المنقسمة غير مفهوم جيدًا، لكن علماء الوراثة أدركوا سنوات أنّ بعض الأجزاء التركيبية الوظيفية للكروماتين، وتُسمى **الكروماتين المتغاير Heterochromatin**، لا يتم التعبير عنها (نسخها أو تفعيلها)، في حين يتمّ التعبير عن أجزاء تركيبية وظيفية أُخرى للكروماتين، وتُسمى **الكروماتين الحقيقي Euchromatin**. هذه الحالة الوراثية المدروسة متصلة كذلك بالحالة الفيزيائية للكروماتين، مع أن الباحثين هنا بدؤوا فقط يُدركون التفاصيل.

تركيب الكروموسوم

لو مزقنا برفق نواة خلية حقيقية النواة، وفحصنا DNA عن طريق مجهر إلكتروني، فسنجد أنه يُشبه صفًّا من حبات الخرز (الشكل 10-5). في كلّ 200 من النيوكليوتيدات، يلتف DNA اللولبي حول جزء مركزي مكون من 8 **هستونات Histone proteins**. وخلافًا لمعظم البروتينات، التي لها شحنة إجمالية سالبة، تكون الهستونات موجبة الشحنة بسبب وفرة الأحماض الأمينية القاعدية: الأرجنين واللايسين. وهكذا، فهي تنجذب بقوة لمجموعات فوسفات العائدة لـ DNA سالبة الشحنة، وتعمل مراكز الهستون "كأشكال مغناطيسية" تُعزّز التفاف DNA وتُوجهه. المركب المعقد لـ DNA وبروتينات الهستون يسمى **جسيمًا نوويًا Nucleosome**.

يحدث المزيد من الالتفاف عندما يلتف خيط من الجسيمات النووية في حلزون أعلى رتبة في الالتفاف يدعى الملف اللولبي (ملفات لولبية للكروماتين) *Solenoids*. المسار الدقيق لهذا المستوى الأعلى من الالتفاف للكروماتين لا يزال موضوعًا قابلًا لبعض النقاش، لكنّه يؤدّي لتكوين ليفة بقُطر يساوي 30 نانومترًا، ولهذا غالبًا ما تُسمى ليفة 30 نانومترًا، أو الملف اللولبي، هو الشكل المألوف لكروماتين الطور البيني (غير المنقسم).

خلال الانقسام الخلوي المتساوي يكون الكروماتين في الملف اللولبي مرتبًا حول سِقالة من البروتين تجمعت في هذا الوقت لتحقق الحد الأعلى من تراصّ الكروموسوم. تُحضّر هذه العملية الكروموسومات لأحداث الانقسام المتساوي الموصوفة فيما بعد. إن الطبيعة الدقيقة لهذا التراصّ غير معروفة، لكن نموذجًا واحدًا قديم العهد يتضمن التفاف الملف اللولبي في حلقات شعاعية حول سقالة البروتين، بمساعدة مُعقد من البروتينات يسمى **المُكثِّف Condensin**. إن سِقالة البروتين نفسها هي في الحقيقة ما يُعطي كروموسومات الانقسام المتساوي شكلها المميز.



الشكل 10-5

مستويات تنظيم الكروموسوم في حقيقيات النوى. يتألف كلّ كروموسوم من جزيء DNA طويل مزدوج الشريط. تحتاج هذه الأشرطة إلى تراصّ إضافي لكي تتسع لها نواة الخلية. يرتبط DNA المزدوج بإحكام لبروتينات تسمى هستونات، ويلتف حولها. الهستونات المغلفة بـ DNA تسمى الجسيمات النووية. تلتف الجسيمات النووية أيضًا لتكون الملف اللولبي، ثم ينتظم هذا الملف اللولبي في أجزاء تركيبية وظيفية حلقية. التنظيم النهائي للكروموسوم غير معروف، لكن يبدو أنه يتضمن حلقات شعاعية إضافية على شكل ورود صغيرة حول سقالة من البروتين موجودة مُسبقًا. الترتيب المُوضح هنا هو واحد من احتمالات عدّة.

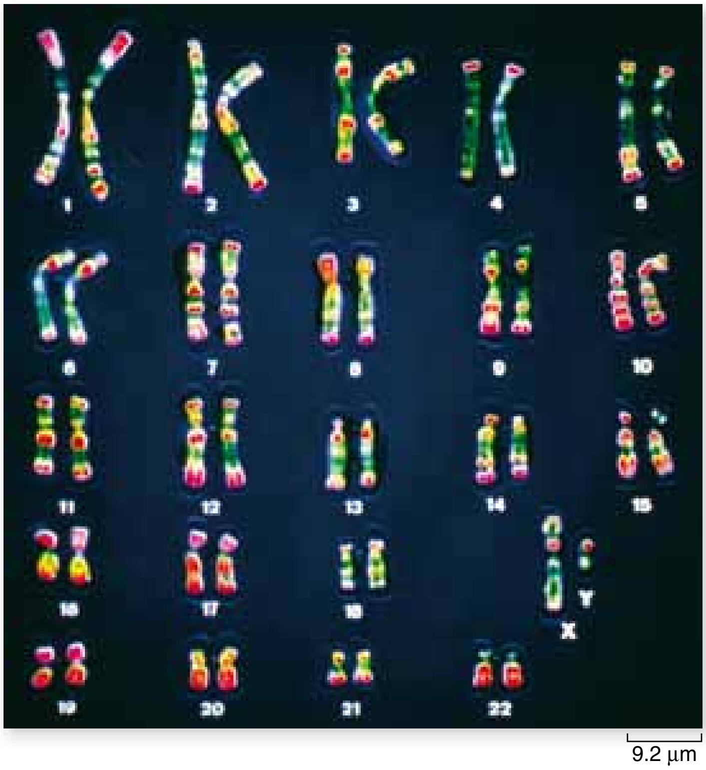
الأنماط النووية للكروموسومات

تختلف الكروموسومات في الحجم والخصائص الصبغية، وفي موقع السنترومير (منطقة متضيقة توجد على كلّ الكروموسومات، سيتم شرحها قريبًا) والطول النسبي للذراعين على كلّ من جانبي السنترومير، وفي مواقع المناطق المتضيقة على طول الأذرع. يُسمى الترتيب الدقيق للكروموسومات التي يمتلكها المخلوق الفرد **النمط النووي Karyotype**. يُظهر النمط النووي في (الشكل 10-6) مجموعة الكروموسومات من إنسان فرد، مبديًا الاختلافات في الحجم والتركيب.

يعتمد علماءُ الوراثة، عند تحديد عدد الكروموسومات في نوع ما، العدد النصفي (**العدد الفردي**) **Haploid (*n*)** للكروموسومات. يُشير هذا العدد إلى مجموعة كاملة واحدة من الكروموسومات الضرورية لتحديد المخلوق الحي. وبالنسبة إلى البشر وأنواع كثيرة أخرى، فإن الرقم الطبيعي للكروموسومات في خلية ما يُسمى العدد **الثنائي أو الزوجي Diploid (2*n*)**، وهو ضعف العدد الفردي. في الإنسان يكون العدد الفردي 23 والعدد الزوجي 46. تُظهر الكروموسومات المضاعفة الإسهام الوراثي المتساوي الذي يُقدمه الآباء للذرّية. نُشير إلى الكروموسومات الأُميّة (القادمة من الأم) والأبوية بأنها **متماثلة Homologous**، وكلّ واحد من الزوج يسمى **المُتماثل Homologue**.

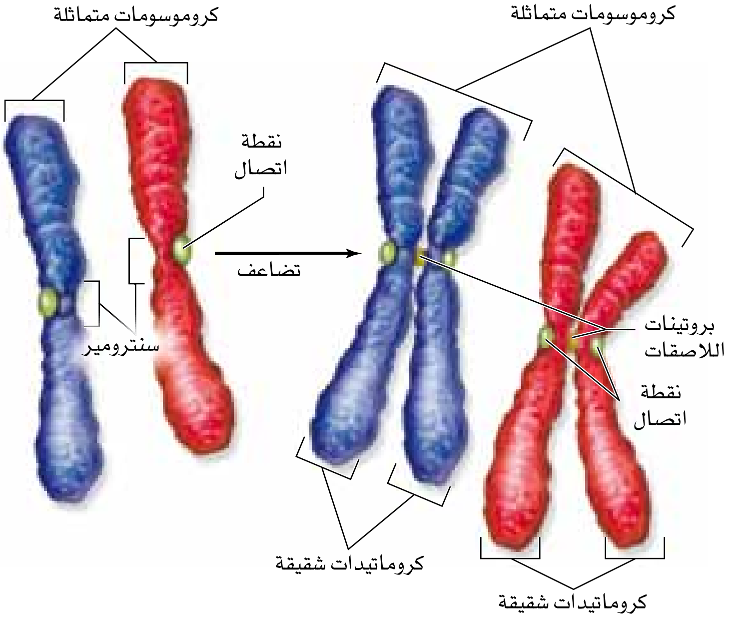
تضاعف الكروموسوم

توجد الكروموسومات، كما تظهر في النمط النووي، فقط مدة قصيرة خلال الانقسام الخلوي. قبل التضاعف، يتكون كلّ كروموسوم من جُزيء DNA واحد منظم في ليفة 30 نانومتر التي تمّ شرحها سابقًا. بعد التضاعف، يتكون كلّ



الشكل 10-6

النمط النووي لكروموسومات الإنسان. تختلف الكروموسومات المفردة التي تُؤلف 23 زوجًا كثيرًا في الحجم وموقع السنترومير. في هذا التحضير، تم صبغ الكروموسومات بصورة دقيقة لتوضيح الفروق في تركيبها، وللتمييز فيما بينها بوضوح. لاحظ أن أفراد زوج من الكروموسومات تكون متشابهة جدًا، ولكن غير مُتطابقة.



الشكل 10-7

الفرق بين كروموسومات متماثلة وكروماتيدات شقيقة. الكروموسومات المتماثلة هي النسخ الأمِّية والأبوية للكروموسوم نفسه – مثل الكروموسوم رقم 16. الكروماتيدان الشقيقان نسختان متطابقتان لكروموسوم واحد مرتبطتان معًا عند منطقة السنترومير لكلّ منهما عن طريق بروتينات اللاصقات، وذلك بعد تضاعف DNA. تتألف نقطة الاتصال (الموصوفة لاحقًا في هذا الفصل) من بروتينات موجودة في السنترومير تتصل بالأنيبيبات الدقيقة في أثناء الانقسام المتساوي.

كروموسوم من جزيئي DNA متطابقين ومتماسكين معًا عن طريق مُعقّد من البروتينات يُسمى **اللاصقات Cohesins**. عندما تصبح الكروموسومات أكثر تكاثفًا، وتترتب حول سقالة البروتين، تُصبح مرئية كشريطين ملتصقين ببعضهما. عند هذه النقطة، لا نزال نُسمي الشكل كروموسومًا، لكنه يتألف من **كروماتيدين Chromatids** شقيقين (الشكل 10-7).

إن حقيقة أن تكون نواتج عملية التضاعف متماسكة مع بعضها هو أمر حاسم بالنسبة إلى عملية الانقسام. فإحدى المعضلات التي على الخلية حلّها هو، كيف ستضمن أنّ كل خلية جديدة ستتسلم مجموعة كاملة من الكروموسومات. لو كُنّا نُصمم نظامًا، لكان من الممكن أن نستعمل نوعًا من العلامة لتحديد هوية كلّ كروموسوم، تقريبًا، كما يفعل معظمنا عندما ننسخ ملفات عن طريق جهاز الحاسوب. لكن الخلية ليس لديها تقنية لتعريف الكروموسومات، عوضًا عن ذلك، تحتفظ بنواتج التضاعف معًا حتى لحظة انفصال الكروموسومات، لضمان ذهاب نسخة من كلّ كروموسوم إلى كلّ خلية بنوية. إن هذا الفصل للكروماتيدين الشقيقين هو الحدث المهم الرئيس في عملية الانقسام المتساوي، التي سيتم شرحها بالتفصيل لاحقًا.

كروموسومات حقيقيات النوى تراكيب معقدة، يمكن تراصها لغرض الانقسام الخلوي. خلال الطور البيني، يلتف DNA حول بروتينات مكونًا تركيبًا يسمى الجسيم النووي. يلتف خيط الجسيم النووي التفافًا آخرًا ليُكون ملفًا لولبيًا يدعى الملف اللولبي (أو ليفة 30 نانومترًا). بعد تضاعف الكروموسوم، تبقى الكروماتيدات الناتجة متماسكة مع بعضها لحين عملية الانقسام عن طريق بروتينات تسمى اللاصقات.

3-10 نظرة عامة لدورة الخلية في حقيقيات النوى

بالمقارنة مع بدائيات النواة، تطلبت زيادة الحجم والتنظيم الأكثر تعقيدًا للمادة الوراثية في حقيقيات النوى تغييرات جذرية في انفصال النسختين المتطابقتين للمادة الوراثية في الخلايا البنوية. تتضمن العملية ككلّ، مضاعفة المادة الوراثية، وانفصالها الدقيق، وانقسام محتويات الخلية. تشكل هذه الوقائع **الدورة الخلوية** **Cell cycle**.

تُقسم دورة الخلية إلى خمسة أطوار

تُقسم دورة الخلية إلى أطوار بناءً على بعض الأحداث الرئيسة لتضاعف المادة الوراثية وانفصالها. تُرسم دورة الخلية عادة بشكل تخطيطي على صورة وجه ساعة (الشكل 10-8).

يُقسّم البيولوجيون دورة الخلية إلى خمس مراحل رئيسة:

- **G_1 (الطور الفجوي الأول)**

هو طور النمو الأولي للخلية. يشير مُصطلح الطور الفجوي *Gap phase* إلى ملئه الفجوة بين انقسام السيتوبلازم، وصنع DNA. ولمعظم الخلايا، يشمل هذا الطور الجزء الرئيس من دورة الخلية.

- **طور S (بناء DNA)**

هو الطور الذي تصنع فيه الخلية نسخة طبق الأصل من محتواها الوراثي.

- **G_2 (الطور الفجوي الثاني)**

هو طور النمو الثاني، حيث يتم الإعداد لفصل المادة الوراثية (المحتوى الجيني) حديثة التضاعف. يملأ هذا الطور الفجوة بين بناء DNA وبدء الانقسام المتساوي. خلال هذا الطور، تتضاعف الميتوكوندريا وعُضّيات أخرى، وتتهيأ الكروموسومات للتكاثف، وتبدأ الأنيبيبات الدقيقة بالتجمع في مِغزل.

تُشكّل الأطوار S ،G_1، و G_2 معًا **الطور البيني Interphase**، أو المدة الواقعة بين الانقسامات الخلوية من الدورة الخلوية.

- **M (الانقسام المتساوي)**

هو الطور من دورة الخلية الذي يتجمع فيه جهاز المغزل، ويرتبط بالكروموسومات، ويفصل الكروماتيدات الشقيقة عن بعضها. إن الانقسام المتساوي هو الخطوة الرئيسة في فصل المادة الوراثية للخليتين البنويتين. ومع أن الانقسام المتساوي عملية متواصلة، فهو يُقسم عادة إلى خمس مراحل: الطور التمهيدي، والطور السابق للاستوائي، والطور الاستوائي، والطور الانفصالي، والطور النهائي.

- **C (انقسام السيتوبلازم)**

هو الطور في دورة الخلية الذي ينقسم به السيتوبلازم، صانعًا خليتين بنويتين. في الخلايا الحيوانية، يساعد المغزل المُكون من الأنيبيبات الدقيقة على تحديد موضع حلقة منقبضة من الآكتين، التي تضيق مثل رباط الكيس لفصل الخلية إلى اثنتين. في الخلايا التي لها جدار خلوي، كالخلايا النباتية، تتكون صفيحة بين الخلايا المنقسمة.

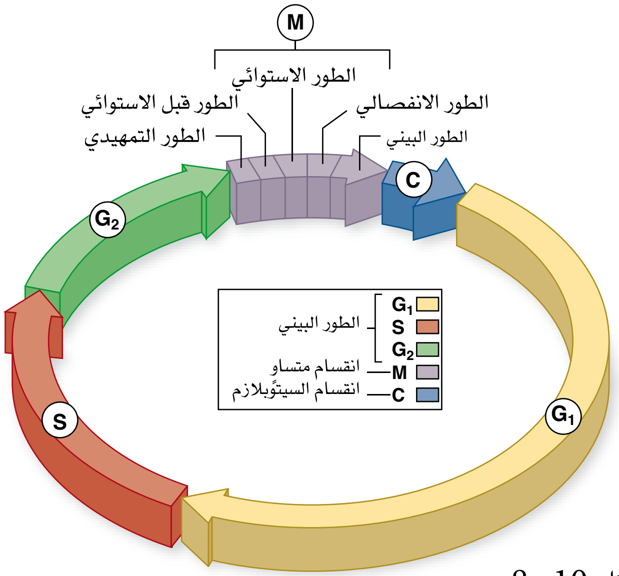
يتفاوت أمد دورة الخلية بناءً على نوع الخلية

يتفاوت الوقت الذي تحتاج إليه الخلية لتُكمّل دورتها بشكل كبير. تستطيع خلايا في أجنّة حيوان أن تُكمّل دورتها في أقل من 20 دقيقة؛ إذ تحدث دورات انقسام النواة لخلايا حيوانية معروفة بأنها الأقصر زمنًا في أجنّة ذبابة الفاكهة (8 دقائق). ببساطة، خلايا كهذه تنقسم أنويتها بالسرعة نفسها التي يتضاعف فيها DNA، دون نمو الخلية. يشغل طور البناء S، في هذه الخلايا، نصف مدة الدورة الخلوية، والنصف الآخر يشغله طور M، وبشكل أساسي لا شيء للطورين G_1 أو G_2.

ولأن الخلايا البالغة تتطلب وقتًا لتنمو، فإن معظم دوراتها الخلوية تستغرق وقتًا أطول من تلك التي للنسيج الجنيني. تكمّل خلية في مرحلة الانقسام لحيوان ثديي، نموذجيًّا، دورتها الخلوية في نحو 24 ساعة، لكن بعض الخلايا، كبعض خلايا كبد الإنسان، لها دورات خلوية تستمر أكثر من سنة. خلال الدورة، يحصل النمو طوال طوري G_1، G_2 (اللذين يُشار إليهما بالأطوار الفجوية؛ لأنهما يفصلان طور S عن طور M)، وخلال طور S أيضًا. يحتاج طور M إلى نحو ساعة واحدة فقط، وهو جزء صغير من الدورة الكلّية.

يحدث معظم الاختلاف في طول الدورة الخلوية بين مخلوق وآخر، أو نوع خلية وآخر في طور G_1. إذ كثيرًا ما تتوقف الخلايا مؤقتًا في طور G_1 قبل تضاعف DNA وتدخل في مرحلة سكون تسمى **طور G_0**؛ وقد تظل الخلايا في هذا الطور من أيام إلى سنوات قبل أن تستأنف انقسام الخلية. عند أي وقت محدد، تكون معظم الخلايا في جسم حيوان في طور G_0. بعضها، كالخلايا العضلية والعصبية، تظل في ذلك الطور بشكل دائم؛ في حين تستطيع خلايا أخرى، كخلايا الكبد، أن تستأنف طور G_1 استجابة لعوامل تُطلق خلال تعرضها لأي أذى.

الانقسام الخلوي في الخلايا حقيقية النوى عملية معقدة تتضمن خمسة أطوار: طور فجوي أول (G_1)؛ وطور بناء DNA (S)؛ وطور فجوي ثانٍ (G_2)؛ وانقسام متساوٍ (M)، تنفصل فيه الكروموسومات؛ وانقسام السيتوبلازم (C) الذي فيه تصبح الخلية خليتين منفصلتين.



الشكل 10-8

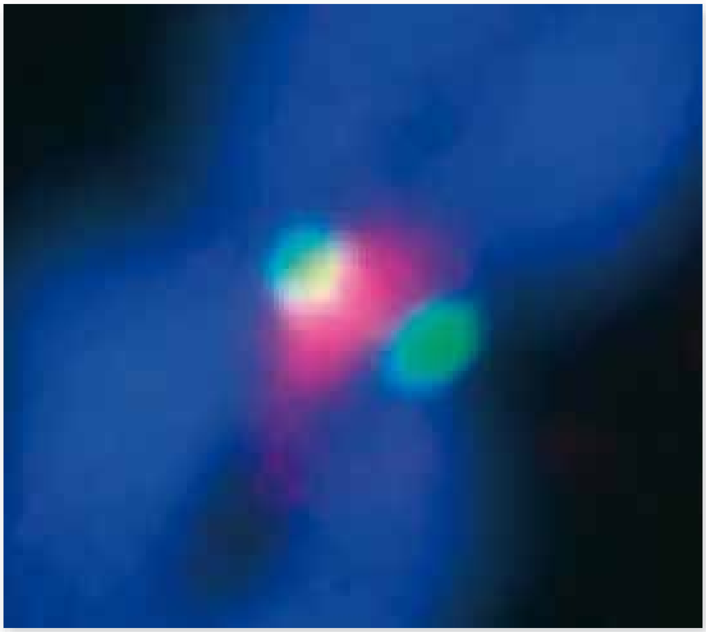
الدورة الخلوية. تُرسم دورة الخلية كحلقة. الطور الفجوي الأول، G_1، يتضمن النمو والتحضير لصنع DNA. خلال طور S، يتم صنع نسخة من المحتوى الجيني. الطور الفجوي الثاني، G_2، يُحضر الخلية لطور الانقسام المتساوي. خلال طور الانقسام المتساوي، تنفصل الكروموسومات المتضاعفة. ويقسم طور انقسام السيتوبلازم الخلية إلى خليتين لهما محتوى جيني مُتماثل.

4-10 الطور البيني: التحضير للانقسام المتساوي

إن الأحداث التي تحصل خلال الطور البيني – الأطوار G_1، وS، و G_2 مهمة جدًا لإتمام عملية الانقسام المتساوي بنجاح. فخلال طور G_1، تجتاز الخلايا الجزء الرئيس من نموها. وخلال الطور S، يتضاعف كلّ كروموسوم لينتج كروماتيدين شقيقين، يظلان مرتبطين مع بعضهما عند منطقة السنترومير. وفي الطور G_2، تلتفّ الكروموسومات كذلك بشكل أكثر إحكامًا.

السنترومير Centromere نقطة تضيق على الكروموسوم، تحتوي على تعاقبات مُعينة متكررة من DNA، وترتبط مع بروتينات محددة. تؤلف هذه البروتينات تركيبًا قرصي الشكل يُسمى **نقطة الاتصال Kinetochore**. يعمل هذا القرص بوصفه موقع ارتباط للأنيبيبات الدقيقة الضرورية لفصل الكروموسومات في أثناء انقسام الخلية (شكل10-9). وكما يظهر في (الشكل 10-6)، فإنّ كلّ سنترومير لكروموسوم يقع في موقع مميز على طول الكروموسوم.

عقب طور S، تبدو الكروماتيدات الشقيقة مشتركة بسنترومير واحد، لكن على المستوى الجُزيئي فإنّ DNA للسنترومير يكون قد تضاعف حقيقة في ذلك الحين، فلهذا يوجد جُزيئا DNA تامّان. عمليًّا، من ناحية ثانية، الكروماتيدان لهما سنترومير واحد ناشئ عن كونهما مرتبطين ببروتينات الالتصاق عند موقع السنترومير (الشكل 10-10). في الحيوانات متعددة الخلايا، يبدو أن بروتينات الالتصاق التي تربط الكروماتيدين الشقيقين معًا عقب عملية التضاعف استبدلت بالمكثف خلال عملية تراص الكروموسوم. وهذا يُبقي الكروموسومات متصلة بإحكام عند نقطة السنترومير، ولكنها مُرتبطة بغير إحكام في أي مكان آخر.



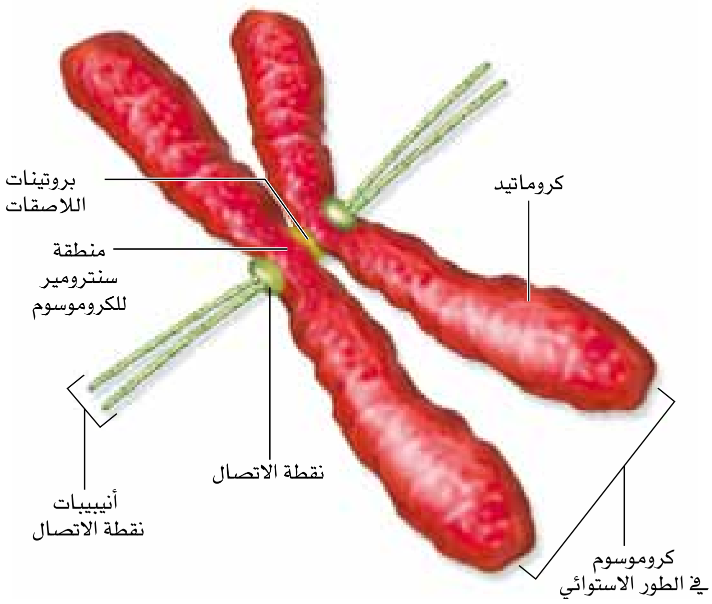
الشكل 10-10

البروتينات الموجودة في السنترومير. في هذه الصورة، DNA، بروتين اللاصق وبروتين نقطة الاتصال تم وسمهما بصبغات مُشعة مختلفة الألوان. اللاصق (أحمر)، الذي يربط السنتروميرات معًا، يقع بين الكروماتيدين الشقيقين (أزرق). كُلّ من الكروماتيدين الشقيقين له نقطة اتصال (أخضر) منفصلة خاصة به.

تنمو الخلية طوال الطور البيني. إن مرحلتي G_1 و G_2 من الطور البيني هما فترات نمو نشط، يتم خلالها تصنيع بروتينات، وتكوين عضيات الخلية. أما DNA الخلية فيتضاعف فقط خلال طور S من الدورة الخلوية.

بعد أن تتضاعف الكروموسومات في طور S، تظل ممتدة تمامًا ومفككة، ما يجعلها غير مرئية عند مُعاينتها عن طريق المجهر الضوئي. في طور G_2، تبدأ الكروموسومات **عملية التكاثف Condensation**، فتلتف بإحكام أكبر. تستخدم في مراحل التكاثف السريعة الأخيرة للكروموسومات التي تحدث مبكرًا في عملية الانقسام المتساوي بروتينات محركة *Motor proteins* خاصة. كذلك تبدأ الخلايا، خلال طور G_2، بتجميع الآلية التي ستستعملها لاحقًا لتحريك الكروموسومات نحو قطبي الخلية المتقابلين. ففي الخلايا الحيوانية، يتضاعف زوج من مراكز تنظيم الأنيبيبات الدقيقة، وتدعى **السنتريولات Centrioles**، فينتج واحد لكل قطب. وتشرع الخلايا حقيقية النوى جميعها في تصنيع واسع **لتيوبيولن Tubulin**، وهو البروتين الذي يُكون الأنيبيبات الدقيقة.

يشتمل الطور البيني على مراحل G_1، وS، و G_2 من دورة الخلية. خلال الطور البيني، تنمو الخلية، وتتضاعف الكروموسومات والعُضيات والسنتريولات؛ وتصنع مُكونات تحتاج إليها في الانقسام المتساوي، مُتضمنة التيوبيولن.



الشكل 10-9

نقاط الاتصال. يعتمد فصل الكروماتيدين الشقيقين في أثناء الانقسام المتساوي على الأنيبيبات الدقيقة المتصلة مع بروتينات موجودة في نقطة الاتصال. بروتينات نقطة الاتصال هذه تتجمّع على سنترومير الكروموسومات. سنتروميرات الكروماتيدين الشقيقين متماسكة مع بعضها عن طريق بروتينات اللاصقات.

5-10 الانقسام المتساوي: انفصال الكروموسومات

تُعدّ عملية الانقسام المتساوي واحدة من أكثر العمليات البيولوجية التي يُمكن ملاحظتها بسهولة، إثارة وجمالًا. وفي محاولاتنا لفهم هذه العملية، فقد قسّمناها إلى أطوار مُنفصلة، ولكن يجب التذكّر دائمًا أنها عملية ديناميكية متواصلة، وليست مجموعة من الخطوات المنفصلة. هذه العملية موضحة تخطيطيًّا، وكذلك في صور مجهرية في (الشكل 10-11).

خلال الطور التمهيدي، يتكون جهاز الانقسام المتساوي

عندما يصل تكاثف الكروموسوم الذي بدأ في طور G_2 إلى مرحلة تصبح فيها الكروموسومات المُتكاثفة مرئية أول مرة عن طريق المجهر الضوئي، عندها تكون المرحلة الأولى من الانقسام المتساوي، أي **الطور التمهيدي Prophase**، قد بدأت. تستمر عملية التكاثف طوال الطور التمهيدي؛ بناء على ذلك، تظهر الكروموسومات التي بدأت الطور التمهيدي كخيوط دقيقة، ضخمة تمامًا قبل ختامه. ويتوقف تكوين RNA الرايبوسومي عندما يتكاثف الجزء الحامل لجينات rRNA من الكروموسوم.

المغزل والسنتريولات

يحدث تجميع جهاز **المغزل Spindle**، الذي سيفصل لاحقًا الكروماتيدات الشقيقة، خلال الطور التمهيدي. التركيب الطبيعي للأنيبيبات الدقيقة في الخلية، والمُتفكك في طور G_2، استبدل بالمغزل. في الخلايا الحيوانية، يبدأ زوجا السنتريول المتكونان خلال طور G_2 بالتحرك بعيدًا عن بعضهما في مرحلة مبكرة من الطور التمهيدي، مُكونيْن بينهما محورًا من الأنيبيبات الدقيقة يُشار إليه بالألياف المغزلية. في الوقت الذي تصل فيه السنتريولات إلى قطبي الخلية المُتقابلين، تكُون قد أسّست جسرًا من الأنيبيبات الدقيقة، يُسمى الجهاز المغزلي، بينها. في الخلايا النباتية، يتكون جسر مماثل من أليـاف الأنيبيبات الدقيقة بين قُطبي الخلية المتقابلين، على الرغم من غياب السنتريولات في الخلايا النباتية.

في الانقسام المتساوي للخلايا الحيوانية، تمد السنتريولات شعاعيًّا عددًا كبيرًا من الأنيبيبات الدقيقة نحو الغشاء الخلوي المجاور عندما تصل قطبي الخلية. يُسمى هذا الترتيب للأنيبيبات الدقيقة **النجم Aster**. ومع أن وظيفة النجم غير مُتفق عليها تمامًا، فمن المُحتمل أنهُ يُثبّت السنتريولات قبالة الغشاء الخلوي ويُصلِّب نقطة ارتباط الأنيبيبات الدقيقة في أثناء انكماش المغزل. الخلايا النباتية، التي لها جُدُر خلوية صلبة، لا تُكوّن نجومًا.

انهيار الغلاف النووي

في أثناء تكوين الجهاز المغزلي، ينهار الغلاف النووي، وتمتص الشبكة الإندوبلازمية مكوناته ثانية. عند هذه النقطة، تمتدّ ألياف المغزل من الأنيبيبات الدقيقة كُليًّا عبر الخلية، من قُطب إلى الآخر. ويُحدّد توجُهها المستوى الذي ستنقسم عنده الخلية لاحقًا، خلال مركز الخلية، وبزوايا قائمة مع جهاز المغزل.

تتصل الكروموسومات بالمغزل في أثناء الطور قبل الاستوائي

يحدث الانتقال من الطور التمهيدي إلى **الطور قبل الاستوائي Prometaphase** عقب تفكك الغلاف النووي. خلال الطور قبل الاستوائي تتصل الكروموسومات المُتكاثفة بالمغزل عن طريق نقاط اتصالها. يمتلك كلّ كروموسوم اثنتين من نقاط الاتصال: واحدة منهما تتصل بمنطقة السنترومير لكلّ شريط كروماتيدي (انظر الشكل 10-9).

اتصال الأنيبيبات الدقيقة

مع استئناف الطور قبل الاستوائي، تنمو مجموعة ثانية من الأنيبيبات الدقيقة من أقطاب الخلية في اتجاه السنتروميرات. تُمسك هذه الأنيبيبات الدقيقة من قبل نقاط الاتصال الموجودة على كلّ زوج من الكروماتيدات الشقيقة. وهذا يُفضي إلى ارتباط نقاط اتصال كُلّ من الكروماتيدات الشقيقة بقطبي المغزل المتقابلين.

إن هذا الارتباط ثنائي القطب حاسم لعملية الانقسام المتساوي؛ فأيّ خطأ في تنظيم الأنيبيبات الدقيقة قد يُسبّب كارثة. على سبيل المثال، ارتباط نقاط اتصال كلا الكروماتيدين الشقيقين مع القطب نفسه يؤدي إلى إخفاق عملية فصل الكروماتيدين الشقيقين، وسيُسحبان نحو القطب نفسه ليوجدا في النهاية في الخلية البنوية نفسها، في حين تفقد الخلية البنوية الأخرى ذلك الكروموسوم.

حركة الكروموسومات نحو مركز الخلية

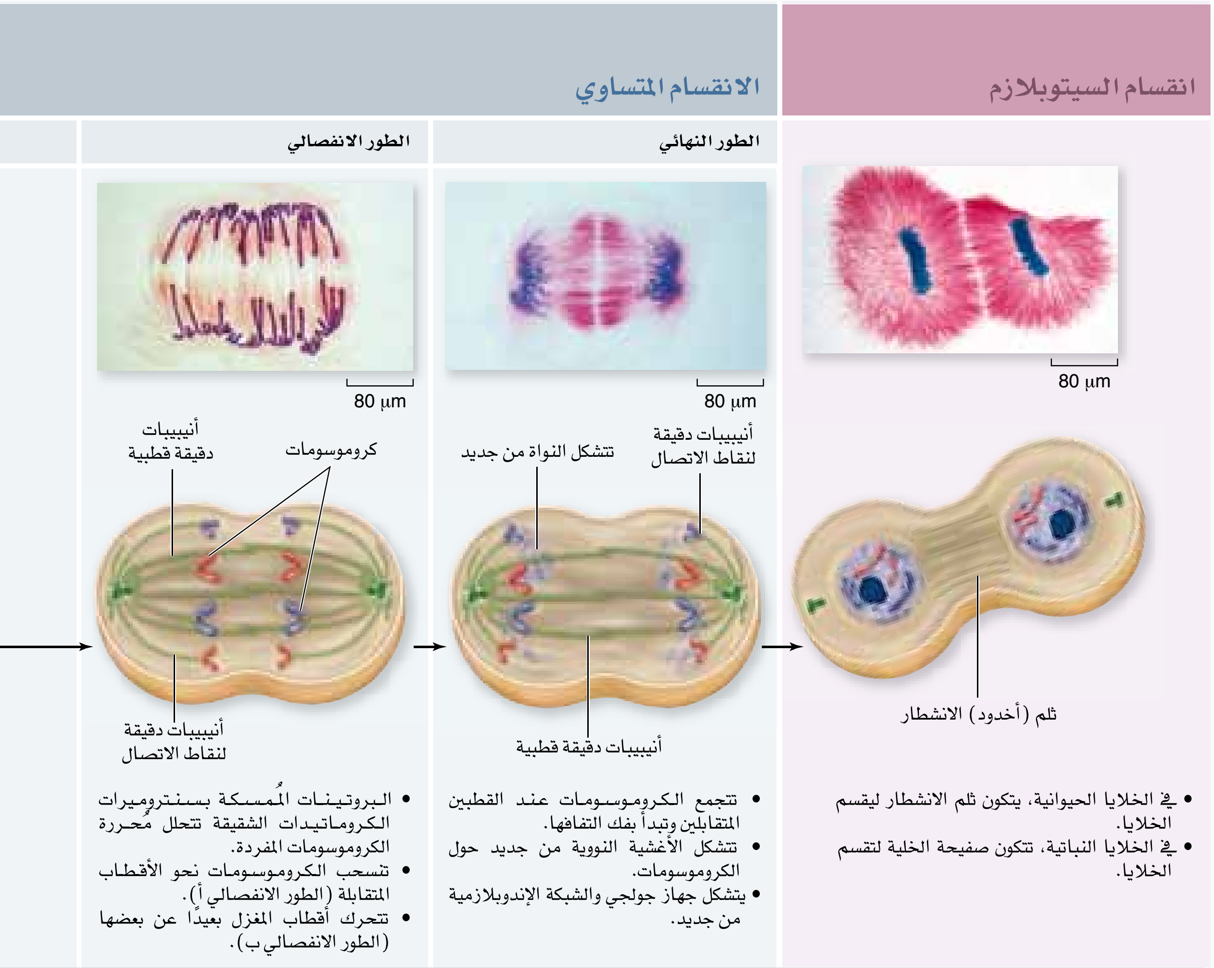
مع ارتباط كلّ كروموسوم بالمغزل عن طريق الأنيبيبات الدقيقة من الأقطاب المتقابلة المتصلة بنقاط اتصال الكروماتيدات الشقيقة، تبدأ الكروموسومات بالتحرك نحو مركز الخلية. هذه الحركة مُرتجّة، فكأنّ الكروموسوم يُسحب نحو القطبين في الوقت نفسه. هذه العملية تُسمى "جماع *Congression*"، وفي النهاية تُؤدي إلى ترتيب الكروموسومات جميعها في منطقة استواء الخلية، والكروماتيدات الشقيقة لكلّ كروموسوم مُوجهة نحو القُطبين المُتقابلين عن طريق الأنيبيبات الدقيقة لنقاط اتصالاتها.

إن القُوّة التي تُحرّك الكروموسومات كانت ذات أهمية كُبرى منذ أن بُدئ بمراقبة عملية الانقسام المتساوي. تم اقتراح آليتين أساسيتين لتفسير ذلك: (1) تجميع الأنيبيبات الدقيقة وتفكيكها يُزود القوة لتحريك الكروموسومات. (2) بروتينات حركية تقع عند نقاط الاتصال، وأقطاب الخلية تشدُّ الأنيبيبات الدقيقة لتُعطي القوة. وقد تمّ الحصول على معلومات تدعم الآليتين المذكورتين.

تأييدًا لمُقترح تقصير الأنيبيبات الدقيقة، فإن الكروموسومات المعزولة يمكن سحبها بتفكيك الأنيبيبات الدقيقة. فالمغزل تركيب ديناميكي، وتضاف إليه أنيبيبات دقيقة عند نقاط الاتصال، ويقصّر عند الأقطاب، حتى خلال الطور الاستوائي. وتأييدًا لمقترح البروتين الحركي؛ تمّ تحديد هوية بروتينات حركية متعددة كبروتينات نقاط الاتصال، ويؤدي كبح عمل البروتين الحركي داينين إلى إبطاء فصل الكروموسومات في الطور الانفصالي. ككثير من الظواهر التي نحللّها في الأنظمة الحيوية، الجواب هو ليس ببساطة أن تختار كلاً منهما أو أيًّا منهما، إذ من المحتمل أن تكون الآليتان فعالتين.

تصطف السنتروميرات في الطور الاستوائي

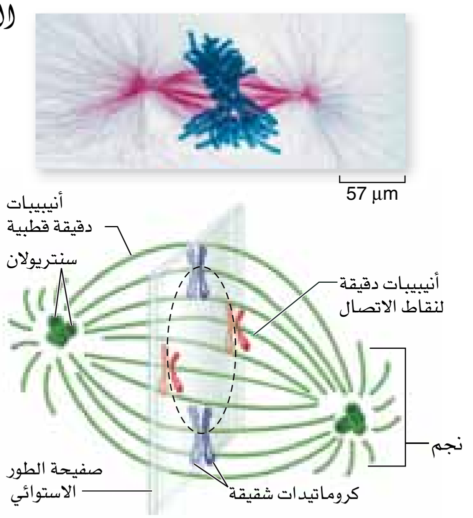
يُشير اصطفاف الكروموسومات في وسط الخلية إلى المرحلة الثالثة من الانقسام المتساوي، أي **الطور الاستوائي Metaphase**. عند النظر عن طريق المجهر الضوئي، تظهر الكروموسومات مُرتبةً نفسها في دائرة على طول المحيط الداخلي للخلية، تمامًا كما يُحيط خط الاستواء بالكرة الأرضية (الشكل 10-12). يُسمى المستوى الوهمي العمودي على محور المغزل الذي يمُر خلال هذه الدائرة صفيحةَ الطورِ الاستوائي *Metaphase plate*. إن صفيحةَ الطور الاستوائي ليست تركيبًا حقيقيًّا، ولكنها دلالة على المحور المُستقبلي لانقسام الخلية.



الشكل 10–11

الانقسام المتساوي وانقسام السيتوبلازم. من المُتفق عليه تقسيم الانقسام المتساوي إلى خمس مراحل، وهي: الطور التمهيدي، والطور قبل الاستوائي، والطور الاستوائي، والطور الانفصالي، والطور النهائي، التي تعمل معًا لفصل الكروموسومات المتضاعفة. يُتبع هذا بانقسام السيتوبلازم، الذي يقسم الخلية إلى خليتين منفصلتين. الصور الفوتوغرافية تُصوّر الانقسام المتساوي، وانقسام السيتوبلازم في نبات زنبق الدم الإفريقي (*Haemanthus katharinae*)، وقد تمّ صبغ الكروموسومات فيه باللون الأزرق، والأنيبيبات الدقيقة باللون الأحمر. وتصف الرسومات الانقسام المتساوي وانقسام السيتوبلازم في خلايا حيوانية.

تترتب الكروموسومات جميعها على صفيحة الطور الاستوائي، وتكون متموضعة هكذا عن طريق الأنيبيبات الدقيقة المُتصلة بنقاط اتصال سنتروميراتها. عند هذه النقطة، تكون سنتروميراتها مُرتبة بعناية في دائرة متساوية البعد من قطبي الخلية، وبوجود أنيبيبات دقيقة مُمتدّة إلى الخلف نحو أقطاب الخلية المُتقابلة. تتهيأ الخلية الآن لفصل الكروماتيدات الشقيقة بدقّة، بحيث تتسلّم كلّ خلية بنوية مجموعة كاملة من الكروموسومات. وهكذا، فالطور الاستوائي هو في الحقيقة مرحلة انتقالية تتم خلالها مراجعة التحضيرات جميعها قبل استئناف العمل.



الشكل 10–12

الطور الاستوائي. في الطور الاستوائي، تصطف الكروموسومات عند نقطة منتصف الخلية. المستوى الخيالي المار بمنطقة استواء الخلية يُسمى صفيحة الطور الاستوائي. لأنّ المغزل نفسه شكل ذو ثلاثة أبعاد، فإن الكروموسومات تصطف في دائرة تقريبًا على صفيحة الطور الاستوائي.

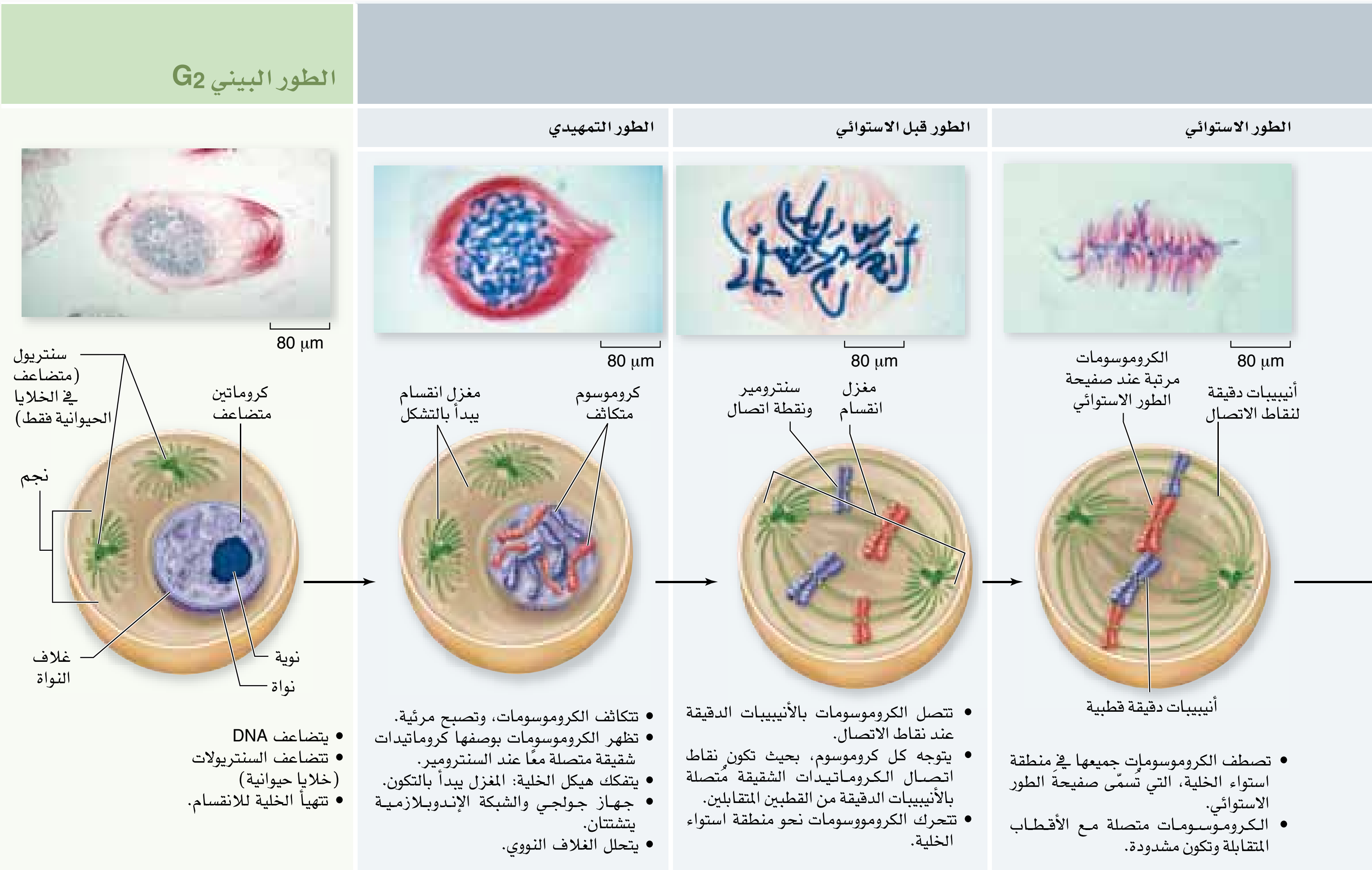
تنفصل الكروماتيدات في الطور الانفصالي

من مراحل الانقسام المتساوي جميعها، الظاهرة في (الشكل 10-11)، يكون **الطور الانفصالي Anaphase** هو الأقصر والأكثر إثارة في أثناء المراقبة. يبدأ عندما تنقسم السنتروميرات، مُحررّة الكروماتيدين الشقيقين من بعضهما. حتى هذه اللحظة في الانقسام المتساوي، يكون الكروماتيدان الشقيقان مُقيَّدين معًا عن طريق بروتينات اللاصق المتركزة عند السنترومير، كما ذُكر سابقًا. الحدث الرئيس في الطور الانفصالي، هو الإزالة المتزامنة لتلك البروتينات من الكروموسومات جميعها. وسيتم بحث ضبط تلك العملية وتفاصيلها لاحقًا في سياق الحديث عن ضبط كامل الدورة الخلوية.

يُسحب الكروماتيدان الشقيقان بسرعة حال تحررهما من بعضهما نحو الأقطاب التي تتصل بها نقاط اتصالاتها. في هذه العملية، يتمّ بشكل متزامن شكلان للحركة، كلّ منهما مدفوع عن طريق الأنيبيبات الدقيقة. هذه الحركات كثيرًا ما تُدعى الطور الانفصالي أ، والطور الانفصالي ب؛ للتمييز بينهما.

أولًا، خلال الطور الانفصالي أ، تُسحب نقاط الاتصال نحو الأقطاب في حين تقصُر الأنيبيبات الدقيقة التي تربطها بالأقطاب. عملية التقصير هذه ليست انقباضًا؛ إذ إن الأنيبيبات الدقيقة لا تزيد سُمكًا. لكن الوحدات الفرعية لتيوبيولن تُزال من نهايات نقاط تعلق الأنيبيبات الدقيقة. وكلّما أُزيلت وحدات فرعية أكثر، تتفكك بشكل مُتتالٍ الأنيبيبات الدقيقة التي تقود الكروماتيدات، ويتم سحب الكروماتيدات لتُصبح أكثر اقترابًا من قطبي الخلية.

ثانياً، خلال الطور الانفصالي ب، تتحرك الأقطاب بعيدًا عن بعضها؛ لأنّ ألياف المغزل من الأنيبيبات الدقيقة المثبتة طبيعيًّا بالقطبين المتقابلين تنزلق فوق بعضها،



أي بعيدًا عن مركز الخلية (الشكل 10-13). ولأن مجموعة أخرى من الأنيبيبات الدقيقة تربط الكروموسومات بالأقطاب، فإن الكروموسومات تتحرك أيضًا بعيدًا عن بعضها. ولو أنّ غشاءً مرنًا يُحيط بالخلية، فإنه سيظهر للعيان متطاولًا.

عندما تنفصل الكروماتيدات الشقيقة في الطور الانفصالي، فإن الفصل الدقيق للمحتوى الجيني المتضاعف – العنصر الأساسي للانقسام المتساوي – يكون قد استكمل.

تتشكل النواة من جديد خلال الطور النهائي

في **الطور النهائي Telophase**، يتفكك الجهاز المغزلي، في حين تتحطم الأنيبيبات الدقيقة لتكون قطعًا صغيرة من تيوبيولن يمكن استعمالها لبناء هياكل الخلية للخلايا البنوية. يتكون غلاف نووي حول كلّ مجموعة من الكروماتيدات الشقيقة، التي يُمكن تسميتها الآن الكروموسومات؛ لأنها لم تعُد مُرتبطة عند السنترومير. تبدأ الكروموسومات حالًا بفك التفافها لتُكون الشكل الأكثر امتدادًا الذي يسمح بالتعبير الجيني. وإحدى مجموعات الجينات التي يتم التعبير عنها مبكرًا عند اكتمال عملية الانقسام المتساوي هي جينات rRNA، مؤدية إلى إعادة ظهور النوية.

يمكن رؤية الطور النهائي بوصفه انعكاسًا لعمليات الطور التمهيدي، مُعيدًا الخلية إلى حالة الطور البيني.

يُقسم الانقسام المتساوي إلى مراحل، وهي: الطور التمهيدي، والطور قبل الاستوائي، والطور الاستوائي، والطور الانفصالي، والطور النهائي. تتضمن المراحل المبكرة إعادة هيكلة الخلية لإنشاء المغزل المُكون من الأنيبيبات الدقيقة الذي يُستعمل لسحب الكروموسومات للقطبين المتقابلين في أثناء الطور الانفصالي. تتشكل النواة من جديد في الطور النهائي.

الشكل 10–13

تنزلق الأنيبيبات الدقيقة فوق بعضها عندما تنفصل الكروموسومات. في هذه الصور المأخوذة عن طريق المجهر الإلكتروني لدياتومات منقسمة، يقل تداخل الأنيبيبات الدقيقة بشكل ملحوظ في أثناء استطالة المغزل، وذلك عند انتقال الخلية من الطور الاستوائي إلى الطور الانفصالي. خلال الطور الانفصالي ب، تتحرك الأقطاب بعيدًا، عندما تتحرك الكروموسومات نحو الأقطاب.

6-10 انقسام السيتوبلازم: تقسيم محتويات السيتوبلازم

يكون الانقسام المتساوي مُكتملًا بنهاية الطور النهائي. لقد قسّمت الخلية حقيقية النواة محتواها الجيني (مادتها الوراثية) المتضاعف في نواتين جديدتين موضعهما عند طرفي الخلية المتقابلين.

يحدث تضاعف العُضيات قبل انقسام السيتوبلازم، وكثيرًا ما يكون خلال طور S أو G_2. في حين يستمر الانقسام المتساوي؛ يُعاد توزيع العُضّيّات السيتوبلازمية، بما في ذلك الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء (إن وُجدت)، لمناطق سوف تنفصل، وتُصبح الخلايا البنوية.

مع ذلك، لا يكون الانقسام الخلوي مُكتملًا عند نهاية الانقسام المتساوي؛ لأنّ انقسام جسم الخلية الحقيقي لم يبدأ بعد. يُسمى الطور من الدورة الخلوية الذي تنقسم معه الخلية فعليًّا **انقسام السيتوبلازم Cytokinesis**. وهو عادة يتضّمن انشطار الخلية إلى نصفين متساويين تقريبًا.

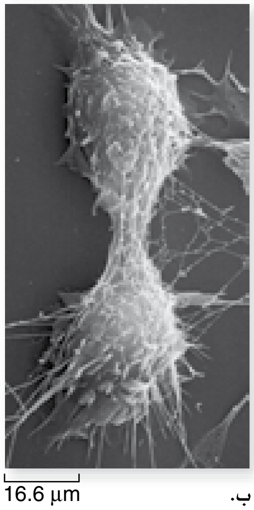
في الخلايا الحيوانية، يفصل حزام من الآكتين الخلايا البنوية

في الخلايا الحيوانية، وخلايا حقيقيات النوى التي تفتقر لجدر الخلية جميعها، ينقسم السيتوبلازم عن طريق حزام متقلص من خيوط الآكتين. عندما تنزلق هذه الخيوط، بحيث يتجاوز أحدُها الآخر، ينقُص قُطر الحزام، مُضّيقًا الخلية، ومُحدثًا **ثلم انشطار Cleavage furrow** حول محيطها (الشكل 10-14أ).

مع استمرار التضيق، يتعمّق الثلم، وفي آخر الأمر يقطع الخلية مرورًا عبرها وصولًا إلى وسطها. عند هذه النقطة، تنقسم الخلية إلى اثنتين (الشكل 10-14ب).

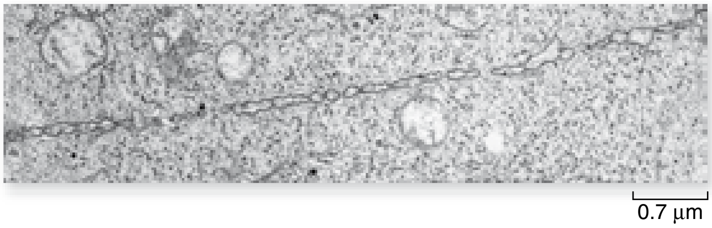
تقسم صفيحة الخلية الخلايا البنوية في الخلايا النباتية

تكون جدر الخلايا النباتية شديدة الصلابة؛ فلا يتم ضغطها لفصلها إلى خليتين عن طريق خيوط الآكتين. عوضًا عن ذلك، تُركّب هذه الخلايا مكونات الغشاء في



الشكل 10-14

انقسام السيتوبلازم في الخلايا الحيوانية. أ. يتكون ثلم الانشطار حول بويضة ضفدع منقسمة. ب. اكتمال الانقسام الخلوي السيتوبلازمي في خلية حيوانية. لا تزال الخليتان البنويتان متصلتين عن طريق شريط رقيق من السيتوبلازم محتويًا على الأنيبيبات الدقيقة بشكل كبير.



الشكل 10-15

انقسام السيتوبلازم في الخلايا النباتية. في هذه الصورة المجهرية والرسم المُرافق، تتكون صفيحة الخلية بين النواتين البنويتين. تتكون صفيحة الخلية من اندماج حويصلات ناشئة من جهاز جولجي. عند اكتمال الصفيحة، ستكون هناك خليتان.

داخلها، عند زوايا قائمة مع الجهاز المغزلي. يستمر هذا القاطع الغشائي المُمتد، المُسمى **صفيحة الخلية Cell plate**، في النمو نحو الخارج حتى يصل إلى السطح الداخلي للغشاء البلازمي، ويندمج معه، قاسمًا الخلية فعليًّا إلى خليتين (الشكل 10-15). عندها، يُضاف السيليولوز إلى الأغشية الجديدة، صانعًا جدارين خلويين جديدين. ويُصبح الحيز بين الخلايا البنوية مُشبعًا بالبكتينات، ويُسمى **صفيحة وسطى Middle lamella**.

تنفصل الأنوية البنوية خلال انقسام السيتوبلازم في الفطريات وبعض الطلائعيات

في معظم الفطريات، وبعض مجموعات من الطلائعيات، لا يتفكك الغشاء النووي، ونتيجة لذلك، تتم جميع أحداث الانقسام المتساوي كُليًّا داخل النواة. تنقسم النواة إلى نواتين بنويتين فقط بعد اكتمال الانقسام المتساوي في هذه المخلوقات. عندها، وفي أثناء انقسام السيتوبلازم، تذهب نواة واحدة إلى كلّ خلية بنوية. لا تحدث مرحلة الانقسام النووي المنفصلة هذه من الدورة الخلوية في النباتات، أو الحيوانات، أو معظم الطلائعيات.

عقب انقسام السيتوبلازم في أيّ خلية حقيقية النوى، تحتوي الخليتان البنويتان على جميع مكونات خلية كاملة. وفي حين يضمن الانقسام المتساوي أن تحتوي الخليتان البنويتان على المجموعة الكاملة من الكروموسومات، فإنه توجد آلية مشابهة تضمن توزيع عُضيات كالميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء بالتساوي بين الخلايا البنوية. لكن طالما أن واحدة على الأقل من كلّ نوع من العُضيات تدخل في كلّ خلية؛ فالعُضيات تستطيع أن تتضاعف لتصل إلى العدد الملائم لتلك الخلية.

في الخلايا الحيوانية، يقسم الآكتين الخلية إلى اثنتين؛ في الخلايا النباتية، تتكون صفيحة خلية في وسط الخلية المُنقسمة. في الفطريات وبعض الطلائعيات، تنقسم النواة بعد إتمام الانقسام المتساوي، والأنوية الناتجة تنفصل في أثناء انقسام السيتوبلازم.

7-10 ضبط عمل الدورة الخلوية

نمت معرفتنا لكيفية ضبط الدورة الخلوية، بشكل هائل خلال الثلاثين سنة الماضية على الرغم من عدم اكتمال هذه المعرفة. وتدمج رؤيتنا الحالية مفهومين أساسيين: الأول، للدورة الخلوية أمران يتعذر إلغاؤهما: تضاعف المادة الوراثية، وفصل الكروماتيدات الشقيقة. والثاني، يمكن وقف الدورة الخلوية عند نقاط مُحددة تسمى نقاط الضبط *Checkpoints*. عند أيّ من نقاط الضبط هذه، تُراجع العملية للتأكد من دقّتها، ويُمكن إيقافها إذا كان هناك أخطاء. يُؤدّي هذا إلى دقة مُتناهية إجمالية للعملية كُلّها. يسمح نظام نقاط الضبط كذلك لدورة الخلية أن تستجيب لكُلّ من الحالة الداخلية للخلية، بما في ذلك الحالة الغذائية وسلامة المادة الوراثية، والإشارات من البيئة المحيطة، التي تكتمل عند نقاط ضبط رئيسة.

لمحة تاريخية لضبط الدورة الخلوية

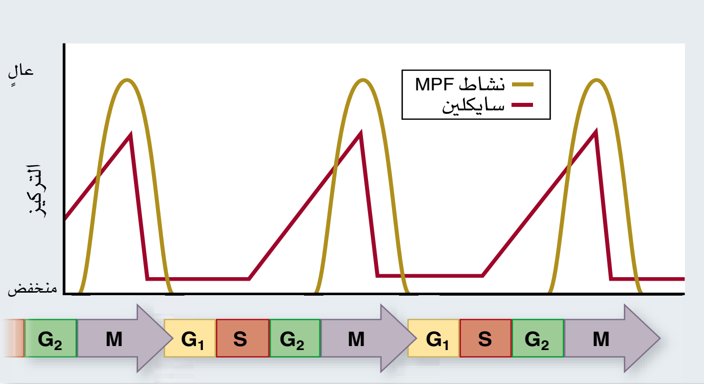
إن تاريخ البحث في ضبط الدورة الخلوية مفيد من ناحيتين: أولًا، يسمح لنا بوضع ملاحظات عصرية في إطارها المناسب، ثانيا نستطيع أن نرى كيف أن المتخصصين في علم الأحياء، باستعمالهم طرقًا مختلفة جدًا لفهم الموضوع، فهم قليلًا ما يتوصلون إلى جديد. يُقدم السجل التاريخي الموجز الآتي ثلاث مُلاحظات، ثُمّ يُبين كيف يمكن دمجها في آلية واحدة.

اكتشاف *MPF*

أدّى البحث في تنشيط بويضات الضفدع غير الناضجة إلى اكتشاف مادة سُميت في بادئ الأمر العامل المحفز للنضج *Maturation – promoting factor (MPF)*. توقف بويضات الضفدع غير الناضجة، التي تواصل النمو لتصبح خلايا البويضات، نموها بالقرب من نهاية تطورها في فترة G_2 من الانقسام الاختزالي (المنصف) الأول، أي الانقسام الذي يؤدي إلى تكوين الجاميتات (الفصل الـ 11). وتظل في حالة التوقف هذه بانتظار إشارة هرمونية لتُكمل عملية الانقسام هذه.

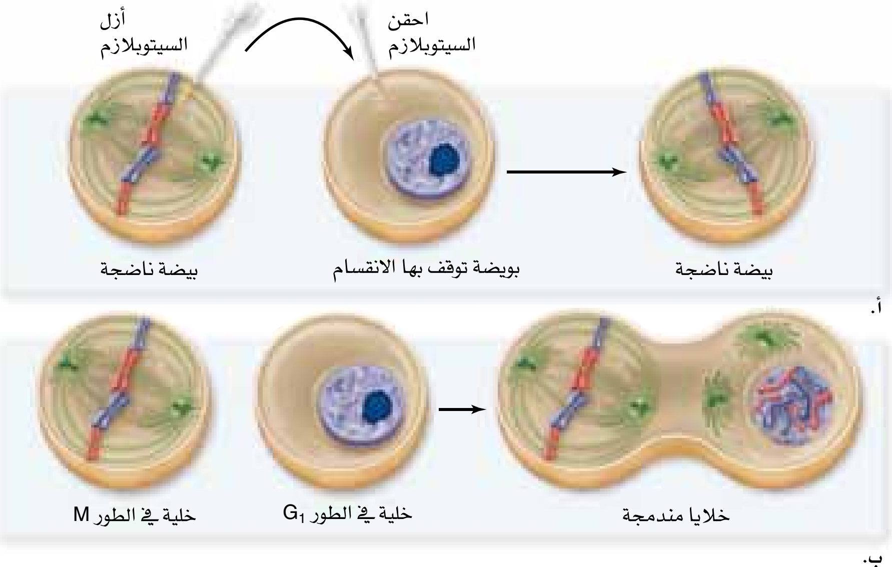
يمكن للسيتوبلازم المأخوذ من مجموعة مُنوعة من الخلايا نشطة الانقسام أن يُحفز الانقسام الخلوي قبل أوانه عند حقنه في البويضات غير الناضجة (الشكل 10-16أ). بينت هذه التجارب وجود مُنظم إيجابي لتقدم الدورة الخلوية في سيتوبلازم الخلايا المنقسمة: العامل المحفز للنضج MPF. تتوافق هذه التجارب كذلك بشكل جيد مع تجارب الاندماج الخلوي التي أُجريت على خلايا الطور البيني، وطور الانقسام الخلوي التي أشارت كذلك إلى مُنظم سيتوبلازمي إيجابي يُمكن أن يُحفّز الانقسام المتساوي (الشكل 10-16ب).

وأكدت دراسات إضافية وجهين رئيسين لـ MPF: أولًا، يتفاوت نشاط MPF خلال الدورة الخلوية، مُنخفضًا في الفترة المبكرة من G_2، ومُرتفعًا طوال هذا الطور، وبعدها يبلغ ذروته في طور الانقسام المتساوي (الشكل 10-17). ثانيًا، يتضمن نشاط MPF الأنزيمي فسفرة بروتينات. هذه النقطة الثانية ليست مُفاجئة، إذ من المعروف أهمية الفسفرة، بوصفها نقطة تحول قابلة للانعكاس، على نشاط البروتيانات (انظر الفصل 9). بينت الملاحظة الأولى أن MPF نفسه لا يكون دائما نشطًا، ولكن يتم تنظيم نشاطه بالتزامن مع الدورة الخلوية، في حين أظهرت الملاحظة الثانية النشاط الأنزيمي المُحتمل لـ MPF.



الشكل 10–17

العلاقة بين نشاط MPF وكمية بروتين السايكلين ومراحل الدورة الخلوية. تركيز السايكلين ونشاط MPF يظهران مُقابل مراحل الدورة الخلوية في الرسم البياني. نشاط MPF (تحفيز نضج البويضة غير الناضجة) يتغير بِنمط مُتكرر خلال الدورة الخلوية. هذا أيضًا له علاقة بمستوى سايكلين الانقسام الخلوي في الخلية، الذي يُظهر نمطًا مماثلًا. السبب وراء هذه العلاقة أنّ السايكلين في الحقيقة هو أحد مكونات MPF، والمُكوِّن الآخر هو مفسفر معتمد على السايكلين (Cdk). تعمل هذه معًا بوصفها مُنظِمًا إيجابيًا لانقسام الخلية.



الشكل 10–16

اكتشاف منظم إيجابي للانقسام الخلوي. أ. بويضات الضفدع غير الناضجة يتم إيقافها عند مرحلة مبكرة من الانقسام الاختزالي. وهي تتطلب إشارة هرمونية لتنمو إلى بُويضة مُكتملة النمو. لو أنّ السيتوبلازم أُزيل من بويضة مُكتملة النمو حُقِن في بويضة غير ناضجة، فإنه سيستمر انقسامها الاختزالي لتُصبح بويضة مُكتملة النمو. هذا يُشير إلى احتواء سيتوبلازم البويضات المُكتملة النمو على مُنظم إيجابي لعملية النضج: العامل المُحفِّز للنُضج (MPF). **ب.** عند اندماج خلايا طور M مع خلايا الطور البيني، فإنّ نواة الطور البيني تتفكك، وتتكاثف الكروموسومات، وكأن الخلايا قد دخلت طور الانقسام الخلوي المتساوي. هذا يُشير إلى أنّ الخلايا المنقسمة تحتوي على مُنظِّم إيجابي للانقسام المتساوي.

اكتشاف السايكلينات

فحص باحثون آخرون بروتينات تُنتج خلال فترات الانقسام المبكرة في أجنّة قنفذ البحر، وتعرّفوا إلى بروتينات تمّ إنتاجها بالتزامن مع الدورة الخلوية، وأطلقوا عليها اسم **سايكلينات** (مُحدثة الدورات) **Cyclins** (انظر الشكل 10-17). هذه الملاحظات طالت حيوانًا لا فقريًّا بحريًّا آخر، هو بطلينوس الأمواج. تم إيجاد شكلين للسايكلين يتكرر حدوثهما في أوقات مختلفة قليلًا، ويصل وجودهما أوجه عند التُّخوم بين فترات G_1/S و G_2/M. وعلى الرغم من الجهد الكبير المبذول، لم يتم التعرف إلى أي نشاط أنزيمي مرتبط مع هذه البروتينات، بل إن الصفة المُميزة لها هو توقيت إنتاجها، وليس أيّ نشاط تفاعلي لها.

التحليل الوراثي للدورة الخلوية

شرع علماء الوراثة يستخدمون نوعين مُختلفين من خلايا الخميرة: الخميرة المُتبرعمة، والخميرة الانشطارية (المُنشطرة)، بوصفها أنظمة نموذجية في تحديد الجينات الضرورية لضبط الدورة الخلوية. وقد حددوا، بعزلهم طافرات (خميرة بها طفرة) تم إيقافها في أثناء الانقسام، جينات ضرورية لتقدم الدورة الخلوية. بيّنت هذه الدراسات أنه في الخميرة، توجد نقطتا ضبط حاسمتان: الالتزام ببناء DNA، المُسمّاة نقطة البدء START، التي عُني بها الالتزام بالانقسام، والالتزام بالانقسام المتساوي. وتبين أن جينًا مُحددًا واحدًا، يُسمى *cdc2*، من الخميرة الانشطارية، هو حاسم للمرور عبر نقطتي الحدود هذه.

MPF هو سايكلين و *cdc2*

توافقت نتائج البحث جميعها بشكل رائع مع المشاهدات الآتية: أولًا، البروتين المُصنّع من قِبل الشيفرة الوراثية لجين *cdc2* تبين أنّه كاينيز بروتين (أنزيم مفسفر للبروتين). ثانيا، بينت عملية تنقية MPF وتحديد هويته أنّه يتكون من كُلٍّ من سايكلين، ومن الأنزيم المفسفر كاينيز. أخيرًا، وجد أن الكاينيز نفسه هو بروتين cdc2.

بروتين cdc2 هو أول **مفسفر معتمد على سايكلين Cyclin– dependent kinase** أو **(Cdk)** تم التعرف إليه، وهذا يعني، أن أنزيم مفسفر البروتين يكون نشطًا فقط عندما يكون مُرتبطًا مع السايكلين. أدّت هذه النتيجة إلى إعادة تسمية MPF ليصبح عاملَ مُعزّز الانقسام الخلوي المتساوي *Mitosis– promoting factor*، حيث اتّضح أن دوره كان أكثر شمولية من مجرد تحفيز نضج بُويضات الضفدع غير الناضجة.

تعد أنزيمات Cdk هذه المُسير الرئيس الإيجابي لدورة انقسام الخلية، وعادة تُسمى المُحرك الذي يقود الانقسام الخلوي. إن ضبط الدورة الخلوية في المخلوقات حقيقية النوى العُليا هو أكثر تعقيدًا بكثير من دورة المحرك الواحد البسيط للخميرة، لكن نموذج الخميرة يظل نظامًا مُفيدًا لفهم تنظيم أكثر تعقيدًا. إن اكتشاف Cdks ودورها في الدورة الخلوية مثال ممتاز لطبيعة العلم الآخذة بالتقدم.

يمكن إيقاف الدورة الخلوية عند ثلاث نقاط ضبط

مع أننا قسّمنا الدورة الخلوية إلى أطوار، وقسّمنا الانقسام الخلوي المتساوي ثانيةً إلى مراحل، فإن الخلية تُميز ثلاث نقاط يُمكن عندها تأخير الدورة الخلوية أو إيقافها. تستعمل الخلية نقاط الضبط الثلاث هذه لتقييم وضعها الداخلي، ولتوحيد إشارات خارجية وتكاملها (الشكل 10-18): أي G_1/S و G_2/M، والطور الاستوائي المتأخر (نقطة الضبط المغزلية). يتم ضبط العبور خلال نقاط الضبط هذه عن طريق أنزيمات Cdk التي تم وصفها سابقًا، وكذلك في الفقرة الآتية.

نقطة الضبط G_1/S

نقطة ضبط G_1/S checkpoint G_1/S هي النقطة الأولية التي "تُقرر" الخلية عندها ما إذا كانت ستنقسم أم لا. نقطة الضبط هذه إذن هي النقطة الأولية التي يمكن عندها لإشارات خارجية أن تُؤثّر في أحداث الدورة الخلوية. إنه الطور الذي تؤثر خلاله عوامل النمو (سيتم شرحها فيما بعد) في الدورة الخلوية، وكذلك الطور الذي يربط الانقسام الخلوي بنمو الخلية وتغذيتها.

في أنظمة الخميرة، حيث تمّ إنجاز معظم التحليل الوراثي للدورة الخلوية، تسمى نقطة الضبط هذه نقطة البداية START. في الحيوانات، تسمى نقطة التقييد (R point). وفي الأنظمة جميعها، ما إن تلتزم الخلية بشكل غير منعكس لتضاعف محتواها الجيني، فقد التزمت بالانقسام. إن أي ضرر لـ DNA بإمكانه أن يُوقف الدورة عند هذه النقطة، مثلما تفعل ظروف المجاعة، وعدم وجود عوامل النمو.

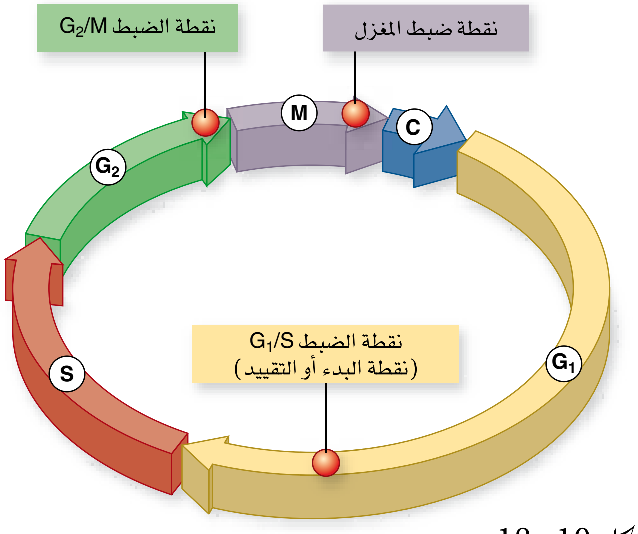
نقطة الضبط G_2/M

لاقت **نقطة الضبط G_2/M checkpoint G_2/M** قدرًا كبيرًا من الاهتمام بسبب تعقيدها وأهميتها بوصفها مُحفزًا لأحداث الانقسام الخلوي المتساوي. تاريخيًّا، تم هنا التعرّف إلى Cdks نشطة عند نقطة الضبط هذه أول مرة بصورة MPFs، وهو مُصطلح تطور اسمه الآن ليُصبح **عامل مُحفِّز طور M M phase-promoting factor (MPF)**.

إن المُرور عبر نقطة الضبط هذه يُمثل الالتزام للانقسام المتساوي. تُقيّم نقطة الضبط هذه نجاح تضاعف DNA وتستطيع إيقاف الدورة إذا لم يتضاعف DNA على نحو مضبوط. فالعوامل التي تتلف DNA تؤدي إلى إيقاف العملية عند نقطة الضبط هذه، وعند نقطة ضبط G_1/S كذلك.

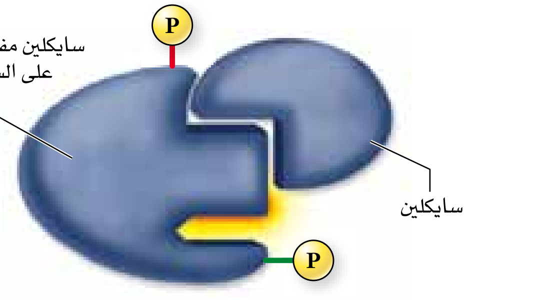
نقطة الضبط المغزلية

نقطة الضبط المغزلية Spindle checkpoint تُؤكد أنّ الكروموسومات جميعها مُتصلة بالمغزل استعدادًا للطور الانفصالي. الخطوة الثانية غير المنعكسة في الدورة هي فصل الكروموسومات في أثناء الطور الانفصالي، ولهذا، فمن الضروري اصطفاف الكروموسومات بدقّة عند صفيحة الطور الاستوائي.



الشكل 10–18

ضبط الدورة الخلوية. تستعمل الخلايا نظام ضبط مركزيًّا للتأكد فيما إذا كانت الظروف المناسبة قد تحققت قبل المرور بنقاط الضبط الثلاث في الدورة الخلوية.



الشكل 10–19

يُكون أنزيم Cdk مُركبًا مُعقّدًا مع السايكلين. Cdk هو مفسفر بروتين يعمل على تنشيط بروتينات خلوية عدة بفسفرتها. السايكلين هو بروتين مُنظِم ضروري لتنشيط Cdk. هذا المُركب المُعقّد يُسمى أيضًا العامل المحفز للانقسام الخلوي (MPF). نشاط Cdk يتم ضبطه أيضًا بنمط الفسفرة: فسفرة عند موضع (مُمثلًا بالموضع الأحمر) يكبح Cdk، وفسفرة عند موضع آخر (مُمثلًا بالموضع الأخضر) يُنشِط Cdk.

الأنزيمات المفسفرة المعتمدة على السايكلين تحرك الدورة الخلوية

الآلية الجزيئية الرئيسة لضبط الدورة الخلوية هي الفسفرة، التي على ما تذكر هي إضافة مجموعة فوسفات للأحماض الأمينية سيرين، وثريونين، وتايروسين في البروتينات (الفصل 9). إن الأنزيمات التي تنجز هذه الفسفرة هي Cdks (الشكل 10–19).

عمل *Cdks*

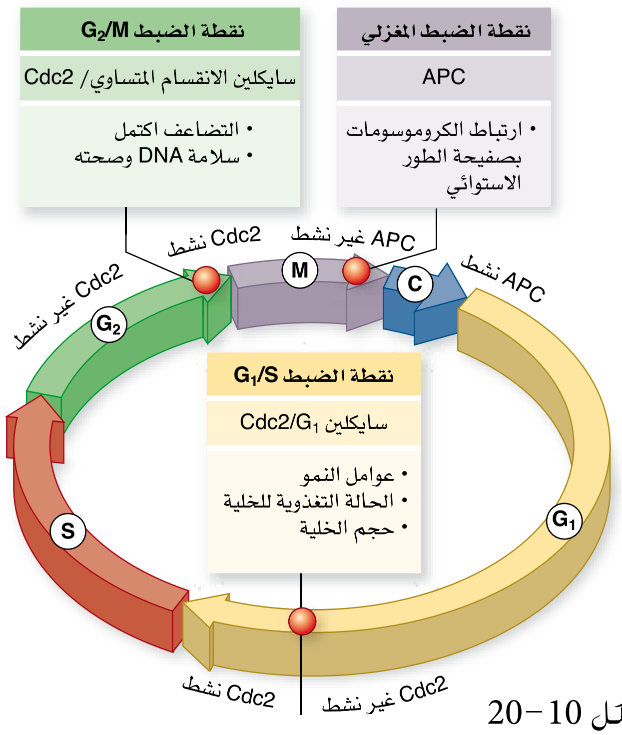
تمّ تحديد هوية أول مفسفر مُهمّ في الدورة الخلوية في الخميرة الانشطارية، وأطلق عليه اسم Cdk2 (يُسمى الآن أيضًا Cdk1). يستطيع Cdk هذا في الخميرة أن يترافق مع سايكلينات مُختلفة عند نقاط مختلفة في الدورة الخلوية (الشكل 10–20).

حتى في الدورة المُبسّطة لخلايا الخميرة، نبقى مع السؤال المُهّم: من يضبط نشاط Cdks في أثناء الدورة؟ كانت النظرة العامة، سنين عدة، أنّ السايكلينات هي التي تقود الدورة الخلوية- أي إنّ الإنتاج والهدم الدوري للسايكلينات يعمل كساعة. حديثًا جدًا، صار واضحًا أنّ مفسفر Cdc2 هو نفسه أيضًا يتم ضبطه عن طريق الفسفرة؛ فالفسفرة عند موضع تُنشط Cdc2، وعند موضع آخر تُخمد نشاطه (انظر الشكل 10–19). يتطلب التنشيط الكامل لِمفسفر Cdc2 ترابطه مع سايكلين والأسلوب المناسب للفسفرة.

حالما يتم الاقتراب من نقطة الضبط G_1/S، يبدو أن الإشارة المحفزة في الخميرة هي تراكم سايكلينات G. تُكوّن هذه مُركّبًا مُعقّدًا مع Cdc2 لِتكوين G_1/S Cdk النشط، الذي يُفسفِرعددًا مِن الأهداف التي تُسبب الزيادة في النشاط الأنزيمي لتضاعف DNA.

عمل *MPF*

تمّ تحليل MPF ودوره عند نقطة الضبط G_2/M بِشُمُولية في عدد من الأنظمة التجريبية المختلفة. إن ضبط MPF حساس للعوامل التي تُعطِّل أو تُؤخِّر تضاعف DNA وللعوامل التي تحطمه. سابقًا، كان يُظن أنّ MPF يُضبط عن طريق مُستوى السايكلينات الخاصة بطور M فقط، لكن أصبح الآن واضحًا أنّ هذا ليس هو الحقيقة الواقعة.



الشكل 10–20

نقاط الضبط في الدورة الخلوية للخميرة. الدورة الخلوية الأبسط التي يتم دراستها بالتفصيل هي للخميرة الانشطارية. هذه يتم ضبطها عن طريق ثلاث نقاط ضبط رئيسة وأنزيم Cdk واحد، يُسمى Cdc2. أنزيم Cdc2 يتشارك مع سايكلينات مختلفة لضبط نقاط الضبط G_1/S و G_2/M. نقطة الضبط المغزلية يتم ضبطها عن طريق المُركب المُحفِّز للطور الانفصالي (APC).

ومع أنّ سايكلين طور M ضروري لعمل MPF، إلا أن النشاط يُنظَّم بالفسفرة المُثبطة للمُكوِّن المفسفر، Cdc2. إن الإشارة الحاسمة في هذه العملية هي إزالة الفوسفات المُثبِّط عن طريق بروتين، هو محلل الفوسفات. يُشكِّل هذا العمل نقطة تحوُّل جُزيئي مُعتمدة على تغذية راجعة إيجابية؛ لأن MPF النشط يُنشِّط أيضًا محلل الفوسفات الخاص بتنشيط نفسه.

تُقيِّم نُقطة الضبط توازن المفسفر، الذي يُضيف فوسفات مُثبِّطًا، مع محلل الفوسفات الذي يُزيلها. ويعمل الضرر الذي يلحق بـ DNA من خلال مسلك مُعقّد يتضمن رصد الضرر، والاستجابة لقلب التوازن نحو الفسفرة المُثبطة لـ MPF. وسنصف، فيما بعد، كيف أنّ بعض السّرطانات تتغلب على هذا التثبيط.

المعقد المُعزز للطور الانفصالي

إن التفاصيل الجُزيئية لنظام الرصد عند نقطة الضبط المغزلية ليست واضحة. فوجود الكروموسومات جميعها عند صفيحة الطور الاستوائي، والشدّ على الأنيبيبات الدقيقة بين القطبين المتقابلين كليهما مهم. تنتقل الإشارة من خلال **المركب المعقد المُعزز للطور الانفصالي (APC) Anaphase-promoting complex**.

وظيفة مُعزز الطور الانفصالي APC هي إطلاق الطور الانفصالي نفسه. كما وُصف سابقًا، لا تزال الكروماتيدات الشقيقة عند الطور الاستوائي مُمسكة ببعضها عن طريق البروتين المُعقد اللاصق. لا يعمل APC بشكل مباشر على اللاصق، ولكنه على العكس، يعمل على إعداد بروتين يُسمى الضامن (سِكيورين) *Securin* من أجل الهدم. يعمل البروتين الضامن بوصفه مُثبط لمحلل بروتينات آخر يُسمى الفاصل (سِبارِيز) *Separase* الذي يبدو أنه خاص بمركب اللاصق المعقد، فحالما يُزال التثبيط، يُتلف الفاصلُ اللاصق.

لقد تمّ تحليل هذه العملية بالتفصيل في الخميرة المُتبرعمة، حيث تبين أنّ أنزيم الفاصل يُحلل على وجه التخصيص مُكوِّنًا لاصقًا يسمى Scc1. يؤدي هذا إلى تحرير الكروماتيدات الشقيقة، ويُنتِج حركتها المفاجئة نحو أقطاب مُتقابلة خلال الطور الانفصالي.

في الفقريات، يُزال معظم اللاصق من الكروماتيدات الشقيقة في أثناء تكثيف الكروموسومات، مع احتمال استبدال اللاصق بالمكثِّف. عند الطور الاستوائي، يتركز أغلب اللاصق المُتبقي على الكروماتيدات في الفقريات عند السنترومير (الشكل 10-10). إذن، قد تشرح إزالة هذا اللاصق عن طريق الآلية التي وُصِفت سابقًا حركة الكروموسومات في الطور الانفصالي و"الانقسام" الظاهر للسنتروميرات.

لِمُعزز الطور الانفصالي APC مجموعة من الأدوار في الانقسام المتساوي: فهو يُنشِّط البروتينات التي تُزيل اللاصقات التي تُمسك الكروماتيدات الشقيقة معًا، وهو ضروري لتكسير سايكلينات الانقسام المتساوي لِجرّ الخلية خارج الانقسام الخلوي. يعلِّم مركب APC المعقد بروتينات للهدم عن طريق الجسيمة المحللة للبروتين، وهي العِضية المسؤولة عن التحليل المنضبط للبروتينات (الفصل 16). إن الإشارة لبدء تحليل البروتين هي إضافة جزيء يسمى الشامل (يُوبيكوِتين) *Ubiquitin*.

في حقيقيات النوى متعددة الخلايا، تحدث كثير من Cdks والإشارات الخارجية تغيرًا في الدورة الخلوية

إن الفرق الرئيس بين الحيوانات الأكثر تعقيدًا، وحقيقيات النوى وحيدة الخلية مثل الفطريات والطلائعيات هو مزدوج: أولًا، تضبط Cdks متعددة دورة الخلية بالمقارنة مع Cdk واحد في خلايا الخميرة. ثانيًا، تستجيب الخلايا الحيوانية لتنوع أكبر من الإشارات الخارجية بالمقارنة مع خلايا الخميرة، التي تستجيب بشكل رئيس للإشارات الضرورية للتزاوج.

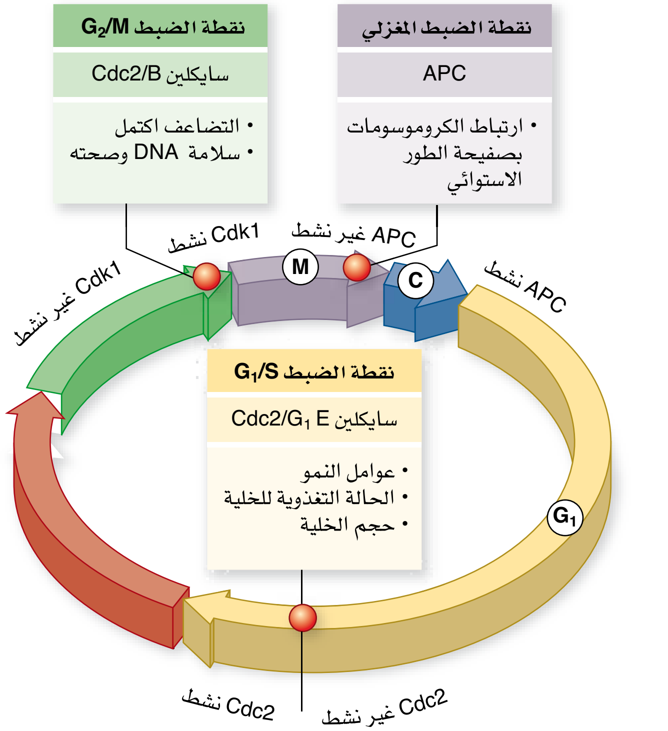
يوجد في حقيقيات النوى العُليا مقدار أكبر من أنزيمات Cdk، وعدد أكبر من السايكلينات التي يُمكن أن تُشارك مع Cdks المتعددة، ولكن دورها الأساسي هو نفسه كما في دورة الخميرة. ويبين (الشكل 10-21) دورة خلوية أكثر تعقيدًا. تسمح هذه الضوابط الأكثر تعقيدًا بدمج مُدخلات أكثر لغرض ضبط الدورة. فمع تطور أشكال معقدة أكثر من التنظيم (أنسجة، وأعضاء، وأجهزة)، تطورت أيضًا أشكال إضافية أُخرى مُعقدة لضبط الدورة الخلوية.

لا يُمكِن الاحتفاظ بتنظيم جسم عديد الخلايا دون تحديد صارم لتكاثر الخلية – بحيث إن خلايا محددة فقط تنقسم، وفقط في أوقات مناسبة. الطريقة التي تُثبِّط بها الخلايا النمو الفردي لخلايا أُخرى تكون واضحة في خلايا الثدييات النامية في المزرعة النسيجية: طبقة واحدة من الخلايا تنتشر فوق صحن المزرعة إلى أن تتصل الحافة النامية للخلايا مع الخلايا المجاورة، عندها تتوقف الخلايا عن الانقسام. ولو أُزيل قطاع من الخلايا، فإن الخلايا المجاورة تُعيد ملء ذلك القطاع بسرعة، وتتوقف عن الانقسام ثانية عند ملامستها للخلايا.

كيف تستطيع الخلايا أن ترصد كثافة المزرعة الخلوية من حولها؟ عندما تتلامس الخلايا مع بعضها، تُنشِّط مُستقبلات بروتينية في الغشاء البلازمي مسلك ترميز إشارة يعمل على تثبيط عمل Cdk. وهذا يمنع الدخول في الدورة الخلوية.

عوامل النمو والدورة الخلوية

تعمل عوامل النمو بتنبيه أنظمة الترميز داخل الخلايا. مثلًا، تمتلك خلايا مولدات الألياف مستقبلات متعددة على أغشيتها البلازمية لواحد من أوائل عوامل النمو الذي تمّ التعرف إليها، عامل النمو المُشتقّ من الصفائح



الشكل 10−21

نقاط الضبط في الدورة الخلوية للثدييات. الدورة لا تزال تُضبط من خلال نقاط ضبط ثلاث رئيسة. هذه تُوحِّد إشارات داخلية وخارجية لتُنظِّم التقدم عبر الدورة. هذه المُدخلات تُنظِّم حالة مركبين مختلفين من سايكلينات Cdk والمُركب المُحفِّز للطور الانفصالي (APC). تمثل الأسهم المُدخلات، التي يُمكن أن تكون شبكات مُعقدة مثل مسلك تحويل الإشارة الذي يُرى عند الترميز بإشارات عامل النمو.

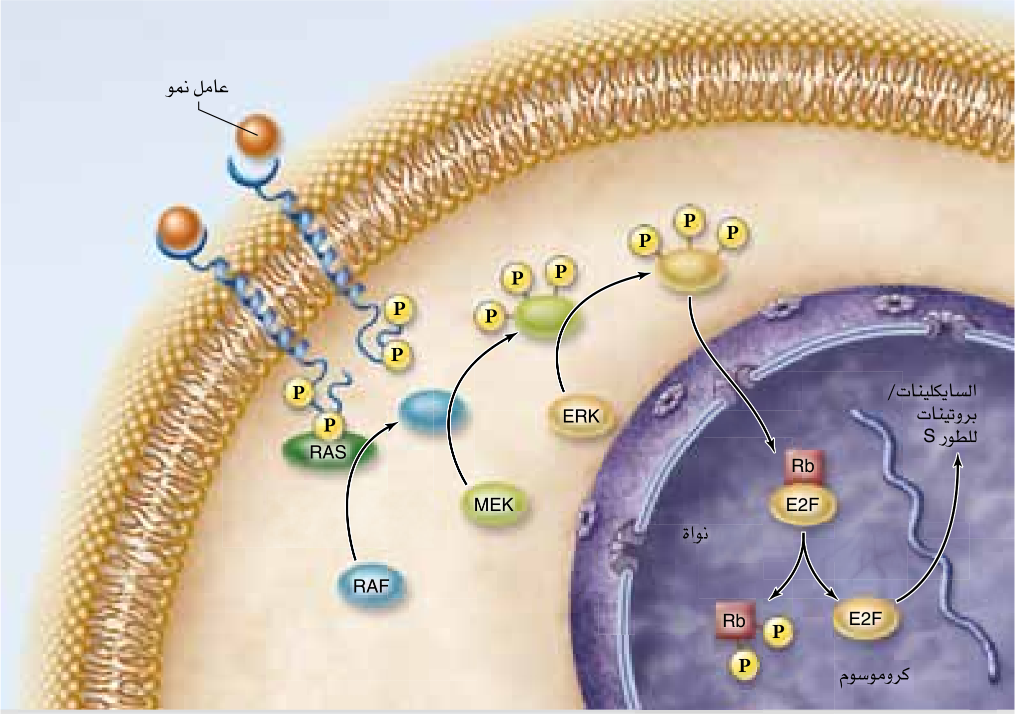
(**Platelet – derived growth factor (PDGF**). إن مُستقبل PDGF هو مُستقبل مفسفر تايروسين (RTK) الذي يستهل سلسلة مفسفر MAP لتحفيز الانقسام الخلوي (تمّ بحثه في الفصل الـ 9).

تمّ اكتشافPDGF عندما وجد باحثون أن خلايا مولدات الألياف يُمكِن أن تنمو، وتنقسم في المزرعة النسيجية فقط إذا احتوى وسط النمو على مصل الدم. والمصل هو السائل الذي يتخلف بعد تجلط الدم؛ بلازما الدم، أو السائل الذي تم إزالة الخلايا منه دون تجلط، لن يكون فعالًا. افترض الباحثون أن الصفائح الدموية في جلطات الدم كانت تُطلق في المصل واحدًا أو أكثر من العوامل المطلوبة لنمو خلايا مولدات الألياف. في آخر الأمر، عزلوا هذا العامل، وأسموه PDGF.

تستطيع عوامل النمو، مثل PDGF أن تُهيمن على أجهزة القيادة الخلوية التي تُثبِّط انقسام الخلية بغيابها. فعندما يلحق أذى نسيجًا ما، تتكون جلطة دموية، ويُحفِّز إطلاقPDGF الخلايا المجاورة على الانقسام، مُعزِّزًا شفاء الجرح والتئامه. يتطلب الأمر فقط كمية صغيرة جدًا من PDGF (تقريبًا 10^{-10} مول) لتحفيز الانقسام الخلوي في الخلايا التي لديها مُستقبلات PDGF.

خصائص عوامل النمو

لقد تمّ عزل أكثر من 50 بروتينًا مُختلفًا تعمل بوصفها عوامل نُمو، ويوجد أكثر من ذلك بلا شك. يتعرّف مُستقبِل مُحدّد على سطح الخلية إلى كلّ عامل نمو، حيث يُناسب موقع الربط فيه، ويُطابق بإحكام عامل النمو ذلك. مُستقبلات عامل النمو هذه، عادة ما تستهل سلاسل مفسفر MAP التي يدخل فيها المفسفر النهائي إلى النواة



الشكل 10-22

مسلك نقل الإشارة لتضاعف الخلية. يُوجِّه ارتباط عامل نمو سلسلة من العمليات التي يتم خلالها نقل الإشارة داخل الخلية لتكوين مفسفر MAP (شُرِح في الفصل الـ 9)، الذي ينشِّط بروتينات نووية مُنظِّمة تُحفِّز انقسام الخلية. في هذا المِثال، عندما تتم فسفرة بروتين ورم أرومة شبكية العين النووي (Rb)، يُطلق بروتين نووي آخر (عامل الاستنساخ E2F) ويُصبح عندها قادرًا على تنشيط إنتاج السايكلين وبروتينات أخرى ضرورية لطور S.

ويُنشط عوامل النسخ، وذلك بالفسفرة. تُنشِّط عوامل النسخ هذه إنتاج سايكلينات G_1 والبروتينات الضرورية لتقدُّم الدورة الخلوية (الشكل 10-22).

تعتمد الانتقائية الخلوية لعامل نمو خاص على أيِّ الخلايا المُستهدفة يحمل مُستقبله الفريد. بعض عوامل النمو، مثل PDGF وعامل نمو البشرة (EGF)، تُؤثر في سلسلة واسعة من أنواع الخلايا، لكن أنواعًا أخرى تُؤثر فقط في أنواع محددة. فمثلًا، عامل نمو الأعصاب (NGF) يُحفِّز نمو أنواع مُعينة من الخلايا العصبية، والإريثروبويتين يُحفِّز الانقسام الخلوي في طلائع خلايا الدم الحمراء. وتحتاج مُعظم الخلايا الحيوانية إلى جمع عوامل نُمو عدة مُختلِفة للتغلب على أنظمة التحكم المختلفة المُتنوعة التي تُثبط الانقسام الخلوي.

طور G_0

إذا حُرمت الخلايا من عوامل النمو المناسبة، فإنها تتوقف عند نقطة الضبط G_1 في الدورة الخلوية. ومع توقُّف نُموها وانقسامها، فإنّها تمكث في طور G_0 الساكن هذا.

تُعلِّل القدرة على الدخول في G_0 التنوع غير المعقول والمُلاحظ في طول مدة الدورة في الأنسجة المُختلفة. فالخلايا الطلائية المُبطِّنة لِمعي الإنسان تنقسم أكثر من مرتين يوميًا، مُجدِّدة باستمرار هذه البطانة. في المُقابل، تنقسم خلايا الكبد مرة واحدة فقط سنويًا أو كلّ سنتين، حيث تمضي معظم وقتها في طور G_0. ولا تغادر الخلايا العصبية والخلايا العضلية التامة النمو عادة طور G_0 أبدًا.

السّرطان هو إخفاق ضبط الدورة الخلوية

يؤدي نمو الخلايا المُفرط والمتعذر ضبطه في الإنسان إلى المرض المُسمى **السّرطان Cancer**. السّرطان بشكل أساسي مرض يتعلق بالانقسام الخلوي – إخفاق في ضبط انقسام الخلية.

جين p53

أدّت الأبحاث الحديثة إلى تعرف واحد من العوامل المُسبِّبة للسرطان. يؤدي هذا الجين، المعروف رسميًا بـ *p53*، دورًا مهمًا في نقطة الضبط G_1 لانقسام الخلية. يُراقب ناتج الجين، بروتين p53، سلامة DNA وكماله، مُتحققًا من أنه لم يلحقه أذى. فإذا اكتشف بروتين p53 أنّ هناك ضررًا لحِق بـ DNA، فإنه يوقف الانقسام الخلوي، ويُحفِّز نشاط أنزيمات خاصة لإصلاح الضرر. حالما يتم إصلاح DNA، يسمح p53 للانقسام الخلوي باستئناف المسير. وفي الحالات التي يتعذر فيها إصلاح العطل في DNA، فإن p53 يُوجِّه الخلية لقتل نفسها.

بإيقاف الانقسام في الخلايا المتضررة، يمنع جين *p53* نمو عدد كبير من الخلايا الطافرة، ولهذا فهو يُعَدُّ **جينًا كابتًا للورم Tumor – suppressor gene** مع أن أنشطته غير مُقتصِرة على منع السرطان. لقد وجد العُلماء أنّ *p53* لا وجود له كُلِّيًا، أو أنه مُتضرِّر إلى درجة أنّه عديم الفعالية في أغلبية الخلايا السرطانية التي تمّ فحصها. وتحديدًا، لأنّ *p53* غير فعّال، فإنّ الخلايا السرطانية قادرة على أن تخضع تكرارًا للانقسام الخلوي دون أن تتوقف عند نقطة الضبط G (الشكل 10-23).

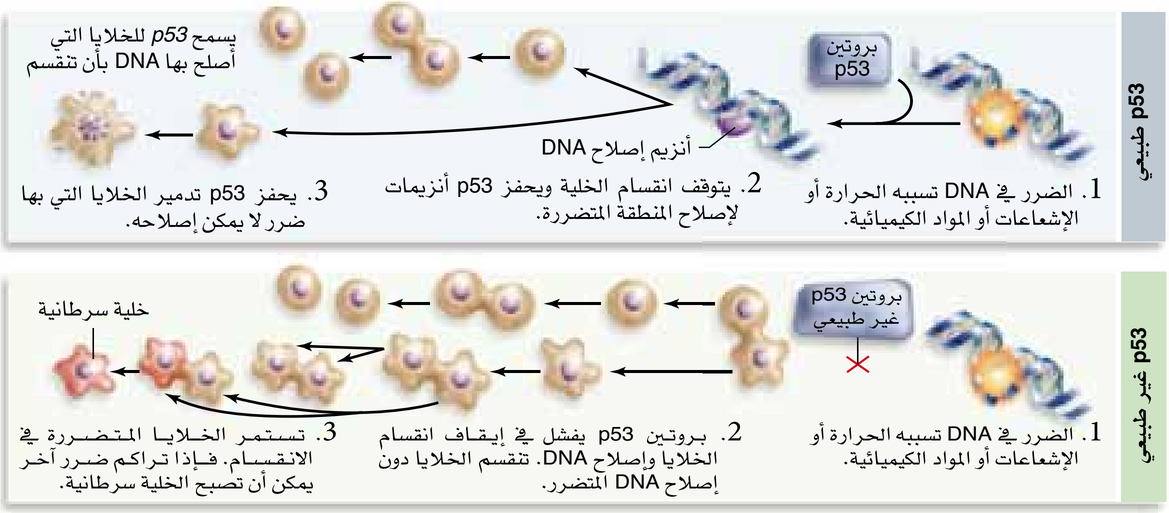
جينات ورم أوّلية

إن المرض الذي نُسميه السرطان هو في الحقيقة أمراض عدة مختلفة، اعتمادًا على النسيج المُصاب. الفكرة الرئيسة الشائعة في الحالات جميعها هي فقد السيطرة على الدورة الخلوية. تعرّف البحث إلى عدد كبير من الجينات المُسماة جينات الورم، أو **الجينات المسرطنة Oncogenes**، وهي جينات تقدر، عند إدخالها إلى داخل خلية أن تؤدي إلى تحويلها إلى خلية سرطانية. قاد هذا التعريف بعد ذلك إلى اكتشاف **جينات الورم الأولية Proto-oncogenes**، وهي جينات خلوية طبيعية تصبح جينات ورم عند حصول طفرة فيها.

كثيرًا ما يتصل عمل جينات الورم الأولية بالإشارات التي تُصدرها عوامل النمو، وحصول الطفرات فيها يُؤدي إلى فقدان ضبط النمو بطرق متعددة. بعض جينات الورم الأولية تحمل الشيفرة الوراثية لإنتاج مُستقبلات لعوامل النمو، وأُخرى تشفِّر بروتينات لها علاقة بتحويل الإشارة، تعمل خلف مستقبلات عامل النمو. فإذا حصلت طفرة في مُستقبِل لعامل نمو، بحيث يُصبح "نشطًا" بشكل دائم، فإنّ الخلية تُصبح غير معتمدة البتّة على وجود عامل النمو فيما يتعلق بانقسام الخلية. إن هذا مشابه لمفتاح كهربائي ضوئي يبقى عالقًا على وضع التشغيل؛ سيظل الضوء مضاءً دائمًا. مستقبلا PDGF و EGF كلاهما يقعان في فئة جينات الورم الأولية، إذ يكفي أن تتعرض نسخة واحدة فقط من جين الورم الأولي لهذه الطفرة

الشكل 10–23

انقسام الخلية والسرطان وبروتين p53. بروتين p53 الطبيعي يُراقب DNA، مُدمِّرًا خلايا لها DNA فيه ضرر لا يمكن إصلاحه. بروتين p53 غير السوي يفشل في إيقاف انقسام الخلية وإصلاح DNA. عندما تتكاثر الخلايا المتضررة، فإن السرطان ينمو، ويتطور.



حتى يحصل الانقسام المُتعذر ضبطه؛ ومن ثم، يعمل هذا التغير بوصفه طفرة سائدة مهيمنة (الفصل الـ 13).

زاد عدد جينات الورم الأولية التي تمّ التعرف إليها إلى أكثر من 50 عبر السنين. إن مجرى البحث هذا يربط فهمنا للسرطان مع فهمنا للآليات الجزيئية التي تتحكم في ضبط الدورة الخلوية.

جينات كابحة للورم

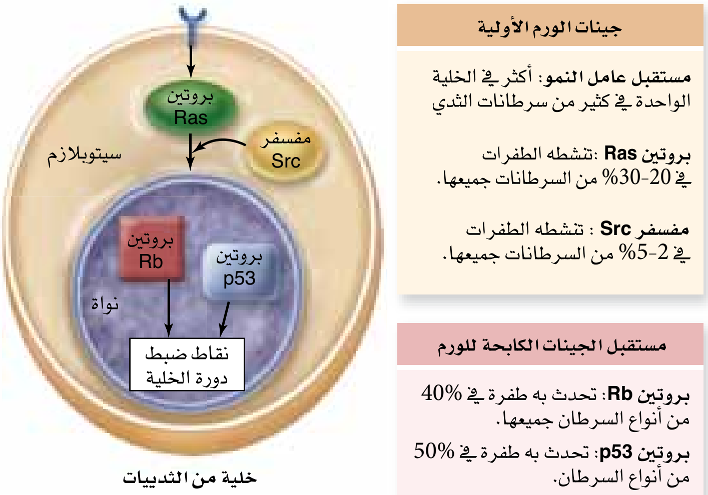
بعد اكتشاف جينات الورم الأولية، تم التعرُّف إلى فئة ثانية من الجينات المتصلة بالسرطان: الجينات كابحة الورم. ذكرنا سابقًا أن جين p53 يعمل بوصفه جينًا كابحًا للورم، ويوجد هناك عدد من جينات أخرى مماثلة كهذه.

يجب أن تفقد كلتا النسختين لجين كابح الورم وظيفتهما لأجل نشوء النمط الظاهري للسرطان، بعكس الطفرات في جينات الورم الأولية. بعبارة أُخرى، جينات الورم الأولية تعمل بنمط سائد، في حين تعمل جينات كابحة الورم بنمط مُتنحٍّ.

أول جين كابح للورم تم التعرُّف إليه هو جين الحساسية لورم أرومة شبكية العين **Retinoblastoma susceptibility gene** (*Rb*)، الذي يجعل الأفراد عرضة لنوع نادر من السرطان يؤثر في شبكية العين. وعلى الرغم من حقيقة أنّ خلية مُتغايرة الجينات لأليل *Rb* الطافر تكون طبيعية، فإنها تُورث بوصفها صفة سائدة في العائلات. السبب هو أن توارث نسخة طافرة واحدة لـ *Rb* تعني أن الفرد لا يزال يملك نسخة واحدة "جيدة"، وخلال مئات الآلاف من الانقسامات التي تحدث لتُنتج الشبكية، يضر أيّ خطأ بالنسخة الجيدة المُتبقية، فيُؤدي إلى خلية سرطانية. وسيؤدي وجود خلية سرطانية واحدة في الشبكية حتمًا إلى تكوين ورم أرومة الشبكية.

إن دور بروتين Rb في الدورة الخلوية هو أن يُكامل الإشارات الناشئة من عوامل النمو. يُسمى بروتين Rb "بروتين الجيب" لأن له جيوبًا للربط مع بروتينات أُخرى. لذلك، فدوره أن يرتبط مع بروتينات مُنظِّمة مهمة مانعًا إياها من تحفيز إنتاج بروتينات الدورة الخلوية الضرورية، مثل السايكلينات أو Cdks (انظر الشكل 10–21) التي تمّ بحثها سابقًا.

يتم ضبط ارتباط Rb مع بروتينات أُخرى بالفسفرة: عند إزالة مجموعة الفوسفات عنه، يستطيع أن يرتبط مع مجموعة مُنوعة من البروتينات المُنظِّمة، لكنه يفقد هذه القدرة عند فسفرته. يُؤدي عمل عوامل النمو إلى فسفرة بروتين Rb عن طريق Cdk. عندئذٍ، يؤدي هذا إلى حدوث دورة كاملة؛ لأنّ فسفرة Rb تُحرر البروتينات المُنظِّمة المُقيدة سابقًا، ما يؤدي إلى إنتاج سايكلينات طور S الضرورية للخلية لعبور حدود G_1/S ولبدء تضاعف الكروموسومات.



الشكل 10–24

بروتينات رئيسة مرافقة لسرطانات الإنسان. الطفرات في الجينات التي تحمل الشيفرة الوراثية لإنتاج مُكونات رئيسة لمسلك نقل الإشارة لانقسام الخلية هي المسؤولة عن حدوث سرطانات متعددة، من بينها جينات الورم الأولية التي تشفر مستقبلات عامل النمو، ونقاط تحويل مثل بروتين Ras، وأنزيمات المفسفر مثل Src، الذي يعمل بعد Ras ومستقبلات عامل النمو. الطفرات التي تُبطل عمل بروتينات كبح الورم، مثل Rb و p53، تُعزِّز كذلك نمو السرطان وتطوره.

ويُلخص (الشكل 10–24) أنواع الجينات التي تستطيع أن تُسبب سرطانًا إذا حصل فيها طفرات.

تُدار الدورة الخلوية بمنظمات إيجابية في السيتوبلازم تُسمى مفسفرات مُعتمدة على السايكلين (Cdks) مُكونة من مفسفر بروتين وبروتين سايكلين. إن كبح عمل Cdks سيوقف الدورة الخلوية إذا تصادف وجود أخطاء، أو أن العملية لم تكتمل. يوجد ثلاث نقاط ضبط: نقطة الضبط G_1/S، ونقطة الضبط G_2/M، ونقطة الضبط المغزلي. في المخلوقات متعددة الخلايا، تُؤثر عوامل كعوامل النمو في ضبط الدورة عند نقاط الضبط تلك. يؤدي فُقدان ضبط الدورة الخلوية إلى السرطان، الذي يُمكن أن يحدث بضم آليتين أساسيتين: جينات الورم الأولية التي تفوز بوظيفة لتتحول إلى جينات ورم، وجينات كبح الورم التي تفقد الوظيفة، وتسمح بالتكاثر الخلوي.

مراجعة المفاهيم

1-10 الانقسام الخلوي في بدائيات النوى

الانقسام الخلوي في بدائيات النواة نُسيلي، ويُنتج خليتين مطابقتين للخلية الأصلية.

- خلال الانشطار الثنائي، يتضاعف DNA الدائري، ويتم انفصاله بشكل فعّال وسريع.
- يبدأ تضاعف DNA عند نقطة معينة، هي المنشأ، ويتواصل في اتجاهين ليصل موضع إنهاء مُحدّد.
- يتضمن تكوين الحواجز إضافة غشاء خلوي جديد، ومواد خلوية أُخرى عند نقطة الوسط في الخلية.
- حلقة من FtsZ وبروتينات منغرسة في الغشاء الخلوي تمتد شعاعيًّا في اتجاه الداخل، قاسمة الخلية إلى خليتين جديدتين.

2-10 كروموسومات الخلايا حقيقية النوى

الخلايا حقيقية النوى جميعها لها كروموسومات خطّية، وتنقسم عن طريق الانقسام المتساوي.

- تتكون الكروموسومات من الكروماتين (مُركب مُعقّد من DNA، وبروتين، و RNA).
- يشتمل الكروماتين على جزأين تركيبيين وظيفيين: مُتغاير الكروماتين الذي لا يتم نسخه، والكروماتين الحقيقي الذي يتم نسخه والتعبير عنه.
- الكروموسومات المُتضاعفة حديثًا تظل مُتصلة عند مساحة متضيقة تسمى السنترومير، يتكون من تسلسلات متكررة من DNA.
- DNA في الكروموسوم الواحد هو ليفة طويلة جدًا، مزدوجة الشريط.
- الجسيم النووي مُعقد يتكون من DNA مُلتف حول جزء مركزي يتألف من ثمانية هستونات موجبة الشحنة.
- يتم التفاف آخر للجسيمات النووية لتكون ليفة 30 نانومترًا. هذه الحالة شائعة في الطور البيني عندما تكون الخلايا غير منقسمة.
- خلال الانقسام المتساوي، تتكاثف الكروموسومات بشكل أكبر، وذلك بترتيب ألياف 30 - نانومترًا شعاعيًّا حول سقالة بروتينية.
- الخلايا أحادية الكرموسومات لها مجموعة كاملة واحدة من الكروموسومات، أما الخلايا ثنائية الكرموسومات فتمتلك مجموعتين كاملتين من الكروموسومات.
- أشرطة DNA المزدوجة مُمسكة ببعضها عند سنتروميراتها عن طريق مُعقد من البروتينات تُسمى لاصقات.
- بعد التضاعف، يشتمل الكروموسوم على كروماتيدين شقيقين مُتصلين ببعضهما عند السنترومير. (الشكل 10-7).

3-10 رؤية شاملة لدورة الخلية في حقيقيات النوى (الشكل 10-8)

تتطلب دورة الخلية تضاعف المادة الوراثية فيها، وانفصالها الدقيق، وانقسام المحتويات الخلوية.

- تُقسم دورة الخلية إلى خمسة أطوار: الفجوي الأول (G_1)، وبناء DNA (S)، والفجوي الثاني (G_2)، والانقسام المتساوي (M)، وانقسام السيتوبلازم (C).
- يمكن للخلايا مغادرة G_1 والدخول في طور السكون المُسمى G_0 الذي لا يحصل فيه انقسام؛ طور G_0 يُمكن أن يكون مؤقتًا أو دائمًا.
- المدة الزمنية لدورة الخلية تتفاوت اعتمادًا: على: العمر، ونوع الخلية، ونوع المخلوق.

4-10 الطور البيني: التحضير للانقسام المتساوي

الطور البيني مرحلة تحضيرية تشتمل على أطوار G_1، S، و G_2.

- G_1 هو طور النمو الأولي للخلية، ويحدث بين مدتي انقسام السيتوبلازم وتكوين DNA.
- تصنيع DNA يحدث خلال طور S.
- طور G_2 يحدث بين مرحلتي بناء DNA والانقسام المتساوي.
- يرتبط السنترومير ببروتينات تتجمع في تركيب قرصي الشكل يسمى نقاط الاتصال، حيث تتصل الأنيبيبات الدقيقة في أثناء الانقسام المتساوي.

5-10 الانقسام المتساوي: انفصال الكروموسومات (الشكل 10-11)

الانقسام المتساوي، أو طور M، يُقسم إلى خمس مراحل، هي: التمهيدي، وقبل الاستوائي، والاستوائي، والانفصالي، والنهائي.

- خلال الطور التمهيدي؛ تتكاثف الكروموسومات، ويتكون المغزل، وينحل الغلاف النووي.
- في الحيوانات، تنفصل أزواج السنتريولات، وتتحرك نحو نهايتي الخلية المتقابلتين، مؤسسةً محور الانقسام النووي.
- تصبح الكروموسومات مُتصلة مع ألياف المغزل القطبية في أثناء الطور قبل الاستوائي.
- تتحرك الكروموسومات في اتجاه وسط الخلية؛ في الطور الاستوائي تصطف الكروموسومات جميعها عند منطقة الاستواء في الخلية بسبب الشدّ الناتج من القطبين المُتقابلين.
- في أثناء الطور الانفصالي تنفصل سنتروميرات الكروماتيدات الشقيقة، ومن ثمّ تُسحب نحو القطبين المُتقابلين؛ تتحرك الأقطاب كذلك بعيدًا عن بعضها .
- يعكس الطور النهائي أحداث الطور التمهيدي، ويُحضِّر الخلية لانقسام السيتوبلازم.

6-10 انقسام ال سيتوبلازم: تقسيم محتويات السيتوبلازم

في أثناء الانقسام الخلوي ينقسم السيتوبلازم مُناصفة تقريبًا، مُكونًا خليتين بنويتين مُتماثلتين.

- يتم انقسام السيتوبلازم في الخلايا الحيوانية بانقباض خيوط الآكتين قاسمة الخلية إلى خليتين بنويتين.
- في الخلايا النباتية يلتحم حاجز غشائي مُمتد يُسمى صفيحة الخلية مع غشاء الخلية الخارجي ليُكون خليتين.

7-10 ضبط عمل الدورة الخلوية (الشكل 10-18)

الدورة الخلوية؛ سلسلة أحداث عالية التنظيم، يُمكن تأخيرها أو إيقافها عند أيٍّ من ثلاث نقاط ضبط.

- الآلية الجزيئية الرئيسة لضبط الدورة الخلوية هي الفسفرة عن طريق مفسفرات مُعتمدة على السايكلين (Cdks).
- Cdk's مركبات معقدة من أنزيم مفسفر، وجزيء مُنظم يُدعى سايكلين.
- تتحرك الدورة قُدمًا بِفعل Cdks. في الخميرة، هذا فقط أنزيم واحد، في الفقريات Cdks هو أكثر من أربعة أنزيمات.
- الدخول إلى الدورة يتطلب عبور نقطة الضبط G_1/S. الالتزام بتضاعف DNA يُلزم الخلية بشكل إجباري غير منعكس على الانقسام.
- في أثناء طور G_1، يرتبط سايكلين G_1 مع مفسفر Cdc2 ليُحفّز الدخول إلى طور S.
- نقطة الضبط G_2/M تُؤكِّد سلامة DNA وكماله، إذ تُقيِّم الخلية دِقة عملية تضاعف DNA.
- نقطة الضبط المغزلية تؤكد أن الكروموسومات جميعها مُتصلة بخيوط المغزل، وذات توجُّه ثنائي الأقطاب.
- فصل الكروموسومات في الطور الانفصالي هو أيضًا غير قابل للانعكاس.
- يُنشط المعقّد المُحفز للطور الانفصالي (APC) أنزيم محلل للبروتين يُزيل اللاصقات التي تربط سنتروميرات الكروماتيدات الشقيقة معًا محفزًا الطور الانفصالي.
- يُحفز APC تدمير سايكلينات الانقسام الخلوي للخروج من الانقسام المتساوي.
- في حقيقيات النوى العليا، يوجد Cdks متعددة وإشارات خارجية مثل عوامل النمو تؤثر جميعها في عملية الانقسام المتساوي.
- من الممكن أن تؤدي طفرة في الجينات التي تُنظم الدورة الخلوية إلى سرطان.
- للطفرات في جينات الورم الأولية تأثيرات سائدة، وهي تأثيرات تفوز بالوظيفة مؤدية إلى السرطان.
- الطفرات في جينات كبح الورم تكون متنحية، وفقدان وظيفة كلتا النسختين يؤدي إلى السرطان.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. واحد مما يأتي لا علاقة له بالانشطار الثنائي في بداية النوى:
   - أ . تضاعف DNA.
   - ب. استطالة الخلية.
   - جـ. انفصال الخلايا البنوية بتكوين الحواجز.
   - د . تشكيل الغلاف النووي.
2. يتكون الكروماتين من:
   - أ . RNA وبروتين.
   - ب. DNA وبروتين.
   - جـ. كروماتيدات شقيقة.
   - د . كروموسومات.
3. الجسيم النووي هو:
   - أ . منطقة داخل نواة الخلية يحتوي على الكروماتين الحقيقي.
   - ب. منطقة من DNA مُلتفة حول مجموعة من بروتينات الهستون.
   - جـ. منطقة من الكروموسوم تتكون من لفات مُتعددة من الكروماتين.
   - د . ليفة 30- نانومترًا موجودة في الكروماتين.
4. تختلف الكروماتيدات الشقيقة عن الكروموسومات المُتماثِلة في:
   - أ . الكروماتيدات الشقيقة تُمثل فقط المادة الوراثية المُقدمة من الأم.
   - ب. الكروموسومات المتماثلة هي نسخ مُتطابقة تمامًا، لكن الكروماتيدات الشقيقة متشابهة فقط.
   - جـ. الكروموسومات المُتماثلة متشابهة، لكن الكروماتيدات الشقيقة متطابقة تمامًا.
   - د . الكروماتيدات الشقيقة تُمثل فقط نصف المعلومات الوراثية المُخزنة في كروموسوم.
5. دور بروتينات اللاصق في انقسام الخلية هو:
   - أ . تُنظِّم DNA للكروموسومات في تراكيب عالية التكثيف.
   - ب. تُمسِك DNA في الكروماتيدات الشقيقة معًا.
   - جـ. تُساعد الخلية على الانقسام إلى خليتين بنويتين.
   - د . تُقيِّد الأنيبيبات الدقيقة على الكروموسوم.
6. تضاعف العُضيات في خلية حقيقية النواة يحدث خلال:
   - أ . الطور البيني.
   - ب. G_1.
   - جـ. S.
   - د . G_2.
7. النُّسخ المتضاعفة لكل كروموسوم تُسمى ______ وهي مُتصلة عند ______
   - أ . متماثلة؛ سنترومير.
   - ب. كروماتيدات شقيقة؛ نقاط الاتصال.
   - جـ. كروماتيدات شقيقة؛ سنترومير.
   - د . متماثلة؛ نقاط الاتصال.
8. نقاط الاتصال مُرتبطة مع واحد مما يأتي على الكروماتيدات الشقيقة:
   - أ . سنترومير.
   - ب. سنتريول.
   - جـ. تكثيف.
   - د . تماسك.
9. فصل الكروماتيدات الشقيقة واستطالة الخلية يحدث خلال الطور:
   - أ . البيني.
   - ب. قبل الاستوائي.
   - جـ. الانفصالي.
   - د . النهائي.
10. يعد انقسام السيتوبلازم جزءًا مهمًّا من انقسام الخلية؛ لأنه:
    - أ . مسؤول عن الفصل المناسب للمعلومات الوراثية.
    - ب. مسؤول عن الفصل المناسب لمحتويات السيتوبلازم.
    - جـ. يُحفِّز تحرُّك الخلية خلال الدورة الخلوية.
    - د . مسؤول عن استطالة الخلية.
11. عند أيّ مرحلة في الدورة الخلوية تلتزم الخلية بالانقسام:
    - أ . نقطة الضبط G_1/S.
    - ب. نقطة الضبط G_2/M.
    - جـ. نقطة الضبط المغزلية.
    - د . انقسام السيتوبلازم.
12. يتم تنظيم نشاط الأنزيمات المفسفرة المعتمدة على السايكلين (Cdks) عن طريق:
    - أ . وجود السايكلينات أو غيابها.
    - ب. الفسفرة.
    - جـ. عوامل النمو.
    - د . كل ما ذكر.
13. تعد وظيفة البروتين p53 مهمة لمنع حدوث السرطان:
    - أ . لأنها تؤكد أن الكروموسومات قد اصطفت بشكل مناسب تحضيرًا للطور الانفصالي.
    - ب. يُكامل إشارات في الخلية مُؤديًا إلى إنتاج السايكلينات.
    - جـ. يتحقق من تضرر DNA قبل السماح لعملية التضاعف في أثناء طور S.
    - د . يعمل بوصفه أنزيمًا محللًا للفوسفات، مُزيلًا مجموعات فوسفات ليُنظم Cdk.
14. جين الورم الأولي:
    - أ . طافر مرتبط بدورة الخلية يؤدي لسرطان.
    - ب. طبيعي من الممكن أن يؤدي لسرطان إذا أصبح طافرًا.
    - جـ. تم إدخاله إلى داخل الخلية، ويقدر أن يُسبب سرطانًا.
    - د . يكبح الانقسامات غير المنظمة للخلية.

أسئلة تحدٍّ

1. تنظيم دورة الخلية معقد جدًا، ويتضمن بروتينات متعددة تتفاعل جميعها لضبط عملية انقسام الخلية. MPF هو المركب المُعقد سايكلين-Cdk المسؤول عن نقل الخلية مرورًا بنقطة الضبط G_2/M. يُنظِّم نشاط مفسفر MPF المُعتمد على السايكلين بالفسفرة. يُثبِّط Cdk عندما تتم فسفرته عن طريق المفسفر، Wee-1. تنبأ بما يُمكن أن يحدث لخلية لو أنّ Wee-1 لم يكن موجودًا.
2. راجع معلوماتك فيما يتعلق بمسالك ترميز الإشارة (الفصل الـ 9). ابتدع مخططًا تمهيديًّا مُبينًا كيف يقدر عامل نُمو (رابط) أن يؤدي إلى إنتاج بروتين سايكلين الذي يُمكن أن يُحفِّز طور S.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™

الفصل 11

التّكاثر الْجنسيّ والانقسام الاختزاليّ

Sexual Reproduction and Meiosis

مقدّمة

تتكاثر معظم الحيوانات والنباتات تكاثرًا جنسيًا. تتحد جاميتات مختلفة الجنس لتكون خلية تنقسم بشكل متكرر انقسامًا متساويًا لتعطي في النهاية الجسد البالغ الذي يحوي 100 تريليون خلية تقريبًا. إنّ الجاميتات التي تكوّن الْخليّة الأولى هي نتاج شكل خاص من انقسام الْخليّة يُدعى الانقسامَ الاختزاليّ *Meiosis*، ويظهر في الصورة الجانبية إلى اليسار، وسوف يكون مدارَ الحديث في هذا الفصل. إنّ الانقسام الاختزاليّ أكثر تعقيدًا من الانقسام المتساوي، وتفاصيل ذلك غير معروفة بشكل جيد. إنّ أساس العملية واضح. وإنّ النتائج العميقة المترتبة على التّكاثر الْجنسيّ واضحة كذلك: إنه اللاعب الرئيس في عملية إنتاج تنوّع وراثيّ هائل تشكل المادة الخام لعملية التطور.

موجز المفاهيم

1-11 يحتاج التّكاثر الْجنسيّ إلى الانقسام الاختزاليّ

- *الانقسام الاختزاليّ يختزل عدد الكروموسومات.*
- *تضم دورة الحياة الجنسية المرحلتين: أحادية الكروموسومات وثنائية الكروموسومات.*
- *تنفصل خلايا الخطّ الجرثوميّ في وقت مبكر في عملية التكوين الجنيني في الحيوانات.*

2-11 خصائص الانقسام الاختزاليّ

- *تزدوج الكروموسومات المتماثلة خلال الانقسام الاختزاليّ.*
- *يتسم الانقسام الاختزاليّ بوجود انقسامين مع تضاعف واحد لـ DNA.*

3-11 عملية الانقسام الاختزاليّ

- *يهيئ الطّور التّمهيديّ الأول للانقسام الاختزاليّ.*
- *تصطف الكروموسومات المتماثلة خلال الطّور الاستوائيّ الأول.*
- *ينتج الطّور الانفصاليّ الأول بسبب فقدان الكروماتيدات الشقيقة لخاصية الالتصاق على طول أذرعها.*
- *يكتمل الانقسام الاختزاليّ الأول مع نهاية الطّور النهائيّ الأول.*
- *الانفصال غير التصالبي للكروموسومات المتماثلة أمر محتمل.*
- *يشبه الانقسام الاختزاليّ الثاني الانقسام المتساوي، ولكن من دون تضاعف DNA.*
- *تُنتج الأخطاء التي تحدث في عملية الانقسام الاختزاليّ جاميتاتٍ لا تحتوي على العدد الصحيح من الكروموسومات.*

4-11 تلخيص: مقارنة الانقسام الاختزاليّ مَعَ الانقسام المتساوي.

- *ازدواج الكروموسومات المتماثلة والعبور قد يتطلب لاصقات cohesins خاصة بالانقسام الاختزاليّ.*
- *يُحافظ على التصاقُ الكروماتيدات الشقيقة خلال الانقسام الاختزاليّ الأول، ثم تتحرر في الانقسام الاختزاليّ الثاني.*
- *تَرتبط مواقعُ التحريك الشقيقة مع القطب نفسه خلال الانقسام الاختزاليّ الأول.*
- *يتمّ تثبيط عملية التضاعف بين الانقسامات الاختزالية.*
- *يُنتج الانقسامُ الاختزاليُّ خلايا غير متطابقة.*

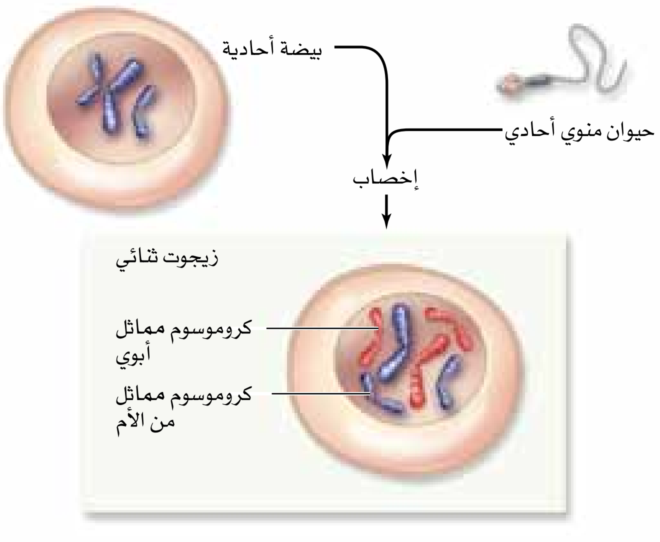
1-11 يحتاج التّكاثر الْجنسيّ إلى الانقسام الاختزاليّ

إن جوهر التّكاثر الْجنسيّ يكمن في مساهمة خليتين في العملية. ويفرض هذا النمط من التّكاثر صعوبات للمخلوقات التي تتناسل جنسيًّا، تبينها العلماء في وقت مبكر. ولقد بدأنا حديثًا في فهم سلوك الكروموسومات خلال عملية الانقسام الاختزاليّ. في البداية، سوف نتطرق بشكل مختصر إلى تاريخ الانقسام الاختزاليّ، وعلاقتة بالتناسل الْجنسيّ.

الانقسام الاختزاليّ يختزل عددَ الكروموسومات

بعد سنوات قليلة من اكتشاف العالِم والتر فليمنج للكروموسومات عام 1879، دُهِشَ عالِمُ الْخليّة البلجيكي إدوارد فان بنيدِن من وجود أعداد مختلفة من الكروموسومات في خلايا دودة الإسكارس *Ascaris*. تحديدًا، لاحظ أن **الجاميتات Gametes** (البويضات والحيوانات المنوية) تحتوي على كروموسومين، في حين احتوى كلٌ من **الخلايا الجسمية** (الجسدية) **Somatic cells** للأجنة وللبالغين على 4 كروموسومات.

بناءً على هذه الملاحظة، اقترح فان بنيدِن عام 1883 أنّ كلًّا من البويضة والحيوان المنوي احتويا على نصف العدد الكامل للكروموسومات الموجود في الخلايا الأخرى، وأنّهما قد اندمجا ليشكلا **الزيجوت** (البويضة المخصبة) **Zygote**. يحتوي الزيجوت، كباقي الخلايا التي نتجت منه، على نسختين من كلّ كروموسوم. ويسمى اندماج الجاميتات المكوّن للخلية الجديدة **الإخصاب Fertilization** أو **اتحاد الجاميتات Syngamy**.



الشكل 11-1

خلية ثنائية تحمل كروموسومات من أبوين. تحتوي الْخليّة ثنائية العدد الكروموسومي على نسختين من كلّ كروموسوم: كروموسوم مماثل أمي أسهمت به البيضة الأحادية، القادمة من الأم، وكروموسوم مماثل أبوي أسهم به الحيوان المنوي الأحادي القادم من الأب.

لقد كان واضحًا للباحثين الأوائل أنَّ تكوُّن الجاميتات يتطلّب آليةً لإنقاص العدد الكروموسومي إلى نصف العدد الموجود عند باقي الخلايا. وإنْ لم يحدثْ هذا الاختزال في العدد فسوف تتضاعف أعداد الكروموسومات بعد أجيال قليلة لتصل إلى عدد عالٍ لدرجة مستحيلة. فعلى سبيل المثال، بعد 10 أجيال سيزيد عدد الكروموسومات في خلايا الإنسان من 46 إلى ما يزيد على 47,000 كروموسوم (أي 46×2^{10}).

إن عدد الكروموسومات لا يزيد على حد معين، وذلك بسبب حدوث **الانقسام الاختزاليّ Meiosis** خلال عملية تكون الجاميتات التي تحمل نصف العدد الطبيعي. بعد ذلك يأتي، اندماجُ الجاميتين ليضمنَ ثباتَ عدد الكروموسومات المنتقل من جيل إلى آخر.

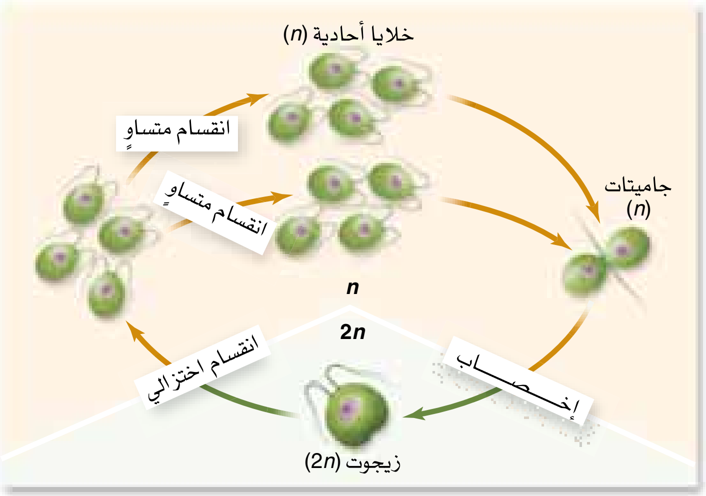
تضم دورة الحياة الجنسية المرحلتين: أحادية الكروموسومات وثنائية الكروموسومات

يكوّن الانقسام الاختزاليّ والإخصاب دورة التّكاثر. هناك مجموعتان من الكروموسومات موجودتان في الخلايا الجسمية للفرد البالغ ما يجعل الخلايا **ثنائية الكروموسومات Diploid**، وهناك مجموعة واحدة من الكروموسومات في الخلايا الجاميتية يجعلها **أحادية الكروموسومات Haploid**. إنّ التّكاثر المرتبط بتعاقب الانقسام الاختزاليّ والإخصاب يسمى **التّكاثر الْجنسيّ Sexual reproduction**. إحدى صفاته الرائعة أنّ النّسل يرثون الكروموسومات من كلا الأبوين (الشكل 11-1). فأنت مثلًا، ورثتَ من والدتِك 23 كروموسومًا (يدعى واحدها المتماثل الأمي) و23 كروموسومًا من والدك (المتماثل الأبوي).
تتبع دورة حياة المخلوقات المتكاثرة جنسيًّا نمطًا من التعاقب بين أحادي وثنائي الكروموسومات، ولكن هناك بعض الاختلافات في دورات الحياة. فكثير من أنواع الطحالب مثلًا تقضي معظم دورة حياتها في الطّور الأحادي، إذ ينقسم الزيجوت انقسامًا اختزاليًّا لينتج الخلايا الأحادية التي بدورها تنقسم انقسامًا متساويًا (الشكل 11-2 أ). معظم الحيوانات تكون السيادة فيها للطّور الثنائي، حيث يقوم الزيجوت بالانقسام المتساوي، فينتج منه خلايا ثنائية، ثم يقوم لاحقًا في دورة حياته بالانقسام اختزاليًّا لينتج الجاميتات الأحادية (الشكل 11-2 ب). وتتبادل بعض النباتات وبعض الطحالب بين المرحلتين الأحادية والثنائية خلال دورة حياتها (الشكل 11-2 جـ).

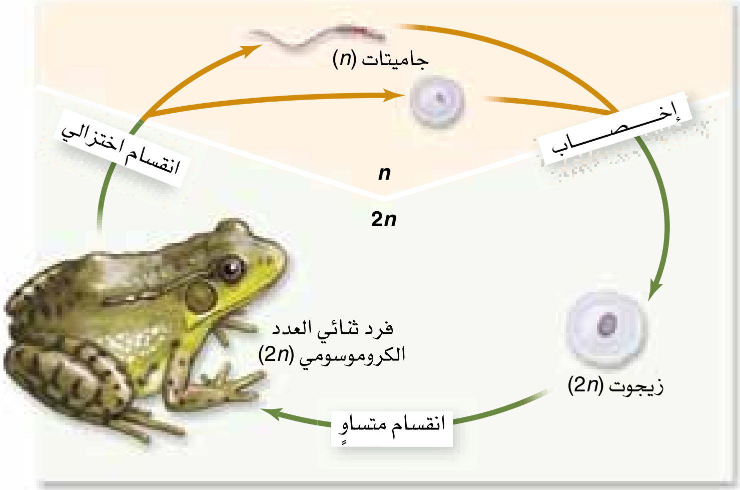
تنفصل خلايا الخطّ الجرثوميّ في وقت مبكر في عملية التّكوين الجنينيّ في الحيوانات

تقوم خلية الزيجوت في الحيوانات بالانقسام المتساوي لينشأ منها الخلايا الجسمية للحيوان البالغ. ويتمّ عزل الخلايا التي ستقوم بإنتاج الخلايا الجاميتية بوضعها جانبًا وبعيدًا عن الخلايا الجسمية في المراحل الأولى من عملية التكوين الجنيني. تعرف هذه الخلايا **بخلايا الخطّ الجرثوميّ Germ-line cells**.

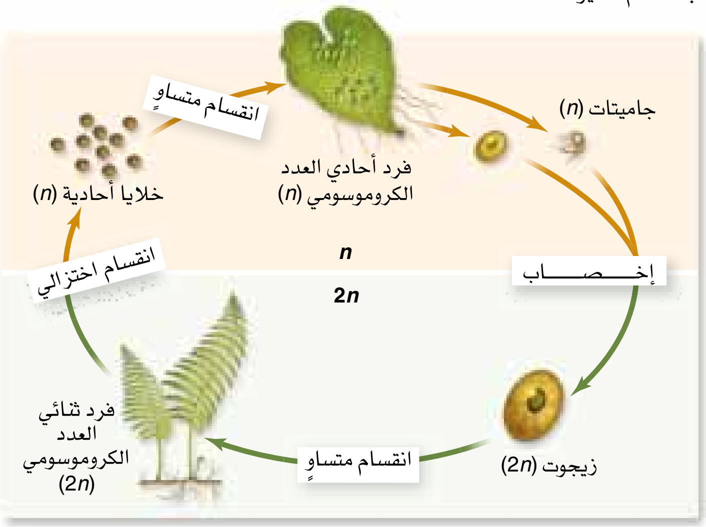
تُعدُّ الخلايا الجسمية وخلايا الْخطّ الجرثوميّ المنتجة للجاميتات من الثنائيات، لكن الخلايا الجسمية تقوم بإنتاج خلايا ثنائية مطابقة لها في التركيب الوراثيّ،



أ. الطحالب والفطريات



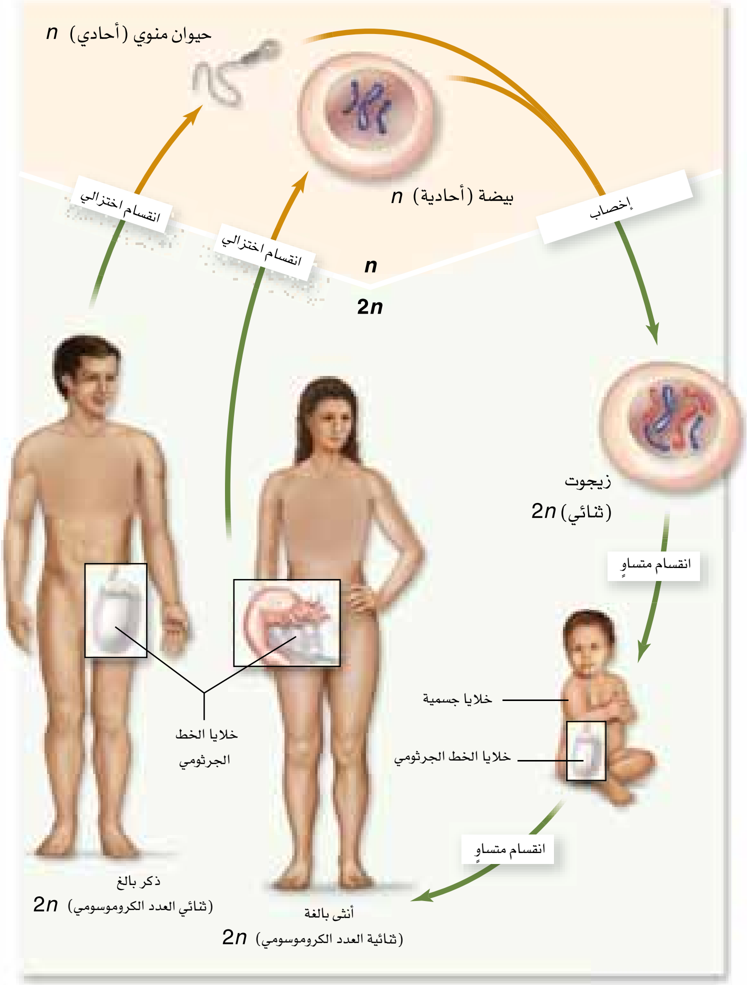
ب. معظم الحيوانات



ج. بعض النباتات وبعض الطحالب

الشكل 11-2

ثلاثة أنواع من دورات الحياة الجنسية. في التّكاثر الْجنسيّ، تتبادل الخلايا أو المخلوقاتُ الأحاديّة العددَ الكروموسوميَّ مع الخلايا أو المخلوقات الثنائية العدد الكروموسومي.



الشكل 11-3

دورة الحياة الجنسية عند الحيوانات. يقوم الزيجوت بالانقسام المتساوي في الحيوانات، وينتج الخلايا الجسمية جميعها. تُعزل جانبًا خلايا الْخطّ الجرثوميّ في وقت مبكر من التشكل، وتقوم بالانقسام الاختزالي؛ لكي تنتج الجاميتات أحادية العدد الكروموسومي (بيضة أو حيوان منوي). تُسمَّى باقي خلايا الجسم الخلايا الجسمية.

في حين تقوم خلايا الخطِّ الجرثوميِّ بالانقسام الاختزاليّ لإنتاج الجاميتات الأحادية (الشكل 11-3).

يتطلب التّكاثر الْجنسيّ مساهمة وراثية من قبل خليتين من فردين مختلفين. يقوم الانقسام الاختزاليّ بإنتاج خلايا أحادية تحتوي على نصف العدد الكروموسومي ما يجعل التّكاثر الْجنسيّ ممكنًا. بعد ذلك، يقوم الإخصاب بدمج هذه الخلايا الأحادية لاستعادة الحالة الثنائية في الجيل القادم. يحدث الانقسام الاختزاليّ في خلايا الخطِّ الجرثوميِّ فقط، وتُسمَّى خلايا الجسم الأخرى الخلايا الجسمية، وهي قادرة على القيام بالانقسام المتساوي فقط.

2-11 خصائص الانقسام الاختزاليّ

تختلف آلية الانقسام الاختزاليّ بين المخلوقات المختلفة، وهذه الاختلافات تظهر جلية في آلية انفصال الكروموسومات. فالآلية الموجودة في الطلائعيات والفطريات تختلف بشكل كبير عن تلك الموجودة في الحيوانات والنباتات.

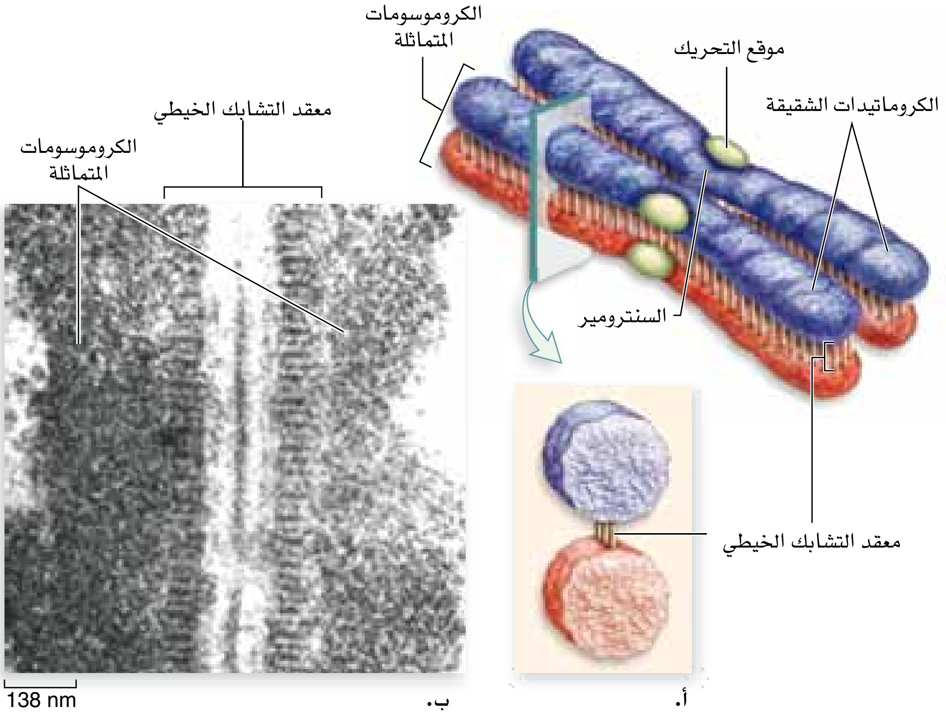
يتكون الانقسام الاختزاليّ في خلايا المخلوق الثنائي من مرحلتين انقساميتين تُسمّيان **الانقسام الاختزاليّ الأول Meiosis I** و**الانقسام الاختزاليّ الثاني Meiosis II**. وتنقسم كلّ مرحلة من المرحلتين إلى: الطّور التّمهيديّ، والطّور الاستوائيّ، والطّور الانفصاليّ، والطّور النهائي. قبل أنْ نبدأ بالتفاصيل، علينا أنْ نبحث أولًا في صفات الانقسام الاختزاليّ التي تفرقه عن الانقسام المتساوي.

تزدوج الكروموسومات المتماثلة خلال الانقسام الاختزاليّ

تقوم الكروموسومات المتماثلة خلال المرحلة المبكّرة من الطّور التّمهيديّ الأول بالاقتراب من بعضها في عملية تُسمّى **الازدواج أو الاقتران Synapsis** (الشكل 11-4 أ) وعلى الرغم من الأبحاث الكثيرة في هذا المجال، إلا أنّ التفاصيل الجزيئية للعملية ما زالت غير واضحة. لقد استخدم علماء الأحياء المجهر الإلكتروني، وعملية التهجين الوراثيّ، والتحاليل الكيميائية الحيوية؛ للكشف عن تفاصيل عملية الازدواج، إلا أنّ صورة هذه العملية لم تكتمل بعد.

معقد التشابك الخيطي

لقد أصبح من الواضح أنّ الكروموسومات المتماثلة تقترب من بعضها في مرحلة الطّور التّمهيديّ الأول. تشمل هذه العملية تكوين بنية معقدة في كثير من الأنواع تُسمَّى **معقد التشابك الخيطي Synaptonemal complex**، التي تتكون من شبكة بروتينية بين الكروموسومات المتماثلة بعد أن ازدوجت عن كثب على طول شبكة من البروتينات التي تمتد بينها (الشكل 11-4 ب). تضم مكونات معقد التشابك الخيطي نوعًا من البروتينات خاصًّا بالانقسام الاختزاليّ يُسمَّى اللاصقات Cohesin وهو البروتينات نفسها التي تربط بين الكروماتيدات الشقيقة في أثناء الانقسام المتساوي (سبق وصفها في الفصل السابق). يساعد هذا النّوع من اللاصقات على ربط الكروموسومات المتماثلة، وعلى ربط الكروماتيدات الشقيقة كذلك، وذلك يؤدّي في النهاية إلى ضمّ الكروماتيدات الأربعة التابعة للكروموسومين المتماثلين بشكل قريب في أثناء هذه المرحلة من الانقسام الاختزاليّ. يُطلقُ على هذه البنى التركيبية الرباعيات *Tetrads* أو الثنائيات المتكافئة *Bivalents*.



الشكل 11-4

سمات فريدة للانقسام الاختزاليّ.

أ. تزدوج الكروموسومات المتماثلة خلال الطّور التّمهيديّ الأول من الانقسام الاختزاليّ. تُسمَّى هذه العملية الاقتران، وهي تقوم بإنتاج كروموسومات متماثلة مرتبطة عن طريق تركيب يُسمَّى معقد التشابك الخيطي. تستطيع الكروموسومات المتماثلة، المزدوجة أنْ تتبادلَ الأجزاء خلال عملية تُسمَّى العبورَ.

ب. جزء من معقد التشابك الخيطي للفطر الزِّقيّ *Neotiella rutilans*، وهو فطر كأسي.

جـ. تسمح عملية الازدواج بين الكروموسومات المتماثلة، وليس بين الكروماتيدات الشقيقة في أثناء الانقسام الاختزاليّ الأول بحدوث الانفصال. إن تثبيط تضاعف DNA قبل الانقسام الاختزالي الثاني يؤدي إلى انفصال الكروماتيدات الشقيقة، وينتج منها الناتج الأحادي العدد الكروموسومي النهائي.

تبادل المادة الوراثية بين الكروموسومات المتماثلة

بينما تزدوج الكروموسومات المتماثلة في أثناء الطّور التّمهيديّ الأول، تحدث عملية خاصة بالانقسام الاختزاليّ: **إعادة الاتحاد الوراثيّ Recombination** أو **العبور Crossing over** التي تسمح بتبادل المادة الكروموسومية بين الكروموسومات المتماثلة. تُسمَّى الملاحظة الخلوية لهذه الظاهرة العبورَ، ويُدعى الكشف عنها وراثيًّا إعادة الاتحاد (الخلط الوراثيّ) - إذ إن الأليلات التي كانت موجودة على الكروموسومات المتماثلة منفصلة، قد تصبح موجودة على الكروموسوم نفسه. (سوف نتناول إعادة الاتحاد الوراثيّ في الفصل المقبل).

تُسمَّى مواقع العبور **التصالبات (الكيازماتا) Chiasmata**. ويتمّ الإبقاء على تلك المواقع حتى نهاية الطّور الانفصاليّ الأول. إنّ الاتصال الفيزيائي بين الكروموسومات المتماثلة من خلال العبور، إضافة إلى الاتصال المستمر بين الكروماتيدات الشقيقة، يؤديان إلى تثبيت الكروموسومات المتماثلة معًا بشكل محكم.

ارتباط الكروموسومات المتماثلة وانفصالها

يستمر الارتباط بين الكروموسومات المتماثلة طوال الانقسام الاختزاليّ الأول، وهو يملي على الكروموسومات طريقة تصرفاتها. في أثناء الطّور الاستوائيّ الأول، تتحرك الكروموسومات المتماثلة المزدوجة في اتجاه صفيحة الطّور الاستوائيّ، وتتوجه، بحيث يكون كلّ فرد من زوج الكروموسومات المتماثلة مرتبطًا مع القطب المقابل للمغزل. وفي المقابل، تتصرف الكروموسومات المتماثلة بشكل مستقل عن بعضها في أثناء الانقسام المتساوي.

في الطّور الانفصاليّ الأول، تُسحب أفراد الكروموسومات المتماثلة نحو الأقطاب المتقابلة لكلّ زوج كروموسومي. يشكل هذا تضادًّا أيضًا بالمقارنة مع الانقسام المتساوي الذي تُسحب فيه الكروماتيدات الشقيقة، وليس الكروموسومات المتماثلة.

ويمكنك أنْ ترى الآن لماذا سمّي الانقسام الأولُ «الانقسامَ الاختزاليَّ»؛ لأنه ينتج خلايا جديدة تحتوي على متماثل واحد من كلّ زوج من الكروموسومات. ولا يقوم الانقسام الاختزاليّ الثاني باختزال عدد الكروموسومات، إنما يقوم بفصل الكروماتيدات الشقيقة العائدة للكروموسوم الواحد.

يتسم الانقسام الاختزاليّ بوجود انقسامين مع تضاعف واحد لـ DNA

إنّ من أكثر الفروق وضوحًا بين الانقسامين الاختزاليّ والمتساوي هو حدوث انقسامين متتاليين في أثناء الانقسام الاختزاليّ دون حدوث تضاعف للمادة الوراثية بينهما. وبمعنى آخر، يجب أنْ يتمّ تثبيط تضاعف DNA بين الانقسامَين الاختزاليين. إن تصرف الكروموسومات في أثناء الانقسام الاختزاليّ الأول يجعل الخلايا الناتجة، وكأنها قد نتجت عن انقسام متساوٍ لم يحدث خلاله تضاعف لـ DNA، ما ينتج خلايا لديها نصف العدد الأصلي للكروموسومات (الشكل 11-14 جـ). وهذا هو المفتاح الأخير لفهم الانقسام الاختزاليّ: فالانقسام الاختزاليّ الثاني هو مثل انقسام متساوٍ من دون حدوث تضاعف لـ DNA.

يتصف الانقسام الاختزاليّ بازدواج الكروموسومات المتماثلة خلال الطّور التّمهيديّ الأول، وعادة ما يتصاحب مع تكوين تركيب معقد بين الكروموسومات المتماثلة يسمى معقد التشابك الخيطي. يحدث خلال عملية الازدواج تبادُلٌ للمادة الكروموسومية عند مواقع تُسمَّى التصالبات. يسمح الانقسام الاختزاليّ بفصل الكروموسومات المتماثلة في الانقسام الأول، ويتبع ذلك انقسامٌ ثانٍ من دون تضاعف للمادة الوراثية من أجل فصل الكروماتيدات الشقيقة وإنتاج الخلايا مفردة الكروموسومات.

3-11 عملية الانقسام الاختزاليّ

لفهم عملية الانقسام الاختزاليّ؛ من الضروري أنْ نتتبع بتأنٍّ سلوك الكروموسومات خلال الانقسام. تعتمد أحداث الانقسام الاختزاليّ على تبادل أجزاء من الكروموسومات المتماثلة في أثناء عملية العبور، وهذا بدوره يساعد على التصاق الكروماتيدات الشقيقة عند نقاط التبادل لإبقاء الكروموسومات المتماثلة معًا. إنّ فقدان التصاق الكروماتيدات الشقيقة يختلف عند أذرع الكروموسوم وعند السنترومير (القطعة المركزية). يفقد هذا الالتصاق عند أذرع الكروموسومات في مرحلة الطّور الانفصاليّ الأول، في حين يبقى قائمًا عند السنترومير حتى مرحلة الطّور الانفصاليّ الثاني.

يهيئ الطّور التّمهيديّ الأول للانقسام الاختزاليّ

تمرّ الخلايا المختزلة بالطّور البيني الذي يشبه أطوار G_1، S، G_2 من الانقسام المتساوي. بعد الطّور البيني، تدخل خلايا الخطّ الجرثوميّ عملية الانقسام الاختزاليّ الأول. في أثناء الطّور التّمهيديّ الأول، يلتف الحمض النووي DNA بشكل أكثر إحكامًا، وتصبح الكروموسومات مرئية تحت المجهر الضّوئيّ كشبكة من الخيوط. ولأنّ DNA قد تضاعف قبل بداية الانقسام الاختزاليّ، فإنّ كلّ خيط يمثل اثنتين من الكروماتيدات الشقيقة مرتبطتين عن طريق السنترومير. في أثناء الطّور التّمهيديّ الأول، تصبح الكروموسومات المتماثلة أكثر ارتباطًا من خلال الاقتران، وتتبادل قطعًا عن طريق العبور، ثم تنفصل بعد ذلك.

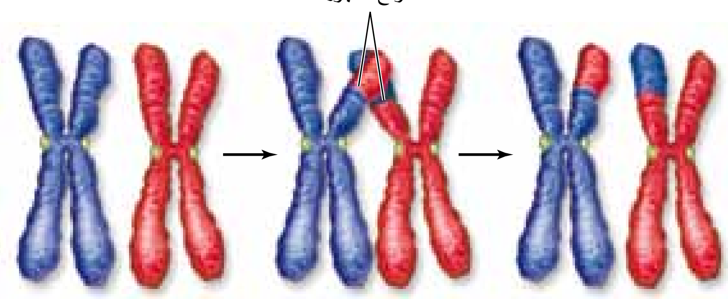
الاقتران *Synapsis*

خلال الطّور البيني في الخلايا الجرثوميّة، تظهر أطراف الكروماتيدات ملتصقة بغلاف النواة في مواقع محددة. وتتقارب المواقع التي تلتصق بها الكروموسومات المتماثلة خلال مرحلة الطّور التّمهيديّ الأول من بعضها. بعدئذٍ تصطف الكروموسومات المتماثلة جنبًا إلى جنب بهدي من تعاقبات الكروماتين المغاير في عملية تُسمَّى الاقتران.

يؤدي الارتباط إلى ضمّ الكروموسومات المتماثلة لبعضها على امتداد طولها. أما الكروماتيدات الشقيقة لكلّ كروموسوم متماثل فإنّها تنضمّ هي أيضًا لبعضها عن طريق معقد البروتينات اللاصقة في عملية تُسمَّى التصاق الكروماتيدات الشقيقة *Sister chromatid cohesion* على نحو مماثل لما يحدث في الانقسام المتساوي. وبهذا تكون الكروماتيدات الأربعة العائدة لكلّ زوج من الكروموسومات المتماثلة المزدوجة قد ازدوجت بشكل حميم.

العبور *Crossing over*

إضافة إلى معقد التشابك الخيطي الذي تكوّن في أثناء الطّور التّمهيديّ الأول (انظر الشكل 11-4)، فإنّ هناك نوعًا آخر من التراكيب يظهر متزامنًا مع عملية إعادة الاتحاد *Recombination*. يُسمَّى هذا عقدة إعادة الاتحاد *Recombination nodule*، ويُظَنُّ أنّها مواقع تحتوي على الأنزيمات اللازمة لقطع وإعادة ربط كروماتيدات الكروموسومات المتماثلة.



الشكل 11–5

نتائج العبور. قد تتبادل الكروموسومات المتماثلة أجزاءً منها خلال عملية العبور.

يتضمن العبورُ سلسلةً معقدة من الأحداث، يتمّ بها تبادل قطع بين الكروماتيدات غير الشقيقة (الشكل 11-5). ويجدر القول: إنّه يتمّ تثبيط عملية العبور بين الكروماتيدات الشقيقة في أثناء الانقسام الاختزاليّ. ويتمّ التحكم في عملية تبادل العبور بين الكروماتيدات غير الشقيقة، بحيث إنّ كلّ ذراع كروموسوم يقوم بهذه العملية مرة واحدة، أو عددًا قليلًا من المرات خلال الانقسام الاختزاليّ، بغض النظر عن حجم الكروموسوم. وتقوم كروموسومات الإنسان بعمليتين أو ثلاث عمليات عبور خلال الانقسام الاختزاليّ الواحد.

عند انتهاء عملية العبور، تتحطّم معقداتُ التشابك الخيطية، وتصبح الكروموسومات المتماثلة أقلّ ارتباطًا، ولكنها تبقى مرتبطة عند التصالبات. عند هذه النقطة يكون هناك أربعة كروماتيدات لكلّ نوع من الكروموسومات (اثنان من الكروموسومات المتماثلة، لكلّ منها كروماتيدان شقيقان).

لا تنفصل الكروماتيدات الأربعة بشكل تام؛ لأنها ما زالت مرتبطة بطريقتين:

(1) الكروماتيدات الشقيقة لكلّ كروموسوم متماثل التي تكونت بتضاعف المادة الوراثية مرتبطة معًا بسنترومير مشترك.

(2) الكروموسومات المتماثلة مرتبطة معًا عند نقاط العبور عن طريق التصاق الكروماتيدات الشقيقة حول موقع التبادل. هذه النقاط هي التصالبات التي يمكن رؤيتها بالمجهر الضّوئيّ. تتحرك التصالبات، مثل حلقات صغيرة تتحرك منزلقة على شريطين من الحبال، نحو نهاية ذراع الكروموسوم قبل الدخول في مرحلة الطّور الاستوائيّ الأول.

وبينما يحدث هذا الازدواج المعقد للكروموسومات، تأخذ أحداث أخرى مجراها خلال الطّور التّمهيديّ الأول. فغلاف النواة يجب أنْ يتبعثر كما تتبعثر تراكيب المرحلة البينية للأنيبيبات. تتحول الأنيبيبات إلى مغزل، تمامًا كما يحدث في الانقسام المتساوي.

تصطف الكروموسومات المزدوجة خلال الطّور الاستوائيّ الأول

ببلوغ الطّور الاستوائيّ الأول، وهي المرحلة الثانية في الانقسام الاختزاليّ، تكون التصالبات قد تحركت إلى نهاية الكروموسومات المزدوجة؛ وعند هذه النقطة، فإنّها تُسمّى التصالباتِ الطرفيةَ *Terminal chiasmata* وهي التي تربط الكروموسومات المتماثلة في الطّور الاستوائيّ الأول بعضها مع بعض بحيث تصطف الكروموسومات المتماثلة عند خطّ استواء الخليّة.

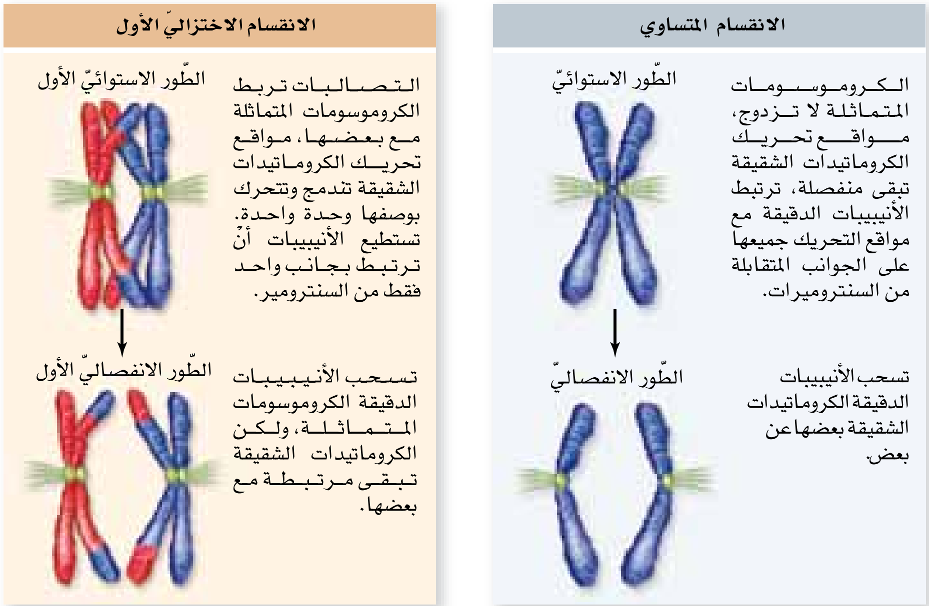
ترتبط الأنيبيبات الدقيقة بمواقع التحريك (كاينيتوكور) بحيث تعمل مواقع تحريك الكروماتيدات الشقيقة بوصفها وحدة واحدة. يسبب هذا تعلق الأنيبيبات من الأقطاب المتقابلة بمواقع تحريك الكروموسومات المتماثلة *Homologues* وليس بتلك الكروماتيدات الشقيقة (الشكل 11-6). إن قدرة السنتروميرات الشقيقة على التصرف بوصفها وَحدة واحدة في أثناء الانقسام الاختزاليّ الأول غير مفهومة بعد. ولقد اقترح بناء على بيانات من المجهر الإلكتروني أنّ السنترومير/موقع التحريك تتراص في أثناء عملية الانقسام الاختزاليّ الأول، ما يسمح لهما بالعمل بوصفهما وَحدة واحدة.

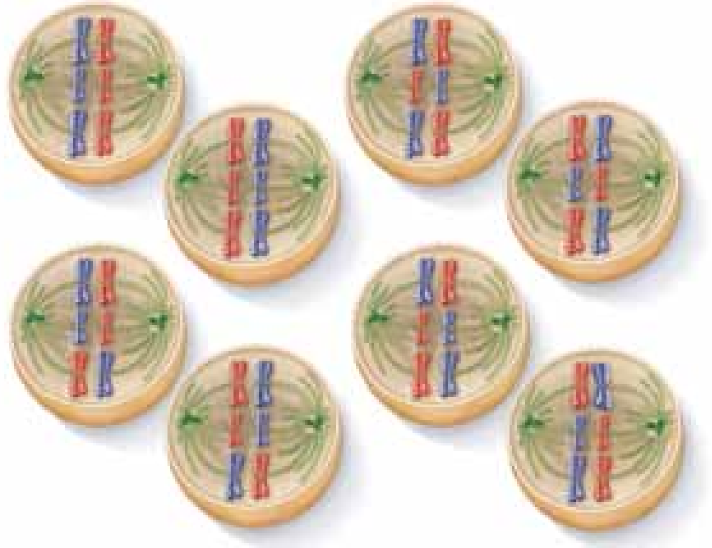
إنّ الارتباط أحادي القطب لسنترومير الكروماتيدات الشقيقة قد يكون له نتائج كارثية لو حدث في الانقسام المتساوي، لكنه حرج جدًّا في الانقسام الاختزاليّ. إنه ينتج شدًّا على الكروموسومات المتماثلة المتصلة عن طريق التصالبات، وعن طريق التصاق الكروماتيدات الشقيقة، فيسحب الكروموسومات المتماثلة المزدوجة إلى خط استواء الخليّة. بهذه الطريقة، يصطف كلّ زوج من الكروموسومات المتماثلة على الصفيحة الاستوائية (انظر الشكل 11-6).

إن توجه كلّ زوج على محور المغزل عشوائيّ؛ فإما أنْ يتجه الكروموسوم المماثل الأمي أو الأبوي إلى قطب معين (الشكل 11-7 والشكل 11-8).

الشكل 11–6

اصطفاف الكروموسومات يختلف بين الانقسام الاختزاليّ الأول والانقسام المتساوي. خلال الطّور الاستوائيّ الأول، تقوم التصالبات والروابط بين الكروماتيدات الشقيقة بتثبيت الكروموسومات المتشابهة مع بعضها، وترتبط المواقع المزدوجة لتحريك الكروماتيدات الشقيقة العائدة للكروموسومات المتماثلة بأنيبيبات قادمة من قطب واحد. عند انتهاء الانقسام الاختزاليّ الأول تتحطم الروابط بين أذرع الكروماتيدات، وتتقلص الأنيبيبات لتفصل الكروموسومات المتماثلة عن بعضها. تبقى الكروماتيدات الشقيقة مرتبطة عن طريق السنتروميرات. خلال الانقسام المتساوي، ترتبط الأنيبيبات القادمة من الأقطاب المتقابلة بمواقع التحريك التابعة لكلّ سنترومير، وعندما تتحطم الروابط بين السنتروميرات الشقيقة، تقصر الأنيبيبات، وتُسحب الكروماتيدات الشقيقة نحو الأقطاب المتقابلة.





الشكل 11-7

الاتجاه العشوائيّ للكروموسومات على الصفيحة الاستوائية. إن عدد الاتجاهات المحتمل أنْ تصطف عليها الكروموسومات تساوي 2 مرفوعًا إلى القوة المساوية لعدد أزواج الكروموسومات. في هذه الخليّة الافتراضية التي تحمل 3 أزواج من الكروموسومات، هناك 8 احتمالات لاصطفاف الكروموسومات (2^3). كلّ اتجاه يقوم بإنتاج جاميتات بتوافيق مختلفة من الكروموسومات القادمة من الأبوين.

ينتج الطّور الانفصاليّ الأول بسبب فقدان الكروماتيدات الشقيقة لخاصية الالتصاق على طول أذرعها

تبدأ الأنيبيبات الموجودة في الخيوط المغزلية بالقصر خلال الطّور الانفصاليّ الأول، وفي أثناء عملية تقلصها تنكسر التصالبات، وتنجذب السنتروميرات نحو أقطاب الخليّة المنقسمة ساحبة معها الكروموسومات.

تبدأ عملية الطّور الانفصاليّ الأول عندما تتحرر الكروماتيدات من الالتصاق على طول الأذرع، ولكن ليس من منطقة السنترومير. هذا التحرر ينتج من تدمير اللاصقات الخاصة بالانقسام الاختزاليّ في عملية تشبه تلك التي توجد في الطّور الانفصاليّ من الانقسام المتساوي. يَكْمُنُ الفرقُ بينها في أنّ تدمير اللاصقات عند السنترومير في الانقسام الاختزاليّ يتمّ تثبيطه بطريقة غير معروفة.

ونتيجة لهذا التحرر، تُسحب الكروموسومات المتماثلة بعيدًا عن بعضها، ولكن ليس الكروماتيدات الشقيقة. ينجذب كلّ واحد من الزوج الكروموسومي المتماثل إلى أحد قطبي الخليّة، ساحبًا معه الكروماتيدين الشقيقين. وعندما تكون خيوط المغزل قد تقلصت لأقصى درجة سيكون لدى كلّ قطب طقم مفرد الكروموسومات كامل، مكوّن من فرد من كلّ زوج من الكروموسومات المتماثلة.

وبسبب التّوجه العشوائيّ للكروموسومات المتماثلة الموجودة على الصفيحة الاستوائية، فإنّ القطب الواحد سيجذب نحوه كروموسومات أبويّة أو أمية من كلّ زوج متماثل. نتيجة لذلك، فإنّ الجينات الموجودة على الكروموسومات المختلفة تتوزع بشكل مستقل؛ أي إنّ الانقسام الاختزاليّ الأول ينتج **توزيعًا حرًا Independent assortment** لكروموسومات الأم والأب في الجاميتات.

يكتمل الانقسام الاختزاليّ الأول مع نهاية الطّور النهائي الأول

مَعَ بداية الطّور النهائي الأول، تكون الكروموسومات قد انفصلت، وتجمعت في رزمتين، كلّ منهما موجودة عند قطب من الخليّة. يبدأ الآن غلاف النواة بإعادة التكوّن حول كلّ من النواتين الجديدتين.

ولأنّ كلّ كروموسوم موجود داخل نواة ابنة قد تضاعف قبل بدء الانقسام الاختزاليّ الأول، فإنّ كلّ كروموسوم يتألف من كروماتيدين شقيقين مربوطين عن طريق سنترومير مشترك. لاحظ أنّ الكروماتيدات الشقيقة غير متطابقة، وذلك بسبب عملية العبور التي حدثت في الطّور التّمهيديّ الأول (الشكل 11-8) وسوف نرى كيف سيكون لهذا الأمر معنى مهم في التّنوع الوراثيّ.

قد تحدث عملية الانقسام السيتوبلازمي، فتقسم السيتوبلازم ومحتوياته أو قد لا تحدث بعد الطّور النهائي الأول. ويحدث الانقسام الاختزاليّ الثاني بعد مدة فاصلة قد يختلف طول مدتها.

الانفصالُ غير التصالبي للكروموسومات المتماثلة أمرٌ محتمل

يشير الوصف السابق للانقسام الاختزاليّ الأول إلى أنّ الكروموسومات المتماثلة يرتبط بعضها مع بعض عن طريق التصاق الكروماتيدات وبالتصالبات. ينتج من هذا الارتباط سلوكٌ حرج للكروموسومات في أثناء الطّور الاستوائيّ الأول والطّور الانفصاليّ الأول، عندما تتحرك الكروموسومات المتماثلة نحو صفيحة الطّور الاستوائيّ، ومن ثَمَّ تتحرك في اتجاه الأقطاب المتقابلة.

على الرغم من أنّ الارتباط بين الكروموسومات المتماثلة هو القاعدة، إلا أنّه يوجد هناك استثناءات. فعلى سبيل المثال، لا تحدث عملية إعادة الاتحاد في ذكر ذبابة الفاكهة *Drosophila* ومع ذلك، فإنّ عملية الانقسام الاختزاليّ تسير بشكل دقيق، وهي عملية تُدعى **الانفصال غير التصالبي Achiasmate segregation** (دون تصالب). هناك مؤشرات تدلّ على حدوث عمليات بديلة لربط الكروموسومات والسماح لها بالانفصال خلال الطّور الانفصاليّ الأول. ولقد تمت الإشارة إلى دور القطعة الطرفية (التيلومير) وتعاقب الكروماتين المتغاير، غير أنّ التفاصيل غير معروفة.

على الرغم من وجود هذه الاستثناءات، إلا أنّ الغالبية العظمى لأنواع المخلوقات تعتمد على التصالبات والالتصاق بين الكروماتيدات في عملية فصل الكروموسومات المتماثلة بعضها عن بعض في أثناء مرحلة الطّور الانفصاليّ الأول.

يشبه الانقسامُ الاختزاليُ الثاني الانقسامَ المتساويَ ولكن دون تضاعف DNA

عادة ما تكون المرحلة البينية بين الانقسام الاختزاليّ الأول والانقسام الاختزاليّ الثاني قصيرة، ولا تتخللها مرحلة صناعة DNA: بمعنى أنّ هناك تشابهًا بين الانقسام الاختزاليّ الثاني والانقسام المتساوي. تتلاحق بعد ذلك بسرعة مراحل الطّور التّمهيديّ الثاني، ثم الطّور الاستوائيّ الثاني، ثم الطّور الانفصاليّ الثاني، ثم الطّور النهائي الثاني (انظر الشكل 11-8).

الطّور التّمهيديّ الثاني Prophase II: تدخل رزم الكروموسومات عند قطبي الخليّة في طور تمهيدي مختصر، ويتمّ تحطم غلاف النواة، وتبدأ الخيوط المغزلية في التكوُّن.

الطّور الاستوائيّ الثاني Metaphase II: تبدأ الخيوط المغزلية القادمة من قطبي الخليّة في الارتباط بمواقع التحريك لكلّ كروماتيد شقيق، وتسمح لكلّ كروموسوم أنْ يتحرك نحو صفيحة الطّور الاستوائيّ نتيجة للشّدّ على الكروموسومات من قِبَلِ الأنيبيبات الدقيقة التي تسحب السنتروميرات الشقيقة. تشبه هذه العملية إلى حد كبير الطّور الاستوائيّ في الانقسام المتساوي.

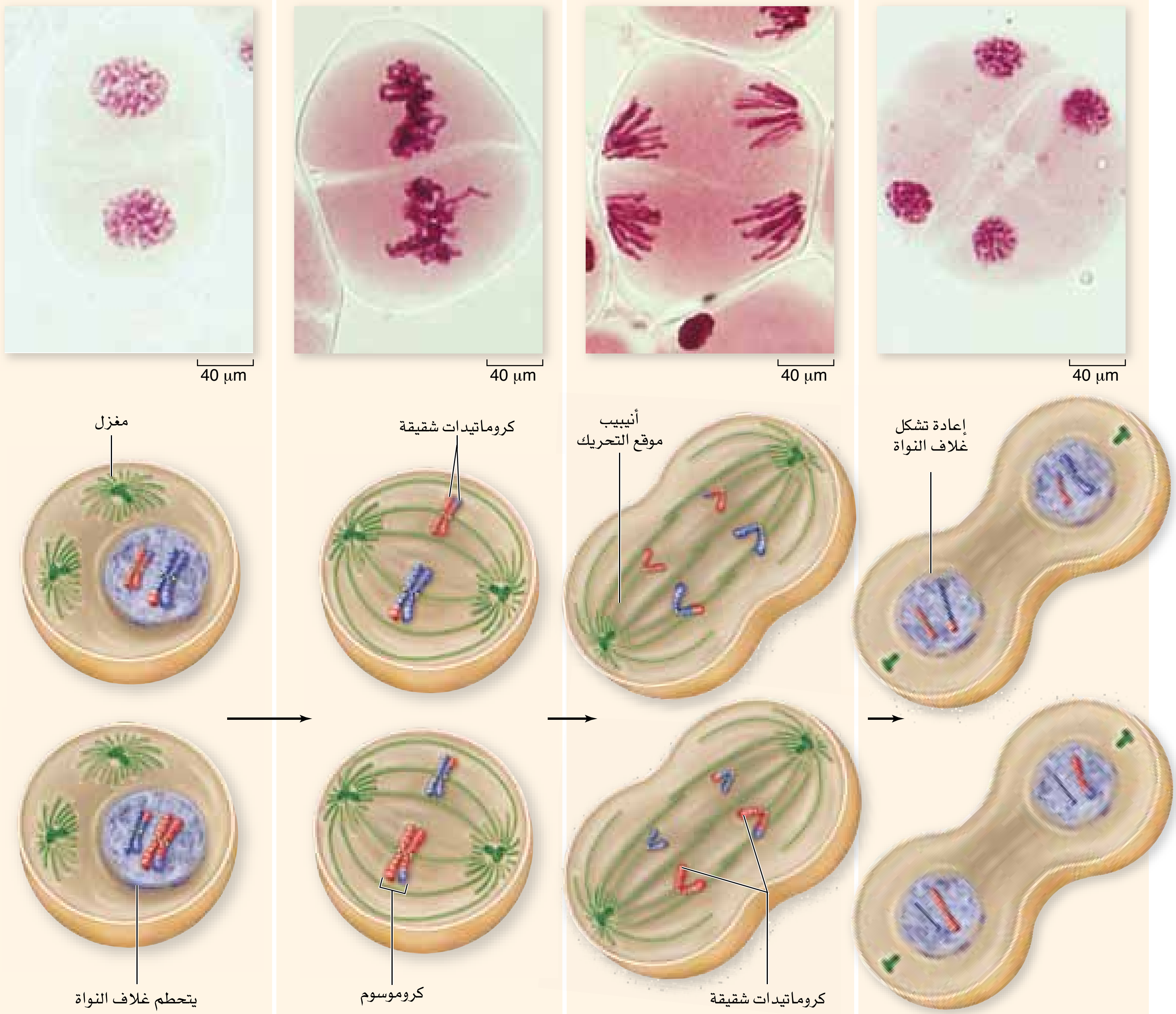
الطّور الانفصاليّ الثاني Anaphase II: تبدأ الخيوط المغزلية في التقلص، وتتحطم معقدات اللاصقات التي تربط سنترومير الكروماتيدات الشقيقة، ما يشق السنتروميرات، ويسحب الكروماتيدات الشقيقة إلى الأقطاب المتناظرة. هذه العملية هي نفسها التي تجري في الانقسام المتساوي.

الطّور النهائي Telophase II: أخيرًا، يتكون غلاف النواة حول المجموعات الأربع من الكروموسومات الابنة، ثم يتبع ذلك الانقسام السيتوبلازمي.

إنّ المحصلة النهائية لهذا الانقسام هي أربع خلايا أحادية الكروموسومات، ويمكن لهذه الخلايا أنْ تتشكل لتصبح جاميتات، كما يحدث في الحيوانات. بدلا من ذلك، قد تنقسم الخلايا انقسامًا متساويًا لكي تعطى أعدادًا كبيرة من الجاميتات، كما يحدث في النباتات والفطريات وكثير من الطلائعيات، أو تنتج أفرادًا بالغين يحملون أعدادًا مختلفة من الكروموسومات، كما يحدث في بعض النباتات والحشرات.

الانقسام الاختزاليّ الثاني

الطّور التّمهيديّ الثاني	الطّور الاستوائيّ الثاني	الطّور الانفصاليّ الثاني	الطّور النهائي الثاني



الطّور التّمهيديّ الثاني: بعد توقف قصير بين مرحلتي الانقسام الاختزاليّ، ودون حدوث مرحلة التضاعف، تبدأ عملية الانقسام الاختزاليّ الثاني. خلال الطّور التّمهيديّ الثاني، تتكون خيوط مغزلية جديدة في كلّ خلية، ويتلاشى غلاف النواة. في بعض الأنواع، لا يعاد تشكيل غلاف النواة في الطّور النهائي الأول، وبذلك لا تكون هناك حاجة إلى تحطيم غلاف النواة.

الطّور الاستوائيّ الثاني: في أثناء الطّور الاستوائيّ الثاني، يتشكل جهاز مغزل كامل في كلّ خلية جديدة. تصطف الكروموسومات المتماثلة المكونة من كروماتيدات شقيقة مرتبطة عن طريق سنترومير على صفيحة الطّور الاستوائيّ للخلية. ومن ثم ترتبط أنيبيبات مواقع التحريك من الأقطاب المتقابلة مع مواقع تحريك الكروماتيدات الشقيقة.

الطّور الانفصاليّ الثاني: عندما تتقلص الأنيبيبات خلال الطّور الانفصاليّ الثاني، تنشق السنتروميرات، ويتمّ سحب الكروماتيدات الشقيقة إلى الأقطاب المتقابلة.

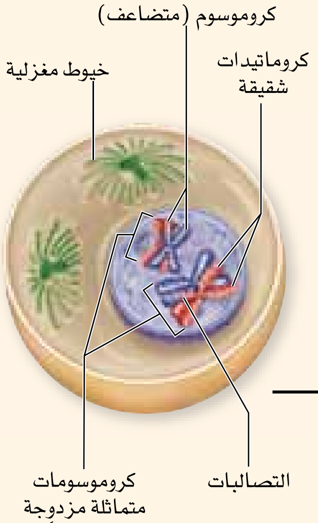
الطّور النهائي الثاني: في الطّور النهائي، يتمّ إعادة تشكل غلاف النواة حول أربع مجموعات مختلفة من الكروموسومات. ويتمّ إنتاج أربع خلايا أحادية العدد الكروموسومي بعد انقسام السيتوبلازم. لا توجد خليتان متماثلتان بين الخلايا الأربع الناتجة بسبب الاصطفاف العشوائيّ للكروموسومات المتماثلة خلال الطّور الاستوائيّ الأول، وعملية العبور خلال الطّور التمهيدي الأول.

الشكل 11–8

مراحل الانقسام الاختزاليّ. الانقسام الاختزاليّ في خلية نباتية (الصور)، وفي خلية حيوانية (الرسم).

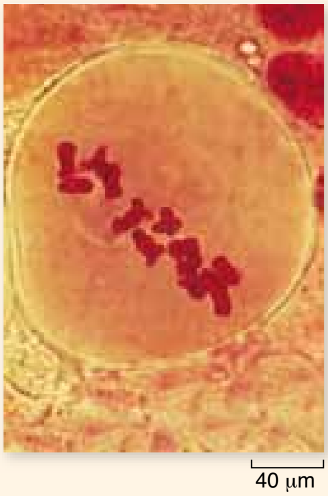
الانقسام الاختزاليّ الأول

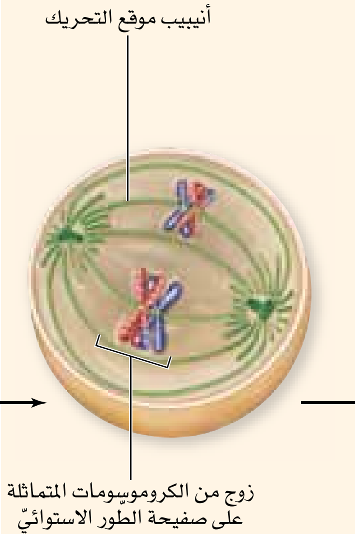
الطّور التّمهيديّ الأول



في الطّور التّمهيديّ الأول من الانقسام الاختزاليّ الأول، تبدأ الكروموسومات بالتجمع، وتبدأ أنيبيبات الخيوط المغزلية في التّكوّن. لقد تم تضاعف DNA وكلّ كروموسوم يتكون من كروماتيدين شقيقين. في الصورة الموضحة، هناك أربعة كروموسومات (زوجان من الكروموسومات المتماثلة). تزدوج الكروموسومات المتماثلة، وتصبح قريبة من بعضها في أثناء الاقتران. يحدث العبور، ويتمّ تشكيل التصالبات التي تثبت الكروموسومات المتماثلة مع بعضها.

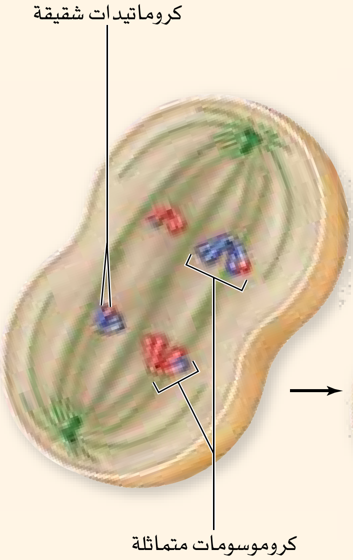
الطّور الاستوائيّ الأول





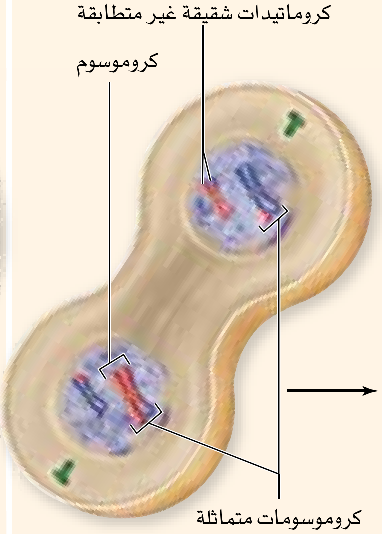
في أثناء الطّور الاستوائيّ، تصطف أزواج الكروموسومات المتماثلة على طول صفيحة الطّور الاستوائيّ. تسهم التصالبات في المحافظة على ازدواجية الكروموسومات، وتحدث شدًّا عندما ترتبط الأنيبيبات من الأقطاب المتقابلة بمواقع التحريك الشقيقة لكلّ من الكروموسومات المتماثلة. يرتبط أنيبيب موقع تحريك من أحد أقطاب الخليّة في بواحد من الكروموسومات المتماثلة في حين يرتبط أنيبيب موقع التحريك من القطب الآخر بالكروموسوم المتماثل الآخر من الزوج.

الطّور الانفصالي الأول



تتقلص أنيبيبات مواقع التحريك، وتتباعد الكروموسومات المتماثلة عن بعضها. وسيذهب أحد الكروموسومات المتماثلة المتضاعف إلى أحد أقطاب الخليّة، في حين يذهب الكروموسوم المماثل الآخر المتضاعف إلى القطب الآخر. ولا يتمّ انفصال الكروماتيدات الشقيقة عن بعضها، وهذا يختلف عما يحدث في الانقسام المتساوي، حيث تصطف الكروموسومات المتماثلة المتضاعفة بشكل فردي على صفيحة الطّور الاستوائيّ. وترتبط بعدها أنيبيبات مواقع التحريك من الأقطاب المتقابلة للخلية بالجوانب المتقابلة لأحد سنتروميرات الكروموسوم المماثل، حيث تُجذب الكروماتيدات الشقيقة، وتنفصل عن بعضها في الطّور الانفصاليّ.

الطّور النهائي الأول



تتجمع الكروموسومات المتماثلة التي تم فصلها عند كلّ من القطبين، وتتمّ إعادة تشكيل غلاف النواة للخلية الجديدة، ويحتمل حدوث الانقسام السيتوبلازمي عند هذه المرحلة. الخليتان الجديدتان تحملان نصف العدد الكروموسومي الموجود أصلاً في الخليّة الأم، وفي هذا المثال تحديدًا فإنّ كلّ نواة تحمل كروموسومين (مقابل ٤ كروموسومات كانت تحملها الخليّة الأصلية). كلّ كروموسوم ما زال بحالة مضاعفة، ويتكون من كروماتيدين شقيقين، ولكنهما ليسا متطابقين بسبب حدوث العبور.

تُنتجُ الأخطاءُ التي تحدثُ في عملية الانقسام الاختزاليّ جاميتات لا تحتوي على العدد الصّحيح من الكروموسومات

من الضروري أنْ تتمّ عملية الانقسام الاختزاليّ بشكل دقيق، وإلا فسوف ينتج منها جاميتاتٌ لا تحمل العدد الصحيح من الكروموسومات. وتُسمَّى الحالة التي تنتج من فشل الكروموسومات في الانجذاب نحو أقطاب الْخليّة في أثناء عملية الانقسام الاختزاليّ، عدم الانفصال *Nondisjunction*، ويترتب عليها إنتاج جاميت لا يحتوي على كروموسوم وجاميت آخر يحتوي على نسختين من ذلك الكروموسوم. تُسمَّى هذه الجاميتاتُ **جاميتات غيرَ حقيقية التضاعف الكروموسومي** (لا تحتوي على العدد الصحيح من الكروموسومات) **Aneuploid gametes**. وهذه الحالة من أكثر الحالات المسببة لعملية الإجهاض في الإنسان.

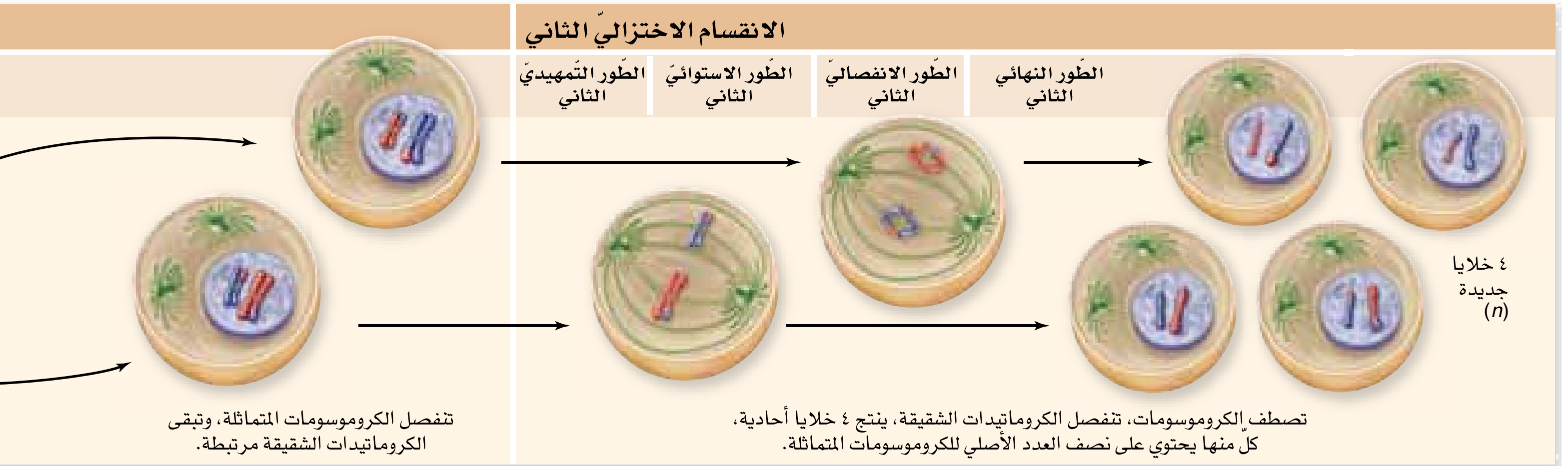
خلال الطّور التّمهيديّ الأول، تقوم الكروموسومات المتماثلة بالازدواج على كامل طولها. يسهم تبادل قطع من الكروموسومات بين الكروموسومات المتماثلة إضافة إلى التصاق الكروماتيدات الشقيقة في ربط الكروموسومات المتماثلة، بحيث يتمّ فصلهما خلال الطّور الانفصاليّ الأول. يؤدي فقدان التصاق الكروماتيدات الشقيقة عند الأذرع، ولكن ليس عند السنترومير، إلى انجذاب الكروموسومات المتماثلة نحو الأقطاب المتقابلة ما ينتج عنه تنصيف العدد الكروموسومي بشكل فعال. يبدأ الانقسام الاختزاليّ الثاني بعد الانقسام الاختزاليّ الأول، ولا يصاحبه تضاعف، وفيه تنجذب الكروماتيدات الشقيقة نحو الأقطاب المتقابلة تمامًا كما يحدث في الانقسام المتساوي.

4-11 تلخيص: مقارنة الانقسام الاختزاليّ مع الانقسام المتساوي

يَكْمُنُ مفتاحُ فهم الانقسام الاختزاليّ في معرفة الفرق بين الانقسامين الاختزاليّ والمتساوي. فعلى الرغم من أنّ الآلية واحدة، فإن سلوك الكروموسومات في الانقسام الاختزاليّ الأول هو الذي يشكل الفرق بين الانقسامين.

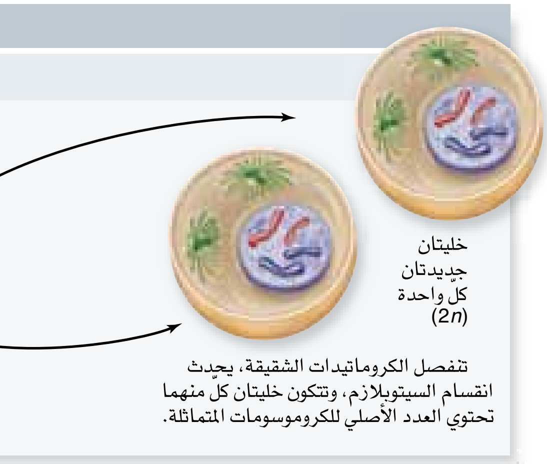
يتميز الانقسام الاختزاليّ بأربع سمات:

1. ازدواج الكروموسومات المتماثلة والعبور هما اللذان يربطان الكروموسومات الأبوية والأمية المتماثلة.
2. الانفصال المترافق للسنتروميرات الشقيقة في أثناء الطّور الانفصاليّ الأول بسبب محافظة الكروماتيدات الشقيقة على الالتصاق عن طريق السنتروميرات الشقيقة.
3. ارتباط مواقع التحريك الشقيقة الموجودة على الكروماتيدات مع القطب نفسه في أثناء عملية الانقسام الاختزاليّ الأول، ومَعَ الأقطاب المتقابلة في الانقسام المتساوي.
4. تثبيط عملية التضاعف بين الانقسامين الاختزاليّين الأول والثاني.



الشكل 11–9

مقارنة بين الانقسام الاختزاليّ والانقسام المتساوي. يرتبط الانقسام الاختزاليّ بحدوث انقسامين نوويين دون أنْ يحصل تضاعف DNA بينهما. وبناء عليه، فإنه ينتج 4 خلايا جديدة، كلّ واحدة منها تحتوي على نصف العدد الأصلي من الكروموسومات. يحدث العبور في الطّور التّمهيديّ الأول من الانقسام الاختزاليّ. الانقسام المتساوي يرتبط بحدوث انقسام نووي واحد بعد تضاعف DNA، ولهذا تنتج منه خليتان جديدتان، كلّ واحدة تحتوي على العدد الأصلي من الكروموسومات.



استقصاء

لو أنّ كروموسومات الْخليّة المنقسمة انقسامًا متساويًا تصرفت بشكل مماثل للكروموسومات في الانقسام الاختزاليّ الأول، فهل ستكون الخلايا الناتجة حاملة للتركيب الكروموسومي الطبيعي؟

وعلى الرغم من عدم وضوح الآلية الجزيئية، فإننا سوف نستعرض في الجزء الآتي ما هو معروف عن هذه السّمات.

ازدواجٍ الكروموسومات المتماثلة والعبور قد يتطلّب لاصقات Cohesins خاصة بالانقسام الاختزاليّ

يعدّ ازدواج الكروموسومات المتماثلة في أثناء الطّور التّمهيديّ الأول في الانقسام الاختزاليّ أول انحراف عن الانقسام المتساوي (الشكل 11-9). وتُعَدُّ الكيفية التي تجد من خلالها الكروموسومات المتماثلة بعضها، وتصطف من أعظم الأمور الغامضة المتعلقة بالانقسام الاختزاليّ. غير أنّ هناك بعض الأدلة الخلوية التي تشير إلى دور التيلومير، إضافة إلى مواقع نوعية أخرى بوصفها ضرورة للازدواج. غير أنّ هذه المعلومة لا توضح إلا القليل من أساسيات هذه العمليّة.

لقد تم تسليط بعض الضَّوء على تلك الآلية بعد اكتشاف بروتينات اللاصقات الخاصة بالانقسام الاختزاليّ. ففي الخميرة، يصبح بروتين Rec8 جزءًا من معقد اللاصقات، فيحلّ بذلك محلّ بروتين Scc1 الخاص بالانقسام المتساوي. ولقد رأينا في الفصل العاشر كيف يتمّ تحطيم Scc1 في أثناء الطّور الانفصاليّ للانقسام المتساوي، ليسمحَ للكروماتيدات الشقيقة لكي تسحب نحو الأقطاب المتقابلة: إنّ دور Rec8 مشابه، ولكنه معقد بدرجة أكبر، وسوف نرى ذلك في الجزء الآتي.

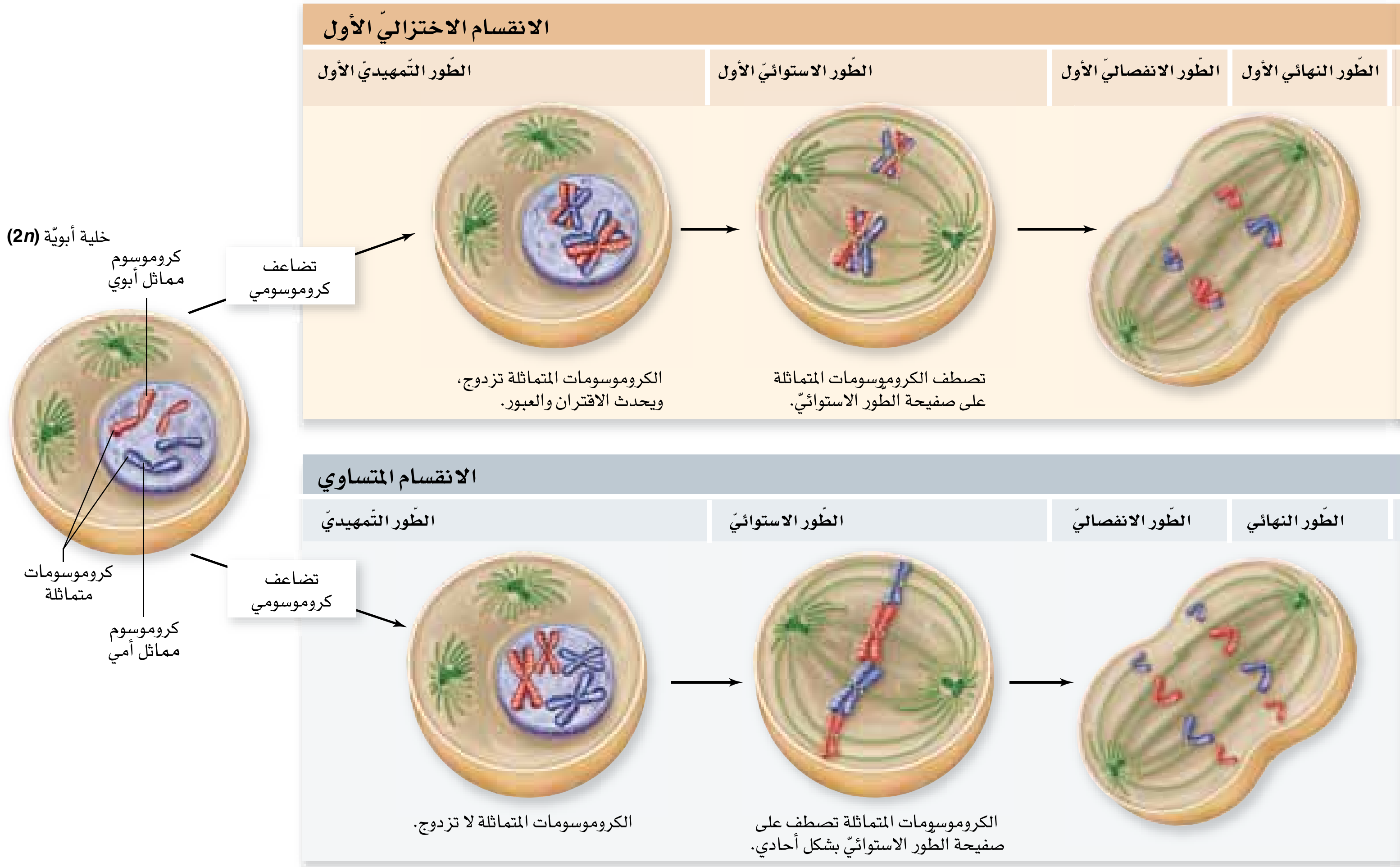
في أنواع أخرى من المخلوقات، مثل الفئران، يتمّ استبدال مكونات أخرى من اللاصقات في أثناء الانقسام الاختزالي. فهناك بروتينات تشكل جزءًا من معقد اللاصقات وجدت مرتبطة مع معقد التشابك الخيطي. وعلى الرغم من أنّ هذه النتائج لا تشير إلى كيفية عثور الكروموسومات المتماثلة على بعضها، فإنّها تضع عملية الازدواج في السياق المألوف لعملية التصاق الكروماتيدات الشقيقة عن طريق بروتينات اللاصقات.

إن التفاصيل الجزيئية لعملية إعادة الاتحاد التي تُنتج العبور معقدة، ولكن الكثير من أنزيماتها قد تم التعرف إليها. ما يثير الاهتمام، الملاحظة المتعلقة بوجود تداخل بين الآلية الضرورية لعملية إعادة الاتحاد الاختزاليّ، والآلية المتعلقة بإصلاح الكسر ثنائي الخيط في DNA. فمن المحتمل أنْ تكون إعادة الاتحاد قد تطورت من آلية الإصلاح، ومن ثَمَّ تم تسخيرها في فصل الكروموسومات. إنّ أهمية إعادة الاتحاد بالنسبة إلى الانفصال السليم يظهر جليًّا من ملاحظة متعلقة بمخلوقات أخرى، وهي أنّ فقدان أنزيمات إعادة الاتحاد لوظيفتها تتسبب أيضًا في وجود مستويات عالية من عدم الانفصال.

يُحافظ على التصاق الكروماتيدات الشقيقة خلال الانقسام الاختزاليّ الأول، ثم تتحرّر في الانقسام الاختزاليّ الثاني

يتميز الانقسام الاختزاليّ الأول بانفصال الكروموسومات المتماثلة، لا الكروماتيدات الشقيقة، وذلك خلال الطّور الانفصاليّ الأول. ولكي يحدث هذا الانفصال، يجب على السنترومیرات التابعة للكروماتيدات الشقيقة أنْ تنجذب نحو القطب نفسه من الخَليّة، أو تنعزل معًا خلال الطّور الانفصاليّ الأول. هذا يعني أنه يجب إزالة بروتينات اللاصقات الخاصة بالانقسام الاختزاليّ من أذرع الكروموسومات أولًا، ثُمَّ من السنتروميرات الشقيقة لاحقًا.

ترتبط الكروموسومات المتماثلة عن طريق التصالبات، ثم يربط التصاق الكروماتيدات الشقيقة عند موقع التبادل الكروموسومات المتماثلة معًا. لقد تبين أنّ تدمير البروتين اللاصق Rec8 الموجود على أذرع الكروموسوم هو الذي يسمح بسحب



الكروموسومات المتماثلة بعضها بعيدًا عن بعض خلال الطّور الانفصاليّ الأول.

بناء على ما تقدم، فإنّ الفرق الرّئيس بين الانقسام الاختزاليّ والانقسام المتساوي يكمن في بقاء التصاق الكروماتيدات الشقيقة عند السنترومير طوال مراحل الانقسام الاختزاليّ الأول، في حين يُفقد هذا الالتصاق بين أذرع الكروموسومات في أثناء الطّور الانفصاليّ الأول (الشكل 11-9). إنّ من غير الواضح كيف تتمّ حماية معقد اللاصقات عند السنترومير من التحطم، ولكن يظهر أنّ هذه الحماية تأتي من استبدال بروتين Sec1 ببروتين Rec8. إنّ هذا البروتين اللاصق الخاص بالانقسام الاختزاليّ مهم جدًا لبقاء التصاق الكروماتيدات الشقيقة عند السنترومير إلى أنْ تصل مرحلة الطّور الانفصاليّ الثاني.

ترتبط مواقع التّحريك الشقيقة مَعَ القطب نفسه خلال الانقسام الاختزاليّ الأول

يتطلّب عزل السينتروميرات الشقيقة معًا أنْ ترتبط مواقع التحريك إلى القطب نفسه في أثناء الانقسام الاختزاليّ الأول. يختلف هذا الارتباط عما يحدث في الانقسام المتساوي والانقسام الاختزاليّ الثاني (الشكل 11-9) حيث ترتبط مواقع التحريك الشقيقة بالأقطاب المتقابلة.

إنّ أسس عملية ارتباط مواقع التحريك الشقيقة بالقطب الواحد غير واضحة التفاصيل، ولكن من الظاهر أنّها تعتمد على وجود اختلافات تركيبية بين معقدات السنتروميرات ومعقدات مواقع التحريك خلال الانقسام الاختزاليّ الأول والانقسام المتساوي. فمواقع التحريك المتكوّنة في الانقسام المتساوي تظهر في المجهر الإلكتروني أنها غائرة قليلًا ومتراجعة ما يجعل الارتباط ثنائي القطب أكثر احتمالًا. أما مواقع التحريك المتكوّنة في الانقسام الاختزاليّ فتبرز بشكل أكبر ما يجعل الارتباط أحادي القطب أكثر سهولة.

من الواضح أنّ المحافظة على التصاق الكروماتيدات الشقيقة عند السنترومير، والارتباط أحادي القطبية هما متطلبان مهمان لعزل الكروموسومات المتماثلة، وهو ما يفرق بين الانقسام الاختزاليّ الأول والانقسام المتساوي.

يتمّ تثبيط عملية التضاعف بين الانقسامات الاختزالية

بعد الانقسام المتساوي، يجب أنْ يتمّ تضاعف DNA قبل أنْ تدخل الْخليّة في انقسام آخر، أمّا في الانقسام الاختزاليّ، فيجب أنْ يتمَّ تثبيط التضاعف بين الانقسامين الأول والثاني؛ كي يختزل عدد الكروموسومات إلى النصف بنجاح. إنّ الآلية التفصيلية لتثبيط التضاعف بين مرحلتي الانقسام غير معروفة. إحدى الملاحظات تشير إلى أنّ مستوى أحد السايكلينات، وهو سايكلين ب، ينخفض بين الانقسامات الاختزالية، ولكن لا يتم فقدانه كليًّا كما هو الحال بين الانقسامات المتساوية.

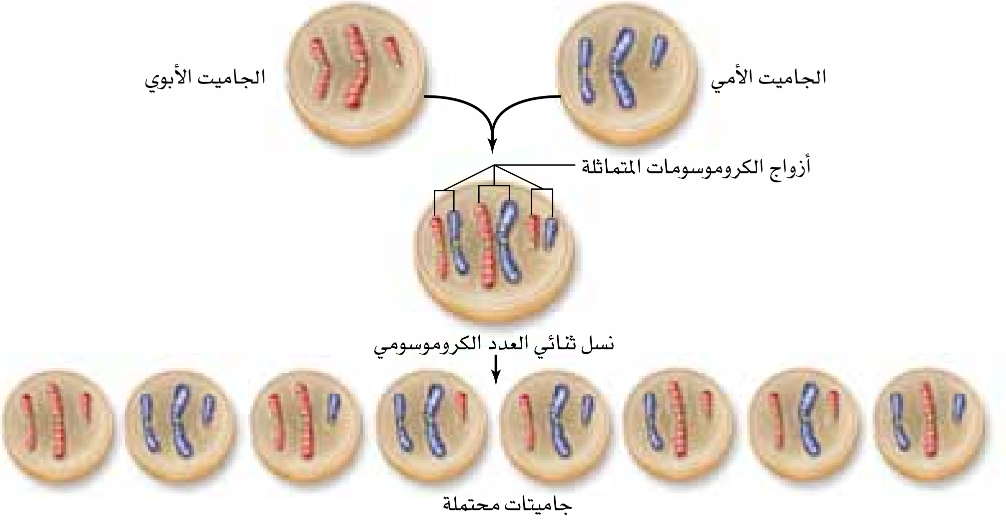
خلال الانقسام المتساوي، يكون تحطيم السايكلينات الخاصة بالانقسام المتساوي ضروريًّا من أجل الدخول في انقسام خلوي آخر. إنّ نتيجة المحافظة على سايكلين ب بين الانقسامات الاختزالية في خلايا الْخطّ الجرثوميّ هو الفشل في تكوين معقدات البدء الضرورية لسير عملية تضاعف DNA. ويبدو أنّ الفشل في تكوين معقدات البدء مهم من أجل تثبيط تضاعف DNA.

ينتج الانقسام الاختزاليّ خلايا غير متطابقة

تتطابق الخلايا الابنة الناتجة عن الانقسام المتساوي مع آبائها من حيث التكوين الكروموسومي على الأقل. هذا التطابق مهم جدًا لإنتاج خلايا جديدة للنمو، أو التكوين الجنيني أو التئام الجروح. أما بالنسبة إلى الانقسام الاختزاليّ، فبسبب التوجه العشوائيّ للكروموسومات المختلفة في الانقسام الاختزاليّ الأول، وبسبب العبور، فإنّ من النادر أنْ يُنتج خلايا متطابقة (الشكل 11-10). فالجاميتات الناتجة عن الانقسام الاختزاليّ جميعها تحمل كامل العدد الأحادي الكروموسومات. غير أنّ هذه الكروموسومات خليط من الكروموسومات المتماثلة الأبوية والأمية، إضافة إلى أنّ الكروموسومات المتماثلة نفسها قد تبادلت المواد من خلال العبور. يُعَدّ هذا الاختلاف الناتج أساسًا لعملية التطور، ولهذا السبب فإنّ المجتمعات التي تتكاثر جنسيًّا لديها تنوّع يفوق المجتمعات التي تتكاثر بطريقة لاجنسية.

إن الانقسام الاختزاليّ ليس مهمًّا لعملية التّكاثر الْجنسيّ فحسب، وإنما هو أساس لفهم مبادئ الوراثة. فالخلايا المختلفة التي تنتج من الانقسام الاختزاليّ تشكل قاعدة أساسية لفهم سلوك الصفات الملاحظة في التهجينات الوراثية. في الفصل القادم، سوف نتعرف إلى سلوك الصفات الناتجة في التهجينات الوراثية، وكيف ترتبط بسلوك الكروموسومات في أثناء الانقسام الاختزاليّ.

يتصف الانقسام الاختزاليّ بازدواج الكروموسومات المتماثلة، وبالتبادل؛ وذلك بفقدان التصاق الكروماتيدات الشقيقة عند الأذرع في الانقسام الأول، ولكن ليس عند السنتروميرات حتى بداية الانقسام الثاني؛ ويتصف أيضًا بتثبيط تضاعف DNA بين الانقسامين الاختزاليين. الخلايا الأحادية الناتجة عن الانقسام الاختزاليّ ليست متطابقة، وبذلك تسمح بتنوع الأجيال اللاحقة.



الشكل 11-10

التّوزيع الحر يزيد التّنوع الوراثيّ. يدخل التّوزيع الحر تشكيلات جينية جديدة إلى الجيل المقبل بسبب عشوائية اتجاهات الكروموسومات على صفيحة الطّور الاستوائيّ. فعلى سبيل المثال، في الخلايا التي يوجد فيها ثلاثة أزواج من الكروموسومات، يمكن أن تنتج ثمانية جاميتات مختلفة كلّ واحد منها لديه تشكيلة مختلفة من الكروموسومات الأبوية. يزداد ذلك مع حدوث العبور أو إعادة الاتحاد الوراثيّ؛ لأنّ هذا يؤدي إلى عملية خلط إضافية، وترتيب جديد للجينات على الكروموسومات.

مراجعة المفاهيم

1-11 يحتاج التّكاثر الجنسيّ إلى الانقسام الاختزالي (الشكل 11-2 ب)

الانقسام الاختزاليّ يحوّل الخليّة الثنائية الكروموسومات إلى أربع خلايا أحادية العدد الكروموسومي، يحتوي كلّ منها على مجموعة كاملة من الكروموسومات.

- البيضة والحيوان المنوي كلاهما أحادي العدد الكروموسومي، ويحمل مجموعة كاملة من الكروموسومات.
- خلال الإخصاب، يندمج جاميتان أحاديًا العدد الكروموسومي، وينتج زيجوت ثنائي العدد الكروموسومي، ويحوي مجموعتين من الكروموسومات.
- الانقسام الاختزاليّ والإخصاب يكوّنان دورة التّكاثر الجنسيّ، حيث يتعاقبان بين ثنائي العدد الكروموسومي وأحادي العدد الكروموسومي.
- تنقسم الخلايا الجسمية انقسامًا متساويًا، وتكوّن جسم المخلوق الحيّ.
- تُسمَّى الخلايا التي تنقسم اختزاليًّا خلايا الخطّ الجرثوميّ.

2-11 خصائص الانقسام الاختزاليّ

الانقسام الاختزاليّ في الخلايا ثنائية العدد الكروموسومي يُقسم إلى مرحلتين انقساميتين تسميان الانقسام الاختزاليّ الأول، والانقسام الاختزاليّ الثاني، دون أنْ يحدث تضاعف للمادة الوراثية بينهما.

- تُسمَّى عمليةُ ازدواج الكروموسومات المتماثلة الاقترانَ، وتحدث في وقت مبكر من المرحلة التمهيديَة؛ ولا يحدث الاقتران في أثناء الانقسام المتساوي.
- في أثناء الاقتران، تزدوج الكروموسومات المتماثلة على امتداد طولها، ويربط بينها – غالبًا – بنية تركيبية تُسمَّى معقد التشابك الخيطي (الشكل 11-4).
- تحدث عملية العبور في أثناء الاقتران، ويتمّ خلالها تبادل قطع الكروموسومات (الشكل 11-5).
- تتحرك الكروموسومات المتماثلة المزدوجة نظرًا لازدواجها بوصفها وحدة واحدة نحو صفيحة الطّور الاستوائيّ في أثناء الطّور الاستوائيّ الأول.
- في أثناء الطّور الانفصاليّ الأول، تُسحب الكروموسومات المتماثلة المزدوجة نحو الأقطاب المتقابلة لينتج عنها خليتان في كلّ منهما مجموعة كاملة من الكروموسومات.
- الانقسام الاختزاليّ الثاني شبيه بالانقسام المتساوي، ولكن دون تضاعف DNA.

3-11 عملية الانقسام الاختزاليّ (الشكل 11-8 و 11-9)

يعتمد الانقسام الاختزاليّ على تبادل قطع من الكروموسومات بين الكروموسومات المتماثلة المزدوجة في أثناء العبور ما يساعد على ربط الكروموسومات المتماثلة خلال الانقسام النووي.

- تمرّ الخلايا المنقسمة اختزاليًّا في الطّور البيني وبمراحل G_1، S، و G_2 مثلما يحدث في الانقسام المتساوي.
- تزدوج الكروموسومات المتماثلة على امتداد طولها في عملية تُسمَّى الاقترانَ خلال مرحلة الطّور التّمهيديّ الأول.
  - ترتبط الكروماتيدات الشقيقة لكلّ من الكروموسومين المتماثلين بعضها مع بعض عن طريق البروتينات اللاصقة في عملية تُسمَّى التصاقَ الكروماتيدات الشقيقة.
  - بينما تكون مرتبطة عن طريق معقد التشابك الخيطي، تتكون عقد إعادة الاتحاد ما يسمح للكروموسومات المتماثلة بتبادل المواد الوراثية، ويتمّ تثبيط العبور بين الكروماتيدات الشقيقة للكروموسوم نفسه.
  - يُسمَّى موقع العبور التصالبات.
  - بعد انتهاء العبور، يتمّ تحطيم معقد التشابك الخيطي تاركًا خلفه الكروموسومات المتماثلة مرتبطة مع بعضها عن طريق التصالبات فقط.
  - تبقى الكروماتيدات الشقيقة مرتبطة مع بعضها عن طريق السنترومير.
  - قبل الطّور الاستوائيّ، تتحرك التصالبات إلى نهايات أذرع الكروموسومات المتماثلة المزدوجة لتصبحَ تصالباتٍ طرفيةً تربط الكروموسومات المتماثلة مَعَ بعضها.
- يتبعثر غلاف النواة، وتبدأ الخيوط المغزلية في التكوّن.
- تصطفّ أزواج الكروموسومات المتماثلة خلال الطّور الاستوائيّ الأول على خط استواء الخليّة.
  - ترتبط الخيوط المغزلية مع مواقع التحريك للكروموسومات المتماثلة، لا مع تلك الموجودة على الكروماتيدات الشقيقة.
  - تصبح أزواج الكروموسومات المتماثلة مرتبطة عن طريق أنيبيب موقع التحريك مع الأقطاب المتقابلة.
  - يكون اتجاه الكروموسومات المتماثلة المزدوجة عشوائيًّا عند خط استواء للخلية. وقد يتوجه أيّ من الكروموسومين المتماثلين، سواء أكان الأبوي أم الأميّ إلى أيٍّ من الأقطاب.
- يتمّ سحب كلّ فرد من زوج من الكروموسومات المتماثلة خلال الطّور الانفصاليّ الأول نحو القطب المضاد.
  - خلال الطّور الانفصاليّ الأول، يتمّ فقدان البروتينات اللاصقة التي تربط بين أذرع الكروماتيدات الشقيقة، ولكن ليس بين السنتروميرات التي تربط الكروماتيدات الشقيقة.
  - فقدان اللاصقات من على أذرع الكروماتيدات الشقيقة، وليس بين السنتروميرات، يسهل عملية فصل الكروموسومات المتماثلة.
  - تتقلص أنيبيبات مواقع التحريك لتسحب الكروموسومات المتماثلة بكلّ كروماتيداتها نحو الأقطاب المتقابلة.
  - عند انتهاء الطّور الانفصاليّ الأول، يكون كلّ قطب محتويًا على مجموعة كاملة من الكروموسومات ليصبحَ العددُ أحاديًا، ويضم واحدًا من كلّ من الكروموسومات المتماثلة.
  - نتيجة الاتجاه العشوائيّ لأزواج الكروموسومات المتماثلة خلال الطّور الاستوائيّ الأول، فإنّ الانقسام الاختزاليّ الأول يؤدي إلى التّوزيع الحرّ للكروموسومات الأبوية والأمية في الجاميتات.
- يتسم الطّور النهائي الأول بإعادة بناء غلاف النواة حول كلّ نواة جديدة، ولا يحدث هذا عند أنواع المخلوقات جميعها.
- قد يحدث انقسام للسيتوبلازم بعد الطّور النهائي الأول، وقد لا يحدث.
- يحدث طور بيني ثانٍ قصير، ولا يحدث خلاله تضاعف للمادة الوراثية.
- الانقسام الاختزاليّ الثاني يشبه الانقسام المتساوي.
- يتمّ تدمير اللاصقات التي تربط سنتروميرات الكروماتيدات الشقيقة ما يسمح للأخيرة بالتحرك نحو الأقطاب المتضادة.
- ينتج من الانقسام الاختزاليّ الأول والثاني أربع خلايا، يحمل كلّ منها العدد الأحادي من الكروموسومات التي تكون غير متطابقة.
- عند الانتهاء، تقوم الخلايا الأحادية بالانقسام المتساوي لإنتاج عدد أكبر من الجاميتات، أو أفراد بالغين ذوي أعداد أحادية الكروموسومات.
- تقع أخطاء في أثناء الانقسام الاختزاليّ نتيجة لعدم الانفصال بين الكروموسومات.
- ينتج عن عدم الانفصال جاميت يحمل نسختين من الكروموسومات، وجاميت لا يحوي أيًّا من الكروموسومات.
- الجاميتات التي لا تحتوي على العدد الصحيح من الكروموسومات تُسمَّى غير حقيقية التضاعف الكروموسومي.

4-11 تلخيص: مقارنة الانقسام الاختزاليّ مع الانقسام المتساوي

إن الآلية الأساسية للانقسامين الاختزاليّ والمتساوي متماثلة، ولكن سلوك الكروموسومات مختلف تمامًا خلال الانقسام الاختزاليّ الأول.

- هناك أربع سمات للانقسام الاختزاليّ الأول لا توجد في الانقسام المتساوي.
  - ازدواج الكروموسومات المتماثلة الأبوية والأمية، وتبادل المادة الوراثية عن طريق العبور.
  - تتصرف مواقع تحريك الكروماتيدات الشقيقة بوصفها وَحْدة واحدة خلال الانقسام الاختزاليّ الأول، ما يسمح للكروماتيدات الشقيقة بالانفصال معًا في أثناء الطّور الانفصاليّ الأول.
  - ترتبط مواقع تحريك الكروماتيدات الشقيقة مع أحد الأقطاب في أثناء الانقسام الاختزاليّ، في حين ترتبط مع كلا القطبين في الانقسام المتساوي.
  - يتمّ تثبيط تضاعف DNA في المدة بين الانقسامين الاختزاليّين؛ الأول والثاني.
- إنّ الخلايا الجديدة الناتجة عن الانقسام الاختزاليّ ليست متطابقة وراثيًّا بسبب التّوزيع الحرّ للكروموسومات المتماثلة، وبسبب العبور.
- الانقسام الاختزاليّ أساسي لفهم مبادئ الوراثة.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. تحتوي الجاميتات على ______________ عدد الكروموسومات الموجودة في الخلايا الجسمية.
   - أ . نفس.
   - ب. ضعف.
   - جـ. نصف.
   - د . ربع.
2. الخلايا الجسمية ______________، في حين خلايا الجاميتات ______________
   - أ . أحادية؛ ثنائية.
   - ب. ثنائية؛ متعددة.
   - جـ. متعدد؛ أحادية.
   - د . ثنائية؛ أحادية.
3. يُعدُّ المخلوقُ الحيُّ ثنائيًّا إذا كان:
   - أ . محتويًا على مواد وراثية من الأبوين.
   - ب. متعدد الخلايا.
   - جـ. يتكاثر.
   - د . يقوم بالانقسام المتساوي.
4. الكروموسومات المتماثلة هي:
   - أ . نصفان من كروموسوم تضاعف.
   - ب. كروموسومان متطابقان من أحد الأبوين.
   - جـ. كروموسومان متطابقان وراثيًّا، واحد من كلٍّ من الأبوين.
   - د . كروموسومان متشابهان وراثيًّا، واحد من كلٍّ من الأبوين.
5. عندما تكون الكروموسومات المتماثلة تصالبات، فإنها:
   - أ . تتبادل المعلومات الوراثية.
   - ب. تضاعف الحمض النووي DNA.
   - جـ. تفصل كروماتيداتها الشقيقة.
   - د . تضاعف كروماتيداتها.
6. يرتبط العبور بحدوث كلّ ما يأتي ما عدا:
   - أ . نقل DNA بين الكروماتيدات غير الشقيقة.
   - ب. نقل DNA بين الكروماتيدات الشقيقة.
   - جـ. تكوين معقد التشابك الخيطي.
   - د . ترتيب الكروموسومات المتماثلة.
7. في أثناء الانقسام الاختزاليّ، تظهر التصالبات الطرفية في الطّور:
   - أ . الانفصاليّ الأول.
   - ب. التّمهيديّ الأول.
   - جـ. الاستوائيّ الأول.
   - د . الاستوائيّ الثاني.
8. واحدٌ مما يأتي يحدث في أثناء الطّور الانفصاليّ الأول:
   - أ . تنفصل الكروماتيدات الشقيقة، وتتحرك نحو الأقطاب.
   - ب. تتحرك الكروموسومات المتماثلة نحو الأقطاب المتقابلة.
   - جـ. تصطف الكروموسومات المتماثلة عند منتصف الخليّة.
   - د . تصطف الكروموسومات جميعها بشكل مستقل عند منتصف الخليّة.
9. يترتب على الطّور النهائي الأول إنتاج:
   - أ . أربع خلايا تحتوي على متماثل واحد من كلّ زوج من الكروموسومات المتماثلة.
   - ب. خليتين تحتويان على متماثلين من كلّ زوج من الكروموسومات المتماثلة.
   - جـ. أربع خلايا تحتوي على متماثلين من كلّ زوج من الكروموسومات المتماثلة.
   - د . خليتين تحتويان على أحد المتماثلين من كلّ زوج من الكروموسومات المتماثلة.
10. واحدٌ مما يأتي لا يسهم في التّنوع الوراثيّ:
    - أ . التّوزيع الحر.
    - ب. إعادة الاتحاد.
    - جـ. الطّور الاستوائيّ في أثناء الانقسام الاختزاليّ الأول.
    - د . الطّور الاستوائيّ في أثناء الانقسام الاختزاليّ الثاني.
11. يختلف طور S بعد الانقسام الاختزاليّ الأول عن طور S في الانقسام المتساوي في أنَّ:
    - أ . تضاعف DNA يأخذ وقتًا أقصر؛ لأنّ الخليّة هنا أحادية.
    - ب. DNA لا يتضاعف في أثناء الطّور S بعد الانقسام الاختزاليّ.
    - جـ. تضاعف DNA يأخذ وقتًا أطول بسبب البروتينات اللاصقة.
    - د . لا يوجد فرق.
12. الذي يحدث في أثناء الطّور الانفصاليّ في الانقسام الاختزاليّ الثاني هو:
    - أ . اصطفاف الكروموسومات المتماثلة.
    - ب. سحب الكروماتيدات الشقيقة للأقطاب المتقابلة.
    - جـ. سحب الكروموسومات المتماثلة للأقطاب المتقابلة.
    - د . اصطفاف الكروموسومات الأحادية.
13. الجاميت غير حقيقي التضاعف الكروموسومي هو:
    - أ . جاميت ثنائي.
    - ب. جاميت أحادي.
    - جـ. جاميت يحتوي على العدد غير الصحيح من الكروموسومات.
    - د . خلية جسمية أحادية.
14. واحدٌ مما يأتي لا يعدّ صفة مميزة للانقسام الاختزاليّ:
    - أ . ازدواج المادة الوراثية للكروموسومات المتماثلة وتبادلها.
    - ب. ارتباط مواقع التحريك الشقيقة مع أنيبيبات الخيوط المغزلية.
    - جـ. حركة الكروماتيدات الشقيقة نحو القطب نفسه.
    - د . تثبيط تضاعف DNA.
15. المرحلة من مراحل الانقسام الاختزاليّ الآتية التي أكثر شبهًا بالمرحلة المناظرة من مراحل الانقسام المتساوي هي الطّور:
    - أ . التّمهيديّ الأول.
    - ب. الاستوائيّ الأول.
    - جـ. الانفصاليّ الأول.
    - د . النهائي الأول.

أسئلة تحدٍّ

1. ارسم عملية الانقسام الاختزاليّ لخلية ثنائية تحتوي على ستة كروموسومات.
   - أ . كم زوجًا من الكروموسومات المتماثلة في هذه الخليّة؟ ارسم شكلًا يفرق بين زوج من الكروموسومات المتماثلة.
   - ب. أشر إلى كلّ كروموسوم مماثل مبينًا ما إذا كان أبويًّا أو أميًّا.
   - جـ. ارسم خلية جديدة، وبيّن كيف ستقوم الكروموسومات بترتيب نفسها خلال الطّور الاستوائيّ التابع للانقسام الاختزاليّ الأول. هل يجب أن تصطف الكروموسومات الأمية جميعها على الجانب نفسه من الخليّة.
   - د . كيف ستختلف هذه الصورة لو أنك كنت ترسم الطّور الانفصاليّ من الانقسام الاختزاليّ الثاني.
2. البغال، نسل ناتج عن تزاوج أنثى الحصان مع الحمار، وهي غير قادرة على التّكاثر. يحمل الحصان 64 كروموسومًا، في حين يحمل الحمار 62 كروموسومًا. استخدم ما تعلمته عن الانقسام الاختزاليّ لكي تتوقع العدد الثنائي للبغل. اقترح تفسيرًا لعدم قدرة البغل على التّكاثر.
3. قارن بين عمليتي التّوزيع الحر والعبور. أيٌّ من هذه العمليات لها تأثير أكبر على التّنوع الحيوي؟
4. الجاميتات غير حقيقية التضاعف الكروموسومي، هي خلايا لا تحتوي على العدد الطبيعي من الكروموسومات، نتيجة لعدم الانفصال بين الكروموسومات، أو تفتقر لانفصال الكروموسومات في أثناء أي طور من الانقسام الاختزاليّ.
   - أ . عند أي نقطة في أثناء الانقسام الاختزاليّ يحدث عدم الانفصال ؟
   - ب. تخيل أنّ هناك خلية ثنائية تحتوي على 4 كروموسومات. ارسم شكلًا موضحًا تأثير عدم الانفصال على أحد أزواج الكروموسومات المتماثلة في الانقسام الاختزاليّ الأول، مقارنة بالانقسام الاختزاليّ الثاني.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ قم بزيارة الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™

الفصل 12

أنماط الوراثة
Patterns of Inheritance

مقدّمة

إن كلّ مخلوق حيّ هو نتاج التاريخ التطوري الطويل للحياة على الأرض؛ فالمخلوقات جميعها تشترك في هذا التاريخ. ولكن كما نعلم، فإن الإنسان هو الوحيد الذي تساءل عن العمليات التي أدت إلى نشوئه وبحث في الاحتمالات. ومع أننا بعيدون جدًا عن فهم الحيثيات المتعلقة بنشوئنا جميعها، إلا أننا تعلمنا الشيء الكثير. وكأحجية الصور المقطعة متداخلة الحواف، فإنه تم وضع حدود هذا السؤال المعقد بموضعها الصحيح، والكثير من التركيب الداخلي تم توضيحه. سوف نقوم في هذا الفصل بمناقشة جزء من هذه الأحجية، وهو الجزء الصعب المتعلق بالوراثة. والسؤال المطروح هو: لماذا يختلف الأفراد، كالأطفال الذين يظهرون في الصورة، في أشكالهم على الرغم من أن جميعهم ينتمون للنوع نفسه؟ ولماذا يشبه أفراد العائلة الواحدة بعضهم أكثر مما يشبهون أفراد عائلة أخرى؟

موجز المفاهيم

1-12 لغز الوراثة
- *قام علماء النبات الأوائل بإنتاج الهجين، وشاهدوا نتائج محيِّرة.*
- *استخدم العالِم مندل الرياضيات لتحليل نتائج تهجيناته.*

2-12 تزاوجات أحادي الهجين (أحادي الصّفات): مبدأ الانعزال.
- *يظهر الجيل الأول F_1 صفة واحدة من الصفتين، ودون خلط.*
- *يظهر الجيل الثاني F_2 كلتا الصفتين بنسبة 1:3.*
- *نسبة 1 :3 هي في الواقع 1:2:1.*
- *يفسر مبدأ الانعزال لمندل ملاحظات أحادي الهجين.*
- *يسمح مربع بانيت بالتحليل الرمزي.*
- *تبدي بعض صفات الإنسان وراثة سائدة/متنحية.*

3-12 تزاوج ثنائي الهجين: مبدأ التّوزيع الحرّ.
- *يظهر الجيل الأول F_1 صفتين من الصّفات الأربعة، ودون خلط.*
- *يُبدي الجيل الثاني F_2 أربعة أنواع من النسل بنسبة 9: 3: 3:1 .*
- *يفسر مبدأ التّوزيع المستقل لمندل نتائج ثنائي الهجين.*

4-12 الاحتمالات: التكهن بنتائج التزاوجات
- *يساعد قانونان للاحتمالات على التكهُّن بنتائج تزاوج أحادي الهجين.*
- *احتمالات تزاوج ثنائي الهجين مبنية على احتمالات تزاوج أحادي الهجين.*

5-12 تزاوج اختباري: الكشف عن الطراز الجيني

6-12 امتدادات مندل
- *في الوراثة متعددة الْجينات، يستطيع أكثر من جين أن يؤثر في صفة واحدة.*
- *يستطيع الجين الواحد أن يؤثر في أكثر من صفة من خلال تعدد النمط الظاهري Pleiotropy.*
- *قد يكون للجين أكثر من أليلين.*
- *السيادة ليست دائمًا كاملة.*
- *قد تتأثر الْجينات بالبيئة المحيطة.*
- *في السيطرة الفوقية (السيادة فوق التامة)، تفاعل الجينات مع بعضها يغير النسب الْوراثيّة.*

1-12 لغز الوراثة

منذ أن بدأت السجلات المدونة، لوحظت أنماط الشبه بين الأفراد في عائلات معينة، وتم التعليق عليها (الشكل 12-1)، ولكن لم يكن هناك نموذج واضح ومنطقي ليفسر هذه الأنماط.

قبل حلول القرن العشرين، كان هناك مفهومان يشكلان البنية الأساسية للتفكير في مسألة الوراثة: الأول هو أن الوراثة تحدث ضمن الأنواع. والثاني أن الصّفات تنتقل مباشرة من الأبوين إلى الأبناء. وبأخذ المفهومين معًا، فقد قادت هذه الأفكار إلى النظر إلى الوراثة على أنها ناتجة عن خلط الصّفات في أنواع ثابتة لا تتغير.

تم النظر إلى الوراثة بحّد ذاتها على أنها صفات تنتقل خلال السائل، وعادة ما يعرَّف بالدم، ما يؤدي إلى خلطها في الأبناء. وما زالت هذه الفكرة القديمة متداولة إلى يومنا هذا من خلال استخدام مصطلح سلالات الدم "bloodlines" التي تُستخدم عند الحديث عن سلالة الحيوانات الدّاجنة مثل الخيول.

بناءً على الأفكار السابقة، أدى هذان الافتراضان السابقان إلى ظهور مفارقة. فإذا لم يتم إدخال اختلافات من خارج النوع الواحد، وإذا كانت الاختلافات الموجودة في النوع الواحد تختلط في كلّ جيل، فيجب على أفراد النوع الواحد جميعهم أن يكون لهم المظهر نفسه. ومن الواضح أنّ هذا لا يحدث- إذ إن أفراد النوع الواحد يختلفون فيما بينهم، ويختلفون كذلك في الصّفات التي تنتقل من جيل إلى آخر.

قام علماء النبات الأوائل بإنتاج الهجين، وشاهدوا نتائج محيرة

إن أول باحث استطاع أن يسجل تجارب ناجحة في **التهجين Hybridization** هو العالِمُ جوزيف كولرويتر عام 1760 عندما أخصب خلطيًّا (أو زاوج أو هجَّن، للاختصار) سلالات مختلفة من نبات التّبغ، وحصل على نسل خصب. اختلف الهجين في مظهره عن كلّ من سلالتي الأبوين. وعندما تم تهجين أفراد من الجيل الهجين فيما بينها، كان نسلها متنوعًا بشكل كبير. وبعض هذا النسل شابه نباتات الجيل الهجين (والديها)، ولكن قليلًا منه شابه السلالة الأصلية (أجدادها).

يمثل العمل الذي قام به كولروتير بداية علم الوراثة الحديث. فأنماط الوراثة التي لاحظها في النباتات التي قام بتهجينها ناقضت نظرية النقل (البث) المباشر بسبب التنوع الذي لوحظ في نسل الجيل الثاني.

بعد أكثر من مئة عام، قام باحثون آخرون باستكمال عمل كولروتير. ففي واحدة من سلسلة التجارب التي أجريت عام 1823 والتي قام بها ت.أ. نايت، وهو إقطاعي إنجليزي، قام بتهجين نوعين من نبات البازيلاء *Pisum sativum* (الشكل 12-2). إحدى هذه الأنواع لها بذور خضراء والأخرى لها بذور صفراء. كلا النوعين يُعدان **سلالة نقية True-breeding**، أي بمعنى أن النسل الذي ينتج من الإخصاب الذاتي يبقى منتظمًا من جيل إلى آخر.

جميع النسل الذي نتج من التزاوج بين هذين النوعين كان له بذور صفراء. إلا أنه ضمن نسل ذلك الهجين، أنتجت بعض النباتات بذورًا صفراء، وبعضها الآخر، وهو أقل شيوعًا، أنتج بذورًا خضراء.

دوَّن باحثون آخرون ملاحظات شبيهة لملاحظات نايت، وتحديدًا هي أن الأشكال البديلة للصفات التي لوحظت قد تم توزيعها بين النسل. وقد عُرِّفت السمة الموَرَّثة بأنها صفة *Character*، إذ يمكن لعالِم الوراثة المعاصر أن يقول: إن الأشكال البديلة لكلّ صفة تنعزل **Segregating** بين النسل الناتج عن التزاوج، بمعنى أن هناك بعض النسل سوف يظهر أحد أشكال الصّفة (البذور الصفراء)، وأن نسلًا أخر من التزاوج نفسه سيظهر شكلًا مختلفًا (البذور الخضراء). هذا الانعزال للأشكال البديلة للصفة **Trait**، زودنا بالمفتاح الذي قاد جريجور مندل لفهم طبيعة الوراثة.

في داخل هذه النتائج التي تظهر أنها بسيطة، وإنْ بصورة خادعة، كَمَنَت الثورة العلمية. إلاَّ أنه، مضى قرن آخر قبل أن يتم تقدير عملية الانعزال التقدير الذي تستحقه.

الشكل 12-1

الوراثة والتشابه العائلي. التشابه ضمن أفراد العائلة غالبًا ما يكون قويًّا-مظهر بصري لآلية الوراثة.

الشكل 12-2

بازيلاء الحديقة *Pisum sativum*. البازيلاء، سهلة الزراعة، وتنتج سلالات مختلفة ومتمايزة، كانت مدار بحث تجريبي شائع في حقل الوراثة مدة تزيد على القرن قبل أن يقوم جريجور مندل بتجاربه.

استخدم العالِمُ مندل الرياضيات لتحليل نتائج تجارب تهجيناته

ولد جريجور مندل (الشكل 12-3) عام 1822 لوالدين قرويّين، وتلقى تعليمه في دير، ثم ذهب بعد ذلك ليدرس العلوم والرياضيات في جامعة فيينا، وهناك فشل في الامتحان الذي يؤهله للحصول على شهادة في التدريس، فعاد إلى الدّير ليمضي بقية حياته هناك، وأصبح رئيسًا للدّير. بدأ مندل سلسلة تجاربه على تهجين النباتات في حديقة الدّير. وقد غيرت نتائج تلك التجارب نظرتنا للوراثة بوجه دائم.

استخدام بازيلاء الحديقة لاعتبارات عملية

اختار مندل نبات بازيلاء الحديقة لعمل تجاربه، وهو النّبات نفسه الذي درسه العالِم نايت وآخرون. وقد كان اختياره جيدًا لأسباب عدة: أولًا، قام باحثون سابقون بإنتاج بازيلاء هجينة من تزاوج أنواع مختلفة؛ لذا فإن مندل كان على ثقة من ملاحظة انعزال الصّفات بين النسل.

ثانيًا، كان يتوافر لديه عدد كبير من السلالات النقية لنبات البازيلاء. وقد قام مبدئيًّا بفحص 34 سلالة. بعد ذلك، ولدراسات مستقبلية، قام باختيار خطوط تختلف في سبع صفات سهلة التمييز، مثل البذور الدائرية مقابل البذور المجعدة، والبذور الصفراء مقابل البذور الخضراء، وهذه الصّفة الأخيرة هي التي قام بدراستها نايت.

ثالثًا، إن نبات البازيلاء صغير وسهل النّموّ، وله دورة حياة قصيرة مقارنة بغيره. فبإمكان الباحث أن يستخدم كثيرًا من النباتات خلال تجاربه، ويقوم بتنمية أجيال عدة خلال سنة واحدة، ويحصل على النتائج بسرعة.

رابعًا، كلّ من أعضاء التذكير والتأنيث موجودة معًا في كلّ زهرة (الشكل 12-3). لذا، فإن الجاميتات الناتجة عن أجزاء الذكر والأنثى للزهرة نفسها تستطيع أن تندمج لتكون نسلًا قابلًا للحياة، وتسمى هذه العملية **الإخصاب الذاتي Self fertelization**. تحدث عملية الإخصاب الذاتي تلقائيًّا في الزهرة الواحدة إذا لم يتم إحداث اضطراب بها، وينتج منها جيل يشكلون نسلًا من فردٍ واحد. ويمكن منع الإخصاب الذاتي بإزالة الأجزاء الذكرية قبل حدوث الإخصاب، ثم يتم إدخال حبوب لقاح مأخوذة من سلالة أخرى، وبهذا يمكن القيام بعملية التلقيح الخلطي *cross–pollination* الذي ينتج عنه **الإخصاب الخلطي Cross fertilization** (انظر الشكل 12-3).

مخطط تجارب مندل

كان مندل حريصًا على أن يركز في دراسته على بضعة اختلافات محددة بين النباتات التي استخدمها، وأهمل الاختلافات الأخرى التي لا تُحصى والتي كان قد رآها. وقد كان لديه وضوح في الرؤية ليدرك أن الاختلافات التي اختارها يجب أن تكون قابلة للمقارنة مع بعضها. فمثلًا، كان مدركًا أنه من العبث مقارنة وراثة البذور الدائرية مع الارتفاع الطويل.

قام مندل بتصميم تجاربه وإجرائها على ثلاث مراحل:

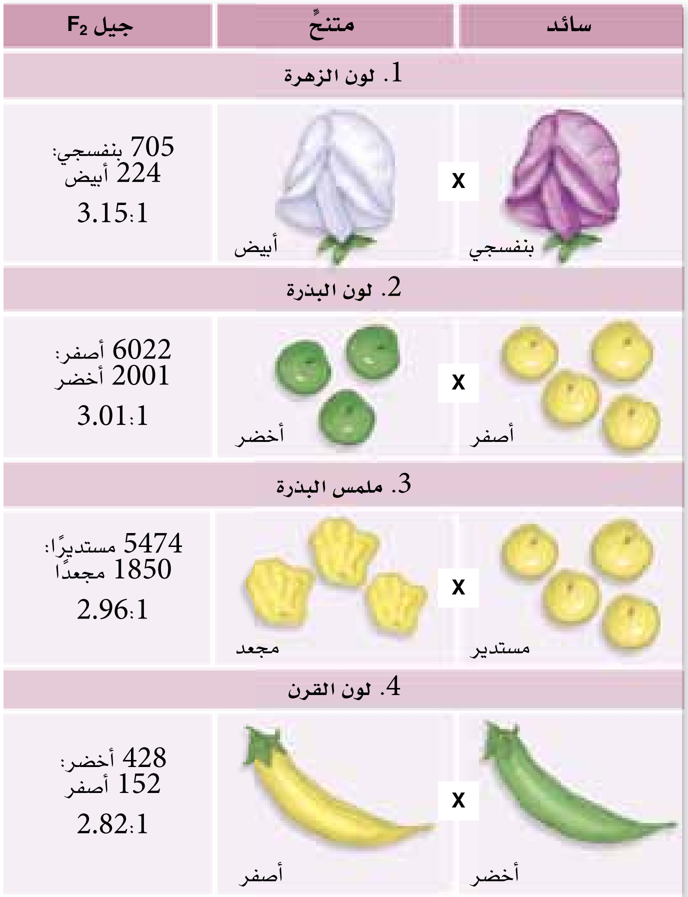
1. سمح لنباتات من نوع معين بالتزاوج الذاتي لأجيال عدّة، واستطاع أن يؤكد لنفسه أن الصّفة التي يدرسها هي سلالة نقية، أي إنها تنتقل من جيل إلى آخر دون تغيير.

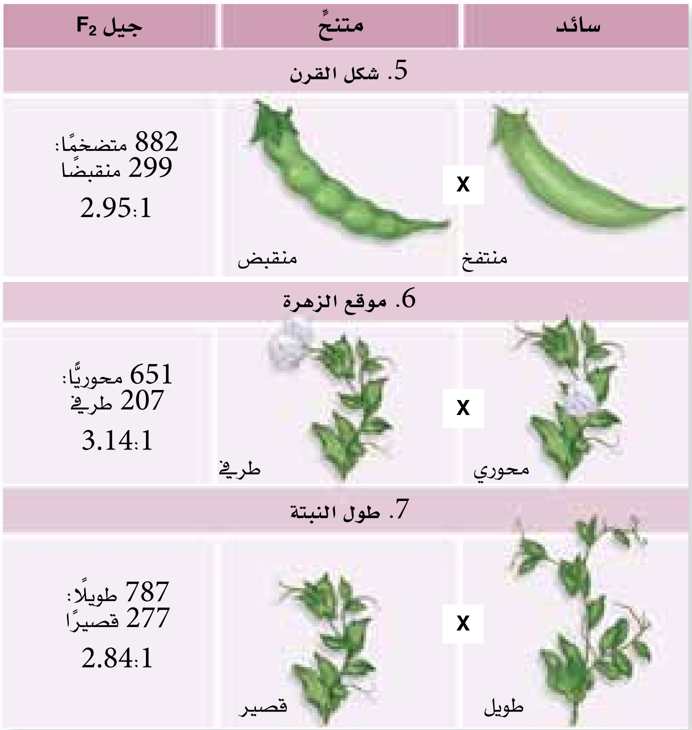
الشكل 12-3

كيفية قيام مندل بتجاربه. في زهرة البازيلاء يحيط التويج بالمتك المذكر (يحتوي على حبوب اللقاح، ويعطي الحيوان المنوي الأحادي الكروموسومات) والخباء أو الكربلة (يحوي المبيض، الذي يعطي البيضة الاحاديّة). لذا، فإن الاخصاب يحدث بسهولة وبشكل مؤكد، إلا إذا حدث اضطراب ما. قام مندل بجمع حبوب اللقاح من المتك لزهرة بيضاء، ووضعها على ميسم زهرة بنفسجية منزوعة المتك. وقد نتج من هذا التزاوج بذورا هجينة أعطت أزهارًا بنفسجية.

؟ استقصاء

ما المشكلات العويصة التي كانت ستحدث لو أن مندل استخدم نباتًا آخر له أعضاء تذكير وتأنيث مكشوفة؟





الشكل 12–4

صفات مندل السبع. درس مندل كيف تورث الفروق بين سلالات نبات البازيلاء عند التهجين. أجريت التجارب نفسها في دراسات سابقة، لكن مندل كان الأول الذي يحلل نتائجه تحليلًا كميًّا، ويقدر قيمتها حسابيًّا. تظهر النتائج سبعة تزاوجات أحاديّة الهجين. الشكل لا يُظهر أفراد الجيل الأول F_1.

2. بعد ذلك، أجرى مندل تزاوجات بين أنواع السلالات النقية التي تظهر أشكالًا بديلةً من الصّفات (طويل وقصير مثلًا). وقام أيضًا بإجراء **تزاوجات تبادلية Reciprocal crosses:** أي استخدم حبوب لقاح من نبات زهرة بيضاء لإخصاب نبات زهرة بنفسجية، ثم استخدم حبوب لقاح من نبات زهرة بنفسجية لإخصاب نبات زهرته بيضاء.

3. أخيرًا، قام مندل بجعل النسل الهجين الناتج من تلك التزاوجات أن يمارس الإخصاب الذاتي لأجيال عدة، ما سمح له بملاحظة وراثة الأشكال البديلة للصفات. الأهم من ذلك، أنه أحصى أعداد النسل التي تبدي كلّ صفة في كلّ جيل لاحق.

إن النتائج الكمية (العددية) التي حصل عليها مندل هي التي ميزت دراسته عن باقي الدراسات التي قام بها الباحثون الأوائل، الذين لاحظوا الاختلافات بطريقة نوعية فقط. ولقد أدى تحليل مندل الرياضي لنتائج التجارب إلى النموذج الوراثي الذي لا يزال يُستخدمُ إلى يومنا هذا.

إن الأفكار المتعلقة بالوراثة قبل مندل لم تشكل نموذجًا مقبولًا. وقد كانت وراثة الخلط هي النظرة السّائدة، لكن مهجني النباتات قبل مندل كانوا قد ألقوا بظلال الشك على هذا النموذج. تابع مندل ما قام به مهجنو النباتات السابقون، وذلك بجعل ملاحظاته منهجيةً منظمةً وكميةً.

2-12 تزاوجات أحادي الهجين (أحادي الصّفات): مبدأ الانعزال

إن تزاوج **أحادي الهجين Monohybrid cross** هو تزاوج يتتبع دراسة متغايرين أو شكلين فقط للصفة نفسها، مثل اللونين الأبيض والبنفسجي للأزهار. بمقدور هذا النوع من التزاوج، الذي يبدو، وكأنه بسيط، أن يقود إلى استنتاجات مهمة تتعلق بطبيعة الوراثة.

إن الصّفات السبع التي قام بدراستها مندل في تجاربه تتضمن سلالتين تختلف كلّ واحدة منهما عن الأخرى اختلافًا واضحًا سهل الملاحظة والتسجيل (الشكل 12–4). سوف نفحص تفاصيل تزاوجات مندل المتعلقة بلون الزهرة. وكانت تجاربه المتعلقة بالصّفات الأخرى مشابهة، وقد نتج عنها نتائج مشابهة.

يظهر الجيل F_1 صفة واحدة فقط من الصفتين، ودون خلط

عندما زاوج مندل نباتات ذوات زهرة بيضاء مع نباتات ذوات زهرة بنفسجية، حصل على نسل هجين لم يكن يحمل لونًا وسطيًّا، كما كانت تقول فرضية الخلط الوراثي. بدلًا من ذلك، وفي كلّ حالة، كان لون زهرة النسل يشبه لون زهرة أحد الأبوين. وقد عرف هذا النسل تقليديًّا باسم **الجيل البنوي الأول First filial generation** أو F_1. ففي تزاوج نباتات ذات زهرة بيضاء وذات زهرة بنفسجية، ظهرت زهرات كامل نسل F_1 باللون البنفسجي، وهذا يتطابق مع ما حصل عليه العلماء السابقون.

الشكل 12–5

شكل البذرة. صفة مندلية. تتعلق إحدى الصّفات التي درسها مندل بشكل البذرة. بعض السلالات كانت مستديرة، أما الأخرى فكانت مجعدة.

قام مندل بتعريف شكل كلّ صفة تم التعبير عنها في نباتات الجيل الأول F_1 **بالسّائدة Dominant**، في حين عرَّف الشكل البديل غير المُعبّر عنه في نباتات الجيل الأول F_1 **بالمُتنحّية Recessive**. وفي كلّ من الأزواج السبعة من الصّفات المتقابلة التي قام مندل بفحصها، أثبت أن أحد فردي الزوج كان سائدًا والآخر متنحٍّ.

يظهر الجيل الثاني F_2 كلا الصفتين بنسبة 3 : 1

بعد السماح لأفراد نباتات F_1 بالنضج والإخصاب الذاتي، جمع مندل بذور الجيل الأول وزرعه؛ ليرى كيف سيظهر نسل **الجيل البنوي الثاني Second filial generation** أو F_2. فوجد أنه على الرغم من أن معظم نباتات الجيل الثاني أزهارها بنفسجية، إلا أن بعضًا منها أظهر أزهارًا بيضاء، أو الصّفة المُتنحّية. وعلى الرغم من أن الصّفة المُتنحّية كانت مختفية في جيل F_1 إلا أنها عادت لتظهر في أفراد F_2.

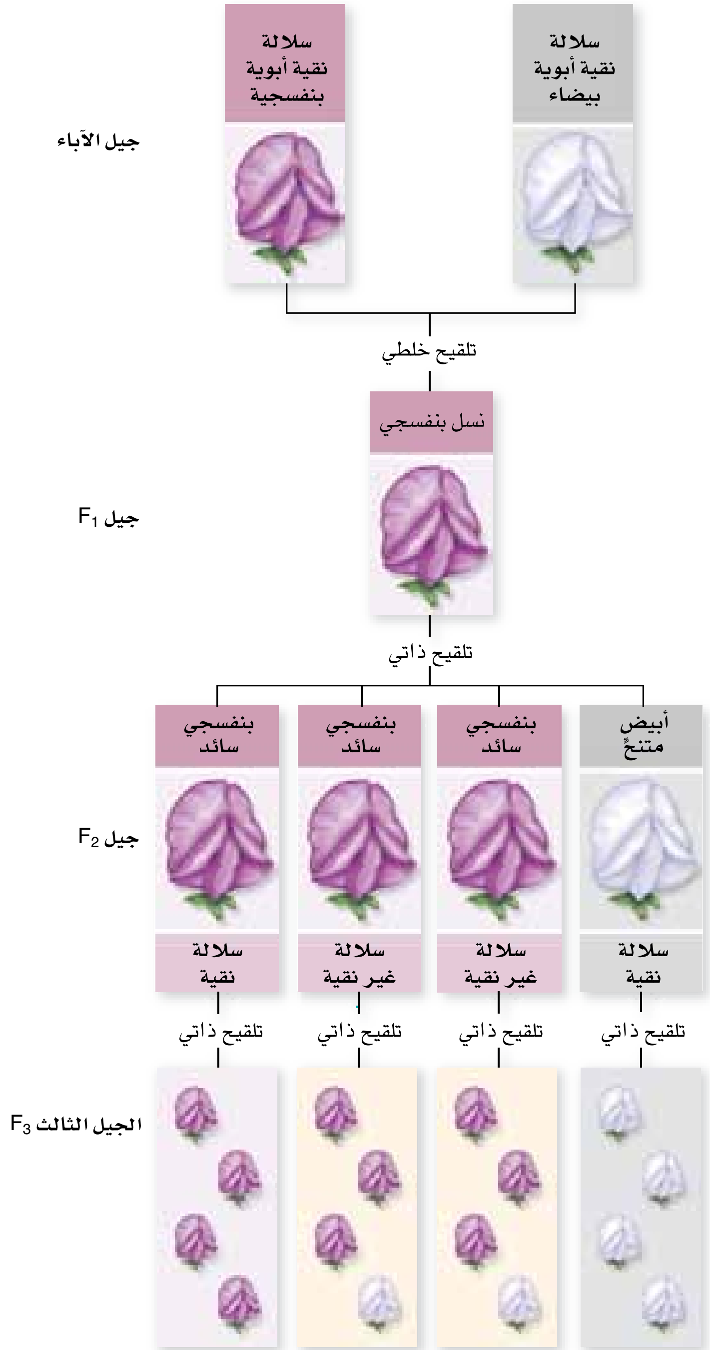
لأن مندل كان يعتقد أن نسب أنواع F_2 قد تسهم في تفسير آلية الوراثة، فقد قام بإحصاء أعداد كلّ نوع ضمن نسل F_2. في التزاوج بين نباتات F_1 ذوات الأزهار البنفسجية، حصل على ما مجموعه 929 من أفراد F_2. وجد أن 705 (75.9%) منها لديها أزهار بنفسجية، و 224 (24.1%) لديها أزهار بيضاء (انظر الشكل 12-4). وبذلك يكون أفراد F_2 تقريبًا قد أظهر الشكل المتنحي لهذه الصّفة.

وقد حصل مندل على النتائج الرقمية نفسها، عندما فحص الصّفات السّتّ الأخرى: فمن أفراد F_2، أظهر $\frac{3}{4}$ الصّفة السّائدة، في حين أظهر $\frac{1}{4}$ الجيل الصّفة المُتنحّية. بعبارة أخرى، إن نسبة السائد إلى المتنحي ضمن نباتات F_2 كان دائمًا قريبًا من 3 : 1. قام مندل بإجراء تجارب مماثلة على صفات أخرى، مثل البذور المجعدة مقابل البذور المستديرة (الشكل 12-5)، فحصل على النتيجة نفسها.

نسبة 3 : 1 هي في الواقع نسبة 1 : 2 : 1

عندما فحص مندل كيفية انتقال الصّفات من F_2 إلى الأجيال اللاحقة وجد أن النباتات التي تظهر الصّفات المُتنحّية تكون دائمًا نقية السلالة. فمثلًا، أفراد F_2 ذوات الأزهار البيضاء تنتج بشكل مؤكد دائمًا نسلًا له أزهار بيضاء عند السماح لها بالإخصاب الذاتي. في المقابل، أثبتت أفراد F_2 السّائدة ذوات الأزهار البنفسجية (نسل F_2) فقط أنها نقية السلالة، في حين لم تكن كذلك. المجموعة الأخيرة من النباتات أنتجت أفرادًا سائدة وأخرى متنحية في الجيل البنوي الثالث F_3 بنسبة 3 :1.

اقترحت هذه النتائج أنه، لكامل العينة، كانت نسبة 3 :1 التي لاحظها مندل في F_2 هي في الحقيقة 1:2:1 مموهة: فالربع، أفراد نقية السلالة سائدة، والنصف، أفراد غير نقية السلالة سائدة، والربع، أفراد نقية السلالة متنحية (الشكل 12-6).



الشكل 12–6

الجيل الثاني F_2 يخفي النسبة 1 :2 :1 بالسماح لأفراد الجيل الثاني بالإخصاب الذاتي، وجد مندل من أفراد (F_3) أن النسبة الحقيقية لنباتات F_2 هي 1 سلالات نقية سائد: 2 سلالات غير نقية سائد: 1سلالات نقية متنحية.

يفسر مبدأ الانعزال لمندل نتائج أحادي الهجين

استطاع مندل من خلال تجاربه فهم أربعة أمور تتعلق بطبيعة الوراثة، هي:

- النباتات التي تم تزاوجها لم تنتج نسلًا يحمل مظهرًا وسطًا، كما كانت تتوقع فرضية الخلط الوراثي. في المقابل، ورثت النباتات كلّ صفة بشكل سليم وكامل، بوصفها سمة منفصلة.
- لكل زوج من الأشكال البديلة للصفة، هناك بديل لم يُعَبَّر عنه في هجين الجيل الأول F_1، على الرّغم من عودته للظهور في بعض أفراد F_2. لذا، فإن الصّفة «غير الظاهرة» لا بد أن تكون مستترة (موجودة، ولكن غير مُعَبَّر عنها) في أفراد F_2.
- إن أزواج الصّفات البديلة التي فحصها قد تم انعزالها بين النسل لتزاوج معين، فبعض الأفراد يظهرون صفة ما، في حين يُظهر بعضها الآخر الصّفة الأخرى البديلة.
- ظهرت الصّفات البديلة في جيل F_2 بنسبة $\frac{3}{4}$ سائد إلى $\frac{1}{4}$ متنحٍّ. وتعرف صفة الانعزال $3:1$ **بالنسبة المندلية Mendelian ratio** لتزاوج أحادي الهجين (يدرس صفة واحدة كلون الزهرة).

نموذج العناصر الخمسة لمندل

وضح مندل نموذجًا بسيطًا لتفسير النتائج التي حصل عليها، وقد أصبح هذا النموذج من أشهر ما عُرِفَ في تاريخ العلوم، احتوى هذا النموذج على خمسة عناصر، هي:

1. الآباء لا ينقلون صفات فسيولوجية لذريتهم بشكل مباشر، بل ينقلون معلومات محددة عن هذه الصّفات التي سمّاها مندل «عوامل». نسمّي اليوم هذه العوامل **الْجينات Genes**.
2. يستقبل كلّ فرد عاملَين أو جينين يُشَفِّران الصّفة الواحدة. ونحن نعلم اليوم أن هذين العاملين محمولان على الكروموسومات، وأن كلّ فرد بالغ هو ثنائي العدد الكروموسومي (ثنائي العدد). أما الجاميتات المُنتَجة عن طريق الانقسام الاختزالي، فتكون أحاديّة العدد الكروموسومي (أحادي العدد).
3. ليست كلّ نسخ الجين متطابقة. تسمى الأشكال البديلة من الجين أليلات ومفردها **أليل Allele**. فعندما يندمج جاميتان أحاديا العدد يحتويان على الأليل نفسه خلال عملية الإخصاب، فإن النسل الناتج يدعى **متماثل الْجينات Homozygous**. وإذا كان الجاميتان الأحاديا العدد يحتويان على أليلين مختلفين، فإن النسل الناتج يدعى غير **متماثل الْجينات Heterozygous**.
4. يبقى الأليلان منفصلين ولا يختلطان معًا، ولا يغير أحدهما الآخر. وعندما يكبر الفرد، ويصبح قادرًا على إنتاج جاميتات خاصة به، فإن الأليلات تنعزل بشكل عشوائي في هذه الجاميتات.
5. إن وجود أليل معين لا يعني بالضرورة أنه سوف يقوم بالتعبير عن الصّفة التي يُشفِّرها. ففي الأفراد غير متماثلة الْجينات، يتم التعبير عن أليل واحد فقط (السائد)، أما الأليل الآخر (المتنحي) فهو موجود، لكن لا يتم التعبير عنه.

يُعرِّف علماء الوراثة مجموعة الأليلات التي يحتويها الفرد بأنها **الطراز الجيني Genotype** للفرد، أما المظهر الخارجي والصّفات الملحوظة للفرد التي تنتج عن التعبير عن الأليل، فتدعى **الطراز الظاهري Phenotype** (المظهري أو الشكلي) للفرد. وبعبارة أخرى، يكون الطراز الجيني بمنزلة الطبعة الزرقاء، أما الطراز الظاهري فيكون النتيجة الظاهرة والمرئية.

وبناءً على ما تقدم، يمكننا تقديم نسب مندل بمصطلحات معاصرة. فالنسبة $3:1$ التي تمثل نسبة الصّفة السّائدة إلى الْمتنحِّية هي نسبة الطراز الظاهري لأحادي الهجين. أما النسبة $1:2:1$ لمتماثل الْجينات السّائدة إلى غير متماثل الْجينات إلى متماثل الْجينات الْمتنحِّية فهي نسبة الطراز الجيني لأحادي الهجين. وتتجزأ نسبة الطراز الجيني عند تحولها للطراز الظاهري بسبب الأليل السائد الذي يجعلُ غيرَ متماثل الْجينات يبدو كمتماثل الْجينات السائد.

مبدأ الانعزال

استطاع نموذج مندل أن يرصد النِّسب التي حصل عليها بشكل منظم ومقنع. واستنتاجه الرئيس – أن الأليلات البديلة للصفة تنعزل عن بعضها خلال عملية تكوين الجاميتات، وتبقى منفصلة– تم التحقق منه في كثير من المخلوقات الأخرى لاحقًا. يعرف هذا الاستنتاج بقانون مندل الأول في الوراثة أو **مبدأ الانعزال Principle of segregation** وينص على: الأليلان العائدان لجين ما ينعزلان خلال تكوين الجاميت، ويتم جمعهما بشكل عشوائي، واحد من كلّ والد في أثناء الإخصاب.

إن الأساس الفيزيائي المادي لانعزال الأليلات هو سلوك الكروموسومات في أثناء الانقسام الاختزالي. فكما رأينا في (الفصل الـ 11)، تنفصل الكروموسومات المتماثلة في الطّور الانفصالي الأول من الانقسام الاختزالي. ثم يقوم الانقسام الاختزالي الثاني بإنتاج جاميتات تحتوي على متماثل واحد لكلّ كروموسوم.

ويرجع الفضل إلى ذكاء مندل، حيث توصل تحليله إلى هذا المخطط الصحيح، على الرّغم من أنه لم يكن على علم بآليات الوراثة الخلوية، فلم تكن الكروموسومات ولا الانقسام الاختزالي قد تم وصفهما بعد.

يسمح مربع بانيت Punnet square بالتحليل الرّمزيّ

لفحص نموذجه، بدأ مندل بالتعبير عنه على شكل مجموعة رموز بسيطة. بعد ذلك، استخدم الرموز لتفسير نتائجه.

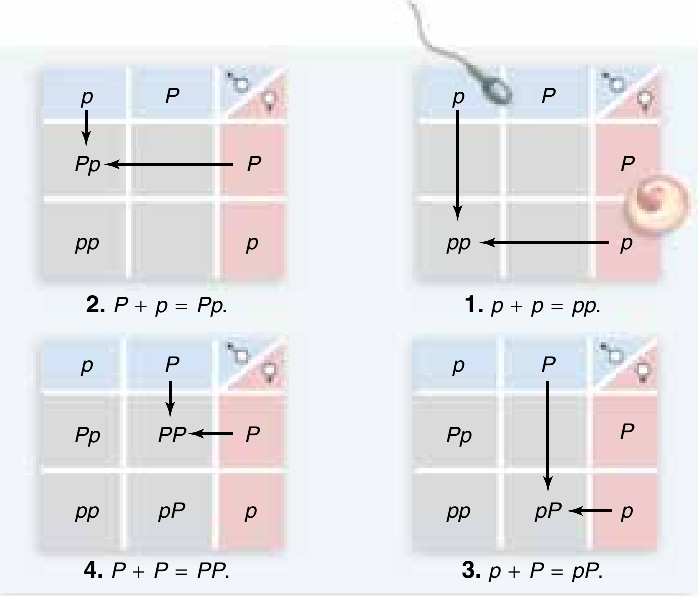
لنفكر مرة أخرى في تزاوج مندل لنباتات ذوات أزهار بنفسجية مع ذوات أزهار بيضاء. على هذا النحو، سنستعمل الرمز P (الحرف الكبير) لكي نشير إلى الأليل السائد والمرتبط بإنتاج الأزهار البنفسجية، في حين نستعمل الحرف p (الحرف الصغير) كي نشير إلى الأليل المتنحي المرتبط بإنتاج الأزهار البيضاء.

في هذا النظام، سيشار إلى الطراز الجيني لفرد السلالة النقية الذي يحمل صفة لون الزهرة الأبيض الْمتنحِّية بـ pp. وبالمثل، سيشار إلى الطراز الجيني لفرد السلالة النقية الذي يحمل صفة اللون البنفسجي بـ PP. وفي المقابل، فإن الزيجوت غير متماثل الْجينات يكون رمزه Pp (الأليل السائد يكتب أولًا). وباستخدام هذه الرموز والاصطلاحات، وبالإشارة لعملية التزاوج بالحرف ($\times$) فإنه يمكننا أن نَرمِز للتزاوج الأساسي البنفسجي مع الأبيض الذي قام به مندل كالآتي $PP \times pp$.

ولأن الآباء ذوي الأزهار البيضاء (pp) تستطيع أن تنتج الجاميتات التي تحمل الأليل p فقط، ولأن الآباء ذوي الأزهار البنفسجية نقية السلالة (متماثلة الْجينات السّائدة *Homozygous dominant*, PP) تستطيع إنتاج الجاميتات P فقط كذلك، فإن اتحاد هذه الجاميتات سينتج منه نسل غير متماثل الْجينات Pp فقط في جيل F_1. ولأن الأليل P هو السائد، فإن جميع أفراد F_1 سيكون لونها بنفسجيًّا.

وعندما تتزاوج أفراد F_1 عن طريق الإخصاب الذاتي، فإن أليلات P و p سوف تنعزل في أثناء تكوين الجاميتات، وتنتج جاميتاتP وجاميتات p. ويكون اتحادها عند الإخصاب لتكوين أفراد F_2 عشوائيًّا.

ويمكن رؤية احتمالات F_2 باستخدام مخطط بسيط يسمى **مربع بانيت Punnet square**، الذي سمي نسبة إلى العالِم الذي قام بابتكاره، واسمه R. C. Punnet (الشكل 12-7 أ). إن تحليل نموذج مندل بالاستناد إلى مربع بانيت، يتوقع – وبشكل



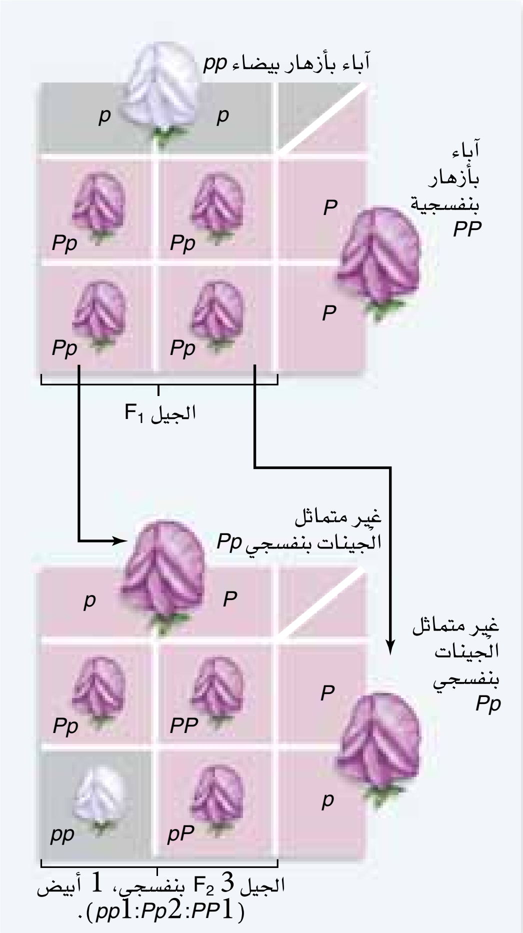
أ.

الشكل 12−7

استخدام مربع Punnet لتحليل تزاوجات مندل.

أ . لعمل مربع بانيت؛ ضع الاحتمالات المختلفة للجاميتات المؤنثة في العمود الجانبي، والجاميتات المذكرة في السطر الأفقي العلوي، فيكون احتمال الزيجوت هو حاصل تقاطع العمود مع السطر الأفقي.

ب. في التزاوجات التي قام بها مندل بين الأزهار البنفسجية والبيضاء، تقوم الآباء بإنتاج نوع واحد من الجاميتات، ويكون أفراد جيل F_1 جميعه غير متماثل الْجينات *Pp* ذوي أزهار بنفسجية. تقوم أفراد جيل F_1 بدورها بإنتاج نوعين من الجاميتات التي تجتمع لتعطي 3 أنواع من أفراد الجيل F_2: *PP* متماثل الْجينات (أزهار بنفسجية)، *Pp* غير متماثل الْجينات (أزهار بنفسجية)، *pp* متماثل الْجينات (أزهار بيضاء). تكون نسبة السائد إلى المتنحي هي 3: 1 وتكون نسبة الطرز الجينية 1: 2: 1 (1*PP* :2*Pp* :1*pp*)



ب.

واضح − أن جيل F_2 يجب أن يتكون من نباتات ذوات أزهار بنفسجية و نباتات ذوات أزهار بيضاء. وعليه، فإن نسبة الطراز الظاهري ستكون 3:1 (الشكل 12−7ب).

تبدي بعض صفات الإنسان وراثة سائدة / متنحية

هناك عدد من صفات الإنسان تبدي وراثة سائدة ومتنحية (جدول 12−1 يوضح أمثلة على ذلك). ولأنّ الباحثين لا يستطيعون القيام بعمل التزاوج المُوَجَّه في الإنسان مثلما فعل مندل بنبات البازيلاء، فإن علماء الوراثة يدرسون التزاوجات التي تمت حقًّا-بمعنى آخر، تاريخ العائلة. تسمى هذه الطريقة المنظمة **شجرة النسب Pedigree** وهي رسم بياني مُنتظم يبين التزاوجات والنسل في أجيال

الجدول 12-1 بعض الصّفات السّائدة والْمتنحّية لدى الإنسان

الصّفات الْمتنحّية	الطراز الظاهري	الصّفات السّائدة	الطراز الظاهري
المهق	يفتقر إلى صبغة الميلانين.	الشعر على عقل الأصابع الوسطى	وجود الشعر على العقلة الوسطى من الأصابع
الكابتونيوريا	عدم القدرة على تمثيل حمض الهوموجينتسك.	قصر الأصابع	أصابع قصيرة
عمى الألوان الأحمر − الأخضر	عدم القدرة على التمييز بين الموجات الضوئية الحمراء والخضراء.	مرض هنتنجتون	تدهور الجهاز العصبي بعد منتصف العمر
التليف الكيسي	إفرازات غير طبيعية لبعض الغدد تؤدي إلى تهتك الكبد وفشل رئوي.	تذوق الفينيلثيوكارباميد (PTC)	تذوق PTC بطعم مر
الحَثل العضلي من نمط دوشين	ضمور العضلات وهزالها في الصغر.	انكماش الأصابع	عدم القدرة على فرد الإصبع الصغير
نزف الدم الوراثي (الناعور)	فقدان الدم للقدرة على التجلط، أو قد يحدث التجلط، ولكنه يتأخر.	فرط الكوليسترول في الدم (الصّفة المندلية الأكثر شيوعًا في الإنسان)	ارتفاع مستوى الكوليسترول في الدم وخطر الإصابة بنوبة قلبية
فقر الدم المنجلي	عيب في الهيموجلوبين يجعل خلايا الدم الحمراء تنحني، وتلتصق معًا.	تعدد الأصابع	أصابع إضافية في القدم واليد

متعددة لصفة معينة. وبناء على معلومات شجرة النسب، يستطيع علماء الوراثة أن يستنبطوا نمطًا وراثيًّا لصفة معينة.

شجرة نسب سائدة لِزَرَق العين (الجلوكوما) في اليافع *Juvenile glaucoma*

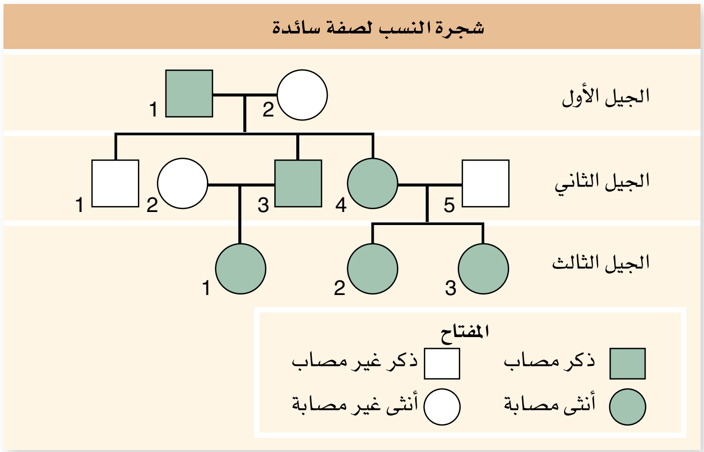
أحد أكثر أشجار النسب تفصيلًا تم إنتاجها حتى يومنا هذا تتبعت أحد أشكال العمى الذي يسببه أليل سائد. يسبب أليل المرض شكلًا من أشكال المرض الوراثي وهو زَرَق العين اليافع. يسبب المرض ضمورًا في الألياف العصبية المكوّنة للعصب البصري، ومن ثم فقدان البصر.

لقد تتبعت شجرة النسب هذه وراثة هذا المرض خلال مدة تزيد على ثلاثة قرون حتى وصلت الى أصل منشئه الذي يعود لزوجين في مدينة صغيرة في شمال غرب فرنسا توفيا عام 1495. ويظهر جزء من شجرة النسب في (الشكل 12-8). أن الطبيعة السّائدة لهذه الصّفة واضحة من حقيقة أنها تظهر في الأجيال جميعها. وهذا غير محتمل إلى حد كبير لو كانت صفة متنحية؛ لأنها كانت ستتطلب أعدادًا كبيرة من الأفراد من غير الأقارب أن يكونوا حاملين لأليل المرض.

شجرة نسب متنحية: المَهَق *Albinism*

يُعَدُّ المهقُ مثالًا على وراثة الصّفة الْمتنحِّية في الإنسان، والمهقُ حالةٌ تحدث عندما لا تُنتَج صبغة الميلانين. وقد كان يُعتقد سابقًا أن هناك جينًا واحدًا مسؤولًا عن هذه الحالة، ولكن هناك جينات عدة كلّها تسبب هذه الحالة. ومن أبرز سمات المَهَقِ فقدان الصّبغة في الشّعْرِ والْجلد والْعين. ومن ثم، فإن الشخص الأمهَق يكون حساسًا للشّمس. إن اللون البرونزي (السُّمرَة) المعروف والناتج من التعرض لأشعة الشّمس سببه زيادة عدد الخلايا الْمُنتجة للصبغة وزيادة إنتاج الصبغة. وهذا غير ممكن في الأفراد المصابين بالمهق بسبب افتقارهم لأي صبغة أصلًا.

إن شجرة النسب المبينة في (الشكل 12-9) هي لشكل من المَهَقِ ناتج عن عدم

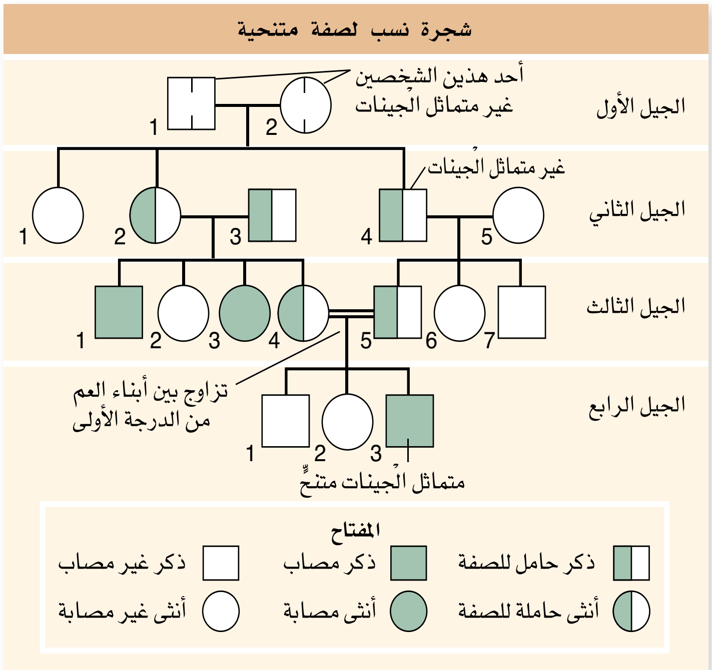


الشكل 12-8

شجرة النسب لصفة زرق العين اليافع الْوراثيّة Juvenile glaucoma يُرمز إلى الذكور بشكل المربع، ويُرمز إلى الإناث بشكل الدائرة. يظهر الأشخاص المصابون بالشكل المظلل. الطبيعة السّائدة لهذه الصّفة تظهر من خلال وجوده في كلّ جيل، وهذا من خصائص الصّفة السّائدة.

استقصاء

إذا تزوجت أنثى مصابة من الجيل الثالث من ذكر غير مصاب، فهل يمكن أن تنجب نسلًا غير مصاب؟ إذا تم ذلك، فما احتمالات إنجاب نسل غير مصاب؟



الشكل 12-9

شجرة نسب المهق الْمتنحّية. أحد الفردين من الجيل الأول يجب أن يكون غير متماثل الْجينات. وأفراد الجيل الثاني رقم 2 و 4 يجب أن يكونا غير متماثلي الْجينات. لاحظ أن كلّ فرد مصاب له أبوان غير مصابين، ولكنهما غير متماثلي الْجينات (حاملين). يمثل الخط المزدوج التزاوج بين أبناء العمومة الذين أنجبوا في هذه الحالة نسلًا مصابًا.

استقصاء

استنادًا إلى الأمراض الْوراثيّة، لماذا لا يُنْصَحُ الأقارب من الدرجة الأولى بالزواج من بعضهم والإنجاب؟

فعالية أليل الأنزيم تايروسينيز (محلل تايروسين) المطلوب لتكوين صبغة الميلانين. من الخصائص الْوراثيّة لهذا النوع من المَهَقِ أنّ الإناث والذكور تتأثر به على حد سواء، وأن معظم آباء الأفراد المتأثرين يكونون غير متأثرين. وإذا كان أحد الآباء متأثرًا بالحالة فلن يتأثر أبناؤه. وتزيد احتمالات إصابة الأبناء إذا كان الآباء ذوي صلة قرابة ببعضهم. كلّ هذه السمات المذكورة بالإمكان ملاحظتها في (الشكل 12-9)، وكلها تمثل نمط الوراثة المتنحي بشكل تام.

يُظهر تزاوج أحادي الهجين أن الصّفات ناتجة عن وراثة عوامل سليمة كاملة ودون خلط. الصّفات التي تظهر في جيل F_1 تسمى السّائدة، في حين تسمى الصّفات التي لا تظهر الْمتنحّية. تظهر كلتا الصفتين في جيل F_2 بنسبة 3 سائد إلى 1 متنحٍّ. قانون الانعزال ينص على أنه خلال تكوين الجاميتات تنفصل الأليلات، وتتوزع في الجاميتات بشكل عشوائي، ثم تتجمع مرة أخرى عند الإخصاب. يتم تحليل وراثة الصّفة السّائدة أو الْمتنحّية في الإنسان عن طريق شجرة النسب.

3-12 تزاوج ثنائي الهجين: مبدأ التّوزيع الحرّ

يوضح مبدأ الانعزال سلوك الأشكال البديلة للصفة الواحدة في تزاوج أحادي الهجين. الخطوة الآتية هي تتبع سلوك صفتين في تزاوج واحد: **تزاوج ثنائي الهجين Dihybrid cross** (يدرس صفتين معًا). بعد أن عَرَف سلوك الصّفة المنفردة، تساءل مندل ما إذا كانت الصّفات المختلفة تتصرف بشكل مستقل عن بعضها في الهجين. لقد قام بتحضير سلسلة من خطوط نقية السلالة لنبات البازيلاء التي تختلف في اثنتين من الصّفات السبع التي قام بدراستها. ثم قام بعد ذلك بتهجين السلالات النقية ذات الأزواج المتقابلة من الصّفات بقصد الحصول على أفراد غير متماثلة الْجينات. هذه الأفراد غير متماثلة الْجينات هي الآن مُضاعَفَة أو ثنائيّة الهجين. أخيرًا، زاوج ذاتيًّا نباتات F_1 ثنائيّة الهجين لكي يُنتج جيل F_2 ثم أحصى كلّ أنواع النسل.

يُظهر الجيل الأول F_1 صفتين من الصّفات الأربعة، ودون خلط

لنفكر في تزاوج النباتات التي تحمل أليلات شكل البذرة (مستدير R ومجعد r) مع نباتات تحمل أليلات لون البذرة (أصفر Y وأخضر y). إن تزاوج المستديرة الصفراء ($RRYY$) مع الخضراء المجعدة ($rryy$) يُنتج أفراد F_1 غير متماثلي الجينات، ويكون لها جميعًا الطراز الظاهري نفسه (مستديرة، صفراء) والطراز الجيني نفسه ($RrYy$). وإذا سمحنا لأفراد F_1 ثنائي الهجين بالإخصاب الذاتي فإنها ستنتج جيل F_2.

يُبدي الجيل الثاني F_2 أربعة أنواع من الأبناء بنسبة 9: 3: 3: 1

عند تحليل هذه النتائج، يجب أن نأخذ في الحسبان عدد الطرز الظاهرية المحتملة. فنحن نتوقع أن نرى نوعين من الطرز الظاهرية الأبوية: المستديرة الصفراء والمجعدة الخضراء. وإذا كانت الصّفات تتصرف باستقلال (بحرية) عن بعضها، فسوف نتوقع أيضًا صفة واحدة من كلّ أب أن تنتج نباتات لها بذور مستديرة خضراء، وأخرى لها بذور مجعدة صفراء.

بعد ذلك، لنفكر في أنواع الجاميتات التي يمكن إنتاجها من قبل أفراد F_1. مرة أخرى، نتوقع نوعي الجاميتات التي توجد في الآباء: RY و ry. وإذا ما كانت الصّفات تتصرف بحرية، فإننا نتوقع أيضًا أن يكون هناك جاميتات Ry و rY. وباستخدام اللغة العصرية: هناك جينان، وكلّ واحد لديه أليلان بمقدورهما أن يجتمعا لإنتاج هذه الجاميتات RY، ry، Ry، rY.

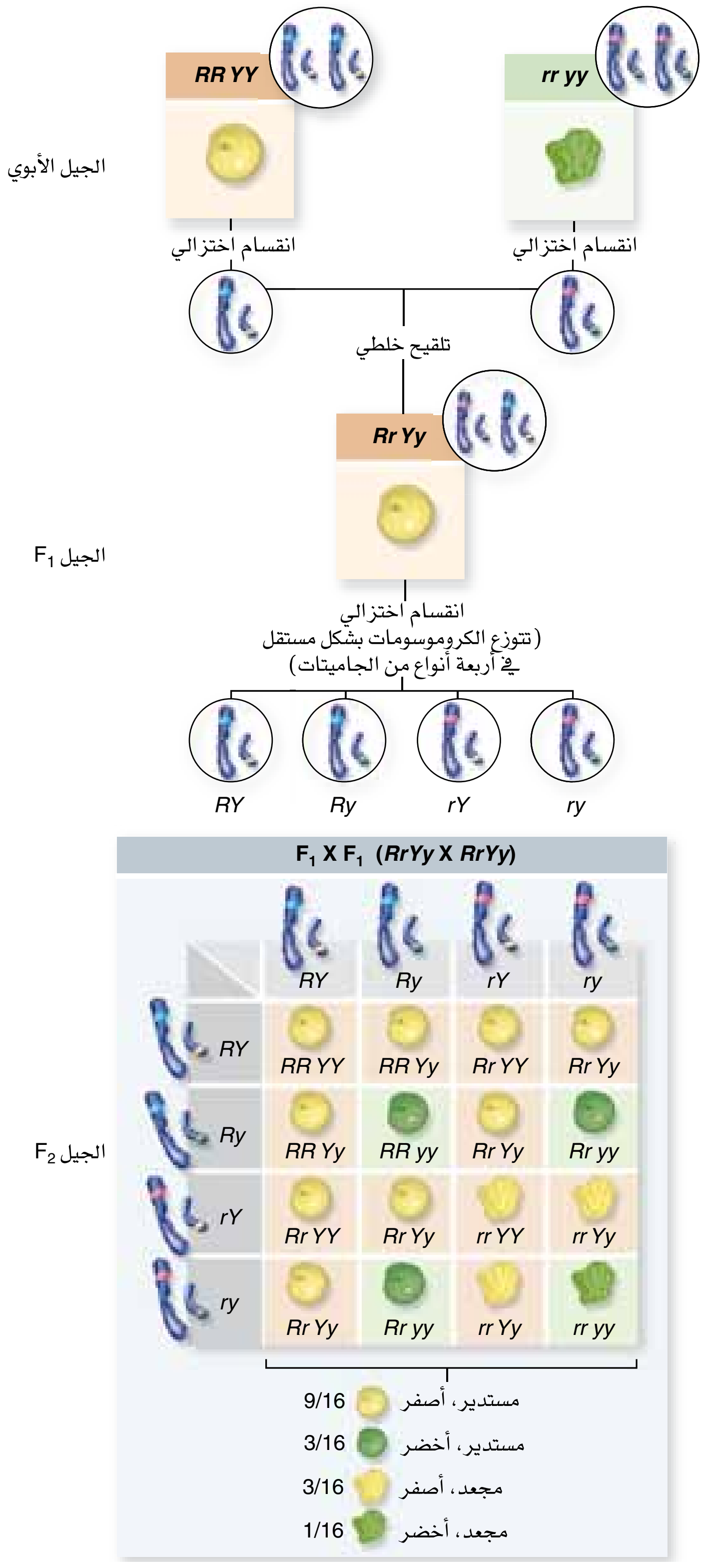
مربع بانيت لثنائي الْهجين

بالإمكان إعداد مربع بانيت لهذه الجاميتات لتوليد احتمالات النسل جميعها. سوف نحتاج إلى مربع 4×4 ولديه 16 نتيجة محتملة. إن تعبئة مربع بانيت يُنتج احتمالات النسل جميعها (الشكل 12-10). يبين لنا المربع أن هناك 9 مستديرة صفراء، 3 مجعدة صفراء، 3 مستديرة خضراء و 1 مجعدة خضراء. وبذا نتوقع أن تكون نسبة الطراز الظاهري 9: 3: 3: 1 للصفات التي تتصرف بشكل حرّ.

نتائج مندل

ماذا لاحظ مندل فعلًا؟ بعد أن قام بِعَدِّ 556 بذرة نتجت من الإخصاب الذاتي لنباتات ثنائي الهجين. لاحَظَ ما يأتي:

- 315 بذرة مستديرة صفراء (رمزها $R–Y–$) ويمثل ما تحته خط احتمال وجود أحد الأليلين.



الشكل 12-10

تحليل تزاوج ثنائي الهجين يُظهر مربع بانيت نتائج تزاوجات مندل لثنائي الهجين لنباتات لها بذور مستديرة صُفر، ونباتات مجعدة خُضر.

النسبة المحتملة للطرز الأربعة هي 9: 3: 3: 1 وهي النسبة التي حصل عليها مندل.

- 108 بذور مستديرة خضراء ($R\text{–}yy$)
- 101 بذرة مجعدة صفراء ($rrY\text{–}$)
- 32 بذرة مجعدة خضراء ($rryy$)

هذه النتائج قريبة جدًا من نسبة 9: 3: 3: 1 (علمًا أن النتائج المتوقعة لهذا العدد الكبير من النسل هي 313: 104: 104: 35).

وبذلك تكون أليلات الجينين قد تصرفت باستقلال عن بعضها. وقام مندل بتسمية هذه الظاهرة بالصّفات التي تتوزع باستقلال. لاحظ أن **التّوزيع المستقل Independent assortment** للجينات المختلفة لم يؤثر في انعزال الأليلات بشكل عشوائي. فصفة البذرة المستديرة مقابل المجعدة وقعت بنسبة 3: 1 (423: 133) وكذلك صفة اللون الأصفر مقابل الأخضر (416: 140). وقد حصل مندل على النتائج نفسها، عندما درس الصّفات الأخرى.

يفسر مبدأ التّوزيع المستقل لمندل نتائج ثنائي الهجين

يُشار إلى اكتشاف مندل غالبًا بقانون مندل الثاني للوراثة، أو **مبدأ التّوزيع المستقل Principle of independent assortment** وينص ببساطة: في تزاوج ثنائي الهجين، تتوزع أليلات كلّ جين بشكل مستقل.

وكما في الانعزال، ينشأ التّوزيع المستقل عن سِلوك الكروموسومات في أثناء الانقسام الاختزالي لتكوين الجاميتات أحاديّة العدد (الفصل الـ 11) -في هذه الحالة، الاصطفاف المستقل للأزواج المختلفة من الكروموسومات المتماثلة في أثناء الطّور الاستوائي الأول.

أظهر تحليل مندل لتزاوجات ثنائي الهجين أن انعزال أزواج أليلات الْجينات المختلفة يكون حرًا. وهو ما يدعى مبدأ مندل للتوزيع المستقل. عندما يتم تزاوج أفراد يختلفون في صفتين، ومن بعدها يتم تزاوج نسلهما ذاتيًا أو داخليًا، فإن الناتج هو أربعة أنواع من النسل بنسبة 9: 3: 3: 1 وهي نسبة مندل لثنائي الهجين.

4-12 الاحتمالات: التكهن بنتائج التّزاوجات

تعطينا الاحتمالات القدرة على توقع نتائج الأحداث التي تقع عشوائيًّا. ولأن سلوك الكروموسومات المختلفة في أثناء الانقسام الاختزالي يكون مستقلًا، فإن بالإمكان استخدام الاحتمالات لتوقع نتائج التزاوج. إن احتمال وقوع أمر مؤكد هو 1، في حين أن احتمال وقوع أمر لن يحدث هو صفر. لذا، فإنّ احتمالات وقوع الأحداث تأخذ قيمًا جزئية تتراوح بين 1 وصفر. فمثلًا، إذا رمينا قطعة نقد معدنية، فإنّ هناك احتمالًا لوقوع القطعة المعدنية واستقرارها على أحد الوجهين، هذا الاحتمال هو 1 مقسومًا على 2.

وإذا أردنا تطبيق ذلك على الوراثة، فان نبتة البازيلاء غير متماثل الْجينات لصفة لون الزهرة تحمل أليلين، هما P و p. مثل هذا الفرد باستطاعته إنتاج نوعين من الجاميتات بأعداد متساوية، وهذا مرة أخرى، بسبب سلوك الكروموسومات في أثناء الانقسام الاختزالي. هناك طريقة واحدة للحصول على جاميت P. لذا، فإن احتمال تكوين أي جاميت يحمل الأليل P مثلًا، هو 1 مقسومًا على 2، أي، تمامًا كما حدث مع قطعة النقد المعدنية.

يساعد قانونان للاحتمالات على التكهُن بنتائج تزاوج أحادي الهجين

يمكننا أن نستخدم الاحتمالات، ونتكهن بنتائج التزاوج الوراثي باستخدام قانونين بسيطين. وقبل أن نَصِفَ هذين القانونين واستخداماتهما، نحتاج الى تعريف آخر. نقول: إن هناك حدثين تبادليي الاستثناء *Mutually exclusive*، إذا كان من غير الممكن وقوعهما معًا في الوقت نفسه. فسقوط القطعة النقدية على الرأس أو الذيل هو مثال على إحداث تبادل الاستثناء، فهما لا يمكن أن يحدثا معًا. لاحظ أن هذا يختلف عن رميتين متتاليتين للقطعة النقدية، حيث بإمكانك الحصول على رأسين أو ذيلين. في هذه الحالة، فإن كلّ رمية للقطعة النقدية تمثل حدثًا مستقلًا *Independent event*. إن التفريق بين الأحداث المستقلة وتبادل الاستثناء هو الذي يشكل أساس القانونين.

قانون الإضافة

إذا فكَّرنا في مكعب حجر النرد ذي الستة أوجه بدلًا من القطعة النقدية، فكيفما كانت دحرجة النرد سيكون هناك احتمال واحد للنتيجة. واحتمال الحصول على أي رقمين مختلفين، وسيكون حاصل جمع الاحتمالات الفردية لكلّ وجه، وهذا ما يسمى **قانون الإضافة Rule of addition**.

ومن ثم، فإن احتمال وقوع أحد حدثين تبادليي الاستثناء هو حاصل جمع الاحتمالات الفردية.

احتمال الحصول على الرقم 2 أو 6 يصبح:

$$\frac{1}{3} = \frac{2}{6} = \frac{1}{6} + \frac{1}{6}$$

وإذا أردنا تطبيق هذا على تزاوج الجيل الأول F_1 غير متماثل الْجينات البنفسجي، فإن هناك أربع نتائج تبادلية الاستثناء متوقعة، هي: PP، Pp، pP، pp. واحتمال أن يكون غير متماثل الْجينات هو نفس احتمال أن يكون Pp أو pP أي $\frac{1}{4} + \frac{1}{4}$ أو $\frac{1}{2}$.

احتمال وجود فرد غير متماثل الْجينات=

$$\frac{1}{2} = \frac{1}{4}\,Pp + \frac{1}{4}\,pP$$

في المثال السابق، نتوقع من النسل الذي مجموعه 379 أن يكون هناك 190 فردًا غير متماثل الْجينات (العدد الفعلي هو 189.5).

قانون المضاعفة

القانون الثاني، وهو الأكثر نفعًا في الوراثة، يتعامل مع نتائج الأحداث المستقلة، ويسمى قانون **حاصل الضرب Product rule** أو **قانون التضاعف Rule of multiplication** وينص على أن احتمال وقوع حدثين مستقلين هو ناتج ضرب احتمالات وقوع كلّ حدث منهما.

يمكننا تطبيق هذا القانون على تزاوج أحادي الهجين، حيث يتم تشكيل النسل من جاميتات من كلا الأبوين. وأي نتيجة بعد ذلك، ستكون ناتجة عن حدثين مستقلين: تكوين جاميتين مختلفين. ولنفكر في حالة آباء F_1 البنفسجية. فهي جميعًا Pp أو غير متماثلة الْجينات، لذا فإن احتمال أن يكون فرد معين في F_2 pp (متماثل الْجينات متنحٍّ) هو احتمال استقبال جاميت p من الذكر ($\frac{1}{2}$) مضروبًا في احتمال استقبال جاميت p الأنثى ($\frac{1}{2}$) أو $\frac{1}{4}$:

احتمال pp متماثل الْجينات متنحٍّ = p $\frac{1}{2}$ (الأب) × p $\frac{1}{2}$ (الأم) = (pp) $\frac{1}{4}$.

وهذا هو أساس مربع بانيت الذي استخدمناه سابقًا. فكل مربع صغير في المربع الكبير

هو ناتج احتمالات الجاميتات التي تسهم في الخلية. بعد ذلك، نقوم باستخدام قانون الإضافة لجمع الاحتمالات تبادلية الاستثناء التي تقوم بتشكيل كلّ خلية.

يمكننا أن نستخدم نتائج حسابات الاحتمالات للتكهن بأعداد النسل متماثل الجينات الْمتنحِّية في تزاوج بين فردين غير متماثلي الْجينات. فمثلًا، من بين 379 فردًا جديدًا، فإننا نتوقع أن يكون 95 فردًا منهم يحمل الطراز الظاهري لمتماثل الْجينات المتنحي. (الرقم الحسابي الحقيقي هو 94.75).

احتمالات تزاوج ثنائي الهجين مبنية على احتمالات تزاوج أحادي الهجين

يمكن أن تمتد التحليلات الاحتمالية لتشمل ثنائي الهجين. فلو أخذنا اللون البنفسجي في تزاوج بين F_1 و F_2 فإن هناك أربع نتائج محتملة، ثلاثة منها تظهر الطراز الظاهري السائد. لذا، فإن احتمال ظهور الطراز الظاهري السائد هو $\frac{3}{4}$ والمتنحي هو $\frac{1}{4}$. بإمكاننا الآن أن نستخدم هذا وقانون ناتج الضرب للتكهن بنتائج تزاوج ثنائي الهجين. سوف نستخدم مثال شكل البذرة ولونها، ولكن لنفحصه باستخدام الاحتمالات.

إذا كانت الأليلات التي تُؤثر في شكل البذرة ولونها تنعزل بشكل مستقل، فإن احتمال أن يجتمع زوج معين من أليلات شكل البذرة معًا مع زوج معين من أليلات لون البذرة هو حاصل ضرب الاحتمالات الفردية لكلّ زوج. فمثلًا، احتمال ظهور بذرة مجعدة خضراء ($rryy$) في جيل F_2 سيساوي احتمال الحصول على بذرة مجعدة مضروبًا في احتمال الحصول على بذرة خضراء أي.

احتمال وجود $rryy = \frac{1}{4}\, rr \times \frac{1}{4}\, yy = \frac{1}{16}\, rryy$

وبسبب التّوزيع المستقل، يمكننا أن نفكِّر في أن تزاوجًا ثنائي الهجين هو ببساطة تزاوجان مستقلان أحاديّا الهجين؛ وحيث إنهما حدثان مستقلان، فإن قاعدة حاصل الضرب تنطبق عليهما. وبالإمكان حساب احتمالات كلّ طراز ظاهري لثنائي الهجين.

احتمال الحصول على المستديرة الصفراء ($R__Y__$) =

$$\frac{3}{4}\, Y__ \times \frac{3}{4}\, R__ = \frac{9}{16}$$

احتمال الحصول على المستديرة الخضراء ($R__yy$)

$$\frac{3}{4}\, R__ \times \frac{1}{4}\, yy = \frac{3}{16}$$

احتمال الحصول على المجعدة الصفراء ($rr\,Y__$) =

$$\frac{1}{4}\, rr \times \frac{3}{4}\, Y__ = \frac{3}{16}$$

احتمال الحصول على المجعدة الخضراء ($rryy$) =

$$\frac{1}{4}\, rr \times \frac{1}{4}\, yy = \frac{1}{16}$$

تتوقع الفرضية التي تقول: إن جينات الشكل واللون تتوزع بشكل مستقل عن بعضهما أن يُظهر أفراد F_2 نسبة طراز ظاهري هي 9:3:3:1. وبالإمكان تطبيق هذه النسب على مجموعة نسل كاملة للتكهن بالأعداد في كلّ مجموعة طراز ظاهري. إن المنطق الذي بُنيت عليه والنتائج هي نفسها التي نحصل عليها من مربع بانيت.

إن احتمال وقوع حدثين يساوي مجموع احتمال وقوع كلّ منهما منفردًا. وإن احتمال وقوع حدثين مستقلين ومتزامنين يساوي حاصل ضرب احتمال وقوع كلّ منهما منفردًا. بالإمكان تطبيق ما سبق على التزاوجات الْوراثيّة لتحديد احتمالات الحصول على طرز ظاهرية وجينية محددة.

5-12 تزاوج اختباري: الكشف عن الطراز الجيني

قام مندل بفحص النموذج الذي وضعه، وذلك بعمل تزاوج اختباري أو **تجريبي Testcross**. لقد قام بتهجين فرد غير معروف الطراز الجيني مع فرد متماثل الجينات ومتنحٍّ–أي من السلالة الأبوية الْمتنحّية. ويمكن إهمال مساهمة الأب متماثل الجينات المتنحي؛ لأنه يسهم بأليلات متنحية فقط.

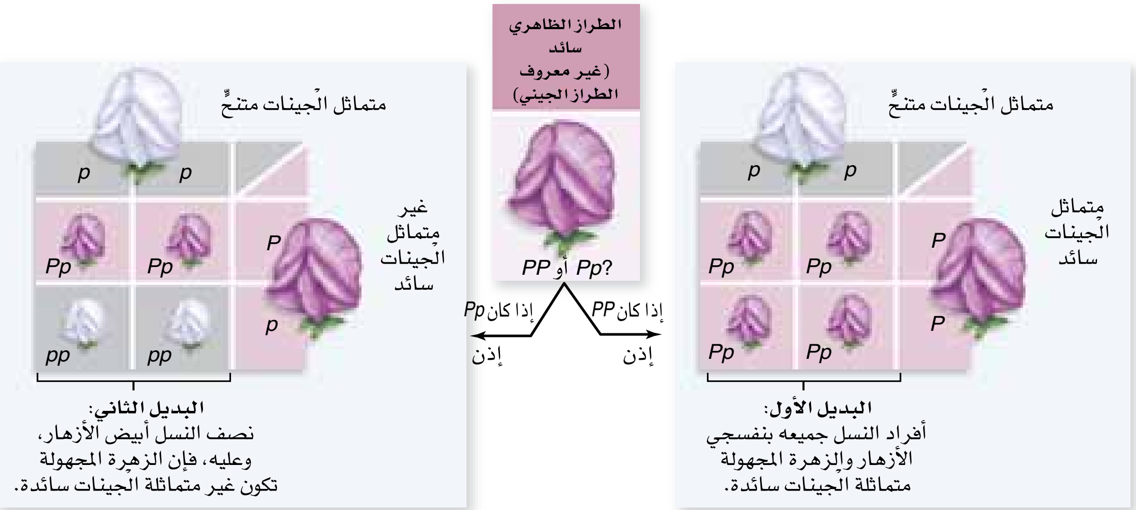
لنفكر في نبات البازيلاء ذي الزهرة البنفسجية. من المستحيل أن نحدد فيما إذا كانت النبتة متماثلة الْجينات أو غير متماثلة الْجينات بمجرد النظر إليها. لمعرفة الطراز الجيني للزهرة البنفسجية يمكننا تهجين نبات ذي زهرة بنفسجية مع نبات ذي زهرة بيضاء في تزاوج اختباري ليعطينا إحدى النتيجتين المُحْتملتين للطراز الجيني للزهرة البنفسجية (الشكل 12-11)

البديل الأول: فرد غير معروف متماثل الْجينات سائد (PP).

$pp \times PP$ = جميع أفراد النسل بزهرة بنفسجية (Pp).

البديل الثاني: فرد غير معروف غير متماثل الْجينات (Pp).

$pp \times Pp = \frac{1}{2}$ النسل بزهرة بيضاء (pp) $\frac{1}{2}$ النسل بزهرة بنفسجية (Pp).



الشكل 12-11

تزاوج اختباري. لتحديد ما إذا كان الفرد الذي يبدي الطراز الظاهري السائد، مثل الزهرة البنفسجية، متماثل الْجينات أم غير متماثل الْجينات للأليلات السّائدة؛ قام مندل بتهجين النباتات المراد التعرف إليها مع أفراد معروفة أنها متماثلة الْجينات ومتنحية، في هذه الحالة الزهرة البيضاء.

فإذا ظهرت هذه النتيجة الأخيرة، يمكننا القول ببساطة: إن ظهور الطراز الظاهري المتنحى في النسل يشير إلى أن الطراز الجيني للفرد الذي يجري اختباره غير متماثل الْجينات.

لكل زوج من الأليلات التي درسها مندل، لاحظ أن نسبة الطراز الظاهري في الجيل الثاني F_2 هي 3 : 1 (انظر الشكل 12-4). وتكون نسبة التزاوج الاختباري هي 1:1 وهو ما يطابق النتائج المتوقعة من النموذج. ويمكن استخدام التزاوج الاختباري لتحديد الطراز الجيني لفرد عندما يكون الأمر متعلقًا بجينين. فقد كان مندل يقوم بتزاوج اختباري لتحديد الطراز الجيني للأفراد ذوي الصّفة السّائدة من أفراد F_2.

فأفراد الجيل الثاني F_2 الذين يُظهرون الّصفتين السائدتين (A–B–) قد تحتوي على أيٍّ من الطرز الْوراثيّة الآتية: *AABB*، *AaBB*، *AABb*، أو *AaBb*. وبتهجين الأفراد السّائدة من F_2 مع الأفراد متماثلة الْجينات الْمتنحّية (أي، $A\text{–}B\text{–} \times aabb$) استطاع مندل أن يحدد ما إذا كانت إحدى الصفتين أو كلتاهما نقية ضمن النسل، وبذا يتم تحديد الطراز الظاهري لآباء F_2 (الجدول 12-2).

يُعَدُّ التزاوج الاختباري طريقة فعالة لتبسيط التحليلات الْوراثيّة. وسوف نستخدم هذه الطريقة في الفصل الآتي الذي يبحث في موضوع الخرائط الْوراثيّة.

الجدول 12-2	تزاوج اختباري ثنائي التهجين	
الطراز الجيني	نتائج تزاوج اختباري	
	صفة A	صفة B
AABB	سلالة A نقية	سلالة B نقية
AaBB	---	سلالة B نقية
AABb	سلالة A نقية	---
AaBb	---	---

الأفراد الذين يظهرون الطرز الظاهرية السّائدة يمكن أن يكونوا متماثلي الْجينات السّائدة أو غير متماثلي الْجينات. بالإمكان تحديد الطرز الجينية عن طريق تزاوج اختباري يتضمن تزاوج الأفراد غير معروفي الطرز الجينية مع أفراد متماثلي الْجينات الْمتنحّية. الأفراد غير متماثلي الْجينات ينتجون طرزًا ظاهرية سائدة ومتنحية وبأعداد متساوية عند تطبيق التزاوج الاختباري.

12-6 امتدادات مندل

على الرغم من أن نتائج مندل لم تلقَ اهتمامًا كبيرًا في أثناء حياته، فإن ثلاثة باحثين وبشكل مستقل قاموا عام 1900 بإعادة اكتشاف نشرته العلمية الرائدة، وذلك بعد 16 عامًا من وفاته. لقد عثروا عليها عندما كانوا يبحثون عن النشرات السابقة المتعلقة بأبحاثهم التي كانوا يعدون لنشرها، وقد كانت نتائج أبحاثهم تشبه إلى حد كبير النتائج التي حصل عليها مندل قبل ثلاثين عامًا.

بعد إعادة اكتشاف نتائج مندل بعشرات السنين، حاول علماء كثيرون إعادة التجارب التي قام بها مندل، ولكن غالبًا ما كانوا يواجهون مشكلات في الحصول على النِّسب نفسها التي حصل عليها مندل، والسبب يرجع في ذلك إلى أنهم قاموا بدراسة صفات غير تلك التي درسها مندل. فهناك عدد من الافتراضات التي وضعها مندل تُعَدُّ تبسيطًا زائدًا لحقيقة ما يحدث ما يجعلها لا تطبق على الصّفات جميعها. من ضمن الافتراضات البسيطة، أن كلّ صفة محددة بجين واحد له أليلان بديلان، وأنه لا يوجد هناك مؤثرات بيئية، وأن نواتج هذه الْجينات تعمل باستقلالية. إلى جانب هذه الافتراضات البسيطة، فإن فكرة السيادة تخفي الكثير من التعقيدات الكيميائية الحيوية. في الجزء القادم، سوف نرى كيف أن أفكار مندل البسيطة يمكن أن تمتد لتزودنا بنظرة شاملة لعملية الوراثة (الجدول 12-3).

في الوراثة متعددة الْجينات، يستطيع أكثر من جين أن يؤثر في الصّفة الواحدة

غالبًا ما تكون العلاقة بين الطرازين الظاهري والجيني أعقد من مجرد أن يقوم أليل واحد بإنتاج صفة واحدة. وإن معظم الطرز الظاهرية لا تمثل حالات ثنائيّة مثل صفة لوني الأزهار الأبيض أو البنفسجي فقط.

فلنفكر في التزاوجات التي قام بها مندل بين نباتات البازيلاء الطويلة والقصيرة. النباتات الطويلة لها طول طبيعي، في حين النباتات القصيرة يقزمها أليل واحد عند جين مفرد. ولكن في معظم أنواع المخلوقات، ومن ضمنها الإنسان، فإن الطول له مدى متواصل، ولا تكون له قيم محددة. هذا التّوزيع المتواصل لهذا الطراز الظاهري له تفسير وراثي بسيط؛ وهو أن هناك أكثر من جين يؤثر في الصّفة الواحدة، وهو ما يعرف **بالوراثة متعددة الْجينات Polygenic inheritance**.

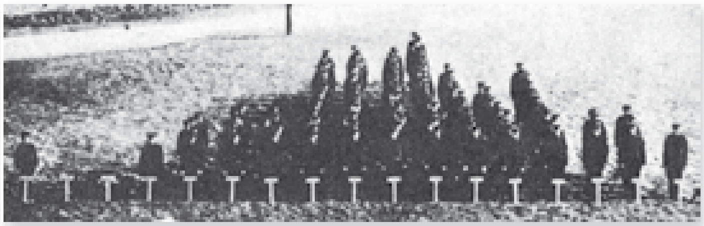
الجدول 12-3	عندما لا تلاحظ نتائج مندل أو قوانينه.	
الحدث الوراثي	التعريف	الأمثلة
الوراثة متعددة الْجينات.	يستطيع أكثر من جين واحد أن يؤثر في الصّفة الواحدة.	• أربعة جينات مرتبطة بتحديد لون العين. • طول الإنسان.
تعدد النمط الظاهري.	قد يؤثر الجين الواحد في أكثر من صفة.	• تعدد النمط الظاهري للأليل السائد للون الأصفر لفراء الفأر يكون متنحيًا لعيب تكوين جنيني قاتل. • التليف الكيسي • فقر الدم المنجلي
تعدد الأليلات للجين الواحد.	قد تحتوي الْجينات على أكثر من أليلين.	• فصائل الدم ABO في الإنسان.
السيادة ليست دائمًا كاملة.	في السيادة غير التامة، يكون غير متماثل الْجينات متوسطًا. في السيادة المشتركة، لا يوجد أليل سائد، ويظهر غير متماثل الْجينات بعض صفات الأليلين.	• أزهار الساعة الرابعة اليابانية. • زمر دم الإنسان.
العوامل البيئية.	تتأثر الْجينات بعوامل بيئية.	• القطط السيامية.
تفاعل الْجينات.	تتفاعل نواتج الْجينات مع بعضها لتؤثر في النسب الْوراثيّة.	• إنتاج الصبغة البنفسجية في الذرة. • لون الفراء في الثدييات.

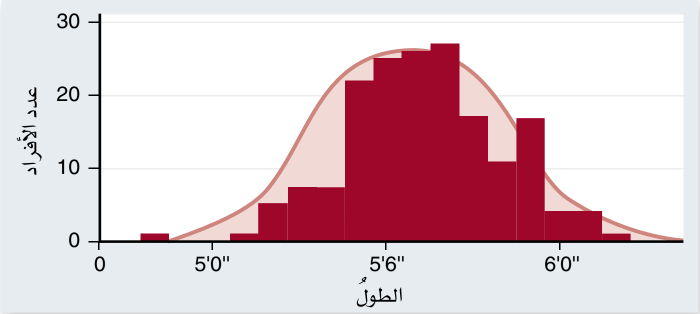
وفي الواقع، هناك عدد قليل من الطرز الظاهرية تنتج من جين واحد، في حين أن أغلب الصّفات تنتج من مساهمة أكثر من جين. وعندما يشترك أكثر من جين في التأثير في الصّفة الواحدة مثل الطول أو الوزن، فإن الصّفة تبدي مدىً من الاختلافات الصغيرة. عندما تعزل هذه الْجينات باستقلال، يمكننا أن نلاحظ تدرجًا في الصّفات عندما يتم فحص مجموعة مكونة من أفراد كثيرين (الشكل 12-12). يسمى هذا التدرج **التنوع المستمر أو المتواصل Continuous variation**. وتسمى مثل تلك الصّفات، **صفات كمِّية Quantitative traits**. وكلما كان عدد الْجينات المؤثرة في الصّفة أكبر، زاد اتساع التّوزيع المتوقع لأشكال تلك الصّفة.

يشبه التنوع المستمر في الصّفات عملية خلط الألوان، فعند خلط جزء واحد من اللون الأحمر مع سبعة أجزاء من اللون الأبيض، فإننا نحصل على لون مائل إلى الوردي الفاتح، ولكن لو خلطنا خمسة أجزاء من اللون الأحمر مع ثلاثة أجزاء من اللون الأبيض، فإننا سنحصل على لون أغمق. لذا، فإن النسب المختلفة من اللونين الأحمر والأبيض ستعطي ظلالًا متدرجة من الألوان تمتد ما بين اللونين الأحمر الصافي والأبيض الصافي.

بالإمكان تمثيل التنوعات في رسم بياني يسمى المخطط النسيجي *Histogram* كما يظهر في (الشكل 12-12). فالتّوزيع الطبيعي *Normal distribution* يعطي شكلًا يشبه شكل الجرس تمامًا. حيث يكون الوسط ممثلًا للأغلبية، ويمتد المنحنى ليشمل الاختلافات جميعها.

هناك صفات أخرى بسيطة تخضع لهذا النوع من القاعدة التعددية. فمثلًا، يتدرج لون العينين من اللون البنِّي السائد إلى اللون الأزرق، وقد كان يُعتقد خطأً أن اللون البني هو السائد. إلا أن التحليلات المكثفة تشير إلى اشتراك أربعة جينات في التأثير في لون العين. هذا يؤدي الى وجود أنماط وراثة أكثر تعقيدًا مما عُرف سابقًا. فمثلًا، يمكن لأبوين لهما عينان زرقاوان أن ينجبا طفلًا له عينان بنيتان، مع أن من النادر حدوث ذلك.





الشكل 12-12

الطول صفةٌ متغيرةٌ متواصلةٌ. الصورة والرسم البياني المصاحب لها يظهران اختلاف أطوال الطلاب الخريجين من كلية الزراعة في ولاية كونيكتيكت عام 1914. لأن كثيرًا من الْجينات تسهم في تحديد الطول، وتتوزع بشكل حر، فإن المساهمة التراكمية للتشكيلات المختلفة للأليلات على صفة الطول ينتج منها توزيع متواصل من الأطوال، تكون القيم الطرفية فيه أقل من القيم المتوسطة، ويمكن أن تنتج الاختلافات من عوامل بيئية مثل التغذية.

يستطيع الجين أن يؤثّر في أكثر من صفة من خلال تعدد النمط الظاهري Pleiotropy

ليس فقط بمقدور جينات عدة أن تؤثر في صفة واحدة، ولكن أيضًا بمقدور جين واحد أن يؤثر في صفات عدة. وهذا غير مستبعد إذا أخذنا في الحسبان تعقيدات الطرق الكيميائية الحيوية في الجسم، والترابط الوظيفي بين الأعضاء المختلفة للمخلوقات متعددة الخلايا.

ويعرف الأليل الذي له أكثر من أثر واحد في الطراز الظاهري **بمتعدد النمط الظاهري Pleiotropic**. ولقد درس عالِمُ الوراثة الفرنسي لوسيان كينوت صفة اللون الأصفر لفرو الفئران، وهي صفة سائدة، ووجد أن ليس بالإمكان الحصول على سلالة نقية من الفئران الصفراء بتزاوجها مع بعضها. فقد ماتت الأفراد متماثلات الْجينات للأليل الأصفر؛ لأن الأليل الأصفر متعدد النمط الظاهري: فمن ناحية، يؤثر في لون الفراء، ومن ناحية أخرى، فإن له تأثيرًا قاتلًا في أثناء عملية التكوين الجنيني. وبهذا يكون لهذا الأليل تأثير سائد في الطراز الظاهري، وهو اللون الأصفر، وتأثير متنحٍّ قاتل في عملية التكوين الجنيني.

يمكن للأليل متعدد النمط الظاهري أن يكون سائدًا بالنسبة إلى طراز ظاهري مترتب عليه (الفرو الأصفر) ومتنحيًا بالنسبة إلى طراز ظاهري آخر (عيب في التكوين الجنيني القاتل). من الصعب التكهن بتأثير تعدد النمط الظاهري؛ لأن الجين الذي يؤثر في صفة واحدة، غالبًا ما ينجز وظيفة أخرى غير معروفة.

يصاحب تأثير تعدد النمط الظاهري كثير من الأمراض الْوراثيّة في الإنسان، مثل مرض التليف الكيسي، وفقر الدم المنجلي (سيناقش في الفصل القادم). في هذه الأمراض.

يمكن إرجاع كثير من الأعراض (الطرز الظاهرية) إلى خلل يحدث في جين واحد. فأعراض مرض التليف الكيسي تشمل انسدادًا في الشرايين، ولزوجة في المخاط، وملوحة في العرق، وفشلًا بنكرياسيًّا وكبديًّا، إضافة إلى مجموعة أخرى من الأعراض. من الصعب التكهن بطبيعة الخلل الأوَّلي الناجم عن مدى من تأثيرات جين متعدد النمط الظاهري. ولقد ظهر أن أعراض التليف الكيسي جميعها هي تأثيرات متعددة النمط الظاهري ناتجة عن خلل واحد، وهو طفرة في الجين الذي يحمل الشيفرة الْوراثيّة للقناة المسؤولة عن نقل أيون الكلور عبر غشاء الخلية.

قد يكون للجين أكثر من أليلين

لقد نظر مندل في دراسته إلى جينات ذوات أليلين بديلين. على الرغم من أنّ أيّ فرد ثنائي العدد الكروموسومي يكون لديه أليلان لكل جين، فقد يكون هناك أكثر من أليلين في المجموعة السّكّانيّة. فمثلًا فصائل الدم ABO في الإنسان، ستوصف لاحقًا، تتضمن سلسلة أليلية ثلاثة أليلات.

إذا ما فكرنا في الجين على اعتبار أنه سلسلة من القواعد النيتروجينية الموجودة في مركب DNA، فإن عدد الأليلات المحتملة كبير جدًا إذا عرفنا أن الاختلاف في قاعدة واحدة نيتروجينية يؤدي إلى إنتاج أليل جديد. ولكن في الحقيقة، فإن عدد الأليلات المحتملة لجين واحد مقيد، ومع ذلك عادة ما يكون هناك أكثر من أليلين لجين واحد في أيّ مجموعة خارجية التزاوج. وعلى الرّغم من صعوبة التكهن بالسيادة بين هذه الأليلات، إلا أنه يمكن تحديدها بملاحظة الطرز الظاهرية لتشكيلات متغايرات الْجينات المختلفة.

السّيادة ليست دائمًا كاملة

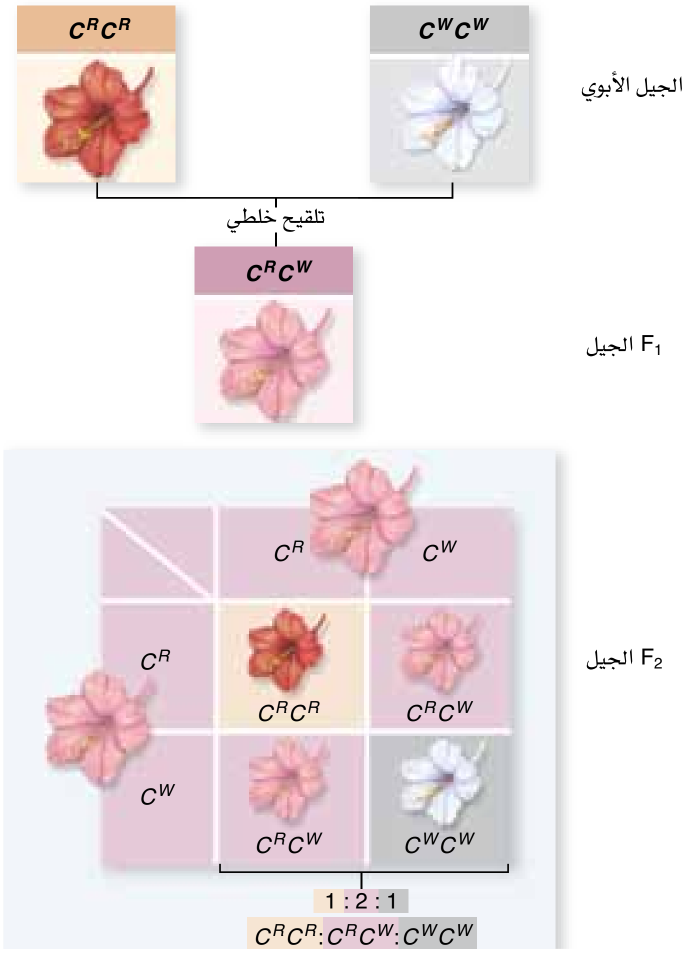
إن أفكار مندل عن الصّفات السّائدة والْمتنحّية قد تبدو صعبة التفسير من منظور الكيمياء الحيوية الحديثة. فمثلًا، إذا كانت هناك صفة متنحية نتجت عن فقدان

وظيفة أنزيم معين مشفَّر من قبل أليل متنحٍّ، إذن، فلماذا يكون لغير متماثل الْجينات الذي يملك نصف نشاط هذا الأنزيم مظهر متماثل الْجينات السائد؟

الجواب هو أن الأنزيمات غالبًا ما تعمل ضمن منظومة مسارات، وليس وحدها. هذه المسارات، وكما عرفت في فصول سابقة، قد تكون شديدة التعقيد فيما يتعلق بمدخلاتها ومخرجاتها، وتستطيع أن تتحمل النقص الكبير في نشاط أحد الأنزيمات دون أن يكون هناك نقص في الناتج النهائي. وعندما تكون الحال هكذا، فستكون السيادة كاملة، إلا أن الجينات كلها لا تعمل بهذه الطريقة.

السّيادة غير الْكاملة

في السّيادة غير الكاملة Incomplete dominance يكون للفرد غير متماثل الْجينات مظهرٌ وسطيٌّ بين متماثلي الْجينات. فمثلًا، عند تزاوج أزهار الساعة الرابعة اليابانية الحمراء والبيضاء التي تم الحديث عنها في (الشكل 12-13)، يظهر أفراد F_1 جميعهم باللون الزهري (الوردي) ما يشير إلى عدم سيادة أيٍّ منهما. وبالنظر إلى أفراد F_1 يمكننا الاستنتاج أن هناك خلطًا وراثيًا بين الصفتين السائدتين. ولكن عند تزاوج أفراد F_1 فإن الناتج يكون أزهارًا حمراء وزهرية وبيضاء بنسبة 1 :2 :1. وبذا، تكون نسبة الطراز الظاهري مماثلة لنسبة الطراز الجيني ؛ لأن بالإمكان تمييز الطرز الْوراثيّة الثلاثة.



الشكل 12-13

السيادة غير الكاملة. في تزاوج زهرة الساعة اليابانية الحمراء (الطراز الجيني C^RC^R) مع الزهرة البيضاء C^wC^w لا يوجد أليل سائد. النسل غير متماثل الْجينات له لون زهري وطرازه الجيني C^RC^w. إذا تزاوج نباتان غير متماثلي الْجينات، فإن الطراز الظاهري للنسل يكون بنسبة 1 :2 :1 (أحمر: زهري: أبيض).

السيادة المشتركة

تمتلك معظم الْجينات الموجودة في مجموعة سكانية كثيرًا من الأليلات المختلفة، وفي الغالب لا تكون هناك سيادة لأحد الأليلات على الأخرى، وبدلًا من ذلك، يكون لكلّ أليل تأثيره، ويكون لغير متماثل الْجينات بعض جوانب الطراز الظاهري لكلّ من متماثلي الْجينات، وتسمى هذه أليلات ذات **سيادة مشتركة Codominant**.

بالإمكان تمييز السيادة المشتركة عن السيادة غير الكاملة من مظهر غير متماثل الْجينات. ففي السيادة غير الكاملة، يكون غير متماثل الْجينات في حالة وسطية بين كلا متماثلي الْجينات المتزاوجين. أما في السيادة المشتركة فترى بعض جوانب كلا الأليلين في الفرد غير متماثل الْجينات. وأوضح مثال على ذلك زمر الدم في الإنسان.

يتم تقسيم زمر الدم في الإنسان بناء على استجابة جهاز المناعة للبروتينات الموجودة على غشاء خلايا الدم الحمراء. ففي متماثل الْجينات، هناك نوع واحد من البروتينات على سطح الخلية، في حين هناك نوعان من البروتينات في غير متماثل الْجينات. وعليه، تكون هناك سيادة مشتركة.

نظام زمر الدم *ABO* في الإنسان

إن الجين المسؤول عن تحديد زمر الدم ABO في الإنسان يحمل الشيفرة الْوراثيّة لأحد الأنزيمات التي تقوم بإضافة جزيئات سكر للبروتينات الموجودة على سطح خلية الدم الحمراء. تعمل هذه السكريات بوصفها علامات تعرف لجهاز المناعة (الفصل الـ 51). الجين الذي يحمل الشيفرة الْوراثيّة لهذا الأنزيم يرمز إليه بـ I. وله ثلاثة أليلات مشتركة: I^A ويُنتج أنزيمًا يعمل على إضافة جلاكتوزأمين، I^B، ويُنتج أنزيمًا يعمل على إضافة الجلاكتوز و i المُشفِّر لبروتين لا يضيف سكرًا.

بالإمكان جمع الأليلات الثلاثة التابعة للجين I بتشكيلات مختلفة لإنتاج ستة طرز وراثية مختلفة. فالفرد غير متماثل الْجينات للأليلين I^A و I^B ينتج الأنزيمين، ومن ثم، فإن خلايا الدم الحمراء سوف تحمل على سطحها جلاكتوز وجلاكتوزأمين. ولأن كلا الأليلين يُعَبَّرُ عنهما بشكل متزامن في غير متماثل الْجينات فإن I^A و I^B متشاركان في السيادة.

ويُعَدُّ كلا الأليلين I^A و I^B سائدًا على الأليل i لأن I^A و I^B يؤديان إلى إضافة السكر. لذا، فإن التوليفات المختلفة لهذه الأليلات الثلاثة تؤدي إلى إنتاج أربعة طرز ظاهرية، هي: (الشكل 12-14):

1. أفراد النوع A تحتوي جلاكتوزأمين، ولهم أحد نوعين من الطرز الجينية، إما $I^A I^A$ متماثل الْجينات، أو I^Ai غيرمتماثل الْجينات.
2. أفراد النوع B تحتوي على جلاكتوز، ولهم أحد نوعين من الطرز الجينية، $I^B I^B$ متماثل الْجينات، أو I^Bi غيرمتماثل الْجينات.
3. أفراد النوع AB تحتوي على نوعي السكر، وهم غيرمتماثلي الْجينات $I^A I^B$ (نوع واحد من الطرز الجينية).
4. أفراد النوع O التي لا تحتوي على أي سكر، وهم متماثلو الْجينات ii (نوع واحد من الطرز الجينية).

تسمى هذه الطرز الظاهرية الموجودة على سطح الخلية **زمر الدم ABO ABO Blood groups**.

يستطيع جهاز المناعة في الإنسان أن يميز بين هذه الطرز الظاهرية الأربعة، فإذا تم نقل دم من شخص يحمل زمرة الدم B إلى شخص آخر يحمل زمرة الدم A، فإن جهاز المناعة لدى الشخص المستقبل يتعرف إلى مولد الضدّ أو الأنتيجين "الغريب" (الجلاكتوز)، ويقوم بمهاجمة خلايا دم المانح ما يؤدي إلى تكتل

	الأليلات	زمرة الدم	السكريات الموجودة	يمنح أو يستقبل
	I^AI^A , I^Ai (I^A سائد على i)	A	جالاكتوزأمين	يستقبل من A و O ويمنح A و AB
	I^BI^B , I^Bi (I^B سائد على i)	B	جالاكتوز	يستقبل من B و O ويمنح B و AB
	I^AI^B (سيادة مشتركة)	AB	جالاكتوزأمين	مستقبل عام ويمنح AB
	ii (i متنحٍّ)	O	لا يوجد	يستقبل من O ومانح عام

الشكل 12–14

توضح زمر الدم ABO السيادة المشتركة وتعدد الأليلات. هناك ثلاثة أليلات للجين I: I^A، I^B و i: I^A، I^B وهما سائدان على i (انظر نوعي A و B) غير أنهما يشتركان في السيادة، عندما يجتمعان معًا (انظر نوع AB). يظهر في الجدول الطراز الجيني لكل نوع دم والطراز الظاهري المرتبط بالنوع بدلالة السكريات المضافة على سطح البروتينات والسلوك في أثناء عمليات نقل الدم.

خلايا الدم الحمراء. ويحدث الشيء نفسه إذا كان المانح له زمرة الدم AB. ولكن، لو كان المعطى حاملًا زمرة الدم O فلا يحدث هجوم مناعي؛ لعدم وجود أي نوع من السّكّريات على سطح الخلايا.

بشكل عام، يستطيع جهاز المناعة أن يتحمل نقل دم من زمرة O. ولهذا، فإن زمرة الدم O تسمى "المانح العام".

ولأن الأفراد الذين يحملون زمرة الدم AB (كريات الدم الحمراء تحتوي على كلا السكّريات) لا يعدون جلاكتوز أو جلاكتوزأمين أجسامًا غريبة بالنسبة إليهم، فإنهم قادرون على استقبال دم من الزمر جميعها. لذا، تسمى فصيلة الدم AB "المستقبل العام". ومع ذلك، فإن الكشف عن زمرة الدم (مطابقة الدم) مهم جدًا قبل القيام بعملية نقل الدم.

قد تتأثر الْجينات بالبيئة المحيطة

هناك أمر آخر افترضه مندل، وهو أن العلاقة بين الطرازين الجيني والظاهري لا تتأثر بالبيئة. على الرغم من أن التربة التي استخدمها مندل لزراعة نباتاته لم تكن متماثلة، إلا أن هذا لم يؤخذ في الحسبان. فعلى الرّغم من أن الطراز الجيني ينتج الطراز الظاهري إلا أن البيئة تؤثر في هذه العلاقة.

إن المؤثرات البيئية ليست مقصورة على البيئة الخارجية. فمثلًا، هناك أليلات لبعض الْجينات تشفر نواتج حساسة للتغيُّر في درجة حرارة، وهي تتأثر بالفروق في درجة حرارة الجسم الداخلية. أرانب الهيملايا والقطط السيامية تحمل أليل *ch* الذي يُشفِّر للأنزيم تايروسينيز الحساس للحرارة، والذي يرتبط بالمَهَق كما قد تذكر (الشكل 12-15). تثبط النسخة Ch من الأنزيم عند درجات حرارة أعلى من 33°س. وعلى سطح منطقة الجذع والرأس لهذه الحيوانات تكون درجة الحرارة أعلى من 33°س، ويكون الأنزيم غير نشط، فينتج الفراء الأبيض. في المقابل، تكون درجة الحرارة في الأطراف مثل الأذنين والذيل أقل من 33°س، ويكون الأنزيم نشطًا ما يؤدي إلى إنتاج صبغة الميلانين التي تعطي لونًا غامقًا.

استقصاء

تُبين كثير من الدراسات التي أجريت على التوائم المتطابقة التي تم فصلها عند الولادة أن هناك اختلافات ظاهرية بينها في أثناء تطورها (الطّول، الوزن، ...إلخ). إذا كانت هذه توائم متطابقة، فهل تستطيع افتراض تفسير لهذه الاختلافات؟

في السيطرة الفوقية (السيادة فوق التامة)، تفاعل الْجينات مع بعضها يغير النسب الْوراثيّة

آخر الفرضيات البسيطة لمندل، هي أن نواتج الْجينات لا تتفاعل، ولا تؤثر في بعضها.

غير أن الْجينات قد لا تعمل بشكل مستقل، وأن سلوك نواتج الْجينات قد يغير في النسب الناتجة عن التّوزيع المستقل، حتى لو كانت الْجينات موجودة على كروموسومات مختلفة، وتظهر توزيعًا مستقلًا.

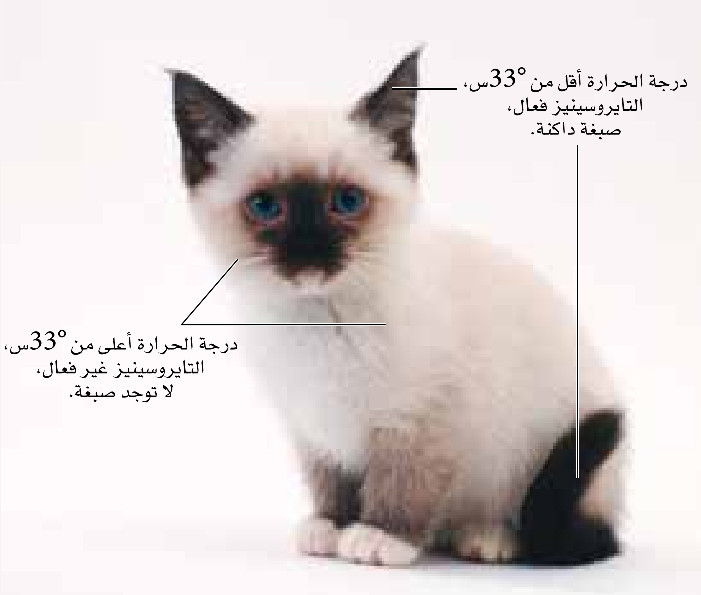
إذا أخذنا في الحسبان الطبيعة الترابطية في أنشطة الأيض، فلن يكون مستغربًا أن تكون نواتج كثير من الْجينات غير مستقلة. فالْجينات التي تعمل في طرق الأيض نفسها، مثلًا، ستبدي بعض التبعية على المستوى الوظيفي. وفي هذه الحالات، لا تظهر نسب مندل واضحة، ولكنها ستكون موجودة، ولكن بشكل مختلف.

السّيطرة الفوقية أو السّيادة فوق التّامة في الذّرّة

بعد إعادة اكتشاف نتائج مندل، واجه العلماء الكثير من الصعوبات للحصول على النسب البسيطة التي حصل عليها مندل نفسها، خصوصًا في تزاوجات ثنائي الهجين. وغالبًا ما كان يصعب التعرف إلى الطرز الظاهرية الأربعة في تلك التزاوجات؛ لأن اثنين أو أكثر من تلك الطرز الظاهرية تبدو متشابهة.

المثال على ذلك يأتي من تحليل سلالات معينة من أنواع الذرة، *Zea mays*. بعض الأنواع التجارية تبدي صبغة بنفسجية تسمى الأنثوسيانين في غلاف بذرتها، أما الأخرى فليست كذلك. قام العالِمُ الوراثي ر. أ. إيميرسون عام 1918 بتهجين نوعين من الذرة من سلالات نقية تفتقر كلتاهما إلى الصبغة البنفسجية. وللغرابة، وجد أن أفراد F_1 جميعها أنتجت بذورًا بنفسجية.

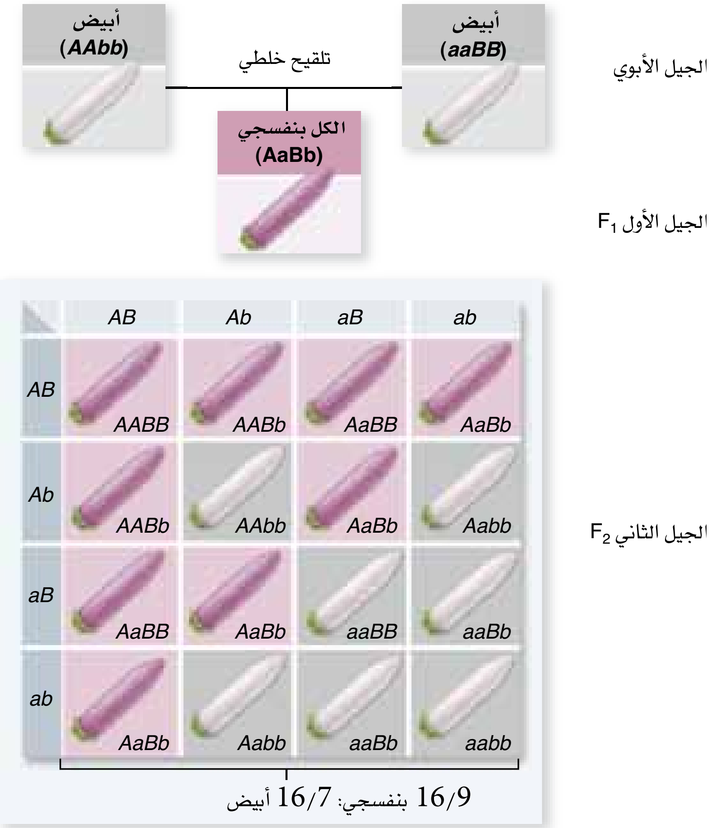
وعندما زاوج اثنين من نباتات F_1 التي تنتج الصبغة من أجل الحصول على جيل F_2، وجد أن 56% منها ينتجون الصبغة، في حين 44% لا ينتجونها، وهي نتائج لا تتطابق مع النسب المتوقعة بحسب قوانين مندل. ولهذا، استنتج إيميرسون بشكل صحيح أن هناك جينين مرتبطين بإنتاج تلك الصبغة، وأن التزاوج الثاني



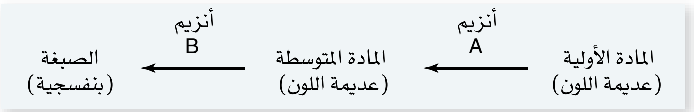
الشكل 12–15

قطة سيامية؛ يعتمد نمط لون الفراء على أليل يشفر أنزيم التايروسينيز الحساس لدرجة الحرارة.

هو عبارة عن تزاوج ثنائي الهجين. وبالرجوع إلى نظرية مندل، فإن الجاميتات في تزاوج ثنائي الهجين يمكن أن تتحد بـ 16 طريقة محتملة بالتساوي- ولهذا، فإن الأحجية الآن هي معرفة كيفية حدوث التوليفات الستة عشرة في مجموعتي الطرز الظاهرية في النسل. وقد قام إيميرسون بضرب الجزء المنتج للصبغة 0.56 في 16 ليحصل على 9. وضرب الجزء غير المنتج للصبغة 0.44 في 16 ليحصل على 7. وبذا يكون إيميرسون قد حصل على **نسبة معَدَّلَة Modified ratio** وهي 9:7 بدلًا من 9 :3: 3: 1 التي حصل عليها مندل (الشكل 12-16).



أ.



ب.

الشكل 12-16

طريقة تأثير السيادة فوق التامة على حبة الذرة

أ . تزاوج السلالات البيضاء من الذرة ينتج أفرادًا F_1 جميعها بنفسجية اللون. ولو كانت أكواز الذرة بيضاء بسبب أليل متنحٍّ لجين مفرد، فسوف نتوقع نسلًا أبيض اللون. التلقيح الذاتي لأفراد F_1 ينتج 9 بنفسجي: 7 أبيض، ويمكن أن يعزى ذلك إلى وجود جينين يقوم كلّ منهما بإنتاج أنزيم ضروري لتكوين الصبغة. وما لم يكن الأنزيمان معًا نشيطين (النبات يحتوي على أليل سائد لكل من الجينين _A_B) فلن يتم تكوين الصبغة.

ب. المسار الكيميائي الحيوي لإنتاج الصبغة عن طريق أنزيمين يشفرهما الجينان A و B.

بالإمكان تفسير هذه النسبة المعدلة إذا فكرنا في وظيفة النواتج التي تشفرها هذه الْجينات. عندما يكون هناك نواتج جينات تعمل بشكل متعاقب كما هو الحال في طرق الأيض، فإن وجود أليل ينتج أنزيمًا غير نشط مبكرًا في المسارات الأيضية سيوقف تدفق المواد خلال بقية المسار. في هذه الحالة، يصبح من الصعب التكهن ما إذا كانت الخطوات اللاحقة تعمل بشكل صحيح. هذا النوع من التفاعلات بين الْجينات، الذي يقوم في أثنائه أحد الْجينات بالتدخل في التعبير عن جين آخر يشكل أساس ظاهرة السيطرة الفوقية أو السيادة فوق التامة **Epistasis**.

يتم إنتاج صبغة الأنثوسيانين بخطوتين:

$$\text{الجزيء البادئ (عديم اللون)} \xrightarrow{\text{الأنزيم 1}} \text{المادة الوسيطة (عديم اللون)} \xrightarrow{\text{الأنزيم 2}} \text{الأنثوسيانين (بنفسجي)}$$

لإنتاج الصبغة، يجب أن يحمل النبات نسخة واحدة فعالة على الأقل من جين كلّ أنزيم. الأليل السائد يُشَفِّر الأنزيمات الفعَّالة، في حين يُشفِّر الأليل المتنحي الأنزيمات غير الفعَّالة. ومن ضمن الستة عشر طرازًا وراثيًّا المتوقع من التّوزيع العشوائي، هناك 9 طرز وراثية تحتوي على أليل واحد سائد على الأقل من كلا الجينين. وعليه، فإن هذه الطرز تنتج اللون البنفسجي. أما الطرز الوراثيّة السبعة الباقية فهي تفتقر إلى الأليلات السّائدة في أحد الموقعين أو كليهما (3 + 3+ 1 = 7) وبذا فهي تنتج نسلًا عديم اللون، وتكون المحصلة النهائية لنسب الطرز الظاهرية 9: 7، التي لاحظها إيميرسون (انظر الشكل 12-16). وعلى الرّغم من أن هذه النسبة ليست المتوقعة من التزاوج ثنائي الهجين إلا أنها تعديل للنسبة المتوقعة.

السيادة فوق التامة في كلاب الصيد

كثيرًا ما يكون لون الفراء في الحيوانات ناجمًا عن تفاعلات سيطرة فوقية بين الْجينات. فمثلًا، لون فراء كلاب الصيد اللابرادور هي نتيجة تفاعل جينين بشكل أساسي: الأول E وهو المسؤول عن تكون صبغة يوميلانين (الميلانين الحقيقي) الداكنة في الفراء. ولا يكون للكلب صاحب الطراز الجيني ee صبغة داكنة، ويكون لون فرائه أصفر. في حين يكون للكلب ذي الطراز الجيني EE أو (E___) Ee صبغة داكنة في الفراء.

أما الجين الثاني B فيحدد درجة اللون الداكن. هذا الجين يحدد توزيع الأجسام الميلانينية في الشعر. فالكلاب التي تحمل الطراز E__bb يكون لون فرائها بُنيًّا، في حين يكون لون فراء الكلاب التي تحمل الطراز الجيني E__B___ أسود.

حتى في الكلاب الصفراء، يكون للجين B بعض التأثير. فالكلاب الصفراء التي تحمل الطراز الجيني $eebb$ تبدي اللون البني على الأنف والفم، وعلى محيط العين، أما الكلاب التي تحمل الطراز الجيني eeB ___ فيكون لها صبغة سوداء في هذه الأماكن.

جينات (الوراثة متعددة الْجينات) ويستطيع جين واحد أن يؤثر في أكثر من صفة (تعدد النمط الظاهري). لبعض الْجينات أكثر من أليلين ما يؤدي إلى عدم ظهور السيادة البسيط. في السيادة غير الكاملة، يكون غير متماثل الْجينات في حالة وسطية بين متماثل الْجينات السّائدة والْمتنحّية، أما في السيادة المشتركة، فيظهر غير متماثل الْجينات كلًّا من الصّفة السّائدة والْمتنحّية. إن الْجينات لا تعمل دائمًا بشكل مستقل. وهذا بدوره يؤدي إلى تغيير في نِسب ثنائي الهجين على الرّغم من أن الأليلات تتوزع باستقلال عن بعضها في الجاميتات. في السيطرة الفوقية، أو السيادة فوق التامة يعمل أحد الْجينات على إخفاء أو عمل الْجينات الأخرى أو تغطيتها.

مراجعة المفاهيم

1-12 لغز الوراثة

إن فهمنا للوراثة نتاجٌ للملاحظات العلمية التي دوَّنها مندل من أبحاث تهجين البازيلاء.

- تنتقل الصّفات إلى النسل مباشرة، ولكنها لا تختلط بالضرورة.
- تختفي الصّفات الموروثة من أحد الأجيال لتظهر في جيل لاحق؛ أي إن الصّفات تنعزل ضمن نسل تزاوج معين.
- تظهر بعض الصّفات بشكل متكرر أكثر من صفات أخرى في النسل الناتج عن تزاوج ما.
- تضمنت تجارب مندل على تزاوجات متبادلة بين أنواع بازيلاء ذات سلالات نقية متبوعة بالإخصاب الذاتي لجيل أو أكثر.
- إن التحليل الرياضي الذي قام به مندل على نتائج تجاربه أدى إلى ظهور النموذج الوراثي الحالي.

2-12 تزاوجات أحادي الهجين (أحادي الصّفات): مبدأ الانعزال (الشكل 12-6)

تزاوجات أحادي الهجين تتعقب شكلين فقط من الصّفة الواحدة

- تتحدد الصّفات الْوراثيّة عن طريق عوامل محددة نسميها الآن الْجينات.
- الأليلات أشكال بديلة للجين، وتنتج أشكالًا بديلة من الصّفات.
- يعرف الطراز الجيني بأنه مجموعة أطقم الأليلات التي يمتلكها الفرد.
- يعرف الطراز الظاهري بأنه المظهر الطبيعي أو الصّفة التي يمكن ملاحظتها في الفرد، وتنتج من التعبير عن الطراز الجيني.
- النسل الناتج عن تزاوج الأبوين (P) هو الجيل البنوي الأول F_1.
- عند تزاوج سلالات نقية من الآباء يتم التعبيرعن الصّفة السّائدة، ولا يتم التعبير عن الصّفة البديلة أو الْمتنحّية حتى جيل F_2.
- في جيل F_2 تظهر النسب المندلية 75% سائدة و 25% متنحية، ويمكن التعبير عنها بشكل 3: 1.
- النسبة المندلية لجيل F_2 تخفي نسبة 1: 2: 1 حيث يكون $\frac{1}{4}$ الجيل من سلالات نقية سائدة، و $\frac{2}{4}$ (أو $\frac{1}{2}$) من سلالات غير نقية، $\frac{1}{4}$ الجيل من سلالات نقية متنحية.
- ينص مبدأ الانعزال على أن الأليلات البديلة للجين الواحد تنعزل عن بعضها خلال عملية تكوين الجاميتات، ويتم جمعها مرة أخرى عشوائيًّا عند الإخصاب.
- يحمل الفرد متماثل الْجينات أليلين متشابهين للجين نفسه.
- يحمل الفرد غير متماثل الْجينات أليلين مختلفين للجين نفسه.
- تَظهر الصّفة التي يحددها الأليل السائد في متماثل الْجينات السائد، وفي غير متماثل الْجينات.
- تَظهر الصّفة التي يحددها الأليل المتنحى في متماثل الْجينات المتنحي فقط.
- يُمكن التكهن بنتائج التزاوجات المندلية عن طريق مربع بانيت، أو بنظرية الاحتمالات (الشكل 12-7).
- يتم دراسة الوراثة في الإنسان باستخدام شجرة النسب.

3-12 تزاوج ثنائي الهجين: مبدأ التّوزيع الحر. (الشكل 12-10)

تتوزع أزواج الأليلات المختلفة بشكل حرّ خلال عملية الانقسام الاختزالي.

- تتعقب تزاوجات ثنائي الهجين سلوك صفتين مختلفتين خلال تزاوج واحد.
- يُظهر جيل F_1 الناتج عن تزاوج ثنائي الهجين صفتين من ضمن 4 توليفات للصفات المحتملة، ولا يحدث خلط بينها.
- يُبدي أفراد الجيل الثاني الناتج عن تزاوجٍ ثنائي الهجين 4 توليفات محتملة للصفات بنسبة 9: 3: 3: 1.
- ينص مبدأ التّوزيع المستقل على أنّ أليلات جين معين تتوزع باستقلال عن بعضها.

4-12 الاحتمالات: التكهن بنتائج التزاوجات

لأن سلوكَ الكروموسومات المختلفة خلال الانقسام الاختزالي مستقلٌّ، فإنه يمكن استخدام مبدأ الاحتمالات للتكهن بنتائج التزاوجات.

- يساعد قانونان للاحتمالات على التكهن بالطراز الجيني والطراز الظاهري الناتجين عن تزاوج أحادي الهجين.
- ينص قانون الجَمْع على أن احتمال وقوع حدثين تبادلي الاستثناء يساوي مجموع احتمال وقوع كلّ منهما.
- ينص قانون التضاعف على أن احتمال وقوع حدثين مستقلين يساوي حاصل ضرب احتمال وقوع كلّ منهما.
- تعتمد الاحتمالات الناتجة عن تزاوج ثنائي الهجين على احتمالات تزاوج أحادي الهجين وباستخدام قانون حاصل الضرب.

5-12 تزاوج اختباري: الكشف عن الطراز الجيني (الشكل 12-11)

في تزاوج اختباري، يتم تزاوج طراز جيني غير معروف مع طراز جيني متنحٍّ متماثل الْجينات.

- إذا كان الطراز الجيني غير المعروف سائدًا ومتماثل الْجينات، فإن نسل الجيل F_1 يكون مشابهًا للآباء.
- إذا كان الطراز الجيني غير المعروف غير متماثل الْجينات، فإن نسل الجيل F_1 سوف يبدي نسبة 1:1.
- تؤكد نتائج التزاوج الاختباري مبدأ الانعزال.

6-12 امتدادات مندل

توصل العلماء الذين تعاقبوا بعد مندل إلى صحة النموذج الأساسي الذي وضعه، غير أن النموذج لم يكن كاملًا، وإن الافتراضات التي وضعها لم تكن صحيحة.

- في الوراثة متعددة الْجينات، تسهم جينات عدة في الطراز الظاهري.
- تنتج كثير من الصّفات المعقدة من مساهمات تتراكم من جينات عدة ما يؤدي إلى ظهور اختلافات كَمّية متواصلة في الصّفات.
- يحدث تعدد النمط الظاهري عندما يؤثر أليل في أكثر من صفة، ويصعب التكهن بتأثيره.
- قد يكون للجين أكثر من أليلين.
- تحدث السيادة غير التامة عندما يبدي غير متماثل الْجينات طرازًا ظاهريًّا وسطيًّا، وتنتج النسبة 1: 2: 1 (الشكل 12-13).
- يُظهر كلا الأليلين في السيادة المشتركة تأثيرهما في الصّفة الْوراثيّة، حيث لا توجد سيادة لأحدهما على الآخر.
- قد تؤثر البيئة في التعبير الجيني ما يؤدي إلى ظهور اختلافات في الطراز الظاهري.
- تتفاعل الْجينات مع بعضها في السيطرة الفوقية أو السيادة فوق التامة، بحيث يقوم جين معين بالتدخل في التعبير عن جين آخر.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. النباتات ذات السلالات النقية هي التي:
   - أ . تنتج نسلًا يختلف عن الآباء.
   - ب. تشكل نسلًا هجينًا من خلال التلقيح الخلطي.
   - جـ. تنتج نسلًا يشبه الآباء دائمًا.
   - د . تستطيع أن تتكاثر مع نفسها فقط.
2. الخاصية التي ميزت أبحاث مندل عن الدراسات السابقة هي:
   - أ . استخدم مندل نباتات بازيلاء ذات سلالات نقية.
   - ب. قام مندل بعمل دراسة كمية للنتائج.
   - جـ. فحص مندل صفات مختلفة ومتعددة.
   - د . درس مندل انعزال الصّفات.
3. تزاوج أحادي الهجين:
   - أ . هو نفسه الإخصاب الذاتي.
   - ب. يفحص شكلًا واحدًا للصفة الواحدة.
   - جـ. ينتج فردًا واحدًا من النسل.
   - د . يفحص شكلي الصّفة الواحدة.
4. ظهرت أفراد جيل F_1 الناتجة عن تزاوج أحادي الهجين البنفسجية (PP) والبيضاء (pp) لنبات البازيلاء؛ لأن:
   - أ . أفراد F_1 جميعها لها زهرة بيضاء.
   - ب. أفراد F_1 لها زهرة بنفسجية فاتحة اللون أو لون خليط.
   - جـ. أفراد F_1 جميعها لها زهرة بنفسجية.
   - د . معظم أفراد F_1 ($\frac{3}{4}$) له زهرة بنفسجية بينما $\frac{1}{4}$ لها زهرة بيضاء.
5. إذا قمنا بعملية الإخصاب الذاتي لأفراد F_1 من السؤال السابق، فإن نسب الطرز الظاهرية لأفراد F_2 ستكون:
   - أ . جميعها بنفسجية.
   - ب. 1 بنفسجي: 1 أبيض.
   - جـ. 3 بنفسجي: 1 أبيض.
   - د . 3 أبيض: 1 بنفسجي.
6. واحدٌ مما يأتي ليس جزءًا من نموذج مندل الخماسي العناصر:
   - أ . الصّفات لها أشكال متبادلة (تسمى اليوم أليلات).
   - ب. ينقل الآباء صفات محددة إلى الأبناء.
   - جـ. وجود الأليل يحتم التعبير عنه.
   - د . الصّفات لا تختلط.
7. الفرد غير متماثل الْجينات هو الفرد الذي يحمل:
   - أ . طقمين مختلفين من الْجينات.
   - ب. أليلين متطابقين لجين معين.
   - جـ. أليلًا فعّالًا واحدًا.
   - د . أليلين مختلفين لجين معين.
8. يتم تحديد ________________ للمخلوق عن طريق ________________ له.
   - أ . الطراز الجيني، الطراز الظاهري.
   - ب. الطراز الظاهري، الطراز الجيني.
   - جـ. الأليلات، الطراز الظاهري.
   - د . الجيل الأول F_1، الأليلات.
9. واحدٌ مما يأتي يمثل الطراز الظاهري لحالة المهق، وهي صفة متنحية في الإنسان:
   - أ . غياب صبغة الميلانين.
   - ب. وجود أليلات غير فعالة لأنزيم التايروسينيز (محلل التايروسين).
   - جـ. غياب أنزيم التايروسينيز (محلل التايروسين) من الخلايا.
   - د . أ و ب.
10. في تزاوج ثنائي الهجين لنباتين: أحدهما له ورقة طويلة ملساء، والآخر له ورقة قصيرة شَعَرِيَّة، تنتج أفراد من F_1 لها ورقة طويلة ملساء. فإذا سمح لأفراد F_1 بالتزاوج الذاتي لإنتاج F_2 فإن نسب الطراز الظاهري لأفراد F_2 ستكون:
    - أ . 9 طويلة ملساء: 3 طويلة شَعَرِيَّة: 3 قصيرة شَعَرِيَّة: 1 قصيرة ملساء.
    - ب. 9 طويلة ملساء: 3 طويلة شَعَرِيَّة: 3 قصيرة ملساء: 1 قصيرة شَعَرِيَّة.
    - جـ. 9 قصيرة شَعَرِيَّة: 3 طويلة شَعَرِيَّة: 3 قصيرة ملساء: 1 طويلة ملساء.
    - د . 1 طويلة ملساء: 1 طويلة شَعَرِيَّة: 1 قصيرة ملساء: 1 قصيرة شَعَرِيَّة.
11. يقوم التزاوج الاختباري بتحديد ما إذا كان الفرد:
    - أ . متماثل الْجينات سائدًا أو غير متماثل الْجينات.
    - ب. متماثل الْجينات متنحيًا أو متماثل الْجينات سائدًا.
    - جـ. غير متماثل الْجينات أو متماثل الْجينات متنحيًا.
    - د . سلالة نقية.
12. صفة متعددة الْجينات هي:
    - أ . مجموعة من الطرز الظاهرية المحددة عن طريق جين معين.
    - ب. طراز ظاهري واحد محدد عن طريق أليلين.
    - جـ. طراز ظاهري واحد محدد عن طريق أكثر من جين.
    - د . مجموعة الصّفات التي يحملها الفرد.
13. عندما يؤثِّر جين معين في طرز ظاهرية عدة فإن هذا التأثير يسمى:
    - أ . السيادة المشتركة.
    - ب. السيادة فوق التامة.
    - جـ. السيادة غير التامة.
    - د . تعدد النمط الظاهري.
14. احتمال الحصول على فرد يحمل الطراز الجيني bb من تزاوج فردين يحملان الطراز الجيني Bb هو:
    - أ . $\frac{1}{2}$
    - ب. $\frac{1}{4}$
    - جـ. $\frac{1}{8}$
    - د. صفر
15. احتمال الحصول على فرد يحمل الطراز الجيني CC من تزاوج فردين يحملان الطرازين الوراثيين CC و Cc هو:
    - أ . $\frac{1}{2}$
    - ب. $\frac{1}{4}$
    - جـ. $\frac{1}{8}$
    - د. $\frac{1}{16}$

أسئلة تحدٍّ

1. صمم بانيت مربعًا للتزاوجات الآتية، ثم تنبأ بنسبة الطراز الظاهري للصفات السّائدة والْمتنحِّية. ارمز للأليلات السّائدة بحرف كبير، وللمتنحية بحرف صغير.
   - أ . تزاوج أحادي الهجين بين فردين لهما الطرازان الجينيان Aa و Aa.
   - ب. تزاوج ثنائي الهجين بين فردين لهما الطرازان الجينيان $AaBb$.
   - جـ. تزاوج ثنائي الهجين بين فردين لهما الطرازان الجينيان $AaBb$ و $aabb$.
2. استخدم مبدأ الاحتمالات للتنبؤ بالآتي:
   - أ . ما احتمال الحصول على فرد يحمل الطراز الجيني rr من إخصاب ذاتي لنبات يحمل الطراز الجيني Rr؟
   - ب. ما احتمال الحصول على نسل متماثل الْجينات متنحٍّ من تزاوج اختباري لفرد غير متماثل الْجينات؟
   - جـ. تم إخصاب نبات يحمل الطراز الجيني Gg ذاتيًّا. استخدم مبدأ الاحتمالات لتحديد نسب النسل التي سيكون لها طراز ظاهري سائد.
   - د . استخدم مبدأ الاحتمالات لتحديد نسب النسل الناتج عن تزاوج ثنائي التهجين ($GgRr \times GgRr$) الذي سيحمل الطراز الظاهري $ggR_$.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™

الفصل 13

الكروموسومات، خرائطها، والصّلة بين الانقسام الاختزالي والوراثة

Chromosomes, Mapping, and the Meiosis–Inheritance Connection

موجز المفاهيم

13-1 الارتباط بالجنس ونظرية الوراثة الْكروموسوميّة

- ربط مورجان بين وراثة صفة وكروموسومات الجنس.
- يقع الجين المسؤول عن لون العين على الكروموسوم X.

13-2 كروموسومات الْجنس وتحديد الجنس

- يحدد الكروموسوم Y صفات الذّكورة في الإنسان.
- تكشف بعض الاضطرابات الْوراثيَّة في الإنسان عن الارتباط بالجنس.
- تمنع معادلة الجرعة تضاعف نواتج الجينات المرتبطة بالجنس.
- يؤدي تثبيط فعالية الكروموسوم X إلى وراثة فسيفسائية.

13-3 استثناءات لنظرية الوراثة الْكروموسوميّة

- تُورّث جينات الميتوكوندريا من الأم.
- تُورّث جينات البلاستيدات الخضراء من أحد الأبوين.

13-4 الخرائط الْوراثيَّة

- تعمل إعادة الاتحاد الوراثي على تبادل الأليلات بين الكروموسومات المتماثلة.
- تعدّ إعادة الاتحاد أساس الخرائط الجينية.
- قد يؤدي العبور المتعدد إلى نتائج تشبه التّوزيع الْحرّ.
- يمكن استخدام التّزاوج ثلاثي النقاط لترتيب الجينات في أماكنها.
- يمكن بناء خرائط وراثيّة للمحتوى الجيني للإنسان.

13-5 أمثلة مختارة على الاضطرابات الْوراثيَّة عند الإنسان

- قد تحدث الاضطرابات الْوراثيَّة بسبب بروتينات محوّرة.
- يغير عدم انفصال الكروموسومات العدد الكروموسومي.
- تعتمد البصمة الْوراثيَّة على المنشأ الأبوي للأليلات.
- يمكن الكشف عن بعض العيوب الْوراثيَّة في المراحل المبكرة من الحمل.

مقدّمة

فتحت تجارب مندل الباب لفهم الوراثة، إلا أن كثيرًا من الأسئلة بقيت دون إجابة. في بداية القرن العشرين، لم نكن نعلم حقيقة العوامل الْوراثيَّة التي قام مندل بدراسة سلوكها في نقل الصِّفات الْوراثيَّة. فكانت الخطوة الآتية—التي شغلت كثيرًا من الباحثين في بداية القرن العشرين- توحيد المعلومات حول سلوك الكروموسومات، التي تظهر في الصورة، وعلاقتها بالوراثة. فالمبادئ التي وضعها مندل، والمتعلقة بالانعزال والتّوزيع الْحرّ مبنية على الأحداث التي تتم في أثناء عملية الانقسام الاختزالي.

إن سلوك الكروموسومات في أثناء الانقسام الاختزالي لا يفسر مبادئ مندل فحسب، بل يقودنا إلى تبني توجّه جديد مختلف لدراسة الوراثة. وتُعَدُّ القدرة على بناء خرائط جينية تبين مواقع الجينات إحدى الوسائل الفعالة التي تستخدم في التحليل الوراثي. فالوسائل المستخدمة لوضع الخرائط الجينية للذباب ومخلوقات حية أخرى، إضافة إلى وضع الخريطة الجينية للإنسان أسهمت الآن في تحديد مواقع الجينات ذات العلاقة بالأمراض الْوراثيَّة وعزلها.

13-1 الارتباط بالجنس ونظرية الوراثة الْكروموسوميّة

أبرز عالِمُ الوراثة الألماني كارل كورينز الدور المحوري للكروموسومات في عملية الوراثة من خلال إحدى نشراته العلمية التي أعادت اكتشاف أعمال مندل. ثم تبع ذلك بمدة وجيزة الملاحظات التي تبين أن الكروموسومات المتماثلة تزدوج في أثناء عملية الانقسام الاختزالي، وأدت هذه الملاحظة إلى ظهور **نظرية الوراثة الْكروموسوميّة Chromosomal theory of inheritance** التي صاغها العالم الأمريكي والتر ساتون عام 1902.

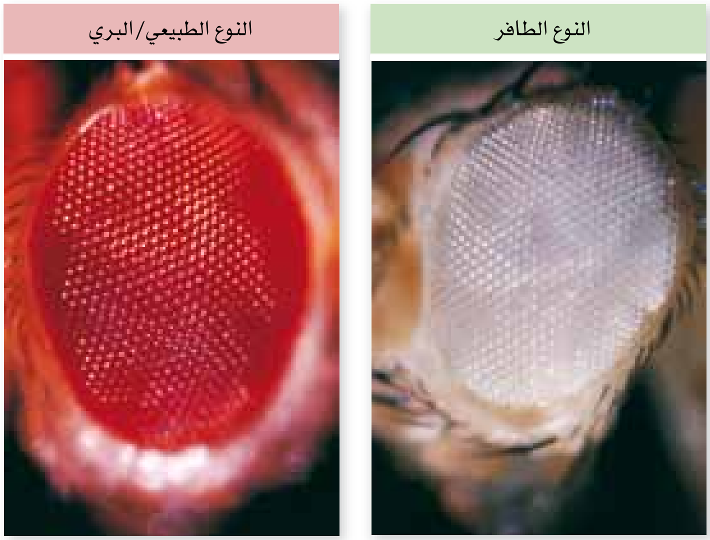
ربط مورجان بين وراثة صفة وكروموسومات الجنس

اكتشف العالِمُ توماس هانت مورجان عام 1910، من خلال الدراسة التي أجراها على ذبابة الفاكهة دروسوفيلا ميلانوجاستر *Drosophila melanogaster*، ذبابة ذكرًا لها عينان لونهما أبيض، وليس أحمر (الشكل 13-1).

فقام مباشرة بإجراء الاختبارات لمعرفة ما إذا تم توريث هذه الصّفة الجديدة بالطريقة الْمندليّة، فزاوج ذكرًا طافرًا (حدثت به طفرة) أبيض العينين مع أنثى طبيعية لها عينان حمراوان لمعرفة ما إذا كانت صفة العين الحمراء أم العين البيضاء هي السائدة. وجد مورجان أن جميع أفراد الجيل الأول F_1 ذوو عيون حمراء، واستنتج أن العين الحمراء هي الصّفة السائدة على العين البيضاء.

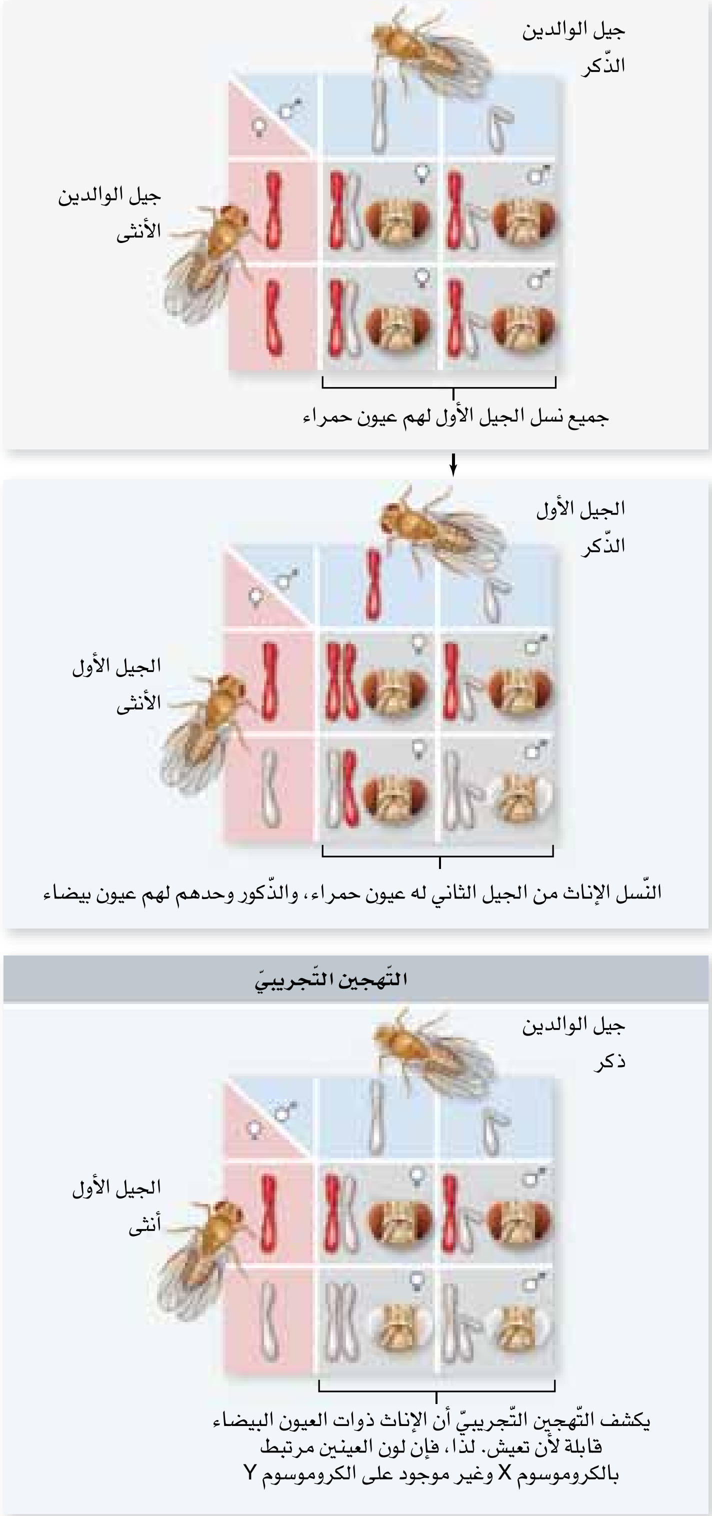
تزاوج أفراد الجيل الأول F_1

وبتتبع الطريقة التي اعتمدها مندل في إجراء التجارب، قام مورجان بمزاوجة أفراد الجيل الأول الذين يحملون صفة العين الحمراء مع بعضهم، فكانت النتيجة أنه من بين 4252 فردًا من الجيل الثاني F_2 كان هناك 782 (18%) لهم عيون بيضاء. وعلى الرغم من أن نسبة العيون الحمراء إلى العيون البيضاء في أفراد الجيل الثاني كانت أكبر من 3:1، ألا أن هذه النتيجة بينت بشكل واضح أن صفة لون العين تنعزل. ومع ذلك، بينت هذه النتيجة أمرًا آخر لم تتوقعه نظرية مندل، ألا هو أن أفراد الجيل الثاني كلّه ذوي العيون البيضاء كانوا ذكورًا (الشكل 13-2).



الشكل 13-1

العين الحمراء (الطبيعية) والعين البيضاء (الطافرة) في ذبابة الفاكهة. الطفرات عبارة عن تغيرات متوارثة في المادة الْوراثيَّة. وبدراسة النمط الوراثي لأليلات العين البيضاء والحمراء (الموجودة على كروموسوم X)، بيَّن مورجان للمرة الأولى أن الجينات موجودة على الكروموسومات.



الشكل 13-2

الأسس الْكروموسوميّة للارتباط بالجنس. تم تهجين ذكر ذبابة ذي عين بيضاء مع ذبابة أنثى ذات عين حمراء. أفراد الجيل الأول F_1 جميعهم لديهم عيون حمراء، وكما هو متوقع لأليل العين البيضاء المتنحي. في الجيل الثاني F_2، جميع الذباب ذوو العيون البيضاء هم ذكور؛ لأن الكروموسوم Y يفتقر إلى جين اللون الأبيض. لذا، فإن وراثة كروموسومات الجنس المتعلقة بلون العين، تُظهر أن جين اللون الأبيض موجود على الكروموسوم X.

التّهجين (التّلقيح) التّجريبيّ *Testcross*

حاول مورجان أن يجد تفسيرًا لهذه النتيجة، وكان أحد الاحتمالات التي وضعها هي عدم وجود ذبابات إناث ذوات عيون بيضاء، حيث قد لا تعيش مثل هذه الذبابات لسبب غير معروف. لاختبار هذه الفكرة، قام مورجان بتهجين تجريبيّ، فزاوج أفراد الجيل الأول من الإناث مع ذكور عيونهم بيضاء. كانت نتيجة هذه التجربة أن حصل على ذبابات لها عيون بيضاء وأخرى لها عيون حمراء بنسبة 1:1:1:1 تمامًا كما توقعت نظرية مندل. أي إن الذبابات الإناث ذوات العيون البيضاء موجودة فعلًا. فقام مورجان بعد ذلك بالنظر في طبيعة الكروموسومات في الذّكور وفي الإناث باحثًا عن تفسير لهذه الظاهرة.

يقع الجين المسؤول عن لون العين على الكروموسوم X

يتم تحديد جنس أفراد ذبابة الفاكهة *Drosophila* بناءً على عدد النسخ من كروموسوم معين هو **الكروموسوم X chromosome X**. فقد كشفت الملاحظات أن إناث ذبابة الدروسوفيلا لها زوج من الكروموسوم X، أما الذكور فلهم كروموسوم X واحد. لذا، فإن الكروموسوم X في الذّكور يزدوج في أثناء عملية الانقسام الاختزالي مع كروموسوم مختلف، وهو **الكروموسوم Y chromosome Y**. يسمى هذان الكروموسومان **كروموسومي الجنس Sex chromosomes** وذلك لارتباطهما بالجنس.

في أثناء الانقسام الاختزالي، تنتج إناث الدروسوفيلا نوعًا واحدًا من الجاميتات هو الذي يحمل الكروموسوم X، في حين تنتج الذّكور نوعين من الجاميتات هي التي تحمل الكروموسومين X أو Y. فإذا قام حيوان منوي يحمل الكروموسوم X بإخصاب البيضة، فإن الزيجوت الناتج سيتطور ليصبح أنثى XX، ولكن قام حيوان منوي يحمل الكروموسوم Y بإخصاب البيضة، فإن الزيجوت الناتج سيتطور ليصبح ذكرًا XY.

يكمن حل لغز مورجان في أن يكون الجين المسبب لبياض عين الذبابة محمولًا على الكروموسوم X، وليس على الكروموسوم Y. (نحن نعرف الآن أن الكروموسوم Y في الذباب لا يحمل جينات فعالة). وبناءً على ما تقدم، فإن الصّفة التي يتم تحديدها من قبل جين موجود على الكروموسوم X تسمى صفة **مرتبطة بالجنس Sex-linked**، أو مرتبطة بـ X X-linked، لأنها تعتمد على جنس الفرد. ولأن صفة اللون الأحمر سائدة على اللون الأبيض، فإننا نرى أن نتائج مورجان تتسق مع نظرية انعزال الكروموسومات الْمندليّة (الشكل 13-2).

لقد كانت تجربة مورجان من أهم التجارب في تاريخ علم الوراثة؛ إذ بينت بما لا يدع مجالًا للشك أن الجينات التي تحدد الصِّفات الْمندليّة موجودة فعلًا على الكروموسومات، كما اقترح ساتون، وأن الصِّفات الْمندليّة تنعزل في أثناء التّزاوج؛ لأن الكروموسومات المتماثلة تنفصل عند تكون الجاميتات.

اقترح والتر ساتون نظرية الوراثة الْكروموسوميّة التي تنص على أن الصِّفات الْوراثيَّة محمولة على الكروموسومات. اكتشاف توماس هَنْت مورجان لصفة العيون البيضاء في ذبابة الفاكهة سمح بربط الصِّفات بالكروموسومات؛ لأن أليلات العيون البيضاء موجودة على الكروموسوم X.

2-13 كروموسومات الجنس وتحديد الجنس

تختلف تراكيب الكروموسومات الْجنسيَّة وأعدادها باختلاف الأنواع (جدول 13-1). في ذبابة الفاكهة، تحمل الأنثى الكروموسومين XX، في حين يحمل الذّكر الكروموسومين XY، كما هو الحال في الإنسان وثدييات أخرى. أما في الطيور فيحمل الذّكر اثنين من الكروموسوم Z، في حين تحمل الأنثى الكروموسومين Z وW. بعض الحشرات كالجراد ليس لديها كروموسوم Y، فالإناث لديها الكروموسومان XX، أما الذّكور فلديها فقط الكروموسوم X ويرمز إليها XO (حيث تشير O إلى عدم وجود كروموسوم).

الجدول 13-1	تحديد الجنس في بعض المخلوقات	
	أنثى	ذكر
الإنسان، ذبابة الفاكهة	XX	XY
الطيور	ZW	ZZ
الجراد	XX	XO
نحل العسل	ثنائي العدد الكروموسومي	أحادي العدد الكروموسومي

يحدد الكروموسوم Y صفات الذّكورة في الإنسان

تعلمنا في الفصل العاشر أن الإنسان لديه 46 كروموسومًا، أو 23 زوجًا من الكروموسومات. اثنان وعشرون من هذه الأزواج متطابقة في الذّكر والأنثى وتسمى الكروموسومات **الجسمية Autosomes**. أما الزوج المتبقي فهو كروموسوم الجنس: XX في الأناث و XY في الذّكور.

الكروموسوم Y في الذّكور قصير ومكثف. ولأن هناك فقط عددًا قليلًا من الجينات التي يجري التعبير عنها على الكروموسوم Y، فإن أليلات الصِّفات المتنحية الموجودة على الكروموسوم X لدى الذّكور، ليس لديها نظير على الكروموسوم Y.

إن الترتيب المبدئي الطبيعي لنمو الجنين في الإنسان يتجه نحو تكوين الأنثى. غير أن بعض الجينات الفعالة على الكروموسوم Y، وبالأخص الجين *SRY*، هي المسؤولة عن تكوين الأجهزة التناسلية الذّكرية والأعضاء الذكرية الثانوية، منتجة خصائص الذّكورة في الإنسان. وبالنتيجة، فإن أيّ فرد لديه كروموسوم Y واحد على الأقل سيكون ذكرًا.

هناك بعض الاستثناءات لما ذكر سابقًا، وهي تقدم دعمًا لهذه الآلية في تحديد الجنس. فمثلًا، قد يتحرك جزء من الكروموسوم Y ليرتبط بالكروموسوم X ما يتسبب في تطور أفراد XX بوصفهم ذكورًا. هناك أيضًا اضطراب وراثي ينتج عنه فشل في الاستجابة لهرمونات الجنس الذكرية (متلازمة انعدام الحساسية للهرمونات الذكرية) ما يؤدي إلى نمو أفراد XY بوصفهم إناثًا. أخيرًا، فإن الطفرات التي تحدث في جين SRY تؤدي إلى نمو أفراد XY بوصفهم إناثًا.
يوجد هذا النوع من تحديد الجنس، والموجود في الإنسان أيضًا، في الثّدييّات، ولكنه ليس عامًّا في الفقريات جميعها. هناك بعض العوامل البيئية التي تؤثر في تحديد الجنس لدى بعض الفقريات مثل الأسماك والزواحف، وذلك بالتأثير في التعبير الجيني لبعض الجينات المحددة للجنس.

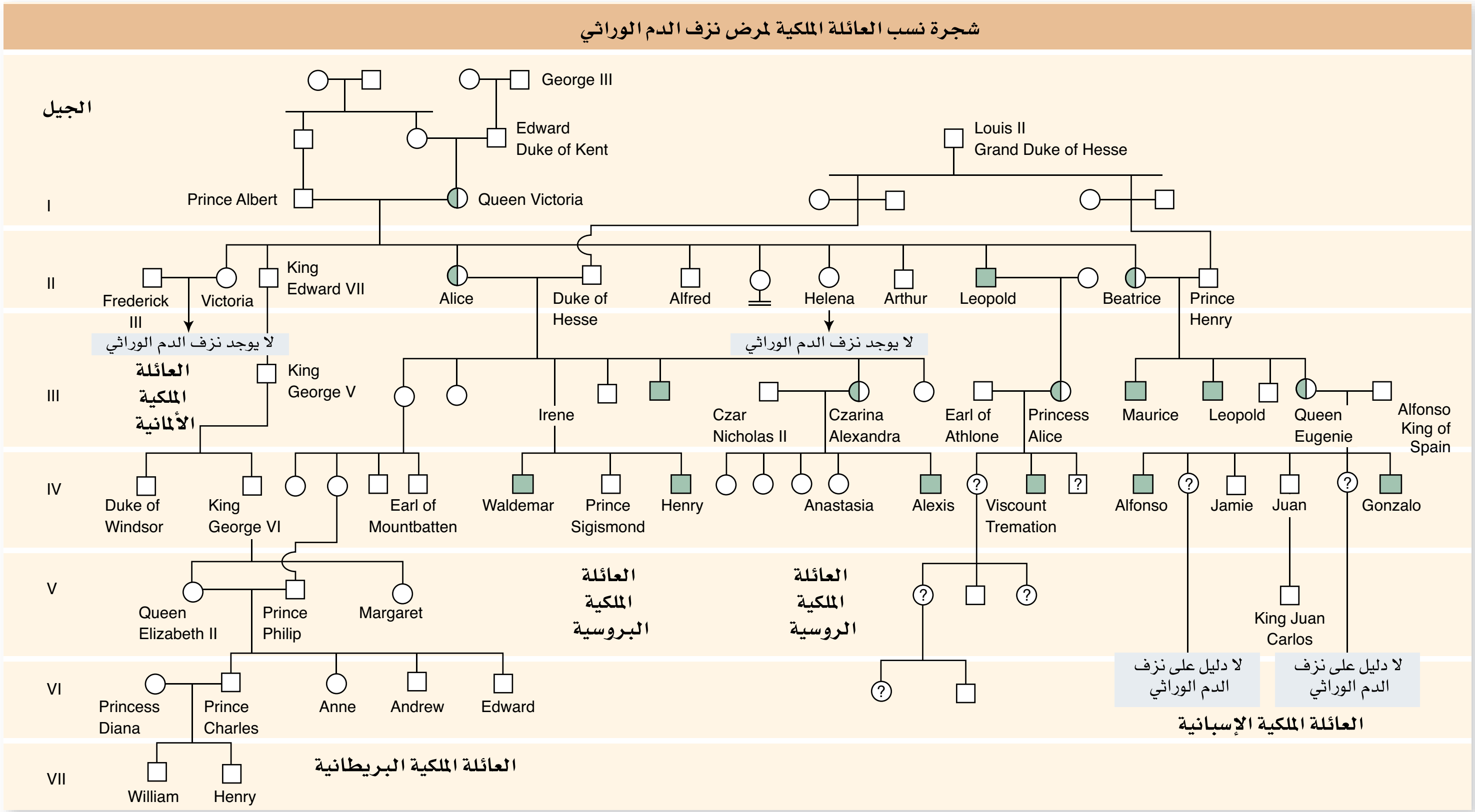
تكشف بعض الاضطرابات الوْراثيّة في الإنسان عن الارتباط بالجنس

منذ زمن بعيد، لاحظ البشر ظهور حالات تصيب الذّكور بدرجة أكبر من الإناث. فمثلًا، عمى الألوان الأحمر والأخضر حالةٌ معروفة ومنتشرة عند الرجال؛ لأن الجين المصاب يوجد على الكروموسوم X.

هناك مثال آخر، وهو مرض **نزف الدّم الوراثيّ** (الناعور) **Hemophilia** الذي ينتج عن تغير في بروتين واحد ضمن سلسلة من البروتينات المسؤولة عن تجلط الدم. لذا، فإن الأشخاص المصابين بنزف الدم الوراثي لا يتوقف لديهم نزف الدم عند تعرضهم لجرح بسيط. هذا النوع من نزف الدم الوراثي ينتج عن جين متنحٍّ مرتبط بكروموسوم X. فالنساء غير متماثلات الجينات لهذا الأليل لا يُظهرن المرض، ويُعدَدْن ناقلات له، أما الرجال الذين يرثون الكروموسوم X متنحي الأليل فإنهم يظهرون المرض.
لقد تم إدخال مرض نزف الدم الوراثي لعدد من العائلات الملكية الأوروبية عن طريق الملكة فيكتوريا ملكة إنجلترا. ولأن تلك العائلات تحتفظ بسجل نَسَب لها، فإن لدينا الآن شجرة نسب مفصلة تبين وجود هذا المرض في عشرة أحفاد من رجال العائلة، خلال الأجيال الخمسة التي أعقبت الملكة فيكتوريا (الشكل 13-3).
ورثت عائلة رومانوف الروسية مرض نزف الدم الوراثي من خلال حفيدة الملكة فيكتوريا أليكساندرا فيدوروفنا. تزوجت أليكساندرا من القيصر نيكولاس الثاني، وأنجبت منه ابنهما الوحيد أليكسس الذي كان مصابًا بالمرض. أُعدمت العائلة بأكملها في الثورة الروسية. (ولقد كشفت التقانات الوْراثيّة الحديثة لرفات المرأة التي طالما ادعت أنها أناستاسيا، البنت الناجية، أنها لا تنتمي إلى عائلة رومانوف).

الشكل 13-3

شجرة نسب العائلة الملكية لمرض نزف الدم الوراثي
الملكة فيكتوريا، التي تظهر في منتصف أسفل الصورة، كانت حاملة لمرض نزف الدم الوراثي. اثنتان من بنات الملكة الأربعة، وهما أليس وبياتريس، ورثتا أليل نزف الدم الوراثي من فيكتوريا. اثنتان من بنات أليس تقفان خلف فيكتوريا (وترتديان الفرو): الأميرة آيرين لبروسيا (اليمين) وأليكساندرا (اليسار)، التي ستصبح فيما بعد إمبراطورة روسيا. كلٌ من آيرين وأليكساندرا كانتا حاملتين لمرض نزف الدم الوراثي أيضًا. بالنظر إلى شجرة النّسَب، فإنه يظهر جليًّا أن أليس قامت بإدخال مرض نزف الدم الوراثي للعائلة الملكية الروسية والبروسية، وقامت بياتريس ابنة فيكتوريا بإدخال المرض إلى العائلة الملكية الإسبانية. نقل ليوبولد ابن فيكتوريا، وهو أيضًا ضحية لمرض نزف الدم الوراثي، المرضَ لسلالة ثالثة منحدرة من الملكة فيكتوريا. تمثل الرموز نصف المظللة الحاملين للمرض ولهم أليل طبيعي وأليل معطل؛ في حين تمثل الرموز المظللة بالكامل الأفراد المصابين بالمرض.

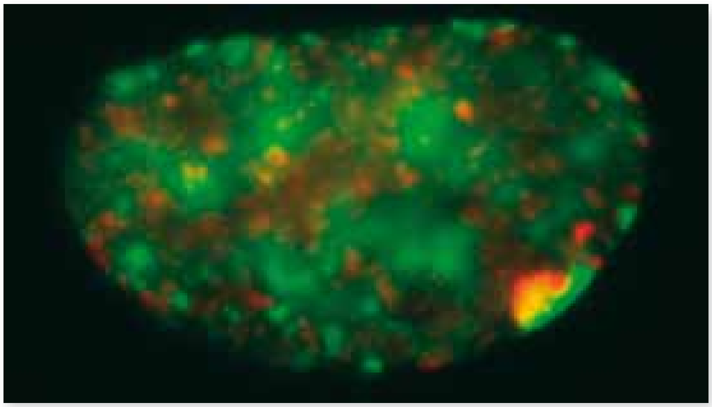


من المفارقات أن هذه الحالة لم تصب أحدًا من العائلة الملكية البريطانية؛ لأن إدوارد ابن الملكة فيكتوريا، الذي أصبح الملك إدوارد السابع، لم يستقبل أليلات نزف الدم الوراثي. وحكام بريطانيا المتعاقبين جميعهم من نسله.

معادلة الجرعة
تمنع تضاعف نواتج الجينات المرتبطة بالجنس

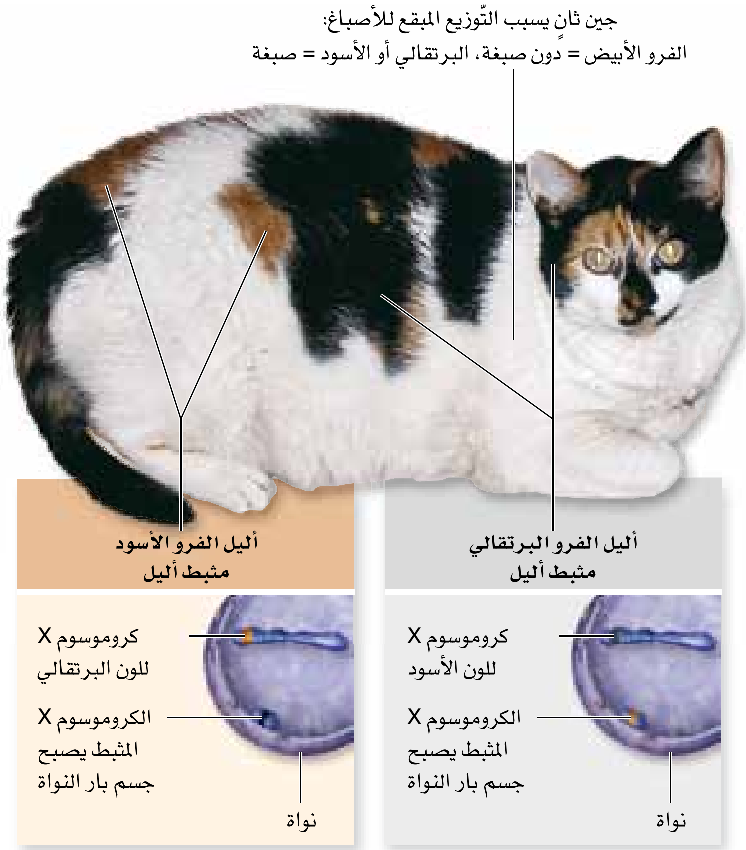
على الرغم من أن الذّكور يحملون نسخة واحدة من الكروموسوم X، وتحمل الإناث نسختين من الكروموسوم نفسه، إلا أن الإناث لا يقمن بإنتاج كمية مضاعفة من البروتينات التي تشفرها الجينات الموجودة على الكروموسوم X. عوضًا عن ذلك، فإنه يتم تثبيط نسخة من الكروموسوم X في المراحل المبكرة من عملية النمو الجنيني وتحديدًا بعد وقت قصير من تحديد الجنس. يسمى هذا التثبيط **معادلة الجرعة Dosage compensation** التي يتم من خلالها التوازن في عملية التعبير الجيني للجينات الموجودة على الكروموسومات الْجنسيَّة على الرغم من اختلاف عددها بين الذّكور والإناث. (تقوم ذبابة الدروسوفيلا بعكس ما تقدم، إذ تقوم عملية معادلة الجرعة بزيادة نواتج التعبير الجيني للجينات الموجودة على الكروموسوم X في الذّكر).

يتم انتقاء الكروموسوم X المراد تثبيطه في الإناث بشكل عشوائيّ من خلية إلى أخرى. فإذا كانت المرأة غير متماثلة الجينات لصفة مرتبطة بالجنس، فإن بعضًا من الخلايا تقوم بالتعبير الجيني لأحد الأليلات على أحد الكروموسومات X، في حين تقوم الخلايا الأخرى بالتعبير الجيني للأليل نفسه، ولكن الموجود على كروموسوم X الآخر. يكون الكروموسوم X المثبط متشكلًا بشكل مكثف، وبلون غامق، ويسمى **جسم بار Barr body** ويكون متصلًا بغشاء النواة.



تثبيط فعالية الكرموسوم X يؤدي إلى وراثة فسيفسائية

إن تثبيط الكروموسوم X للحصول على معادلة الجرعة ليس مقصورًا على الإنسان، وإنما يوجد في الثّدييّات جميعها. وتشكل الإنـاث غير متماثلة الجينات للأليلات الموجودة على الكروموسوم X **فسيفسائية الوراثة Genetic mosaics** أي إن الخلايا تقوم بالتعبير الجيني عن أليلات مختلفة، اعتمادًا على الكروموسوم المثّبط. من الأمثلة على الوراثة الفسيفسائية قطط الكاليكو التي لها فرو مبقع باللون الداكن، والبرتقالي والأبيض (الشكل 13-4). ويعود تكون اللونين الداكن والبرتقالي إلى عدم تماثل جين يوجد على الكروموسوم X وهو مسؤول عن تحديد نوع الصبغة. يقوم هذا الجين بإنتاج اللونين، فأحد الأليلين التابعين لهذا الجين يقوم بإنتاج اللون الداكن، أما الأليل الآخر فيقوم بإنتاج اللون البرتقالي. ويعزى أي



الشكل 13-4

قطط الكاليكو. القطة غير متماثلة الجينات للأليلات المسؤولة عن لون الفرو، التي تنتج إما الفرو الأسود، أو الفرو البرتقالي. يوجد هذا الجين على الكروموسوم X. لذا، فإن الفرو مختلف الألوان هو نتيجة تثبيط أحد كروموسومي X. التّوزيع المبقع للألوان ووجود اللون الأبيض هو نتيجة جين آخر له سيطرة فوقية على جين لون الفرو، ومن ثم يظهر تأثيره.

من هذه الألوان– سنشاهده في بقعة محددة – إلى تثبيط واحد من كروموسومي X: فإذا تم تثبيط الكروموسوم الذي يحمل أليل اللون البرتقالي، فإن لون الفرو سيكون داكنًا والعكس صحيح بالنسبة إلى الفرو البرتقالي.

إن توزيع الألوان بشكل بقع على الفرو، إضافة إلى وجود اللون الأبيض، دليل على وجود جين ذي سيطرة (سيادة) فوقية على جين لون الفرو (الفصل 12)؛ أي إن وجود هذا الجين الثاني ينتج توزيعًا مبقعًا للصبغة، حيث تظهر بعض المناطق فاقدة للصبغة تمامًا. وفي المناطق التي تفتقر إلى الصبغة، يحجب تأثير أيّ من أليلي اللون. ولذا يعدّ توزيع الألوان في فرو هذه القطط مثالًا واضحًا على عمليتي السيطرة الفوقية وتثبيط الكروموسوم X.

لا تمتلك المخلوقات جميعها كروموسومات الجنس نفسها. فهناك بعض الاختلاف في هذه الكروموسومات بين أجناس المخلوقات المختلفة. ويعتمد تكوين الجنس الذكري في الإنسان على الكروموسوم Y. وتُظهر ذكور XY صفات متنحية للأليلات الموجودة على الكروموسوم X مؤدية بذلك إلى وجود الوراثة المرتبطة بالجنس. تقوم إناث الثّديّيات بتثبيط أحد كروموسومات X لتحقيق التوازن في مستويات التعبير الجيني بين الذّكور والإناث. إن التثبيط العشوائي لكروموسومات X في خلايا الإناث غير متماثلة الجينات الموجودة على الكروموسوم X يؤدي إلى حدوث الوراثة الفسيفسائية.

3-13 استثناءات لنظريّة الْوراثة الْكروموسوميّة

على الرغم من أن النظرية الْكروموسوميّة تفسر معظم الوراثة، إلا أن هناك استثناءات. والسّبب في ذلك أساسًا هو وجود DNA في المحتوى الجيني لبعض العضيات، مثل الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء. لقد تم دراسة الوراثة غير الْمندليّة عن طريق العضيات بعمق من قبل العالِمة روث ساجر، التي قامت، على الرّغم من النقد الواسع، ببناء خريطة الجينات الأولى لجينات البلاستيدات الخضراء الموجودة في طحلب الكلاميدوموناس *Chlamydomonas*، أحادي الْخليّة الأخضر، في الستينيات والسبعينيات من القرن الماضي.

الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء لا تنقسم مع المحتوى الجيني في أثناء عملية الانقسام الاختزالي. لذلك، فإنّ أيّ صفة ظهرت بفعل الجينات في هذه العضيات لن تظهر الوراثة الْمندليّة.

تُورّث جينات الميتوكوندريا من الأم

تُورّث العضيات عادة من أحد الأبوين فقط، وهي الأم بشكل عام. فعند تكون الزيجوت، فإنه يستقبل عددًا متساويًا من المحتوى الجيني من كلا الأبوين، إلا أنه يحصل على الميتوكوندريا كلّها من البيضة التي تحتوي على سيتوبلازم أعلى (ومن ثم على العضيات). عند انقسام البيضة المخصّبة تنقسم عضيات الميتوكوندريا الأصلية أيضًا، ويتم توزيعها بشكل عشوائيّ.

نتيجة لذلك، بالإمكان أن نعزو وجود الميتوكوندريا في كلّ خلية من خلايا المخلوق البالغ إلى ميتوكوندريا الأم الأصليّة التي كانت موجودة في البيضة. يسمى هذا النوع من الوراثة الأحادية من الأم **الوراثة الأميّة Maternal inheritance**.

فمرض العصب البصري الوراثي لليبر Leber's Hereditary Optic Neuropathy (LHON) الذي يصيب الإنسان يظهر وراثة أميّة. الأساس الجيني لهذا المرض هو حدوث طفرة في أليل في وحدة من أنزيم نازع هيدروجين NADH. تقلل الطفرة من كفاءة انتقال الإلكترون في سلسلة نقل الإلكترون التي تحدث في الميتوكوندريا (انظر الفصل الـ7)، ما يقلل من كميةِ ATP الناتجة. بعض خلايا العصب البصري حساسة لنقص كمية ATP ما يؤدي إلى ضمور في الأعصاب.

الأم المصابة بهذا المرض ستنقله إلى نسلها كلّه، أما الأب المصاب فلن ينقله إلى أيٍّ من نسله. لاحظ أن هذه الحالة تختلف عن الوراثة المرتبطة بالجنس ؛ لأن الذّكور والإناث يتأثرون بشكل متساوٍ.

تُورّثُ جينات البلاستيدات الخضراء من أحد الأبوين

إن النسق الوراثي للبلاستيدات الخضراء عادة ما يكون من الأم أيضًا، إلا أنه في بعض الحالات يكون أبويًّا أو من كلا الأبوين، وذلك يعتمد على نوع المخلوق الحيّ. وقد افترض العالِمُ كارل كورينز عام 1909 أن البلاستيدات الخضراء هي المسؤولة عن الوراثة المبرقشة في النبات المعروف بالساعة الرابعة *Mirabilis jalapa*، (فيه أوراق خضراء وأخرى بيضاء)، وتظهر نسل هذه النبتة الصِّفات الشكلية للأم بغض النظر عن صفات الأب.

وقد ظهر من خلال أعمال العالِم ساجر على الكلاميدوموناس أن مقاومته للمضاد الحيوي ستربتومايسين ناتجة عن انتقال هذه الصّفة عن طريق DNA البلاستيدات الخضراء لواحد فقط من نوعي التّزاوج (تدعى السالب والموجب).

تحتوي العضيات كالميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء على المحتوى الجيني الخاص بهما. تنقسم هذه العضيات باستقلالية عن النواة، وتكون موجودة في سيتوبلازم البيضة. لذا، فإن وراثة صفات تلك الجينات تسمى الوراثة الأمية. وقد تكون وراثة البلاستيدات الخضراء في بعض أنواع المخلوقات أبويّة أو من كلا الأبوين.

4-13 الخرائط الْوراثيَّة

عرفنا أن الصِّفات الْمندليّة تُحددها جينات موجودة على الكروموسومات، وأن التّوزيع الْحرّ لهذه الصفات يعكس توزيعًا حرًّا للكروموسومات في أثناء الانقسام الاختزالي. هذا أمر جيد حتى الآن، إلا أن ما تقدم لا يمثل الصورة بشكل كامل. لقد عرفنا من الشكل 12-4 للصفات الْمندليّة السّبع، أنّ ستًّا منها موجودة على كروموسومات مختلفة، واثنتين موجودتان على الكروموسوم نفسه، إلا أن جميعها تظهر توزيعًا حرًّا مع بعضها. ولكن يجب ألّا تتصرف الصفتان الموجودتان على الكروموسوم نفسه كباقي الصِّفات الموجودة على كروموسومات مختلفة. في الحقيقة، تحتوي المخلوقات الحية بشكل عام على جينات تتوزع بشكل حر أكثر بكثير من عدد الكروموسومات. وهذا يعني أن التّوزيع الْحرّ لا يمكن أن يكون فقط بسبب الاصطفاف العشوائي للكروموسومات في أثناء الانقسام الاختزالي.

استقصاء

لم يفحص مندل طول النبتة وشكل قرن البازيلاء في التّزاوج ثنائي التّهجين. إن جينات هذه الصِّفات قريبة جدًا من بعضها على الكروموسوم نفسه. كيف كانت هذه الحالة ستغير نتائج مندل؟

يكمن حل هذه المشكلة في الملاحظة التي تم تقديمها (في الفصل الـ11): عملية العبور للكروموسومات المتماثلة في أثناء عملية الانقسام الاختزالي. ففي الطور التمهيدي الأول من الانقسام الاختزالي، تُظهر الكروموسومات المتماثلة تبادلًا لقطع الكروموسومات بينها بعملية العبور (الشكل 13-5). وقد رأينا (في الفصل الـ11) أن هذا جزء من الآلية التي تسمح للكروموسومات المتماثلة، لا الكروماتيدات الشقيقة، بالانفصال في أثناء الطور الانفصالي الأول.

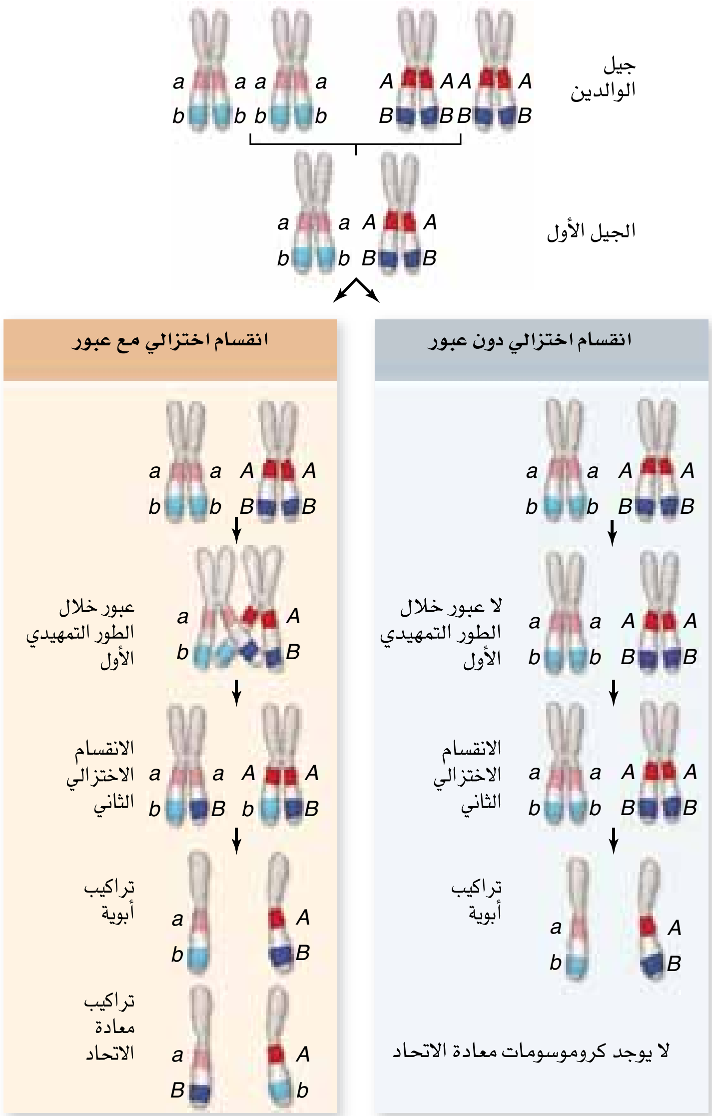
تعمل إعادة الاتحاد الوراثي على تبادل الأليلات الموجودة على الكروموسومات المتماثلة

افترض تزاوجًا ثنائي التّهجين باستخدام طريقة مندل. بتزاوج أبوين نقيي السلالة يختلفان في صفتين، فإنهما سيقومان بإنتاج نسل F_1 غير متماثل الجينات للصفتين. إذا كانت جينات هاتين الصّفتين موجودة على كروموسوم واحد، فإننا نتوقع في أثناء الانقسام الاختزالي، انعزال أليلات كلا الموقعين معًا، وتنتج جاميتات تماثل الوالدين فقط. ولكن إذا تمت عملية العبور بين الموقعين، فإن

أحد الكروموسومات المتماثلة سوف يحمل أليلًا واحدًا من كلا الوالدين، ومن ثم سوف تنتج جاميتات تجمع صفات الأبوين مجتمعة (الشكل 13-5). تسمى الجاميتات التي تحمل هذا الاتحاد الجديد من الأليلات الجاميتات معادة الاتحاد *Recombinant gametes* لأنها تتكون بإعادة اتحاد أليلات الوالدين.

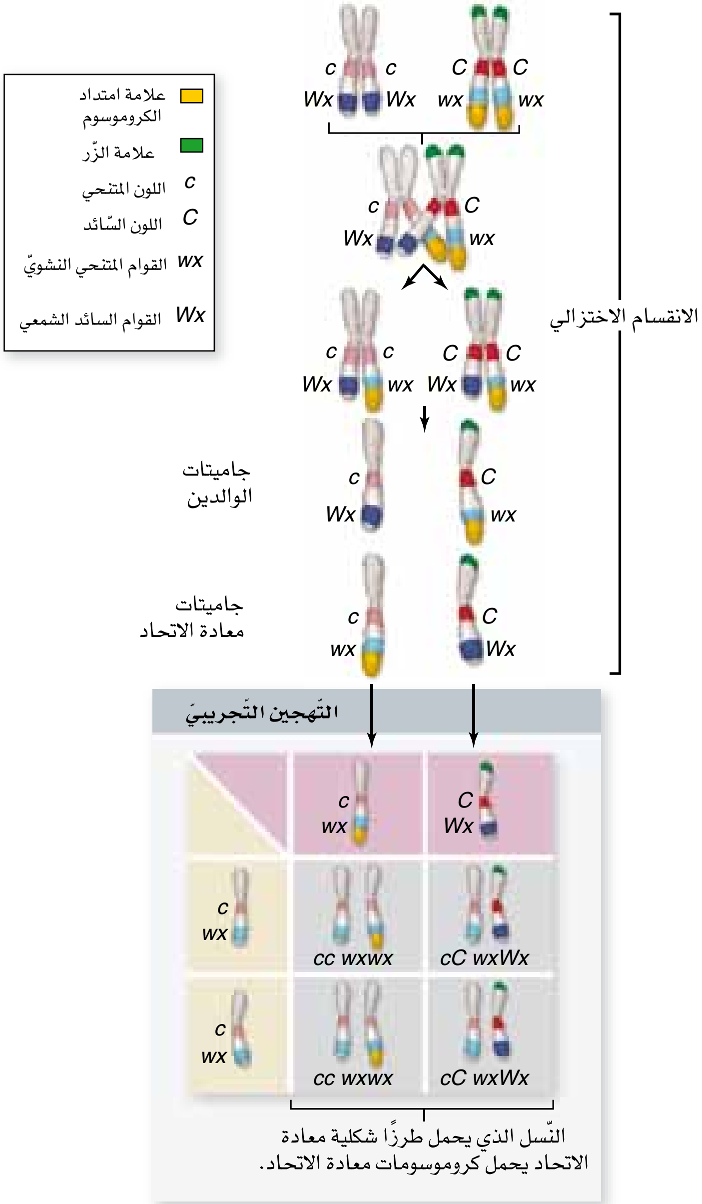
كان مورجان أول باحث قدّم الدليل على هذه الظاهرة، عندما درس ثلاثة جينات موجودة على كروموسوم X في ذبابة الفاكهة. حيث وجد فائضًا من صفات الوالدين الذي فسّر أنه بسبب وجود الجينات كلّها على الكروموسوم X ومن ثم تُورّثُ مَعَ بعضها. واقترح أن التراكيب الجينية معادة الاتحاد هي نتيجة لعملية عبور تتم بين الكروموسومات المتماثلة.

قدّمت تجارب أجراها بشكل مستقل العالِمان باربارا ماكلينتونك وهارييت كرايتون على نبات الذّرة، والعالم كيرت ستيرن على ذبابة الفاكهة الدليل على حدوث عملية تبادل فيزيائي للمادة الْوراثيَّة. ويبين (الشكل 13-6) المخطط التفصيلي لتجربة كرايتون وماكلينتوك. حيث قاما باستخدام كروموسوم لديه تغيران يمكن رؤيتها تحت المجهر: زر في أحد أطراف الكروموسوم وجزء من كروموسوم مختلف متصل بالطرف الآخر. إضافة إلى العلامات الخلوية هذه، يحمل هذا الكروموسوم علامتين جينيتين: جين يحدد صفة لون كوز الذّرة، وآخر يحدد صفة قوامه.



الشكل 13-5

يتم تبادل أليلات الكروموسومات المتماثلة من خلال عملية العبور. عندما تحدث عملية العبور بين موقعين، فإنها تؤدي إلى إنتاج كروموسومات معادة الاتحاد. إذا لم يحدث العبور، فإن الكروموسومات ستكون حاملة لتراكيب الوالدين من الأليلات.



الشكل 13-6

تجربة كرايتون وماكلينتوك. برهنت هذه التجربة أن الكروموسومات تتبادل المادة الجينية فيزيائيًّا خلال عملية إعادة الاتحاد. تم تصميم التجربة لاستخدام الاختلافات الْكروموسوميّة الظاهرة تحت المجهر، إضافة إلى جينين مختلفين على الكروموسوم نفسه. عندما تم القيام بتهجين تجريبي لنباتات غير متماثلة الجينات لعلامات جينية وملاحظة (فيزيائيّة)، فإن النّسل الذي تمت به إعادة اتحاد وراثي تبادل أيضًا العلامات الملاحظة. وهذا يبين أن الكروموسومات تتبادل المواد الْوراثيَّة فيزيائيًّا.

يحمل الكروموسوم الطويل، ذو الزر، الأليل السائد لصفة اللون (C) والأليل المتنحي الشمعي لقوام الكوز (wx). تم إنتاج أفراد غير متماثلة الجينات بها الكروموسوم المتغير بعد أن ازدوج مع كروموسوم طبيعي يحمل الأليل المتنحي عديم اللون لصفة لون الكوز (c) والأليل السائد النشوي لصفة قوامه (Wx) (انظر الشكل 13-6). تظهر هذه النباتات ملونة ونشوية؛ لأنها غير متماثلة الجينات لكلا الموقعين، وهي غير متماثلة للكروموسومين المتميزين شكلًا.

تم إجراء تهجين تجريبي لأفراد الجيل الأول F_1 لهذه النباتات مع نباتات عديمة اللون وشمعية. وقد تم تحليل النّسل من حيث إعادة الاتحاد الفيزيائي (باستخدام المجهر لرؤية الكروموسومات) وإعادة الاتحاد الوراثي (بالنظر إلى الطّراز الشكلي للنسل). والنتيجة الملاحظة كانت مدهشة: إن النّسل الذي أظهر الطّراز الشكلي جميعه معاد الاتحاد يحمل واحدة من العلامات الكروموسوميّة فقط، ما يدل على أن التبادل الفيزيائي يكون مصحوبًا بظهور طراز شكلي معاد الاتحاد.

إعادةُ الاتحاد أساسُ الخرائط الجينية

تُعَدُّ قابلية تحديد مواقع الجينات على الكروموسومات باستخدام نتائج التّهجين الوراثي واحدة من أقوى الوسائل في علم الوراثة. إن النظرة الثاقبة التي أدت إلى هذه التقنية، كغيرها من التأملات العظيمة، تبدو بسيطة جدًا وواضحة عند النظر إليها بمنظور عكسي الآن.

كان مورجان قد اقترح قبلها أن تكرار ظهور نسل معاد الاتحاد هو انعكاس ومؤشر للمواقع النسبية للجينات على الكروموسوم، التي تحمل صفات هذا النّسل. وقد وضع أحد تلاميذ مورجان وهو ألفريد ستيرتيفانت هذه الملاحظة على أساس كمّي. فقد استنتج أنه يمكن استخدام تكرار إعادة الاتحاد الملاحظ في التّزاوج بوصفه مقياسًا لبعد المسافات بين الجينات. فكلما زاد البعد الفيزيائي على الكروموسوم، زاد احتمال حدوث إعادة الاتحاد (عملية العبور) بين مواقع الجينات. وباستخدام هذا المنطق، يكون تكرار الجاميتات معادة الاتحاد المنتجة مقياسًا لبعدها عن بعضها على الكروموسوم.

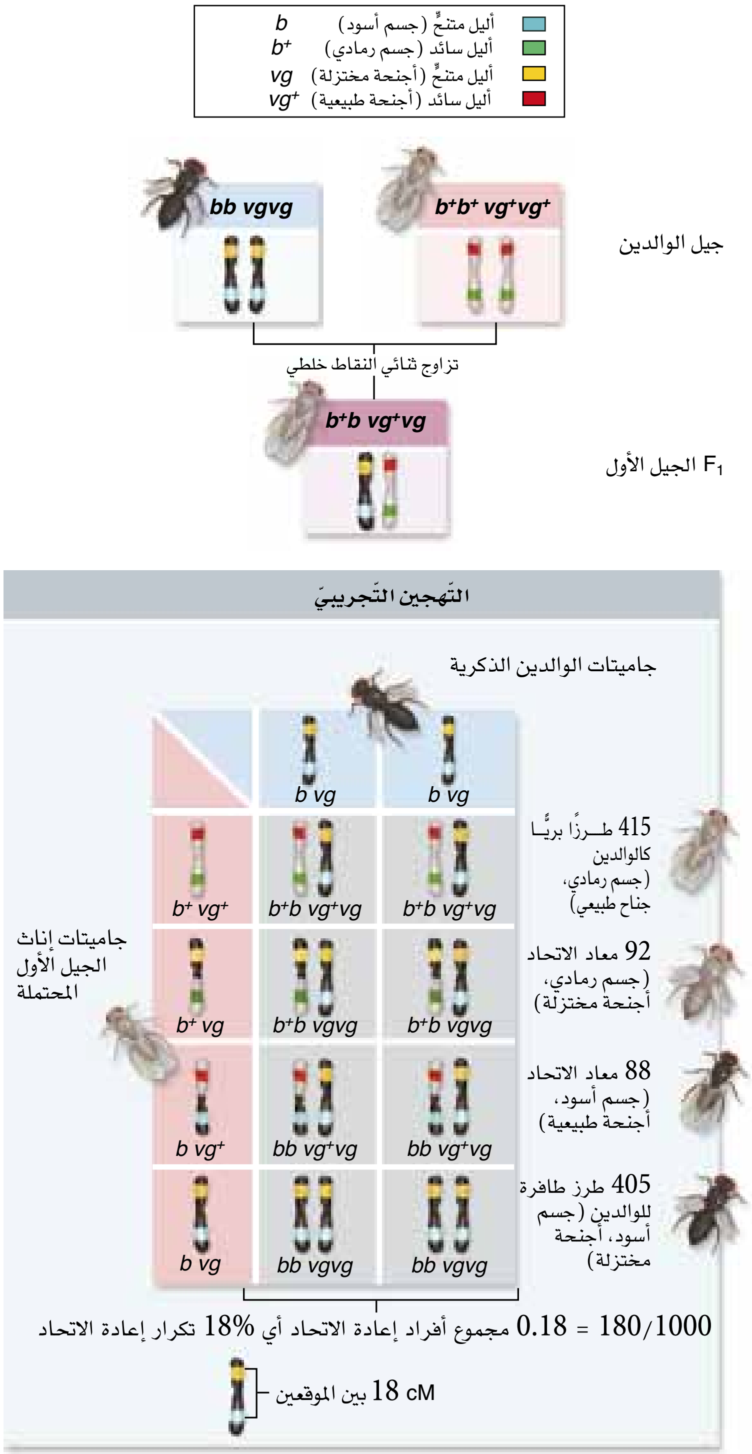
نتائج الارتباط

للتمكن من قياس تكرار إعادة الاتحاد بسهولة، استخدم الباحثون تهجينًا تجريبيًّا بدلًا من التّزاوج الخلطي لنسل الجيل الأول، وذلك لإنتاج أفراد الجيل الثاني F_2. ففي الاختبار التّجريبيّ، الذي وُصِفَ سابقًا، كانت الطرز الشكلية للنسل تعكس الجاميتات الناتجة عن أفراد الجيل الأول غير متماثلة الجينات للصفتين. وفي حالة إعادة الاتحاد، فإن النّسل الذي يظهر صفات الوالدين لم يخضع لعملية العبور والنّسل التي يظهر معاد الاتحاد خضع لعملية عبور بين الموقعين قيد الدراسة (الشكل 13-5).

وعندما تكون الجينات قريبة من بعضها، فإن عدد النّسل معاد الاتحاد يكون أقل بكثير من عدد النّسل الذي أظهر صفات الوالدين، وتسمى الجينات في هذه الحالة **جينات مرتبطة Linked genes**. ويسمى ناتج قسمة عدد النّسل معاد الاتحاد على العدد الكلي للنسل **تكرار إعادة الاتحاد Recombination frequency**. ويتم تحويل هذه القيمة إلى نسبة مئوية، حيث إن كلّ 1% من إعادة الاتحاد يمثل **وحدة خريطة Map unit**. وقد سميت هذه الوحدة بالسنتيمورجان (cM) تكريمًا للعالِم مورجان، على الرّغم من أنها تسمى كذلك وحدة خريطة (m.u).

إنشاء الخرائط

أصبح إنشاء خرائط الجينات بعدئذ طريقة بسيطة تتمثل في عمل اختبارات تجريبية لأفراد غير متماثلي الجينات لصفتين وعَدّ أفراد النّسل لتحديد نسبة إعادة الاتحاد. أفضل توضيح لذلك يكون باستخدام تزاوج ثنائي الصِّفات على سبيل المثال.



الشكل 13-7

تزاوج ثنائي النقاط لمعرفة مواقع الجينات. تزاوج ذباب متماثل الجينات للأجنحة الطويلة (vg^+) ولون الجسم الرمادي (b^+) مع ذباب متماثل الجينات للأجنحة المختزلة (vg) ولون الجسم الأسود. (b) كلٌّ من الأجنحة المختزلة واللون الأسود متنحية أمام الأجنحة الطويلة ولون الجسم الرمادي (الطّراز البري). تم اختبار أفراد الجيل الأول F_1 بالتهجين مع متماثل الجينات للأجنحة المختزلة واللون الأسود لإنتاج نسل يتم استخدامه لرسم خريطة الجينات. حُلِّلت النتائج في الشرح.

تم مزاوجة ذبابة الفاكهة متماثلة الجينات لطفرتين هما الجناحان المختزلان (vg) ولون الجسم الأسود (b)، مع ذبابة متماثلة الجينات للنوع البري، أو الأليلات الطبيعية، لهذين الجينين ($vg^+ b^+$). ومن ثم تم تزاوج تجريبي لنسل الجيل الأول غير متماثلة الجينات مع أفراد متماثلة الجينات للصفة المتنحية ($vg\ b/vg\ b$)، وتم عد النّسل الناتج (الشكل 13-7). النتائج مبينة أدناه:

الجناح المختزل، الجسم الأسود ($vg\ b$)	405 (صفات الوالدين)
الجناح الطّويل، الجسم الرّمادي ($vg^+ b^+$)	415 (صفات الوالدين)
الجناح المختزل، الجسم الرّمادي ($vg\ b^+$)	92 (معادة الاتحاد)
الجناح الطّويل، الجسم الأسود ($vg^+ b$)	88 (معادة الاتحاد)
مجموع النّسل	1000

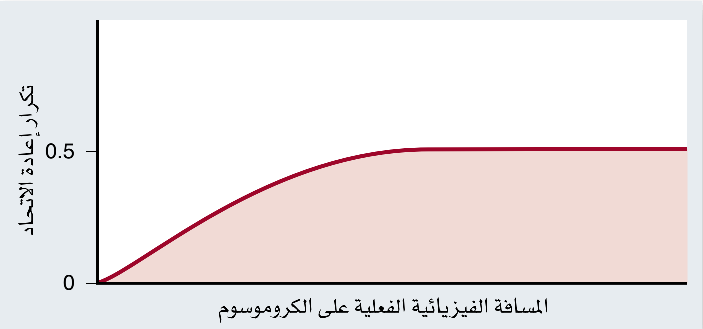
تكرار إعادة الاتحاد هي 92 + 88 مقسومًا على 1000، أو 0.18. وبتحويل هذا العدد إلى نسبة مئوية يصبح 18% cM وهي المسافة بين الموقعين على الخريطة.

قد يؤدي العبور المتعدد إلى نتائج تشبه التّوزيع الْحرّ

بازدياد المسافة الفاصلة بين الموقعين، يزداد احتمال حدوث إعادة الاتحاد بين الجينات في أثناء الانقسام الاختزالي. ولكن ماذا يحدث لو حدثت أكثر من عملية إعادة اتحاد واحدة؟

إذا حدثت عمليتا عبور بين موقعين على الكروموسومين المتماثلين، فإن التشكيلات الأبوية تُستعاد. يؤدي هذا إلى نقص تقدير المسافة الجينية الحقيقيّة؛ لأنه لا يمكن ملاحظة أحداث العبور التي تحصل جميعها. نتيجة لذلك، فإن العلاقة بين المسافة الحقيقة على كروموسوم وتكرار عملية إعادة الاتحاد ليست علاقة خطية. إنها تبدأ خطًّا مستقيمًا، ومن ثم يتناقص الميل ليتحول إلى منحنى، ثم يثبت بوصفه خطًّا مستقيمًا عند تكرار إعادة الاتحاد الذي يساوي 0.5 (الشكل 13-8).

في المسافات الطويلة، يتكرر العبور المتعدد بين المواقع. في هذه الحالة، تُنتج أعداد عمليات العبور الفردية (1، 3، 5) جاميتات معادة الاتحاد، في حين ينتج عدم حدوث العبور أو حدوثه بأعداد زوجية (0، 2، 4) جاميتات الوالدين. وفي حالة المسافات الكبيرة جدًا، تكون هذه التكرارات متساوية، مؤدية إلى عدد من الجاميتات معادة الاتحاد مساويًا لعدد الجاميتات الأبوية، وتبدي مواقع الجينات توزيعًا حرًّا مستقلًّا! هكذا استطاع مندل استخدام موقعين على الكروموسوم نفسه وجعلهما يتوزعان بشكل حر مستقل.



الشكل 13-8

العلاقة بين المسافة الحقيقية وتكرار إعادة الاتحاد. كلما زادت المسافة على الكروموسومات، لا يتم الكشف عن عمليات إعادة الاتحاد جميعها، وذلك بسبب العبور المزدوج. هذا يعطي منحنى يثبت مستواه عند 0.5.

استقصاء

ماذا كان سيلاحظ مندل في تهجين ثنائي الصّفات إذا كان موقعا الجينين يبعدان 10 cM على الكروموسوم نفسه؟ هل كانت هذه الملاحظة ستقوده إلى فكرة التّوزيع الْحرّ؟

يمكن استخدام التّزاوج ثلاثي النقاط لترتيب الجينات في أماكنها

لأن عمليات العبور المتعددة تؤدي إلى إنقاص عدد النّسل معاد الاتحاد الملاحظ، فإن المسافات الطويلة على الخريطة غير دقيقة. نتيجة لذلك، عندما يقوم علماء الوراثة بإنشاء خرائط جينية باستخدام تزاوجات ثنائية النقاط، فإن تحديد ترتيب الجينات يقود إلى مشكلة. لذا، فإن استخدام ثلاثة مواقع بدلًا من اثنين، أي تزاوجات ثلاثية النقاط، يمكن أن يكون حلًّا للمشكلة.

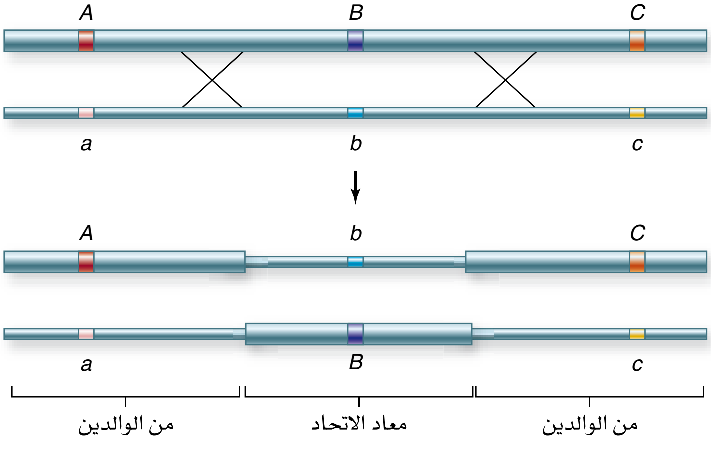
في التّزاوج ثلاثي النقاط، يسمح الجين الأوسط برؤية إعادة الاتحاد على كلا الطرفين. فمثلًا، عبوران للموقعين الخارجيين، هما فعلًا بمنزلة عبور واحد بين كلّ موقع خارجي والموقع الأوسط (الشكل 13-9).

إن احتمال حدوث عبورين يساوي حاصل ضرب احتمال كلّ عبور منهما على حدة، وكلّ احتمال منخفض نسبيًّا. لذا، وفي أي تزاوج ثلاثي النقاط، يكون النّسل الذي ينتج عن عبورين هو الأقل تكرارًا. إن تحليل هذه الأفراد لمعرفة أي المواقع معاد الاتحاد يعرِّف الموقع الأوسط بين المواقع الثلاث في التّزاوج (انظر الشكل 13-9).

ومن الناحية العملية، يستخدم علماء الوراثة التّزاوج ثلاثي النقاط لتحديد ترتيب الجينات، ثم يستخدمون بيانات تزاوج أقرب نقطتين لتحديد المسافة. يمكن معرفة المسافات البعيدة من خلال الجمع الرياضي البسيط للمسافات القصيرة. وهذا يمنع استخدام قياسات غير دقيقة من تهجين ثنائي النقاط بين مواقع بعيدة.

يمكن بناء خرائط وراثيّة للمحتوى الجيني للإنسان

يمكن تحديد مواقع الجينات في الإنسان، ولكن نحتاج إلى معلومات عن شجرة النّسَب كتلك المتعلقة بالعائلة الملكية المذكورة سابقًا. المبدأ هو نفسه -الذي



الشكل 13-9

استخدام تهجين ثلاثي النّقاط لمعرفة ترتيب الجينات. في حالة تهجين ثنائي النقاط، ستظهر المواقع الجينية الخارجية كالوالدين عند حدوث عبور مزدوج. عند إضافة موقع ثالث، ما زال من الممكن الكشف عن العبور المزدوج؛ لأن الموقع الأوسط سيكون معاد الاتحاد. هذه الدرجة من الصنف من العبور المزدوج يجب أن يكون الأقل تكرارًا، لذلك، في هذا الصنف، ومهما كان الموقع الذي يحتوي على أليلات معادة الاتحاد، يجب أن يكون في الوسط.

ينصّ على أن المسافات الجينية ما زالت تتناسب طرديًّا مع تكرار إعادة الاتحاد- ولكن يحتاج التحليل إلى بعض العمليات الإحصائية المعقدة، وجمع المعلومات لعدد من العائلات.

الصّعوبات الْمتعلقة بتحديد الخريطة الْجينية في الإنسان

بالنظر إلى الحيوانات، غير الإنسان، التي لها خرائط جينية مفصلة، نرى أن الغالبية العظمى للعلامات الجينية موجودة عند المواقع التي تسبب فيها الأليلات تغيرات شكلية، كتنوع لون العين، أو لون الجسم، أو شكل الجناح في الحشرات. أما في الإنسان، فإن هذه الأليلات عادة، ولكن ليس دائمًا، ما تكون متعلقة بمرض معين. حديثًا ومنذ مطلع ثمانينيات القرن الماضي، يقدر عدد العلامات للمحتوى الجيني للإنسان ببضع مئات. ويُعَدُّ هذا رقمًا صغيرًا جدًا مقارنة بمحتوى الإنسان الجيني الكبير جدًا، ولا يكفي لتغطية مواقع الجينات بشكل مكثف لاستخدامها في رسم الخريطة.

هناك اعتبار آخر، وهو أن الأليلات المسببة للأمراض، التي نتمنى أن نحدد مواقعها على الخريطة، موجودة بتكرارات ضئيلة في السّكان. فمن غير المحتمل أن توجد عائلة واحدة تحمل كثيرًا من أليلات الأمراض، بحيث يسمح الانعزال الْحرّ لها في وضع الخريطة الْجينيّة.

علامات مجهولة

لقد تغيرت هذه الظاهرة مع ظهور **العلامات المجهولة Anonymous markers**، وهي علامات جينية يمكن الكشف عنها باستخدام تقنيات البيولوجيا الجزيئية، ولكنها لا تسبب ظهور طراز شكلي ملحوظ. تطورت طبيعة هذه العلامات مع التقنية، ما أدى إلى ظهور مجموعة من العلامات المعيارية متناثرة خلال المحتوى الجيني. ويمكن الكشف عن هذه العلامات باستخدام تقنيات أوتوماتيكية سهلة، وإن لها كثافة عالية نسبيًّا. نتيجة لذلك التحليل، فإن لدى علماء الوراثة الآن بضعة آلاف من العلامات للعمل بها بدل المئات، وقد أنتجوا خريطة جينية للإنسان كان من المستحيل التفكير فيها منذ 25 سنة (الشكل 13-10). (ستتعلم في الفصول الآتية من هذه الوحدة، بعض تقنيات البيولوجيا الجزيئية التي تم تطويرها لاستخدامها مع المحتوى الجيني).

التّعدد الشّكليّ للنيكليوتيد الواحد (*SNPs*)

يمكن استخدام المعلومات التي نتجت عن معرفة تسلسل القواعد النيتروجينية للمحتوى الجيني في الإنسان لمعرفة ووضع خريطة للقاعدة النيتروجينية الواحدة التي تختلف بين الأفراد. إن أيّ اختلاف بين الأفراد في المجموعة السكانية يُسمى التّعدد الشّكليّ *Polymorphisms*؛ ويسمى التّعدد الشّكليّ المؤثّر في قاعدة واحدة من موقع جيني **التّعدد الشّكليّ للنيكليوتيد الواحد Single-nucleotide polymorphisms (SNPs)**. وقد تم التعرف إلى مليونين من هذه الاختلافات ووضعها على خريطة الإنسان الجينية، وعلى تعاقب المحتوى الجيني له. وسيمنح هذا التقدم المتتابع للتقنيات الحل النهائي للتحليل الوراثي.

الشكل 13-10

الخريطة الجينية لكروموسوم X في الإنسان. هذه خريطة جزئية للكروموسوم X في الإنسان، وتحتاج الخريطة الأكثر تفصيلًا إلى شكل أكبر. تمثل الأشرطة السوداء أنماط صبغة يمكن أن تظهر تحت المجهر، ويمثل التخصر السنترومير. كشف تحليل تسلسل قواعد الكروموسوم X أن هناك 1098 جينًا موجودًا عليه. وربما لكثير من هذه الجينات أليلات طافرة مسببة للأمراض. هناك 59 مرضًا موضحة، ويمكن تتبعها إلى قطع محددة على الكروموسوم X (مشار إليها بأقواس) عن طريق تحليل أنماط وراثة لأشخاص مصابين وغير مصابين.

ويطبق الاتجاه الحديث لوضع الخرائط الجينية على أكثر من هذا العدد الصغير من الجينات التي تبدي وراثة مندلية بسيطة. وقد فتح تفصيل الخرائط الجينية العالي، ووصف ملايين التعدد الشكلي للنيوكليوتيد الواحد، احتمال القدرة على وصف الصِّفات الكمية المعقدة في الإنسان بشكل جيد.

وعلى مستوى التطبيقي الحالي، استخدمت أنواع العلامات الجزيئية التي وصفت سابقًا في التحليل القضائي. وعلى الرّغم من عدم سرعتها، كما تجعلنا بعض البرامج التلفزيونية نعتقد، إلا أنها تسمح باختبار DNA سريع في عينات مسرح الجرائم للمساعدة على تجريم المشتبه فيهم أو تبرئتهم، ولاختبار نسب الأبوة كذلك.

استفادت الخرائط الجينية إيجابيًا من ظاهرة العبور في أثناء الانقسام الاختزالي، حيث يتم تبادل الأليلات بين الكروموسومات المتماثلة. إن الجينات القريبة من بعضها توصف بالمرتبطة، وتظهر تكرارًا أكبر للأنواع الأبوية خلال الاختبار التّجريبيّ. إن تكرار إعادة الاتحاد بسبب العبور يمثل مقياسًا للمسافات الجينية. فالمواقع البعيدة عن بعضها سيحدث بينها عبور متعدد. وهذا بدوره يمكن أن يؤدي إلى التّوزيع الْحرّ المستقل للمواقع على الكروموسوم نفسه.

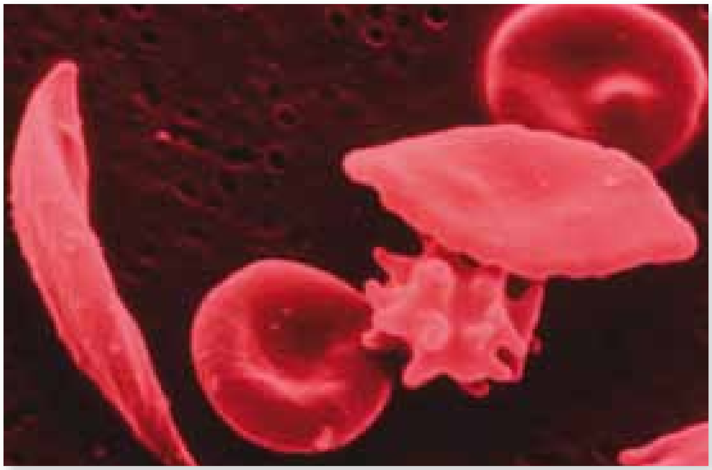
5-13 أمثلة مختارة على الاضطرابات الْوراثيَّة عند الإنسان

عُرفت الأمراض الْوراثيَّة السّارية في العائلات منذ وقت طويل؛ ابتداءً من المهاق غير القاتل، أو المرض المسبب للموت المبكر، مثل مرض هنتنجتون، وكلاهما مرض استشهد به سابقًا كمثال على الصِّفات المتنحية والسائدة في الإنسان. سوف نستعرض أنواع التغيرات الْوراثيَّة التي تسبب مثل هذه الاضطرابات والأمراض. وهذا يتراوح من تغيير لقاعدة واحدة إلى الفقدان الكامل لجزء من المادة الْوراثيَّة، أو فقدان الكروموسوم كاملًا. في هذا القسم، سنناقش بعض الاضطرابات الْوراثيَّة الموجودة في مجتمعات الْبشر.

قد تحدث الاضطرابات الْوراثيَّة بسبب بروتينات مُحوَّرة

يؤدي التغير الذي يحدث لحمض أميني واحد في البروتين إلى طراز شكلي مرضي. وكما سترى (في الفصل الـ 14)، غالبًا ما يحدث هذا الوضع نتيجة تغير في قاعدة واحدة من سلسلة DNA المنتجة لهذا البروتين. ويعرض (الجدول 13-2) عينة صغيرة من الأمراض الناتجة بسبب تغيرات في أليلات جين واحد.

يُعَدّ مرض **فقر الدم المنجلي Sickle cell anemia** المرض الأول الذي عُرِفَ أنه يحدث بسبب حدوث تَغَيُّر كهذا في الإنسان. يحدث هذا المرض بسبب عطل في جزيء الهيموجلوبين الحامل للأكسجين، فيؤدي إلى تعذر إيصال الأكسجين إلى الأنسجة. تلتصق جزيئات الهيموجلوبين المعطلة (غير الطبيعية) مع بعضها منتجة تركيبًا شبه عصوي جامدًا يُغَيِّر شكل خلايا الدم الحمراء الحاملة للهيموجلوبين. وتأخذ خلايا الدم الحمراء شكلا مُمَيّزًا قاد إلى تسميتها الخلايا الْمنجليّة (الشكل 13-11).



الشّكل 13-11

فقر الدم الْمنجليّ. عند الأشخاص متماثلي الجينات لصفة الخلايا الْمنجليّة، تكون أشكال كثير من خلايا الدم الحمراء منجلية أو غير منتظمة، كالخلية التي تظهر في أقصى يمين الصورة.

الجدول 13-2 بعض الأمراض الْوراثيَّة المهمة

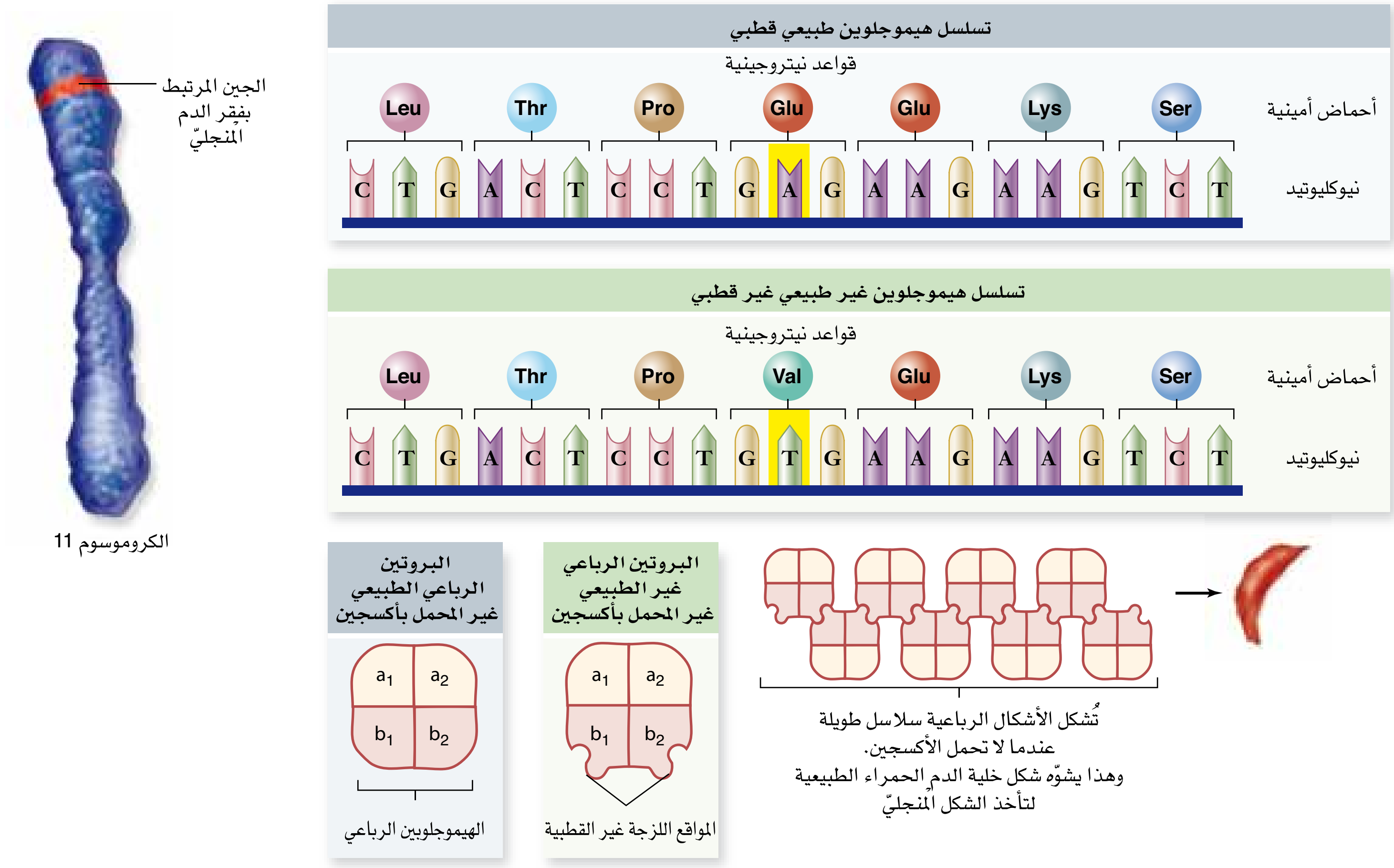
المرض	الأعراض	العيوب	سائد / متنحٍ	التكرار ضمن ولادات الإنسان
التّليف الكيسيّ Cystic fibrosis	المخاط الذي يسد الرئتين، والكبد، والبنكرياس	فشل نقل أيونات الكلور	متنحٍّ	1 / 2500 (القوقازيون)
فقر الدم الْمنجليّ Sickle cell anemia	دورة دموية ضعيفة	هيموجلوبين غير طبيعي	متنحٍّ	1 / 600 (الأفارقة الأمريكيون)
مرض تاي–ساكس Tay-Sachs disease	تلف الجهاز العصبي المركزي في مرحلة الطفولة	عطل في أنزيم (الهكسوزأمينيديز أ)	متنحٍّ	1 / 3500 (اليهود الأشكناز)
فينيل كيتونيوريا Phenylketonuria	عدم نمو الدماغ في مرحلة الطفولة	عطل في أنزيم فينيل ألانين هيدروكسيليز	متنحٍّ	1 / 12,000
نزف الدم الوراثي Hemopilia	فشل تجلط الدم	عطل في عامل تجلط الدم رقم 8	مرتبط بـ X متنحٍّ	1 / 10,000 (ذكور القوقازيين)
مرض هنتنجتون Huntington disease	تلف أنسجة الدماغ تدريجيًا في منتصف العمر	إنتاج مثبط لعمليات الأيض في الدماغ	سائد	1 / 24,000
ضمور العضلات (دوشين) Muscular dystrophy (Duchenne)	ضمور العضلات وهزالها	تآكل الميلين المغطي للأعصاب المحفزة للعضلات	مرتبط بـ X متنحٍّ	1 / 3700 (الذّكور)
فرط الكوليستيرول في الدم Hypercholesterolemia	زيادة الكوليستيرول في الدم المؤدي إلى أمراض القلب	مستقبلات كوليسترول غير طبيعية على سطح الْخليّة	سائد	1 / 500

يظهر الأفراد ذوو خلايا الدم الحمراء الْمنجليّة أعراضًا مرضيّة تبرز على مدد متقطّعة، وإن أعمارهم عادة ما تكون قصيرة. وعلى المستوى الجزيئي، تنتج هذه الحالة عن تغير حمض أميني واحد رقمه 146 في سلسلة بروتين بيتا-جلوبين، وهو حمض جلوتاميك إلى حمض أميني آخر وهو فالين. إن موقع الحمض الأميني المعطل ليس في موقع ارتباط الأكسجين بالبروتين، لكن لهذا التغير تأثير كارثي في وظيفة الهيموجلوبين. يؤدي استبدال حمض جلوتاميك الذي يحمل شحنة كهربائية بحمض فالين، غير القطبي على سطح البروتين، إلى جعل البروتين لزجًا. يكمن السبب في هذه اللزوجة إلى قابلية الأحماض الأمينية غير القطبية للتجمع معًا في المحاليل المعتمدة على الماء مثل بلازما الدم، مؤديًا إلى تراكيب عصوية جامدة في خلايا الدم الحمراء الْمنجليّة (الشكل 13-12).

لا يمكن تمييز الأشخاص غير متماثلي الجينات لأليل الْخليّة الْمنجليّة عن الأشخاص الطّبيعيين في البيئة التي يتوافر فيها الأكسجين بنسبة طبيعية، مع أن خلايا دمهم الحمراء تظهر انخفاضًا في قابلية نقل الأكسجين.

يكثر أليل الْخليّة الْمنجليّة في الأشخاص من أصول إفريقيّة. وقد تصل نسبة غير متماثلي الجينات لهذه الصّفة إلى 45% في بعض المناطق في إفريقيا، وتصل نسبة متماثلي الجينات إلى 6%. وتُعَدُّ نسبة غير متماثلي الجينات أعلى مما يُعْتقد أنه حدث بمحض المصادفة. ولقد تبين أن الأشخاص غير متماثلي الجينات يظهرون مناعة للطفيل الذي يعيش بالدم والمسبب لمرض الملاريا. ويكثر حدوث أليل الْخليّة الْمنجليّة في مناطق إفريقيا الوسطى التي يستوطن فيها مرض الملاريا.

لا يُعَدُّ أليل الْخليّة الْمنجليّة نهاية الموضوع بالنسبة إلى جين بيتا-جلوبين؛ حيث تم ملاحظة عددٍ كبيرٍ من التغيرات في هذا الجين التي تؤدي إلى فقر الدم. وفي الحقيقة، تم فهرسة أكثر من 700 تغاير تركيبي بالنسبة إلى جزيء الهيموجلوبين المكون من سلسلتي ألفا-جلوبين وسلسلتي من بيتا-جلوبين. ويقدر أن هناك 7% من البشر في العالم حاملين لاضطرابات وراثيّة مختلفة في جزيء الهيموجلوبين. لقد فهرست قاعدةُ بيانات الطفرات الجينية في الإنسان، طبيعةَ كثير من أليلات الأمراض، ومن ضمنها أليل الْخليّة الْمنجليّة. وتبدي الغالبية العظمى من الأليلات تغيّرات بسيطة. هناك نحو 60% من الأليلات الموجودة في قاعدة بيانات الطفرات لجين الإنسان التي يبلغ عددها 28,000 أليل تقريبًا، تحدث نتيجة



الشكل 13-12

يحدث مرض فقر الدم الْمنجليّ نتيجة بروتين مغيّر. يتركب جزيء الهيموجلوبين الرباعي من سلسلتي ألفا-جلوبين (α) وسلسلتي بيتا-جلوبين (β). تسلسلات هذا البروتين مشفرة في DNA في مجموعات من ثلاث قواعد نيتروجينية (الفصل 15 يفصل الشيفرة الْوراثيَّة). لدى أليل الْخليّة الْمنجليّة لجين بيتا-جلوبين تغير واحد في تسلسل DNA يُنتج استبدال الحمض الأميني فالين بالحمض الأميني جلوتاميك. الفالين حمض أميني يُوجد مناطق غير محبة للماء على سطح البروتين التي تكون «لزجة». عند الأشخاص المصابين بفقر الدم الْمنجليّ، تكوِّن سلاسل بيتا-جلوبين الطافرة سلاسل طويلة ما يؤدي إلى تشويه شكل خلية الدم الحمراء.

استبدال قاعدة واحدة. وإن هناك 23% أخرى تحدث نتيجة إدخال أو حذف لأقل من 20 قاعدة. أما باقي الأليلات فيحدث فيها تغيرات معقدة. ومن الواضح أن التغيرات البسيطة في الجينات لها تأثير كبير وعميق.

يُغَيِّرُ عدمُ انفصال الكروموسومات العددَ الكروموسوميّ

يُسمّى فشل الكروموسومات المتماثلة أو الكروماتيدات الشقيقة في الانفصال عند عملية الانقسام الاختزالي **عدم الانفصال Nondisjunction**. ويؤدي هذا الفشل إلى كسب كروموسوم أو خسارته، وهي حالة تسمى **اختلال تضاعف العدد الكروموسومي Aneuploidy**. ويُعَدُّ تكرار اختلال تضاعف العدد الكروموسومي في الإنسان عاليًا بشكل مدهش، ويحدث بنسبة 5% من الحالات.

عدم انفصال الْكروموسومات الجسميّة

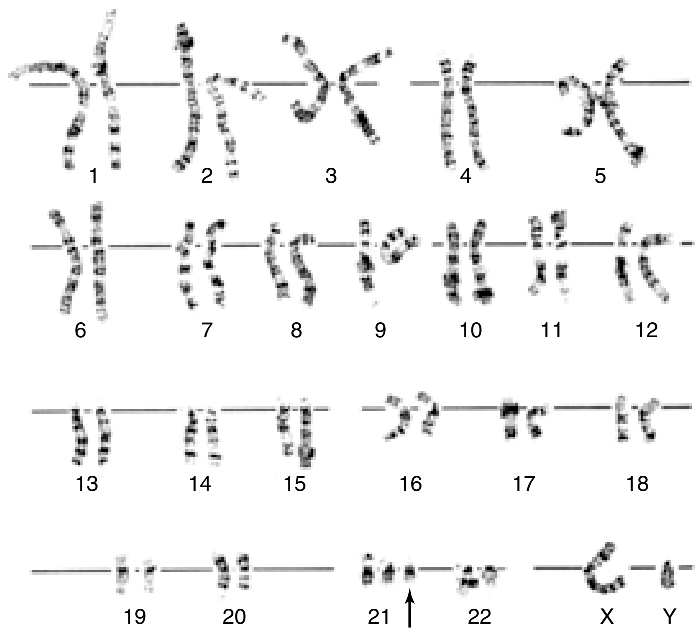
يُسمى الإنسان الذي فقد نسخة من كروموسوم جسمي واحد **أحادي النسخة الْكروموسوميّة الجسمية Monosomic**، وعادة ما يموت في المراحل المبكرة من التكوين الجنيني. ويموت الإنسان أيضًا في معظم الحالات التي يكسب فيها كروموسومًا جسميًّا إضافيًّا، ويسمى **ثلاثي النسخة الْكروموسوميّة الجسمية Trisomic**. وأظهرت النتائج أن 35% من حالات الإجهاض التلقائي تحدث بسبب اختلال العدد الكروموسومي.

غير أن أصغر خمسة كروموسومات الجسمية في الإنسان –التي تحمل رقم 13، 15، 18، 21، و 22 – يمكن أن تكون بثلاث نسخ، ولا تسبب موت الشّخص على الأقل لبعض الوقت. يؤدي وجود كروموسوم 13، أو 15، أو 18 إضافي إلى حدوث عيوب خلقية بالغة، وعادة ما يموت المولود خلال شهور عدة. وفي المقابل، يعيش الأشخاص الذين لديهم نسخة إضافية من الكروموسومين 21 و 22 إلى مرحلة البلوغ. عند هؤلاء الناس، يكون نمو الهيكل العظمي بطيئًا، ولذلك غالبًا ما يكونون قصيري القامة وعضلاتهم ضعيفة. ويتأثر نمو الدّماغ أيضًا، إضافة إلى أن الأطفال ثلاثيي النسخة الْكروموسوميّة للكروموسوم رقم 21 متخلفون عقليًّا لدرجة معينة.

وعام 1866، تم وصف العيب الخلقي الناتج عن ثلاثية النسخة الْكروموسوميّة للكروموسوم رقم 21 من قبل العالِم لانجدون داون؛ ولهذا السبب سميت الحالة **بمتلازمة داون Down syndrome**. يظهر طفل واحد من بين 750 طفلًا متلازمة داون، ويكون التكرار متقاربًا في المجموعات العرقية جميعها. وتحدث حالات مشابهة في الشمبانزي وغيره من الرئيسيات.

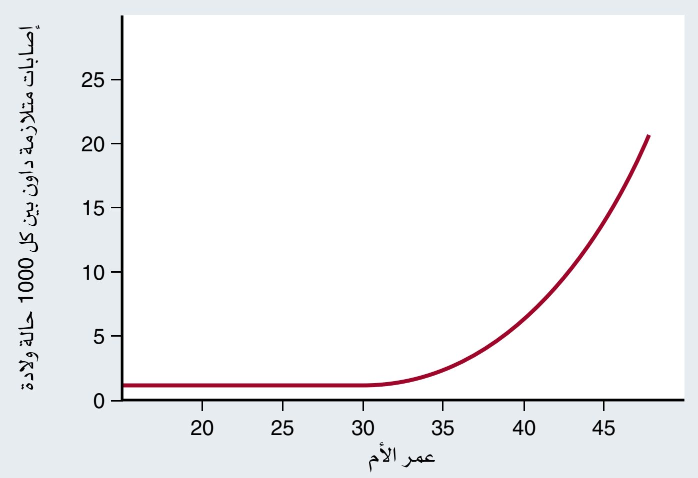
يحدث هذا العيب في الإنسان عندما يوجد جزء معين صغير من الكروموسوم رقم 21 بثلاث نسخ بدلًا من نسختين. ففي 97% من الحالات المدروسة، كان الكروموسوم 21 كله موجودًا بثلاث نسخ. أما في 3% الباقية، فقد أضيف جزء صغير من الكروموسوم 21 يحتوي على القطعة الفعالة إلى كروموسوم آخر عن طريق عملية تسمى الانتقال *Translocation* (انظر الفصل 15)؛ ويوجد هذا الجزء مع النسختين الطبيعيتين للكروموسوم 21. وتسمى الحالة الأخيرة متلازمة داون الانتقالية *Translocation Down syndrome*.

تصل خطورة إنجاب طفل، في حالة الأمهات صغيرات السن (أقل من 20 سنة)، لديه متلازمة داون إلى 1 لكلّ 1700، في حين تزداد لتصبح 1 لكلّ 1400، عند الأمهات اللاتي تتراوح أعمارهن بين 20 و 30 سنة. أما الأمهات ما بين 30 و35 سنة، فإنها تزداد لتصبح 1 لكلّ 750، ويكون أخطرها عند الأمهات اللاتي تزيد أعمارهن على 45 سنة، فتكون 1 لكلّ 16 (الشكل 13–14).



الشكل 13–13

متلازمة داون. كما يظهر هذا النمط النووي Karyotype لذكر، فإن متلازمة داون مرتبطة بثلاث نسخ من الكروموسوم 21 (يشير السهم إلى النسخة الثالثة من الكروموسوم 21).



الشكل 13–14

العلاقة بين عمر الأم، واحتمال الإصابة بمتلازمة داون. كلما كبرت المرأة في السن، تزيد احتمالات إنجابها طفلًا مصابًا بمتلازمة داون. بعد أن تصل المرأة سن 35، يزداد تكرار متلازمة داون بشكل سريع.

؟ استقصاء

خلال مدة خمس سنوات من عمر 20 إلى 25، تزداد نسبة حدوث متلازمة داون بمقدار 0.1 لكلّ 1000؛ في حين تزداد النسبة لتصبح 8.0 لكلّ 1000، خلال مدة خمس سنوات من عمر 35 إلى 40، أي أكبر بثمانين مرة. فإذا كانت المدة العمرية متساوية في كلتا المجموعتين، ما التغيرات التي تعلّل هذه الزّيادة؟

إن حالات عدم الانفصال الأولية في النّساء شائعة بشكل أكبر منها في الرّجال، والسّبب في ذلك يعود إلى أن البيوض التي تنتجها المرأة منذ ولادتها جميعها يتم تكوينها حتى تصل مرحلة الطّور التمهيدي من الانقسام الاختزالي الأول. وفي الوقت الذي يكون للمرأة فيه أطفال، يكون عمر البيضة مساويًا لعمرها. ولذلك تكون الفرصة أكبر لحدوث مشكلات مختلفة الأشكال في أثناء انقسام الْخليّة، بما في ذلك، المشكلات التي تحدث بسبب عدم الانفصال الأوليّ، ولتتراكم مع الوقت في جاميتات الأنثى. وفي المقابل، ينتج الرّجال حيوانات منوية بشكل يومي. ولهذا السبب، يكون عمر الأم عاملًا مهمًّا أكثر من عمر الأب إذا رغب الزوجان في الإنجاب.

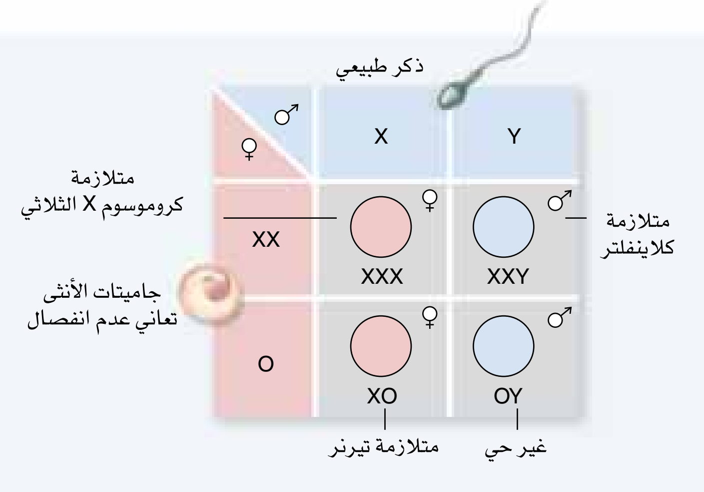
عدم انفصال كروموسومات الْجنس

لا يظهر الأشخاص الذين يكسبون أو يفقدون كروموسومًا جنسيًّا عيوبًا خلقية خطيرة كتلك الناتجة عن التغيرات نفسها في الكروموسومات الجسمية. وعلى الرّغم من أن هؤلاء الأشخاص قد يظهرون بعضًا من الصّفات غير الطّبيعيّة، إلا أنهم عادة ما يصلون إلى مرحلة البلوغ، ويكونون قادرين على الإنجاب في بعض الحالات.

عدم انفصال الكروموسوم X chromosome nondisjunction X

عندما تفشل كروموسومات X في الانفصال عند عملية الانقسام الاختزالي، فإن بعض الجاميتات الناتجة تحتوي على نسختين من الكروموسوم X، وتكون جاميتات XX؛ أما الجاميتات الأخرى فلا تحتوي على كروموسوم جنسي، ويشار إليها O (الشكل 13-15).

فإذا ما اندمج جاميت XX مع جاميت X فإن البيضة المخصبة XXX الناتجة تتطور إلى أنثى تحمل كروموسوم X واحدًا فعالًا وجسمي بار. وقد تكون هذه الأنثى طويلة القامة، لكنّ مظهرها طبيعي.



الشكل 13-15

كيف يمكن لعدم الانفصال إنتاج حالات غير طبيعية في عدد كروموسومات الجنس. عند حدوث عدم الانفصال في أثناء إنتاج الجاميتات الأنثوية، فإن الجاميت الذي يحمل كروموسومي X (XX) يقوم بإنتاج ذكور مصابة بمتلازمة كلاينفلتر (XXY) وإناث لديها ثلاثة كروموسومات X (XXX). أما الجاميت الذي لا يحمل كروموسوم X (O) فيقوم بإنتاج إناث مصابة بمتلازمة تيرنر (XO) وذكور (OY) غير قادرة على الحياة، ولا تحوي أي كروموسوم X.

استقصاء

هل يمكنك التفكير في حالتين من عدم الانفصال تؤديان إلى إنتاج ذكر XXY؟

وإذا ما اتحد جاميت XX مع جاميت Y، تكون التأثيرات السلبية أكثر خطورة. وتتطور البيضة المخصبة XXY لذكر لديه كثير من الصّفات الجسمية للأنثى، وفي بعض الحالات، وليس جميعها، يكون لديه سعة عقلية متدنية. تسمى هذه الحالة **متلازمة كلاينفلتر** *Klinefelter syndrome*، التي تحدث بنسبة 1 من كل 500 مولود ذكري. إذا اندمج جاميت O مع جاميت Y، فإن الزيجوت OY الناتج لا يستطيع الحياة، ويفشل في التطّور الجنيني اللاحق؛ لا يستطيع الإنسان النّجاة عندما يكون فاقدًا لجينات كروموسوم X. ولكن إذا اندمج جاميت O مع جاميت X، فإن البيضة المخصبة XO الناتجة تتطور لأنثى عقيمة قصيرة القامة، ولديها رقبة وَترية (ذات غشاء) وأعضاء جنسية لا تكون مكتملة البلوغ أبدًا في مرحلة النضج الجنسي. وتكون القدرة العقلية للفرد XO في الحد الأدنى من المستوى الطّبيعي. تسمى هذه الحالة **متلازمة تيرنر** *Turner syndrome*، وهي تحدث مرة واحدة في كلّ 5000 مولود أنثى تقريبًا.

عدم انفصال الكروموسوم Y chromosome nondisjunction Y

يمكن أن يفشل الكروموسوم Y أيضًا في الانفصال عند الانقسام الاختزالي، مؤديًا إلى تكوين جاميتات YY. وعندما ترتبط هذه الجاميتات بجاميتات X، يتطور الزيجوت XYY إلى ذكور خصبة وقادرة على الإنجاب وذات مظهر طبيعي. ويكون تكرار الطّراز الجيني XYY (**متلازمة جاكوب** *Jacob syndrome*) نحو 1 لكلّ 1000 مولود ذكر.

تعتمد البصمة الْوراثيَّة على أصل أليلات الوالدين

في نهاية القرن العشرين، كان علماء الوراثة على ثقة من فهم الآليّات الأساسيّة المتحكّمة في الوراثة. وكانت المفاجأة عندما وجد علماء الوراثة في الفئران استثناءً مهمًّا للوراثة الْمندليّة الأساسية، التي بدا أنها مميزة للثدييات. في **البصمة الْوراثيَّة Genomic imprinting**، يظهر الطّراز الشكلي الذي يسببه وجود أليل محدد عندما يأتي الأليل من أحد الوالدين، ولكن ليس من الآخر. إن أساس البصمة الْوراثيَّة هو التعبير الجيني اعتمادًا على المرور بالخطوط الجرثومية للأب أو الأم. إن بعض الجينات مثبطة في الخطّ الجرثوميّ للأب، ومن ثم غير ظاهرة في الزيجوت. وهناك جينات مثبطة أيضًا في الخط الجرثومي للأم، وتؤدي إلى النتيجة نفسها. تجعل هذه الحالة الزيجوت أحادي العدد الكروموسومي للجين ذي البصمة. يعتمد التعبير عن الأليلات المتغايرة للجينات ذات البصمات على الوالد الأصل. وإضافة، تبدو الجينات ذات البصمات مركزة في مناطق معينة للمحتوى الجيني. وتتضمن هذه المناطق جينات ذات بصمات أبوية وأمية.

متلازمتا بريدر– ويلي وأنجلمان

إن أوضح مثالين على البصمة الْوراثيَّة في الإنسان هما **متلازمتا بريدر-ويلي** Prader-Willi syndrome (PWS) وأنجلمان Angelman syndrome (AS). تشمل التأثيرات السلبية لمتلازمة بريدر-ويلي صعوبة في التّنفس، وسمنة، وقِصر القامة، وتخلّفًا عقليًّا طفيفًا، واضطراب الوسواس القهريّ. أما التأثيرات السّلبية لمتلازمة أنجلمان فتشمل، تأخرًا في النّمو، وتخلّفًا عقليًّا حادًّا، وزيادة في النّشاط، وسلوكًا عدوانيًّا، والضّحك دون سبب.

تشير الدراسات الجينية إلى جينات على الكروموسوم 15 ذات علاقة بكلتا المتلازمتين، لكنّ نمطَ الوراثة وراثةٌ تكاملية. إن المسبب الأكثر شيوعًا لهاتين المتلازمتين هو حذف مادة من الكروموسوم 15، وفي الحقيقة، يمكن أن يسبب هذا الحذف كذلك أيًّا من المتلازمتين. والعامل المحدد هو الأصل الأبوي للكروموسومات الطّبيعية والمنقوصة. فإذا كان الكروموسوم الذي به حذف قد جاء من الأب، فإنه يسبب متلازمة بريدر-ويلي (PWS)، ولكن إذا جاء من الأم فإنه يسبب متلازمة أنجلمان (AS).

تكون المنطقة المفقودة من الكروموسوم 15 خاضعة للبصمة، حيث تتعطل بعض الجينات في الخطّ الجرثوميّ للأم، وأخرى في الخطّ الجرثوميّ للأب. في متلازمة بريدر-ويلي، تكون الجينات المعطّلة في الخط الجرثومي للأم، بحيث إن حذفًا كهذا، أو فقدانًا وظيفيًّا آخر للأليلات الآتية من الأب يُنتج هذه المتلازمة. والعكس صحيح بالنسبة إلى متلازمة أنجلمان: تتعطل الْجينات في الخطّ الجرثوميّ للأب، بحيث إن فقدان الأليلات الآتية من الأم يؤدي إلى المتلازمة.

الأساس الْجزيئي للبصمة الْوراثيَّة

على الرّغم من أن البصمة الْوراثيَّة غير مفهومة جيدًا، إلا أن جانبًا واحدًا على الأقل قد بدا واضحًا: يبدو أساس الجينات المعطّلة على أنه مرتبط بتحويرات لـ DNA نفسه. يمكن تحوير DNA بإضافة مجموعة ميثيل، وتسمى هذه العملية إضافة مجموعة الميثيل *Methylation*. إن هذه التعديلات مرتبطة بتثبيط الجينات. ويمكن أيضًا تحوير البروتينات المرتبطة بالكروموسومات، ما يقود إلى تأثيرات على التّعبير الجينيّ. وستتم مناقشة السّيطرة على التّعبير الجيني بشكل مفصّل في الفصول اللاحقة.

يمكن الْكشف عن بعض الْعيوب الْوراثيَّة في المراحل المبكّرة من الْحمل

على الرغم من أن معظم الاضطرابات الْوراثيَّة لا يمكن معالجتها، إلا أننا نتعلم الكثير عنها، ونتجه نحو المعالجة الناجحة لكثير من الحالات. وفي غياب العلاج، فإن الملجأ الوحيد هو محاولة تجنب إنجاب أطفال يعانون هذه الاضطرابات. وتسمى عملية تعريف الوالدين بخطورة إنجاب أطفال يعانون اختلالات وراثيّة، وتقييم الحالة الْوراثيَّة للأجنّة المبكرة **الاستشارةَ الْوراثيَّة Genetic counseling**.

تحليل شجرة النَّسَب

إن إحدى الوسائل التي يتم عن طريقها تقييم أخطار إنجاب أطفال مضطربين وراثيًّا هو تحليل شجرة النّسَب، التي توظف غالبًا بوصفها عاملًا مساعدًا في الاستشارة الْوراثيَّة. وبتحليل شجرة النّسَب لشخص ما، فإن من الممكن أحيانًا حساب احتمال أن يكون هذا الشّخص حاملًا لاضطرابات معينة. فمثلًا، إذا كشف تاريخ العائلة لأحد الأشخاص أن أحد أفراد عائلته كان مصابًا بمرض متنحٍّ مثل التّليّف الكيسيّ، فإن من المحتمل أن يكون هذا الشّخص غير متماثل الجينات حاملًا لأليلات متنحية لهذا المرض.

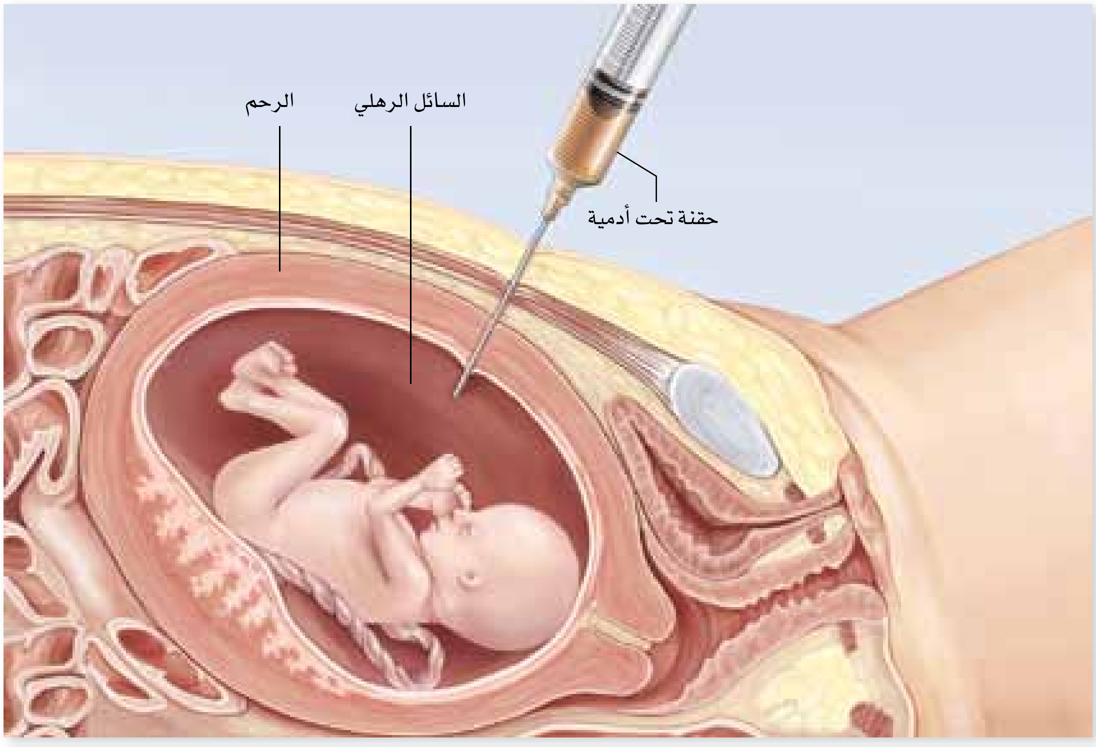
وعندما يتوقع الزوجان طفلًا، ويبين تحليل شجرة النّسَب أن لدى كلٍّ منهما فرصة كبيرة ليكون غير متماثل الجينات لأليل متنحٍّ ضار، فإن الحمل يكون على درجة عالية من الخطورة. وفي مثل هذه الحالات، يوجد احتمال كبير لأن يُظهر الطفل هذا المرض.

تحدث درجة أخرى من الحمل مرتفع الأخطار عندما يكون عمر الأمهات أكثر من 35 سنة. وكما نوقش سابقًا، فإن تكرار الأطفال المصابين بمتلازمة داون يزداد في حالات حمل أمهات أكبر عمرًا (انظر الشكل 13-14).

بزل السّائل الرّهليّ

عندما يُشخص حمل ما على أنه عالي الخطورة، تختار كثير من النساء الخضوع لبزل **السائل الرهلي Aminocentesis**، وهي طريقة تسمح بتشخيص كثير من الاختلالات الْوراثيَّة قبل الولادة. في الشّهر الرّابع من الْحمل، يتم إدخال إبرة معقمة داخل الرحم المتوسع للأم، ويتم أخذ عينة صغيرة من السائل الرهلي المحيط بالجنين (الشكل 13-16). يحتوي السائل على خلايا حرة طافية قادمة من الجنين؛ وعند أخذها، يمكن أن تنمو بأوساط نموّ في المختبر.

خلال بزل السائل الرهلي، غالبًا ما تتم رؤية موقع الإبرة بالنسبة إلى الجنين باستخدام جهاز **فوق صوتي** *Ultrasound*، حيث إن أمواج الصوت المستخدمة

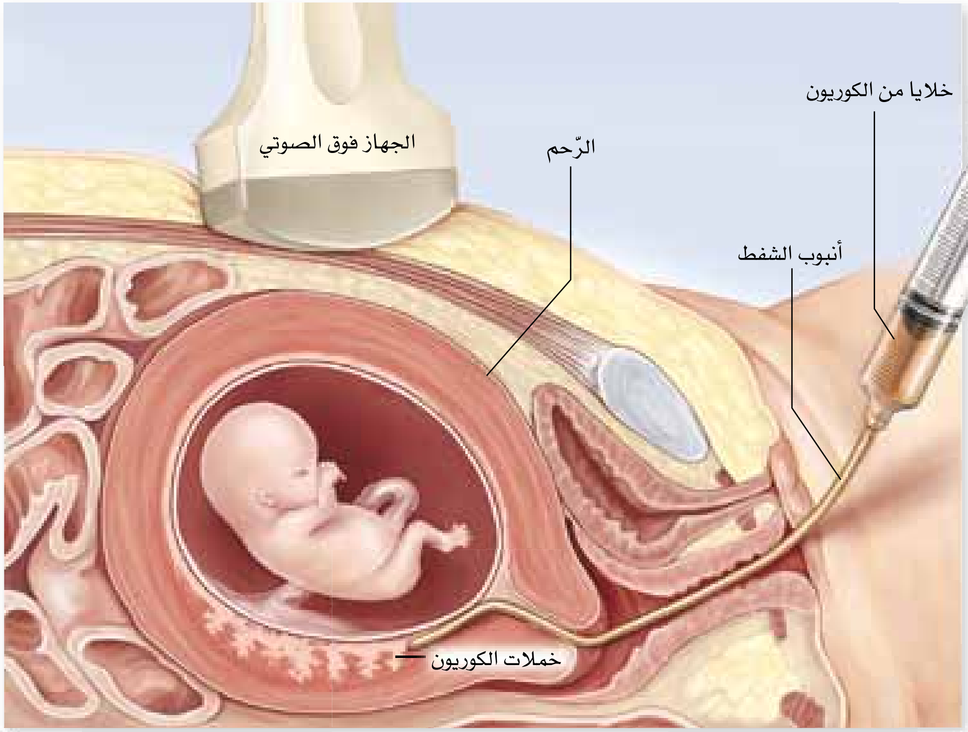


الشكل 13-16

بزل السائل الرهلي. يتم إدخال إبرة إلى تجويف السائل الرهلي، وتُسحب عينة منه تحتوي على بعض الخلايا الْحرّة من الجنين، في حقنة. ثم تنمى الخلايا في وسط نمو، لتتم معاينة النمط النووي، إضافة إلى الأنشطة الأيضية لهذه الخلايا.

الشكل 13–17

أخذ عينات من خملات الكوريون. يمكن أخذ خلايا من خملات الكوريون في وقت مبكر عند الأسبوع الثامن إلى العاشر من الحمل. حيث يتم سحب بعض الخلايا عن طريق أنبوب يدخل خلال المهبل. بعد ذلك، تنمى هذه الخلايا في وسط نمو، ثم تتم معاينة النمط النووي لها، إضافة إلى بعض الفحوص الكيميائية الحيوية التي تكشف عن العيوب.



في الجهاز فوق الصوتي ليست مؤذية للأم أو الجنين، وتسمح للشخص الذي يقوم بسحب السائل الرهلي بسحبه دون الإضرار بالجنين. إضافة إلى ذلك، يسمح استخدام الجهاز فوق الصوتي بمعاينة الجنين لعلامات الاختلالات الرئيسة. ومع ذلك، فإن نحو 1 من بين 200 طريقة لبزل السائل الرهلي يمكن أن تؤدي إلى موت الجنين والإجهاض.

أخذ عينات من خملات الكوريون

في السنوات الأخيرة، اتجه الأطباء بشكل متزايد إلى طريقة جديدة للمسح الوراثي أقل ضررًا تسمى طريقة أخذ **عينات من خملات الكوريون Chorionic villi sampling**. باستخدام هذه الطريقة، يأخذ الأطباء خلايا من الكوريون، وهو جزء غشائي من المشيمة يغذي الجنين (الشكل 13-17). يمكن استخدام هذه الطريقة مبكّرًا في الحمل (في الأسبوع الثّامن من الحمل) حيث تعطي نتائج أكثر سرعة من طريقة بزل السائل الرهلي. إن أخطار طريقة أخذ عينات من خملات الكوريون مماثلة لأخطار طريقة بزل السائل الرهلي.

ومن أجل الفحص عن اختلالات وراثيّة معينة، يبحث اختصاصيو الاستشارات الْوراثيَّة عن ثلاث مميزات لمزارع الخلايا المأخوذة من طريقة بزل السائل الرهلي، أو طريقة أخذ عينات من خملات الكوريون. الأولى، قد يكشف تحليل النمط النووي للخلايا معرفة اختلال عدد الكروموسومات (كروموسومات مفقودة أو إضافية) والاختلافات الْكروموسوميّة الشكليّة الكبيرة. والثّانية، يمكن إجراء الفحص المباشر للنشاط الوظيفي المناسب لبعض الأنزيمات المتعلقة بالاختلالات الْوراثيَّة. حيث يشير فقدان نشاط الأنزيمات الطبيعي إلى وجود خلل ما. وعلى سبيل المثال، يؤدي فقدان الأنزيم المسؤول عن تحطيم الحمض الأميني فينيل ألانين إلى مرض فينيل كيتونيوريا (PKU) Phenylketonuria؛ ويؤدي غياب الأنزيم المسؤول عن تحطيم الجانجليوسايد إلى مرض تاي–ساكس Tay–Sachs؛ وهكذا. إضافة إلى ذلك، يمكن معرفة أليلات أمراض وراثيّة كثيرة من خلال معلومات مخطط المحتوى الجيني للإنسان. وإذا كان هناك عدد صغير من الأليلات لمرض معين في المجموعة السكانية، فإنه يمكن تحديد هويتها كذلك.

بحدوث التغيرات الكبيرة التي حصلت في علم الوراثة بعد معرفة المخطط الجيني للإنسان (الفصل الـ 18)، أصبح من الممكن تصميم فحوص لكثير من الأمراض. وما زالت هناك صعوبات في معرفة عدد الأليلات المسببة للمرض وتكرارها، لكن هذه المشكلات ليست مستعصية. في الوقت الحاضر، تتوافر فحوص للكشف عن 13 جينًا على الأقل ذات أليلات تؤدي إلى المتلازمات. ويميل هذا الرقم للازدياد والتوسع ليتضمن الأليلات التي لا تؤدي مباشرة إلى حالات مَرَضِيَّة، لكنها قد تجعل الشّخص عرضة للإصابة بمرض معين.

استقصاء

اعتمادًا على ما قرأت في هذا الفصل، ما الأسباب التي تجعل المرأة تقوم بعمل فحص أخذ عينات من خملات غشاء المشيمة، علمًا، أن فيها درجة قليلة من الخطورة، ولكنها موجودة؟

قد تحدث الاختلالات الْوراثيَّة في الإنسان نتيجة طفرات تحدث لقاعدة واحدة، أو نتيجة تغيرات عدة، أو إضافات، أو حذف في المادة الْوراثيَّة للجينات. وعلى مستوى الكروموسوم، قد ينتج عدم الانفصال في أثناء الانقسام الاختزالي جاميتات تحتوي كروموسومات أكثر أو أقل، ومعظم هذه الحالات تنتج أفرادًا غير قادرين على الحياة. تشير البصمة الْوراثيَّة إلى تثبيط أليلات معينة بالاعتماد على مصدرها من أيٍّ من الوالدين. وفي حالة الوالدين اللذين هما على درجة عالية من الخطورة لإنجاب أطفال يحملون عيوبًا وراثيّة، يمكن أن يساعد فحص الجنين في الحصول على معلومات حول صحّته الْوراثيَّة.

مراجعة المفاهيم

1-13 الارتباط بالجنس ونظرية الوراثة الْكروموسوميّة

تنص نظرية الوراثة الْكروموسوميّة التي صاغها ساتون على أن الصِّفات الْوراثيَّة محمولة على الكروموسومات.

- بيّن مورجان أن صفة العيون البيضاء لذبابة الفاكهة تتعزل مع كروموسومات الجنس، ما يدل على أن الصِّفات مرتبطة مع الكروموسومات (الشكل 13-2).
- الصِّفات المحمولة على كروموسومات الجنس تسمى مرتبطة بالجنس.

2-13 كروموسومات الجنس وتحديد الجنس

يختلف عدد الكروموسومات وتركيبها باختلاف المخلوقات.

- تحديد الجنس عند الحيوانات غالبًا ما يكون مرتبطًا باختلاف الكروموسومات.
- في بعض الحيوانات، مثل الثّدييّات والحشرات، لدى الإناث كروموسومان جنسيان متشابهان، في حين لدى الذّكور كروموسومان جنسيان مختلفان.
- في أنواع أخرى، مثل الطيور وبعض الزواحف، لدى الذّكور كروموسومان جنسيان متشابهان، في حين لدى الإناث كروموسومان جنسيان مختلفان (جدول 13-1).
- إن «الترتيبات الفطرية» لنمو جنين الإنسان تتجه نحو تكوين الأنثى.
- يحدد الكروموسوم Y الذّكورة في الإنسان.
- الكروموسوم Y في الإنسان متكاثف جدًا، ولا يوجد به نظير فعّال لمعظم الجينات الموجودة على الكروموسوم X.
- الجين SRY على الكروموسوم Y هو المسؤول عن اكتمال الأعضاء الْجنسيَّة الذكرية وإظهار صفات الرّجولة الثانوية.
- إذا انتقل جزء من الكروموسوم Y إلى الكروموسوم X لدى فرد يحمل XX، فإن الجنين سينمو ليصبح ذكرًا.
- إذا حدثت طفرة لجين SRY أو فشل الجين في الاستجابة لهرمونات الْجنس الذّكريّة في الفرد الحامل للكروموسومين XY فإنه سينمو ليصبح أنثى عاقرًا.
- الاضطرابات الْوراثيَّة مثل عمى الألوان ونزف الدم الوراثي هي اضطرابات مرتبطة بالجنس (الشكل 13-3).
- يتم تثبيط أحد كروموسومي X بشكل عشوائيّ في إناث الثّدييّات في أثناء عملية النمو الجنيني.
- يُعَدُّ هذا الكروموسوم المكثف المثبط، أو جسم بار، مثالًا على معادلة الجرعة، حيث تتم عن طريقها المحافظة على مستويات التعبير الجيني بين الذّكور والإناث.
- يمكن أن يؤدي تثبيط الكروموسوم X إلى وراثة فسيفسائية إذا كانت الأنثى تحمل كروموسومات X غير متماثلة الأليلات. مثال على هذا قطط الكاليكو (الشكل 13-4).

3-13 استثناءات لنظرية الوراثة الْكروموسوميّة

لا تفسر الكروموسومات الحالات الْوراثيَّة جميعها.

- تتم وراثة جينات الميتوكوندريا من الأمهات.
- تتم وراثة جينات البلاستيدات الخضراء من الأم في الغالب، مع أنه تم ملاحظة أن هناك وراثة أبوية ووراثة من كلا الوالدين.

4-13 الخرائط الْوراثيَّة

إذا كان هناك جينان مرتبطان، فلا بد أن يقعا على الكروموسوم نفسه، ويختلف سلوكهما الوراثي إذا وقعا على كروموسومين منفصلين.

- قد تقوم الكروموسومات المتماثلة بتبادل الأليلات في أثناء عملية العبور (الشكل 13-5).
- تعد إعادة اتحاد الأليلات في أثناء عملية العبور أساسًا لإنشاء الخرائط الجينية.
- كلما زادت المسافة بين الجينين المرتبطين زاد تكرار إعادة اتحادهما نتيجة العبور.
- يعبر عن وحدة الخريطة بنسبة النّسل معاد الاتحاد إلى النّسل كاملًا.
- يزيد احتمال حدوث عبور متعدد بين جينين مرتبطين بزيادة المسافة بينهما، ويؤدي ذلك إلى انخفاض تقدير تكرار إعادة الاتحاد.
- يمكن استخدام الخرائط المنشأة باستخدام العبور بين ثلاثة جينات مرتبطة، في تحديد ترتيب الجينات على الكروموسومات (الشكل 13-9).
- يمكن حساب المسافات الطويلة على الخريطة بجمع المسافات الأقصر والأكثر دقة.
- عملية تحديد الخريطة الجينية للإنسان كانت صعبة، وعادة ما كانت تتضمن أليلات مُمْرِضَةً إلى أن تم تطوير العلامات المجهولة.
- بالإمكان استخدام ظاهرة التعدد الشكلي للنيوكليوتيد الواحد للكشف عن الاختلافات بين الأفراد.

5-13 أمثلة مختارة على الاضطرابات الْوراثيَّة عند الإنسان

تتراوح مسببات الأمراض الْوراثيَّة في الإنسان ابتداءً من التغير في قاعدة واحدة إلى حذف في المادة الْوراثيَّة وحتى فقدان كروموسوم كامل.

- التغير في حمض أميني واحد يمكن أن يؤدي إلى حالة مَرَضِيَّةٍ.
- عدم انفصال الكروموسومات المتماثلة أو الكروماتيدات الشقيقة في أثناء عملية الانقسام الاختزالي يؤدي إلى حدوث اختلال العدد الكروموسومي.
- يفقد أحاديو النسخة الْكروموسوميّة نسخة واحدة من الكروموسوم الجسمي على الأقل، وعادة ما يموتون في المراحل المبكرة من التكوين الجنيني.
- يكتسب ثلاثيو النسخة الْكروموسوميّة كروموسومًا جسميًّا إضافيًّا وغالبًا ما يموتون في أثناء النموّ الجنينيّ.
- تحدث عملية الانتقال، عندما يرتبط جزء من كروموسوم معين بكروموسوم آخر، ما يؤدي إلى وجود ثلاث نسخ من هذا الجزء الكروموسومي.
- يحدث عدم انفصال الكروموسوم X عندما تفشل كروموسومات X في الانفصال في أثناء الانقسام الاختزالي. يكون الجاميت الناتج إما XX أو O (خالي كروموسوم الجنس) (الشكل 13-15).
- يؤدي عدم انفصال الكروموسوم Y إلى إنتاج جاميتات YY.
- يعتمد التعبير الجيني في البصمة الْوراثيَّة على قدومه من الخط الجرثومي للأم أو للأب.
- يتم تثبيط جينات البصمة من خلال إضافة مجموعة الميثيل.
- يمكن تحديد العيوب الْوراثيَّة في المجاميع السكانية من خلال تحليل شجرة النَّسَب، أو بزل السائل الرهلي، أو أخذ عينات من خملات غشاء المشيمة.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. تتم ملاحظة الطّراز الشكلي للعيون البيضاء دائمًا في الذّكور الذين يحملون أليلات العيون البيضاء؛ لأنّ:
   أ. الصّفة سائدة. ب. الصّفة متنحية.
   جـ. الأليل موجود على الكروموسوم X والذّكر لديه كروموسوم X واحد فقط.
   د. الأليل موجود على الكروموسوم Y والذّكر وحده لديه كروموسوم Y.
2. الكروموسوم الجسمي:
   أ. يحتوي معلومات وراثيّة تحدد جنس المخلوق الحي.
   ب. يحدد الصِّفات الأخرى للمخلوق الحي جميعها ما عدا الجنس.
   جـ. يتم توريثه من قبل الأم فقط (وراثة من الأم).
   د. لا يوجد له كروموسوم شبيه في المحتوى الجيني للمخلوق.
3. يحدث الارتباط بالجنس في الإنسان، عندما:
   أ. يوجد أليل على كلا الكروموسومين Y و X.
   ب. يوجد أليل على الكروموسوم X.
   جـ. يوجد أليل على كروموسوم جسمي.
   د. يظهر الطّراز الشكلي في الإناث فقط.
4. أجسام بار هي كروموسومات:
   أ. X تم تثبيطها لمنع زيادة التعبير الجيني لأليلات موجودة على الكروموسوم X في الإناث.
   ب. Y المكثفة بدرجة عالية في الذّكور.
   جـ. X تم تثبيطها للسماح بالتعبير الجيني للطرز الشكلية الخاصة بالذكور.
   د. جسمية مثبطة خاصة بالإناث.
5. تختلف الوراثة من الأم لجينات الميتوكوندريا عن الارتباط بالجنس؛ لأنّ:
   أ. جينات الميتوكوندريا لا تشارك في إعطاء الطرز الشكلية للأفراد.
   ب. الميتوكوندريا تورّث من الأم، تتأثر الإناث فقط.
   جـ. الميتوكوندريا تورث من الأم ، الذّكور والإناث يتأثرون بها بشكل متساوٍ.
   د. جينات الميتوكوندريا دائمًا سائدة، بينما الصِّفات المرتبطة بالجنس تكون متنحية.
6. العملية الخلوية المسؤولة عن إعادة الاتحاد الجيني هي:
   أ. التّوزيع الّحرّ.
   ب. انفصال الكروموسومات المتماثلة في الانقسام الاختزالي الأول.
   جـ. انفصال الكروماتيدات في الانقسام الاختزالي الثاني.
   د. عملية العبور.
7. يحدد عدد وحدات الخريطة الجينية بين جينين عن طريق:
   أ. تكرار إعادة الاتحاد.
   ب. تكرار أنواع الأبوية.
   جـ. مجموع أعداد الجينات الموجودة في قطعة من DNA.
   د. عدد الجينات المرتبطة في الكروموسوم.
8. كم وحدة خريطة تفصل بين أليلين إذا كان تكرار إعادة الاتحاد يساوي 0.07؟
   أ. 700 cM. ب. 70 cM.
   جـ. 7 cM. د. 0.7 cM.
9. يؤدي تعدد عمليات العبور إلى:
   أ. إعادة اتحاد الجينات من الأب. ب. زيادة التنوع الجيني الوراثي.
   جـ. زيادة أعداد النّسل معاد الاتحاد. د. اختلال العدد الكروموسومي.
10. يحدث مرض فقر الدم الْمنجليّ بسبب تغيّر في:
   أ. التعبير عن الجين HBB.
   ب. حمض أميني واحد في بروتين الهيموجلوبين.
   جـ. جين HBB.
   د. ب و جـ معًا.
11. الذي يحدد ما إذا كان الفرد فسيفسائي الوراثة هو:
   أ. وجود أليلات مختلفة على الكروموسومات الجسمية.
   ب. تثبيط أليل على كروموسوم جسمي.
   جـ. تثبيط أليل على الكروموسوم X لأنثى غير متماثلة الجينات.
   د. تثبيط أليل على الكروموسوم X لذكر متماثل الجينات.
12. تنتج متلازمة داون من:
   أ. استبدال قاعدة واحدة على الكروموسوم 21.
   ب. عدم انفصال الكروموسوم 21 في أثناء الانقسام الاختزالي.
   جـ. تثبيط الكروموسوم 21.
   د. عدم انفصال الكروموسوم 21 في أثناء الانقسام المتساوي في النمو المبكر.
13. مثال من الأمثلة الآتية على عدم انفصال كروموسومات الجنس تعدّ قاتلة؟
   أ. XXX. ب. XXY.
   جـ. OY. د. XO.
14. البصمة الجينية الْوراثيَّة هي:
   أ. مزيج من الطرز الشكلية نتيجة مشاركة كلا الوالدين في المادة الْوراثيَّة.
   ب. التعبير الجيني عن أليل سائد.
   جـ. ظهور طرز شكلية استجابة للتفاعل بين أليلات محددة.
   د. التعبير عن طرز شكلية اعتمادًا على أصل الوالد للأليلات.
15. الطّريقة التي لا تستخدم في الاستشارات الْوراثيَّة هي:
   أ. الجهاز فوق الصوتي. ب. أخذ عينات من خملات الكوريون.
   جـ. بزل السائل الرهلي. د. تحليل شجرة النّسَب.

أسئلة تحدٍّ

1. يحدث مرض عمى الألوان بسبب جين متنحٍّ ومرتبط بالجنس. فإذا تزوجت امرأة غير متماثلة الجينات لأليل عمى الألوان من رجل طبيعي الْبصر فيما يتعلق بالألوان، ما نسبة أطفالهم الذين سوف يصابون بعمى الألوان؟ من أي جنس سيكون الأطفال المصابين بعمى الألوان؟
2. ما الظروف التي تؤدي إلى إنتاج أنثى مصابة بعمى الألوان؟
3. تخيل أن جينات لون البذرة وشكلها كانت على كروموسوم واحد. تم تهجين نباتين نقيي السلالة: أحدهما ينتج بذرة خضراء مجعدة (*rryy*) والآخر ينتج بذرة صفراء مستديرة (*RRYY*). تم إجراء تهجين تجريبي بين أفراد الجيل الأول F_1 وكانت النتائج كالآتي:

خضراء، مجعدة	645
خضراء، مستديرة	36
صفراء، مجعدة	29
صفراء، مستديرة	590

احسب المسافة بين موقعي الجينين.

4. هل يمكن الحصول على قط كاليكو ذكر؟ علل الإجابة سواء أكانت نعم أم لا.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 14

المادة الوراثية: DNA

DNA: The Genetic Material

مقدّمة

لقد أثار الإدراك بأن أنماط الوراثة يمكن تفسيرها بانعزال الكروموسومات في أثناء الانقسام الاختزالي سؤالًا شغل علماء الأحياء مدّة خمسين عامًا: ما طبيعة العلاقة بين الصِّفات الْوراثيَّة والكروموسومات؟ سنتناول في هذا الفصل شرح سلسلة التجارب التي تمت من خلالها معرفة ماهية DNA وشكلها، والآلية الجزيئية للوراثة. تعدّ هذه التجارب من أروع ما قام به العلماء في حقل العلوم. وكما هو الحال في البحث الاستقصائي، فكل اكتشاف تم التوصل إليه كان يقود إلى سؤال جديد. وعلى الرغم من أن مسار التجارب قد يبدو غريبًا، إلا أن الصورة المتعلقة بحقيقة الوراثة أصبحت أكثر وضوحًا ودقة.

موجز المفاهيم

1-14 طبيعة المادة الْوراثيَّة

- *وجد جريفيث أن البكتيريا بإمكانها أن تتحول.*
- *عرَّف آفري، وماكلويد، وماكارتي عامل التحول.*
- *بَيَّنَ هيرشي وتشيس أن المادة الْوراثيَّة لفيروس آكل البكتيريا هي DNA.*

2-14 تركيب DNA

- *كانت مكونات DNA معروفة، لكن شكلها ثلاثي الأبعاد كان غامضًا.*
- *توصل تشارجاف، وفرانكلين، وويلكنز إلى بعض الأدلة التي تبين تركيب DNA.*
- *تطابق نموذج واطسون. كريك مع الأدلة المتوافرة.*

3-14 الصِّفات الأساسيَّة لتضاعف DNA

- *بَيَن ميسلسون وستال آلية التَّضاعُف شبه المحافظ.*
- *عملية التَّضاعُف: نظرة شاملة.*

4-14 التَّضاعُف في بدائيّات النّوى

- *يبدأ التَّضاعُف في بدائيّات النّوى عند منشأ واحد.*
- *يوجد لدى E.coli ثلاثة أنواع على الأقل من مبلمرات DNA.*
- *يتطلب فك التفاف DNA طاقة، ويتسبب في جهد التوائي.*
- *التَّضاعُف شبه متقطع.*
- *يتم التخليق عند شوكة التَّضاعُف.*
- *يحتوي جسيم التَّضاعُف على الأنزيمات اللازمة للتضاعف جميعها.*

5-14 التَّضاعُف في حقيقيّات النّوى

- *يتطلب التَّضاعُف في حقيقيّات النّوى مناشئ عدة.*
- *النظام الأنزيمي للتضاعف في حقيقيّات النّوى أكثر تعقيدًا.*
- *تتطلب الكروموسومات الخطية عملية إيقاف مختلفة.*

6-14 إصلاح DNA

- *تتعرض الخلايا باستمرار لعوامل تتلف DNA.*
- *تقوم عملية إصلاح DNA بتجديد DNA التالفة.*
- *يكون الإصلاح نوعيًّا محددًا أو غير نوعي.*

1-14 طبيعة المادة الْوراثِيَّة

تعرفنا في الفصلين السابقين إلى طبيعة الوراثة، وكيف أن الجينات التي تحتوي على الشيفرة الْوراثِيَّة لصفة معينة تكون موجودة على الكروموسومات. أدى هذا الاكتشاف إلى تساؤل العلماء عن جزء الكروموسوم الذي يحتوي على الشيفرة الْوراثِيَّة. وبشكل خاص، تساءل العلماء عن ماهية المعلومات الْوراثِيَّة، علمًا بأنهم كانوا يعرفون أنّ الكروموسومات مكونة من بروتينات و DNA، فأي من تلك الْمركّبات الْعضويّة يحتوي على الجينات؟

بدأت سلسلة الأبحاث للإجابة عن هذه التساؤلات في نهاية العشرينيّات من القرن الماضي، واستمرت مدّة ثلاثين عامًا. يتكون DNA من أربع نيكلوتيدات متشابهة كيميائيًا، في حين يتكون البروتين من 20 حمضًا أمينيًا، ومن ثم فإن البروتين له قدرة معلوماتية أكبر.

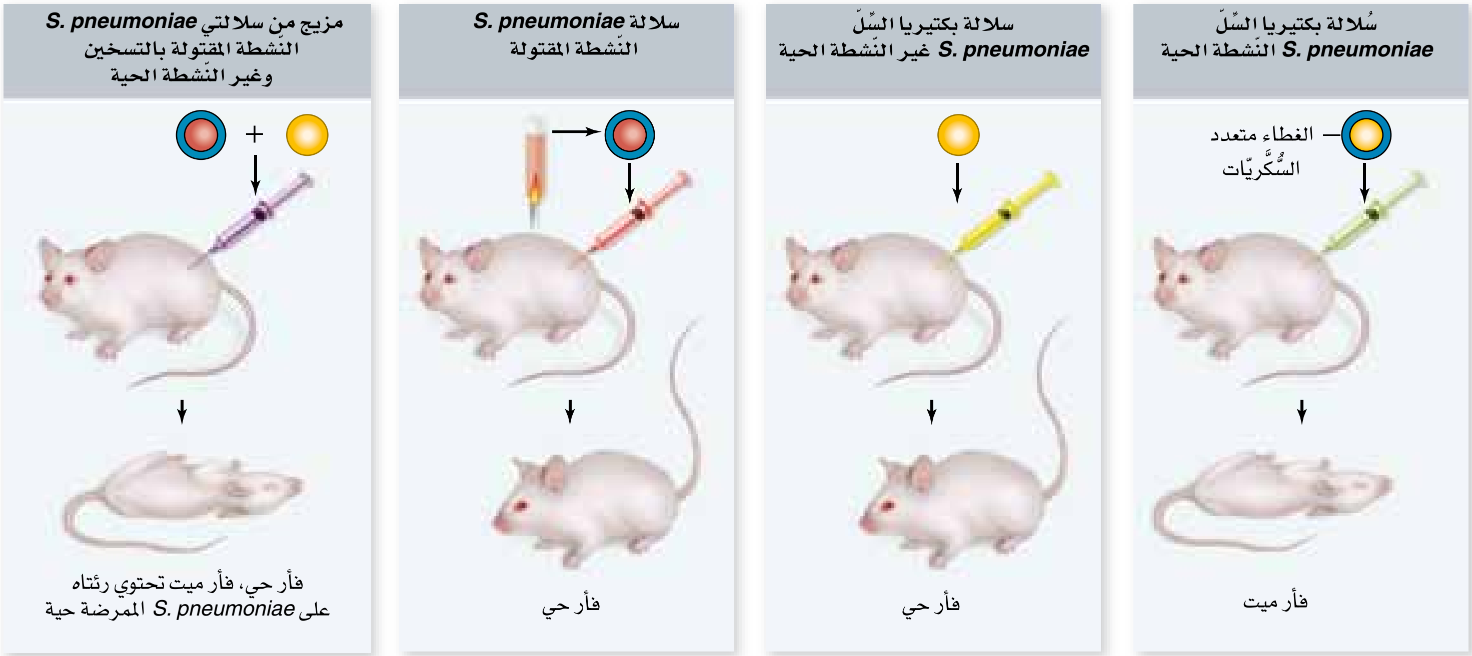
بدأت التجارب بالكشف عن أدلة لمصلحة DNA بوصفه مادة وراثية، وسوف نقوم باستعراض بعضٍ من هذه التجارب في الجزء الآتي.

وجد جريفيث أن خلايا البكتيريا يمكن أن تتحول

جاء أول تلميح بهذا الخصوص من قبل عالِم الأحياء الدقيقة فريدريك جريفيث عام 1928 عندما قام بدراسة نوع من البكتيريا الْمُمْرضة تسمى *Streptococcus pneumoniae*، التي تسبب مرض السِّلّ الرئَويّ في الفئران. هناك نوعان من هذه البكتيريا، الشّكل الطّبيعيّ النّشط، وهو مُمرض، ويسبب السِّلّ، في حين الآخر طافر، وغير نشط، ولا يسبّب الْمرض. يُرمز إلى البكتيريا الطبيعية بالحرف S؛ لأنها تشكل مستعمرات ناعمة في صحون الاستنبات، ويرمز إلى البكتيريا الطافرة بالحرف R؛ لأنها تشكل مستعمرات خشنة، كونها لا تحتوي الأنزيم الذي يقوم بإنتاج الغطاء متعدد السُّكَّريّات حول الْخليَّة الذي يضفي على الْخليَّة والمستعمرات ملمسًا خشنًا.

أجرى جريفيث سلسلة من التجارب البسيطة، إذ حقن الفئران بالبكتيريا S وR، ثم راقب ظهور أعراض المرض (الشكل 14-1). ماتت الفئران التي تم حقنها بالبكتيريا S بسبب السِّلّ، في حين بقيت التي حُقنت بالبكتيريا R على قيد الحياة. تُبين هذه النتيجة أن الغطاء متعدد السُّكَّريّات الموجود حول الْخليَّة له دور في نشاط البكتيريا وحدوث المرض. وإذا تم قتل البكتيريا S بالتسخين، فإن العدوى لا تؤذي الفأر، ما يدلّ على أن الغطاء وحده لا يكفي لإحداث المرض. وأخيرًا عندما قام بحقن الفئران بمزيج من البكتيريا S الميتة بالتسخين والبكتيريا R الحية، ماتت الفئران بالسِّلّ الرئويّ. كانت هذه النتيجة غير متوقعة، إذ إن كلّ معاملة للفئران على حدة لم تتسبب في إحداث المرض. إضافة إلى ذلك، وُجِدَ تركيزٌ عالٍ من البكتيريا S في رئات الفئران الميتة.

هناك طريقة ما، تَمَّ من خلالها نقل المعلومات المحددة لإنتاج الغطاء متعدد السُّكَّريّات من البكتيريا S الميتة إلى البكتيريا R الحية ما أدى إلى تحويلها بشكل دائم إلى بكتيريا من النوع S. أطلق جريفيث على هذه العملية اسم **التحول Transformation**. أما تفسيرنا الحديث فهو أنه تم نقل المادة الْوراثِيَّة بين الخلايا.



الشكل 14-1

تجربة جريفيث. كان جريفيث يحاول صنع لقاح ضد السّلّ الرئوي، لكنه اكتشف عملية التحول بدلًا من ذلك (أ) حَقْن الفئران بالبكتيريا النّشطة الحية أصابها بالسِّلّ. حقن البكتيريا غير النّشطة (ب) أو النّشطة المقتولة بالتسخين (ج) لم يكن له تأثير. (د) إلا أنّ مزيجًا من البكتيريا النّشطة المقتولة بالتسخين مع البكتيريا غير النّشطة الحية أصاب الفئران بالسِّلّ. يشير هذا إلى أن المعلومات الْوراثِيَّة قد انتقلت من الخلايا النّشطة الميتة إلى الخلايا الحية غير النّشطة، وحوَّلَها من غير نشطة إلى نشطة.

عرَّف آفري ومكلويد ومكارتي عامل التحول

لم يتم اكتشاف العامل المسؤول عن تحويل بكتيريا السِّلّ حتى عام 1944. فقد قام العالِمُ أزوالد آفري وزميلاه كولن مكلويد وماكلين مكارتي بالتعرف إلى المادة المسؤولة عن التحول في تجربة جريفيث.

في البدء، حضّروا المزيج الذي استخدمه جريفيث، وهو البكتيريا S الميتة والبكتيريا R الحية، ثم أزالوا البروتينات جميعها من هذا الخليط بنسبة 99.98% تقريبًا. لاحظوا أنه على الرّغم من إزالة البروتينات كلّها تقريبًا، فإن عملية التحول لم يقل نشاطها.

إضافة إلى أن صفات المادة المسؤولة عن التحول شبيهةٌ بصفات DNA من الوجوه الآتية:

1. تحليل العناصر يتوافق مع تركيب DNA.
2. عندما تم وضعها في جهاز الطرد المركزي عالي السرعة تحركت بالمستوى نفسه (الكثافة) الذي يوجد فيه DNA.
3. إزالة البروتينات والدّهون لم يقلل من عملية التّحول.
4. لم تؤثر الأنزيمات المُحطمة للبروتينات ولا الأنزيمات الهاضمة لـ RNA في فعالية التحول.
5. قامت الأنزيمات الهاضمة لـ DNA بتدمير عملية التحول.

هذه التجارب دعَّمت فكرة أن DNA هو المسؤول عن عملية التحول، وأنه المادة الْوراثِيَّة التي انتقلت بين الخلايا.

بيَّن هيرشي وتشيس أن المادة الْوراثِيَّة لفيروس آكل البكتيريا هي DNA

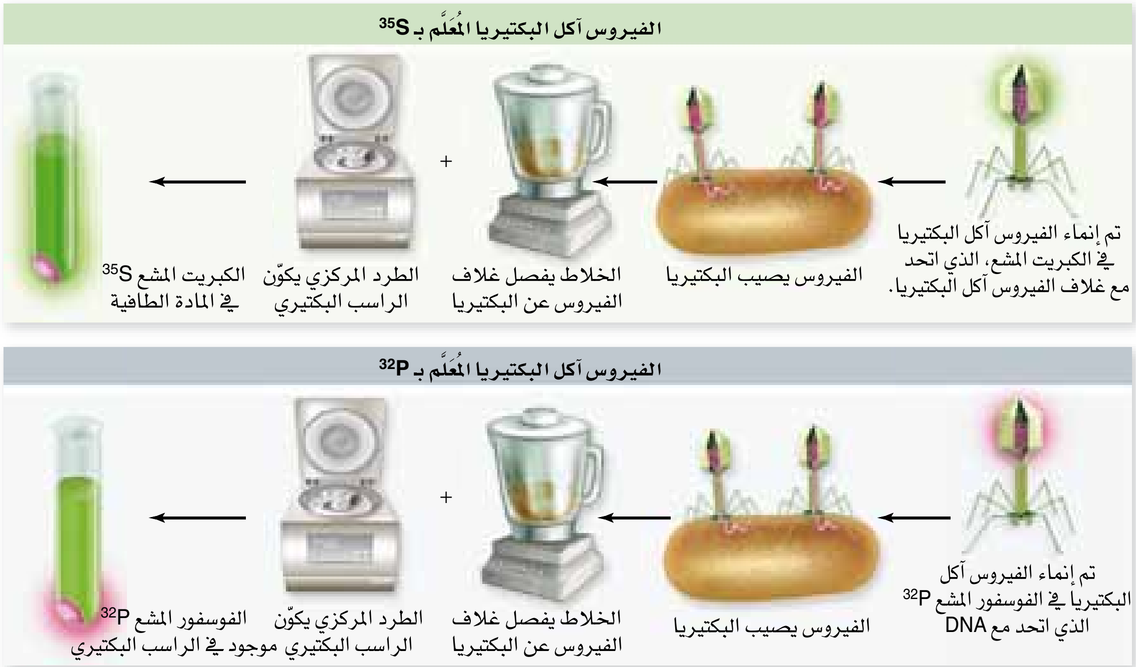
لم تحظَ نتائج آفري بقبول واسع في البداية؛ ذلك لأن كثيرًا من علماء الأحياء ما زالوا يعتقدون أن البروتينات هي مستودع المادة الْوراثِيَّة. غير أن أدلة إضافية تم التّوصل إليها من قبل العالِمَيْن ألفريد هيرشي ومارثا تشيس عام 1952 عندما أجريا التجارب على الفيروس الذي يصيب البكتيريا. تسمى هذه الفيروسات **آكلة البكتيريا Bacteriophage** أو **الآكل Phage** للاختصار.

الفيروسات التي سنتناولها بشكل مفصل (الفصل الـ 27) هي أبسط من الخلايا؛ فهي تتكون من مادة وراثية (DNA أو RNA) محاطة بغطاء بروتيني. يسمى الفيروسُ آكل البكتيريا الذي تم استخدامه في التجربة الفيروسَ آكل البكتيريا التحللي *Lytic*؛ لأنه يقوم بتدمير الْخليَّة البكتيرية، ويسبب تحللها. فعندما يغزو الفيروس البكتيريا، يقوم في البداية بالالتصاق بالسطح الخارجي، ثم يحقن المادة الْوراثِيَّة داخل البكتيريا. بعد ذلك، يقوم باستخدام آلية التعبير الجيني في البكتيريا لتصنيع آلاف الفيروسات الجديدة. يؤدي هذا التراكم في الفيروس آكل البكتيريا إلى تحلل الْخليَّة البكتيرية وتحرير الفيروسات.

يحتوي الفيروس آكل البكتيريا الذي تم استخدامه في تجربة هيرشي وتشيس على DNA وبروتين فقط، ومن ثم فهو يقدم نموذجًا أسهل إذا ما أردنا تتبع العامل الوراثي في الفيروس. شرع هيرشي وتشيس في معرفة المادة التي يقوم الفيروس بحقنها داخل البكتيريا. للقيام بذلك، قام العالِمان بوضع علامات مميزة لمعرفة المادتين بشكل دقيق. فالنيكلوتيدات تحتوي على الفوسفور، في حين لا يوجد الفوسفور في الأحماض الأمينية، وتحتوي بعض هذه الأحماض على الكبريت الذي لا يوجد في DNA. لذا قاما باستخدام الفوسفور المشع ^{32}P لتعليم DNA بشكل محدد، والكبريت المشع ^{35}S لتعليم البروتين بشكل محدد أيضًا. كلا النظيرين يسهل تمييزهما بناء على الدقائق التي يشعها كلّ منهما في أثناء تحلله.

أجريت عندها تجربتان (الشَّكل 14-2): في واحدة، نمّيت الفيروسات في وسط يحتوي ^{32}P المندمج في DNA؛ وفي الأخرى نمّيت الفيروسات في وسط يحتوي ^{35}S المندمج في الغطاء البروتيني. ثم سمح لكلٍّ مجموعة من الفيروسات أن تصيب مزرعة بكتيرية منفصلة.

بعد العدوى بالفيروس آكل البكتيريا، تم فصل الفيروس الملتصق بسطح البكتيريا عن طريق خلاط كهربائي لإزالة دقائق الفيروس العالقة بسطح البكتيريا. تضمنت هذه الخطوة رصد ذلك الجزء فقط من الفيروس الذي حُقن إلى داخل الخلايا البكتيرية، أي المادة الْوراثِيَّة. ثم وضع كلّ معلق بكتيري بجهاز الطرد المركزي لترسيب البكتيريا في أسفل الأنبوب، من أجل تحليلها.



الشكل 14-2

تجربة هيرشي وتشيس. استُخدم الكبريت ^{35}S والفسفور ^{32}P المُشِعَّان لتعليم البروتين و DNA على التوالي. يقوم الفيروس آكل البكتيريا بحقن المادة الْوراثِيَّة داخل البكتيريا، ويسخرها لصناعة نسله. استخدم الخلاط لفصل غلاف الفيروس آكل البكتيريا عن الخلايا التي حُقنت بها المادة الْوراثِيَّة. وجود الفوسفور المشع، وعدم وجود الكبريت المشع في الراسب البكتيري يشير إلى أنّ المادة الْوراثِيَّة المحقونة التي استخدمت لإعادة برمجة الخلايا كانت DNA وليست البروتين.

في التجربة التي تم فيها استخدام الفوسفور المشع ^{32}P، كانت هناك كمية كبيرة من ^{32}P موجودة في كتلة الخلايا البكتيرية، أما في التجربة التي استخدم فيها ^{35}S فقد وجدت كمية صغيرة فقط من الكبريت المشع في كتلة الخلايا البكتيرية المترسبة (انظر الشَّكل 14-2). استنتج هيرشي وتشيس أن DNA وليس البروتينات يشكل المادة الْوِراثِيَّة التي يُدخلها الفيروس آكل البكتيريا إلى داخل البكتيريا.

البروتينات و DNA كانا مرشحين لأن يكونا المادة الْوِراثِيَّة. بينت تجربة البكتيريا المسببة للسل الرئوي في الفئران أن العوامل الممرضة يمكن أن تنقل بين الخلايا في عملية تسمّى التّحوّل. وعندما تم تنقية العوامل المسؤولة عن التّحوّل، تبين أنها DNA. أظهرت تجارب التعليم الإشعاعي مع الفيروس آكل البكتيريا أن المادة الْوِراثِيَّة هي DNA.

14-2 تركيب DNA

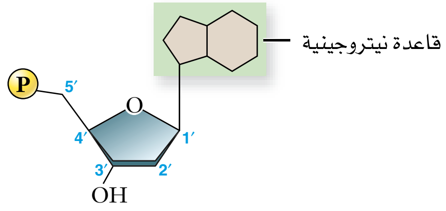
اكتشف العالِمُ فريدريك ميشر DNA عام 1869، أي بعد 4 سنوات من ظهور أعمال مندل ونشرها. ولا يُعتقد أنّ العالِمَ ميشر كان على علم بأعمال مندل. استخلص ميشر مادة بيضاء من أنوية خلايا إنسانية وخلايا الحيوانات المنوية للسّمك. وكانت نسبة النيتروجين والفوسفور في هذه المادة أكبر منها في أيٍّ من مكونات الْخَلِيَّة. عندها، أدرك ميشر أنه اكتشف مادة جديدة، وسماها «النَّوَين» nuclein وذلك لأنها بدت مقتصرة على النواة. ولأن النوين كانت حمضية بعض الشيء فقد تم تسميتها **الحمض النووي Nucleic acid**.

كانت مكونات DNA معروفة لكن شكله ثلاثي الأبعاد كان غامضًا

على الرّغم من أنه لم يُكشف عن الشَّكل الثلاثي الأبعاد لجزيء DNA إلا في وقت واطسون وكريك، إلا أنه كان معروفًا أنه يحتوي على ثلاثة مكونات (الشكل 14-3)، هي:

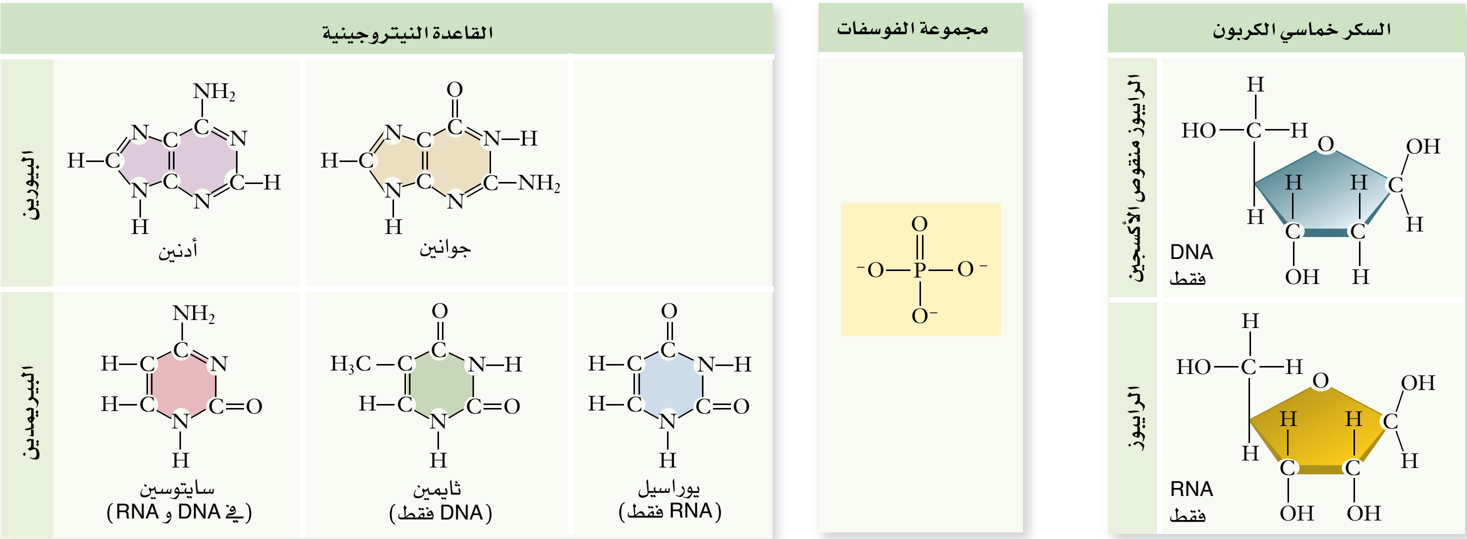
1. سكّر خماسيّ.
2. مجموعة فوسفات (PO_4).
3. قاعدة نيتروجينية. القاعدة إما أن تكون **بيورين Purine** (أدينين A أو جوانين G) وهي ذات حلقتين، أو **بيريميدين Pyrimidine** (ثايمين T أو سايتوسين C) ولها حلقة واحدة. ويحتوي RNA على يوراسيل (U) بدلًا من ثايمين.

إن الطرق التقليدية في الكيمياء الْعضويّة هي ترقيم ذرات الكربون في الجزيء، ثم استخدام هذه الأرقام للاستدلال على موقع المجموعات الفعالة المرتبطة بذرات الكربون (الفصل الثالث). توجد في سكر الرايبوز الموجود في الحمض النووي أربع من ذرات الكربون مع ذرة أكسجين لتشكّل معًا الحلقة الخماسيّة. وكما هو موضح في (الشَّكل 14-4) ترقم ذرات الكربون من `1 إلى `5 في اتجاه عقارب الساعة ابتداءً من الأكسجين ترمز (`) إلى أن الأرقام هي لذرات الكربون في السُّكَّر، وليس الموجودة على حلقة القواعد النيتروجينية المرتبطة بالسُّكَّر.



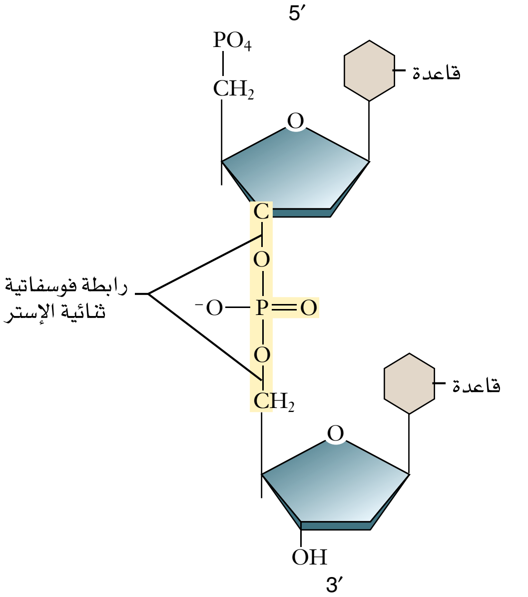
الشَّكل 14-4

ترقيم ذرات الكربون على النيكلوتيد. تُرَقَّم ذرات الكربون على السُّكَّر من `1 إلى `5 وفي اتجاه عقارب الساعة. الشرطة (`) تشير إلى أن الكربون تابع للسكر، وليس للقاعدة النيتروجينية.



الشَّكل 14-3

تحت وحدات نيكلوتيدات DNA و RNA. تتكون نيكلوتيدات DNA و RNA من ثلاثة مكونات: (اليسار) السُّكَّر خماسي الكربون (الرايبوز منقوص الأكسجين في DNA ورايبوز في RNA) (الوسط) مجموعة الفوسفات، (اليمين) قاعدة نيتروجينية (إما بيورين أو بيريميدين).



الشكل 14-5

الرابطة الفوسفاتية ثنائية الإستر.

في هذا المخطط الترقيمي، تكون مجموعة الفوسفات مرتبطة بذرة الكربون الخامسة `5، في حين تكون القاعدة النيتروجينية مرتبطة بذرة الكربون الأولى `1، وتكون مجموعة الهيدروكسيل (OH—) الحرة مرتبطة بذرة الكربون الثالثة `3.

تسمح مجموعتا الفوسفات `5 والهيدروكسيل `3 لـ DNA و RNA بتكوين سلاسل من النيكلوتيدات عن طريق التخليق بإزالة الهيدروجين (الفصل الثالث). تسمى الرابطة المصنوعة رابطة **فوسفات ثنائية الإستر Phosphodiester bond**؛ لأن مجموعة الفوسفات مرتبطة بجزئي سكر عن طريق رابطتي إستر (الشكل 14-5). يمكن لآلاف النيكلوتيدات أن ترتبط مع بعضها عن طريق هذه الرابطة لتشكل مبلمرات الحمض النووي.

تحتوي الأشرطة الخطية لـ DNA وRNA مهما كان طولها على طرفين: أحدهما له مجموعة فوسفات حرة `5، والآخر له مجموعة هيدروكسيل حرة `3. لذا، فإن DNA و RNA لهما قطبية داخلية، ويمكن الإشارة إلى طرفي الجزيء دون أي التباس. يكتب اتجاه تسلسل القواعد وبشكل تقليدي في الاتجاه من `5 إلى `3.

توصّل تشارجاف، وفرانكلين، وويلكنز إلى بعض الأدّلة التركيبيّة التي تبين تركيب DNA

لفهم النموذج الذي أتى به واطسون وكريك، علينا الرجوع إلى الأدلة التي كانت متوافرة لديهما لبناء نموذجهما.

قانون تشارجاف

أظهرت دراسة متأنية قام بها إيروين تشارجاف أن مكونات جزيئات النيكلوتيدات تختلف بطرق معقدة باختلاف مصدره. دَلَّ هذا بشدة على أن DNA ليس مجرد مبلمر متكرر، وأنه يمكن أن يحمل خصائص تشفير المعلومات التي تتطلبها المادة الوِراثِيَّة. على الرّغم من هذا الاختلاف والتعقيد في التركيب، فإن تشارجاف لاحظ سمة مميزة، وهي انتظام تساوي النسب بين القواعد المكونة لـ DNA «كمية أدنين الموجودة في DNA تساوي كمية ثايمين، وكمية جوانين الموجودة دائمًا تساوي كمية سايتوسين».

تعرف هذه الاكتشافات **بقواعد تشارجاف Chargaffs rules**:

1. نسبة A دائمًا تساوي نسبة T، ونسبة G دائمًا تساوي نسبة C أو A=T و G=C.
2. يتبع ذلك، وجود نسب متساوية من البيورنات (A،G) والبيريمدينات (T،C) دائمًا.

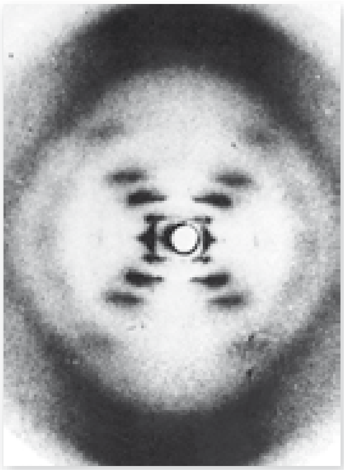
مع ازدياد كمية الأدلة التي تشير إلى DNA بوصفها مادة تخزِّن المعلومات الوِراثِيَّة، حار العلماء إزاء إمكانية قيام مركب بسيط بوظيفة تشفيرية معقدة.

فرانكلين: أنماط انحراف الأشعَّة السِّينيَّة لـ *DNA*

هناك مصدر آخر للأدلة التي تشير إلى تركيب DNA. استخدمت الكيميائية البريطانية روزاليند فرانكلين (الشكل 14-6أ) تقنية انحراف الأشعَّة السِّينيَّة لتحليل DNA. تعتمد هذه التقنيّة على تسليط حزمة من الأشعَّة السِّينيَّة على جزيء معين، وذلك يؤدي إلى انحراف هذه الأشعَّة عندما تصطدم بالجزيء، ثم يُسَجَّل نمط الانحراف على فيلم تصوير. تشبه هذه الأنماط الدوائر التي تتكون نتيجة رمي حصى على صفحة الماء (الشكل14 - 6ب). عند تحليل هذه الأنماط رياضيًّا يمكن الحصول على معلومات تدل على الشَّكل ثلاثي الأبعاد للجزيء.

تعمل تقنية انحراف الأشعَّة السِّينيَّة بشكل جيد، عندما تكون المادة المدروسة على شكل بلَّوري منتظم، ولم يكن بمقدور فرانكلين في ذلك الوقت الحصول على شكل بلَّوري لـ DNA الطَّبيعيّ، فاكتفت بتحضير DNA بشكل ألياف، وقام بمساعدتها في هذا التحضير موريس ويلكينز الذي كان يعمل في مختبرها، وكان أحسن مَنْ يُحَضِّرُ الألياف في ذلك الوقت. نجحت فرانكلين في الحصول على نتائج انحراف مبدئية لـ DNA الطَّبيعيّ. وقد أشارت أنماط الانحراف إلى أن DNA له شكل حلزوني بقطر منتظم؛ نانومترين، وبلَفَّة حلزونية كاملة كلّ 3.4 نانومترات.

أ.



ب.

الشكل 14-6

أنماط انحراف (حيود) الأشعَّة السِّينيَّة لروزاليند فرانكلين. (أ) روزاليند فرانكلين. (ب) صورة انحراف الأشعَّة السِّينيَّة لألياف DNA التي حضرتها روزاليند فرانكلين عام 1953 وفُسِّرت لتُظهر وجود شكل حلزوني لـ DNA.

الأشكال الصنوية للقواعد

أحد الأدلة المهمة التي كان يحتاج إليها واطسون وكريك هو أشكال القواعد النيتروجينية نفسها. وبسبب تعاقب وجود روابط أحادية وثنائية في القاعدة الواحدة، فإن القواعد توجد في حالة اتزان بين شكلين مختلفين في الوسط المائي. توجد علاقة لهذين الشكلين بوجود مجموعات الكيتو (C=O) مقابل الإينول (C—OH) والأمين ($—NH_2$) مقابل الإمينو (=NH) المتصلة بالقواعد. تسمى هذه الأشكال الصنوية *Tautomers*.

تأتي أهمية معرفة هذا الفرق من أن القواعد تستطيع أن تُبدي احتمالات مختلفة من الروابط الهيدروجينية. فالأشكال السائدة للقواعد تحتوي على مجموعتي الكيتووالأمين (الشكل 14-3)، في حين كانت المعلومات المتوافرة في أحد كتب الكيمياء الحيوية المهمة في ذلك الوقت تشير إلى معلومات معاكسة تمامًا وغير صحيحة. وتشير المعلومات إلى أن واطسون تعلَّم الأشكال الصحيحة من زميل متخصص في الكيمياء الحيوية في أثناء تناولهما طعام الغداء.

تطابق نموذج واطسون وكريك مع الأدلة المتوافرة

عرف جيمس واطسون وفرانسيس كريك، وهما باحثان صغيرا السّن في جامعة كمبردج، نتائج فرانكلين قبل أن تقوم بنشرها عام 1953، فقاما بسرعة بتنظيم شكل محتمل لجزيء DNA (الشكل 14-7) وهو متطابق في جوهره مع ما نعرفه اليوم عن هذا المركب. لم يقم واطسون وكريك بعمل أي تجربة تتعلق بتركيب DNA، بل جمعا المعلومات المتوافرة في ذلك الوقت، ووضعا نموذجًا جزيئيًّا مفصلًا لـ DNA.

الشكل 14-7

الحلزون المزدوج لـ DNA. جيمس واطسون (يسار) وفرانسيس كريك (يمين) اللذان استنتجا تركيب DNA عام 1953 باستغلال قاعدة تشارجاف ومعرفة الأشكال الصنوية الصحيحة للقواعد، ونتائج فرانكلين عن انحراف الأشعَّة السِّينيَّة لـ DNA.

إن القاعدة الأساسية للنموذج الذي وضعاه تستند إلى فهمهما أن DNA يتكون من سلسلتين ملتفَّتين من النيكلوتيدات–الحلزون المزدوج.

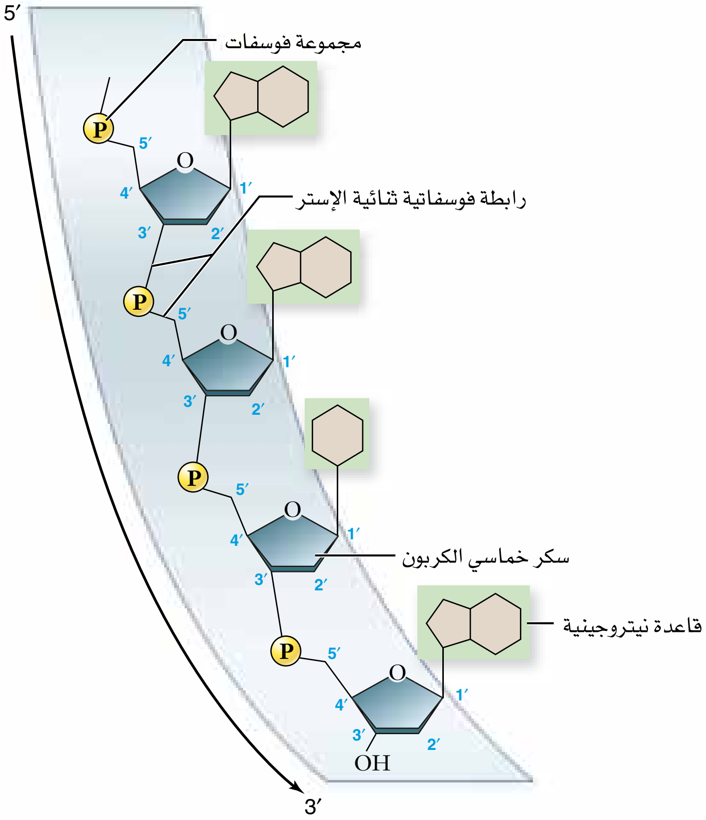
هيكل الفوسفات ثنائي الإستر

يتكوّن الخيطان المُكوِّنان للحلزون المزدوج من مبلمَر طويل من النيكلوتيدات. ويحتوي خيط على وحدات متكررة من السُّكَّر والفوسفات مرتبطة مع بعضها برابطة فوسفات ثنائية الإستر (الشكل 14-8). وتسمى هذه التركيبةُ هيكلَ الفوسفات ثنائي الإستر *Phosphodiester backbone*. يلتف الخيطان المشكلان للهيكل حول محور مشترك ليكوِّنا الحلزون المزدوج (الشكل 14-9). ويشبه الحلزون المزدوج غالبًا بدرج حلزونيّ، حيث يمثل شريطا الحلزون مقابض الأيدي التي يُستعان بها، وتمثل درجات السلم القواعد النيتروجينية.

تكاملية القواعد

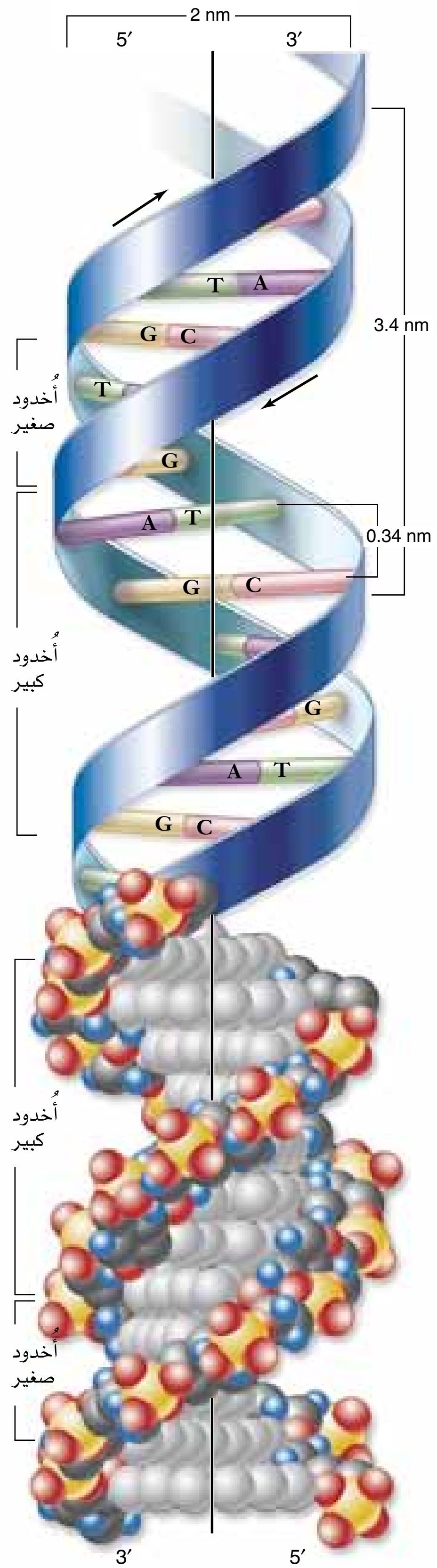
اقترح واطسون وكريك أن يكون الربط بين شريطي DNA عن طريق روابط هيدروجينية تتكون بين القواعد النيتروجينية عن الشريطين المتقابلين. ينتج عن هذه الروابط **أزواج قواعد Base pairs** محددة: حيث يستطيع الأدينين بعمل رابطتين هيدروجينيتين مع ثايمين (T) ليكوِّنا زوج A–T. في حين يستطيع جوانين (G) عمل ثلاث روابط هيدروجينية مع سايتوسين (C) ليكونا زوج G–C (الشكل 14-10).

لاحظ أن هذا التشكيل يصنع ازدواجًا بين البيورين ثنائي الحلقة مع البيريميدين أحادي الحلقة في كلّ حالة. لذا، فإن قطر كلّ زوج قواعد يبقى ثابتًا، وقد ظهر هذا القطر الثابت واضحًا في نتيجة انحراف (حيود) الأشعَّة السِّينيَّة.



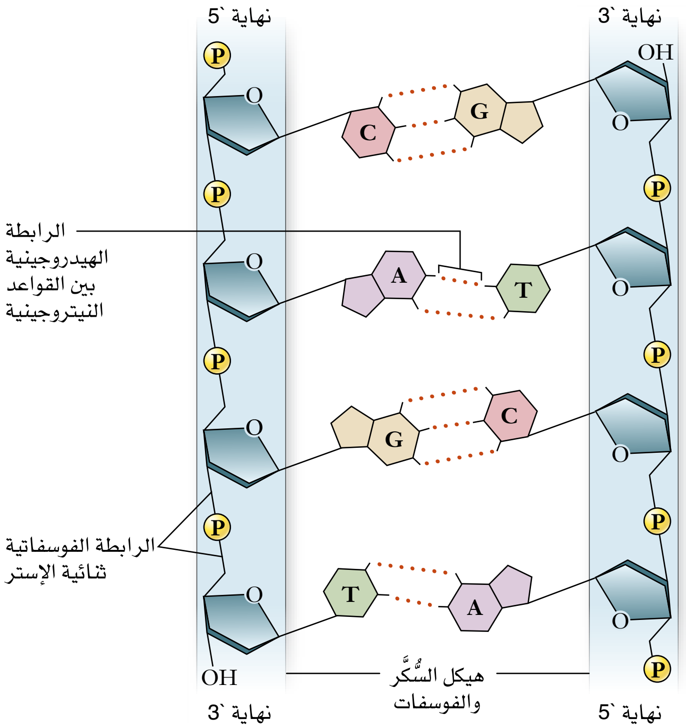
الشكل 14-8

تركيب شريط مفرد لـ DNA. يتألف هيكل الفوسفات ثنائي الإستر من سكر ومجموعات فوسفات متعاقبة. وترتبط القواعد بكل جزيء سكر.



الشكل 14-9

الحلزون المزدوج. مبين هيكل الفوسفات ثنائي الإستر بشكل شريطي في الأعلى والنموذج المحشو في الأسفل. تتجه القواعد إلى داخل الحلزون المزدوج، وتُثَبَّت عن طريق ازدواج القواعد. يُشَكِّل الهيكل أُخدودين؛ الرئيس الكبير، والثانوي الصغير.



الشكل 14-10

ازدواج القواعد يثبت الشريطين معًا. تظهر الروابط الهيدروجينية بين A و T وبين G و C بالخط المتقطع. ينتج عن هذه الروابط ازدواج قواعد من AT و GC التي تثبت الشريطين. يتم دائمًا تكوين زوج من بيورين وبيريميدن، ومن ثم يبقى قطر الحلزون المزدوج ثابتًا.

استقصاء

هل يفسر نموذج واطسون وكريك النتائج التي تمّت مناقشتها في الشرح جميعها؟

يشار إلى هذا النمط من ازدواج القواعد **بالتكاملي Complementary**، ما يعني أنه على الرّغم من أن الشريطين ليسا متطابقين، يمكننا معرفة أحد الشريطين إذا عرفنا القواعد المكونة للآخر. فإذا كان تسلسل أحد الشريطين ATGC فإن تسلسل الشّريط الآخر المتمّم له يجب أنْ يكون TACG. وهذه السمة تصبح حرجة لتضاعف DNA والتعبير عنه، كما سترى لاحقًا في هذا الفصل.

يفسر نموذج واطسون وكريك نتائج تشارجاف، حيث يقوم أدنين في الحلزون المزدوج بعمل رابطتين هيدروجينيتين مع ثايمين، لكنه لن يكوّن روابط هيدروجينية مع سايتوسين، وكذلك الأمر للجوانين، فإنّه سيشكل ثلاث روابط هيدروجينية مع سايتوسين، ولن يشكل روابط هيدروجينية مع ثايمين. لذلك، فإن نسبة أدنين سوف تكون مطابقة لنسبة ثايمين، وكذلك الأمر للجوانين وسايتوسين.

تشكيلة التّوازي المتعاكس

ذكرنا آنفًا أن شريط الفوسفات ثنائي الإستر له قطبية فطرية، بمعنى أنّ هناك طرفًا ينتهي بمجموعة الهيدروكسيل الحرة `3 OH، وأنّ هناك طرفًا آخر ينتهي بمجموعة من الفوسفات الحرة `5 PO_4. لذا، فإنّ شريطي الحلزون المزدوج يشار إليهما إما بقطبية `5 إلى `3 أو بقطبية `3 إلى `5. ويمكن وضع الشريطين بطريقتين؛ إما (بالتوازي) أي إنّ الشريطين بالقطبية نفسها، أو بقطبية معكوسة (عكس التوازي).

يوجد DNA مزدوج الشّريط في الطّبيعة دائمًا بتنظيم التّوازي المتعاكس؛ بمعنى أنّ أحد الشّريطين يسير في اتجاه `5 إلى `3، والآخر يسير بعكسه؛ أي من `3 إلى `5 (انظر الشَّكل 14-10). وإضافة إلى التكاملية، فإنّ طبيعة التوازي المتعاكس هذه سيكون لها مضامين مهمة في تضاعف DNA.

جزيء *DNA* لواطسون وكريك

يبين نموذج واطسون وكريك أن كلّ جزيء DNA يتكون من شريطين من فوسفات ثنائي الإستر مكمّلين لبعضهما، ويلتف كلاهما بشكل حلزونيّ حول محور مشترك. يكون هذان الشريطان عكسيي التوازي، وتكون القواعد ممتدة داخل الحلزون. ترتبط القواعد من الشريطين المتقابلين مع بعضها بشكل أزواج قواعد عن طريق الروابط الهيدروجينية، لتربط الشريطين المتكاملين معًا (الشكل 14-9، 14-10).

على الرّغم من أن الروابط الهيدروجينية بين كلّ زوج قواعد روابط منخفضة الطاقة، فإن مجموع الروابط بين أزواج القواعد تعطي طاقة كافية للجزيء، بحيث يكون مستقرًا.

على الرّغم من أن نموذج واطسون وكريك لـ DNA كان مقنعًا، إلا أن العلماء أرادوا الإجابة عن الأسئلة المتعلقة بتضاعفه، وهي خطوة مهمة في انقسام الْخليَّة، وكذلك عن كيفية إصلاح الأعطال والتغييرات التي تحدث له. وسنستقصي هذه الأسئلة في الجزء المتبقي من الفصل. (وفي الفصل القادم سوف نستمر في الحديث عن الشيفرة الْوراثِيَّة، والصِّلة بين الشيفرة وتصنيع البروتين)

كشفت تجربة تشارجاف المتعلقة بتركيب DNA أن كمية أدنين مساوية لكمية ثايمين، وبالمثل، فإن كمية جوانين كانت مساوية لسايتوسين. وكشفت دراسة قام بها فرانكلين وولكنز باستخدام طريقة انحراف (حيود) الأشعَّة السِّينيَّة أنّ DNA له شكل حلزوني. بنى واطسون وكريك نموذجًا يفسر تركيب DNA مكونًا من شريطين حلزونين مُلتفَّين حول محور مشترك ومرتبطين عن طريق روابط هيدروجينية. يزدوج أدنين مع ثايمين وجوانين مع سايتوسين، ما يجعل الشريطين مكملين لبعضهما.

3-14 الصِّفات الأساسيَّة لتضاعف DNA

إن تضاعف DNA قبل الانقسام الخلوي عملية مهمة وأساسية، ولقد كشفت الدراسات أنّ هذه العملية تتطلب مساهمة أعداد كبيرة من بروتينات الْخليَّة. قبل الدخول في تفاصيل العملية، كان على العلماء إرساء القواعد المتعلقة بالآلية العامة لهذه العملية.

بين ميسلسون وستال آلية التَّضاعُف شبه المحافظ

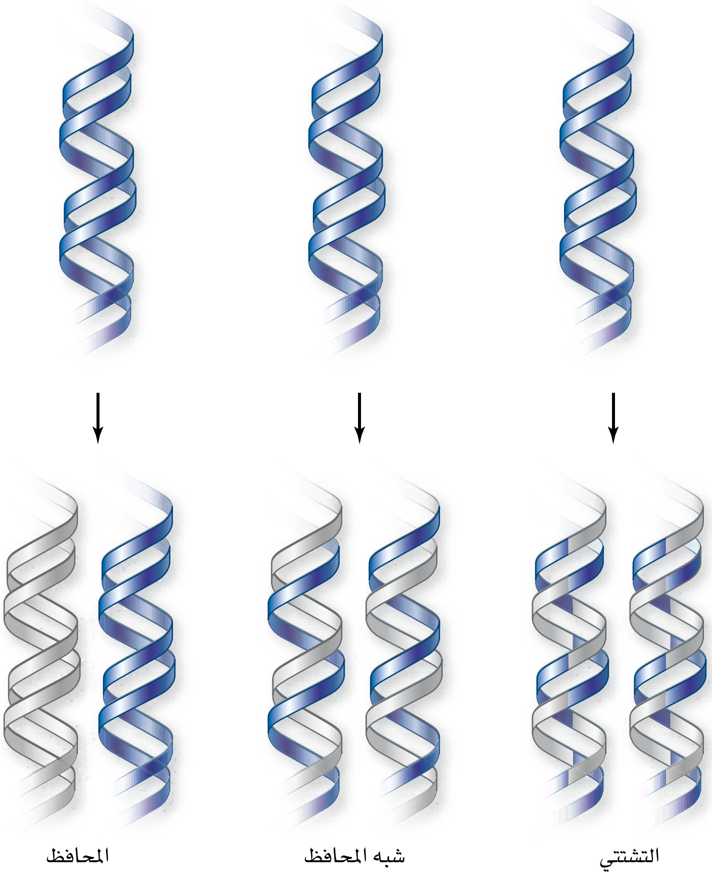
اقترح نموذج واطسون وكريك بشكل فوري أن أسس تضاعف DNA لا بد أن تعتمد على التكاملية، فقد تكون هناك سلسلة DNA لها أيّ تسلسل محتمل من القواعد، غير أنّ هذه السلسلة تملي وبشكل كلّي تعاقب السلسلة الشريكة في المزدوج.

يتم في التَّضاعُف استخدام التعاقب في الشريطين الأبويين لتضاعف الشريطين البنويين. لذا، فإنّ الحلزون الأبويّ الواحد يقوم بإنتاج حلزونيين بنويين بأربعة أشرطة، ومن ثمّ تنفصل هذه الأشرطة البنوية في أثناء الانقسام الخلوي.

ثلاثة نماذج لتضاعف DNA محتملة الحدوث (الشكل 14-11).

1. **النموذج المحافظ Conservetive model**: تبقى الأشرطة الأبوية المزدوجة مع بعضها (تحفظ)، في حين تنضم الأشرطة البنوية الجديدة مع بعضها. لذا، فإنّ الأشرطة البنوية تتضمن جزيئات جديدة.
2. **النموذج شبه المحافظ Semiconservetive model**: يبقى شريط أبوي واحد من الحلزون الأبوي مع الحلزون البنوي (شبه محافظ)؛ حيث يبنى شريط جديد مكمل لكلّ شريط أبوي. لذا، فإنّ الأشرطة البَنَوية تتضمن شريطًا واحدًا أبويًّا وآخر بنويًّا مكملًا له.
3. **النموذج التشتتي Dispersive model**: تتكون النسخ الجديدة من DNA من خليط من الأشرطة الأبوية وأشرطة بَنَوِية جديدة، لذا، فإنّ DNA الجديد يكون متفرقًا ومبعثرًا في كلّ النسخ الجديدة من DNA عند انتهاء عملية التَّضاعُف.

لاحظ أن النماذج الثلاثة السابقة افترضت آلية عامة لعملية التَّضاعُف، ولم توضح العملية تفصيلات على المستوى الجزيئي.



الشكل 14-11

ثلاثة نماذج محتملة لتضاعف DNA. يُنتج النموذج المحافظ جزيء DNA جديدًا كاملًا، ويحافظ على الجزيء القديم. يُنتج النموذج شبه المحافظ جزيئي DNA هجينين يتكون كلاهما من شريطين: قديم وجديد. يُنتج النموذج التشتتي جزيئات هجينة يتكون كلّ منها من خليط من القديم والجديد.

تجربة ميسلسون وستال

قام العالِمان ماثيو ميسلسون وفرانكلين ستال عام 1958 بفحص النماذج الثلاثة التي تم ذكرها آنفًا. وللتمييز بين النماذج هذه، قاما بتعليم DNA عن طريق مادة مشعة، ومن ثم تابعا DNA المعلَّم خلال جولتين من التَّضاعُف (الشكل 14-12).

استخدم ميسلسون وستال مادة لتعليم DNA وهي النيتروجين الثقيل (^{15}N)، وهي مادة تعليم غير مشعة. لدى الجزيئات المحتوية على ^{15}N كثافة أكبر من تلك المحتوية على النظير المشع ^{14}N الشائع. وبالإمكان استخدام تقنية الطرد المركزي عالي السرعة لفصل الجزيئات ذات الكثافات المختلفة.

زُرعت البكتيريا في المرحلة الأولى في وسط يحتوي على ^{15}N، الذي اتحد بدوره مع قواعد DNA في البكتيريا. بعد أجيال عدة، أصبح DNA في تلك البكتيريا أكثر كثافة من ذلك الموجود في البكتيريا التي زُرعت في وسط يحتوي نظير ^{14}N الطبيعي والمتوافر. نقل ميسلسون وستال البكتيريا من الوسط المحتوي على ^{15}N إلى وسط يحتوي على ^{14}N، ثم جمعا DNA على مدد زمنية مختلفة.

أُذيب DNA من كلّ مدة زمنية في محلول ملحي ثقيل، كلوريد السيزيوم. وتم تدوير المحلول في جهاز الطرد المركزي عالي السرعة. سببت قوة الطرد المركزي الكبيرة هجرة السيزيوم نحو قعر أنبوب الطرد المركزي، صانعة تدرجًا من تركيز السيزيوم، ومن ثم تدرجًا في الكثافة.

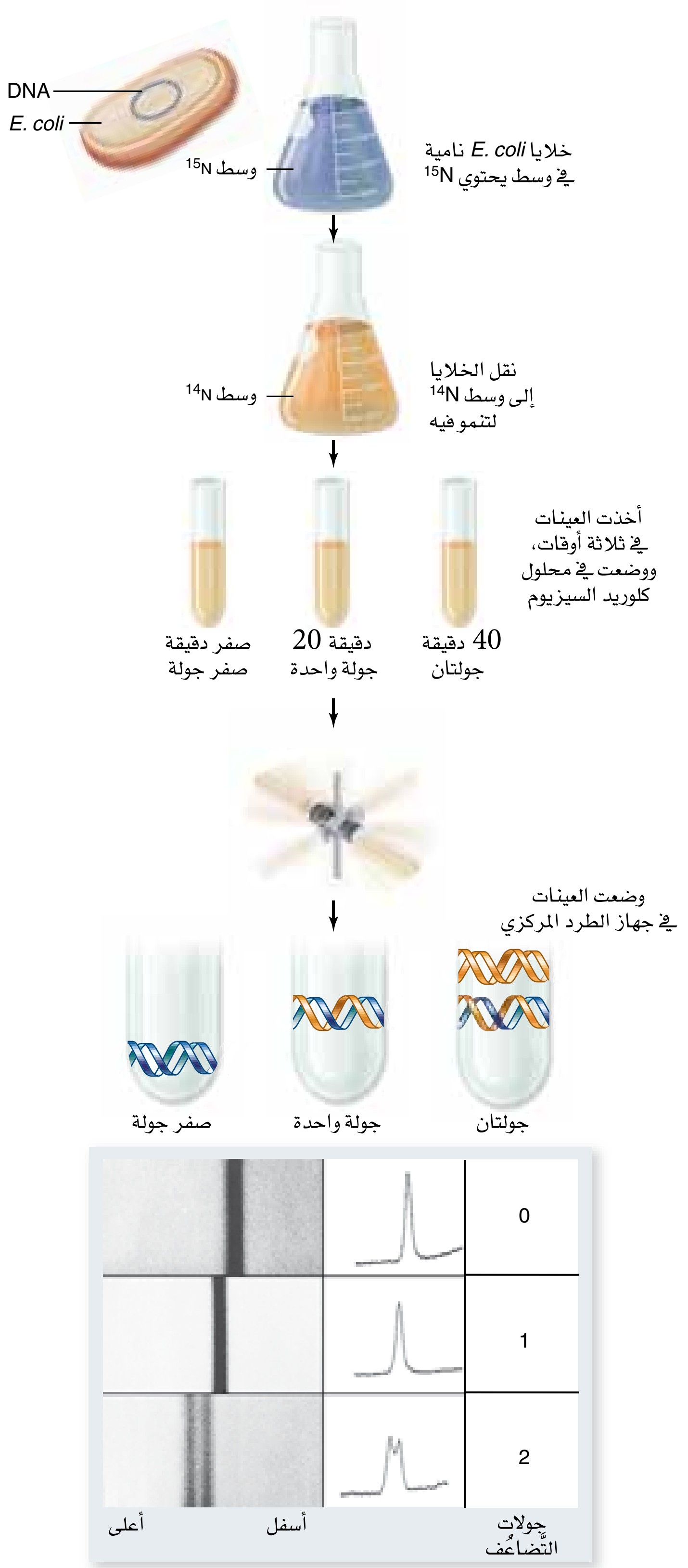
كلّ شريط DNA طاف أو غاص في هذا التدرج إلى أن وصل إلى نقطة تطابق كثافته تمامًا كثافة السيزيوم في ذلك الموقع. ولأن أشرطة ^{15}N أكثر كثافة من أشرطة ^{14}N فإنها تهاجر أبعد نحو قاع الأنبوب.

تساوت كثافة عينات DNA التي جمعت فورًا بعد أن نقلت البكتيريا إلى وسط ^{14}N مع DNA المحتوي على ^{15}N فقط. إلا أنّه بعد أن أنهت البكتيريا أول جولة من التَّضاعُف، قَلَّت كثافة DNA إلى قيمة وسطى بين ^{14}N-DNA وحدَه و ^{15}N-DNA. لوحظ بعد الجولة الثانية من التَّضاعُف صنفان من DNA: واحد وسط، وواحد يساوي ^{14}N-DNA (انظر الشَّكل 14-12).

تفسير نتائج ميسلون وستال

قارن ميسلون وستال نتائج تجربتهما مع النتائج التي يمكن توقعها بناءً على النماذج الثلاثة.

1. لم يكن النموذج المحافظ متماشيًا مع نتائج الجولة الأولى من التَّضاعُف، إذ كان لا بدّ من ملاحظة كثافتين: أشرطة DNA تكون إما ثقيلة (أبويّة) أو خفيفة (بَنَوِيّة). وهكذا رُفض هذا النموذج.
2. توافـق نموذج شبه المحافظ مع الملاحظـات جميعها: فبعد أول جولة من التَّضاعُـف، يتوقع أن تكون هناك كثافة وحيـدة؛ لأن جزيئات DNA جميعها سيكـون لها أشرطة خفيفة وأخرى ثقيلة. وبعد جولتين من التَّضاعُف، سيكون لـدى نصف الجزيئات شريطان خفيفـان، ونصف الجزيئات الآخر سيكون له شريطـان؛ خفيف وثقيـل. وبذا، سيلاحظ هنـاك كثافتان. لذا، فـإنّ النتائج تدعم النموذج شبه المحافظ.
3. النموذج التشتتي كان متطابقًا مع نتائج الجولة الأولى من التَّضاعُف، ففي هذا النموذج، سيتكون كلّ حلزون DNA من أشرطة خليطة من $\frac{1}{2}$ خفيف (جديد) و $\frac{1}{2}$ ثقيل (قديم). ولكن بعد جولتين من التَّضاعُف، سيبقى النموذج التشتتي يُنتج كثافة وحيدة فقط؛ تتألف من $\frac{3}{4}$ أشرطة DNA خفيفة و $\frac{1}{4}$ جزيئات ثقيلة. عوضًا عن ذلك، لوحظ وجود كثافتين. لذا، فقد رُفض هذا النموذج أيضًا.



الشَّكل 14-12

تجربة ميسلسون وستال. زُرعت البكتيريا في وسط فيه ^{15}N الثقيل، ثم نقلت البكتيريا إلى وسط فيه ^{14}N الخفيف. أخذت العينات في أوقات مختلفة بعد صِفر، 1 ، 2 جولة تضاعفية، ثم وضعت في محلول كلوريد السيزيوم في جهاز الطرد المركزي لتشكل تدرجًا. تظهر النتائج الأصلية في أسفل الشَّكل، ويوضح الرسم تفسير النتائج المتسقة مع النموذج شبه المحافظ.

إن الآلية الأساسيّة لعملية تضاعف DNA هي شبه محافظة. ما يحدث ببساطة، هو أن ينفك حلزون DNA المتضاعف، ويصنع نسخًا من الشريطين لإنتاج حلزونيين بَنَويين يتألف كلّ واحد منهما من شريطين: قديم وجديد.

عملية التّضاعُف: نظرة شاملة

تحتاج عملية التّضاعُف إلى ثلاثة أشياء: شيء يتمّ نسخه، وشيء يقوم بالنّسخ، ومكوّنات بنائيّة لعمل النّسخة. يعمل جزيء DNA الأبوي كقالب، وتقوم الأنزيمات بعملية نسخ القالب، والمكونات البنائية هي النيكلوتيدات ثلاثية الفوسفات.

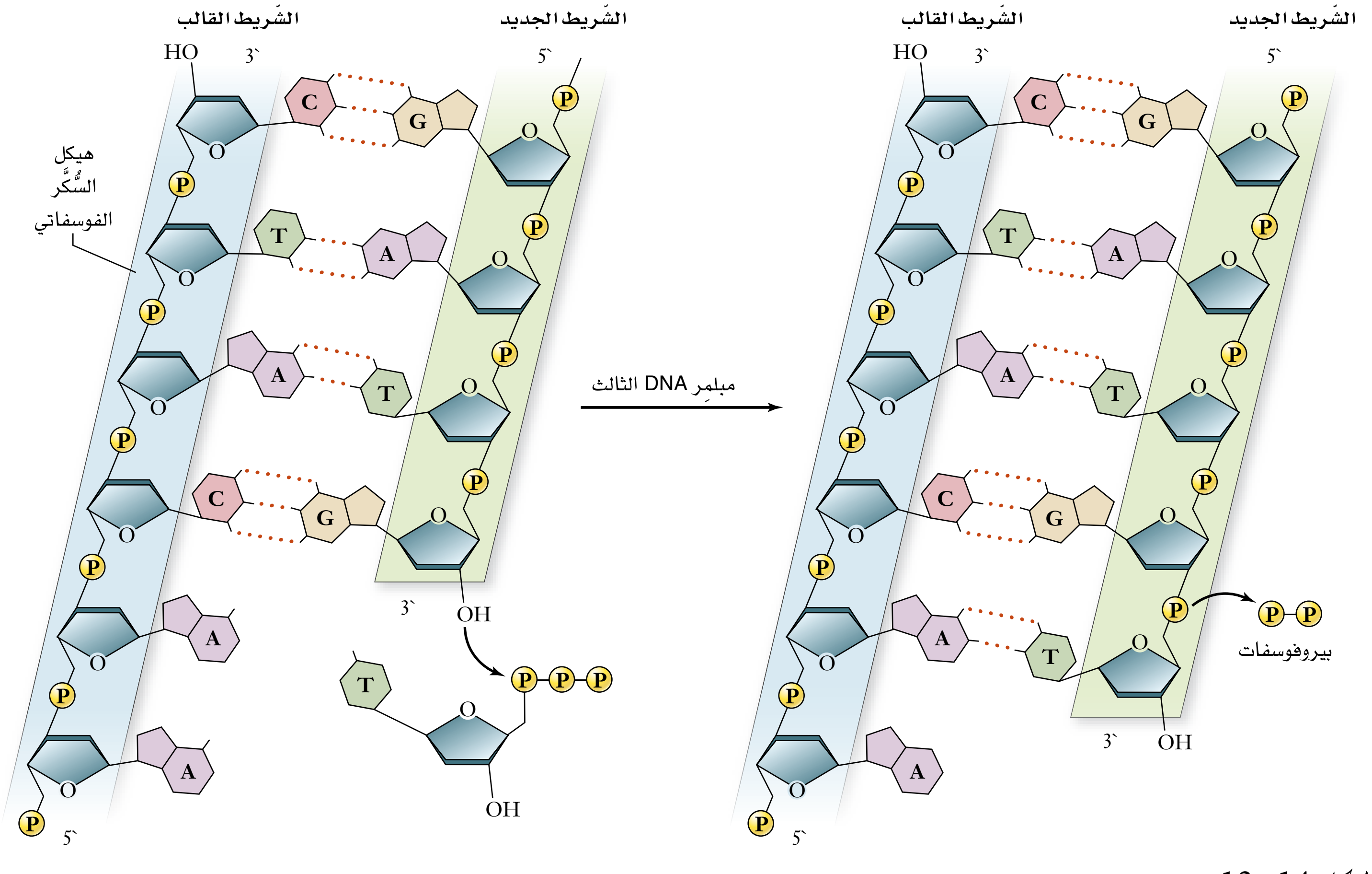
ويمكن التفكير في عملية التّضاعُف أنّ لها بداية ووسطًا، حيث تتم إضافة المكونات البنائية ونهاية، حيث تُوقَف العملية. ونستخدم مصطلحات الاستهلال *initiation*، والاستطالة *elongation*، والإيقاف *termination* لوصف العملية الكيميائية الحيوية. وعلى الرّغم من أنّه قد يظهر أن هناك زيادة في تبسيط العملية، ولكنّ في الحقيقة، تتطلب عمليتا الاستهلال والإيقاف عادة وظائفَ محددة، وهو ما ليس ضروريًّا في الاستطالة.

الاستهلال: المنشأ

لا تبدأ عملية التّضاعُف من نقطة عشوائية على شريط DNA المزدوج، وإنما وجد أنها تبدأ من موقع أو أكثر يُسمّى **منشأ التّضاعُف Origin of replication**. تقوم بروتينات متخصّصة بالتعرف والارتباط بالمنشأ، حيث تشكل عنده معقدًا يقوم بفك الحلزون، ليعرِّي شريط القالب المنفرد؛ لكي يتم استخدامه لبناء شريط جديد.

الاستطالة: مبلمر DNA *DNA Polymerase*.

تتعاون أنزيمات عدة، وتتسق فيما بينها لإتمام مهمة تجميع الشّريط الجديد، ولكن الأنزيم الذي يقوم فعليًّا بمطابقة قواعد DNA الموجودة مع نيكلوتيدات مكملة لها، ثم يربط النيكلوتيدات مع بعضها ليكوِّن الشّريط الجديد هو **مبلمر DNA polymerase DNA** (الشَّكل 14-13). وكما تم وصفه قبل قليل، تم اكتشاف أنواع عدة مختلفة من مبلمرات DNA.



الشكل 14-13

عمل مبلمِر DNA. يقوم مبلمِر DNA بإضافة النيكلوتيدات إلى الطرف `3 من السلسلة النامية. ويعتمد اختيار القاعدة المضافة على القاعدة الموجودة في الشّريط القالب، بحيث تكون كلّ قاعدة جديدة مكملة للقاعدة الموجودة على الشّريط القالب. عند إضافة النيكلوتيدات ثلاثية الفوسفات، يتم إزالة اثنتين من مجموعات الفوسفات على شكل بيروفوسفات.

استقصاء

؟ ***لماذا تعتقد أن من المهم تثبيت هيكل السكر-فوسفات في DNA عن طريق الروابط التساهمية وتثبيت الجسور العرضية بين الشريطين عن طريق الروابط الهيدروجينية؟***

تشترك أنواع مبلمرات DNA التي تم فحصها جميعها بصفة مشتركة. فجميعها تضيف القواعد الجديدة إلى طرف `3 من الشّريط الموجود. أي إنّها تُصنِّع في اتجاه من `5 إلى `3 بإطالة الشّريط الذي يزدوج قاعديًّا مع شريط القالب. تتطلب المبلمرات جميعها **البادئ Primer** للبدء في عملية التصنيع؛ ولا تستطيع البدء دون شريط RNA أو DNA يزدوج قاعديًّا مع القالب.

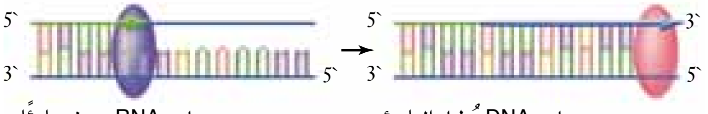
ولا تحتاج مبلمرات RNA إلى هذا البادئ، لذا، فإنّها عادة ما تقوم بتصنيع البادئ.

الإيقاف

لنقطة النهاية أهميتها كنقطة البداية. تنتهي عملية التَّضاعُف في بدائيّات النّوى، التي لها DNA حلقي، عندما تصل العملية إلى المنشأ مرة أخرى. في حين تنتهي عملية التَّضاعُف في حقيقيّات النّوى عند أطراف الكروموسومات، حيث توجد القطع الطرفية أو التيلوميرات *telomeres*، وهي مناطق محددة من قواعد متكررة.

سيتم وصف تفاصيل هذه العملية في الجزء الآتي. في بدائيّات النّوى أولًا، التي استخدمت كثيرًا في الأبحاث الأولى على تضاعف DNA، ثم حقيقيّات النّوى بعد ذلك.

بيّن ميسلسون وستال أن الآلية الأساسيَّة لعملية التَّضاعُف تتم بطريقة شبه محافظة: حيث يتكون كلّ حلزون DNA من شريط قديم وآخر جديد. تتضمن عملية التَّضاعُف ثلاث مراحل: الاستهلال والاستطالة والإيقاف. تتم عمليتا الاستهلال والإيقاف في مناطق محددة، وهي عملية تختلف عن عملية الاستطالة. تقوم بعملية الاستطالة أنزيمات تسمى مبلمرات DNA حيث تصنّع DNA في اتجاه من `5 إلى `3 ابتداءً من طرف `3 التابع للبادئ، الذي عادة ما يكون RNA.



4-14 التَّضاعُف في بدائيّات النّوى

لبناء صورة مفصلة للتضاعف، علينا أنْ نسلط الضَّوء على تضاعف بدائيّات النّوى باستخدام بكتيريا القولون *E.coli* بوصفها نموذجًا. بعد ذلك، يمكننا النظر في نموذج التَّضاعُف في حقيقيّات النّوى واختلافه عن النظام في بدائيّات النّوى.

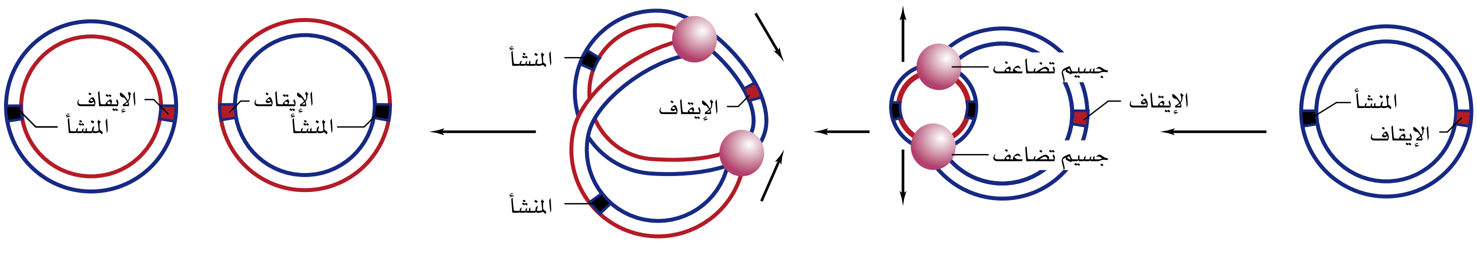
يبدأ التَّضاعُف في بدائيّات النّوى عند منشأ واحد

تستهل *E.coli* عملية التَّضاعُف من نقطة نوعية، هي المنشأ (وتسمى *OriC*)، وتنتهي عند موقع نوعي هو النهاية. تتكون سلسلة *OriC* من نيكلوتيدات متكررة ترتبط مع بروتين مُستَهِل وسلسلة غنية بقواعد A.T التي يمكن أن تفتح بسهولة في أثناء عملية استهلال التَّضاعُف. (لدى أزواج القواعد A.T رابطتان هيدروجينيتان، مقارنة بأزواج قاعدة G.C التي لديها ثلاث روابط هيدروجينية). بعد الاستهلال، تمضي عملية التَّضاعُف في اتجاهين متضادين، ابتداءً من هذا المنشأ الفريد إلى طرف أو نهاية فريدة (الشكل14-14). وبالإمكان اعتبار الكروموسوم الكامل إضافة إلى المنشأ وحدة وظيفية واحدة تسمى **وحدة تضاعف** (ريبليكون) **Replicon**.

يوجد لدى *E.coli* ثلاثة أنواع على الأقل من مبلمرات DNA

تقوم مبلمِرات DNA، كما ذكرنا، ببناء شريط DNA، جديد بالاعتماد على DNA القالب. سمي أول مبلمِر DNA عُزِلَ من *E.coli* **مبلمِر DNA الأول Polymerase I DNA (Pol I)**. في البداية، افترض الباحثون أن هذا المبلمِر هو الذي يقوم بالعبء الأكبر في تصنيع DNA في أثناء التَّضاعُف. إلا أنه تم عزل بكتيريا طافرة لا تحتوي على نشاط المبلمِر الأول، ولكنها بقيت تُظهر نشاطًا تضاعفيًّا. عُزل مبلمران إضافيان من *E.coli* وسُمِّيا **مبلمِر DNA الثاني DNA Polymerase II (Pol II) ومبلمِر DNA الثالث DNA Polymerase III (Pol III)**. وكما هو الحال مع المبلمِرات جميعها، فالأنزيمات الثلاثة تصنع شريط DNA متعدد النيكلوتيدات الجديد في اتجاه واحد هو `5 إلى `3 وتتطلب بادئًا.

لدي كثير من المبلمِرات أنشطة أنزيمية إضافية تساعدها على وظيفتها. هذا النشاط هو نشاط تحطيم DNA أو القدرة على تكسير رابطة الفوسفات ثنائي



الشكل 14-14

التَّضاعُف هو ثنائي الاتجاه من منشأ محدد. تبدأ عملية التَّضاعُف من منشأ فريد. يتم وضع جسيمي تضاعف منفصلين على المنشأ؛ ليستهلا التصنيع في اتجاهين متعاكسين على الكروموسوم؛ حتى يصلا إلى نقطة انتهاء فريدة.

الإستر بين النيكلوتيدات. تصنّفُ أنزيمات التحطيم إلى **محطّمات داخليّة Endonucleases** (تقطع DNA داخليًّا) أو **أخرى خارجيّة Exoncleases** (تقطع DNA عند الأطراف).

لدى مبلمِرات DNA الأول والثاني والثالث خاصية التّحطيم الخارجيّ في الاتجاه من ′3 إلى ′5، وتنجز وظيفة تدقيق القراءة؛ لأنها تسمح للأنزيم بإزالة القواعد التي لم تزدوج بشكل صحيح. إضافة إلى ذلك، لدى مبلمر DNA الأول نشاط تحطيم خارجي في الاتجاه ′5 إلى ′3. سنوضّح أهمية ذلك بعد قليل.

تقوم المبلمِرات الثلاثة بمهام مختلفة في أثناء عملية التَّضاعُف. مبلمِر DNA الثالث هو المسؤول عن الجزء الأكبر من تصنيع DNA. في حين يعمل مبلمِر DNA الأول على الشّريط المتلكئ، ويزيل بوادئ ويستبدلها بقواعد DNA. ولا يظهر أن مبلمِر DNA الثاني يؤدي وظيفة معينة في أثناء تضاعف DNA، وإنما يلزم في عملية إصلاح DNA.

لقد كان يُعتقد، سنوات عدة، أنّ هذه الأنزيمات الثلاثة هي مبلمِرات DNA الوحيدة في *E. coli*، غير أنّه تم التّعرّف حديثًا إلى مبلمِرات عدة في *E. coli*. فهناك خمسة أنزيمات مبلمِرة لـ DNA معروفة، مع أنّها لا تعمل جميعها في تضاعف DNA.

يتطلب فك التفاف DNA طاقة، ويتسبب في جهد التوائي

على الرّغم من أنّ بعضًا من مبلمِرات DNA تستطيع أنْ تفكّ التفاف DNA في أثناء تصنيعها DNA الجديد، فإن هناك مجموعة أخرى من الأنزيمات لديها وظيفة وحيدة وهي فكّ التفاف شريط DNA لجعل سير العملية أكثر كفاءة. تسمى الأنزيمات التي تستخدم طاقة ATP لفكّ التفاف DNA القالب، **محلل الحلزون Helicases**.

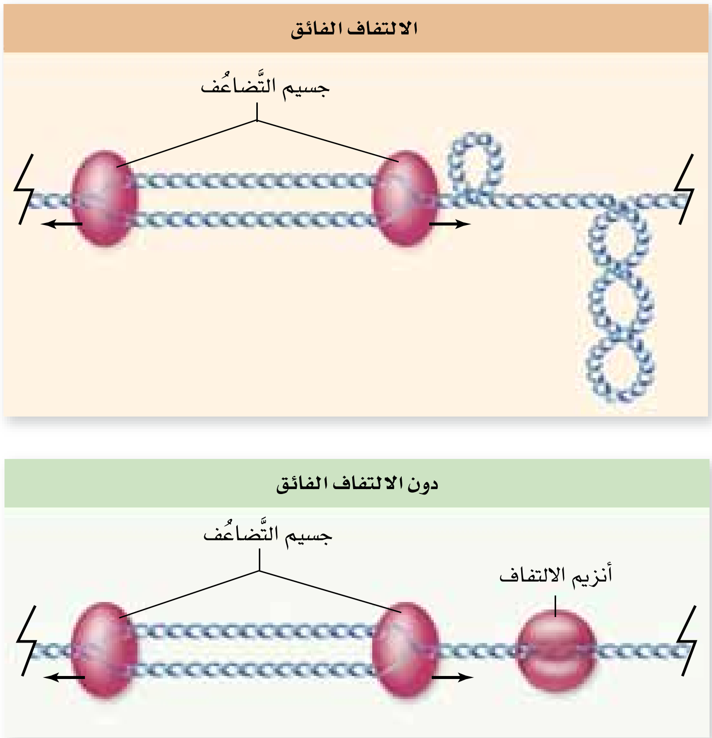
شريط DNA المفرد الذي ينتجه أنزيم محلل الحلزون غير مستقر؛ لأن العملية تعرض القواعد غير المحبة للماء للوسط المائي. تقوم الْخليَّة بحلّ هذه المشكلة بوضع بروتينات ترتبط بالشّريط المفرد، وتمنع تعرضه للوسط المائي، وتسمّى البروتينات الرابطة للشريط المفرد.

إن فكّ التفاف DNA يؤدي إلى حدوث جهد التوائي لجزيء DNA. تخيل أنّ هناك شريطين مطاطيين ملتفين حول بعضهما. ماذا يحدث لو أنّك قمت بفكّ التفاف الشريطين المطّاطيّين؟ سيقوم جزءا الشريطين المطّاطيين اللذين ما زالا ملتفّين حول بعضهما بالالتفاف بشكل أكبر في الفراغ. عندما يحدث هذا في جزيء DNA فإنّه يسمّى **الالتفافَ الفائق Supercoiling** (الشّكل 14-15). إن فرع الرياضيات الذي يختص في كيفية التواء الأجسام والتفافها في الفراغ يسمى الطبولوجيا *Topology* لذا، فبإمكاننا أن نصف التفاف الحلزون المزدوج في الحالة الطوبولوجية لـ DNA. تصف هذه الحالة كيف يَلُف الحلزون المزدوج نفسه في الفراغ. ولقد لاحظنا مثالاً على هذا الالتفاف عند دراسة التفاف DNA حول بروتينات الهيستون في الجسيمات النووية لكروموسومات حقيقيّات النّوى. (الفصل الـ 10).

تسمى الأنزيمات القادرة على تغيير الحالة الطوبولوجية لـ DNA **متجازئات الحالة الطبولوجية Topoisomerases**. تعمل هذه الأنزيمات على تخليص DNA من جهد الالتواء، وتمنع تكون الالتفاف الفائق. تسمى هذه الأنزيمات التي تستخدم في التَّضاعُف **أنزيمات الالتفاف** (الجايريز) **DNA gyrases** (الشكل 14-15).

التَّضاعُف شبه متقطع

فيما سبق، وصفنا DNA بأنه عكسي التوازي. بمعنى أنّ أحد الشّريطين يسير في اتجاه ′5 إلى ′3، أما الآخر فيسير في اتجاه ′3 إلى ′5. لذا، فإنّ طبيعة



الشكل 14-15

يتسبب فكّ التفاف الحلزون في جهد التوائي. إذا كانت نهايات DNA الخطي مقيدة، كما هي في الْخليَّة، فإنّ فكّ التفاف الحلزون يُحدث جهدًا التوائيًّا يمكن أن يتسبب في إحداث التفاف أكبر في الفراغ (التفاف فائق). يحرر أنزيم الالتفاف هذا الالتفافَ الفائق.

الاتجاهات، إضافة إلى طبيعة عمل مبلمِرات DNA، تضع قيودًا على الطريقة التي تتم بها عملية تصنيع DNA. ولأنّ المبلمِرات تصنع DNA في اتجاه واحد فقط، والشريطان يسيران في اتجاهين متعاكسين، فيجب على المبلمِرات إذن أن تصنع DNA في اتجاهين متعاكسين (الشكل 14-16).

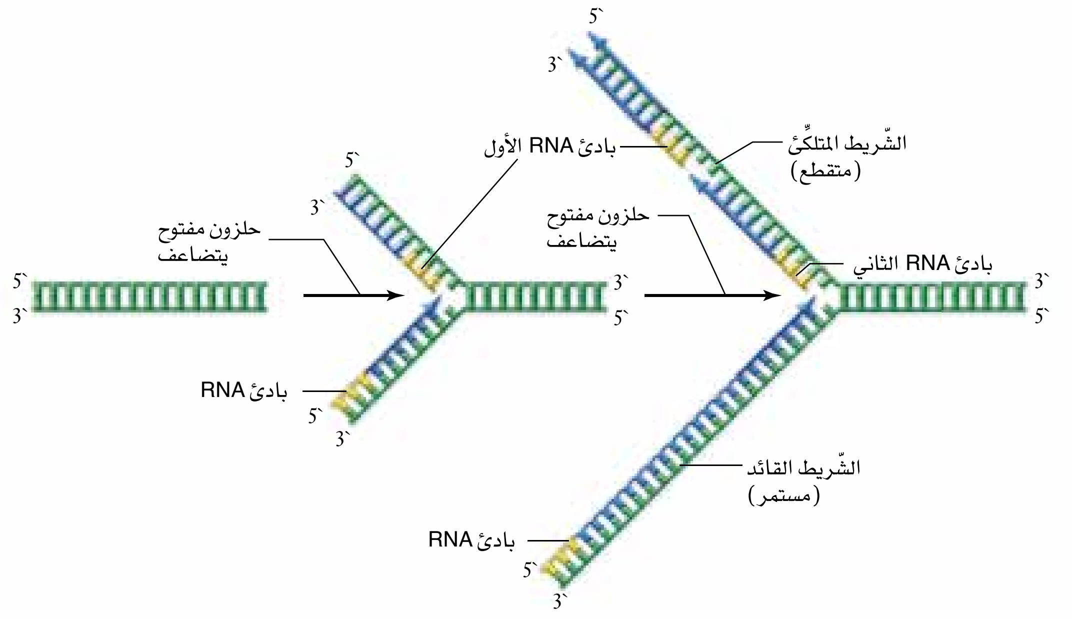
إن حاجة مبلمِرات DNA إلى البادئ تعني أنّ أحد الأشرطة يحتاج إلى بوادئ كلما تمّ فكّ الحلزون (انظر الشكل 14-16). هذا يعني أنه يتم تصنيع أحد الشريطين بشكل مستمر ابتداءً من البادئ الأول، في حين يتم تصنيع الشّريط الثاني بشكل متقطع باستخدام بوادئ عدة، وتجميع قطع قصيرة من DNA. يُطلق على الشّريطَ المستمر **الشّريط القائد Leading strand** في حين يُسمّى الشّريط المتقطع **الشّريطَ المتلكئ Lagging strand**. تسمى قطع الشّريط المتلكئ **قطع أوكازاكي Okazaki fragments** تكريمًا للرجل الذي كان أول من وضح طريقة التصنيع المتقطع. لقد أظهرت هذه القطع الحاجة إلى أنشطة أنزيمية أكثر على الشّريط المتلكئ، كما سيتم وصفه لاحقًا.

يتم التصنيع عند شوكة التضاعُف

إن الانفتاح الجزئي لحلزون DNA يشكل شريطين فرديين على شكل شوكة. لذا، فهي تسمى **شوكة التَّضاعُف Replication fork**. توجد الأنزيمات التي تمت مناقشتها جميعها إضافة إلى أنزيمات أخرى في شوكة التَّضاعُف (الجدول 14-1). ومع ذلك، يسير التصنيع على الشّريطين، القائد والمتلكئ بشكل مختلف.

الشكل 14-16

التَّضاعُف شبه متقطع. صناعة المبلمِر لـ DNA في اتجاه `5 إلى `3 إضافة إلى طبيعة DNA عكسي التوازي تقتضي أن يتمّ تصنيع أحد الشريطين، الشّريط القائد بشكل مستمر، في حين يُصنّع الشّريط الآخر؛ المتلكّئ، بشكل متقطع، بحيث يكون لكلِّ قطعة بادئ خاص بها.



الابتداء

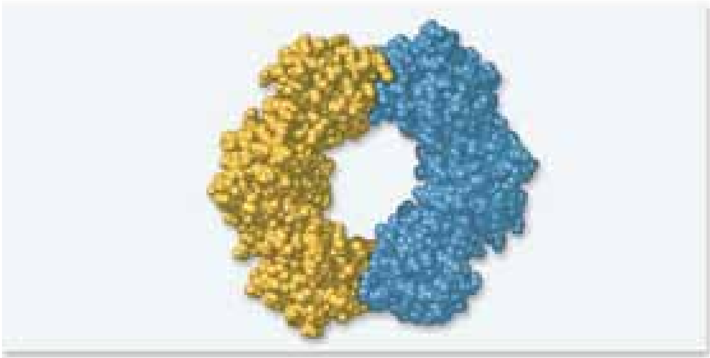
تُصنَع البوادئ التي يحتاج إليها مبلمِر DNA في أثناء التَّضاعُف عن طريق أنزيم يسمى **صانع البادئ** (برايميز) **Primase**. هذا الأنزيم عبارة عن مبلمِر RNA يستطيع أن يصنع من 10-20 زوجًا قاعديًّا لتعمل بادئًا لمبلمِر DNA. يزال بادئ RNA لاحقًا، واستبدال DNA به.

صناعة الشّريط القائد

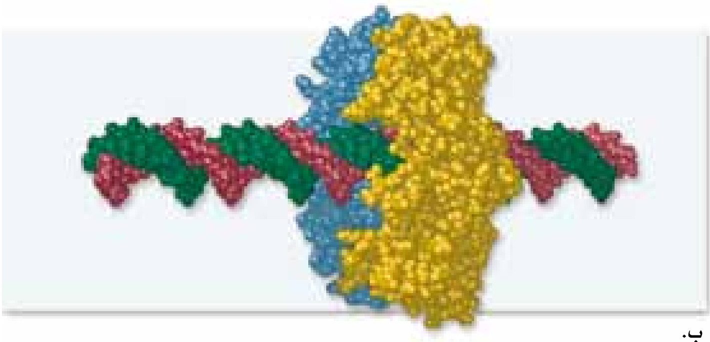
تعدّ عملية تصنيع الشّريط القائد عملية بسيطة نوعًا ما، إذ يتم وضع البادئ مرة واحدة، ثم يقوم مبلمِر DNA الثالث بعملية الاستطالة بشكل مستمر. إذا بقي الأنزيم مرتبطًا مع القالب، فبإمكانه تصنيع كامل الكروموسوم الحلقي في *E.coli*. إن قدرة المبلمِر على البقاء مرتبطًا مع القالب تسمَّى **تقدمية Processivity**. ويُعَدُّ مبلمِر DNA الثالث أنزيمًا كبيرًا متعدد تحت الوحدات ذا تقدمية عالية بفضل تحت الوحدة بيتا *β subunit*. (الشكل 14-17أ).

تتكون تحت الوحدة بيتا من سلسلتي بروتين متطابقتين تشكلان حلقة. يتم وضع الحلقة على القالب، مثل لاقط لتثبيت المبلمِر الثالث على DNA(14-17ب). لذا، يعرف هذا التركيب «باللاقط المنزلق». يوجد تركيب شبيه لهذا في مبلمِرات حقيقيّات النّوى.

الجدول 14-1	**أنزيمات تضاعف DNA في بكتيريا *E. coli***		
البروتين	**الوظيفة**	**الحجم (KDa)**	**عدد الجزيئات في الخليَّة**
محلل الحلزون	فك التفاف الحلزون المزدوج	300	20
صانع البادئ	صناعة البادئ RNA	60	50
البروتينات الرابطة للشريط المفرد	استقرار مناطق الشّريط المنفرد	74	300
أنزيم الالتفاف	إزالة الالتواء	400	250
مبلمِر DNA الثالث	تصنيع DNA	≈900	20
مبلمِر DNA الأول	إزالة البادئ وملء الفراغ	103	300
اللاحم	ربط قطع DNA، وإصلاحه	74	300



أ.



ب.

الشكل 14-17

اللاقط المُنزَلِق لمبلمِر DNA. أ. تحت وحدة بيتا β تشكل حلقة تحيط بـ DNA ب. تظهر تحت وحدة بيتا مرتبطة بـ DNA وتشكل «لاقطًا منزلقًا» تُبقي المبلمِر متصلًا بالقالب.

صناعة الشّريط المتقطّع

تتطلب صناعة الشّريط المتلكئ ذي الطبيعة المتقطعة عملًا إضافيًّا أكبر من صناعة الشّريط القائد (الشكل 14-16). إذ يجب على أنزيم صانع البادئ أن يقوم بتصنيع البادئ لكلِّ قطعة من قطع أوكازاكي، ثم يتم بعد ذلك إزالة البادئ وملء الفراغ الناتج عن هذه الإزالة، ثم ربط القطع بعضها مع بعض.

يُتِم مبلمِر DNA الثالث تصنيع قطع أوكازاكي. إلا أنّ إزالة البادئ واستبداله تتم عن طريق مبلمِر DNA الأول. ويستخدم في ذلك قدرته على التحطيم الخارجي في الاتجاه من `5 إلى `3، إذ بإمكانه إزالة البادئ من المقدمة أولًا، ثم استبداله مستخدمًا نشاط المبلمِر في اتجاه `5 إلى `3. هذا التخليق يحفِّز بقطعة أوكازاكي السابقة المكونة من DNA التي لها مجموعة هيدروكسيل حرة في طرف `3 يمكن إضافة المزيد لها.

يتبقى في النهاية الحاجة إلى عمل رابطة فوسفات ثنائية الإستر بين قطع أوكازاكي التي صُنِّعت، ويقوم بذلك **الأنزيم اللاحم DNA ligase** الذي يُلْحِم الندب بين قطع أوكازاكي ليكون شريطًا كاملًا. الأنشطة التي تتم على الشّريط المتلكئ ملخصة جميعها في (الشّكل 14-18).

استقصاء

ما وظيفة الأنزيم اللاحم؟ ماذا يحدث في الْخليَّة لو لم يكن هذا الأنزيم غير فعال؟

الإيقاف

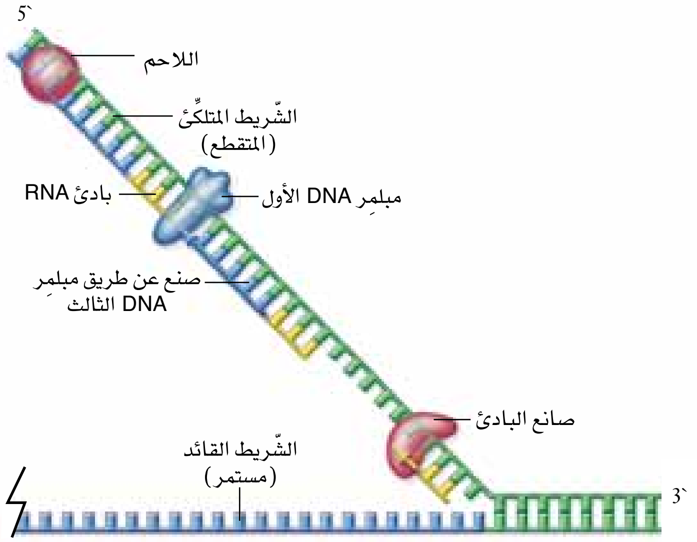
تحدث عملية الإيقاف في مكان نوعي محدد يقع مقابل نقطة المنشأ (*oriC*) على الكروموسوم الحلقي تقريبًا. تنتج المراحل الأخيرة للتضاعف جزيئين بنويين ملتفين حول بعضهما كحلقتين في سلسلة. ويقوم بفصل هذين الجزيئين الملتفين الأنزيمُ نفسُه الذي يزيل الجهد الالتوائي على شوكة التَّضاعُف: أنزيم الالتفاف.

يحتوي جسيم التَّضاعُف على الأنزيمات اللازمة للتضاعف

تشكل الأنزيمات المشاركة في عملية التَّضاعُف جميعها تجمعًا يسمى **جسيم التَّضاعُف Replisome** ويُنظر إليه «كعضية للتضاعف» أي مثل الرايبوسومات الخاصة بعملية صناعة البروتينات. جسيم التَّضاعُف هو آلة بروتينية قادرة على مضاعفة DNA بشكل سريع ودقيق في أثناء انقسام الْخليَّة.

يتكون جسيم التَّضاعُف من جزيئين رئيسين هما: جسيم البدء *Primosome*، واثنين من مبلمِر DNA الثالث، واحد لكلِّ شريط. ويتكون جسيم البدء من أنزيمين، هما: صانع البادئ ومحلل الحلزون، وعدد من البروتينات المساعدة. تفسِّر الحاجة إلى الابتداء المستمر على الشّريط المتلكئ الحاجة إلى وجود معقد جسيم البدء بوصفه جزءًا من جسيم التَّضاعُف الكامل على شوكة التَّضاعُف.

يضم معقدا مبلمِر DNA الثالث وحدتين أساسيتين مخلّقتين، كلّ منها لديها تحت وحدة b وعدد من البروتينات الأخرى التي تساعد على تثبيت المعقد الكامل مع بعضه. وعلى الرّغم من الجهد الإضافي المطلوب عمله على الشّريط المتلكئ، إلا أنّ كِلا المبلمِرين يعملان بشكل متزامن.

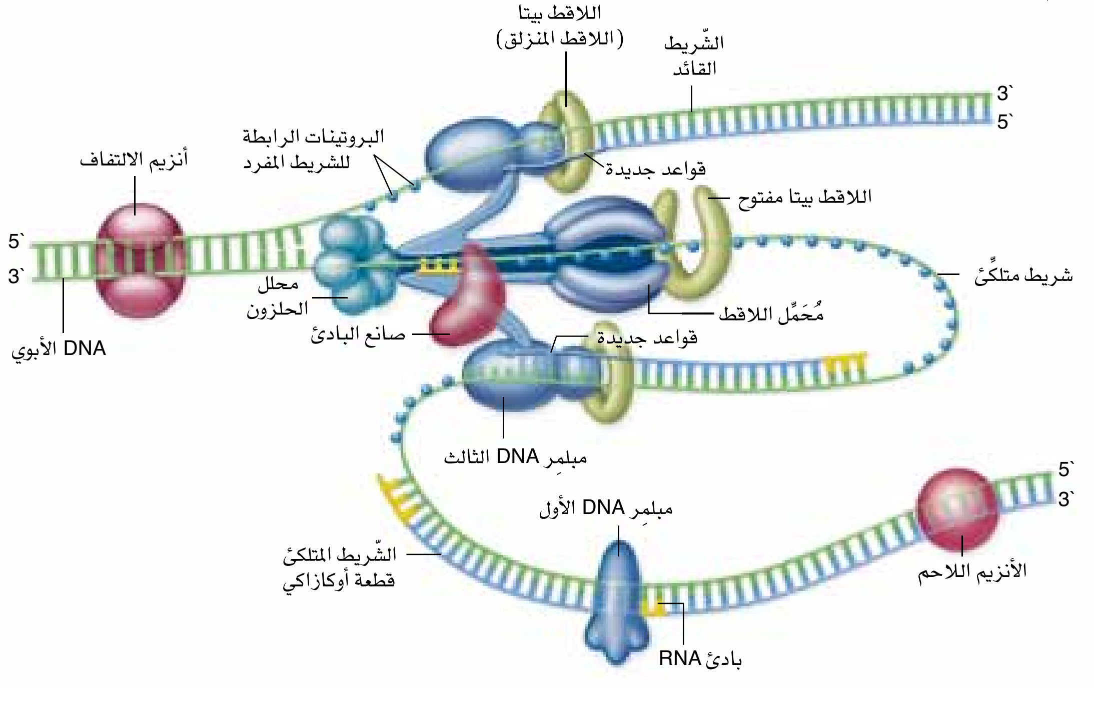


الشّكل 14-18

صناعة الشّريط المتلكئ. يقوم صانع البادئ بتصنيع البادئ الذي يحتاج إليه المبلمِر DNA الثالث (غير ظاهر). تزال مجموعة البوادئ عن طريق مبلمِر DNA الأول مستخدما نشاط المحطم الخارجي في اتجاه `5 إلى `3 ثم استطالة القطعة السابقة من قطع أوكازاكي لاستبدال RNA البادئ. يُلحَم القَطع بين القطعتين عن طريق الأنزيم اللاحم.

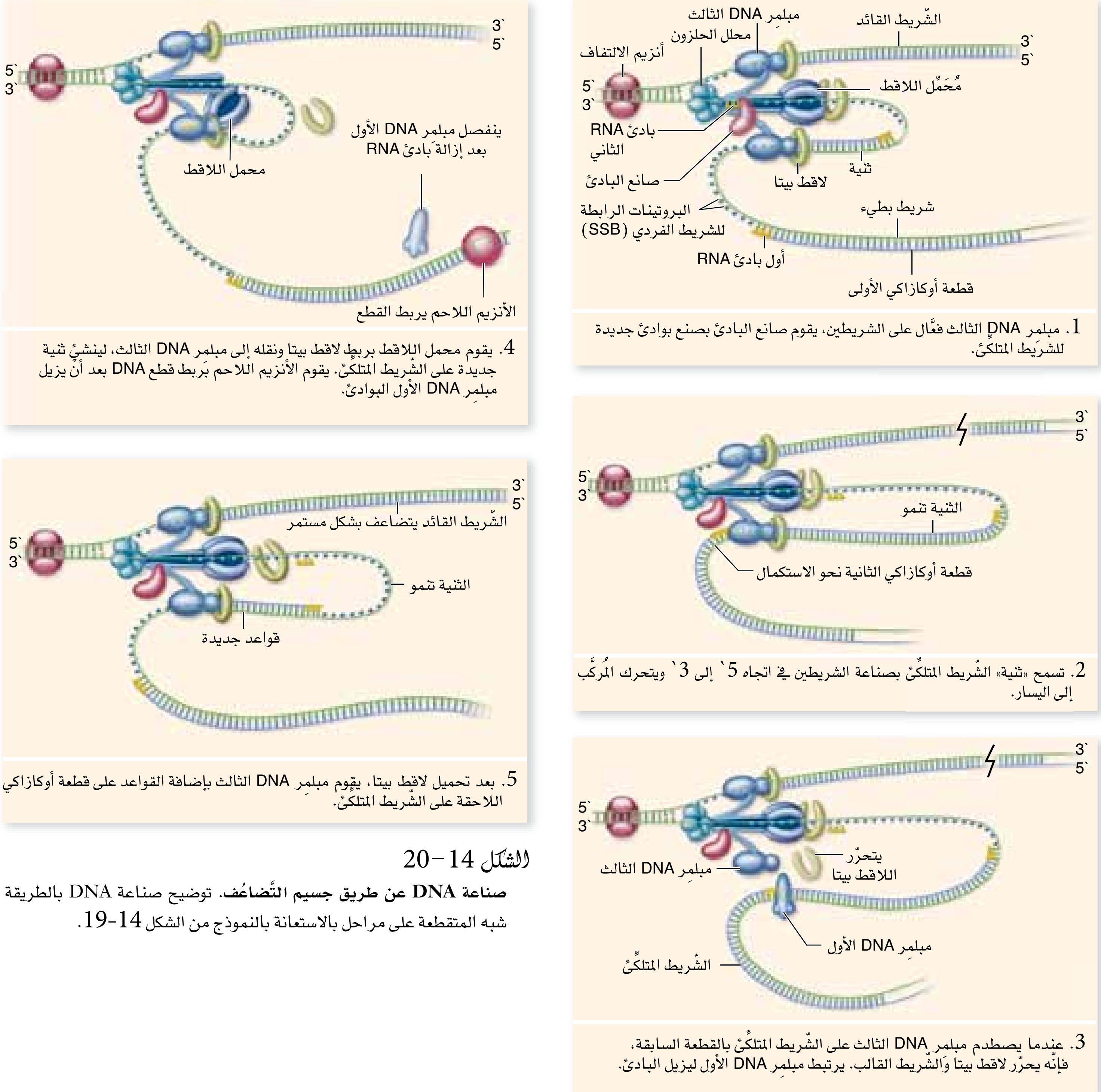
الشّكل 14-19

شوكة التَّضاعُف. نموذج تركيب شوكة التَّضاعُف، حيث يوجد أنزيمان لمبلمِر DNA الثالث متّصلان مع بعضهما عن طريق بروتينات ثانوية. تضم هذه البروتينات، مُحَمِّل اللاقط، ويقوم بتحميل تحت وحدة بيتا التابعة للاقط المنزلق بشكل دوري على الشّريط المتلكِّئ. يقوم مبلمِر DNA الثالث على الشّريط المتلكِّئ بترك القالب بشكل دوري ليرتبط مرة أخرى بتحت وحدة بيتا اللاقطة. تسمح الثنية المتكونة من الشّريط المتلكِّئ بتحرك أنزيمي مبلمِر DNA في اتجاه واحد على الرّغم من عكسية التوازي. يشترك أنزيم صانع البادئ، الذي يقوم بصناعة البوادئ في قِطَع الشّريط المتلكِّئ ومحلل الحلزون مع المعقد المركزي. ويزيل المبلمِر DNA الأول البوادئ، ويربط اللاحم القِطَع بعضها مع بعض.



وحتى بوجود الصعوبات التي تصاحب تكوين الشّريط المتلكئ، إلا أن أنزيمي DNA الثالث يكونان نشيطين على الشريطين؛ القائد والمتلكئ في الوقت نفسه. كيف يُصَنَّعُ الشريطان في الاتجاه نفسه مع أنهما متعاكسان؟ إن أول نموذج اقتُرح، وما زال معنا بشكل ما، يستلزم تكوين ثنية على الشّريط المتلكئ، وبذا تتحرك المبلمرات في الاتجاه نفسه (الشكل 14-19). تشير بعض الأدلة الحديثة إلى أنّ معقد التَّضاعُف ثابت، ويمرّ شريط DNA من خلاله كما يمرّ الخيط في مَكِنَةِ الخياطة. يقوم المعقد المستقر بدفع DNA المصنَّع حديثًا إلى الخارج، ما يساعد على انعزال الكروموسوم. وهذه العملية ملخّصة في (الشّكل 14-20).

يحدث التَّضاعُف في منطقة شوكة التَّضاعُف التي ينفصل عندها شريطا DNA. يتجمع عند شوكة التَّضاعُف معقد ضخم، هو جسيم التَّضاعُف، الذي يضم مبلمِر DNA الثالث، وصانع البادئ، ومحلل الحلزون، ومجموعة أخرى من البروتينات. تتطلب عملية تضاعف الشّريط المتلكئ أنزيم مبلمِر DNA الأول، حيث يقوم باستبدال البادئ بـ DNA ثم يقوم الأنزيم اللاحم بربط قطع أوكازاكي. تتكون عروة من الشّريط المتلكئ فيُسهّل ذلك إمكانية وجود مبلمِري DNA في المعقد نفسه. تبدأ عملية التَّضاعُف في نقطة فريدة، وهي المنشأ (*oriC*) ثم تستمر في اتجاهين متعاكسين، حتى تنتهي عند نقطة إيقاف فريدة.



1. مبلمِر DNA الثالث فعَّال على الشريطين، يقوم صانع البادئ بصنع بوادئ جديدة للشرَيط المتلكِّئ.

2. تسمح «ثنية» الشّريط المتلكِّئ بصناعة الشريطين في اتجاه 5` إلى 3` ويتحرك المُركَّب إلى اليسار.

3. عندما يصطدم مبلمر DNA الثالث على الشّريط المتلكِّئ بالقطعة السابقة، فإنّه يحرّر لاقط بيتا والشّريط القالب. يرتبط مبلمِر DNA الأول ليزيل البادئ.

4. يقوم محمل اللاقط بربطِ لاقط بيتا ونقله إلى مبلمِر DNA الثالث، لينشئ ثنية جديدة على الشّريط المتلكِّئ. يقوم الأنزيم اللاحم بَربط قطع DNA بعد أنْ يزيل مبلمِر DNA الأول البوادئ.

5. بعد تحميل لاقط بيتا، يقوم مبلمِر DNA الثالث بإضافة القواعد على قطعة أوكازاكي اللاحقة على الشّريط المتلكِّئ.

الشكل 14-20

صناعة DNA عن طريق جسيم التَّضاعُف. توضيح صناعة DNA بالطريقة شبه المتقطعة على مراحل بالاستعانة بالنموذج من الشكل 14-19.

5-14 التَّضاعُف في حقيقيّات النّوى

يعدّ التَّضاعُف في حقيقيّات النّوى مُعَقّدًا بدرجة أكبر من بدائيّات النّوى بسبب عاملين رئيسين، هما: كمية DNA الموجودة في حقيقيّات النّوى أكبر من تلك الموجودة في بدائيّات النّوى، وهي مرتبة بشكل كروموسومات، وإنّ الكروموسومات لها شكل خطيّ، وليس حلقيًّا كبدائيّات النّوى. ولهذا السّبب هناك عملية إضافية خاصة بحقيقيّات النّوى عند التعامل مع أطراف الكروموسومات.

الشكل 14–21

DNA لكروموسوم واحد من الإنسان. تمّ تحرير هذا الكروموسوم من أغلبية البروتينات التي تسبب تراصّه، وأصبح على هيئته الأصليّة. وتظهر بروتينات القالب المتبقية باللون الداكن في الجزء السفلي من الصورة.

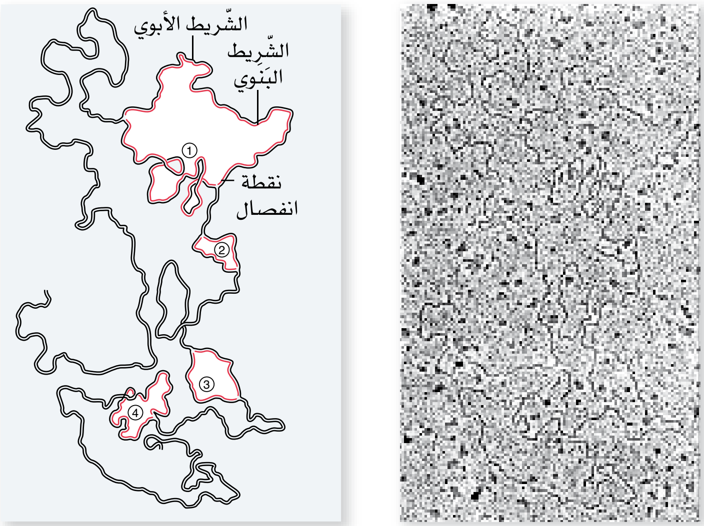
يتطلب التَّضاعُف في حقيقيّات النّوى مناشئ عدة

تشكل كمية DNA وطريقة تراصها مشكلة لحقيقيّات النّوى (الشكل 14-21). فحقيقيات النّوى لديها أكثر من كروموسوم، وكلّ واحد فيها أكبر حجمًا من كروموسوم *E.coli*. قد تكون الآلية الأنزيمية من حيث المبدأ متشابهة، ولكن، إذا كان هناك منشأ تضاعف واحد عند حقيقيّات النّوى فسوف يُوجد ذلك عائقًا أمام الزمن اللازم لإنهاء عملية التَّضاعُف في كامل DNA. ولقد حُلَّت هذه المشكلة باستخدام مناشئ متعددة للتضاعف لكلِّ كروموسوم، ما يعني وحدات استنساخ عدة، ويعني أن أجزاء من DNA تضاعفت من مناشئ منفردة (الشكل 14-22).

المناشئ الموجودة في حقيقيّات النّوى ليست نوعية للسلسلة مثل *oriC* من حيث تسلسل القواعد الخاص بتلك النقطة، وإنّ التعرف إليها يعتمد على تركيب الكروماتين، وعلى السلسلة أيضًا. عدد المناشئ التي «تنطلق» يمكن أن يتغير في أثناء مسار التكوين الجنيني، ففي المراحل المبكرة، يزداد عدد المناشئ النّشطة، حيث الحاجة إلى انقسام خلوي سريع.

النظام الأنزيمي للتضاعف في حقيقيّات النّوى أكثر تعقيدًا

تتشابه آلية التَّضاعُف عند حقيقيّات النّوى مع تلك الموجودة في *E.coli* ولكنها أكبر وأعقد لدى حقيقيّات النّوى. إذ تتطلب مرحلة الاستهلال في حقيقيّات النّوى عددًا أكبر من العوامل المساعدة لضم محلل الحلزون وصانع البادئ إلى موقع التَّضاعُف، ومن ثم تحميل المبلمِر مع وحدة اللاقط المنزلق.



أ.

ب.

الشكل 14–22

يمتلك الكروموسوم في حقيقيّات النواة كثيرًا من وحدات التَّضاعُف. أ. تظهر صورة المجهر الإلكتروني أربع وحدات تضاعف لـ DNA حقيقي النواة. لكلٍّ منها شوكتا تضاعف. ب. يوضح الرسم أربع وحدات تضاعف، وتظهر الأشرطة الجديدة باللون الأحمر و الأشرطة الأبوية باللون الأسود.

إن صانع البادئ في حقيقيّات النّوى مثير للاهتمام، فهو يتكون من مبلمِر RNA ومبلمِر DNA. يقوم الأول بوضع بوادئ RNA قصيرة، ثم يقوم الثاني بإطالتها بوضع DNA لإنتاج البادئ النهائي. والسبب غير معروف لهذا النوع من التعقيد الإضافي.

مبلمِر التَّضاعُف الرئيس نفسه هو معقد مكون من أنزيمين مختلفين يعملان معًا. واحد يسمى مبلمِر DNA إيبسيلون *polymerase epsilon DNA (pol ε)* والآخر يسمى مبلمِر DNA دلتا *polymerase delta DNA (pol δ)* ويسمى الجزء الذي يقابل اللاقط المنزلق الموجود في بدائيّات النّوى، الأنتيجين النووي للخلايا المتكاثرة PCNA. وسمّي بهذا الاسم لأنه تم اكتشافه كأنتيجين محفز على إنتاج الأجسام المضادة في الخلايا المتكاثرة (المنقسمة). وعلى الرّغم من وجود التعقيد الإضافي، فإن عمل جسيم التَّضاعُف يشبه الذي وصف آنفًا في *E.coli*، ولدى شوكة التَّضاعُف المكونات نفسها بشكل أساسي.

تتطلب الكروموسومات الخطية عملية إيقاف مختلفة

تسمى التركيبات المتخصصة الموجودة في أطراف الكروموسومات **القطع الطرفية** (تيلوميرات) **Telomeres**. تقوم هذه التراكيب بحماية أطراف الكروموسومات من الأنزيمات المحطمة للمادة النووية، وتحافظ على الشَّكل الخطّي للكروموسومات. تتكون هذه القطع الطّرفيّة من تسلسل قواعد نوعيّ، ولكنها لا تصنع عن طريق معقد التَّضاعُف المعروف.

تضاعف الأطراف

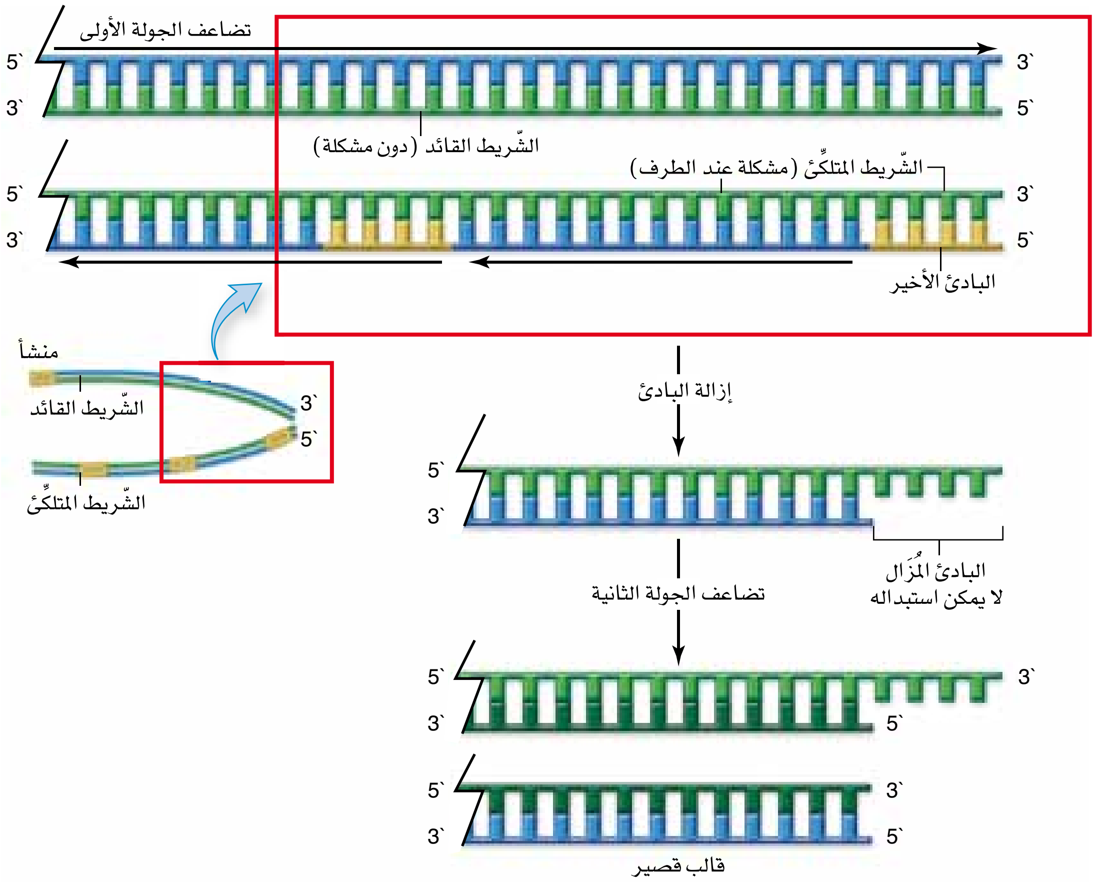
يتسبب الشَّكل الخطي للكروموسومات في إيجاد مشكلة خلوية في تضاعف الأطراف. سبب هذه المشكلة وجود التوجُّهية عند المبلمِرات، إضافة إلى حاجتها إلى البادئ.

لنفكر في جزيء خطّي بسيط مثل الموجود في(الشَّكل 14-23). إنّ تضاعف أحد الأطراف لكلّ شريط أمر بسيط، تحديدًا طرف 5` من قالب الشّريط القائد. فعندما يصل مبلمِر DNA إلى النهاية، بعد أنّ يبدأ التصنيع في الاتجاه من 5` إلى 3`، سوف لا يتبقى أيّ من القالب، وتنتهي العملية.

ولكن عند تضاعف الشّريط المتلكئ، فإنّ البادئ الأخير الذي تم وضعه لإضافة آخر قطعة أوكازاكي سوف يُزال ما يخلف فجوة. هذا يعني أن معقد المبلمِر لن ينهي عمله في هذا الطرف، ما يؤدي إلى صنع فجوة تتسبب في تقصير أطوال الكروموسومات تدريجيًّا مع كلّ جولة من الانقسام الخلوي (انظر الشكل 14-23).

عمل أنزيم القطع الطرفية

عندما تم اكتشاف سلاسل القطع الطرفية، وُجد أنها تتكون من سلاسل قواعد متكررة من DNA. يمكن معرفة هذه الطبيعة المتكررة من خلال طريقة صنعها. تصنع عن طريق أنزيم يسمى أنزيم **القطع الطرفية Telomerase**، الذي يستخدم قطعة من RNA موجودة في داخله بوصفها قالبًا لصناعة DNA (الشكل 14-24).



الشكل 14-23

تضاعف الأطراف لـ DNA الخطي. لتبسيط الرسم، يظهر طرف واحد فقط، ولكن المشكلة تكون عند الطرفين. بالإمكان تضاعف الشّريط القائد بشكل كامل، لكن الشّريط المتلكّئ لا يمكن إكماله. إذ لا يُستبدل البادئ الأخير بعد إزالته. وعند الجولة الثانية من تضاعف الشّريط الذي قَصُر، فإنه يزداد قِصَرًا، ويُنتِج كروموسومًا أقصر من الأصلي.

إن استخدام RNA الداخلي يسمح بتكوين قطع صغيرة ذات سلاسل قواعد متكررة من DNA مكملة لذلك الـ RNA في الأنزيم. يصنع بعد ذلك الشّريط الآخر من هذه الوحدات المتكررة عن طريق نشاط التَّضاعُف التقليدي التي تنسخ الشّريط عن طريق أنزيم القطع الطرفية.

أنزيم القطع الطّرفية والشَّيخوخة والسَّرطان

عند انعدام نشاط أنزيم القطع الطرفية تبدأ أطراف الكروموسومات بفقدان أجزاء منها، وذلك يؤدي إلى قِصَر الكروموسومات. وتكون فعالية أنزيم القطع الطرفية في أعلى مستوى لها في مدة التكوين الجنيني، ومرحلة الطفولة عند الإنسان، وتكون فعالية أنزيم القطع الطرفية ضعيفة في الخلايا الجسمية عند الإنسان البالغ باستثناء الخلايا التي تنقسم بشكل مستمر مثل الخلايا اللمفية. يستمر نشاط أنزيم القطع الطرفية في الخلايا الجسمية منخفضًا، بمنع التعبير عن الجين المشفِّر لهذا الأنزيم.

تم التوصل إلى الدليل المتعلق بِقِصَرِ الكروموسومات عند غياب أنزيم القطع الطرفية، من خلال إنتاج فئران ليس لديها نشاط أنزيم القطع الطرفية. ظهرت هذه الفئران طبيعية على مدى ستة أجيال، ولكنّها أظهرت تناقصًا ثابتًا لأطوال القطع الطرفية، وذلك أدى في النهاية إلى ذرية غير قادرة على الحياة.

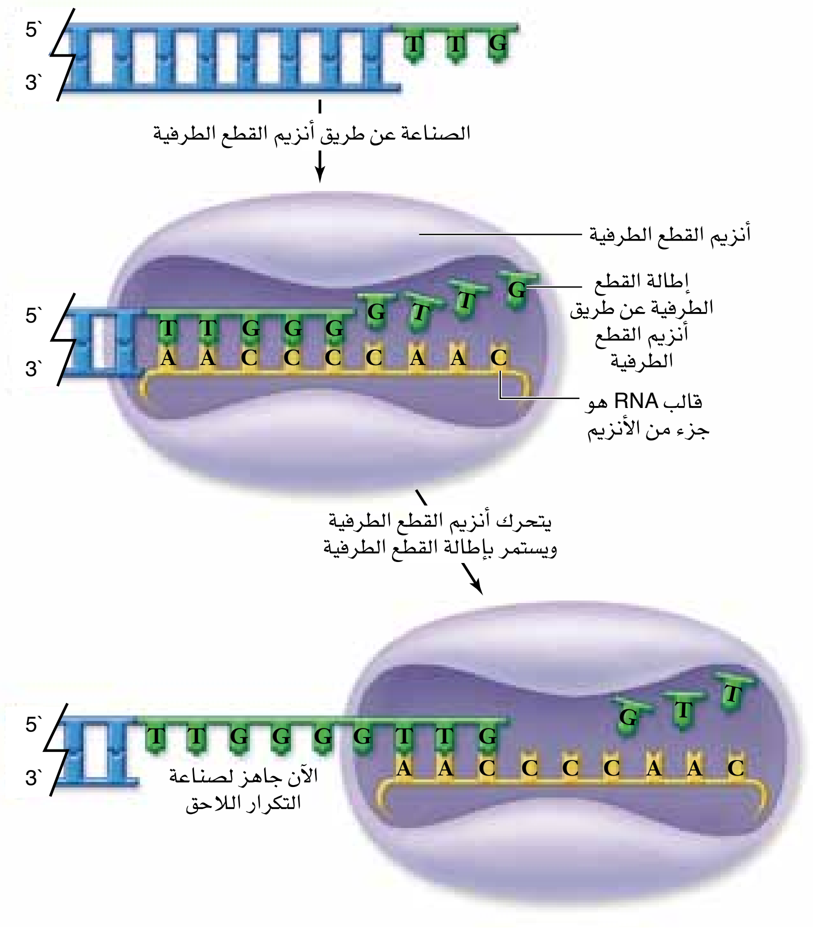
تشير هذه الأدلة إلى وجود علاقة بين شيخوخة الخلايا، وطول القطع الطّرفية. فعدد الانقسامات التي تقوم بها الْخليَّة الطّبيعية محدود، وهذه المحدودية مقترنة جزئيًّا بطول القطع الطّرفية.

يأتي إثبات العلاقة بين الشَّيخوخة وطول القطع الطّرفية من خلال التجارب التي تم فيها إدخال أنزيم القطع الطّرفية على خلايا مُوَلِّدة الألياف الموجودة في مُستَنبَت. ازداد طول الحياة لهذه الخلايا مقارنة بالخلايا الضابطة التي لم يُضف إليها أنزيم القطع الطرفية. من المثير أن هذه الخلايا لم تظهر بوادر التحول إلى خلايا سرطانية ما يشير إلى أن نشاط أنزيم القطع الطّرفية وحده لا يحول الخلايا إلى سرطانية خبيثة.

إلا أنه تبين أن هناك علاقة بين أنزيم القطع الطرفية والسَّرطان. فالخلايا السرطانية تستمر في الانقسام بلا حدود، وهذا غير محتمل إذا كانت الكروموسومات تقصر بشكل مستمر. تُظهر الخلايا السرطانية بشكل عام نشاطًا لأنزيم القطع الطرفية، الذي يسمح بالمحافظة على طول القطع الطرفية؛ إلا أنه من الواضح أن هذا وجه واحد للظروف التي تساعدها على الهروب من منظمات النمو الطّبيعيّ.

استقصاء

كيف يؤثر تركيب المادة الْوِراثيَّة في حقيقيَات النّوى على التَّضاعُف؟ وهل هذا يشكل عائقًا غير موجود عند بدائيَات النّوى؟



الشكل 14-24

عمل أنزيم القطع الطرفية. يحتوي أنزيم القطع الطرفية على قالب RNA داخلي يستخدمه لإطالة DNA عند أطراف الكروموسومات. يقوم أنزيم القطع الطرفية بكثير من الجولات لصنع سلاسل متكررة من القواعد، ثم يتمّ تصنيع الشّريط الثاني من هذه السلاسل بالطريقة المعروفة (غير ظاهرة).

تستخدم حقيقيّات النّوى المنظومة الأنزيمية الأساسيَّة للتضاعف نفسها التي لدى بدائيّات النّوى. تستطيع حقيقيّات النّوى أن تقوم بتضاعف كمية كبيرة من DNA في وقت قصير لاحتوائها على أكثر من منشأ واحد للتضاعف. تنتهي الكروموسومات الخطية بالقطع الطرفية التي لا تُبنى بآلية التَّضاعُف. تُصنّع أطراف الكروموسومات أنزيمًا آخر، هو أنزيم القطع الطرفية. تظهر الخلايا السرطانية نشاطًا لأنزيم القطع الطرفية.

6-14 إصلاح DNA

كما تعلمنا، فإنّ كثيرًا من مبلمرات DNA لها القدرة على التحطيم الخارجي لـ DNA في الاتجاه `3 إلى `5 ما يسمح «بتدقيق القراءة» للقواعد المضافة. ويزيد هذا من دقة التَّضاعُف. إلا أنّ بعض الأخطاء قد تحدث في أثناء التَّضاعُف.

ولولا وجود آليات لتصحيح الأخطاء، لتراكمت بأعداد كبيرة، وذلك قد يؤدي إلى خلق طفرات مميتة. يجب أنْ يكون هناك توازن بين الطفرات التي ينتج منها تنوع جديد والطفرات التي تضر بالفرد.

تتعرض الخلايا باستمرار لعوامل تتلف DNA

إضافة إلى الأخطاء التي تحدث لـ DNA في أثناء التَّضاعُف، هناك عوامل خارجية تؤثر فيه، مثل الأشعَّة فوق البنفسجية والأشعَّة السِّينيَّة، والمواد الكيمائية الموجودة في البيئة المحيطة. يمكن أن يسبب العامل المتلف لـ DNA طفرة، ويسمى أيّ عامل يزيد عدد الطفرات على الحد المسموح به **المطفِّر** أو **مسبب الطفرة Mutagen**.

تتعرض المخلوقات إلى عدد كبير من العوامل المطفّرة. يحتوي ضوء الشمس ذاته على إشعاعات في مدى الأشعَّة فوق البنفسجية، لذا فهي مطفرة. وعلى الرغم من قدرة طبقة الأوزون على حجب جزء كبير من هذه الأشعَّة، فإن بعضها يتسرب. وتتضح العلاقة بين ضَوء الشمس والطفرات بارتفاع أعداد حالات سرطان الجلد الناتج عن أضرار الأشعَّة في الأجزاء الجنوبية من الكرة الأرضية نتيجة وقوعها تحت ثقب الأوزون.

تتعرض المخلوقات أيضًا إلى المواد المُطَفِّرة في الغذاء من خلال الغذاء الملوث أو النباتات المحتوية على مواد مطفّرة يمكن أن تسبب تلف DNA. عندما تم تصميم فحص بسيط للكشف عن المطفّرات، أشارت عملية غربلة المصادر المحتملة إلى التعدد المذهل للمطفّرات الموجودة في البيئة وفي المصادر الطبيعية. ولهذا السبب، يتم الآن غربلة المنتجات المستهلكة للتقليل من كمية المطفرات التي نتعرض لها، غير أننا لا نستطيع أن نفلت من المصادر الطبيعية.

تقوم عملية إصلاح DNA بتجديد DNA التالف

لا تستطيع الخلايا أن تتفادى التعرض للعوامل المطفرة، غير أن الأنظمة قد تطورت لتُمَكِّن الْخليَّة من إصلاح بعض التلف. إن أنظمة إصلاح DNA حيويةٌ من أجل استمرار البقاء، سواء أكانت خلية حرة المعيشة، أم مخلوقًا وحيد الْخليَّة،أم جزءًا من مخلوق متعدد الخلايا.

يمكن الإشارة إلى أهمية إصلاح DNA نظرًا لوجود كثير من الأنظمة التي تم اكتشافها ووصفها. تحتوي الخلايا التي فُحصت جميعها على أنظمة عدة لإصلاح DNA التالف أو عكس الأخطاء التي تحدث في أثناء التَّضاعُف. وعلى الرّغم من أن هذه الأنظمة لا تخلو من العيوب، فإنها تقلل من معدل حدوث الطفرات بشكل كبير ومقبول. في بقية هذا الجزء، سوف نوضح عمل إصلاح DNA بالتركيز على مِثالَين مأخوذَين من طُرُق إصلاح عدة.

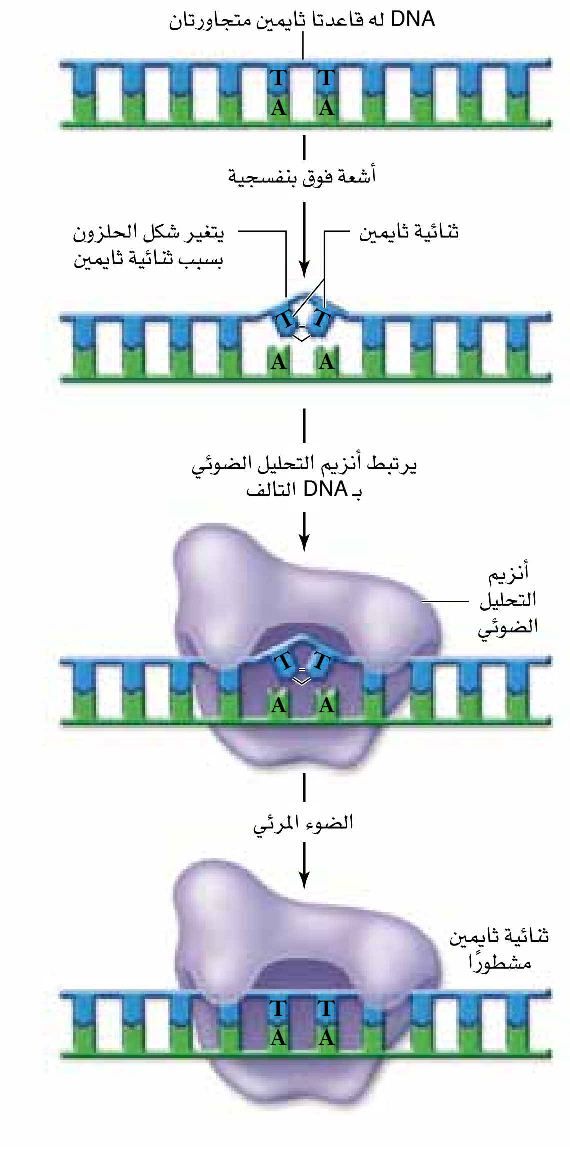
يكون الإصلاح نوعيًا أو غير نوعي

تقسم عملية إصلاح DNA إلى صنفين: النوعي وغير النوعي. أما النوعي، فيستهدف نوعًا معينًا من الأضرار، ويقوم بإصلاحه، في حين يستخدم غير النوعي الآلية نفسها لإصلاح أنواع متعددة من الأضرار في DNA.

الإصلاح الضوئي: آلية إصلاح نوعية

يقوم الإصلاح الضوئي بإصلاح نوع محدد من الأَضرار التي تنجم عن الأشعَّة فوق البنفسجية، وتحديدًا **ثنائية ثايمين Thymine dimer**. تحدث ثنائية ثايمين بسبب التفاعل الكيميائي الضَّوئي الذي يحدث بين قاعدتي ثايمين متجاورتين، فترتبطان برابطة تساهمية (الشكل 14-25)

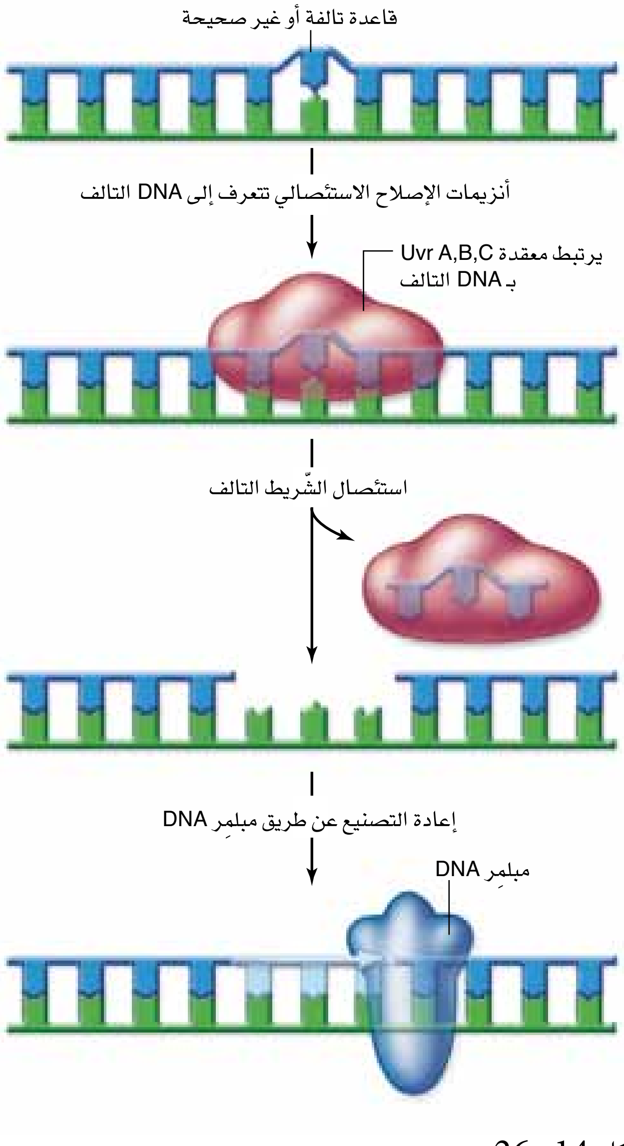
إن إصلاح ثنائية الثايمين يمكن أن يتم بطرق عدة، بما في ذلك الإصلاح الضّوئي. في الإصلاح الضّوئي، يقوم أنزيم التحليل الضّوئي (فوتولاييز) *photolyase* بامتصاص الطّاقة الضّوئية في المدى المرئيّ، ويستخدم تلك الطاقة لتكسير الرابطة بين قاعدتي ثايمين. تسبب هذه العملية إعادة قاعدتي ثايمين إلى وضعهما الأصلي (الشكل 14-25). من المثير للاهتمام أنّ يسبب ضَوء الشّمس في المدى فوق البنفسجي هذا التلف، وأن يستخدم ضوء الشمس بالمدى المرئي لإصلاحه. ولا تحدث آلية الإصلاح الضوئي عند الخلايا التي تعيش بعيدة عن الضّوء.



الشكل 14-25

إصلاح ثنائية ثايمين عن طريق الإصلاح الضَّوئيّ. تستطيع الأشعَّة فوق البنفسجية أنْ تحفز تفاعلًا كيميائيًّا ضَوئيًّا للقيام بتشكيل رابطة تساهمية بين قاعدتي ثايمين متجاورتين، وتكوين ثنائية ثايمين. يتعرف أنزيم التحليل الضوئي إلى هذا التلف، ويرتبط مع ثنائية ثايمين. يمتص الأنزيم الضَّوء المرئيّ، ويستخدم الطاقة لشطر ثنائية ثايمين.

وقد وُجد أنزيم التحليل الضوئي في عدد كبير من أنواع المخلوقات، ابتداء من البكتيريا، إلي حقيقيّات النّوى وحيدات الْخليَّة، وانتهاء بالإنسان. ويوضح الانتشار الكبير لهذا الأنزيم في الطبيعة أهمية هذا النوع من الإصلاح. لقد كانت الخلايا، على امتداد وجودها على الأرض، معرضة للأشعة فوق البنفسجية التي لها القدرة على إتلاف DNA.



الشكل 14-26

إصلاح DNA التالف بالإصلاح الاستئصالي. يتعرف معقد uvr إلى DNA التالف، ثم يرتبط بالجزء المعطوب، ويزيله. يستبدل التصنيع عن طريق مبلمِر DNA المنطقة التالفة. ينهي الأنزيم اللاحم العملية (غير ظاهر في الشَّكل).

الإصلاح الاستئصالي: آلية إصلاح غير نوعية

يعدّ **الإصلاح الاستئصالي Excision repair** إحدى الآليات غير النوعية في الإصلاح، وهو يعتمد على إزالة DNA التالف واستبدال آخر سليمًا به (الشكل 14-26). تقوم بهذه العملية في بكتيريا *E.coli* مجموعة بروتينات مشفرة من قبل جينات *uvr A* و *B* و*C*. وعلى الرّغم من أن التعرف إلى تلك الجينات كان بناءً على طفرات زادت من حساسية الخلايا للأشعة فوق البنفسجية (لذا أعطيت الرمز uvr في اسمها)، فإن بمقدور بروتيناتها أنْ تعمل على التّلف الذي تتسبب به مطفِّرات أخرى.

تتَّبِع عملية الإصلاح الاستئصالي ثلاث خطوات، هي:

1. التعرف إلى التلف.
2. إزالة الجزء التالف.
3. إعادة التصنيع باستخدام المعلومات في الجزء غير التالف من DNA كقالب (انظر الشَّكل 14-26). يتم التعرف والاستئصال عن طريق معقد UvrABC حيث يرتبط بـ DNA التالف، ثم يقوم بقطع الشّريط المفرد على جانبي الجزء التالف، ومن ثم يزيله. ويقوم بعد ذلك أنزيم مبلمِر DNA الأول أو مبلمِر DNA الثاني باستبدال الشّريط التالف. وهذا يعيد المعلومات الأصلية للشريط التالف باستخدام المعلومات الموجودة على الشّريط المكمل.

طرق إصلاح أخرى

هناك نماذج أخرى لعملية الإصلاح غير النوعية، وهي تقسم إلى صنفين: الأول يسمى الخالي من الأخطاء، والآخر يسمى المُعَرَّض للأخطاء. قد يبدو غريبًا أن يكون هناك طرق إصلاح معرضة للأخطاء، ولكنها تستخدم ملاذًا أخيرًا من قبل الْخليَّة، عندما تكون كمية الأشعَّة التي تتعرض إليها كبيرة جدًا. يسمى، في الحقيقة، هذا النظام في *E.coli* «إستجابة نداء الاستغاثة» SOS response.

تستطيع الخلايا أنْ تقوم بإصلاح الكسور التي تحدث لـ DNA ، وهي تستخدم في هذا أنزيمات ذات علاقة بتلك المستخدمة في عملية إعادة الاتحاد التي تحدث خلال عملية الانقسام الاختزالي. ويعتقد أن الْخليَّة تستخدم في عملية إعادة الاتحاد الأنزيمات نفسها التي أُوجدت وتطورت من أجل عملية إصلاح DNA.

تبين التعددية في الأنظمة والطيف الكبير للتلف الذي يمكن إصلاحه أهمية المحافظة على صحة DNA وسلامته. فالتَّضاعُف الدقيق غير مُجْدٍ إذا لم تكن هناك آليات لتعكس الأخطاء، وتصححها عند حدوثها، أو لإصلاح التلف الناتج عن مسببات بيئية.

؟ استقصاء

تتعرض الخلايا لعوامل متلفة لـ DNA ابتداء من الأشعَّة الفوق بنفسجية إلى النواتج الثانوية المصاحبة لعملية الأيض التأكسدي. كيف تستطيع الْخليَّة أن تتعامل مَعَ هذه العوامل؟ وماذا يحدث لو أن الْخليَّة لم يتوافر لديها ما يساعدها على التعامل مَعَ هذه العوامل؟

لدى الخلايا طرق إصلاح متعددة تقوم عن طريقها بإبطال الأضرار التي تحدث لـ DNA، مثل الإصلاح الضّوئيّ الذي يتخلّص من ثنائية الثايمين التي تحدث بسبب الأشعَّة فوق البنفسجيّة، وهذا الإصلاح هو أحد أنواع الإصلاح النّوعيّ. وإن هناك آليات أخرى للإصلاح مثل الإصلاح غير النّوعي، كالإصلاح الاستئصاليّ الذي يزيل الْجزء التالف من DNA ويستبدله.

مراجعة المفاهيم

14-1 طبيعة المادة الوراثيَّة

إن معرفتنا بالأساس الجزيئي للمادة الوراثيَّة جاء بعد تاريخ طويل من التجارب.

- أظهرت تجربة جريفيث أن المادة الوراثيَّة تنتقل بين الخلايا في أثناء عملية تُسمّى التّحولَ.
- أظهر آفري وماكلويد وماكارتي أنّ DNA هو المادة التي انتقلت بين خلايا البكتيريا.
- أظهرت نتائج بحث هيرشي وتشيس أنّ DNA هو المادة الوراثيَّة للفيروس.

14-2 تركيب DNA

اكتشف ميشير الأحماض النووية التي تتكون من ثلاثة أجزاء: سكّر خماسيّ الكربون، ومجموعة الفوسفات، والقاعدة النيتروجينية.

- السُّكّر الموجود في DNA هو الرايبوز منقوص الأكسجين.
- القواعد النيتروجينية الموجودة في DNA هي البيورينات ذوات الحلقتين مثل الأدينين (A)، والجوانين (G)، والبيريميدينات ذوات الحلقة الواحدة مثل السايتوسين (C)، والثايمين (T).
- تتكون الروابط الفوسفاتية ثنائية الإستر بربط مجموعة الفوسفات المرتبطة بذرة الكربون `5 لأحد النيكلوتيدات مع مجموعة الهيدروكسيل المرتبطة بذرة الكربون `3 لنيكلوتيد آخر (الشكل 14-5)
- وجد تشارجاف أنّ نسبة أدينين تساوي نسبة ثايمين، وأنّ نسبة سايتوسين تساوي نسبة جوانين.
- توجد القواعد بشكلين صنويين. يسود شكلا كيتو وإينول اللذان يؤثران في الربط الهيدروجيني.
- أشارت الدراسات التي قام بها فرانكلين وويلكنز باستخدام الأشعَّة السِّينيَّة إلى أنّ جزيء DNA له تركيب حلزونيّ.
- أعطى واطسون وكريك نموذجًا معقولًا لـ DNA باستخدام النتائج المتوافرة والنماذج البنائية.
- يتضمن نموذج واطسون وكريك الخصائص الآتية (انظر الشكلين 14-9 و14-10)
  - يتكون DNA من شريطين متعددي النيكلوتيدات يشكلان حلزونًا مزدوجًا.
  - يرتبط الشريطان مع بعضهما عن طريق روابط هيدروجينية بين أزواج قواعد نوعية، أدنين مع ثايمين وجوانين مع سايتوسين.
  - نقول: إنّ الشريطين مكمِّلان لبعضهما؛ لأنّ كلّ واحد منهما يحدد الآخر من حيث أزواج القواعد.
  - الأشرطة الفوسفاتية ثنائية الإستر المكملة لبعضها؛ متعاكسة التوازي.

14-3 الصِّفات الأساسيَّة لتضاعف DNA

أظهر ميسلسون وستال أن تضاعف DNA يكون شبه محافظ، وينتج عنه جزيئان متطابقان من DNA يتكون كلّ واحد منهما من شريطين؛ أصلي وجديد (الشكل 14-11).

- ينقسم تضاعف DNA إلى ثلاث مراحل:
  - الاستهلال؛ يبدأ عند موقع نوعي يسمى المنشأ.
  - الاستطالة؛ يقوم فيها مبلمِر DNA بصنع شريط جديد مكمل للقالب. تحتاج هذه العملية إلى البادئ المرتبط مع القالب، وتتم العملية في الاتجاه من `5 إلى `3.
  - الإيقاف؛ ينهي عملية التَّضاعُف عند موقع محدد يسمى النهاية.

14-4 التَّضاعُف في بدائيّات النّوى

يستخدم التَّضاعُف في بدائيّات النّوى قالب DNA حلقيًّا.

- يبدأ التَّضاعُف في بدائيّات النّوى عند نقطة فريدة، وهي المنشأ ثم يسير في اتجاهين متضادين، ويكوّن شوكتي تضاعف.
- يُشَكِّل كروموسوم بدائيّات النّوى ذو المنشأ الواحد وحدة وظيفية تسمى وحدة الاستنساخ.
- هناك ثلاثة أنواع مبلمِرات DNA في بدائيّات النّوى،هي: مبلمِر DNA الأول، ومبلمِر DNA الثاني، ومبلمِر DNA الثالث، وكلّها تصنع DNA في اتجاه `5 إلى `3.
- لدى مبلمِرات DNA القدرة على تحطيم أطراف DNA من جهة واحدة من خلال عملية تسمّى نشاط التحطيم الخارجيّ.
- تستخدم عملية فكّ التفاف DNA أنزيم محلل الحلزون DNA إضافة إلى طاقة.
- يؤدي فكّ التفاف DNA إلى حدوث جهد التوائي يمكن إزالته عن طريق أنزيم التفاف DNA.
- إن طبيعة انعكاس التوازي في DNA، وكون مبلمِر DNA يصنع DNA في اتجاه `5 إلى `3 يعني أن يكون التَّضاعُف بشكل غير متصل (متقطع) على أحد شريطي DNA (الشَّكل 14-16).
  - يسمّى أحد الشريطين الشّريط القائد، ويتضاعف بشكل متصل.
  - يسمّى الشّريط الآخر الشّريط المتلكئ، ويتضاعف بشكل متقطع.
- يحدث التصنيع عند شوكة التَّضاعُف، حيثما ينفك الشريطان.
- يتطلب مبلمِر DNA بوادئ تُصنع عن طريق صانع البادئ لـ DNA.
- يبقى مبلمِر DNA الثالث مرتبطًا مع DNA القالب بفضل وجود اللاقط المنزلق.
- تصنيع الشّريط المتلكئ يحدث بطريقة معقدة.
  - مبلمِر DNA الثالث هو المبلمِر الرئيس.
  - يُصَنِّع صانع البادئ البوادئ القصيرة بشكل دوري متكرر.
  - يتم إطالة كلّ بادئ عن طريق مبلمِر DNA الثالث حتى يصطدم بالقطعة السابقة.
  - تتم إزالة بوادئ DNA عن طريق مبلمِر DNA الأول ويستبدل بـ DNA بها.
  - يتم ربط قطع DNA عن طريق الأنزيم اللاحم.
- تتم الأنشطة المتعلقة بالتَّضاعُف جميعها ضمن معقد يسمى جسيم التَّضاعُف الذي يحتوي على نسختين من المبلمِر الثالث، وصانع البادئ، ومحلل الحلزون، وعدد من البروتينات المساعدة.
- يتحرك جسيم التَّضاعُف في اتجاه واحد، وينشئ ثنيةً في الشّريط المتلكئ، ما يسمح للشريطين المتعاكسين نسخهما في الاتجاه بنفسه (الشكل 14-19).

14-5 التَّضاعُف في حقيقيّات النّوى

التَّضاعُف في حقيقيّات النّوى معقد بسبب كبر حجم المادة الوراثيَّة المرتبة بشكل كروموسومات خطية ومتعددة.

- لدى كروموسومات حقيقيّات النّوى مناشئ عدة للتضاعف.
- منظومة الأنزيمات في حقيقيّات النّوى معقدة بشكل أكبر، وتحتوي على عدد أكبر من الأنزيمات.
- يتكون مبلمِر التَّضاعُف الرئيس من أنزيمين.
- تسمى أطراف الكروموسومات الخطية القطع الطرفية، وهي تقوم بحماية أطراف الكروموسومات.
- أوجدت الكروموسومات الخطية مشكلة إنهاء التَّضاعُف.
- القطع الطرفية عبارة عن تراكيب متخصصة يقوم بصناعتها أنزيم القطع الطرفية، ولا تتضاعف بالآلية التي تتضاعف بها الكروموسومات نفسها.
- يحتوي أنزيم القطع الطرفية على RNA داخلي يعمل بوصفه قالبًا لإطالة DNA في أطراف الكروموسوم.
- تفتقر الخلايا البالغة إلى عمل أنزيم القطع الطرفية، وقِصَرُ القطع الطرفية مُقتَرِنٌ بالشَّيخوخة.

14-6 إصلاح DNA

التعرف إلى أخطاء DNA وتصحيحها ضروري من أجل التقليل من نسبة الطفرات.

- يتم تقليل عدد الأخطاء الناتجة عن التَّضاعُف عن طريق مبلمِرات DNA التي لها القدرة على تدقيق القراءة.
- تُتلِف المُطَفِّرات البيئية DNA ، وتزيد من معدل حدوث الطفرات أعلى من الحد المسموح به طبيعيًّا.
- لدى الخلايا طرق نوعية وأخرى غير نوعية لإصلاح التّلف في DNA.
- يقوم أنزيم التحليل الضّوئي في أثناء عملية الإصلاح الضّوئي بامتصاص الضّوء المرئيّ، واستغلال الطاقة الضّوئية لفصل رابطة ثنائي الثايمين الناتج عن الأشعَّة فوق البنفسجية.
- الإصلاح الاستئصالي هو أحد الطرق غير النوعية وفي بدائيّات النّوى تزال مناطق DNA التالفة عن طريق منظومة أنزيمات *uvr*.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. الاكتشاف الرئيس في تجربة جريفيث عندما استخدم البكتيريا الحية والأخرى المقتولة بالتسخين هو:
   - أ . البكتيريا ذات الملمس الناعم تقتل الفئران.
   - ب. البكتيريا ذات الملمس الخشن غير قاتلة.
   - جـ. البكتيريا ناعمة الملمس والمقتولة بالتسخين لا تسبب موت الفئران.
   - د . البكتيريا ناعمة الملمس والمقتولة بالتسخين تستطيع أن تُحَوِّل البكتيريا الحية غير القاتلة.
2. عندما قام هيرشي وتشيس بتعليم DNA والبروتينات التابعة للفيروس بطريقة تفاضلية، وأفسحا المجال لفيروس آكل البكتيريا أن يصيب البكتيريا، ماذا نقل الفيروس للبكتيريا؟
   - أ . الفوسفور والكبريت المشعّين. ب. الكبريت المشع.
   - جـ. DNA. د . (ب) و (جـ).
3. واحدٌ مما يأتي ليس من مكونات DNA:
   - أ . بيريميدين اليوراسيل. ب. السُّكَّر الخماسي.
   - جـ. بيورين الأدنين. د . مجموعة الفوسفات.
4. الرابطة الكيميائية التي تسمح بتكوين مبلمِرات DNA و RNA هي:
   - أ . الهيدروجينية. ب. الببتيدية.
   - جـ. الأيونية. د . الفوسفاتية ثنائية الإستر.
5. قاعدة تشارجاف هي:
   - أ . عدد مجموعات الفوسفات تساوي عدد السُّكَّريّات الخماسية.
   - ب. نسبة A تساوي C ، ونسبة G تساوي T.
   - جـ. نسبة A تساوي T ، ونسبة G تساوي C.
   - د. ترتبط البيورينات بالبيريميدينات.
6. الروابط التي تُثَبِّت شريطي DNA المُكملين لبعضهما هي الروابط:
   - أ . الهيدروجينية. ب. الببتيدية.
   - جـ. الأيونية. د . الفوسفاتية ثنائية الإستر.
7. إذا احتوى أحد شريطي DNA على سلسلة القواعد TACGTtA فإن السلسلة المكملة لها ستكون لديها سلسلة:
   - أ . TACGTTA. ب. ATTGCAT.
   - جـ. ATGCAAT. د . CGATCCG.
8. واحدٌ مما يأتي ليس جزءًا من نموذج واطسون وكريك لتركيب DNA:
   - أ. يتكون DNA من شريطين.
   - ب. يتجه الشريطان بشكل متوازٍ في اتجاه `5 إلى `3.
   - جـ. ترتبط البيورينات مع البيريميدينات.
   - د. يُكَوِّن DNA الحلزون المزدوج.
9. أظهر ميسلسون وستال أنّ تضاعف DNA:
   - أ . يحدث في البكتيريا. ب. تشتتي.
   - جـ. محافظ. د . شبه محافظ.
10. واحدة من الخطوات الآتية في تضاعف DNA تتضمن تكوين روابط فوسفات ثنائية الإستر جديدة:
    - أ . الاستهلال عند منشأ التَّضاعُف.
    - ب. الاستطالة عن طريق مبلمِر DNA.
    - جـ. فك التفاف الحلزون المزدوج.
    - د . الإيقاف.
11. الفرق بين تصنيع الشّريط القائد والشّريط المتلكئ ناتج عن:
    - أ . شكل DNA عكسي التوازي.
    - ب. يصنع مبلمِر DNA الثالث DNA في اتجاه `5 إلى `3 فقط.
    - جـ. نشاط أنزيم الالتفاف DNA.
    - د . (أ) و (ب).
12. قطع أوكازاكي هي:
    - أ . تصنع في اتجاه `3 إلى `5.
    - ب. توجد في الشّريط المتلكئ.
    - جـ. توجد في الشّريط القائد.
    - د . مصنوعة من RNA.
13. يتطلب تصنيع DNA الناجح كلّ الآتي ما عدا:
    - أ . محلل الحلزون.
    - ب. المُحطِّم الداخلي.
    - جـ. صانع البادئ لـDNA.
    - د . الأنزيم اللاحم.
14. القطع الطرفية:
    - أ . منطقة من DNA غنية بـ A–T.
    - ب. نقطة انتهاء DNA في الكروموسوم البكتيري.
    - جـ. مناطق فيها تسلسلات متكررة من DNA موجودة على أطراف كروموسومات حقيقيّات النّوى.
    - د . سلسلة من RNA موجودة على جزيء DNA المتضاعف.
15. نوع الأنزيم المستخدم في الإصلاح الاستئصالي هو:
    - أ . أنزيم التحليل الضوئي.
    - ب. مبلمِر DNA الثالث.
    - جـ. المحطم الداخلي.
    - د . أنزيم القطع الطرفية.

أسئلة تحدٍّ

1. أعطى العمل الذي قام به جريفيث الإشارة الأولى إلى أن DNA هو المادة الوِراثيّة. راجع التجارب الأربع في الشكل 14-1، ثم تنبأ بنتيجة التجربة إذا قمنا بإجراء التعديلات الآتية عليها:
   - أ . بكتيريا ممرضة مقتولة بالتسخين، وبكتيريا غير ممرضة مقتولة بالتسخين.
   - ب. بكتيريا ممرضة مقتولة بالتسخين، وبكتيريا غير ممرضة حية، وبوجود أنزيم يحطم البروتينات.
   - جـ. بكتيريا ممرضة مقتولة بالتسخين، وبكتيريا غير ممرضة حية، وبوجود أنزيم محطم DNA داخلي.
2. تصور أنك تعرفت إلى سلسلة DNA ‏5,-TTATAAAGCAATAGT-3, في كروموسوم لحقيقي النواة. هل يمكن لهذه المنطقة أن تعمل بوصفها منشأ للتضاعف؟ تنبأ بسلسلة RNA التي سوف تتشكل، وترتبط بهذه السلسلة بوصفها بادئًا.
3. فعالية الأنزيمات مهمة لضمان عملية تضاعف DNA صحيحة. تنبأ بنتائج ما يحدث عند فقدان فعالية أحد الأنزيمات الآتية.
   - أ . أنزيم الالتفاف. ب. مبلمِر DNA الثالث.
   - جـ. اللاحم. د . مبلمِر DNA الأول.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. للتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 15

الجينات:
كيفية عملها

Genes and How They Work

موجز المفاهيم

1-15 طبيعة الجينات

- استنتج غارود أنّ الاضطرابات المَوْروثة يمكن أن تشمل أنزيمات معينة.
- أظهر بيدل وتاتَم أنّ الجينات تُحدِّد الأنزيمات.
- تصف العقيدة المحورية انسياب المعلومات في الْخليّة بَدْءًا من DNA إلى RNA إلى البروتين.

2-15 الشّيفرة الْوراثيَّة

- تُقرأ الشّيفرة في مجموعات ثلاثية.
- فكّ نيرينبيرج وآخرون الشّيفرة.
- الشّيفرة متأرجحة ولكنها محدَّدة.
- الشّيفرة فعليًّا عامة للمخلوقات جميعها، ولكن هناك بعض الاستثناءات.

3-15 نظرة شاملة إلى التّعبير الْجينيّ

- يصنع الاستنساخ نسخة RNA من DNA.
- تستخدم الترجمة المعلومات الموجودة في DNA لتصنيع البروتين.
- لدى RNA أدوار عدة في التّعبير الْجينيّ.

4-15 الاستنساخ في بدائيّات النّوى

- لدى بدائيّات النّوى مبلمر RNA واحد.
- يحدث الاستهلال عند الْمُحفِّزات (المُحَرِّضات أو المثيرات).
- تضيف الاستطالة نيوكليوتيدات متتالية.
- يحدث الإيقاف عند مواقع معينة.
- تقترن عملية الاستنساخ في بدائيات النوى مع الترجمة.

5-15 الاستنساخ في حقيقيّات النّوى

- لدى حقيقيّات النّوى ثلاثة مبلمرات RNA.
- لدى كلّ مبلمر محفِّزٌ أو محرضٌ خاصٌّ به.
- تختلف عمليتا الاستهلال والإيقاف عن تلك الموجودة في بدائيّات النّوى.
- تُحوَّر نُسخ RNA في حقيقيّات النوى.

6-15 وَصْلُ سابق *mRNA* في حقيقيّات النّوى.

- قد تحتوي جينات حقيقيّات النّوى على فواصل.
- جُسيمات الوَصْل هي عضيّات تقوم بالوصل.
- يمكن للوَصْل أن ينتج نُسخًا عدة من الجين نفسه.

7-15 تركيب *tRNA* والرايبوسومات

- تربط الأنزيمات صانعة مركب RNA الناقل مع الحمض الأميني (الأمينوأسيل- tRNA) الأحماض الأمينية مع RNA الناقل.
- لدى الرايبوسومات مواقع ربط عدة مع RNA الناقل.
- لدى الرايبوسومات وظيفة أنزيمية، ووظيفة فكّ التشفير.

8-15 عملية الترجمة

- يتطلب الاستهلال عوامل مساعدة إضافية.
- تضيف الاستطالة الأحماض الأمينية بشكل متتالٍ.
- يتطلب الإيقاف عوامل مساعدة.
- قد تُوَجَّه البروتينات نحو الشّبكة الأندوبلازمية.

9-15 ملخص التّعبير الْجينيّ

10-15 الطّفرات: الجينات المتغيرة

- تؤثر الطّفرات النُّقطية عند موقع واحد في DNA.
- تُغيِّر الطّفرات الكروموسومية تركيب الكروموسومات.
- الطّفرات نقطة البداية للتطور.
- تغيرت نظرتنا عن طبيعة الجينات مع تدفق معلومات جديدة.

مقدّمة

لقد شاهدتم كيف تقوم الجينات بتحديد الصّفات، وكيف يمكن تتبعها في التزاوجات الْوراثيَّة. ورأيتم كذلك أن المعلومات الْوراثيَّة تَكْمُن في جزيء DNA، وتُظهر الصورة إلى اليسار كمية DNA التي يحتويها كامل كروموسوم بكتيريا *E. coli*. تتضاعف المعلومات الموجودة في DNA عن طريق الْخليّة، ثُمَّ تُوزع بالتساوي في أثناء عملية الانقسام الخلوي. تشبه المعلومات الموجودة في DNA إلى حدٍّ كبير الطّبعة الزّرقاء لِمَبنى. إنشاء المبنى يستخدم المعلومات الموجودة في الطّبعة الزّرقاء، إلا أنه يحتاج إلى مواد بناء، ونجَّارين، وكثير من العمال المهرة، والحرفيين الذين يستخدمون أنواعًا مختلفة من الأدوات، والعمل معًا لبنائه. وبالمثل، فإنّ المعلومات الموجودة في DNA تتطلب الوحدات البنائية للنيوكليوتيد، والأحماض الأمينية، وأنواعًا عدة من RNA، وكثيرًا من البروتينات التي تعمل بتناسق لتُشكل تركيب الْخليّة.

سوف ننعطف الآن إلى طبيعة الجينات نفسها، وكيف تقوم الخلايا باستخلاص المعلومات الموجودة في DNA في عملية تسمّى **التّعبير الْجينيّ Gene expression**. يمكن التفكير في التّعبير الْجينيّ بوصفه وسيلة لتحويل الطّراز الوراثي إلى طراز ظاهري.

1-15 طبيعة الْجينات

نعرف أن DNA يحمل الشّيفرة الْوراثيَّة للبروتينات، إلا أنّ هذه المعرفة بحدِّ ذاتها تطلعنا على القليل عن الكيفية التي تتحكم عن طريقها المعلومات الموجودة في DNA في الوظائف الخلوية. كان لدى الباحثين أدلة على أنّ الطّفرات الْوراثيَّة تؤثر في البروتينات، وذلك قبل معرفة تركيب DNA والشّيفرة الْوراثيَّة بوقت طويل. سنتناول في هذا الجزء الأدلة التي تربط بين الجينات والأنزيمات.

استنتج جارود أنه يمكن للاضطرابات الموروثة أنْ تشمل أنزيمات معينة

عام 1902، لاحظ الطّبيب البريطاني أرشيبالد جارود أنّ هناك أمراضًا معينة بين مَرضاه تنتشر بشكل أكبر في عائلات معينة. وعند فحص أجيال عدة من هذه العائلات، وجد أنّ هذه الأمراض تتصرف، وكأنها ناتجة عن أليلات بسيطة متنحية. استنتج جارود أنّ هذه الاضطرابات هي صفات مَنْدَليَّة، وأنها ناتجة عن تغير في المعلومات الْوراثيَّة في أحد أسلاف العائلات المتأثرة.

بحث جارود في كثير من هذه الاضطرابات بشكل دقيق. ففي مرض الكابتونيوريا، أنتج المرضى بَوْلًا احتوى على حمض هوموجينيستِك (الكابتون). تتأكسد هذه المادة بسرعة عند تعرضها للهواء، وتُحَوِّل البول إلى اللون الأسود. في الفرد الطّبيعي، يتحطم حمض هوموجينيستِك إلى مواد أبسط. استنتج جارود، ببصيرته النافذة، أنّ المرضى الذين يُعانون الكابتونيوريا لا يوجد لديهم الأنزيمات الضرورية التي تُساعد على هذا التحطيم. وقد خمّن أن تكون الأمراض الْوراثيَّة الأخرى انعكاسًا لنواقص أنزيمية.

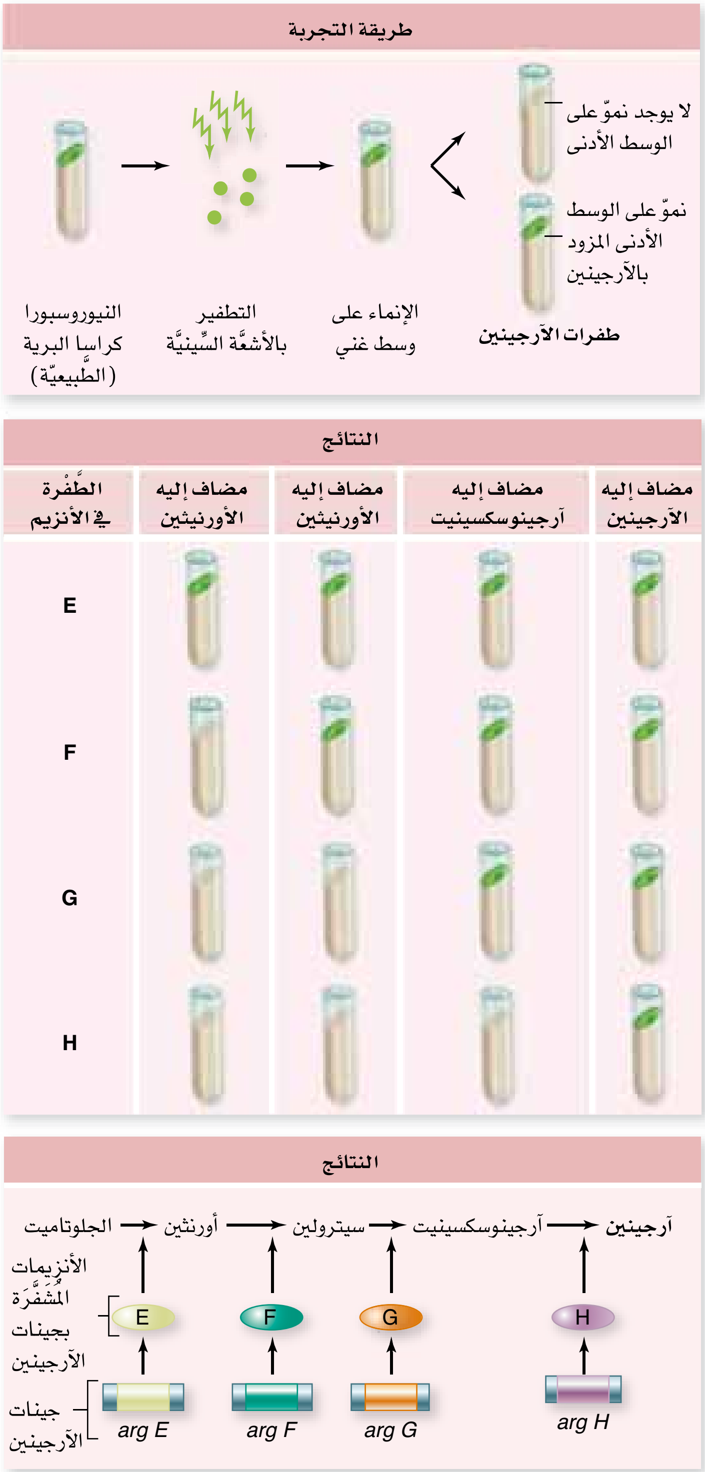
أظهر بيدل وتاتم أنّ الْجينات تحدِّد الأنزيمات

بعد اكتشاف جارود، تطلّب الأمر قفزة بدهية بسيطة للتخمين بأنّ المعلومات المُشَفَّرة في DNA الكروموسومات تعمل على تَحديد أنزيمات بعينها. لم تتأكد هذه المعلومة، مع ذلك حتى عام 1941 عندما قام العالِمان جورج بيدل وإدوارد تاتم من جامعة ستانفورد بإجراء تعاقب من التجارب أعطت الدليل القاطع. بدأ بيدل وتاتم بتصنيع طفرات مدروسة في الكروموسومات، وتأكدا أنّ هذه الطّفرات تتصرف بالطريقة المَنْدَليَّة عند التزاوج. تَمَّ تحليل هذه التغييرات في الجين الواحد وتأثيراتها في المخلوق (الشكل 15-1).

عفن الخبز، نيوروسبورا كراسا

إن أحد الأسباب التي ساعدت بيدل وتاتم على الحصول على نتائج قاطعة من تجربتهما هو اختيارهما للمخلوق التّجريبيّ، وهو عفن الخبز نيوروسبورا كراسا *Neurospora crassa*. يمكن إنماء هذا الفطر بشكل سريع على وسط مُعَرَّف يحتوي على مصدر للكربون (الجلوكوز)، وفيتامين (البيوتين)، وأملاح غير عضوية. يُسَمَّى هذا النوع من الأوساط «الأدنى» لأنها تُمَثِّل أقل المتطلبات لدعم النموِّ. لذا، فإنّ أيّ خلايا قادرة على النموّ في الوسط الأدنى يجب أنْ تكون قادرة على تصنيع الجزيئات البيولوجية الضرورية جميعها.

قام بيدل وتاتم بتعريض أبواغ النيوروسبورا للأشعة السّينيَّة، متوقعين إحداث تلف في DNA لبعض الأبواغ في مناطق تُشَفِّر القدرة على صنع مركَّبات يحتاج إليها الفطر من أجل النموّ الطّبيعي (الشكل 15-1). تجعل مثل هذه الطّفرات الخلايا غير قادرة على النموّ في الوسط الأدنى. تسمى هذه الطّفرات، **الطّفرات الغذائية Nutritional mutations** لأن الخلايا التي تحملها تنمو فقط إذا كان الوسط مزودًا بمغذيات إضافية.



الشكل 15-1

تجربة بيدل وتاتم. تَمَّ تطفير نيوروسبورا الطّبيعيّة عن طريق الأشعَّة السِّينيَّة لإنتاج طفرات غير قادرة على تصنيع الآرجينين (الجزء العلوي). عُرِف الخلل الخاص بكلِّ طفرة بزراعة المخلوق في وسط مُزَوَّد بالمواد الوسيطة الموجودة في مسار التّصنيع الحيويّ لآرجينين (الجزء الأوسط). تنمو الطَّفْرة في الوسط المزود بالمواد الوسيطة التي تَنتج بعد الأنزيم المُختَل في مسار كلّ طفرة. بعد ذلك، تُربط الأنزيمات في مسار التصنيع مع الجينات على الكروموسومات (الجزء السفلي).

الطّفرات الغذائية

للتعرّف إلى الطّفرات التي تسبب نقصًا أيضيًّا؛ نقل بيدل وتاتم مستنبتات لأفراد خلايا فطرية كانت نامية على وسط غني، إلى وسط أدنى. أي خلية فقدت القدرة على صناعة المواد الضرورية لنموّ الخلايا لن تستطيع النموّ في الوسط الأدنى. باستخدام هذه المقاربة، نجح بيدل وتاتم في عزل الكثير من الطّفرات الغذائية والتعرف إليها.

بعد ذلك، قام الباحثون بتزويد الوسط الأدنى بمواد مختلفة؛ بغية التّعرّف إلى النقص في كلّ طفرة. سمحت لهم هذه الخطوة بتحديد طبيعة النقص الكيميائي الحيوي في السلالة الطّفْرة. وركز بيدل وتاتم بشكل خاص على الطّفرات التي تنمو فقط بوجود الحمض الأميني آرجينين ورُمِزَ إليها الطّفرات *arg*. عند التّعرّف إلى مواقعها الكروموسومية، وُجد أنّ الطّفرات *arg* تتجمع في ثلاثة أماكن.

جين واحد/ عديد ببتيد واحد

الخطوة المقبلة، كانت تحديد مكان حجب كلّ طفرة في المسار الكيميائي الحيوي للتّصنيع الحيويّ لآرجينين. للقيام بذلك؛ قام بيدل وتاتم بتزويد الأوساط بكلٍّ من المواد الوسيطة الموجودة في مسار التصنيع التي تدعم نموّ الطَّفْرة. فإذا كانت الطَّفْرة تؤثر في الأنزيم الذي يعمل قبل الوسيط المستخدم بوصفه مُكَمِّلًا، فإنّ النموّ سيتم- ولكن ليس إذا كانت الطَّفْرة تؤثر في الخطوة التي تعقب الوسيط المستخدَم (الشكل 15-1). لكلِّ أنزيم ضمن مسار التصنيع الحيوي لآرجينين، استطاع بيدل وتاتم أن يعزلا سلالات طفرة لديها شكل مُختَل من ذلك الأنزيم. كانت الطّفرات دائمًا موجودة على أحد المواقع الكروموسومية المحدَّدة القليلة، وكلّ طفرة كان لديها موقع فريد. لذا، فإنّ كلّ طفرة تَمَّ فحصها كان لديها خلل في أنزيم وحيد، نتج من طفرة في موقع وحيد على الكروموسوم.

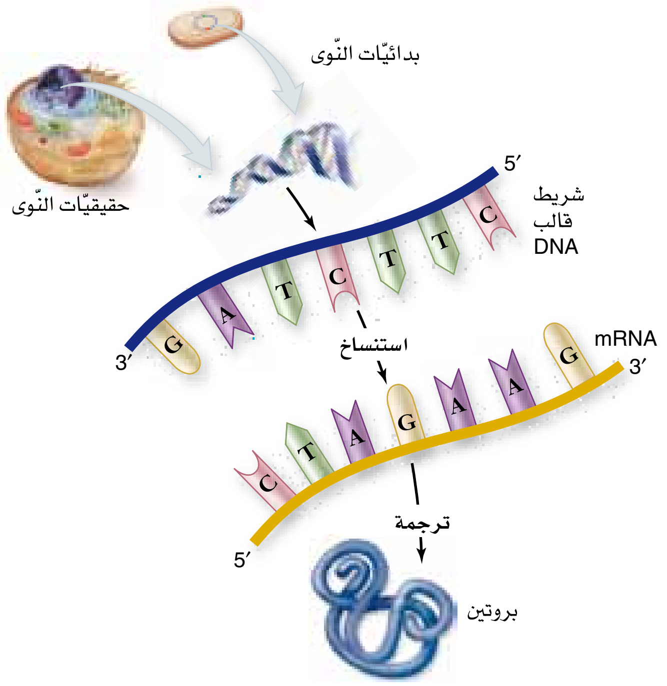
استنتج بيدل وتاتم أنّ الجينات تُحدد تركيب الأنزيمات، وأنّ كلّ جين يُشفِّر تركيب أنزيم وحيد (انظر الشكل 15-1). وقد أطلقا على هذه العلاقة فرضية الجين الواحد/ الأنزيم الواحد *one-gene/ one-enzyme hypothesis*. اليوم، ولأنّ كثيرًا من الأنزيمات تحتوي على تحت وحدات عدة من عديد الببتيد كلّ منها مُشَفَّر عن طريق جين منفصل، فإنّ العلاقة معروفة بشكل أكثر شيوعًا على أنها **فرضية جين واحد/ عديد ببتيد واحد One-gene/one-polypeptide hypothesis**. تحدد هذه الفرضية بوضوح العلاقة الجزيئية بين الطّراز الوراثي والطّراز الظّاهريّ.

كلّما تعلمت أكثر عن المحتوى الْجينيّ والتّعبير الْجينيّ ستجد أنّ هذه العلاقة مبسطة بشكل زائد. وكما سيتم وصفه لاحقًا في هذا الفصل، فإنّ جينات حقيقيّات النّوى أكثر تعقيدًا. إضافة إلى ذلك، تتكون بعض الجينات بشكل جزئي على الأقل من RNA، وهو نفسه وسيط في تصنيع البروتينات. غير أنّ مفهوم جين واحد/عديد ببتيد واحد يشكل نقطة بداية مفيدة للتفكير في التّعبير الْجينيّ.

يصف المبدأ الرئيس انسياب المعلومات في الْخليّة بدءًا من DNA إلى RNA إلى البروتين

يحتاج تحويل الطّراز الوراثي إلى طراز ظاهري إلى معلومات مخزونة في DNA ليتم تحويلها إلى بروتين. أول من وصف طبيعة انسياب المعلومات في الخلايا **بوصفها عقيدة محورية في البيولوجيا الجزيئية Central dogma of molecular biology** هو فرانسيس كريك. تمر المعلومات في اتجاه واحد من الجين DNA إلى نسخة RNA لهذا الجين، ثُمَّ توجّه نسخة RNA التجميع المتتالي لتعاقب الأحماض الأمينية في بروتين (الشكل 15-2). باختصار،

DNA ⟵ RNA ⟵ بروتين

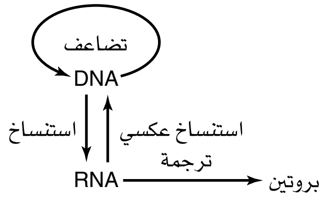


الشكل 15-2

المبدأ الرئيس في البيولوجيا الجزيئيّة. يُستنسخ DNA لعمل mRNA الرَّسول، الذي سيترجم إلى بروتين.

يمكننا أن ننظر إلى هذا بوصفه وصفًا مختصرًا لعملية التّعبير الْجينيّ، أو تحويل الطّراز الوراثي إلى طراز ظاهري. نسمّي خطوة DNA إلى RNA **الاستنساخ Transcription**، وخطوة RNA إلى البروتين **الترجمة Translation** (انظر الشكل 15-2). وسنتناول تفاصيل هذه العمليات في هذا الفصل.

مرة أخرى، يُعَدُّ هذا تبسيطًا مبالغًا فيه لكيفية انسياب المعلومات في خلايا حقيقيّات النّوى. تَمَّ اكتشاف طائفة من الفيروسات تسمى **الفيروسات الراجعة Retroviruses** التي تستطيع أنْ تُحَوِّل محتواها الوراثي المكوّن من RNA إلى نسخة DNA، باستخدام أنزيم فيروسي هو **الناسخ العكسيّ Reverse transcriptase**. يخالف هذا التحويل انسياب المعلومات بحسب المبدأ الرئيس، ولقد فرض هذا الاكتشاف تجديدًا على المبدأ، بحيث يتضمن هذا «الانعكاس» في انسياب المعلومات.



يمكن أن تعزى الاضطرابات الأيضية إلى وجود أنزيمات متغيرة. يُشفِّر كلّ جين المعلومات التي تصنع عديد ببتيد واحد. إن انسياب المعلومات في الْخليّة، بناءً على المبدأ الرّئيس تبدأ بمعلومات في DNA في الجين. يُستنسخ DNA إلى RNA، وتستخدم هذه النسخة لتوجيه صناعة البروتين.

2-15 الشّيفرة الْوراثيَّة

كيف تقوم النيوكليوتيدات في جزيء DNA بتشفير المعلومات التي تُحدد ترتيب الأحماض الأمينية في عديد الببتيد؟ جاء الجواب عن هذا السؤال الأساسي عام 1961 من خلال تجربة أجراها فرانسيس كريك وسيدني برينر. كانت تلك التجربة موفقة جدًا، والنتائج مهمة جدًا كذلك لفهم الشّيفرة الْوراثيَّة التي سنصفها بالتفصيل.

تُقرأ الشّيفرة في مجموعات ثلاثية

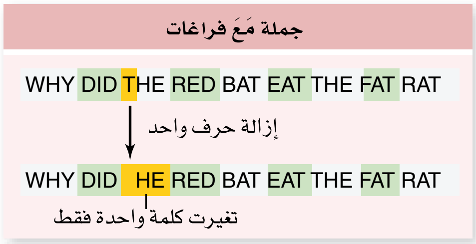
اعتقد كريك وبرينر بالتحليل المنطقي أنّ الشّيفرة الْوراثيَّة على الأغلب تتألف من تعاقب من وحدات معلومات تسمى كودونات (وحدات الشّيفرة) Codons، وتتوافق كلّ واحدة منها مع حمض أميني في البروتين المُشَفَّر.

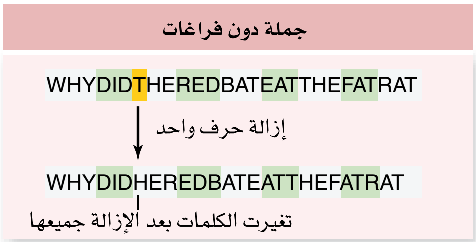
إضافة إلى ذلك، افترضنا احتمال أن تكون المعلومات الموجودة في كودون واحد عبارة عن تعاقب من ثلاثة نيوكليوتيدات. بوجود أربعة نيوكليوتيدات DNA (A و G، C، T)، فإنّ استخدام اثنين من كلّ كودون سينتج 4^2، أو 16 كودونًا مختلفًا- وهو غير كافٍ لتشفير 20 حمضًا أمينيًا. غير أنّ ثلاثة نيوكليوتيدات تُنْتِج 4^3، أو 64 توليفة مختلفة من ثلاثيات، وهو أكثر مما يكفي.

كودونات مع فراغات أو دون فراغات؟

نظريًا، يمكن وضع فواصل من نيوكليوتيدات غير مستخدمة بين الكودونات في تعاقب كودونات جين ما، مثل الفراغات التي تفصل الكلمات في هذه الجملة. بدلًا من ذلك، يمكن وضع الكودونات مجاورة لبعضها مباشرةً لتشكل تعاقبًا مستمرًا من النيوكليوتيدات.

إذا كانت المعلومات في الرِّسالة الْوراثيَّة مفصولة عن طريق فراغات، فإنّ أيّ تغيير في أيّ كلمة واحدة لن يؤثر في الجملة كاملة. في المقابل، إذا كانت الكلمات جميعها تسير مجتمعة، ولكن تُقرأ في مجموعات ثلاثية، فإنّ أيّ تغيير لا يحدث في مجموعة ثلاثية بكاملها سوف يغيّر الجملة كاملة. تشير هاتان الطريقتان في استخدام المعلومات في DNA ضمنيًّا إلى وجود طرق مختلفة لترجمة المعلومات إلى بروتينات.

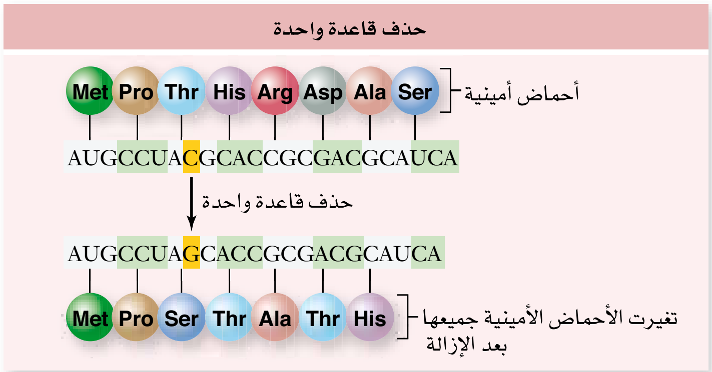


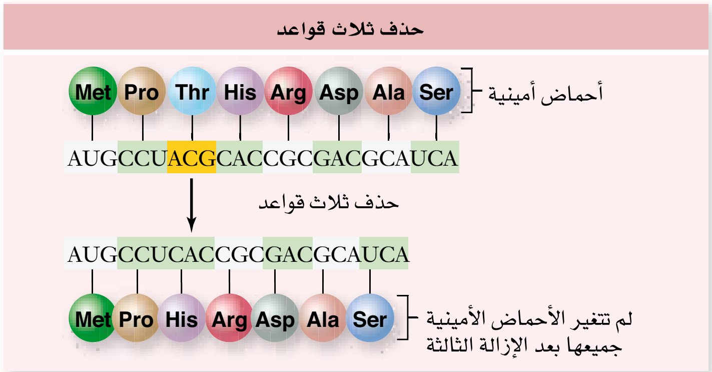


تحديد أن الكودونات لا يفصل بينها فراغات

للاختيار بين هذه الآليات البديلة، استخدم كريك وزملاؤه مادة كيمائية لإنشاء طفرة تحذف واحدًا أو اثنين، أو ثلاثة نيوكليوتيدات من جزيء DNA الفيروسي، جرى لاحقًا استنساخه وترجمته إلى عديد ببتيد. ثُمَّ تساءل العالِمان بعد ذلك ما إذا كان العمل قد غير حمضًا أمينيًّا وحيدًا فقط، أم غيّر الأحماض الأمينية جميعها بعد عمليات الحذف.

عندما أزالا بعمل إزالة واحد أو اثنين، قريبين من بعضهما، حدثت إزاحة جانبية للرسالة الْوراثيَّة، وتغيرت الأحماض الأمينية جميعها بعد الإزالة. وعندما قاما بإزالة ثلاثة نيوكليوتيدات بقي البروتين بعد الإزالات طبيعيًّا. وقد حصلا على النتائج نفسها عندما قاما بعمل إضافات إلى DNA تتكون من 1، أو 2، أو 3 نيوكليوتيدات.





لذا، استنتج كريك وبرينر أن الشّيفرة الْوراثيَّة تُقرأ بمجموعات ثلاثية النيوكليوتيد (بعبارة أخرى هي شيفرة ثلاثية)، وأنّ القراءة تحدث بشكلّ متواصل دون فواصل بين وحدات ثلاثي النيوكليوتيد.

تشير هذه التجارب إلى أهمية **إطار القراءة Reading frame** للرسالة الْوراثيَّة. وحيث إنه لا توجد هناك فواصل، فإنّ إطار القراءة الذي يتأسس مع أول كودون في التعاقب يحدد كيفية قراءة الكودونات التي تعقبه. نسمّي الآن أنواع الطّفرات التي استخدمها كريك وبرينر طفرات **إزاحة الإطار Frameshift mutations** لأنها تغير إطار قراءة الرِّسالة الْوراثيَّة.

فكّ نيرينبيرج وآخرون الشّيفرة الْوراثيَّة

إن تحديد أيٍّ من الـ 64 كودونًا المحتملة التي تُشَفِّر أحماضًا أمينية معينة كان أحد إنجازات الكيمياء الحيوية العظيمة في القرن العشرين. تطلب تحقيق إزالة التشفير نجاح تطورين أساسيين: الأول، كانت هناك حاجة إلى نظام كيميائي حيوي خارج الْخليّة يساعد على تصنيع البروتين من RNA معروف. ثانيًا، كان من الضروري القدرة على إنتاج RNA مخلق معروف، ويمكن استخدامه في نظام خارج الخلوي المشار إليه.

خلال خمس سنوات منذ 1961 وحتى 1966، قاد العمل الذي قام به بشكل أساسي مختبر العالِم مارشال نايرنبيرج إلى تفسير الشّيفرة الْوراثيَّة. أظهرت مجموعة نايرنبيرج أولًا أنّه عند إضافة جزيء RNA مخلق متعدد اليوراسيل PolyU (جزيء RNA يتألف من شريط نيوكليوتيدات يوراسيل فقط) إلى أنظمة غير حيّة (في أنبوب الاختبار) نتج عديد الببتيد فينيلالانين، (شريط يتألف من الحمض الأميني فينيلألانين متكرر). ولهذا فإنّ UUU يشفِّر فينيلألانين.

بعد ذلك، تَمَّ تصنيع مبلمرات RNA تحتوي على أكثر من نيوكليوتيد واحد. لقد سمحت لهم هذه المبلمرات بالتّعرّف إلى كثير من الكودونات المحتملة، لا على ترتيب القواعد في كلّ كودون.

بعد ذلك استطاع الباحثون استخدام أنزيمات لتصنيع تعاقبات ثلاثية القواعد محددة يمكن اختبار ارتباطها مع آلية تصنيع البروتين. يُسَمَّى هذا معايرة ارتباط الثلاثية *Triplet-binding assay*، وهو الذي مكنهم من التّعرّف إلى 54 كودونًا من أصل 64 ثلاثية محتملة.

أضاف الكيميائي العضوي هـ. جوبايند خورانا القطعة الأخيرة للأحجية باستخدام التصنيع العضوي لإنتاج جزيئات RNA مخلقّة لها تعاقب محددة، ثُمَّ فحص أيّ عديد الببتيد سوف تقوم بصنعه في النظام خارج الخلوي. سمحت الطرق السابقة جميعها بالتّعرّف إلى الـ 64 تعاقبًا ثلاثي النيوكليوتيد المحتملة، وتَمَّ تحديد كامل الشّيفرة الْوراثيَّة (الجدول 15 – 1).

الشّيفرة متأرجحة لكنها محدَّدة

تبرز بعض السِّمات الواضحة للشيفرة من (الجدول 15 – 1). أولًا، هناك 61 كودونًا من أصل 64 محتملة تُستخدم لتعيين الأحماض الأمينية. 3 كودونات هي: UAA، وUAG وUGA محجوزة لوظيفة أخرى: إنها تعطي إشارة «توقف» وتسمى **كودونات الإيقاف Stop codons**. الشكل الآخر من «الفواصل» في الشّيفرة هي AUG وتستخدم للإشارة إلى «البدء» لذا فهي **كودون البدء Start codon**. في هذه الحالة، يكون لدى الكودون وظيفة مزدوجة؛ إذ إنه يشفِّر للحمض الأميني مِيثْيونين (Met) كذلك.

يمكنك الملاحظة أنه مع 61 كودونًا لتشفير 20 حمضًا أمينيًّا فقط، فإنّ هناك عددًا من الكودونات أكبر من عدد الأحماض الأمينية. إحدى طرق التعامل مع هذه الزيادة هي استخدام 20 من 61 كودونًا فقط، ولكن ليس هذا ما تقوم به الْخليّة. في الواقع، إنها تستخدم الـ 61 كودونًا جميعها، ما يجعل الكودون **متأرجحًا Degenerate**، وهذا يعني أن هناك بعض الأحماض الأمينية تُحدّد عن طريق أكثر من كودون واحد. وعكس ذلك أنْ يُحدِّد كودون وحيد أكثر من حمض أميني، لم يتمّ العثور عليه.

التأرجح ليس منتظمًا. بعض الأحماض الأمينية لها كودون واحد فقط، في حين يصل بعضها الآخر إلى 6 كودونات. إضافة إلى ذلك، تقع القاعدة المتأرجحة عادة على الموقع الثالث للكودون، فتبقى القاعدتان الأولى والثانية كما هما، في حين يُشفر اثنان أو أربعة من النيوكليوتيدات المحتملة على الموقع الثالث الحمض الأميني نفسه. (تفسر طبيعة صناعة البروتين على الرايبوسومات كيف تتم عملية استخدام الكودون، وستناقش لاحقًا).

الشّيفرة فعليًّا عامة للمخلوقات جميعها ولكن هناك بعض الاستثناءات

الشّيفرة الْوراثيَّة متشابهة عند المخلوقات جميعها تقريبًا. تُعَدُّ عمومية الشّيفرة الْوراثيَّة من أقوى الأدلة على أن المخلوقات تشترك في موروث تطوري واحد. ولأن الشّيفرة لها صفة العمومية، فإنّ بالإمكان نقل الجينات من مخلوق إلى آخر، وبالإمكان

الجدول 15 - 1 الشيفرة الوراثية

الحرف الأول	الحرف الثاني U		C		A		G		الحرف الثالث
U	UUU	Phe فنيل ألانين	UCU		UAU	Tyr تايروسين	UGU	Cys سيستين	U
	UUC		UCC	Ser سيرين	UAC		UGC		G
	UUA	Leu لوسين	UCA		**UAA**	”إيقاف“	**UGA**	”إيقاف“	A
	UUG		UCG		**UAG**	”إيقاف“	UGG	Trp تربتوفان	G
C	CUU		CCU		CAU	His هستدين	CGU		U
	CUC	Leu لوسين	CCC	Pro برولين	CAC		CGC	Arg آرجنين	C
	CUA		CCA		CAA	Gln جلوتامين	CGA		A
	CUG		CCG		CAG		CGG		G
A	AUU		ACU		AAU	Asn أسباراجين	AGU	Ser سيرين	U
	AUC	Ile أيزولوسين	ACC	Thr ثريونين	AAC		AGC		C
	AUA		ACA		AAA	Lys لايسين	AGA	Arg آرجنين	A
	AUG	Met مثايونين؛ ”بدء“	ACG		AAG		AGG		G
G	GUU		GCU		GAU	Asp أسبارتيت	GGU		U
	GUC	Val فالين	GCC	Ala ألانين	GAC		GGC	Gly جلايسين	C
	GUA		GCA		GAA	Glu جلوتاميت	GGA		A
	GUG		GCG		GAG		GGG		G

يتألف الكودون من ثلاثة نيوكليوتيدات بالتعاقب المبين هنا. فمثلًا ACU يُشفر للحمض ثيرونين. الحرف الأول، A، موجود في عمود الحرف الأول؛ والحرف الثاني، C، موجود في عمود الحرف الثاني؛ والحرف الثالث، U، موجود في عمود الحرف الثالث؛ كل كودون في mRNA يتم التعرف إليه من قبل تعاقب الكودون المضاد الموجود على جزيء tRNA. كثير من الأحماض الأمينية لها أكثر من كودون واحد. فمثلًا، الحمض الأميني ثريونين تحدده أربعة كودونات تختلف فيما بينها في النيوكليوتيد الثالث فقط (ACU، ACC، ACA، وACG).

الشكل 15-3

خنزير معدّل جينيًا. مولود الخنزير الذي يظهر إلى اليمين هو المعروف والشائع، أما الذي يظهر إلى اليسار فقد تمت هندسته وراثيًا، بحيث استقبل جينًا من حيوان قنديل البحر يشفّر بروتينًا أخضر مشعًّا. ويرجع لون أنف الخنزير إلى التّعبير عن الجين المُدخل. توضح هذه الحيوانات المعدلة جينيًّا الطّبيعيّة الشمولية للشيفرة الْوراثيَّة.

التّعبير عنها بنجاح في عائلها الجديد (الشكل 15-3). تُعدُّ هذه العمومية حجر الاساس لكثير من أشكال التقدم العلمي في هندسة الوراثة، التي ستناقش في (الفصل الـ 17).

بدأ الباحثون عام 1979 في تحديد تعاقب النيوكليوتيدات الكاملة للمحتوى الوراثي في ميتوكوندريا الإنسان، والمواشي والفئران. وقد ذهل العلماء عندما وجدوا أنّ الشّيفرة الْوراثيَّة المستخدمة من قبَل ميتوكوندريا تلك الثّدييّات ليست مشابهة تمامًا «للشيفرة العامة» التي أصبحت مألوفة عند البيولوجيين.

في المحتوى الْجينيّ للميتوكوندريا، ما يجب أن يكون كودون إيقاف، UGA، قُرئ على أنه الحمض الأميني تريبتوفان؛ وقُرئ كودون AUA كميثيونين بدلًا عن آيسولوسين وقُرئ الكودونان AGG وAGA كإيقاف بدلًا عن آرجينين. إضافة إلى ذلك، فقد عُثر على اختلافات ثانوية عن الشّيفرة العامة في المحتوى الْجينيّ في البلاستيدات الخضراء وبعض الهدبيّات (أحد أنواع الطّلائعيّات).

لذا، يبدو أنّ الشّيفرة الْوراثيَّة ليست شمولية تمامًا. منذ وقت مضى، بدأت الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء، ربما بعد أنْ بدأ وجودهما في التعايش الداخلي، بقراءة الشّيفرة الْوراثيَّة بشكل مختلف، خصوصًا جزء الشّيفرة المتعلق بإشارات «التوقف».

استقصاء

الشّيفرة الْوراثيَّة شمولية في الغالب، لماذا تعتقد أنها شمولية تقريبًا؟

أظهرت الشّيفرة الْوراثيَّة على شكل كودونات ثلاثية لا يتخللها فواصل: ثلاث قواعد تحدد حمضًا أمينيًا واحدًا، وهذه المجموعات الثلاث تُقرأ مرتبة ولا يتخللها «فواصل». تضم الشّيفرة الْوراثيَّة 61 كودونًا تحدد الأحماض الأمينية (إضافة إلى 3 كودونات تعني «التوقف»، بمجموع 64). الشّيفرة الْوراثيَّة متأرجحة؛ بمعنى أن بعض هذه الأحماض لها أكثر من كودون، ولكن الكودونات جميعها تشفر حمضًا أمينيًا واحدًا فقط. بصورة فعلية، تعدّ الشّيفرة شمولية، مع بعض الاستثناءات.

3-15 نظرة عامة على التّعبير الْجينيّ

يعطينا المبدأ الرئيس في البيولوجيا الجزيئية صورة عقلانية تصف انسياب المعلومات في النظام الحيوي. نسمّي خطوة تحول DNA إلى RNA استنساخًا *Transcription*؛ لأنها تنتج نسخة من DNA تمامًا كالاستنساخ القانوني، حيث يحتوي المحضر على كلّ الكلمات الدقيقة في دعوى قضائية في محكمة. في حين تُسمّى خطوة تحول معلومات RNA إلى بروتين ترجمة *Translation*؛ لأنها تتطلب ترجمة «لغة» الحمض النووي إلى لغة البروتين.

يصنع الاستنساخ نسخة RNA من DNA

تنتج عملية الاستنساخ نسخة RNA من المعلومات الموجودة في DNA. أي إنّ الاستنساخ هو البناء المُوَجَّه لـ RNA عن طريق DNA. تستخدم هذه العملية مبدأ التكاملية الذي درسناه في الفصل السابق، حيث تكون نسخة RNA مكملة لـ DNA الذي تستخدمه بوصفه قالبًا (الشكل 15 – 4).

وحيث إن DNA مزدوج الشريط، و RNA فردي الشريط، فإنّ شريطًا واحدًا من DNA يتم استخدامه بوصفه قالبًا في هذه العملية. يُسَمَّى الشريطُ المنسوخُ **الشريطَ القالبَ Template strand**. ويكون تعاقب القواعد في RNA المنسوخ مكملًا لذلك الموجود في القالب. ويُسَمَّى شريط DNA غير المُستخدم كقالب **شريط التّشفير Coding strand**. ويكون له تسلسل القواعد الموجود في RNA نفسه مع استثناء واحد، هو أنّ RNA يضم U ولا يضم T الموجودة في DNA.

شريط تشفير 5`–TCAGCCGTCAGCT–3` ⎤
شريط قالب 3`–AGTCGGCAGTCGA–5` ⎦ DNA

استنساخ ↓

شريط تشفير 5`–UCAGCCGUCAGCU– 3` mRNA

تسمى نسخة RNA المستخدمة لتوجيه صناعة عديد الببتيد، RNA الرّسول Messenger RNA (mRNA). ويعكس اسمه الإقرار بأن جزيئًا ما يجب أن ينقل الرّسالة من DNA إلى الرايبوسومات لاستكمال الإجراءات.

وكما هو الحال في التضاعف، يمكننا القول: إن استنساخ DNA يتضمن ثلاث مراحل، هي: الاستهلال *Initiation*، والاستطالة *Elongation* والإيقاف *Termination*.

الشكل 15-4

مبلمر RNA. تظهر هذه الصورة بالمجهر الإلكتروني دوائر دكناء تمثل مبلمر RNA عند قيامه بتصنيع RNA من قالب DNA.

استهلال الاستنساخ

تستخدِم مرحلة الاستهلال عددًا من المكونات، التي تختلف بين كلٍّ من بدائيّات النّوى وحقيقيّات النّوى:

- تعاقب من DNA، تسمى الْمُحفِّزات (المحرضات) *Promoters*، تشكل لارتباط أنزيم، مبلمر RNA *RNA polymerase* الذي يصنع نسخة RNA.
- موقع البدء *start site* على DNA، ويضم القاعدة الأولى التي يتم استنساخها.
- يتطلب الاستهلال في حقيقيّات النّوى واحدًا أو أكثر من عوامل الاستنساخ *Trnascription factors*

عندما يرتبط مبلمر RNA مع الْمُحفِّز تبدأ عملية الاستنساخ عند موقع الاستهلال.

استطالة النسخة

تصنع نسخة RNA في أثناء الاستطالة:

- ترتبط نيوكليوتيدات ثلاثية الفوسفات الجديدة المكملة لقالب DNA بروابط فوسفاتية ثنائية الإستر في الاتجاه $5' \Leftarrow 3'$ بفعل مبلمر RNA، ما ينتج تعاقب RNA جديدة.
- في الوقت الذي تسير عملية الاستنساخ يُفَكّ التفاف DNA عن طريق مبلمر RNA ليسمح بالاستنساخ، ويُعاد الالتفاف خلف الأنزيم. تسمى المنطقةُ مفكوكة الالتفاف عن طريق الأنزيم فقاعةَ الاستنساخِ *Transcription bubble*.

إيقاف الاستنساخ

تمضي عملية الاستطالة إلى أن تصل إلى تعاقب التوقف:

- يسبب تعاقب DNA المسمى المُوقِف *Terminator*، الذي سيوصف لاحقاً، إيقاف عمل مبلمر RNA وتحرير DNA.
- ينفصل RNA المصنوع جديدًا عن DNA ويُعاد التفاف DNA.

تستخدم الترجمة المعلومات الموجودة في DNA لتصنيع البروتينات.

تعدّ عملية الترجمة بالضرورة أعقد من الاستنساخ. في هذه الحالة، لا يمكن استخدام RNA بوصفه قالبًا مباشرًا للبروتين لعدم وجود تكامل بينهما- أي إنّ تعاقبًا من الأحماض الأمينية لا يستطيع أن يصطف على قالب RNA بأي شكل من "التلاؤم الكيميائي". لذا، فقد اقترح علماء الوراثة الجزيئية ضرورة وجود جزيء واصل يستطيع أنْ يتفاعل مع كلّ من الأحماض الأمينية وRNA. واكتشف **RNA الناقل Transfer RNA (tRNA)** لكي يقوم بهذا الدور. هذه الحاجة إلى وسيط تضفي مستوى أكبر من التعقيد على العملية، وهو أمر غير موجود في استنساخ RNA، ولا في تضاعف DNA.

تحدث عملية الترجمة على الرايبوسومات التي هي مَكِنَة تصنيع البروتينات الخلوية، وهي تتطلب مشاركة أنواع عدة من RNA وكثيرًا من البروتينات. سنقوم بسرد موجز لهذه العمليات التي سنتناولها بالتفصيل في الأجزاء الآتية.

استهلال الترجمة

يعتمد الاستهلال على وجود كودون الاستهلال وتكوين معقد الاستهلال:

- يتكون معقد الاستهلال *Initiation complex* وهو يحتوي على رايبوسومات، و*RNA* رسول و*tRNA* والناقل المُستَهِّل *Initiator tRNA* المرتبط بالحمض الأميني ميثيونين.
- يتطلب تجميع هذا المعقد مشاركة عدد من عوامل الاستهلال.

استطالة عديد الببتيد

ينمو عديد الببتيد، في حين تُحْضر tRNA الوسيطة أفراد الأحماض الأمينية إلى معقد الرايبوسومات. يُسَمَّى tRNA الذي يحمل حمضًا أمينيًّا tRNA الناقل المشحون *Charged tRNA*. يجب أنْ يتحرك الرايبوسوم على طول شريط mRNA ويرتبط مع النواقل tRNA المشحونة، بحيث تتمكن كودوناتها المضادة من الارتباط مع كودونات mRNA عن طريق الروابط الهيدروجينية. يستطيع الرايبوسوم أن يرتبط مع اثنين من tRNA، وأن يشكل رابطة ببتيدية بين الحمضين الأمينين المنقولين بهما.

- يُجلب tRNA المشحون إلى الرايبوسومات. يجب أنْ يكون الكودون المضاد لـ tRNA المشحون مكملًا لكلّ كودون جديد موجود على mRNA.
- يساعد أنزيم الناقل إلى الببتيد *Peptidyl transferase* على تكوين رابطة ببتيدية بين الحمض الأميني الجديد والتعاقب الببتيدية قيد النموّ.
- يتحرك معقد الرايبوسوم على طول mRNA، ويتحرر tRNA الفارغ ويُجَهِّز موقع الارتباط لاستقبال tRNA ناقل جديد فوق الكودون المقبل على mRNA.

إيقاف الترجمة

- تمضي الاستطالة حتى تصطدم بكودون توقف.
- تتعرف العوامل المُحرِّرة *Release factor* إلى كودون التوقف، فيحدث انفصال التعاقب الببتيدية، مُحرِّرًا آخر tRNA من معقد الرايبوسومات.

تختلف المواقع التي تحدث بها عمليتا الاستنساخ والترجمة بين بدائيّات النّوى وحقيقيّات النّوى؛ لأن لدى حقيقيّات النّوى نواة محاطة بغشاء – فيجب على mRNA أن يخرج من النواة قبل أن تبدأ الترجمة. في بدائيّات النّوى، في المقابل، يحدث الاستنساخ والترجمة غالبًا بالترادف. سنناقش كلًّا من العمليتين بالتفصيل في الأجزاء اللاحقة.

استقصاء

من المقبول أن مبلمر RNA ليس له قدرة على تصحيح الأخطاء، فهل تتوقع أنْ يكون هناك أخطاء كثيرة أم قليلة في الاستنساخ مقارنة بتضاعف DNA؟ لماذا تعتقد أنّ تصحيح الأخطاء مهمة أكثر لمبلمر DNA منها لمبلمر RNA؟

لدى RNA أدوار عدة في التّعبير الْجينيّ

يصنع RNA جميعه من قالب DNA عن طريق الاستنساخ. ويتطلب التّعبير الْجينيّ مشاركة أنواع عدة من RNA، كلٌّ له دور مختلف في العملية بشكل مُجمل. وسنقوم هنا بسرد موجز لأنواع RNA وأدوارها التي سنتحدث عنها بالتفصيل لاحقًا.

RNA الرَّسول messenger RNA حتى قبل أن يتم الكشف عن تفاصيل التّعبير الْجينيّ، أدرك علماء الوراثة أنه لا بدّ من وجود شكل وسيط للمعلومات الموجودة في DNA، الذي بالإمكان نقله من نواة حقيقيّات النّوى إلى السيتوبلازم للمعالجة الرايبوسومية. سمّيت هذه الفرضية "بفرضية الرَّسول" ومازلنا نحتفظ بهذا الاسم، أي RNA الرَّسول (mRNA).

RNA الرايبوسومي Ribosomal RNA تسمّى مجموعة RNA الموجودة في الرايبوسومات RNA الرايبوسومي (rRNA). هناك أشكال عدة من rRNA الرايبوسومي، وهو موجود في كلتا تحت وحدتي الرايبوسومات. إن rRNA الرايبوسومي أساسي لوظيفة الرايبوسومات.

RNA الناقل Transfer RNA إن الوسيط الموصل بين mRNA والأحماض الأمينية هو RNA الناقل (tRNA). لدى جزيئات tRNA أحماض أمينية مرتبطة بروابط تشاركية بأحد الأطراف، والطرف الآخر عليه الكودون المضاد الذي يمكن أن يُكَوِّن أزواجًا قاعدية مع الكودون على mRNA. ويعمل tRNA بوصفه مفسرًا للمعلومات الموجودة على mRNA، ويساعد على وضع الحمض الأميني على الرايبوسومات.

RNA النووي الصغير Small nuclear RNA RNA النووي الصغير (snRNA) هو جزء من الآلية التي تشارك في المعالجة النووية لسابق mRNA (pre-mRNA) أو غير الناضج في حقيقيّات النّوى. وسنناقش دوره في تفاعل الوَصْل لاحقًا.

SRP RNA في حقيقيّات النّوى، حيث تُصنّع بعض البروتينات عن طريق الرايبوسومات على الشّبكة الإندوبلازمية الخشنة، يتوسط **جسيم مُمَيِّز الإشارة Signal recognition particle** أو (SRP) هذه العملية. وسيتم وصف هذا النوع لاحقًا في هذا الفصل. يتكون SRP من RNA وبروتين.

RNA الدقيق micro-RNA تَمَّ اكتشاف مجموعة جديدة من RNA الدقيق (mi RNA). وهي عبارة عن قطع صغيرة لم يتمّ التّعرّف إليها سابقًا؛ لصغرها وعدم التحكم في استخلاصها عند تحضير الحمض النووي. ولم تُعرف وظيفتها حتى الآن، إلا أنّ مجموعة واحدة منها، وهي RNA الصغير المُتدخِّل small interfering RNA (si RNA)، يبدو أنها تقوم بالمشاركة في التحكم في التّعبير الْجينيّ، وهو جزء من نظام لحماية الْخليّة من الهجوم الفيروسي.

يُصنّع أنزيم مبلمر RNA خلال عملية الاستنساخ شريط RNA من قالب DNA. يُستنسخ شريط واحد فقط من شريطي DNA هو القالب؛ أما الشريط الآخر، الذي يحمل تعاقب RNA المنسوخ نفسه، فيُسَمَّى شريط التشفير. تتم عملية الترجمة على الرايبوسومات، وهي تستخدم RNA الناقل tRNA وسيطًا بين mRNA والأحماض الأمينية.

4-15 الاستنساخ في بدائيّات النّوى

سنبدأ بدراسة تفاصيل عملية التّعبير الْجينيّ بوصف عملية الاستنساخ في بدائيّات النّوى. الوصف اللاحق للاستنساخ في حقيقيّات النّوى سيركز على اختلافاتها عن بدائيّات النّوى.

لدى بدائيّات النّوى مبلمر RNA واحد

يوجد **مبلمر RNA polymerase RNA** في بدائيّات النّوى على شكلين، هما: لُبّ المبلمر *Core polymerase* والأنزيم الكامل *Holoenzyme*. يستطيع لبّ المبلمر تصنيع RNA مستخدمًا DNA القالب، ولكنه لا يستطع أن يستهل التصنيع بشكل دقيق، في حين يستطيع الأنزيم الكامل أنْ يستهل التصنيع بشكل دقيق.

يتألف لبّ المبلمر من أربع تحت وحدات: تحت وحدتي ألفا متطابقتين α، وتحت وحدة بيتا β بيتا مختلفة يرمز لها β (الشكل 15 – 5 أ). تقوم تحت وحدتي ألفا بتثبيت المركب الأنزيمي، وتستطيع أن ترتبط بالجزيئات المُنَظِّمة. يتشكل الموقع النشط عن طريق تحت وحدتي β و β\`، اللتين ترتبطان بـ DNA القالب وبسوابق النيكليوتيدات الرايبوزية ثلاثية الفوسفات.

يتشكل الأنزيم الكامل *holoenzyme* الذي يستطيع أن يستهل التصنيع بشكل ملائم بإضافة تحت الوحدة σ (سيجما) إلى لبّ الأنزيم المبلمر (الشكل 15 – 5 أ). وتسمح قدرتها على التّعرّف إلى إشارات نوعية في DNA لمبلمر RNA أن يجد بداية الجين، وهو شيء أساسي لوظيفته. لاحظ أنّ عملية الاستهلال لتصنيع mRNA لا تحتاج إلى البادئ Primer كما هو مطلوب في تضاعف DNA.

يحدث الاستهلال عند الْمُحفِّزات Promoter

يتطلب الاستهلال الدقيق للاستنساخ موقعين على DNA: أحدهما يُسَمَّى الْمُحفِّز Promoter الذي يشكل موقع تعرّف مبلمر RNA وارتباطه، وموقع الاستهلال الفعلي Start site. يحتاج كذلك مبلمر RNA إلى إشارة لإنهاء عملية الاستنساخ، وتسمى **المُوقِف Terminator**. يطلق على المنطقة الواقعة بين الْمُحفِّز والمُوقِف **وحدة الاستنساخ Transcription unit**.

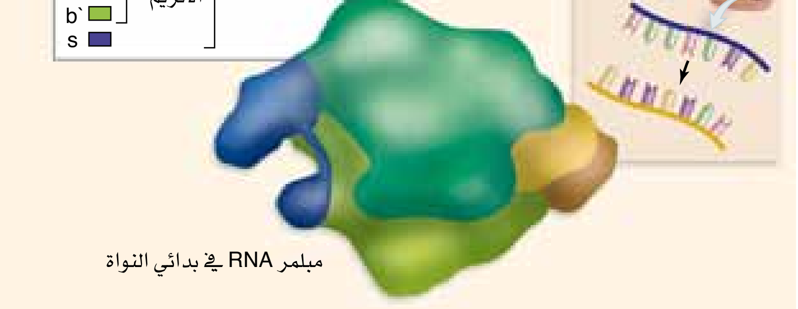
تشبه حركة مبلمر RNA على DNA حركة الماء في جدول. يمكن أن نتحدث عن المواقع على DNA على أنّها "أعلى الجدول" أو "أسفل الجدول" بالنسبة إلى موقع الاستهلال.

أيضًا، يمكن استخدام هذا النظام البسيط لترقيم القواعد على DNA نسبة إلى المواقع على وحدة الاستنساخ. فتأخذ القاعدة الأولى في وحدة الاستنساخ الرقم 1+، ويستمر الترقيم أسفل الجدول حتى نصل آخر قاعدة منسوخة. وتأخذ أيّ قاعدة في أعلى الجدول أرقامًا سالبة ابتداءً من 1-.

الْمُحفِّز تعاقبات قصيرة من القواعد في أعلى الجدول بالنسبة إلى نقطة الاستهلال. لذا، لا يتم استنساخها عن طريق المبلمر. يوجد تعاقبان شائعان في محفِّزات البكتيريا يتكون كلّ منهما من 6 قواعد: الأولى تقع على بعد 35 نيوكليوتيدًا أعلى الجدول من نقطة البداية (35-)، والثانية تقع على بعد 10 نيوكليوتيدات أعلى الجدول من نقطة البداية (10-) (الشكل 15 – 5 ب). يضفي هذان الموقعان على الْمُحفِّز عدم تناظر؛ فهما لا يشيران إلى موقع الاستهلال فقط، بل إلى اتجاه الاستنساخ أيضًا.

الشكل 15 – 5

مبلمر RNA البكتيري واستهلال الاستنساخ. أ. مبلمر RNA له شكلان: لبّ المبلمر والأنزيم الكامل. **ب.** تتعرف تحت وحدة σ في الأنزيم الكامل على العنصرين 35- و 10- في الْمُحفِّز، وترتبط مع DNA. ينفكّ الحلزون عند منطقة 10-، ويبدأ الاستنساخ عند نقطة الاستهلال في 1+.



أ.

يعدّ ارتباط مبلمر RNA بالْمُحفِّز الخطوة الأولى في عملية الاستنساخ. يتم التحكم في الارتباط بالْمُحفِّز عن طريق تحت وحدة σ التي هي جزء من الأنزيم الكامل لمبلمر RNA، والتي تتعرف إلى تعاقب 35- في الْمُحفِّز، وتضع مبلمر RNA على موقع الاستهلال الصحيح ومتوجهًا للاستنساخ في الاتجاه الصحيح.

عندما يرتبط مبلمر RNA بالْمُحفِّز، يبدأ بفكّ حلزون DNA عند موقع 10- (الشكل 15 – 5 ب). يغطي المبلمر منطقة طولها 75 زوجًا قاعديًّا، ويفكّ التفاف 12 – 14 زوجًا قاعديًّا.

استقصاء

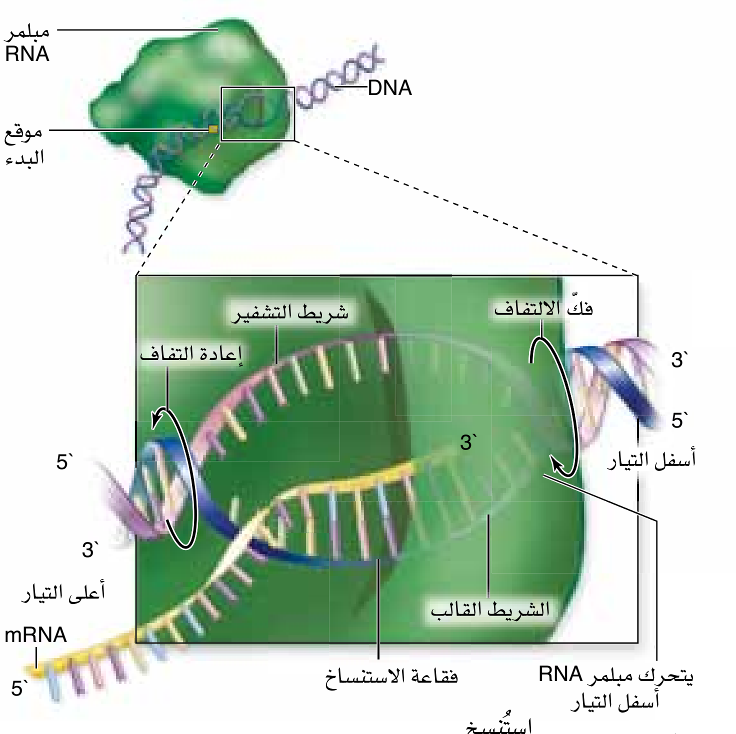
لدى محفِّز بدائي النواة عنصران مميزان وغير متطابقين. ما أهمية ذلك في استهلال الاستنساخ؟

تضيف الاستطالة نيوكليوتيدات متتالية

تبدأ عملية استنساخ سلسلة RNA في بدائيّات النّوى عادة بـ ATP أو GTP، حيث تشكل إحداهما طرف ′5 للسلسلة التي تنمو في اتجاه ′5 ⇐ ′3 في حين تضاف النيوكليوتيدات الرايبوزية. عند خروج مبلمر RNA من منطقة الْمُحفِّز لا تعود هناك حاجة لتحت الوحدة مع أنّها قد تبقى مرتبطة مع الأنزيم.

إن عملية الخروج من منطقة الْمُحفِّز التي تسمى التخلص *Clearance* أو الهروب *Escape*، تتضمن أكثر من إضافة أول مجموعة نيوكليوتيدات للنسخة، ثُمَّ المضي قُدُمًا؛ لأنّ الأنزيم اتصل بقوة مع DNA في أثناء الاستهلال. إنّ من الضروري تحطيم هذا الاتصال القوي مع منطقة الْمُحفِّز؛ ليتمكن المبلمر من التحرك قدمًا في اتجاه أسفل القالب. يمرّ مبلمر RNA بعملية تغيير تركيبي خلال مرحلة التخلّص ما يؤدي إلى تقليص عدد الروابط مع الْمُحفِّز، بحيث تكون أقل ما كانت عليه في الارتباط الاستهلالي مع الْمُحفِّز.

تسمى المنطقةُ التي تضم مبلمر RNA و DNA القالبَ، وتعاقبُ RNA المنسوخ **فقاعةَ الاستنساخ Transcription bubble**؛ لأنها تضم DNA منفتح الحلزون موضعيًّا "فقاعة" (الشكل 15 – 6). ضمن الفقاعة، ترتبط القواعد التسع الأولى من تعاقب RNA الجديد النامي مع شريط DNA القالب. يعمل هذا على تثبيت تموضع الطرف ′3 RNA ليتمكن من التفاعل مع النيوكليوتيدات ثلاثية الفوسفات القادمة. يغطي الأنزيم 50 زوجًا قاعديًّا من DNA تقريبًا حول فقاعة الاستنساخ.



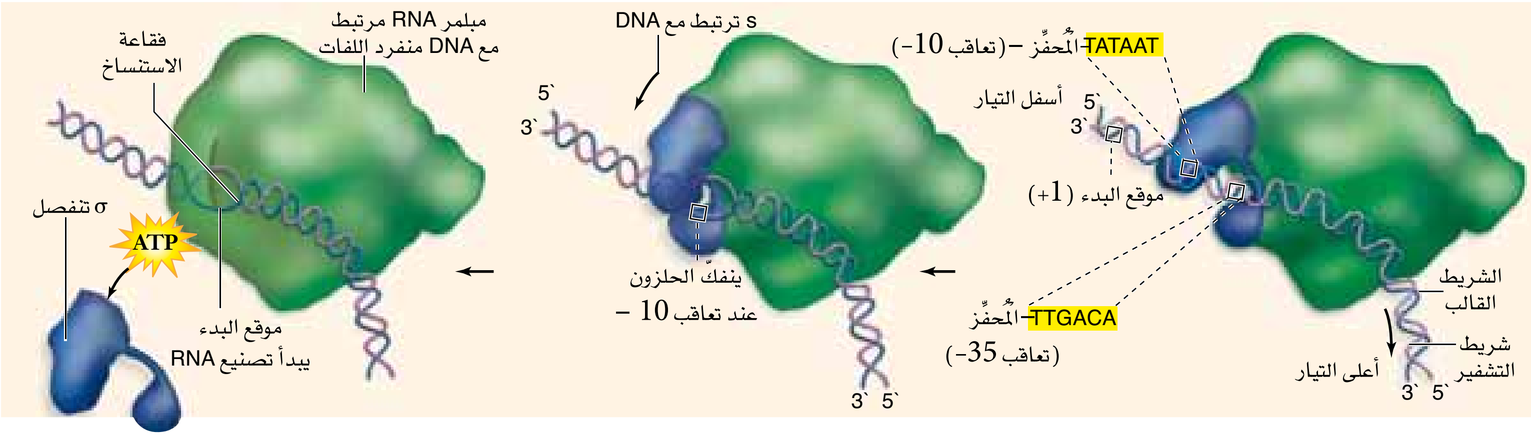
الشكل 15 – 6

نموذج فقاعة الاستنساخ. يُفكّ حلزون DNA عن طريق مبلمر RNA، ويعاد التفافه عند نهاية الفقاعة. يقوم أحد شريطي DNA بالعمل بوصفه قالبًا، ويتم تجميع نيوكليوتيدات RNA طبقًا له. يتكون جزء قصير من RNA– DNA الهجين في داخل الفقاعة.

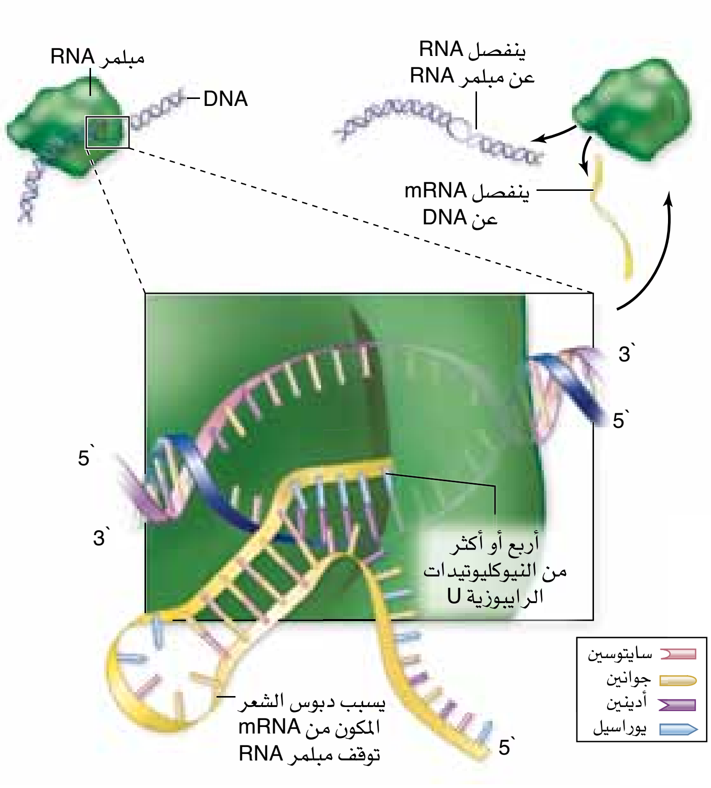
تسير فقاعة الاستنساخ التي كوّنها مبلمر RNA على DNA البكتيري بمعدل ثابت 50 نيوكليوتيد/ ث تقريبًا، مع بروز تعاقب RNA قيد النموّ من هذه الفقاعة. بعد مرور الفقاعة يتم إعادة التفاف DNA الذي استُنسخ إلى الشكل الحلزوني.

يحدث الإيقاف عند مواقع معينة

تتميز نهاية وحدة الاستنساخ البكتيري بوجود تعاقبات الموقِف التي تشير إلى مبلمر RNA "بالتوقف". ويؤدي الوصول إلى تلك النقطة إلى توقف تكون روابط الفوسفات ثنائية الإستر، وإلى انفصال DNA–RNA الهجين داخل فقاعة الاستنساخ، وابتعاد مبلمر RNA عن DNA، وإعادة التفاف DNA.



ب.



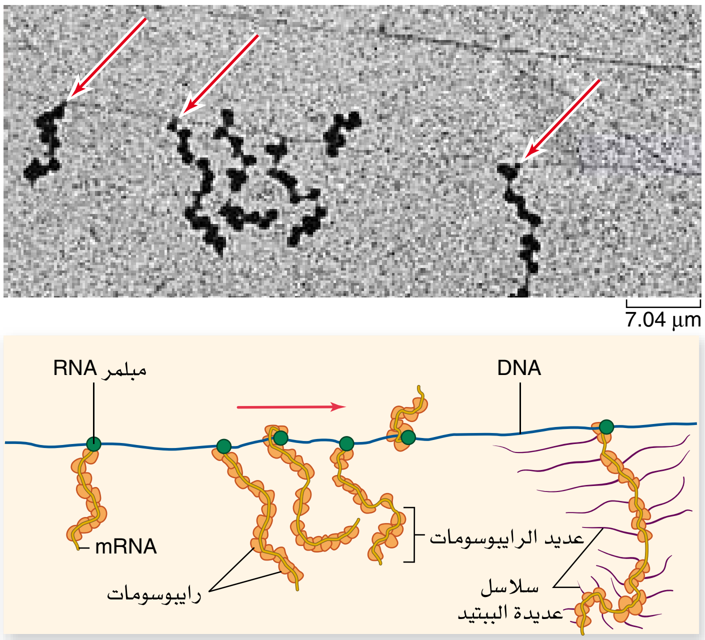
الشكل 15–7

مُوقِف الاستنساخ البكتيري. تُكوِّن منطقة G–C المكملة لنفسها ساقًا مزدوج الأشرطة مع طوق مكوّن من شريط أحادي يُسَمَّى دبوس الشعر (البُكلة). ويُكَوِّن تتالي U هجينًا من DNA-RNA أقل استقرارًا، فيسقط من الأنزيم.

يتكون أبسط المُوقفات من تعاقب من أزواج القواعد G–C متبوعة بتعاقب من أزواج قواعد A–T. تستطيع نسخة RNA في منطقة التوقف أن تكوّن تركيبًا مزدوج الأشرطة عند منطقة GC تحديدًا، فتسمى دبوس الشعر *Hairpin*، ويتبعها أربعة أو أكثر من النيوكليوتيدات الرايبوزية من اليوراسيل (U) (الشكل 15 – 7). يؤدي تكون دبوس الشعر إلى توقف مبلمر RNA، واضعًا إياه فوق قواعد اليوراسيل الأربعة. إن ازدواج اليوراسيل (U) مع أدينين (A) في DNA هو أضعف الأزواج القاعدية الأربعة الهجينة، وهو ليس قويًّا بشكل كافٍ لتثبيت الشريط الهجين، عندما يتوقف المبلمر. يؤدي هذا إلى انفصال شريط RNA عن DNA داخل فقاعة الاستنساخ وتوقف المبلمر. هناك كثير من العوامل البروتينية التي تشارك في عملية إيقاف الاستنساخ.

تقترن عملية الاستنساخ في بدائيّات النّوى مع الترجمة

تبدأ عملية الترجمة في بدائيّات النّوى قبل الانتهاء من عملية الاستنساخ. بمعنى أنهما مقترنتان *Coupled* (الشكل 15 – 8). فبمجرد ظهور طرف ´5 للرسول mRNA ترتبط الرايبوسومات به، وتبدأ الترجمة. (لا يحدث هذا الاقتران في حقيقيّات النّوى؛ لأن الاستنساخ يحدث في النواة، في حين تحدث الترجمة في السيتوبلازم).



الشكل 15–8

الاستنساخ والترجمة مقترنان في البكتيريا. في هذه الصورة المأخوذة بالمجهر الإلكتروني لعملية التّعبير الْجينيّ في البكتيريا، تبدو الترجمة، وهي تحدث في أثناء الاستنساخ، وتشير الأسهم إلى مبلمر RNA والرايبوسومات، وهي مرتبطة بـ mRNA الممتد من المبلمر. لا تظهر عديدات الببتيد في الصورة، ولكن تَمَّ إضافتها إلى الرسم في آخر mRNA.

هناك فرق آخر بين التّعبير الْجينيّ في بدائيّات النّوى وحقيقيّات النّوى، وهو أن mRNA الذي ينتج في بدائيّات النّوى قد يحتوي على جينات عدة. تنتظم الجينات في بدائيّات النّوى عادة، بحيث تكون الجينات التي تشفر وظائف مترابطة، مجتمعة مع بعضها. يُسَمَّى تجمع الجينات ذات الصلة الوظيفية **المنطقة الفعالة Operon**.

تتكون المنطقة الفعالة من وحدة استنساخ تحمل الشّيفرة لأنزيمات عدة تعمل في مسار كيميائي حيوي معين. إنّ تجميع الجينات بحسب الوظيفة يمكِّن من التحكم فيها، وتنظيم عملها بشكل جماعي، وسوف نعود إلى هذا الموضوع في الفصل الآتي.

لمبلمر RNA البكتيري شكلان: لب المبلمر، وله نشاط تصنيعي، والأنزيم الكامل الذي يستطيع استهلال الاستنساخ بدقة. يبدأ الاستنساخ في بدائيَات النّوى عند منطقة تسمى الْمُحفِّز التي يتم التّعرف إليها من قبل الأنزيم الكامل. تتألف عملية الاستطالة من تصنيع عن طريق لب مبلمر RNA حتى يصل إلى منطقة الْمُوقِف، حيث يتوقف التصنيع، وتنفصل النسخة عن الأنزيم.

5-15 الاستنساخ في حقيقيّات النّوى

تتشابه الآلية الأساسية للاستنساخ عن طريق مبلمر RNA بين بدائيّات النّوى وحقيقيّات النّوى، إلا أن تفاصيل العمليتين تختلف بدرجة كافية ما يحتم التفكير فيهما بشكل منفصل. سنركز على كيفية اختلاف أنظمة حقيقيّات النّوى عن أنظمة بدائيّات النّوى. ويمكن افتراض أن السمات الأخرى جميعها متشابهة.

لدى حقيقيّات النّوى ثلاثة مبلمرات RNA

خلافًا لبدائيّات النّوى التي تمتلك أنزيم مبلمر RNA واحد، فإنّ حقيقيّات النوى تمتلك ثلاثة أنواع من مبلمرات RNA التي يمكن التمييز بينها في التركيب والوظيفة. يقوم **مبلمر RNA الأول RNA polymerase I** باستنساخ RNA الرايبوسومي، ويستنسخ **مبلمر RNA الثاني RNA polymerase II** mRNA الرّسول وبعض RNA النووي الصغير، ويستنسخ **مبلمر RNA الثالث RNA polymerase III** tRNA الناقل وبعضًا من RNAs الصغير الآخر. تقوم هذه المبلمرات جميعها باستنساخ كلّ ما تحتاج إليه الْخليّة من RNA وذلك في داخل النواة.

لدى كلّ مبلمر محفّز خاص به

يتطلب وجود ثلاثة مبلمرات RNA مختلفة إشارات مختلفة لدى DNA للسماح لكلّ مبلمر بالتّعرّف إلى نقطة بداية الاستنساخ. لذا، فإنّ كلّ مبلمر يتعرف إلى تركيب محفّز مختلف عن الآخر.

محفّزات مبلمر *RNA* الأول

حيّرت محفّزات مبلمر RNA الأول علماء الحياة في البداية؛ لأنّ مقارنة جينات rRNA الرايبوسومي في الأنواع المختلفة من المخلوقات لم تبين وجود تشابهات خارج منطقة التشفير. تشير المعلومات الحالية إلى أنّ الْمُحفّزات نوعية تبعًا لكلّ نوع من المخلوقات، ولهذا السبب، فإنّ المقارنة بين الأنواع لا تُظهر أيَّ تشابه.

محفّزات مبلمر *RNA* الثاني

تعدّ محفّزات مبلمر RNA الثاني من أكثر الْمُحفّزات تعقيدًا بين الأنواع الثلاثة؛ ربما لكثرة أعداد الجينات وتنوعها التي يستنسخها مبلمر RNA الثاني. وعندما عزلت أول جينات لحقيقيّات النّوى، كان لدى كثير منها تعاقب يُسَمَّى **صندوق TATA box TATA** والموجود في أعلى الجدول من نقطة الاستهلال. يشبه هذا التعاقب تعاقب 10– الموجود في بدائيّات النوى، وافترض أنّه العنصر الْمُحفّز الأساسي. مع ظهور التعاقب الكامل للمحتوى الْجينيّ، تَمّ تحليل عدد أكبر، وأُثبت أنّ ذلك الافتراض مبسط بدرجة كبيرة. ولهذا، فقد استبدل بفكرة "لبّ الْمُحفّز" الذي يمكن أن يتألف من عناصر عدة من ضمنها صندوق TATA، أما العناصر الأخرى فمرتبطة بوظائف تتعلق بالتّعبير الْجينيّ النوعي للنسيج، أو بالتّعبير المحدد بزمن التطور الجنيني (الفصل 16).

محفّزات مبلمر *RNA* الثالث

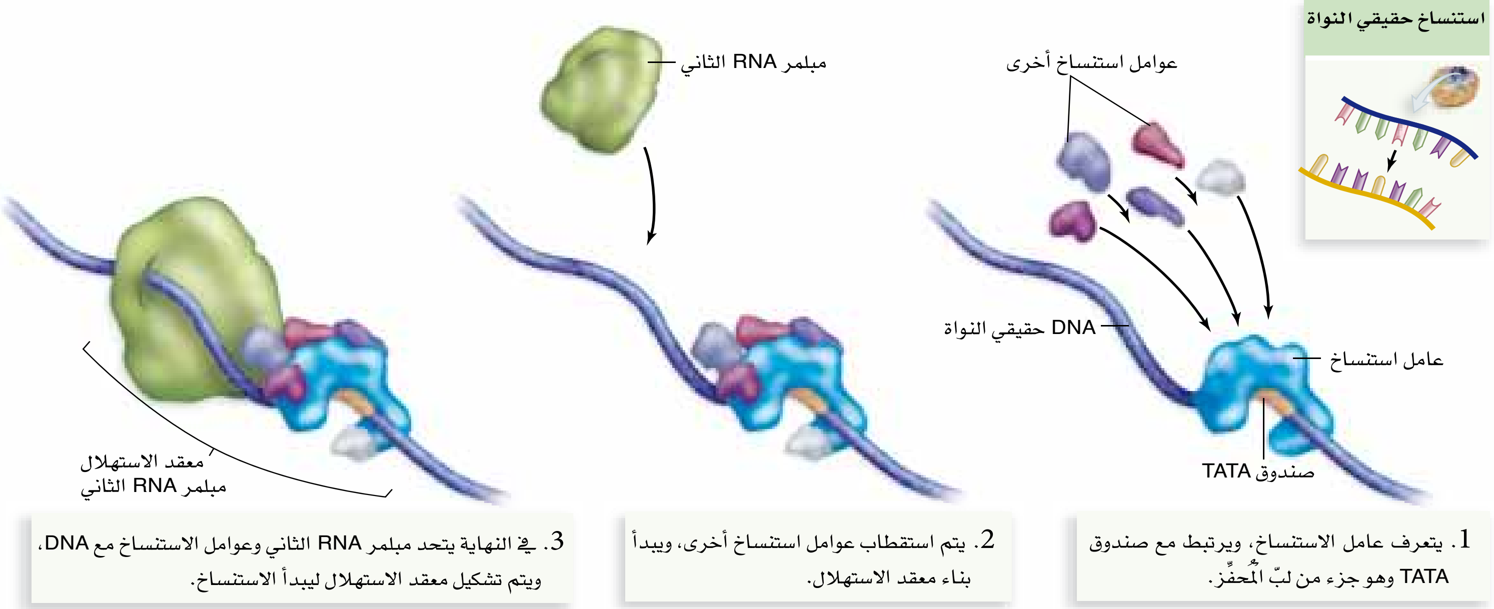
كانت محفّزات مبلمر RNA الثالث أيضًا مصدر استغراب من قبل علماء الحياة مع بداية ظهور علم البيولوجيا الجزيئية، وفي أثناء دراستهم للتحكم في التّعبير الْجينيّ في حقيقيّات النوى. إحدى الطرق الشائعة المتبعة عند دراسة مناطق التحكم الْجينيّ تتلخص في إزالة طرف ´5 التابع للجين وبشكل متسلسل، حتى تزال كمية كافية لتتوقف عملية الاستنساخ. وقد اتبع العلماء المنطق والخبرة التي تَمَّ الحصول عليها من بدائيّات النّوى، حيث وُجدت مناطق التنظيم في نهاية ´5 للجينات. ولكن عند النظر إلى جين tRNA، لم يكن لإزالة طرف ´5 أي تأثير في التّعبير الْجينيّ! واتضح أن الْمُحفّز موجود في داخل الجين نفسه، وليس خارجه.

تختلف عمليتا الاستهلال والإيقاف عن تلك الموجودة في بدائيّات النّوى

يشبه استهلال الاستنساخ عند محفّزات مبلمر RNA الثاني الاستهلال في بدائيّات النوى، ولكنه معقد بدرجة أكبر. فبدلًا من أنْ يكون هناك عامل واحد يساعد على التّعرّف إلى الْمُحفّز، تستخدم حقيقيّات النوى مجموعة من **عوامل الاستنساخ Transcripton factors**. هذه البروتينات ضرورية لإحضار أنزيم مبلمر RNA الثاني إلى الْمُحفّز واستهلال التّعبير الْجينيّ.

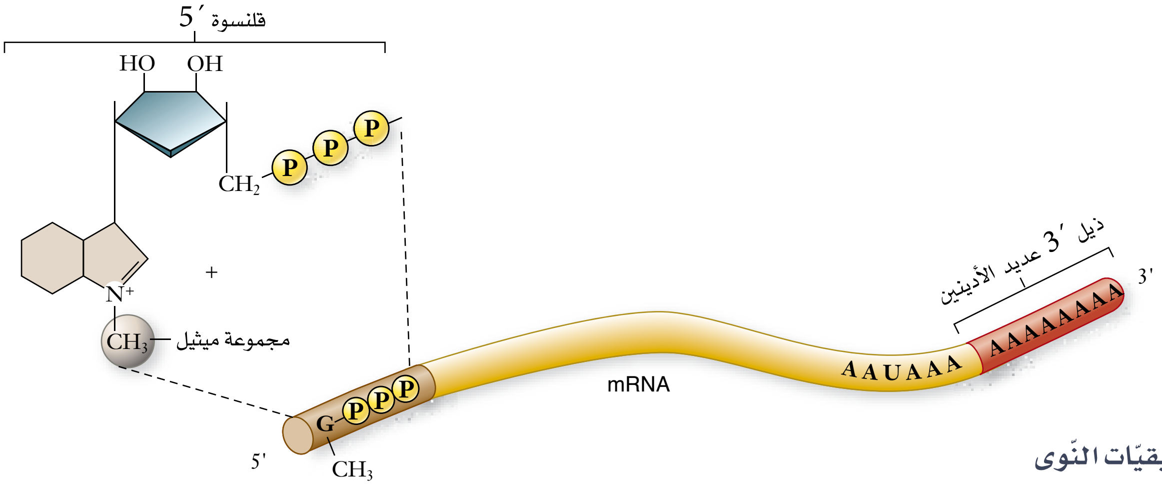
يتفاعل كثير من عوامل الاستنساخ مع مبلمر RNA الثاني، وتشكل معه معقد الاستهلال عند الْمُحفّز (الشكل 15 – 9). سنستعرض هذا المعقد بالتفصيل في الفصل 16 عند دراسة التحكم في التّعبير الْجينيّ.

ويختلف إيقاف استنساخ مبلمر RNA الثاني أيضًا عن ذلك الموجود في بدائيّات النوى. فعلى الرغم من وجود مواقع الإيقاف، فإنها ليست محددة، كما هي في بدائيّات النوى. وإنّ طرف mRNA لا يتكون عن طريق مبلمر RNA الثاني؛ لأنّ النسخة الأولية تُعَدَّلُ بعد الاستنساخ.



الشكل 15–9

معقد الاستهلال في حقيقيّات النوى. خلافًا للاستنساخ عند بدائيّات النّوى، حيث يقوم مبلمر RNA بالتّعرّف والارتباط بالْمُحفّز، يتطلب الاستنساخ في حقيقيّات النّوى ارتباط عوامل استنساخ مع الْمُحفّز أولًا، قبل أن يرتبط مبلمر RNA الثاني مع DNA. اتحاد عوامل الاستنساخ مع مبلمر RNA الثاني عند الْمُحفّز يشكل ما يعرف معقد الاستهلال.



الشكل 15 – 10

تعديلات ما بعد الاستنساخ عند طرفي ´5 و ´3. يعَدَّل mRNA حقيقيّات النّوى داخل النواة بإضافة GTP المُرتبط بالميثيل لطرف ´5 للنسخة، وتسمى قلنسوة ´5، وكذلك إضافة تعاقب طويل من الأدينين عند طرف ´3 للنسخة، ويُسَمَّى ذيل عديد الأدينين.

يعَدَّل RNA المستنسخ في حقيقيّات النّوى

إنّ فرقًا أساسيًّا بين بدائيّات النّوى وحقيقيّات النّوى يتمثل في مصير النسخة نفسها. إذ تحدث تعديلات عدة على النسخة الأولية المصنوعة عن طريق مبلمر RNA الثاني في المرحلة ما بين الاستنساخ في النواة وإخراج mRNA الناضج إلى السيتوبلازم. نسمي RNA المصنوع عن طريق مبلمر RNA الثاني **النسخة الأولية Primary tanscript** أما النسخة النهائية المعدلة فتسمى **mRNA الناضج Mature mRNA**.

قلنسوة ´5

يُضاف مركب غير عادي على طرف ´5 من mRNA في حقيقيّات النّوى. عادة ما تكون أول قاعدة في النسخة إما أدينين (A) أو جوانين (G)، ويتم تعديلها بإضافة GTP إلى مجموعة الفوسفات عند طرف ´5 لتشكل ما يعرف **بقلنسوة ´5 cap´5** (الشكل 15 – 10). يُرتبط نيوكليوتيد الجوانين (G) الموجود في القلنسوة بالنسخة من خلال طرفها ´5؛ وهي الحالة الوحيدة التي يتم فيها الربط في اتجاه ´5 ⇐ ´3 في الأحماض النووية. ويتم تعديل G في GTP بإضافة مجموعة الميثيل لتصبح **قلنسوة ميثيل الجوانين methyl-G Cap**، وتضاف القلنسوة في أثناء سير عملية الاستنساخ. تعمل القلنسوة على حماية النهاية ´5 لـ mRNA من التحطيم، وتشارك في عملية الترجمة.

الذيل عديد الأدينين

إنّ الفرق الرئيس بين الاستنساخ في بدائيّات النّوى وحقيقيّات النّوى يتمثل في أنّ نهاية النسخة ليست نهاية mRNA. تقطع نسخة mRNA أسفل الجدول عند موقع محدد هو (AAUAAA) يقع قبل موقع إيقاف الاستنساخ. ثُمَّ يضاف تعاقب من الأدينين (A) يُسَمَّى ذيل **عديد الأدنين Ploy-A tail** عن طريق أنزيم مبلمر **عديد الأدينين Poly-A polymerase**. لذا، فإنّ نهاية mRNA لا تصنع عن طريق مبلمر RNA الثاني، وليست نهاية النسخة (الشكل 15 – 10).

يُعَدُّ أنزيم مبلمر عديد الأدينين جزءًا من معقد يتعرف إلى موقع عديد الأدينين، ويقطع النسخة، ثُمَّ يضيف 1 – 200 أدينين إلى الطرف. ويظهر أنّ ذيل عديد الأدينين يؤدي دورًا في استقرار mRNA من خلال حمايته من التحطيم (الفصل الـ 16).

وَصْل النسخة الأولية

قد تحتوي جينات حقيقيّات النّوى على سلاسل غير مشفِّرة، ويجب إزالتها لإنتاج mRNA النهائي. تسمى العملية وصل سابق mRNA، التي تتم عن طريق عضيّات تسمى جسيم الوَصْل *Spliceosome*. سيُناقش هذا الموضوع في الجزء الآتي.

تحتوي حقيقيّات النّوى على ثلاثة مبلمرات RNA، هي: الأول، والثاني، والثالث. كلّ منها مسؤول عن تصنيع نوع معين من RNA ويتعرف إلى المُحفِّز الخاص به. مبلمر RNA الثاني هو المسؤول عن تصنيع mRNA. يتم تعديل mRNA الأوّلي بإضافة قلنسوة ´5 وذيل ´3عديد الأدينين الذي يتألف من 1 – 200 أدينين. تتم إزالة المناطق غير المشفّرة عن طريق الوَصْل.

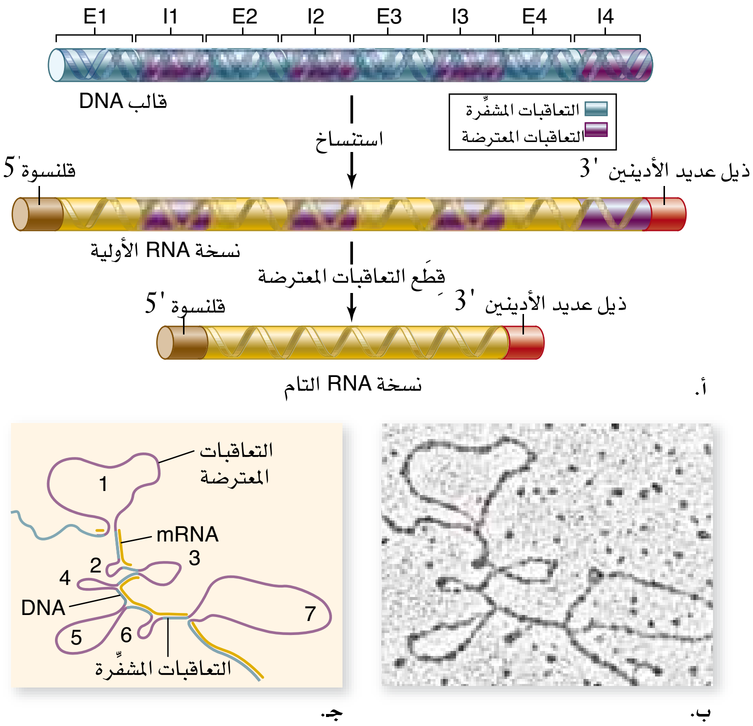
6-15 وَصْل سابق mRNA في حقيقيّات النوى

إنّ أول مجموعة من الجينات التي عُزلت كانت جينات بدائيّات النّوى الموجودة في بكتيريا *E.coli* وفيروساتها. ولقد ظهر من دراسة هذه الأنظمة صورة واضحة تبين طبيعة الجينات وبعض جوانب التحكم في التّعبير الْجينيّ قبل أن يتم عزل أيٍّ من جينات حقيقيّات النّوى. وعلى الرغم من وجود اختلافات في التفاصيل، افترض أن يكون الخط العام للتعبير الْجينيّ في حقيقيّات النّوى مشابهًا لبدائيّات النّوى. ولكن ذُهل عالَم البيولوجيا عندما تَمَّ عزل أول مجموعة جينات من مخلوقات حقيقيّات النّوى.

قد تحتوي جينات حقيقيّات النّوى على فواصل

ظهر كثير من جينات حقيقيّات النّوى، وهي تحتوي على سلاسل غير موجودة في mRNA. من الصعب وصف كم كان هذا الاكتشاف مفاجئًا حينئذ. فقد كان المُعتقد السائد في البيولوجيا الجزيئية والمُعتمِد على بكتيريا *E.coli* أن الجين يترافق طوليًّا *Colinear* مع البروتين الناتج منه، بمعنى أن تسلسل القواعد في DNA يتفق مع تسلسل القواعد في mRNA، الذي يتفق مع تسلسل الأحماض الأمينية في البروتين.

في حالة حقيقيّات النّوى، كانت الجينات مفصولة عن طريق تعاقبات غير موجودة في mRNA ولا في البروتين. ولقد استُخدِم مصطلح "الجينات المشطورة" "split gene" في ذلك الوقت. غير أنّ هذه التسمية التي بقيت قائمة تصف الطّبيعيّة غير المُتوقعة لهذه التعاقبات. نسمِّي DNA غير المُشفِّر الذي يفصل بين تعاقبات الجين "التعاقباتِ المعترضةَ" "Intervening sequences" أو **المتدخلة Introns**، ونسمِّي التعاقبات التي تترجم إلى بروتين السلاسل **المشفِّرةَ Exons** لأنها تم التعبير عنها (الشكل 15 – 11).



الشكل 15-11

تحتوي جينات حقيقيّات النّوى على تعاقبات معترضة وتعاقبات مشفِّرة. **أ.** تحتوي جينات حقيقيّات النّوى على تعاقبات مشفِّرة وتعاقبات معترضة. **ب.** تظهر صورة المجهر الإلكتروني هجين mRNA و DNA لجين ألبومين البيض الذي يحتوي على سبعة تعاقبات معترضة. لا يوجد للتعاقبات المعترضة في DNA سلاسل مناظرة في mRNA ولذلك تظهر كسبع لفات أو حلقات. **ج.** رسم تخطيطي للصورة.

استقصاء

كيف يمكن للجين نفسه أنْ يُشفِّر نسخًا مختلفة؟

جسيمات الوَصل هي عضيّات وَصْل

مازال بإمكاننا القول: إنّ mRNA التام في حقيقيّات النّوى يسير طوليًّا مع البروتين المُنْتَج، ولكن الجين الذي يحتوي على تعاقبات معترضة ليس كذلك.

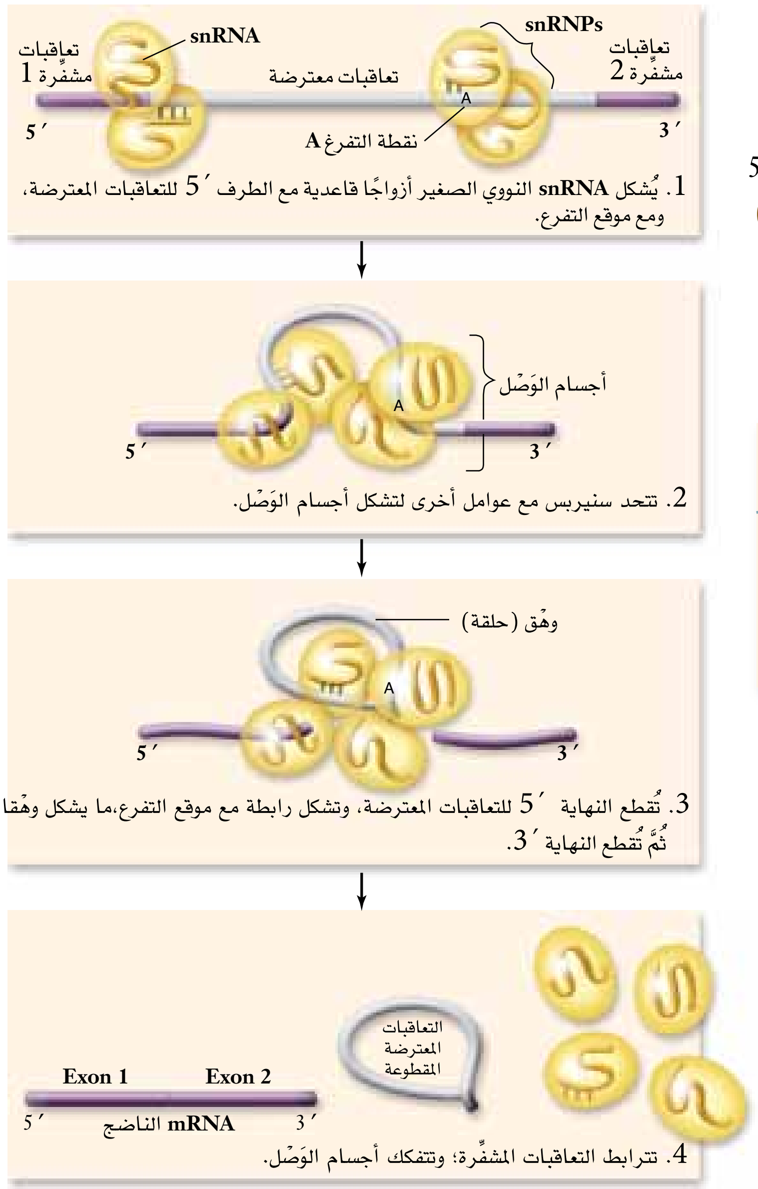
تخيل أنك تنظر إلى الطرق السريعة بين الولايات عن طريق قمر صناعي. سوف تظهر الطرق على شكل خيوط تتناثر عليها السيارات التي تسير فرادى أو على شكل مجموعات، وكذلك تظهر معظم الشوارع خالية. كذلك الأمر بالنسبة إلى جينات حقيقيّات النّوى، فهناك التعاقبات المشفِّرة المدمجة في التعاقبات المعترضة التي تفوقها في الطول.

في الإنسان، هناك 1 إلى 1.5% فقط من الجينات مكرسة للتعاقبات المشفِّرة للبروتين، في حين 24% مكرس للتعاقبات المعترضة غير المشفِّرة التي تندمج التعاقبات المشفِّرة بينها.

تفاعل الوَصل

والسؤال الآن هو: كيف تتعامل خلايا حقيقيّات النّوى مع التعاقبات المعترضة غير المشفِّرة؟ الجواب: يتم تقطيع النسخة الأولية، ثُمَّ يُعاد وَصلها لتنتج mRNA الناضج. تسمى هذه العملية وَصل سابق **الرَّسول mRNA** **pre- mRNA splicing** وهي تحدث في النواة قبل أن يتم إخراج mRNA إلى السيتوبلازم.

يتم التّعرّف إلى نقاط التقاء التعاقبات المعترضة والتعاقبات المشفِّرة من



الشكل 15-12

وَصل سابق mRNA عن طريق أجسام الوَصل. تحتوي أجسام سنيربس على snRNA النووي الصغير الذي يتفاعل مع النهاية 5′ للتعاقبات المعترضة ونقطة التفرع داخلها. تتجمع أعداد من سنيربس مع بعضها ومع بروتينات أخرى لتكون أجسام الوَصل. عندما تشكِّل التعاقبات المعترضة الحلقة، يتم قطع النهاية 5′ وربطها مع موقع قرب النهاية 3′ للتعاقبات المعترضة. تُشكل التعاقبات المعترضة وهْقًا (حلقة) يتم قطعه، ثُمَّ يتبعها وَصل التعاقبات المشفِّرة مع بعضهما. يتم تفكيك أجسام الوَصل وتحرير mRNA الموصول.

قِبَل **دقائق الرايبونيكليوبروتين النووي الصغير Small nuclear ribonucleoprotein particles** وتختصر **snRNPs** (وتلفظ سنيربس "snurps"). تتكون سنيربس من معقد **snRNA** النووي الصغير وبروتين. تتجمع سنيربس هذه إضافة إلى بروتينات أخرى لتكون معقدًا أكبر يُسَمَّى **جسيمات الوَصل Spliceosomes** وهي المسؤولة عن وَصل التعاقبات المعترضة أو إزالتها.

حتى تتم عملية الوَصل بشكل دقيق، على أجسام الوَصل أن تتعرف إلى نقاط التقاء التعاقبات المعترضة والتعاقبات المشفِّرة. تبدأ التعاقبات المعترضة جميعها بالتعاقب

نفسه المكوَّن من قاعدتين، وتنتهي بقاعدتين أخريين وهما نفسهما عند التعاقبات المعترضة جميعها. إضافة إلى ذلك، يوجد في داخل التعاقبات المعترضة نيوكليوتيد أدنين (A) محافظ عليه، ويُسَمَّى نقطة التفرع *Branch point* وهي مهمة لتفاعل الوَصْل (الشكل 15 – 12).

تبدأ عملية الوَصْل بقطع النهاية ´5 للتعاقبات المعترضة. ومن ثُمَّ ترتبط مع مجموعة الهيدروكسيل OH التابعة لنقطة التفرع A لتصنع ما يشبه الوهَق lariat التي يستخدمها رعاة البقر عند الإمساك بالمواشي (انظر الشكل 15 – 12). تقوم نهاية ´3 للتعاقب المشفِّر الأول بتنحية النهاية ´3 للتعاقبات المعترضة، وبالربط بين التعاقبات المشفِّرة معًا ما يُحرر التعاقبات المعترضة كثنية.

لا تحدث عمليتا الاستنساخ والوَصْل بتعاقب خطي، ولكنهما تشكلان أجزاء من عملية منسقة لإنتاج mRNA الناضج. يحدث تفاعل إضافة القلنسوة بتزامن مع الوَصْل في أثناء الاستنساخ، ويقوم مبلمر RNA الثاني باستقطاب عوامل كثيرة مساعدة للمشاركة في عمل التعديلات على النسخة الأولية، وبذا تحدث عمليتا الاستنساخ ومعالجة سابق mRNA من خلال نظام متكامل.

توزيع التعاقبات المعترضة

لا توجد هناك قاعدة معينة تحدد عدد التعاقبات المعترضة في الجين أو حجمها. فبعض الجينات ليس لديها تعاقبات معترضة وبعضها الآخر لديه 50 تعاقبًا معترضًا. يتراوح حجم التعاقب المشفِّر من بضعة نيوكليوتيدات إلى 7500 نيوكليوتيد وينطبق المبدأ نفسه على التعاقبات المعترضة. يُفسر وجود التعاقبات المعترضة جزئيًّا السبب وراء وجود عدد قليل من "السلاسل المشفِّرة" في المادة الْوِراثيَّة لحقيقيّات النّوى (انظر الفصل الـ 18 لترى نتائج مشروع المحتوى الْجِينيّ في الإنسان).

إنّ أحد التفسيرات لسبب وجود التعاقبات المعترضة هو أن التعاقبات المشفِّرة تمثل الأجزاء الفعالة في البروتينات، وأنّ ترتيب التعاقبات المشفِّرة والتعاقبات المعترضة الموجود في الجينات ما هو إلا نتيجة عملية خلط لهذه الأجزاء الفعالة التي حدثت خلال مدد طويلة من زمن التّطوّر. اقترحت فرضية خلط التعاقب المشفِّر *Exon shuffling* بعد زمن قصير من اكتشاف التعاقبات المعترضة، وهي ما زالت موضع نقاش طوال هذه السنين.

إنّ تدفق البيانات عن المحتوى الْجِينيّ قد ألقى الضَّوء على هذا الموضوع، وذلك بعد استخدام التحليلات الإحصائية المتعلقة بمواقع التعاقبات المشفِّرة والتعاقبات المعترضة وتركيب كلٍّ منهما. أضفت هذه التحليلات دعمًا لفرضية خلط التعاقب المشفِّر الذي حدث لكثير من الجينات، إلا أنّه من الواضح أنّها لا تزال لا تلقى قبولًا واسعًا، حيث لا تبدي البروتينات جميعها هذا النمط. يُحتمل ألا تكون التعاقبات المعترضة قد جاءت من مصدر واحد، ومن ثم لا يمكن تفسيرها من خلال فرضية واحدة.

بإمكان الوَصْل أن ينتج نسخًا عدة من الجين نفسه

إحدى النتائج المترتبة على عملية الوَصْل هي التعقيد الأكبر للتعبير الْجِينيّ في حقيقيّات النّوى. بإمكان نسخة أولية واحدة أن تنتج نسخًا مختلفة من mRNA من خلال عملية الوَصْل، حيث يتم ضم أطقم مختلفة من التعاقبات المشفِّرة في كلّ mRNA. تسمى هذه العمليةُ **الوَصْلَ المتبادَلَ Alternative splicing**.

تشير الأدلة إلى أنّ النمط الطّبيعي للوَصْل مهم لوظائف المخلوقات. وقد قُدِّر أنّ 15% من الاضطرابات الْوِراثيَّة في الإنسان يرجع سببها إلى تغيير في عملية الوَصْل. فبإمكان طفرات الوَصْل أن تُدخِل مواقع جديدة للوَصْل، أو تلغي النمط الطبيعي له. وهذا يؤدي إلى حدوث خلل وراثي (سوف ندرس في الفصل الـ 16 كيفية استخدام الوَصْل المتبادل لتنظيم التّعبير الْجِينيّ).

وعلى الرغم من توثيق كثير من حالات الوَصْل المتبادل، فإنّ الانتهاء من مسوّدة تعاقب المحتوى الْجِينيّ في الإنسان الذي تَمَّ حديثًا، مصحوب بكمّ هائل من البيانات المتعلقة بالسلاسل المعبَّر عنها، كلّ ذلك ساعد على تسهيل عقد المقارنات على مستوى واسع بين السلاسل الموجودة في mRNA وفي المحتوى الْجِينيّ. ولقد تَمَّ استخدام ثلاث برمجيات تحليلية مختلفة، وأظهرت نتائج شبه متقاربة. فهناك 35% إلى 59% من جينات الإنسان تظهر شكلًا من أشكال الوَصْل المتبادل. وإذا ما أخذنا نسبة متوسطة 40%، فإنّ هذه النتيجة سوف تزيد بشكل كبير عدد البروتينات المُشَفَّرة من قِبَل 25,000 جين من المحتوى الْجِينيّ للإنسان.

من الأهمية الإشارة إلى أنّ هذه التحاليل تعتمد على برمجيات حاسوبية في الأساس، وأنّ جزءًا صغيرًا من الجينات المحتمل أن تكون جينات وَصْل قد تَمَّ دراستها. مع ذلك، تفسر هذه التحاليل كيف يشفِّر 25,000 جين من المحتوى الْجِينيّ للإنسان إنتاج ما يزيد على 80,000 mRNA مختلف موجود في خلايا الإنسان. ويعالج علم البروتينات Proteomics الحديث دراسة عدد ووظائف البروتينات وتحليلها التي يشفرها المحتوى الْجِينيّ للإنسان.

تحتوي جينات حقيقيّات النّوى على مناطق تعاقبات مشفِّرة يتمّ التّعبير عنها، وتعاقبات معترضة تفصل بين التّعاقبات المشفِّرة. تُزال التّعاقبات المعترضة عن طريق جسيمات الوَصْل تاركة التّعاقبات المشفِّرة لترتبط ببعضها. يُوَلِّد الوَصْل المتبادل نسخًا مختلفة من mRNA، ومن ثم بروتينات مختلفة من الجين الواحد. تشير التقديرات الحديثة إلى أنّ نصف جينات الإنسان تمرّ بعملية الوَصْل المتبادل.

7-15 تركيب tRNA والرايبوسومات

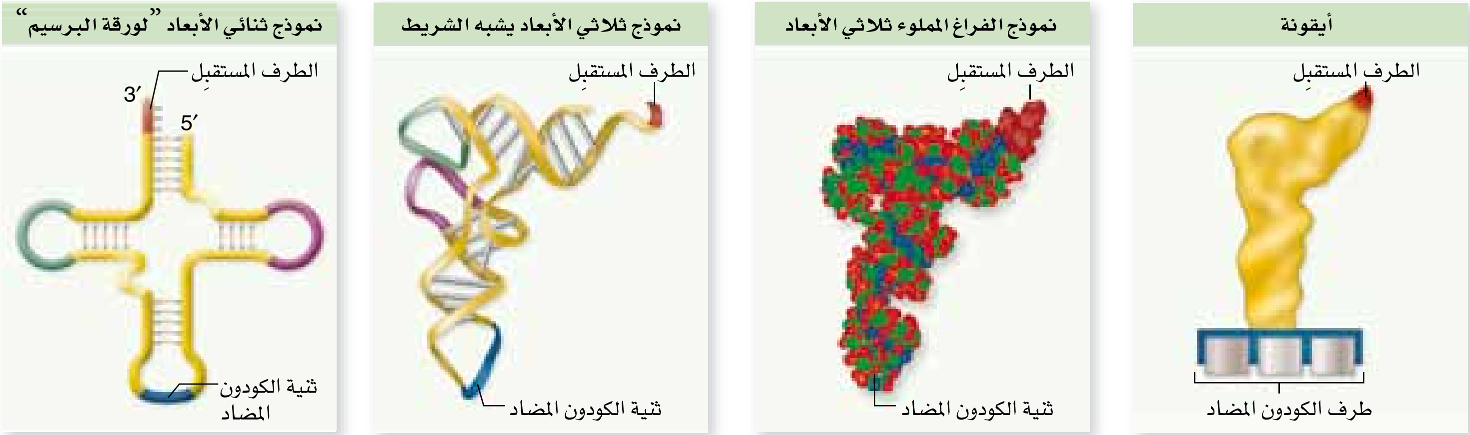
الرايبوسومات عضيّات أساسية في عملية الترجمة، ولكنها تحتاج أيضًا إلى مشاركة كلٍّ من mRNA، tRNA إضافة إلى عوامل مساعدة أخرى. من أهم الأمور المتعلقة بهذه العملية هو ارتباط الرايبوسومات بـ mRNA وtRNA. ولفهم هذا الأمر، علينا أنْ ندرس تركيب tRNA بوصفه جزيئًا وسيطًا، وكذلك تركيب الرايبوسوم نفسه.

تقوم الأنزيمات المخلقة لمعقد tRNA الناقل والحمض الأميني بربط الأحماض الأمينية مع tRNA

حتى تسير عملية الترجمة بشكل صحيح، يجب على كلّ حمض أميني أنْ يرتبط مع tRNA الخاص به الذي يحمل الكودون المضاد. يقوم بعملية الربط بين الحمض الأميني وtRNA أنزيمٌ يُسَمَّى مخلقَ معقد tRNA **والحمض الأميني Aminoacyl-tRNA synthetases**. هناك أنزيم خاص بكلِّ حمض من الأحماض الأمينية العشرين.

تركيب *tRNA*

RNA الناقل جزيء ذو وظيفتين: إذ يجب أنْ تكون لديه القدرة على الارتباط مع mRNA ومع الأحماض الأمينية. تركيب tRNA محافظ عليه بدرجة عالية في الأنظمة الحية جميعها، ويأخذ شكل ورقة البرسيم بسبب تكون ازدواج القواعد ما يصنع مناطق ذوات أشرطة مزدوجة، ثُمَّ يتمّ طيّ هذا الشكل في الفراغ ليأخذ شكل حرف **L** المحتوي على نهايتين وظيفتين: إحداهما تسمى **الساق المستقبل Acceptor stem** والأخرى تسمى **عروة الكودون المضاد Anticodon loop** (الشكل 15 – 13).



الشكل 15–13

تركيب tRNA. يصنع ازدواج القواعد في مركب tRNA ثلاث سيقان وثنيات، وهي شكل يشبه ورقة البرسيم. تحتوي الساق السفلية على الكودون المضاد الذي يزدوج مع الكودون على mRNA. ترتبط الأحماض الأمينية مع مجموعة OH ــــ الموجودة على الطرف الحرّ للشريط الفردي للساق المستقبِلة. في الشكل ثلاثي الأبعاد النهائي تنطوي ثنيات tRNA لتأخذ شكل حرف L المقلوب.

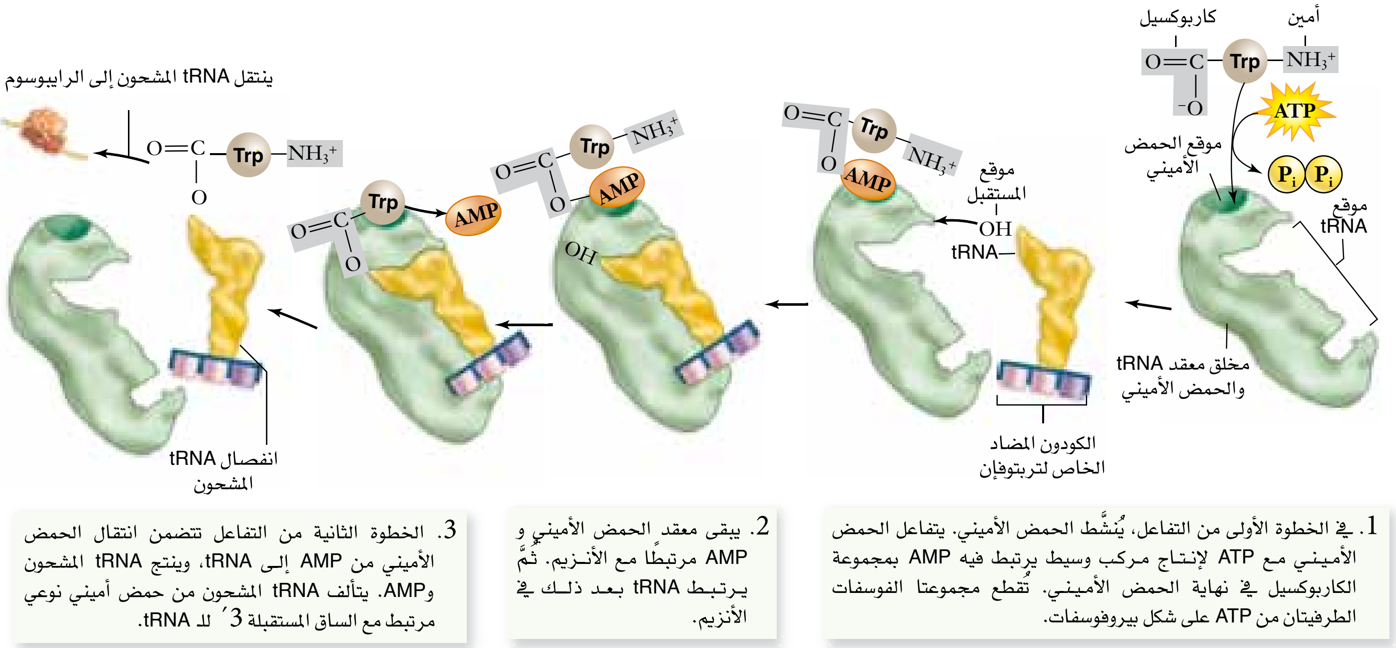
الساق المستقبلة هي النهاية ′3 لجزيء tRNA، وتنتهي دائمًا بتعاقب ′3 CCA ′5. يستطيع الحمض الأميني أنْ يرتبط بهذه النهاية. أما الكودون المضاد فيوجد في أسفل ورقة البرسيم، ويمكن أن تزدوج قواعده مع الكودون في mRNA.

تفاعل الشحن

يجب على الأنزيم مخلق معقد tRNA والحمض الأميني أن يتمكن من التّعرّف إلى جزيئات tRNA معينة إضافة إلى الحمض الأميني المطابق لها. وعلى الرغم من وجود 61 كودونًا للأحماض الأمينية، فإنه لا يوجد 61 tRNA في الخلايـا، ويختلف العدد من نوع إلى آخر. لذا، فعلى بعض مخلقي معقد tRNA والحمض الأميني أن يتمكن من التّعرّف إلى أكثر من tRNA – ولكن على كلّ أنزيم أن يتعرف إلى حمض أميني واحد فقط.

يُسَمَّى التفاعلُ الذي يقوم هذا الأنزيم بتسريعه **تفاعلَ الشّحن Charging reaction**. ويكون الناتج حمضًا أمينيًّا مرتبطًا مع tRNA ويُسَمَّى tRNA المشحون *Charged tRNA*. يتم تزويد الطاقة لهذا التفاعل الماص للحرارة عن طريق ATP. ويصبح tRNA المشحون الناتج عن هذا التفاعل مركبًا وسيطًا مفعّلًا يمكنه تشكيل رابطة ببتيدية دون الحاجة إلى إضافة طاقة.

يقوم تفاعل الشحن بربط الساق المستقبلة مع مجموعة الكاربوكسيل الطرفية للحمض الأميني (الشكل 15 – 14). إنّ المحافظة على الاتجاهات مهم جدًا

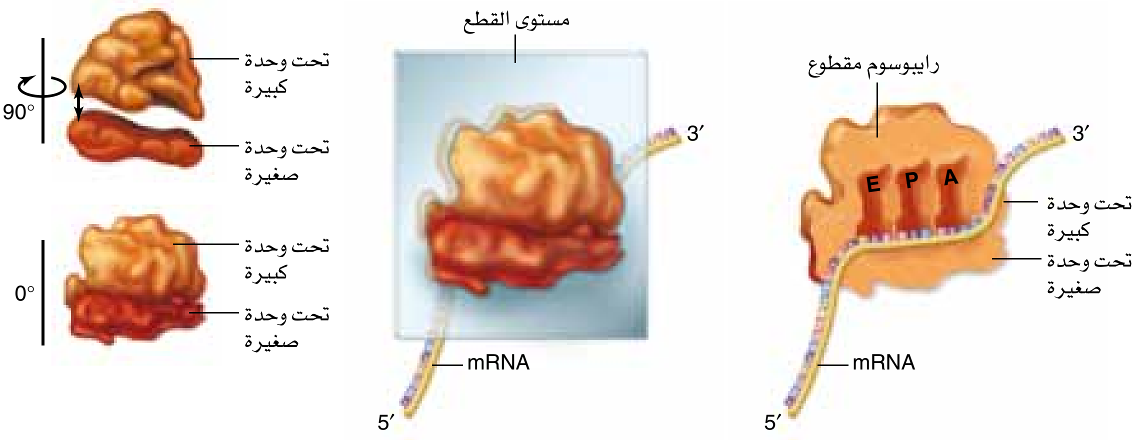


الشكل 15–14

تفاعل شحن tRNA. هناك عشرون نوعًا مختلفًا من أنزيمات مخلق معقد tRNA والحمض الأميني، و كلّ واحد منها خاص بحمض أميني، مثل تربتوفان (Trp) في هذا المثال. يجب أن يتعرف الأنزيم، ويرتبط بجزيء tRNA الذي له كودون مضاد خاص بالحمض الأميني،أي ACC للتربتوفان. يستخدم التفاعل ATP وينتج وسيطًا لا يحتاج إلى طاقة إضافية لتكوين الرابطة الببتيدية.

الشكل 15 - 15

لدى الرايبوسومات تحت وحدتين. ترتبط تحت وحدتي الرايبوسومات وتنفصل خلال دورة الرايبوسومات. تتطابق تحت الوحدة الصغيرة مع منخفض على سطح تحت الوحدة الكبيرة. ولدى الرايبوسومات ثلاثة مواقع للارتباط مع tRNA، هي: موقع ارتباط الحمض الأميني (A)، وموقع ارتباط الببتيد (P)، والموقع الفارغ (E).



لفهم وظيفة الرايبوسومات؛ لأنّ كلّ رابطة ببتيدية ستتكون بين مجموعة أمين لأحد الأحماض الأمينية ومجموعة الكاربوكسيل لحمض أميني آخر.

إنّ الارتباط الصحيح بين الحمض الأميني وtRNA مهم جدًا؛ لأنّ الرايبوسومات لا تتأكد من صحّة هذا الارتباط. فالرايبوسومات تضمن لنا ارتباطًا صحيحًا بين الكودون والكودون المضاد. وقد أجريت تجربة رائعة؛ حيث تَمَّ تغيير الحمض الأميني سيستين بإجراء تعديل كيميائي ليُحَوَّل إلى ألانين بعد أنْ تَمَّ تفاعل الشحن، أي بعد أنْ كان الحمض الأميني مرتبطًا مع tRNA. وعند استخدام tRNA المشحون في تصنيع البروتين خارج الْخليّة، تَمَّ ربط ألانين بدلًا عن سيستين ما يدل على أنّ الرايبوسومات غير قادرة على "تصحيح القراءة" التي تنتج عن خلل في عملية شحن tRNA.

لذا، وبمعنى واقعي، نرى أنّ شحن tRNA يمثل خطوة ترجمة حقيقية؛ تُدمج الأحماض الأمينية لتُكوِّن ببتيدًا فقط بناءً على تفاعل الكودون المضاد على tRNA مع الكودون في mRNA.

لدى الرايبوسومات مواقع ارتباط عدة مع tRNA

يمكن تجزئة عملية تصنيع أي مُبَلْمَر حيوي إلى ثلاث مراحل، هي: الاستهلال، والاستطالة، والإيقاف- ولقد رأينا ذلك في عمليتي التضاعف والاستنساخ. في حالة الترجمة، أو صناعة البروتين، تحدث الخطوات الثلاثة كلّها على الرايبوسومات التي هي تجمع جزيئي ضخم يتألف من rRNA الرايبوسومي والبروتينات. بعد قليل سنناقش، تفاصيل العملية التي يتم فيها تجميع تحت وحدتي الرايبوسوم في أثناء الاستهلال.

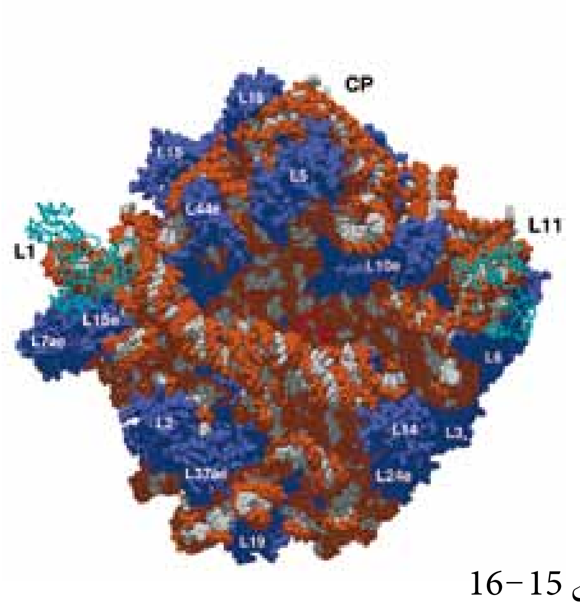
لكي تقوم الرايبوسومات بوظيفتها جيدًا يجب أنْ يكون لديها القدرة على الارتباط مع اثنين من tRNA مشحونين في وقت واحد؛ حتى تتمكن من عمل رابطة ببتيدية بين الأحماض الأمينية المحمولة عليهما، كما تَمَّ وصفه في المراجعة السابقة. في الواقع، تمتلك رايبوسومات البكتيريا ثلاثة مواقع ارتباط، ملخصة في(الشكل 15 – 15):

- **موقع P** (الببتيديل Peptidyl)، يرتبط مع tRNA المرتبط مع الببتيد قيد النموّ.
- **موقع A** (الأمينوأسيل Aminoacyl)، يرتبط مع tRNA الحامل للحمض الأميني المراد إضافته.
- **موقع E** (المَخْرَج Exit)، يرتبط مع tRNA الذي كان يحمل الحمض الأميني السابق.

تتحرك tRNA على هذه المواقع بشكل متتابع خلال عملية الاستطالة. وبالنسبة إلى mRNA، فإنّ المواقع مرتبة في اتجاه `5 ⇐ `3 وترتيبها هو: E ثُمَّ P ثُمَّ A. يدخل tRNA المشحون القادم إلى موقع A، ثُمَّ ينتقل إلى موقع P وأخيرًا يتحرك ليخرج من موقع E.

لدى الرايبوسومات وظيفة فكّ التشفير ووظيفة أنزيمية

الوظيفتان اللتان تقوم بهما الرايبوسومات تتعلقان بفكّ شيفرة الرِّسالة المنسوخة وتكوين روابط ببتيدية. تقع وظيفة فكّ الشّيفرة بشكل أساسي في تحت وحدة الريبوسوم الصغيرة. يتطلب تكون الرابطة الببتيدية أنزيم **ناقل الببتيديل Peptidyl transferase** الموجود في تحت وحدة الكبيرة.



الشكل 15–16

المركب ثلاثي الأبعاد لرايبوسوم بدائيّات النّوى. حُدِّدَ التركيب الذري الكامل لتحت وحدة الرايبوسوم الكبيرة بوضوح تصل دقته إلى 2.4 أنجستروم. تظهر قواعد RNA باللون الأبيض، وهيكل عديد النيوكليوتيدات باللون الأحمر، أما البروتين، فيظهر باللون الأزرق. تُبَطِّن أوجه كلّ تحت وحدة رايبوسومية بـ rRNA، بحيث إن تفاعل tRNA و mRNA والأحماض الأمينية يتم مع rRNA. لا توجد البروتينات على المواقع النشطة، ولكنها موجودة على السطح بكثرة. تساعد البروتينات على استقرار التركيب، من خلال الارتباط مع أشرطة RNA المجاورة لها.

تغيرت نظرتنا للرايبوسومات كثيرًا مع مرور الزمن. في البداية، اعتقد علماء البيولوجيا الجزيئية أنّ الريبوسومات تحتوي على بروتينات، وهي تقوم بوظيفة الرايبوسوم، وأنّ rRNA هو السِّقالة أو الهيكل التركيبي التي تقف عليه هذه البروتينات لأداء وظيفتها. أما الآن، فقد انعكست النظرة؛ حيث يُنظر للرايبوسومات على أنّها rRNA مثبت في مواقعه عن طريق البروتينات. ويبطِّن rRNA الوجهين المتفاعلين لتحت وحدتي الرايبوسوم، وإنّ أجزاء الرايبوسوم التي تتفاعل مع tRNA وmRNA والأحماض الأمينية مكونة من rRNA بشكل أساسي (الشكل 15 – 16). ويظنّ الآن أنّ وظيفة أنزيم ناقل الببتيديل يقوم بها rRNA لتحت وحدة الكبيرة.

tRNA جزيء ثنائي الوظيفة، له نهاية يمكنها تكوين رابطة مع حمض أميني، ونهاية أخرى يمكنها أنْ تزدوج قاعديًا مع mRNA. يتضمن شحن tRNA ارتباط نهاية الكربوكسيل للحمض الأميني مع ساق ´3 المستقبِلة لـ tRNA. يتم تسريع هذا التفاعل عن طريق 20 أنزيمًا مخلقًا لمعقد tRNA والحمض الأميني مختلف، واحد لكلّ حمض أميني. لدى الرايبوسومات ثلاثة مواقع ارتباط مع tRNA؛ موقع للسلسلة النامية (موقع P)، وثانٍ لـ tRNA المشحون القادم (موقع A)، والثالث لـ tRNA الخارج (موقع E). يمكن النظر للرايبوسومات على أنّ لها وظيفة فكّ تشفير ووظيفة أنزيمية.

8-15 عملية التّرجمة

إنّ عملية الترجمة واحدة من أعقد العمليات وأكثرها استهلاكًا للطاقة في الخَليّة. والمراجعة التي رأيناها سابقًا وصف مبسط ومضلل لعملية التّرجمة: يمرّ mRNA على شكل شريط خلال الرايبوسوم، في حين يحمل tRNA الحمض الأميني والارتباط مع الرايبوسوم، حيث يتفاعل بازدواج القواعد مع كودونات mRNA. يضع الرايبوسوم و tRNA الحمض الأميني، بحيث يمكن تكوين الروابط الببتيدية بين الحمض الأميني وعديد الببتيد النامي.

يتطلب الاستهلال عوامل إضافية مساعدة

ذكرنا سابقًا أنّ كودون البداية هو AUG، الذي يشفّر للحمض الأميني مِيثَيونين. وتستخدم الرايبوسومات عادة أول AUG في mRNA إشارة لبدء التّرجمة.

الاستهلال في بدائيّات النّوى

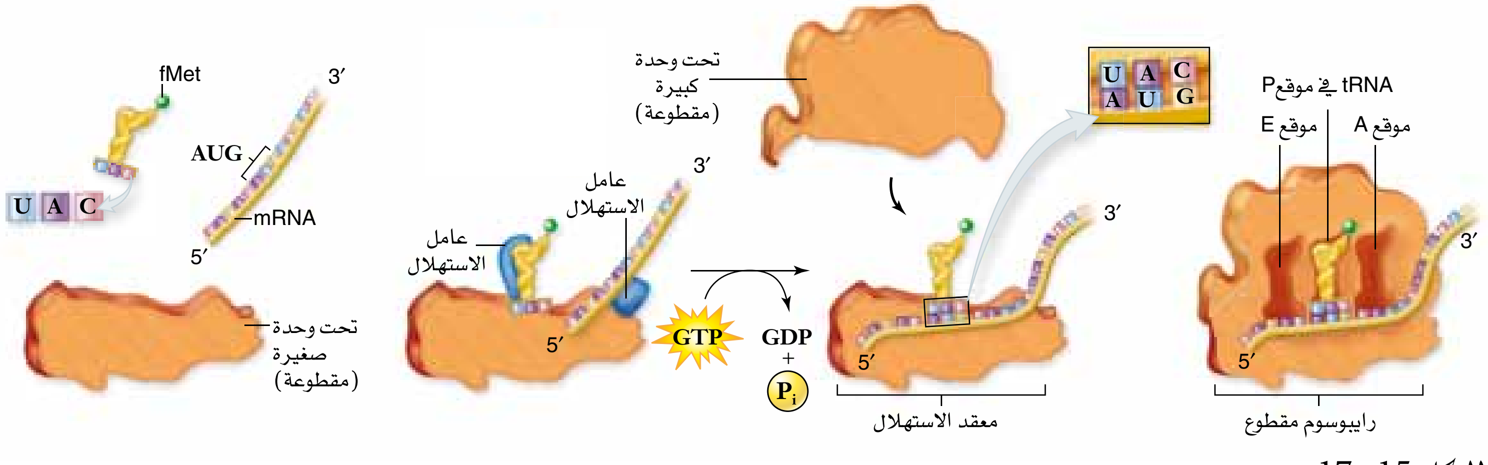
يضم **معقد الاستهلال Initiation complex** في بدائيّات النّوى **جزيء tRNA المستهل Initiator tRNA** الخاص. ويحمل ميثيونين معدلًا كيميائيًا على صورة فورميل الميثيونين *N-formylmethionine*. ويظهر tRNA المستهل في الشكل على هيئة $tRNA^{fmet}$. يشمل معقد الاستهلال كذلك تحت وحدة ريبوسوم صغيرة إضافة إلى mRNA (الشكل 15 – 17). توضع تحت وحدة الرايبوسوم الصغيرة بشكل سليم على mRNA بسبب وجود تعاقب محافِظ على النهاية ´5 لـ mRNA يُسَمَّى **تعاقب رَبْط الرايبوسوم (RBS) Ribosome binding sequence** ويكون مكملًا للطرف ´3 لـ rRNA الموجود في تحت وحدة الرايبوسوم الصغيرة.

هناك عوامل استهلال عدة تساعد على ارتباط الرايبوسوم وmRNA و$tRNA^{fmet}$ لكي تشكل معقد الاستهلال. وتشارك هذه العوامل في عملية الاستهلال فقط، وهي ليست جزءًا من الرايبوسوم.

بمجرد تكون معقد mRNA و tRNA المستهِل، وتحت وحدة الرايبوسوم الصغيرة، تضاف تحت وحدة الرايبوسوم الكبيرة، وتبدأ الترجمة. مع تكون الرايبوسوم الكامل، يرتبط tRNA المستهِل مع موقع P، ويبقى موقع A فارغًا.

الاستهلال في حقيقيّات النوى

عملية الاستهلال في حقيقيّات النّوى مشابهة لما سبق ذكره، إلا أنّها تختلف بطريقتين مهمتين: الأولى، الاستهلال عند حقيقيّات النّوى يبدأ بحمض أميني ميثيونين، وليس فورميل ميثيونين. والثانية، الاستهلال هنا معقد إلى حد أكبر من بدائيّات النّوى، إذ إنها تحتوي على تسعة أو أكثر من العوامل البروتينية، كثير منها يتكون من تحت وحدات عدة.



الشكل 15 – 17

استهلال الترجمة. تقوم بروتينات تسمى عوامل الاستهلال في بدائيّات النّوى بدور مهم في وضع تحت وحدة الرايبوسوم الصغيرة و$tRNA^{fmet}$ المستهِل عند بداية mRNA. عندما يوضع $tRNA^{fmet}$ فوق أول AUG على mRNA. ترتبط تحت وحدة الرايبوسوم الكبيرة مشكلة المواقع E, P, A حيث ترتبط جزيئات tRNA المتتالية مع الرايبوسوم، ويبدأ تصنيع عديد الببتيد.

كما يفتقر mRNA إلى حقيقيّات النوى تعاقب ربط الرايبوسوم، وترتبط تحت الوحدة الصغيرة مع mRNA عن طريق قلنسوة ´5.

تضيف الاستطالة الأحماض الأمينية بشكل متتالٍ

عندما تنضم الرايبوسومات إلى mRNA وtRNA المستهِل، ينضم tRNA المشحون إلى المعقد، مرتبطًا مع موقع A الفارغ. يتطلب ذلك وجود **عامل الاستطالة Elongation factor** ويُسَمَّى **EF-TU** الذي يرتبط مع tRNA المشحون ومع GTP.

عندئذ، تتكوّن رابطة ببتيدية بين الحمض الأميني لِـ tRNA المستهِل وtRNA المشحون الموجود في موقع A. الموقع الهندسي لهذه الرابطة بالنسبة إلى الناقلين tRNA المشحونين مهم جدًا لفهم العملية. تذكّر أنّ الحمض الأميني مربوط بطرفه الكربوكسيلي على tRNA. وتتكوّن الرابطة الببتيدية بين الطرف الكربوكسيلي للسلسلة الببتيدية النامية (في الموقع P) والطرف الأميني للحمض الأميني القادم (في الموقع A) (الشكل 15 – 18).

إنّ إضافة الأحماض الأمينية المتتالية تحدث في تعاقب متكرر وبشكل دوري. والشكل 15 – 19 يبين تفاصيل دورة الاستطالة.

1. **توافق الكودون المضاد على tRNA مع كودون mRNA**
يأتي كلّ tRNA مشحون جديد مرتبطًا مع EF-TU وGTP. يرتبط tRNA المشحون مع موقع A فقط إذا تكامل الكودون المضاد مع الكودون الموجود على mRNA. بعد ذلك، يتم تحطيم GTP في عملية تحلل مائي، وينفصل EF-TU-GDP ويعاد استعماله في دورة أخرى. وتعدّ هاتان الخطوتان: الارتباط والتحلل المائي لـ GTP مهمتين للترجمة الدقيقة، حيث يتمّ التأكد من صحة ازدواج قواعد الكودون والكودون المضاد مرتين.

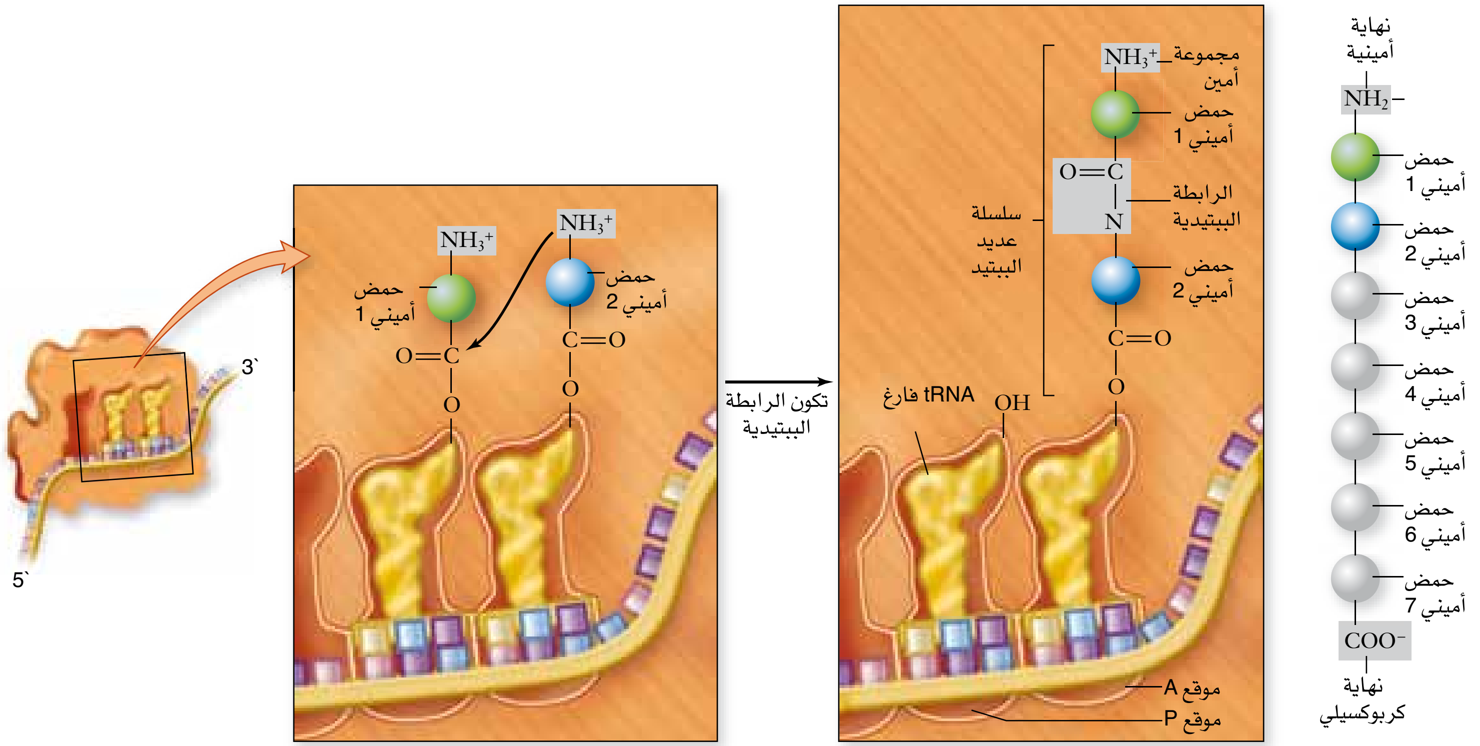
2. **تكوين الرابطة الببتيديّة**
يربط أنزيم ناقل الببتيديل، الموجود على تحت الوحدة الكبيرة، الطرف الكربوكسيلي للحمض الأميني للسلسلة النامية مع الطرف الأميني للحمض الأميني القادم على موقع A. يكون لهذا التفاعل تأثير يتمثل في نقل السلسلة النامية إلى tRNA على موقع A، فتترك موقع P فارغًا.

3. **انتقال الرايبوسوم**
بعد تكوُّن الرابطة الببتيدية، يتحرك الرايبوسوم بالنسبة إلى mRNA وtRNA. يتبع ذلك إزاحة للكودون اللاحق ليصبح في موقع A، ويصبح tRNA الحامل للسلسلة النامية على موقع P. ينتقل tRNA غير المشحون الذي كان موجودًا على موقع P إلى موقع E. تتطلب هذه الخطوة عامل استطالة هو EF-G، إضافة إلى تحلل مائي لجزيء GTP آخر.

وتستمر دورة الاستطالة مع كلّ حمض أميني يضاف إلى السلسلة الببتيدية. وتتحرك الرايبوسومات في اتجاه ´5 ⇐ ´3 على mRNA قارئةً الكودونات المتتابعة. يسير tRNA في اتجاه معاكس في داخل الرايبوسوم من موقع A إلى موقع P وصولًا إلى موقع E قبل أنْ يخرج فاقدًا حمله من الحمض الأميني، ويمكن شحنه بحمض أميني آخر.

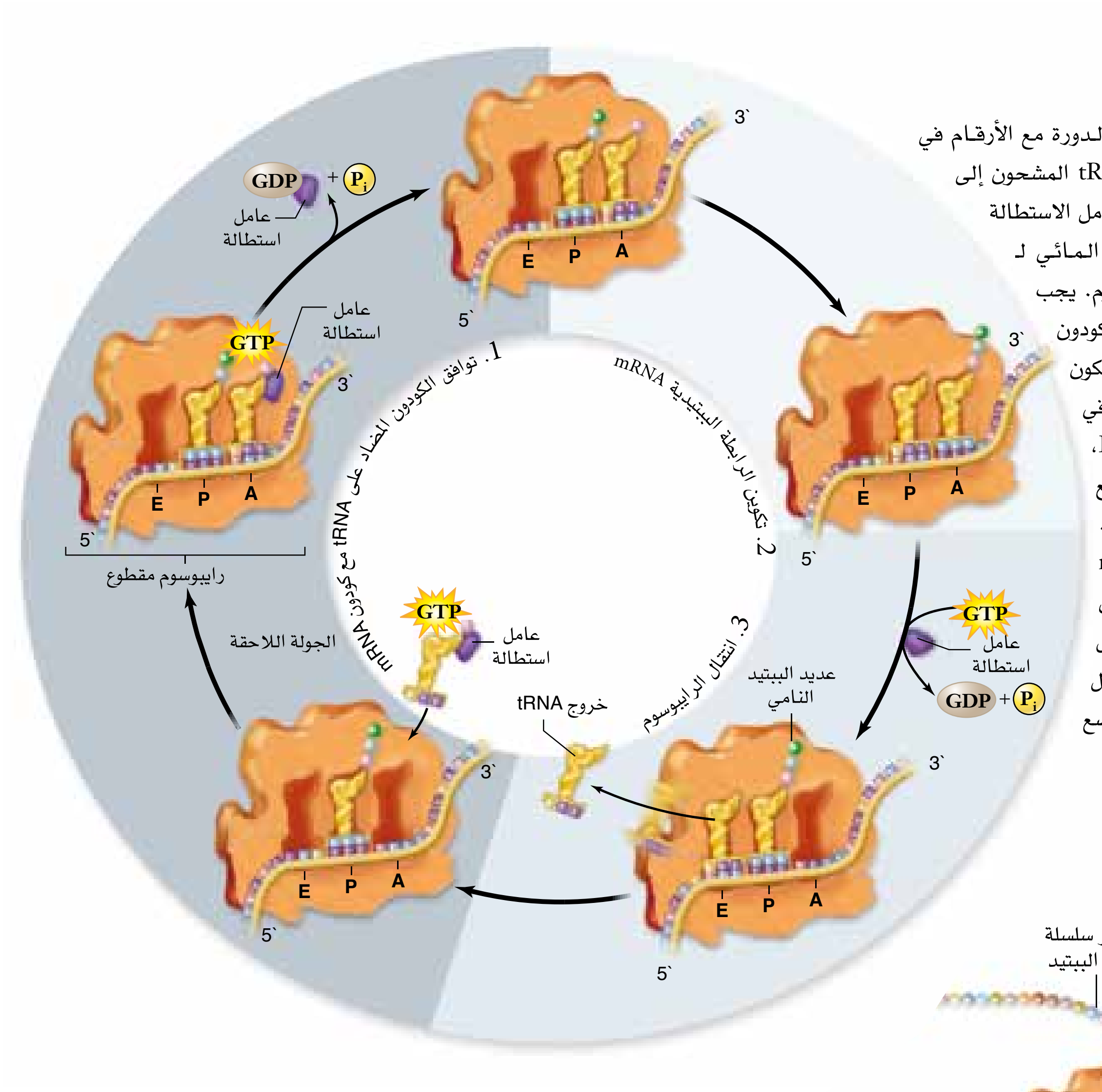
الازدواج المتذبذب

ذكرنا سابقًا أن عدد tRNA أقل من عدد الكودونات. يمكن تفسير ذلك إذا عرفنا أنّ ازدواجَ القاعدة ´3 للكودون مع القاعدة ´5 للكودون المضاد أقلُّ صرامة من الطّبيعي. في بعض tRNA، يعزز وجود قواعد محوَّرة، ذات ازدواج أقل دقة في الموقع ´5 من الكودون المضاد تلك المرونة. يعرف هذا التأثير **بالازدواج المتذبذب Wobble pairing**؛ لأنّ tRNA "يتذبذب" قليلًا في الرايبوسوم، وبذا يستطيع tRNA وحيدًا أن "يقرأ" أكثر من كودون واحد في mRNA.



الشكل 15–18

تكوين الرابطة الببتيدية. تتكون الروابط الببتيدية على الرايبوسومات، بين tRNA المشحون "الجديد" في موقع A والتعاقب النامي المرتبط مع tRNA على موقع P. تتكون الرابطة بين مجموعة الأمين على الحمض الأميني الجديد ومجموعة الكاربوكسيل على التعاقب النامي. وينتقل التعاقب النامي إلى موقع A حيث يبقى الحمض الأميني الجديد مرتبطًا مع tRNA عن طريق مجموعة الكاربوكسيل.



الشكل 15 – 19

دورة الاستطالة. يتوافق الترقيم في الدورة مع الأرقام في الشّرح. تبدأ الدورة عندما يأتي tRNA المشحون إلى موقع A على الرايبوسوم عن طريق عامل الاستطالة EF-TU. يقوم EF-TU بالتحليل المائي لـ GTP ومن ثمَّ ينفصل عن الرايبوسوم. يجب أنْ يكون الكودون المضاد مكملًا للكودون الموجود في mRNA في موقع A. تتكون رابطة ببتيدية بين الحمض الأميني في موقع A مع السلسلة النامية في موقع P، ثُمَّ تنتقل السلسلة النامية P إلى موقع A لتترك tRNA فارغًا على موقع P. تتحرك الرايبوسومات على mRNA بمساعدة عامل استطالة آخر وبالتحليل المائي لـ GTP ما يؤدي إلى انتقال tRNA من موقع A إلى موقع P، وانتقال tRNA الفارغ إلى موقع E، ويتموضع الكودون اللاحق في موقع A.

استقصاء

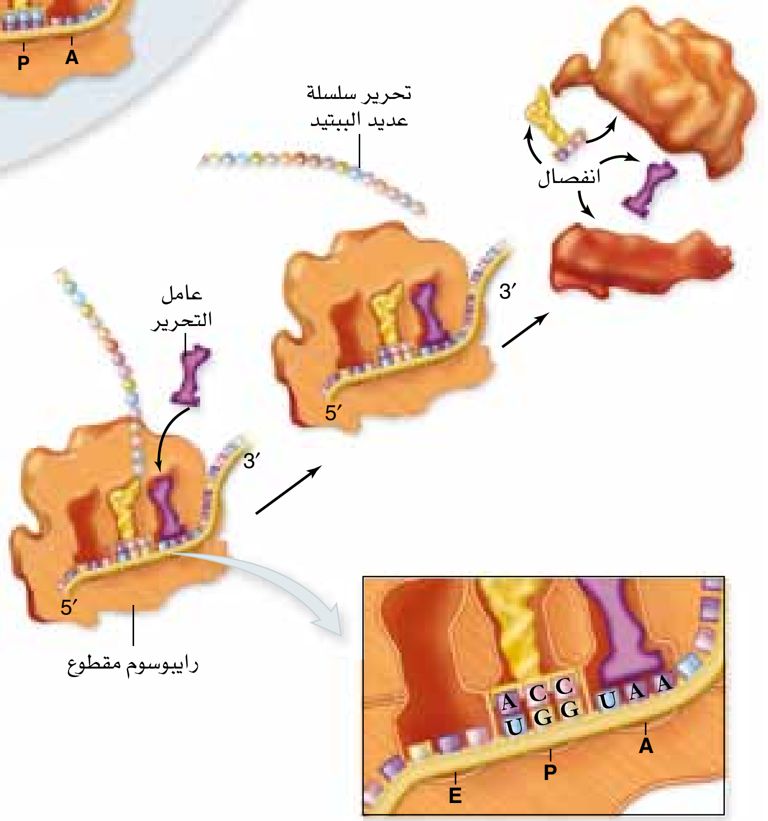
كيف ترتبط ظاهرة التذبذب مع عدد tRNA ومع تأرجح الشّيفرة الوراثيّة؟

يتطلب الإيقاف عوامل مساعدة

تستمر الاستطالة بهذه الطريقة إلى أنْ تصل إلى كودون توقف (مثل UAA في الشكل 15 – 20). لا يرتبط كودون التوقف مع tRNA؛ ولكن يتم التّعرّف إلى الكودون عن طريق عوامل التحرير، وهي بروتينات تحرر عديد الببتيد من الرايبوسوم.

قد تُوَجَّه البروتينات نحو الشّبكة الإندوبلازمية (ER)

تحدث عملية التّرجمة في حقيقيّات النوى في السيتوبلازم أو على الشّبكة الإندوبلازمية الخشنة (RER). وتتجه البروتينات التي يتمّ صنعها إلى الشّبكة الأندوبلازمية بناء على تعاقب الأحماض الأمينية الابتدائية. الرايبوسومات الموجودة على الشّبكة الأندوبلازمية الخشنة لا تبقى مرتبطة بها بشكل دائم. يبدأ عديد الببتيد بسلسلة قصيرة من الأحماض الأمينية تسمى **تعاقب الإشارة Signal sequence**، التي تتعرف إليها، ويرتبط بها معقد سيتوبلازمي من البروتينات يُسَمَّى **جُسيم التّعرّف إلى الإشارة (SRP) Signal Recognition Particles**. يتم التّعرّف إلى المعقد الناتج عند اتحاد جسيم التّعرّف إلى الإشارة مع تعاقب الإشارة من قِبَل مستقبل بروتيني على غشاء الشّبكة الأندوبلازمية.

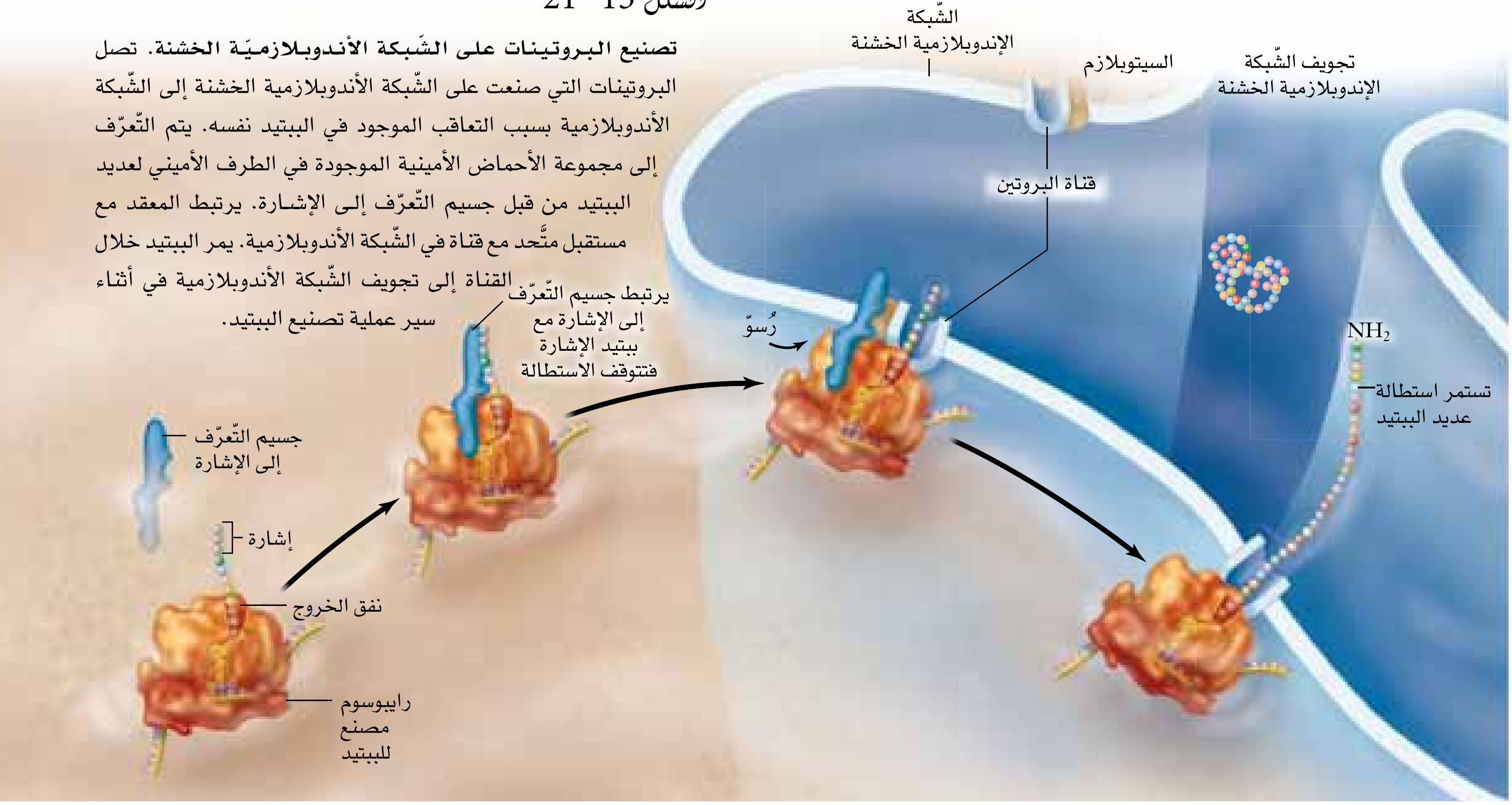


الشكل 15 –20

إيقاف تصنيع البروتين. لا يوجد هناك tRNA له كودون مضاد مكمل لأيٍّ من كودونات التوقف الثلاثة، مثل UAA الموضح في الشكل. عندما يصل الرايبوسوم كودون إيقاف، فإنّه يتوقف عن الانتقال. هناك بروتين مخصص لتحرير سلسلة عديد الببتيد، وذلك بقطع الرابطة التشاركية التي تربط عديد الببتيد مع tRNA في موقع P.

الشّكل 15–21

تصنيع البروتينات على الشّبكة الأندوبلازميّة الخشنة. تصل البروتينات التي صنعت على الشّبكة الأندوبلازمية الخشنة إلى الشّبكة الأندوبلازمية بسبب التعاقب الموجود في الببتيد نفسه. يتم التّعرّف إلى مجموعة الأحماض الأمينية الموجودة في الطرف الأميني لعديد الببتيد من قبل جسيم التّعرّف إلى الإشارة. يرتبط المعقد مع مستقبل متّحد مع قناة في الشّبكة الأندوبلازمية. يمر الببتيد خلال القناة إلى تجويف الشّبكة الأندوبلازمية في أثناء سير عملية تصنيع الببتيد.



إن ارتباط المستقبل الموجود على الشّبكة الأندوبلازمية مع معقد الإشارة/ جسيم التّعرّف إلى الإشارة يُبقي الرايبوسومات مستمرة في عملية الترجمة، حتى بعد أنْ ترتبط مع الشّبكة الأندوبلازمية. تسمى هذه العملية الرُّسو *Docking* (الشكل 15 – 21).

بينما يتم تجميع البروتين، يمرّ من خلال قناة يشكلها معقد الرُّسو إلى داخل تجويف الشّبكة الأندوبلازمية. تشبه هذه العملية الرُّسو مجازيًّا–الرايبوسوم غير مرتبط مع الشّبكة الأندوبلازمية ذاتها، ولكن بوجود البروتين المصنع حديثًا الداخل إلى الشّبكة الأندوبلازمية، يشبه الرايبوسوم في ذلك القارب المربوط عن طريق حبل مع المنصّة.

إن آلية انتقال البروتين عبر الأغشية عن طريق جسيم التّعرّف إلى الإشارة ومُستَقْبِلُه ومعقد القناة هي عملية محافِظة وموجودة في أنواع الخلايا الثلاثة: حقيقيّات النّوى، والبكتيريا، والبكتيريا القديمة. ولأنّ خلايا حقيقيّات النّوى وحدها التي تضم نظام الأغشية الداخلي، فإنّ هذه العمومية تبدو مثيرة للفضول؛ إلا أنّ البكتيريا تستخدم النظام نفسه عند تصدير البروتين عبر غشاء الْخليّة، وتشبه الآلية المستخدمة في البكتيريا الطريقة التي تقوم فيها حقيقيّات النّوى بتحريك البروتينات إلى تجويف الشّبكة الأندوبلازمية.

تعدّل البروتينات المصنعة حديثًا عند دخولها إلى تجويف الشّبكة الأندوبلازمية، بإضافة سكّريّات لها، ثُمَّ تنتقل عن طريق حويصلات إلى جهاز جولجي (انظر الفصل 5). تعدّ هذه المرحلة بداية مسار نقل البروتينات الذي ينتهي عند أماكن داخل الْخليّة، أو يفضي إلى الارتباط بغشائها، أو يُفرز خارجها.

يستلزم استهلال الترجمة ارتباط تحت وحدة الرايبوسوم الصغيرة مع mRNA ومع tRNA المستهل. تستلزم دورة الاستطالة إحضار tRNA مشحون جديد إلى موقع A على الرايبوسوم ليشكل الرابطة الببتيدية، وتحريك الرايبوسوم على mRNA. ينتقل tRNA خلال الرايبوسوم من موقع A إلى P إلى E خلال العملية. في حقيقيّات النّوى، يستخدم تعاقب إشارة يوجد على عديد الببتيد حديث التصنيع لتوجيه البروتين إلى الشّبكة الأندوبلازمية، حيث يدخل إلى التجويف في أثناء التصنيع.

9-15 ملخص التّعبير الْجينيّ

بسبب التعقيد الموجود في عملية التّعبير الْجينيّ، فإنّ من المناسب القيام بمراجعة سريعة لأهم النقاط المتعلقة بتلك العملية:

- تحول عملية التّعبير الْجينيّ معلومات الطّراز الْجينيّ إلى الطّراز الظّاهريّ.
- تُنتج نسخة من الجين على شكل mRNA الذي بدوره يوجّه تصنيع البروتين عن طريق الترجمة.
- يمكن تقسيم كلٍّ من عمليتي الاستنساخ والترجمة إلى دورات استهلال، واستطالة، وإيقاف التي تنتج المبلمرات المتعلقة بكلّ منها. (ينطبق هذا على عملية التضاعف أيضًا).
- التّعبير في حقيقيّات النوى أكثر تعقيدًا مما هو عليه في بدائيّات النوى.

إن طبيعة الجينات في حقيقيّات النّوى واحتواءها على التعاقبات المعترضة والتعاقبات المشفِّرة يزيد من مستوى التعقيد في عملية التّعبير الْجينيّ؛ حيث تتطلب خطوات

إضافية بين الاستنساخ والترجمة. فيحدث إنتاج لـ mRNA ومعالجته في حقيقيّات النّوى في النواة، في حين تحدث عملية الترجمة في السيتوبلازم، ما يستدعي بالضرورة نقل mRNA خلال ثقوب النواة إلى السيتوبلازم قبل البدء في عملية الترجمة الملخصة في (الشكل 15 – 22).

يمكن تسليط الضوء على عدد من الفروق في التّعبير الْجينيّ بين كلٍّ من حقيقيّات وبدائيّات النّوى. (الجدول 15 – 2 في صفحة 198) يلخص هذه النقاط الرئيسة.

إن عِظَم تعقيد التّعبير الْجينيّ في حقيقيّات النوى نابع من التنظيم الوظيفي للخلية، حيث يوجد DNA في النواة، وتوجد الرايبوسومات في السيتوبلازم. يكمن الفرق في التّعبير الْجينيّ بين حقيقيّات النوى وبدائيّات النوى في التفاصيل، ولكن بعض الفروق لها مدلول وظيفي.

1. تُنتج النسخة الأولية عن طريق مبلمر RNA الثاني في النواة. يسير تفاعل الترجمة في اتجاه ´5⇦´3 وذلك بنسخ شريط DNA واحد.

2. تعالج النسخة الأولية لإنتاج mRNA الناضج، وهذا يستلزم إضافة قلنسوة ´5 ميثيل جوانين وقطع وإضافة الذيل عديد الأدينين، وقطع التعاقبات المعترضة عن طريق أجسام الوَصْل، وتقع هذه الأحداث جميعها في النواة. بعدها، يُنقل mRNA الناضج خلال ثقوب النواة إلى السيتوبلازم للترجمة.

3. يتحد mRNA مع الرايبوسومات في السيتوبلازم، إذ ترتبط قلنسوة ´5 مع تحت وحدة الرايبوسوم الصغيرة لبدء عملية الاستهلال، ويضاف tRNA المستهل وتحت وحدة الرايبوسوم الكبيرة لإتمام الاستهلال.

4. تتطلب صناعة البروتين دورة الرايبوسوم. وتبدأ هذه الدورة بالتصاق الببتيد النامي مع tRNA في موقع P. يرتبط tRNA اللاحق مع موقع A من خلال كودونه المضاد المكمل للكودون في mRNA في موقع A.

5. تتكون الروابط الببتيدية بين الطرف الأميني للحمض الأميني التابع لـ tRNA القادم مع الطرف الكاربوكسيلي للببتيد النامي. ويتسبب ذلك في كسر الرابطة بين السلسلة النامية و tRNA على موقع P ويصبح tRNA "فارغًا" ويزيح السلسلة النامية إلى tRNA في موقع A.

6. تتحرك الرايبوسومات نسبة إلى mRNA و tRNA ما يؤدي إلى انتقال tRNA الفارغ إلى موقع E، وانتقال tRNA الذي يحمل التعاقب النامي إلى موقع P تاركًا موقع A غير مشغول ومستعدًّا لاستقبال tRNA مشحون.

الشكل 15 – 22

مراجعة شاملة للتعبير الْجينيّ في حقيقيّات النّوى

الجدول 15-2 الفروق في التّعبير الْجينيّ بين بدائيّات النّوى وحقيقيّات النّوى

الصّفة	بدائيّات النّوى	حقيقيّات النّوى
التعاقبات المعترضة	لا يوجد تعاقبات معترضة، غير أنّ بعض جينات البكتيريا القديمة تحتوي تمثل هذه التعاقبات.	معظم الجينات تحتوي تعاقبات معترضة.
عدد الجينات في mRNA	قد يستنسخ عدد من الجينات في mRNA واحد. غالبًا ما تكون مرتبطة وظيفيًّا وتشكل المنطقة الفعالة (الأوبيرون) الذي ينظم المسارات الكيميائية الحيوية.	يوجد جين واحد فقط في mRNA، ويتم تنظيم المسارات بطرق مختلفة.
موقع الاستنساخ والترجمة	لا يوجد غشاء يحيط بالنواة، والاستنساخ والترجمة متصاحبان.	الاستنساخ في النواة، يتحرك mRNA خارج النواة من أجل الترجمة.
استهلال الترجمة	يبدأ عند كودون AUG مسبوقًا بتعاقب خاص يرتبط مع الرايبوسوم.	يبدأ عند كودون mRNA مسبوقًا بقلنسوة mRNA (5´ مضاف إليه المثيل) ترتبط بالرايبوسوم.
تعديل mRNA بعد الاستنساخ.	لا يوجد؛ تبدأ الترجمة قبل إتمام الاستنساخ.	تحدث تعديلات عدة في حين لا يزال mRNA في النواة، تزال التعاقبات المعترضة، وتوَصَل التعاقبات المشفِّرة، تضاف قلنسوة 5´ وذيل عديد الأدنين.

15-10 الطّفرات: الجينات المتغيرة

أحد الطرق التي تحدد وظيفة الجينات هو العثورعلى طفرة، أو إحداث طفرة فيها، وملاحظة تأثيرها في وظيفتها. وبالنسبة إلى المخلوق الحيّ، فإنّ إحداث طفرة غالبًا ما يجلب تأثيرات سلبية وضارة في الطّراز الظّاهريّ. ولقد رأينا (في الفصل الـ 13) كيف تحدث أمراض وراثية عدة مثل فقر الدم المنجلي بسبب تغيير في قاعدة واحدة. سنناقش الآن كيف تحدث الطّفرات من منظور التغيير الذي يحدث في DNA نفسه.

تؤثر الطّفرات النقطية في موقع واحد في DNA

تسمى الطَّفْرة التي تغير قاعدة واحدة **الطَّفْرةَ النقطيةَ Point mutation**. وتكون إما باستبدال قاعدة بأخرى، أو إزالة أو إضافة قاعدة واحدة (أو عدد قليل من القواعد).

استبدال قاعدة

استبدال زوج قاعدي بآخر في DNA يُسَمَّى طفرة **استبدال قاعدة Base substitution mutation**. وتسمى في بعض الأحيان طفرات **مُغَيِّرة المعنى Missense mutation**، إذ إن "معنى" الكودون الذي ينتج بعد الاستنساخ سوف يتغير (الشكل 15 – 23 ج). ويُقسم هذا النوع إلى قسمين، هما: التّحوّل *Transition* والانقلاب *Transversion*. ففي التّحوّل، لا يتغير نوع القاعدة، بمعنى، تُستبدل قاعدة بيريميدين بقاعدة بيريميدين أخرى أو بيورين ببيورين. في المقابل، فإنّ الانقلاب يُغير نوع القاعدة، فستستبدل البيورين بالبيريميدين أو العكس. وبسبب طبيعة الشّيفرة الْوراثيَّة المتأرجحة فقد يغير الاستبدال الحمض الأميني أو لا يغيره. فإذا كان الكودون الجديد الذي نتج عن الاستبدال ما زال يشفر الحمض الأميني نفسه فإنّنا نقول: إن الطَّفْرة **صامتة Silent** (الشكل 15 – 23 ب). هناك كثير من الأمراض الْوراثيَّة في الإنسان تنجم عن الاستبدال مثل فقر الدم المنجلي.

الطّفرات عديمة المعنى

يبرز صنف خاص من استبدال القواعد عندما تتغير قاعدة لينتج منها كودون للإيقاف (الشكل 15 – 23 د). تسمى هذه الطّفرات **عديمةَ المعنى Nonsense mutation** لأن الطَّفْرة لا تحمل "معنى" عند ترجمتها. فكودون الإيقاف يتسبب في حدوث إنهاء للترجمة في المكان الخطأ ما ينتج عنه بروتين مقطوع. ويعتمد قِصَر البروتين على الموقع التي حدثت عنده الطَّفْرة.

طفرة الإزاحة

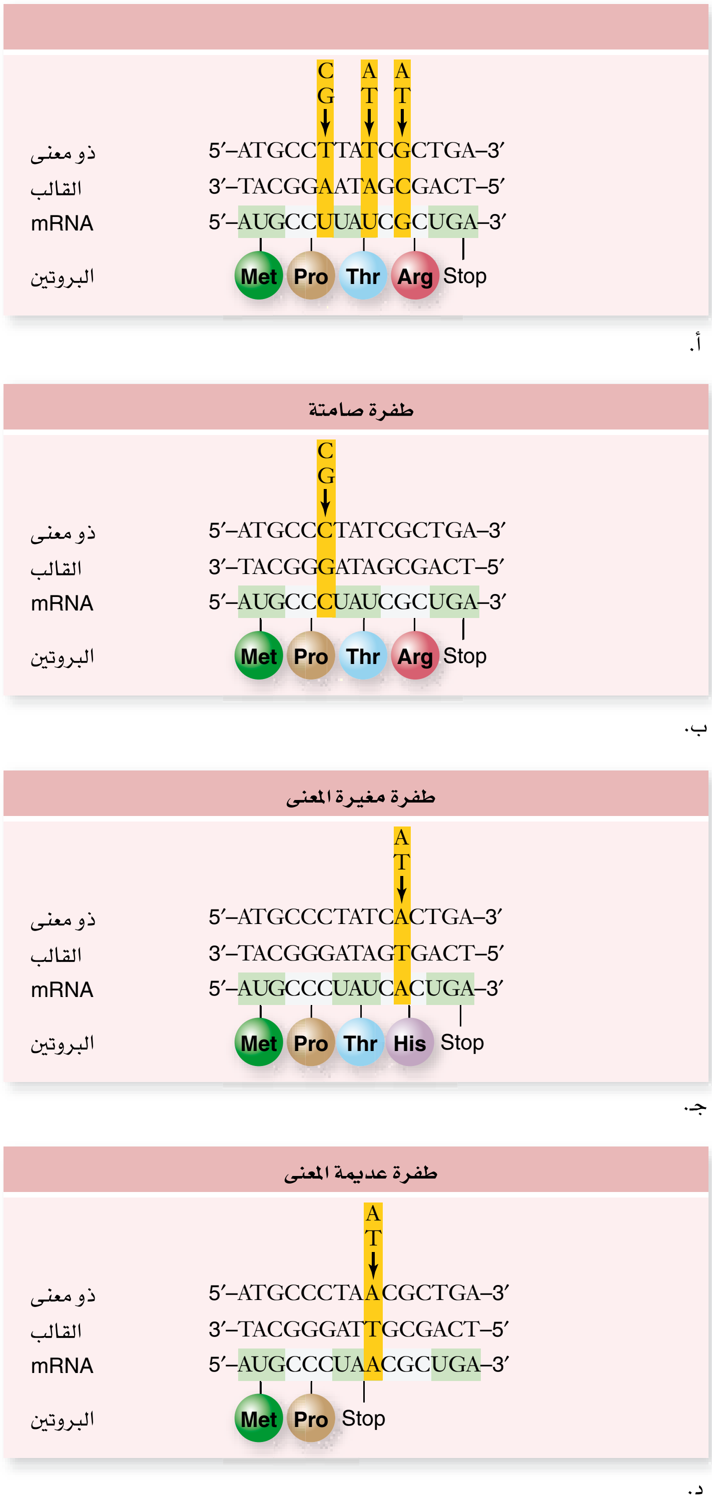
تسبب إزالة قاعدة واحدة أو إضافتها عواقبَ أكثر خطورة من استبدال قاعدة واحدة. تسمى هذه الطّفرات طفراتَ **إزاحـةِ الإطـار Frameshift mutation**؛ لأنها تسبّب تغيير إطار القراءة الذي يعقب الطَّفْرة في mRNA. استُخدم هذا النوع من الطّفرات من قِبَل كريك وبرينر، كما ذكرنا في بداية الفصل؛ للاستدلال على طبيعة الشّيفرة الْوراثيَّة.

إن تغيير إطار القراءة في بداية الجين، ومن ثم بداية mRNA، يعني تغييرًا في معظم البروتين. وإنّه قد يتسبب في انتهاء مبكر لعملية الترجمة؛ لأنَّ هناك 3 كودونات من أصل 64 مخصصة للتوقف، ما يمثل احتمالًا كبيرًا أنْ تُكوِّن هذه الكودونات في التعاقب الذي غُيِّر بشكل عشوائيّ نتيجة الإزاحة.

طفرات الثلاثيات المتكررة التوسُّعية

نظرًا لتاريخ الوراثة الجزيئية الطويل، ولقصر الوقت الذي أصبح فيه بمقدورنا عمل تحاليل جزيئية على الإنسان، فإنّ من الغريب اكتشاف نوع جديد من الطّفرات في الإنسان. إلا أن أحد أول الأمراض الْوراثيَّة في الإنسان الذي تَمَّ وصفه وعزل الجين المسبب له هو مرض هنتنجتون *Huntington disease* الذي أبرز نوعًا جديدًا من الطّفرات. فالجين المسبب للمرض فيه تعاقب ثلاثيّ متكرر من DNA. ويتم اتساع هذه الوحدة المتكررة في الأليل المصاب أكثر من الأليل السليم. منذ هذا الاكتشاف المبدئي، ظهر على الأقل 20 مرضًا وراثيًّا في الإنسان يبدو أنّها تحدث بسبب هذه الآلية. انتشار هذه الطَّفْرة غير معروف. ولكن حاليًا، لوحظ وجودها في الإنسان والفئران فقط، ما يشير ضمنيًّا إلى أنها قد تكون محصورة في الفقريات، أو في الثّدييّات تحديدًا. ولم يتم إيجاد مثل هذه الطَّفْرة قط في الدروسوفيلا مثلًا.

قد يحدث اتساع الثلاثيات في المناطق المشفِّرة أو غير المشفِّرة في DNA المنسوخ. في حالة مرض هنتنجتون، يحدث التكرار في المنطقة المشفِّرة، حيث تتسع الثلاثية التي ترمز إلى الجلوتامين لتصبح منطقة متعددة الجلوتامين في البروتين. هناك عدد من الأمراض المُحَلِّلَة للأعصاب تُظهر النوع من الطّفرات نفسه. وفي حالة متلازمة X الهش، وهو تخلف عقلي وراثي، توجد المتكررات في المنطقة غير المشفِّرة من DNA.



الشكل 15–23

أنواع الطّفرات. أ. جين افتراضي يبين mRNA المشفّر والبروتين. توضح الأسهم مواقع الطّفرات في الشكل. ب. الطَّفْرة الصامتة. التغيير في القاعدة الثالثة للكودون غالبًا ما يكون صامتًا؛ بسبب تأرجح الشّيفرة الْوراثيّة. في هذه الحالة، تغير طفرة T/ A إلى C/ G لا تغير الحمض الأميني المشفَّر (برولين). **جـ.** الطَّفْرة مغيرة المعنى. تغير طفرة G/ C إلى T /A الحمض الأميني المشفَّر من آرجينين إلى هيستيدين. د. الطَّفْرة عديمة المعنى. طفرة A /T إلى T /A تنتج كودون الإيقاف UAA في mRNA.

تغيّر الطّفرات الكروموسوميّة تركيب الْكروموسوم

تؤثر الطّفرات النقطية في موقع وحيد في الكروموسوم، ولكن إذا تعددت التغييرات فإنّها تؤدي إلى تغيير أكبر في شكل الكروموسوم نفسه، وينتج عن ذلك **طفرة كروموسوميّة Chromosomal mutation**. هناك الكثير من حالات السّرطان في الإنسان سببها كروموسومات غير طبيعية. لذا، فإنّ التغيرات الكروموسومية ذات صلة بالحالات السريريّة. سنتناول حالات التحوّرات المحتملة للتركيب الكروموسومي، وجميعها ملخّصة في (الشكل 15 – 24).

الإزالة

تتمثل الإزالة بفقدان جزء من الكروموسوم. قد تحدث إزاحة الإطار بسبب إزالات صغيرة عدة، ولكن قد تُفقد مناطق كبيرة من الكروموسوم أيضًا. وإذا فُقدت معلومات كثيرة فإنّ ذلك يؤدي إلى موت المخلوق.

إحدى المتلازمات التي تحدث في الإنسان بسبب الإزالة هو "صراخ القطة" *cri-du-chat* نسبة إلى الصوت الذي يصدره الطفل بسبب المتلازمة. يحدث مرض صراخ القطة بسبب فقدان جزء كبير من الذراع القصير للكروموسوم رقم 5. عادة ما تتسبب في الموت المبكر للطفل مع أنّ بعض الحالات تبقى مددًا عمرية طويلة. ولها تأثيرات عدة من ضمنها المشكلات التنفسية.

المضاعفة

إن **مضاعفة Duplication** منطقة معينة من الكروموسوم قد تسبّب تبعات على الطّراز الظّاهريّ، وقد لا تسبب. يعتمد تأثير المضاعفة على موقع حدوث "نقطة الكسر" حيث حدثت المضاعفة. فإذا لم تحدث المضاعفة في داخل الجين، فإنّه لا ينتج عنها أيّ تأثير. ولكن إذا وقعت بجانب المنطقة الأصلية، فإنّ ذلك يُسَمَّى التضاعف المترادف *Tandem duplication*. وتعدّ هذه المضاعفات المترادفة مهمة من ناحية تطورية خصوصًا تطور عائلات جينية متقاربة، مثل عائلة الجلوبين التي تشفِّر بروتين الهيموجلوبين.

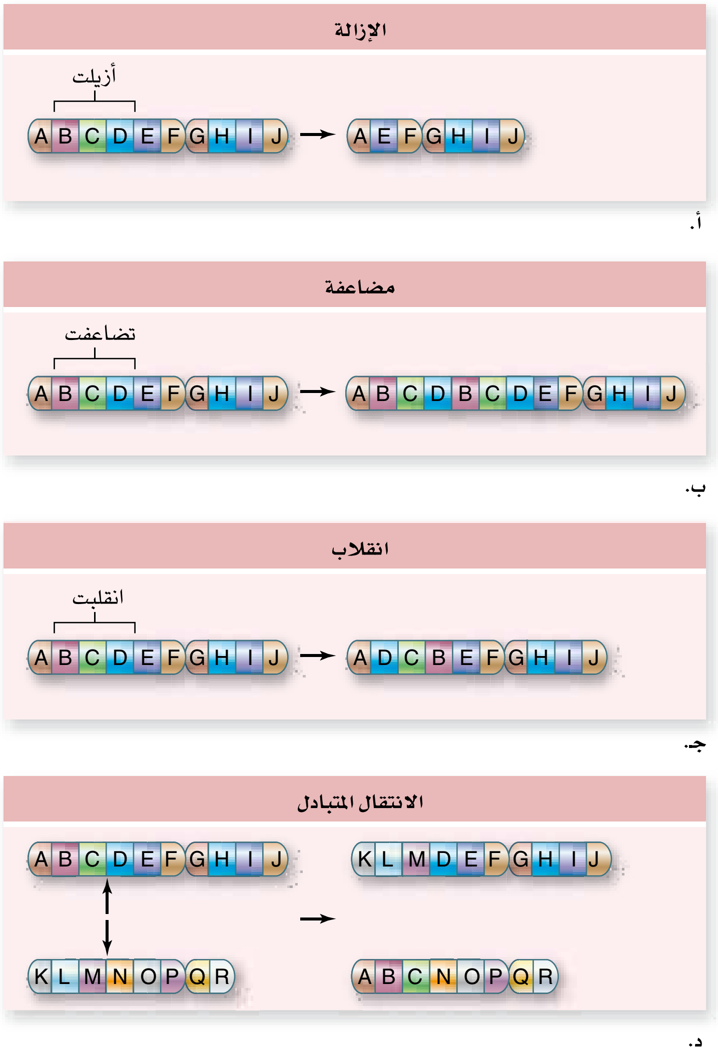
الانعكاس

يحدث **الانقلاب Inversion** عندما يقطع جزء من الكروموسوم عند نقطتين، ثُمَّ تُعكس القطعة، ومن ثَمّ تدخل مرة أخرى في الكروموسوم. قد لا ينتج من هذا الانقلاب أيُّ تأثير في الطّراز الظّاهريّ إذا كان موقع الانقلاب خارج الجين. وعلى الرّغم من أن أفراد الإنسان يحتوون على المحتوى الْجينيّ "نفسه"، فإن ترتيب الجينات في أفراد مجموعة معينة جميعهم ليس متشابهًا بشكل دقيق؛ بسبب حدوث الانقلاب في سلالات مختلفة.

الانتقال

إذا قُطع جزء من كروموسوم معين، وأُلصق بكروموسوم آخر، فإنّ العملية تسمى **الانتقال Translocation**. يُعدّ الانتقال عملية معقدة، وقد ينتج عنها مشكلات عند الانقسام الاختزالي خصوصًا عندما يحاول كروموسومان مختلفان الازدواج في أثناء الانقسام الاختزالي الأول.

يمكن أيضًا أنّ يحرك الانتقال جينات من منطقة كروموسومية إلى أخرى بطريقة تؤدي إلى تغيير التّعبير عن الجينات في المنطقة المشمولة. وهناك نوعان من اللوكيميا مرتبطان بالانتقال الذي يحرك الجينات المسرطنة إلى مواقع كروموسومية أخرى ما يؤدي إلى التّعبير عن هذه الجينات بصورة غير منتظمة في خلايا الدم (انظر الفصل الـ 10).



الشكل 15–24

الطّفرات الكروموسومية. احتمالات حدوث التغيرات الكروموسومية على مستوى واسع. (أ) أجزاء يمكن إزالتها. (ب) أو مضاعفتها. (جـ) أو انقلابها. (د) أو انتقالها. يحدث الانتقال عندما يُكسَرُ جزءٌ من كروموسوم، ويصبح جزءًا من كروموسوم آخر. يحدث هذا غالبًا، عندما ينكسر كروموسومان ليتبادلا القطع فيما بينهما. توصف هذه العملية بالانتقال المتبادل.

الطّفراتُ نقطةُ البدايةِ للتطوّر

إذا لم يحدث تغيير على المحتوى الّجينيّ بمرور الوقت، فقد لا يكون هناك تطور. مع هذا، يؤدي التغيير الكبير، إلى حدوث أضرار في الفرد الذي يحدث لديه تغير كبير في المحتوى الّجينيّ. لذا يجب أنْ يكون هناك اتزان بين التغيرات التي قد تظهر في النوع، وصحة أفراد ذلك النوع. وسيتم التطرق لهذا الموضوع لاحقًا في (الفصل الـ 20) عندما نتحدث عن التطور ووراثة الجماعات السكانية.

كان التغير الكروموسومي على مستوى كبير مهمًّا دومًا للتطور، مع أنّ دوره يفتقر إلى الفهم الكامل. من الواضح أنَّ العائلات الّجينيّة قد نشأت نتيجة مضاعفة جينات الأسلاف متبوعًا بانشقاق وظيفي لهذه الجينات المضاعفَة. ومن الواضح أيضًا أنّ ترتيب الجينات على الكروموسومات، وعددها في الأنواع القريبة من بعضها قد يختلف أيضًا؛ من المحتمل أنْ يكون قد حدث إعادة ترتيب على مستوى واسع.

تغيرت نظرتنا نحو طبيعية الْجينات مع ظهور معلومات جديدة

في هذا الفصل، وفي الفصول السابقة، رأينا أوجهًا عدة للجينات. فقد قام مندل بتتبع الصِّفات المحددة عن طريق ما نسمّيه الآن جينات من خلال التزاوجات التي قام بها. ويمكن توقع تصرفات هذه الجينات بناءً على تصرفات الكروموسومات خلال الانقسام الاختزالي. وعرف مورجان وآخرون كيفية تحديد مواقع الجينات على الكروموسومات.

قادت هذه الاكتشافات في تشكيل نظرتنا إلى الجينات بوصفها وحدات مجردة يمكن تتبعها خلال الأجيال وتحديد مواقعها على الكروموسومات "كالخرز على خيط"؛ فالخرز هو الجينات، والخيط هو الكروموسوم.

إن التحليلات الجزيئية الأولية للجينات قادت إلى التوَصّل إلى مبدأ جين واحد/ عديد ببتيد واحد، وكان هذا تبسيطًا لحقيقة ما يجري، إذ تَمَّ اكتشاف الوَصْل البديل في حقيقيّات النّوى، الذي ينتج عنه بروتينات عدة من المعلومات الْوراثيَّة في DNA نفسها. أضف إلى ذلك أنّ هناك بعض الجينات لا تشفِّر البروتينات، وإنما تشفِّر فقط RNA، الذي يمكن أنْ يكون جزءًا من آلية التّعبير الّجينيّ (rRNA، وtRNA وأنواع أخرى)، أو أنْ يعمل بنفسه بوصفه أنزيمًا. وهناك أجزاء أخرى من DNA تكون مهمتها تنظيم عمل الجينات، ولكن لا يتم التّعبير عنها. تجعل الاكتشافات جميعها من الصعب وضع تعريف دقيق وشامل للجين.

بقي لنا أنْ نذكر أنّ التعقيدات الكثيرة الموجودة في طبيعة الجينات تقاوم التعريف البسيط للجينات. ولكي نفهم حقيقة الجينات؛ علينا أنْ ننظر إلى طبيعتها الجزيئية إضافة إلى التّعبير الظّاهريّ لها. وهذا يعيدنا إلى دائرة العلاقة بين الطّرازين؛ الّجينيّ والظّاهريّ، وبتقدير أكبر لتعقيدات هذه العلاقة.

مراجعة المفاهيم

15-1 طبيعة الجينات (الشكل 15 – 2)

تشير الأدلة إلى أنّ الطّفرات الْجينيّة تؤثر في البروتينات:

- بيَّن جارود أنّ الكابتونيوريا تحدث نتيجة تغير في أنزيم.
- بيَّن بيدل وتاتم أنّ الجينات تحدد الأنزيمات.
- تنساب المعلومات في الْخليّة من DNA إلى RNA إلى البروتين.

15-2 الشّيفرة الْوراثيَّة

إنّ ترتيب النيوكليوتيدات في DNA يشفِّر المعلومات لتحدد ترتيب الأحماض الأمينية في عديد الببتيد.

- يتألف الكودون من ثلاثة نيوكليوتيدات. هناك $4^3 = 64$ كودونات محتملة.
- تستخدم الشّيفرة كودونات متجاورة دون أيّ فواصل بينها.
- هناك ثلاثة كودونات للتوقف وكودون واحد للبداية يشفر للحمض الأميني مِثْيونين. لذا، فإنّ 61 كودونًا يشفِّرون 20 حمضًا أمينيًّا.
- الشّيفرة متأرجحة (عادة في القاعدة الثالثة) ولكنها نوعية.
- الشّيفرة شمولية بشكل أساسي.

15-3 نظرة شاملة إلى التّعبير الْجينيّ

يُنتج الاستنساخ نسخة من RNA باستخدام DNA القالب، وتستخدم الترجمة RNA قالبًا لتوجيه صناعة البروتينات.

- يُسَمَّى الشريطُ المنسوخُ خلال الاستنساخ الشريطَ القالبَ.
- يستلزم استنساخ RNA الاستهلال عند الْمُحفِّز، واستطالة النسخة، والإيقاف عند موقع الْمُوقِف.
- تستلزم الترجمة تكوين معقد الاستهلال، والاستطالة بإضافة الأحماض الأمينية، والإيقاف عند كودون التوقف.
- يؤدي RNA أدوارًا عدة في التّعبير الْجينيّ (انظر صفحة 283 و284).

15-4 الاستنساخ في بدائيّات النّوى

التّعبير الْجينيّ في بدائيّات النّوى يشبه ذلك الموجود في حقيقيّات النّوى مع وجود اختلافات مهمة.

- لدى بدائيّات النّوى مبلمر RNA وحيد، ويوجد على شكلين: لبّ المبلمر والأنزيم الكامل.
- يُصنِّع لبّ المبلمر RNA. ويستطيع الأنزيم الكامل، اللبّ إضافة إلى عامل استهلال RNA عند الْمُحفز (الشكل 15 – 5).
- تبدأ وحدة الاستنساخ عند الْمُحفِّز، وتحتوي على جين أو أكثر، وتنتهي بالمُوقِف.
- يفكّ مبلمر RNA التفاف DNA في منطقة صغيرة عند الْمُحفِّز.
- تنمو سلسلة mRNA في أثناء الاستنساخ في اتجاه ′5 ⇐ ′3.
- تحتوي فقاعة الاستنساخ على مبلمر RNA، وقالب DNA، ونسخة mRNA النامية (الشكل 15 – 6).
- تتألف الموقفات من سلاسل مكملة لبعضها تشكل ثنية دبوس الشعر مزدوج الأشرطة، حيث يقف عنده مبلمر RNA (الشكل 15 – 7).
- يُترجم mRNA في بدائيّات النّوى في أثناء عملية الاستنساخ (ازدواج الاستنساخ والترجمة).

15-5 الاستنساخ في حقيقيّات النّوى

تفاعل الاستنساخ في حقيقيّات النّوى يشبه ذلك الموجود في بدائيّات النّوى، ولكن هناك اختلافات مميزة.

- لدى حقيقيّات النّوى ثلاثة مبلمرات، RNA هي: الأول يستنسخ rRNA، والثاني يستنسخ mRNA وبعض sn RNA النووي الصغير، والثالث يستنسخ tRNA.
- يتطلب الاستنساخ عن طريق مبلمر RNA الثاني حشدًا من عوامل استنساخ تُشكل معقد الاستهلال عند الْمُحفِّز.
- يستنسخ مبلمر RNA الثالث tRNA وتوجد محفِّزاته داخل الجين، وليس على طرف ′5.
- في حقيقيّات النّوى يتم تعديل على نسخة RNA الأولية (الشكل 15-10)
  - تُضاف قلنسوة ميثيل GTP إلى طرف ′5.
  - يُضاف ′3 ذيل عديد الأدينين عند النهاية ′3 عن طريق مبلمر عديد الأدينين عند موقع محدّد.
  - تُزال المناطق الداخلية غير المشفِّرة عن طريق الوَصْل.

15-6 وَصْل سابق mRNA في حقيقيّات النّوى

تزال التعاقبات المعترضة في حقيقيّات النّوى عن طريق الوَصْل (الشكل 15 – 12).

- DNA المشفِّر (التعاقبات المشفِّرة) مفصولة عن طريق التعاقبات المعترضة غير المشفِّرة.
- يتم التّعرّف إلى نقاط اتصال التعاقبات المشفِّرة والتعاقبات المعترضة عن طريق سنيربس.
- تستقطب سنيربس معقدًا أكبر يُسَمَّى أجسام الوَصْل.
- يُقطع طرف ′5 للتعاقبات المعترضة في أثناء عملية الوَصْل، ويربط مع موقع التفرع لتشكل تركيبًا يُسَمَّى العروة أو الثنية.
- بإمكان نسخة واحدة أن تنتج بدائل عدة مختلفة من mRNA عن طريق الوَصْل البديل.

15-7 تركيب tRNA والرايبوسومات

على الرّغم من أن الرايبوسوم اللاعب الرئيس في الترجمة، فإنه يحتاج إلى مشاركة mRNA، tRNA، وعوامل أخرى.

- يربط تفاعل الشحن الطرف الكربوكسيلي للحمض الأميني مع نهاية ′3 لـ tRNA المناسب. (الشكل 15-14)
- يُسرِّع التفاعل السابق عن طريق أنزيم مخلق معقد tRNA والحمض الأميني.
- يمكن لثنية الكودون المضاد التابعة لـ tRNA أن تكون ازدواجًا قاعديًّا مع الكودون على mRNA
- يتألف الرايبوسوم من تحت وحدتين: كبيرة وصغيرة.
- ترتبط تحت الوحدة الصغيرة مع mRNA، وتعمل على فكّ الشّيفرة، في حين تحتوي تحت وحدة الكبيرة على أنزيم ناقل الببتيديل.
- الرايبوسوم لديه ثلاثة مواقع للارتباط tRNA (الشكل 15-15):
  - يرتبط موقع P مع tRNA الذي يحمل سلسلة الببتيد النامية.
  - يرتبط موقع A مع tRNA الذي يحمل الحمض الأميني اللاحق الذي سوف يُضاف.
  - يرتبط موقع E مع tRNA الذي كان يحمل الحمض الأميني السابق.

15-8 عملية الترجمة

عملية الترجمة معقدة ومستهلكة للطاقة.

- يتشكل معقد الاستهلال في بدائيّات النّوى من تحت وحدة الرايبوسوم الصغيرة وmRNA وtRNA مستهلٍ خاص.
- تعاقب ربط الرايبوسوم فيmRNA في بدائيّات النّوى هو تعاقب مكمل للـ rRNA في تحت الوحدة الصغيرة. وتستخدم حقيقيّات النّوى قلنسوة ′5 للغرض نفسه.
- تُصنع الرابطة الببتيدية بين الطرف الكاربوكسيلي للسلسلة النامية والطرف الأميني للحمض الأميني القادم (الشكل 15 – 18).
- يستلزم تصنيع البروتين أحداثًا دورية (الشكل 15 – 19).
  - يتم إحضار tRNA المشحون إلى الرايبوسوم عن طريق عامل الاستطالة EF-TU.
  - تُشكل الرابطة الببتيدية بين الحمض الأميني الجديد والسلسلة النامية.
  - تتحرك الرايبوسومات نسبة إلى mRNA وtRNA.
- يرتبط tRNA واحد مع كودونات عدة بسبب الازدواج المتذبذب.
- يتم التّعرّف إلى كودون الإيقاف عن طريق عوامل الإيقاف.
- لدى البروتينات الموجهة نحو الشّبكة الأندوبلازمية تعاقب أحماض أمينية في طرفها الأميني يرتبط مع جسيم التّعرّف إلى الإشارة الذي يساعد على رُسو الرايبوسوم.
- يرتبط جسيم التّعرّف إلى الإشارة مع تعاقب الإشارة، وهذا المعقد يتم التّعرّف إليه من قبل مستقبل بروتيني في الشّبكة الأندوبلازمية.

15-9 ملخص التّعبير الْجينيّ

يحوّل التّعبير الْجينيّ المعلومات من المحتوى الْجينيّ إلى البروتين. وتختلف هذه العملية بين بدائيّات النّوى وحقيقيّات النّوى (الشكل 15 – 22).

15-10 الطّفرات: الجينات المتغيرة

بالإمكان استغلال الطّفرات لفهم الوظائف الْجينيّة.

- تتضمن الطّفرات النقطية تغييرًا في قاعدة واحدة.
- تحول الطّفرات فاقدة المعنى الكودونات إلى كودونات توقف.
- تتضمن طفرات إزاحة الإطار إضافة قاعدة أو إزالتها.
- يمكن أنْ تحدث طفرات تكرار الثلاثيات الممتدة أمراضًا وراثية.
- تغير الطّفرات الكروموسوميةُ تركيبَ الكروموسومات.
- الطّفرات نقطةُ البدايةِ للتطوّر.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. التجارب المتعلقة بالطّفرات الغذائية في فطر نيروسبورا التي قام بها بيدل وتاتم أعطت أدلة على أنّ:
   - أ . عفن الخبز يستطيع أن ينمو في المختبر على وسط أدنى.
   - ب. الأشعَّة السِّينيَّة تلف DNA.
   - جـ. الخلايا تحتاج إلى الأنزيمات.
   - د . الجينات تحدِّد الأنزيمات.
2. المبدأ الرئيس للبيولوجيا الجزيئية هو:
   - أ . DNA هو المادة الوِراثيَّة.
   - ب. تُمرر المعلومات من DNA إلى البروتين.
   - جـ. تمرر المعلومات من DNA إلى RNA إلى البروتين.
   - د . جين واحد يشفر ببتيدًا واحدًا فقط.
3. تصنيع بروتين جديد يُسَمَّى __________، وإنتاج mRNA المطابق لجين معين يُسَمَّى __________
   - أ . ترجمة، استنساخ. ب. إيقاف، ترجمة.
   - جـ. استنساخ، ترجمة. د . نقل، ترجمة.
4. يُحدّد كلّ حمض أميني في البروتين عن طريق:
   - أ . جينات عدة. ب. محفِّز.
   - جـ. كودون. د . جزيء mRNA.
5. صندوق TATA في حقيقيّات النّوى جزء من:
   - أ . لبّ الْمُحفِّز. ب. تعاقب 35-.
   - جـ. تعاقب 10-. د . قلنسوة ´5.
6. شريط التشفير هو:
   - أ . شريط DNA مفرد يُستنسخ لإنتاج جزيء RNA.
   - ب. شريط RNA مفرد يُستنسخ من DNA.
   - جـ. شريط DNA لا يُستنسخ لصناعة جزيء RNA.
   - د . جزء الكروموسوم الذي يحتوي على الجين.
7. النوع الذي يوجد عليه الكودون المضاد هو:
   - أ . snRNA النووي الصغير. ب. mRNA الرَّسول.
   - جـ. tRNA الناقل. د . rRNA الرايبوسومي.
8. يرتبط مبلمر RNA بـ __________ لاستهلال __________
   - أ . mRNA، الترجمة. ب. الْمُحفِّز، الاستنساخ.
   - جـ. البادئ، الاستنساخ. د . عامل استنساخ، الترجمة.
9. واحد مما يأتي يعمل بوصفه إشارة "توقف" لمبلمر RNA في بدائيّات النّوى:
   - أ . تكوين فقاعة الاستنساخ.
   - ب. إضافة تعاقب طويل من نيوكليوتيدات الأدينين لطرف ´3.
   - جـ. إضافة قلنسوة ´5.
   - د . تكوين دبوس الشعر GC.
10. التعاقب المشفِّر هو تعاقب RNA الذي:
    - أ . يشفر البروتين.
    - ب. يُزال عن طريق أجسام الوَصْل.
    - جـ. هو جزء من تعاقب DNA غير المشفرة.
    - د . ب و جـ.
11. أفضل وصف ينطبق على وصف وظيفة الرايبوسوم في أثناء الترجمة هو:
    - أ . توجيه البروتينات نحو الشّبكة الأندوبلازمية الخشنة.
    - ب. تحديد تعاقب الأحماض الأمينية.
    - جـ. تحمل الأحماض الأمينية إلى mRNA.
    - د . تسرع عمل الروابط الببتيدية بين الأحماض الأمينية.
12. وظيفة تعاقب الإشارة هي:
    - أ . تستهل الاستنساخ بتسريع مبلمر RNA على الارتباط.
    - ب. تستهل الترجمة.
    - جـ. موقع الارتباط مع جسيم التّعرّف إلى الإشارة.
    - د . تشير إلى انتهاء الترجمة، وتسبب تفريق الرايبوسومات.
13. تستطيع الطَّفْرة النقطية أنْ تقود إلى طفرة عديمة المعنى من خلال:
    - أ . تغيير قاعدة واحدة، ليس له أيّ تأثير في البروتين.
    - ب. تغيير قاعدة واحدة يؤدي إلى حدوث إيقاف مبكر للترجمة.
    - جـ. تغيير قاعدة واحدة في الكودون من A إلى C.
    - د . إضافة قاعدة أو إزالتها يغير إطار القراءة في الجين.
14. واحدٌ مما يأتي يُعَدُّ من تبعات الانتقال:
    - أ . تتحرك الجينات من كروموسوم إلى آخر.
    - ب. يُنتِج مبلمر RNA جزيء mRNA.
    - جـ. يتفاعل جزيء mRNA مع الرايبوسوم لإنتاج بروتين.
    - د . يُقطع جزء من الكروموسوم، وينقلب، ثُمَّ يُعاد إدخاله.
15. العلاقة بين الطّفرات والتطور هي:
    - أ . الطّفرات تجعل الجينات أفضل.
    - ب. الطّفرات تنشئ أليلات جديدة.
    - جـ. تحدث الطّفرات في مراحل تطور مبكرة، ولكن ليس الآن.
    - د . لا توجد هناك علاقة بين التطور والطّفرات الوِراثيَّة.

أسئلة تحدٍّ

1. شريط قالب من DNA له التسلسل الآتي:

   3´ – CGTTACCCGAGCCGTACGATTAGG – 5´

   استخدم المعلومات في التعاقب لتحدد:
   - أ . تعاقب mRNA المتوقع لهذا الجين.
   - ب. تعاقب الأحماض الأمينية المتوقع لهذا الجين.
2. صف كيف تؤثر الطّفرات الآتية في البروتين النهائي. اذكر اسم الطَّفْرة ونوعها:

   الشريط القالب الأصلي:

   3´-CGTTACCCGAGCCGTAACGATTAGG-5´ . أ

   3´-CGTTACCCGAGCCGTAACGATTAGG-5´

   3´-CGTTACCCGATCCGTACGATTAGG-5´ .ب

   3´-CGTTACCCGAGCCGTTCGATTAGG-5´ .جـ
3. توقع ما إذا كان التّعبير الْجينيّ (بدءًا من استهلال الاستنساخ وحتى البروتين النهائي) سيكون أسرع في بدائيّات النّوى أم في حقيقيّات النّوى. علّل إجابتك.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع .www.ravenbiology.com لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™

الفصل 16

التّحكم في التّعبير الْجينيّ

Control of Gene Expression

مقدّمة

في الموسيقا، تعزف الآلات الموسيقية المختلفة الأجزاء الخاصة بها في أوقات مختلفة في أثناء المقطوعة الموسيقية. وتحدد المقطوعة الموسيقية أيّ الآلات تعزف في لحظة ما. كذلك الأمر بالنسبة إلى المخلوقات، حيث تعبر عن جيناتها المختلفة في أوقات مختلفة، وتقوم العلامات الجينية، المكتوبة في مناطق تنظيم DNA، بتحديد أيّ من الجينات ستكون نشطةً وفي أيّ وقت. توضّح الصّورة الجانبيّة «الانتفاخ» الممتد في كروموسوم ذبابة الفاكهة *Drosophila*، وهو يمثل الْجينات التي يجري التّعبير عنها بنشاط. موضوعنا في هذا الفصل هو التّعبير الْجينيّ وطرق التّحكم فيه.

موجز المفاهيم

16-1 التّحكم في التّعبير الْجينيّ

- يحدث التّحكم عادة على مستوى استهلال الاستنساخ.
- تتغير إستراتيجيات التّحكم في بدائيّات النّوى؛ لكي تتلاءم مع التغيرات الْبيئيّة.
- تهدف إستراتيجيات التّحكم في حقيقيّات النّوى إلى المحافظة على الاتزان الداخلي.

16-2 البروتينات المنظِّمة

- تستطيع البروتينات أنْ تتفاعل مَعَ DNA من خلال الأخدود الرئيس.
- تتفاعل مناطق ربط DNA في البروتين مع تعاقبات نوعية في DNA.
- تشترك كثير من البروتينات في احتوائها على موتيفات ربط DNA عدة شائعة.

16-3 التّنظيم في بدائيّات النّوى

- يمكن أن يكون التّحكم في الاستنساخ إيجابيًّا أو سلبيًّا.
- تعدّل بدائيّات النّوى التّعبير الْجينيّ استجابة للظروف الْبيئيّة.
- تُنَظَّم المنطقة الفعالة (أوبيرون) *lac* سلبيًّا عن طريق مثبط اللاكتوز *lac*.
- يمنع وجود الجلوكوز تحفيز المنطقة الفعالة *lac*.
- يتم التّحكم في المنطقة الفعالة لـ *trp* عن طريق مثبط *trp*

16-4 التّنظيم في حقيقيّات النّوى

- يمكن أن تكون عوامل الاستنساخ عامة أو نوعيّة.
- المحفزات والمعززات مواقعُ ارتباط لعوامل الاستنساخ.
- تصل مرافقات المنشطات والوسائط بين عوامل الاستنساخ ومبلمر *RNA* الثاني.
- يجمع معقد الاستنساخ الأشياء مع بعضها.

16 - 5 تركيب الكروماتين في حقيقيّات النّوى

- يمكن تحوير كلٍّ من *DNA* وبروتينات الهستون.
- تغير بعضُ منشطات الاستنساخ تركيبَ الكروماتين.
- تغير معقداتُ إعادة نمذجة الكروماتين تركيبَ الكروماتين أيضًا.

16 - 6 التنظيم بعد النسخ في حقيقيّات النوى

- بإمكان أنواع *RNAs* الصغير أنْ تؤثر في التّعبير الْجينيّ.
- بإمكان الوَصل البديل إنتاج بروتينات عدة من الجين نفسه.
- يغير التحرير *mRNA* الرّسول بعد النسخ
- يجب على *mRNA* أن ينتقل خارج النواة لغرض التّرجمة.
- يمكن التّحكم في استهلال التّرجمة.
- تحطيم *mRNA* الرّسول مُسيطر عليه.

16 - 7 تحطيم البروتين

- تُعلّم إضافة بروتين يوبيكوتين البروتينات للتحطيم.
- يحطّم جسيمُ تحطيمِ البروتين البروتيناتِ متعددةَ اليوبيكوتين.

1-16 التّحكم في التّعبير الْجينيّ

التّحكم في التّعبير الْجينيّ أساسيّ للمخلوقات جميعها. فهي تسمح لخلايا بدائيّات النّوى بالاستفادة من تغيرات الظّروف الْبيئيّة. وهي عملية مهمة في حقيقيّات النّوى متعددة الخلايا، حيث توجّه عمليتي التكوين الجنيني والمحافظة على الاتزان الداخلي.

يحدث التّحكم عادة على مستوى استهلال الاستنساخ

في الفصل السابق، عرفنا أن التّعبير الْجينيّ هو تحويل الطِّراز الْجينيّ إلى الطِّراز الظاهري- انسياب المعلومات من DNA لإنتاج بروتينات وظيفية تتحكم في الأنشطة الخلوية. ويمكننا رؤية أنّ التّحكم في هذه العملية يحدث في أيّ خطوة في الطريق. وفي الحقيقة، تحدث أمثلة التّحكم في معظم الخطوات. ومن أكثر المواضع منطقية للتحكم في هذه العملية، مع ذلك، هي الخطوة الأولى؛ إنتاج mRNA من DNA عن طريق الاستنساخ.

يمكن السيطرة على عملية الاستنساخ نفسها في أيّ خطوة، ولكن البداية هي أكثر المواضع منطقية. وعلى الرّغم من أنّ الخلايا لا تتصرف بطرق تتوافق مع منطقية الإنسان، فإن التّحكّمَ في استهلال الاستنساخ شائعةٌ.

يُعَدُّ مبلمر RNA مفتاح عملية الاستنساخ، ويجب أنْ يكون لديه مدخل إلى DNA ويستطيع الارتباط مع محفِّز الجين؛ لكي يبدأ الاستنساخ. تعمل **البروتينات المنظمة Regulatory proteins** على تعديل قدرة مبلمر RNA من أجل الارتباط بالمحفِّز. إنّ فكرة التّحكم في وصول مبلمر RNA إلى المحفِّز موجودة لدى حقيقيّات النّوى وبدائيّات النّوى مع اختلافات في التفاصيل كما سنرى.

ترتبط هذه البروتينات المنظمة مع تعاقب نيكلوتيدات نوعي على DNA طوله بين 10-15 نيوكليوتيدًا. (حتى أكبر بروتين منظم، له «موطئ قدم»، أو منطقة ارتباط، طولها 20 نيوكليوتيدًا تقريبًا). ولقد وصف مئات من هذه التعاقبات من النيوكليوتيد المنظمة، وكل منها يعمل بوصفه موقعًا لارتباط بروتين معين قادر على التّعرّف إلى التعاقب. ويكون ارتباط البروتينات المنظمة إما لتسد طريق *blocks* الاستنساخ باعتراض طريق مبلمر RNA، أو لتحفز *stimulate* الاستنساخ بتسهيل ارتباط مبلمر RNA بالمحفِّز.

تتغير إستراتيجيات التّحكم في بدائيّات النّوى؛ لكي تتلاءم مع التغيرات الْبيئيّة

يتم التّحكم في التّعبير الْجينيّ في بدائيّات النّوى بطرق تختلف عن تلك الموجودة في حقيقيّات النّوى. لقد تشكلت خلايا بدائيّات النّوى بعملية التطور، بحيث تنمو، وتنقسم بأقصى سرعة ممكنة تمكنها من استغلال الموارد العابرة. وتستطيع بدائيّات النّوى أنْ تقلب البروتينات بسرعة تسمح للخلية بالاستجابة للتغيرات التي تحدث في البيئة بسرعة، وذلك بتغيير أنماط التّعبير الْجينيّ.

فالوظيفة الرّئيسة للتحكم في الجينات، في بدائيّات النّوى، هي تعديل أنشطة الْخليّة بحسب البيئة المحيطة بها. والتغيرات في التّعبير الْجينيّ تغير الأنزيمات الموجودة استجابة لكميات الغذاء المتوافر وأنواعه وكمية الأكسجين. هذه التغيرات جميعها منعكسة، وتسمح للخلية بضبط مستويات الأنزيمات للأعلى أو للأسفل وَفْق تغيرات البيئة.

تهدف إستراتيجيات التّحكم في حقيقيّات النّوى إلى المحافظة على الاتزان الداخليّ

في المقابل، شكل التطور خلايا المخلوقات متعددة الخلايا، بحيث تكون محمية من التغيرات العابرة في البيئة المحيطة بها. لذا، فإنّ معظم المخلوقات تعيش في ظروف ثابتة لا تتغير. بالتأكيد، يُعدّ **الاتزان الداخلي Homeostasis** -المحافظة على بيئة داخلية ثابتة- لدى كثيرين السمة المميزة للمخلوقات متعددة الخلايا. وتقوم الخلايا بالاستجابة للإشارات الواردة في البيئة القريبة منها (مثل الهرمونات وعوامل النمو) بأن تغير التّعبير الْجينيّ، وبهذا العمل تشارك في تنظيم الجسم كاملًا.

تعوض بعض التغيرات في التّعبير الْجينيّ عن التغيرات في الحالة الفسيولوجية للجسم. بعض التغيرات يتوسط عملية اتخاذ القرارات المتعلقة بتكوين الجسم، والتأكد من التّعبير الصحيح عن الجينات في الخلايا المناسبة في الوقت المناسب في أثناء التكوين الجنيني. سنتناول التفاصيل في الفصول اللاحقة، ولكن يمكننا الآن القول ببساطة: إن نمو المخلوقات متعددة الخلايا وتطوّرها يترتب عليه تعاقب من التفاعلات الكيميائية الحيوية، كلّ منها يُسَرِّعه أنزيمات معينة. وما إنْ يحدث تغير معين في التكوين الجنيني، فإنّ نشاط هذه الأنزيمات يتوقف؛ مخافة أنْ تقوم بتعطيل الأحداث التي تأتي بعد ذلك.

لإنتاج هذا التتابع من الأنزيمات، تُستنسخ الجينات بتأنٍّ وبترتيب محدد، كلّ منها محدد بمدة زمنية، متبعة بذلك برنامجًا وراثيًّا ثابتًا قد يؤدي حتى إلى **موت الْخليّة المبرمج Apoptosis**. إنّ التّعبير الْجينيّ، الذي يعمل لمرة واحدة، والذي يحدث للجينات التي تقود برنامج التكوين الجنيني، مختلف في الأساس عن التكيفات الأيضيّة المنعكسة التي تقوم بها خلايا بدائيّات النّوى استجابة للبيئة. ففي المخلوقات متعددة الخلايا جميعها، تخدم التغيرات في التّعبير الْجينيّ الذي يحدث في خلايا معينة، حاجة المخلوق بشكل كامل، مفضلة ذلك على بقاء بعض الخلايا المنفردة.

تستخدم وحيدات الْخليّة في حقيقيّات النّوى آلية تحكم مختلفة عن تلك الموجودة في بدائيّات النّوى. إذ إن حقيقيّات النّوى جميعها لديها نوى محاطة بغشاء، وتستخدم آليات متشابهة لتكثيف DNA على شكل كروموسوم، ولها آلية التّعبير الْجينيّ نفسها، وكل ذلك يختلف عن تلك الموجودة في بدائيّات النّوى.

عادة، يكون التّحكم في التّعبير الْجينيّ على مستوى استهلال الاستنساخ. تؤثر البروتينات المنظمة التي تستطيع أن ترتبط مع مواقع نوعية على DNA في ارتباط مبلمر RNA مع المحفِّزات. تختلف حقيقيّات النّوى عن بدائيّات النّوى في تفاصيل العملية.

2-16 البروتينات المنظِّمة

إن قدرة بعض البروتينات على الارتباط مع تعاقبات تنظيم نوعية specific على DNA تشكل الآلية الأساسية للتنظيم الْجينيّ، أيّ القدرة الأساسية التي تجعل التّحكم في الاستنساخ ممكنًا. ولفهم الكيفية التي تتحكم من خلالها الْخليّة في التعبير الْجينيّ، من الضروري أولًا أنْ نأخذ صورة واضحة عن العملية الجزيئية للتعرف.

تستطيع البروتينات أنْ تتفاعل مع DNA من خلال الأخدود الرئيس

في السابق، اعتقد علماء البيولوجيا الجزيئية أنه يجب انفكاك حلزون DNA حتى يستطيع البروتين أنْ يرتبط ويميِّز بين تعاقب DNA وآخر. ولقد رأوا أنّ هذه هي الطريقة الوحيدة التي يستطيع من خلالها البروتين المنظم الدخول إلى الروابط الهيدروجينية بين أزواج القواعد. نعلم الآن ضرورة انفكاك التفاف الحلزون؛ لأنّ البروتينات ترتبط مع السطح الخارجي لـ DNA حيث تكون أطراف الأزواج القاعدية مكشوفة.

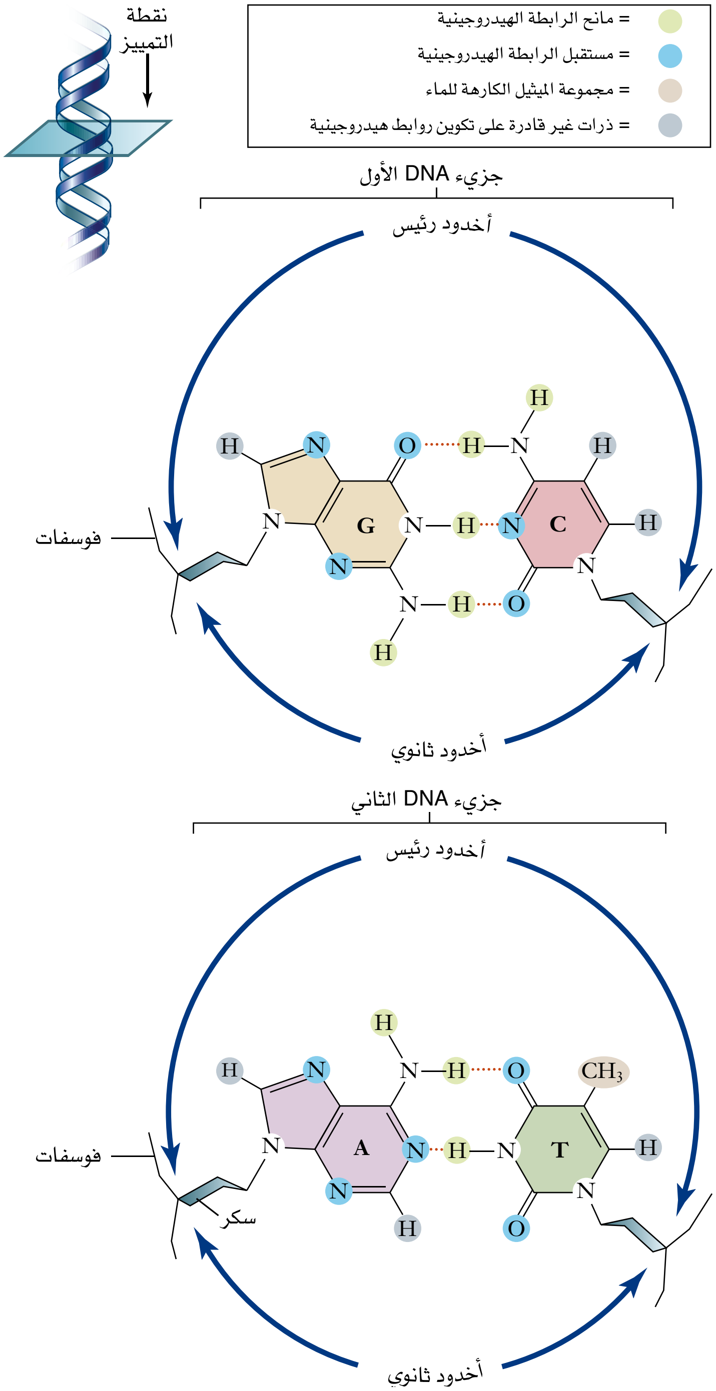
يكشف الفحص المتأني لجزيء DNA عن أخدودين حلزونيين ملتفين حول الجزيء المزدوج، واحد أعمق من الآخر. وتكون النيوكليوتيدات المانحة والمستقبلة للروابط الهيدروجينية والموجودة في الأخدود العميق، المسمى **الأخدود الرّئيس**، مكشوفة والوصول إليها سهلٌ. ويكون نمط الروابط المخلّق بين هذه المجموعات الكيميائية مميزًا وفريدًا لكلّ من ترتيبات الأزواج القاعدية الأربعة المحتملة، ما يجعل قراءة تعاقب DNA عن طريق البروتين الذي يحضنه الأخدود أسرع (الشكل 16-1).

تتفاعل مناطق ربط DNA في البروتين مع تعاقبات نوعية في DNA.

إن مجالَ تعارف DNA مع البروتين مدارُ بحث نشط. لغاية الآن، تم تحليل تركيب أكثر من 30 بروتينًا منظمًا ودراستها. وعلى الرّغم من أنّ كلّ بروتين فريد في تفاصيله الدقيقة، إلا أنّ الأجزاء البروتينية التي ترتبط مع DNA تكون أقل اختلافًا بشكل كبير. توظف هذه البروتينات جميعها **موتيفات ربط DNA DNA-binding motif** تقريبًا. والموتيفُ، كما وصف في (الفصل الـ3)، شكلٌ ثلاثي الأبعاد يوجد لدى كثير من البروتينات. تشترك موتيفات ربط DNA في قدرتها على التفاعل مع تعاقبات محددة من القواعد، وعادة من خلال الأخدود الرّئيس للحلزون المزدوج.

تعدّ موتيفات ربط DNA التركيب الرّئيس داخل منطقة (حقل) ربط DNA لتلك البروتينات. وتعدّ هذه المنطقة الجزء المتميز وظيفيًّا في البروتين الضروري للارتباط مع DNA بصورة نوعية التعاقب. تحتاج البروتينات المنظمة إلى القدرة على الارتباط مع جهاز الاستنساخ، الذي يتم عن طريق مناطق أخرى منظِّمة.

لاحظ أن البروتينين اللذين يشتركان في منطقة ربط DNA نفسها لا يرتبطان بالضرورة مع تعاقب DNA نفسه. ويَظهر أنّ الشبه في موتيفات ربط DNA يكون في شكلهما ثلاثي الأبعاد، وليس بتفاصيل التلامس النوعي مع DNA.

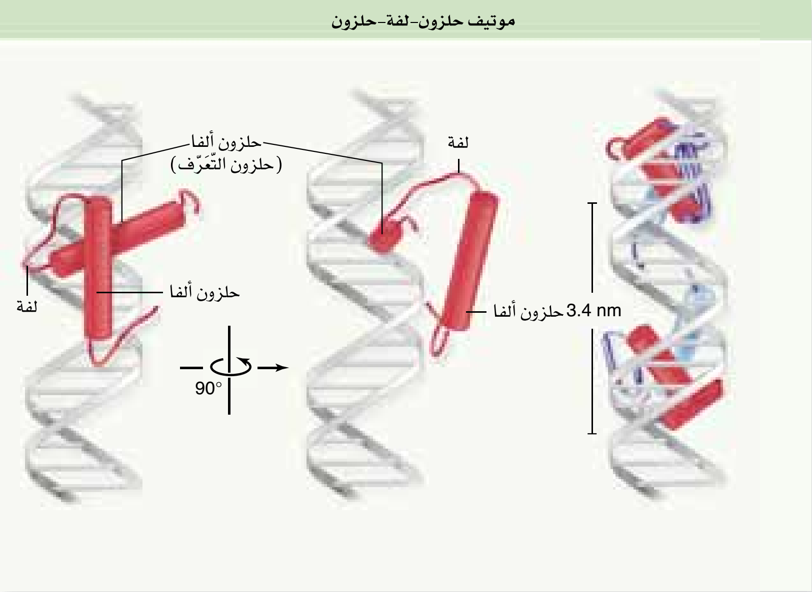


الشكل 16-1

قراءة الأخدود الرّئيس لـ DNA. بالنظر إلى الأسفل نحو الأخدود الرّئيس في حلزون DNA، يمكننا رؤية حواف القواعد تبرز في داخل الأخدود. كلّ من الأربعة ترتيبات المحتملة لأزواج القواعد (يظهر ترتيبان في الشكل) تَمُدُّ طقمًا فريدًا من المجموعات الكيميائية داخل الأخدود، يشار إليها في الرسم بألوان مختلفة. يستطيع البروتين المنظم التعرف إلى تنظيم أزواج القواعد من خلال صفاتها المتميزة.

الشكل 16-2

موتيفات ربط DNA الرئيسة. يظهر في الشكل عدد من موتيفات ربط DNA الشائعة، ورسمت لتمثل تفاعلها مع DNA. أ. موتيف حلزون-لفة-حلزون يظهر مرتبطًا مع DNA باستخدام حلزون ألفا واحد، وهو حلزون التّعرّف، الذي يتفاعل مع الأخدود الرّئيس، ويقوم الحلزون الآخر بتثبيت حلزون التّعرّف. تكون البروتينات التي لديها هذه الموتيفات على شكل ثنائيات، لها تحت وحدتين متطابقتين، ويحتوي كلّ منهما على موتيف ربط DNA. تكون نسختا الموتيف (الحمراء) مفصولتين بمسافة قدرها 3.4 نانومترات، وهي بشكل دقيق مسافة لفة واحدة من حلزون DNA، ما يسمح للبروتينات المنظمة بالدخول إلى أخدودين رئيسين في DNA. **ب.** موتيفات المنطقة المتجانسة شائعة في البروتينات التي تنظم التكوين الجنيني، وتشترك في تشابه تركيبي مع حلزون-لفة-حلزون كما في (أ). **ج.** موتيف أصبع الزنك وله حلزونا ألفا يرتبطان مع أخدود رئيس. تعمل موتيفات ربط DNA بوصفها أصابع يد تمسك بـ DNA. **د.** يعمل زمام (سحاب) لوسين المنزلق على تثبيت تحت الوحدتين ضمن بروتين متعدد تحت الوحدات، ويسمح لمناطق حلزون ألفا أن تتفاعل مع DNA.



أ.

تشترك كثير من البروتينات في احتوائها على موتيفات ربط DNA عدة شائعة

وُصِف عدد محدود من موتيفات ربط DNA الشائعة التي وجدت في أنواع كثيرة من البروتينات المختلفة. سوف نستعرض بالتفصيل أربعة من أكثر موتيفات ربط DNA انتشارًا؛ كي نتعرف إلى طريقة ارتباط البروتينات مع DNA.

موتيف حلزون – لفة- حلزون

أكثر موتيفات ربط DNA شيوعًا هو **حلزون–لفة–حلزون Helix-turn-helix** والمركّب من قطعتين من حلزون ألفا α مربوطتين بقطعة غير حلزونية "اللفة" (الشكل 16-2أ) ومنذ أن تم التّعرّف إلى موتيف حلزون-لفة-حلزون بوصفه أول موتيف، تم التّعرّف إليه منذ ذلك الوقت في المئات من بروتينات ربط DNA.

وبالنظر عن كثب إلى تركيب موتيف حلزون-لفة-حلزون، سترى كيف تتفاعل البروتينات التي تحتوي على مثل هذه الموتيفات مع DNA. ترتبط القطعتان الحلزونيتان مع بعضهما، بحيث تكونان عموديتين على بعضهما. وعندما يقترب هذا الموتيف من DNA، ترتبط إحداهما (وتُسمّى "حلزون التّعرّف" *Recognition helix*) مع الأخدود الرّئيس بشكل محكم، في حين تبرز الأخرى خارج DNA لتضمن تثبيت حلزون التّعرّف بالوضع الصحيح.

توجد معظم تعاقبات DNA المنظمة التي يتم التّعرّف إليها من قِبَل موتيف حلزون-لفة-حلزون على شكل أزواج متناظرة. ترتبط هذه التعاقبات مع بروتينات تحتوي على اثنين من موتيف حلزون–لفة–حلزون، وتكون المسافة بين الوحدتين 3.4 نانومترات (nm) وهي المسافة المطلوبة للفة واحدة لحلزون DNA (الشكل 16-2أ). وبوجود موقعي ربط DNA فإنّ ذلك يضاعف من منطقة التلامس بين البروتين و DNA ، ويعزز من قوة الترابط بينهما بشكل كبير.

موتيف المنطقة المتجانسة

هناك مجموعة خاصة من موتيفات حلزون-لفة-حلزون هي **المنطقة المتجانسة Homeodomain**، التي تؤدي دورًا كبيرًا في التكوين الجنيني في عدد كبير من أنواع المخلوقات حقيقيّات النّوى، ومن ضمنها الإنسان. اكتُشف هذا الموتيف عندما بدأ الباحثون يصفون طقمًا من الطفرات الذاتية في الدروسوفيلا (طفرة تسبب استبدال جزء من الجسم مكان جزءٍ آخر). وقد وجدوا أنّ الجينات الطافرة تشفّر بروتينات منظمة. تستهل هذه البروتينات عادة مراحل رئيسة من التكوين الجنيني عن طريق الارتباط مع جينات تشكل نقاط تحكم. حُلّل أكثر من خمسين بروتينًا منظمًا، وجميعها تحتوي على منطقة فيها 60 حامضًا أمينيًّا متطابقًا تقريبًا سميت المنطقة المتجانسة *Homeodomain* (الشكل 16-2ب). ويحتوي أكثر جزء محافظ في المنطقة المتجانسة على موتيف حلزون–لفة–حلزون. أما الجزء الآخر من المنطقة المتجانسة فيشكل حلزونين من هذا الموتيف.

موتيف أصبع الزنك

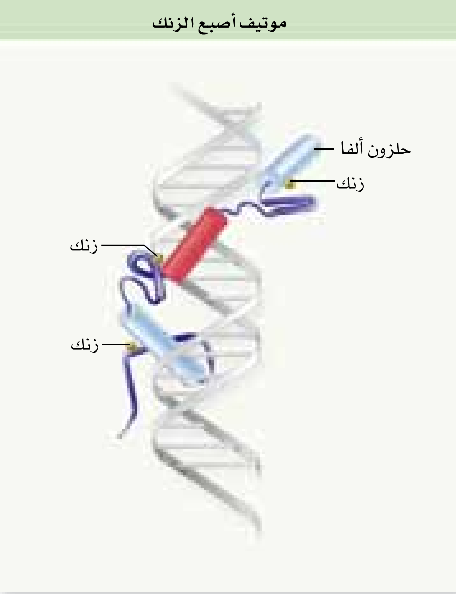
هناك نوع آخر من الموتيفات التي ترتبط مع DNA ، وتستخدم ذرة أو أكثر من الزنك لتنسق ارتباط البروتين مع DNA. وتوجد هذه الموتيفات التي تُسمّى **أصابع الزنك Zinc fingers** (الشكل 16-2ج)، بأشكال عدة في شكل واحد منها، ترتبط فيه ذرة الزنك، بين قطعة حلزون ألفا α وقطعة صفائح بيتا المثناة (الفصل الثالث) حتى تتلاءم قطعة الحلزون مع الأخدود الرّئيس في DNA.

عادة، يكون هذا النوع من الموتيفات على هيئة تجمعات، حيث تفصل صفائح بيتا بين القطع الحلزونية التي تلامس كلّ منها أخدودًا رئيسًا. وكلما زاد عدد ذرات الزنك، زادت قوة الربط بين البروتين و DNA. وفي أشكال أخرى من موتيفات الزنك، تحلّ قطع حلزونية مكان صفائح بيتا.

موتيف زمام (سحّاب) لوسين المنزلق

في نوع آخر من موتيفات ربط DNA، تتعاون تحت وحدتي بروتين مختلفتين لتصنعا موقع ربط DNA وحيدًا. ويتطور هذا الموتيف، عندما يرتبط جزء من إحدى تحت الوحدتين يحتوي على أحماض أمينية عدة غير محبة للماء (عادة لوسين) مع منطقة مماثلة من تحت الوحدة الأخرى. يثبت هذا الارتباط تحت الوحدتين مع بعضهما عند تلك المنطقة مع بقائهما منفصلتين عند المناطق الأخرى. ويُسمّى هذا الموتيف

ب.



ج.

د.

زمام (سحّاب) **لوسين المنزلق Leucine zipper**؛ لإنه يشبه حرف Y حيث يكوّن الذراعان المناطقَ الحلزونيةَ التي تتناسب مع الأخدود الرّئيس في DNA (الشكل 16-2 د). ولأن تحت الوحدتين تسهمان بمناطق حلزونية مختلفة في الموتيف، فإنّ سحّاب لوسين يسمح بمرونة أكبر في التّحكم بالتعبير الْجينيّ.

يجب أنْ يكون لدى البروتينات المنظمة القدرة على الارتباط مع DNA لتؤثر في الاستنساخ. تحتوي هذه البروتينات جميعها على طقم صغير نسبيًا من موتيفات ربط DNA الشائعة. تشكل هذه الموتيفات الموقع النشط من مناطق ربط DNA، ويرتبط جزء آخر من البروتينات المنظمة مع جهاز الاستنساخ.

3-16 التّنظيم في بدائيّات النّوى

يمكن الكشف عن تفاصيل التّنظيم بفحص الآلية التي تستخدمها بدائيّات النّوى للتحكم في استهلال الاستنساخ. تشترك بدائيّات النّوى وحقيقيّات النّوى في كثير من الخصائص الرّئيسة، إلا أنّ هناك اختلافات عميقة في التفاصيل. وسوف نناقش لاحقًا أنظمة حقيقيّات النّوى والتركيز على كيفية اختلافها عن أنظمة بدائيّات النّوى الأبسط.

يمكن أنْ يكون التّحكم في الاستنساخ إيجابيًا أو سلبيًا

يكون التّحكم في استهلال الاستنساخ إيجابيًّا أو سلبيًّا. فأما **التّحكم الإيجابيّ Positive control** فيكون بزيادة تكرار الاستهلال، في حين يكون **التّحكم السّلبيّ Negative control** بنقصان تكرار الاستهلال. ويتم تنظيم كلّ نوع من أنواع التّحكم عن طريق بروتينات منظمة، بحيث يكون تأثيرها معاكسًا لبعضها.

التّحكم السّلبيّ عن طريق المثبطات

يقوم بالتوسط في التّحكم السّلبيّ بروتينات تُسمّى **المثبطات Repressors**. تُسمّى المواقع المنظمة على DNA التي ترتبط بها بروتينات المثبطات، **المُشغّلات Operators** وبذلك تمنع استهلال الاستنساخ أو تقلل منه. لذا، فهي تعمل كعوائق الطرقات لكي تمنع مبلمر RNA من الاستهلال بفعالية.

لا تعمل المثبطات بمفردها، فكل منها يستجيب لجزيئات نوعية مؤثرة. يمكن أنْ يغيِّر ارتباط المؤثرات من شكل الْمُثبِّط الفراغي من أجل تعزيز أو إنهاء ارتباطها مع DNA. البروتينات الْمُثَبِّطة عبارة عن بروتينات اللوستيرية؛ أيّ لديها مواقع نشطة تستطيع من خلالها الارتباط مع DNA، ولها أيضًا مواقع منظمة ترتبط عن طريقها مع المؤثرات. يغير الارتباط شكل البروتينات اللوستيرية، كما وُصف في (الفصل الـ 6).

التّحكم الإيجابيّ عن طريق المنشطات

يتم التوسط في التّحكم الإيجابيّ من خلال مجموعة أخرى من بروتينات منظمة واللوستيرية تُسمّى **المنشطات Activators** التي تستطيع الارتباط مع DNA لتحفز استهلال الاستنساخ. تعزز هذه المنشطات من ارتباط مبلمر RNA مع المحفِّز لزيادة مستوى استهلال الاستنساخ.

تعدّ المنشطات المضادات المنطقية والفيزيائية للمثبطات. ويمكن أنْ يعزّز الجزيء المؤثر ارتباط المنشطات أو يحدّ منه.

تعدّل بدائيّات النّوى التّعبير الْجينيّ استجابة للظروف الْبيئيّة

تؤدي التغيرات الْبيئيّة التي تواجهها بدائيّات النّوى والبكتيريا القديمة إلى تغييرات في التّعبير الْجينيّ غالبًا. وبشكل عام، تستجيب الجينات التي تشفِّر البروتينات التي تعمل في مسارات الهدم (تحطيم الجزيئات) بشكل معاكس للجينات التي تشفر البروتينات التي تعمل في مسارات البناء (بناء الجزيئات).

في المناقشة القادمة، سنصف أنزيمات مسار الهدم التي تنقل سكر اللاكتوز وتستهلكه. وسنصف لاحقًا مسار البناء الذي يصنع الحمض الأميني تربتوفان.

كما ذُكر في الفصل السابق، تنتظم جينات بدائيّات النّوى غالبًا في منطقة فعالة (أوبيرون)، وهي جينات عدة تشكل جزءًا من وحدة استنساخ تحت مفردة، ولديها محفِّز وحيد. وتنتظم الجينات اللازمة للمسار الأيضي نفسه غالبًا بالطّريقة نفسها. فالبروتينات الضرورية لاستهلاك اللاكتوز تُشَفَّر عن طريق **المنطقة الفعالة *lac* operon *lac*** وأما البروتينات الضرورية لتصنيع تربتوفان فتشفر عن طريق **المنطقة الفعالة *Trp* operon *Trp***.

استقصاء

ما مصلحة البكتيريا من وراء ربط جينات عدة، لها مُنتَجات تسهم في المسار الكيميائي الحيوي نفسه، في منطقة فعالة واحدة؟

التحفيز والتثبيط

إذا واجهت البكتيريا اللاكتوز، فإنها تبدأ بتصنيع الأنزيمات اللازمة لاستهلاكه. وفي حال عدم وجود اللاكتوز، فليس هناك حاجة إلى صناعة هذه البروتينات. لذا، نقول: إن صناعة البروتينات حُفِّزت *Induced* بوجود اللاكتوز. ولهذا، يحدث **التحفيز Induction** عندما تُنتَج الأنزيمات التابعة لمسار معين استجابة لوجود المادة الأساس.

عند وجود تربتوفان في البيئة المحيطة في الْخليّة، لا داعي لأنْ تصنع الْخليّة البكتيرية الأنزيمات اللازمة لصناعة تربتوفان. وإذا لم يتوافر تربتوفان فإنّ الْخليّة تبدأ بعمل هذه الأنزيمات. يحدث **التثبيط Repression** عندما لا تقوم البكتيريا القادرة على بناء أنزيمات الصناعة الحيوية بإنتاجها. في حالتي التحفيز أو التثبيط، تضبط الْخليّة البكتيرية نفسها لإنتاج الأنزيمات الأمثل للبيئة المحيطة بها.

التّحكم السّلبيّ

لا يكون مجرد معرفة أنّ مستوى التّحكم في التّعبير الْجينيّ يكون على مستوى استهلال الاستنساخ كافيًا لكي يخبرنا عن طبيعة هذا التّحكم- فقد يكون سلبيًّا أو إيجابيًّا. فعلى السطح، قد يظهر التثبيط سلبيًّا والتحفيز إيجابيًّا؛ غير أنه في حالتي المنطقة الفعالة *lac* و *trp*، يكون التّحكم سلبيًّا عن طريق البروتين الْمُثَبِّط. والسبب هو أن لدى البروتينات المؤثرة تأثيرات على الْمُثَبِّط في عملية التحفيز معاكسة لتلك المؤثرات الموجودة في التثبيط.

حتى تعمل كلتا الآليتين، تؤثر العوامل الْبيئيّة ممثلة في لاكتوز وتربتوفان المناسب في الجين المنظَّم. ففي حالة تحفيز المنطقة الفعالة *lac*، يجب على اللاكتوز أنْ **يمنع prevent** البروتين الْمُثَبِّط من الارتباط مع التعاقب المنظم له. وفي حالة تثبيط *trp*، في المقابل، يجب أنْ يؤدي وجود تربتوفان إلى ارتباط البروتين الْمُثَبِّط بتعاقب DNA المنظِّم له.

تعدّ هذه الاستجابات متعاكسة؛ لأنّ حاجات الْخليّة معاكسة في مسارات البناء لتلك في مسارات الهدم. وسوف تتناول كلّ مسار بالتفصيل في الأجزاء القادمة؛ لنرى كيف تسمح تفاعلات البروتين مع DNA للخلية بالاستجابة لعوامل البيئة.

تُنَظَّم المنطقة الفعالة *lac* سلبيًا عن طريق مثبط *lac*

اكتُشف التّعبير الْجينيّ للمنطقة الفعالة *lac* وتوضيحه من خلال العمل الرائد لجاك مونود وفرانسوا جاكوب. تتكون المنطقة الفعالة *lac* من مجموعة جينات تشفِّر أنزيمات تعمل في مسار استهلاك اللاكتوز، وهي: محلل بيتا جلاكتوسايد (بيتا- جالاكتوسايديز) β-galactosidase (*lacZ*)، **ومنفذ لاكتوز** (لاكتوزبيرمييز) lactose permease (*lacY*)، ومضيف الأستيل للاكتوز (لاكتوز ترانس أسيتيليز) lactose transacetylase (*lacA*)، إضافة إلى الأجزاء المنظمة والضرورية للتحكم في تعبير هذه الجينات (الشكل 16-3). إضافة إلى ذلك، فإنّ جين مثبط اللاكتوز (*lacI*) متصل مع باقي المنطقة الفعالة *lac* . لذا، يُعَدُّ جزءًا من المنطقة الفعالة على الرغم من وجود محفِّز خاص به. ويُعَدّ ترتيب مناطق التّحكم في المنطقة الفعالة أعلى التيار للمنطقة المُشفِّرة تقليديًّا في معظم المناطق الفعالة لبدائيات النّوى، إلا أنّ الْمُثَبِّط المتصل ليس كذلك.

عمل الْمُثَبِّط

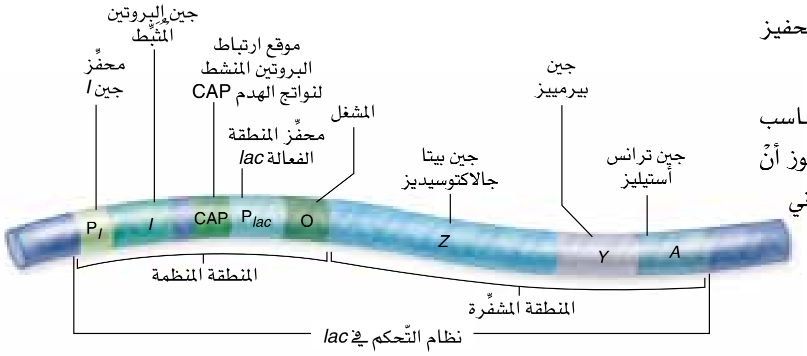
يتم التّحكم في عملية استهلال الاستنساخ في المنطقة الفعالة *lac* عن طريق مثبط lac. يرتبط الْمُثَبِّط بالمشغل الملاصق للمحفِّز (الشكل 16-4أ). يؤدي هذا الارتباط إلى منع مبلمر RNA من الارتباط بالمحفِّز. وتُعَدّ عملية الارتباط هذه حساسة لوجود اللاكتوز: حيث يرتبط الْمُثَبِّط مع DNA في غياب اللاكتوز، ولا يرتبط مع DNA عند وجود اللاكتوز.

تفاعل الْمُثَبِّط مع المؤثر

يرتبط مثبط *lac* في غياب اللاكتوز مع المشغل ما يؤدي إلى تثبيط المنطقة الفعالة (الشكل 16 - 4أ). ويربط المؤثر الذي هو أحد نواتج التغيرات الأيضة للاكتوز، ويدعى ألولاكتوز الذي يُنْتَج عند وجود اللاكتوز ألولاكتوز مع الْمُثَبِّط، ويغير شكله، فلا يعدو بمقدوره الارتباط مع المشغل (الشكل-16 4ب)، ويبدأ تحفيز المنطقة الفعالة.

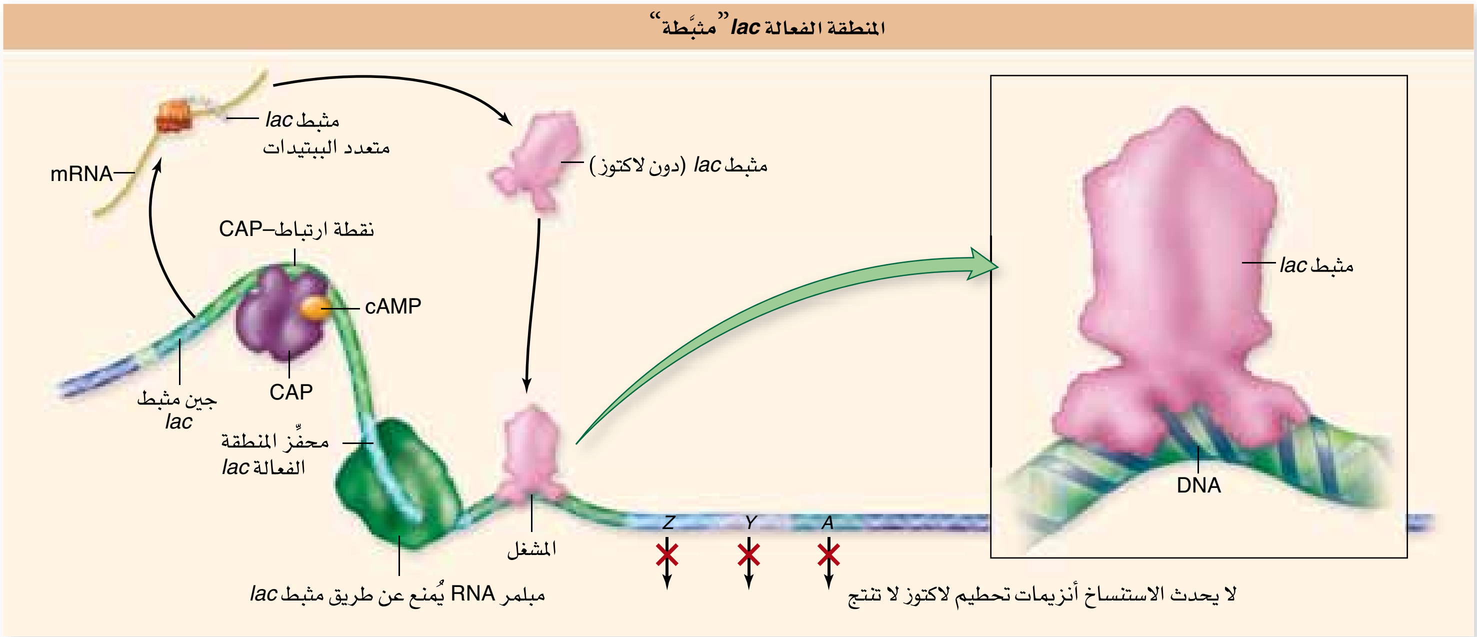
عندما ينخفض مستوى لاكتوز، لا يعود ألولاكتوز موجودًا للارتباط مع الْمُثَبِّط، ما يسمح للمثبط بالارتباط مع DNA مرة أخرى. لذا، فإنّ نظام التّحكم السّلبيّ عن طريق مثبط *lac* ومؤثره؛ أيْ ألولاكتوز، يسمح للخلية بالاستجابة للتغير في مستويات لاكتوز في البيئة المحيطة.

عند غياب لاكتوز، يعبَّر عن المنطقة الفعالة *lac* بمستويات منخفضة. وعند توافره، يُنقل إلى داخل الْخليّة، وإنتاج كميات كافية من ألولاكتوز، وذلك يؤدي إلى تحفيز المنطقة الفعالة.

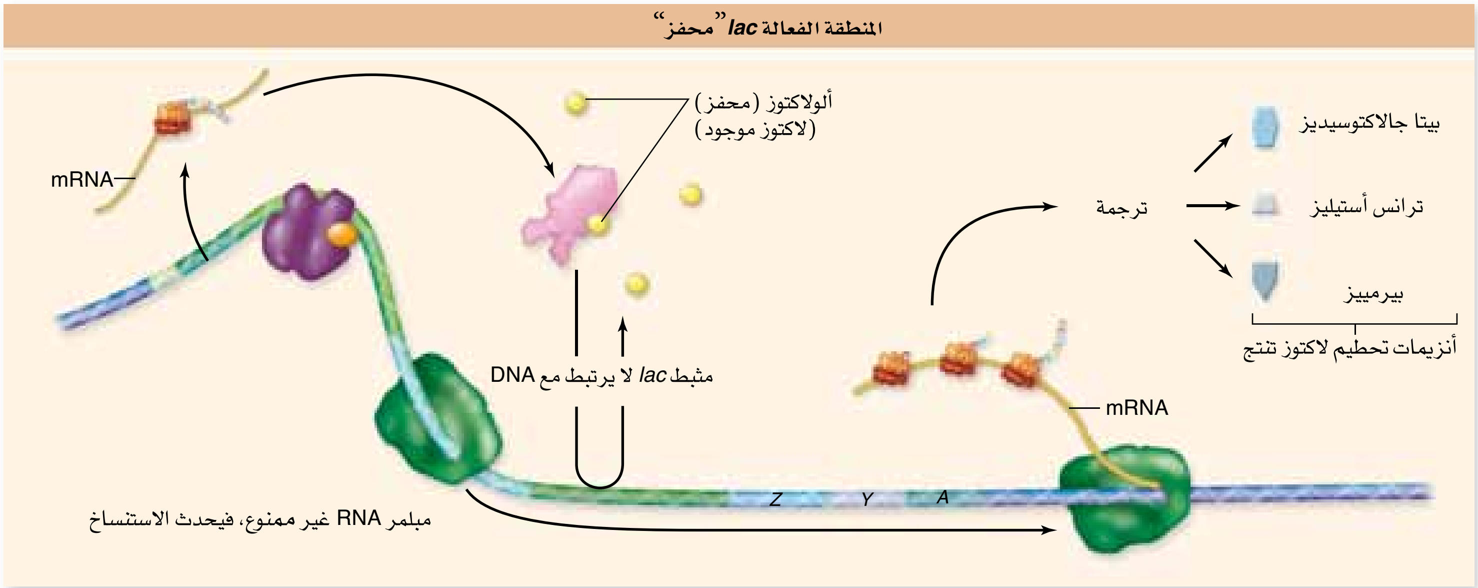


الشكل 16-3

أجزاء *LAC* في كروموسوم *Escherichia coli*. تتألف المنطقة الفعالة *lac* من محفِّز، ومشغل، وثلاثة جينات (*lac Z, Y,A*) تشفّر للبروتينات اللازمة لأيض اللاكتوز. إضافة إلى ذلك، هناك موقع مخصص لارتباط البروتين المنشط لنواتج الهدم (CAP) الذي يؤثر في ارتباط مبلمر RNA مع المحفِّز. يشفر الجين *I* للبروتين الْمُثَبِّط الذي سيرتبط مع المشغل، ويمنع استنساخ جينات *lac*.



أ.



ب.

الشكل 16–4

تحفيز المنطقة الفعالة *LAC*. **أ**. مثبط *lac*. حيث إن الْمُثَبِّط يملأ الأخدود الرّئيس لحلزون DNA، لا يستطيع مبلمر RNA الارتباط بشكل كامل مع المحفِّز، فيُحجب الاستنساخ. عندما يرتبط بروتين الْمُثَبِّط بموقع المشغل، فإنّ المنطقة الفعالة *lac* تصبح مغلقة (مثبطة). ولأنّ موقعي المحفِّز والمشغل متداخلان، فإنّ مبلمر RNA والْمُثَبِّط لا يستطيعان الارتباط والعمل بشكل متزامن، وليس بمقدور سيارتين الوقوف في موقف سيارة واحد. **ب**. يتم استنساخ (تُحفز) المنطقة الفعالة *lac* عندما يرتبط البروتين المنشط لنواتج الهدم، وعندما لا يرتبط الْمُثَبِّط. يغير ارتباط ألولاكتوز شكل الْمُثَبِّط الفراغي، بحيث لا يستطيع الارتباط مع موقع المشغل، ويمنع نشاط مبلمر RNA.

يمنع وجود الجلوكوز تحفيز المنطقة الفعالة *lac*

إنّ التثبيط عن طريق **الجلوكوز Glucose repression** استخدام تفضيلي للجلوكوز على السّكّريّات الأخرى مثل لاكتوز. فإذا تم تنمية البكتيريا بوجود الجلوكوز واللاكتوز، فإن المنطقة الفعالة *lac* لاتُحفّز. ولكن عند استهلاك كامل الجلوكوز، تُحفّز المنطقة الفعالة *lac*، ما يجعل الْخليّة تستخدم اللاكتوز مصدرًا للطاقة.

وعلى الرّغم من استخدام تسمية التثبيط عن طريق الجلوكوز، فإن هذه الآلية تستخدم بروتينًا منشطًا بمقدوره أنْ يحُثّ على الاستنساخ من مناطق فعالة هدمية عدة، من ضمنها المنطقة الفعالة lac. هذا المنشط هو البروتين **المنشط لنواتج الهدم Catabolite activator protein (CAP)** وهو عبارة عن بروتين له مؤثر هو cAMP. ويُسمّى هذا البروتين أيضًا **البروتين المستجيب لـ cAMP response protein (CRP) cAMP**؛ لأنه يرتبط بـ cAMP،

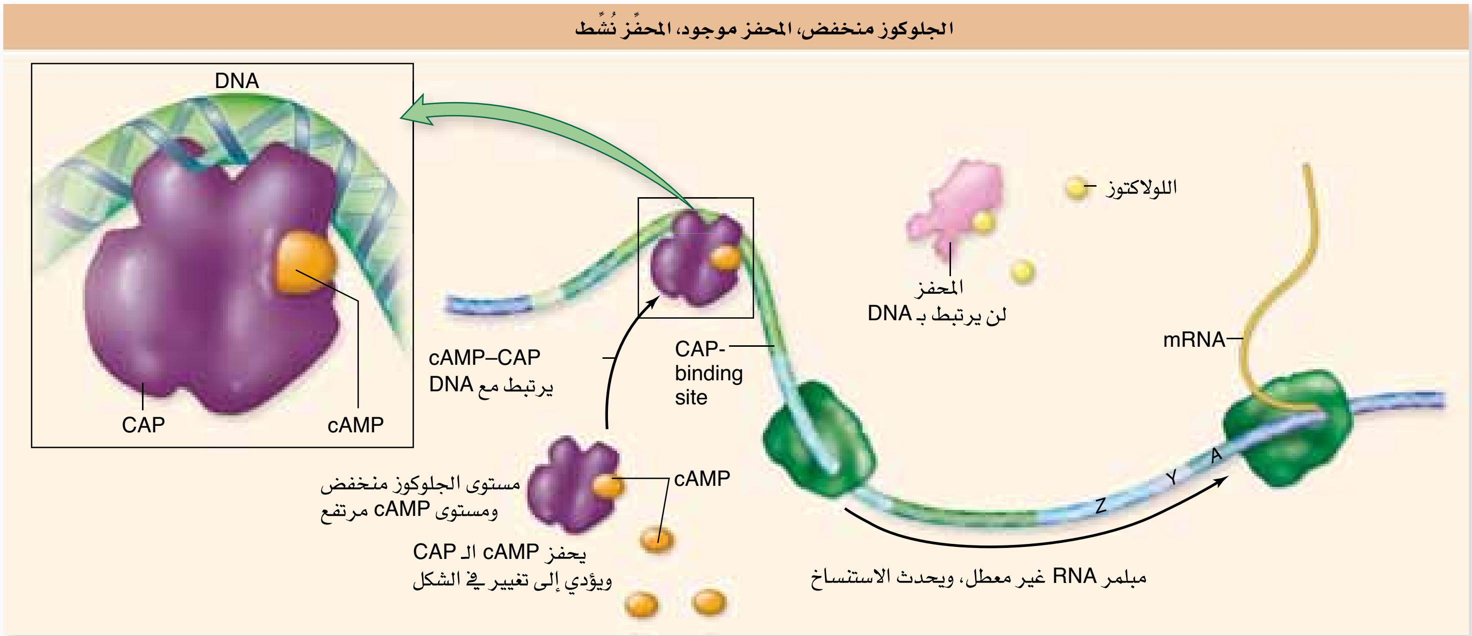
ولكننا سوف نستخدم الرمز CAP لكي نؤكد دوره بوصفه منظمًا إيجابيًّا. لا يستطيع CAP بمفرده أنْ يرتبط بـ DNA، ولكن ارتباط cAMP بهذا البروتين يعمل على تغيير شكله، فيصبح قادرًا على الارتباط مع DNA (الشكل 16-5).

كان يُعتقد سابقًا أن نظام CAP-cAMP آلية وحيدة لتثبيط الجلوكوز. لكن أبحاثًا حديثة أشارت إلى أنّ وجود الجلوكوز يمنع انتقال لاكتوز إلى داخل الْخليّة. هذا يحرم الْخليّة من محفز المنطقة الفعالة *lac*، ألولاكتوز، ويسمح للمثبط أنْ يرتبط مع المشغل. تُسمّى هذه العملية **إقصاء المحفز Inducer exclusion**، ويُعتقد أنها الطريقة الوحيدة لتثبيط المنطقة الفعالة *lac* عن طريق الجلوكوز.

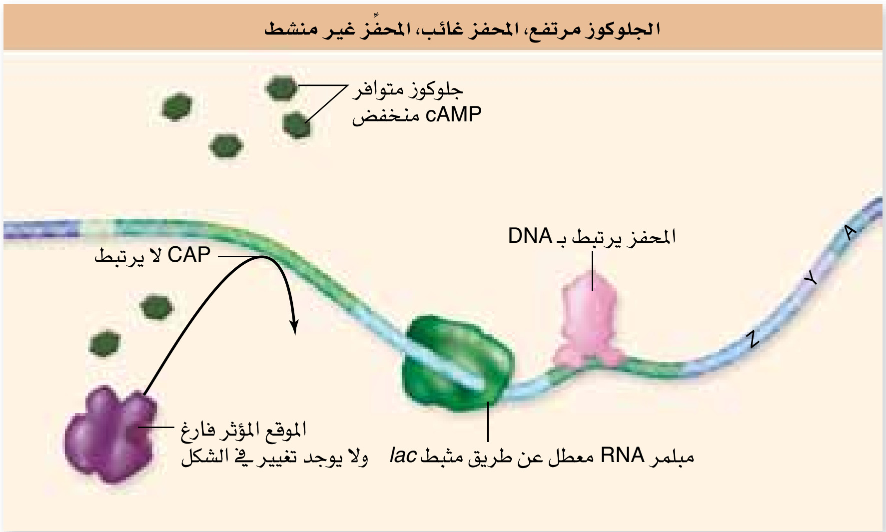
مع الأخذ بحدوث إقصاء المحفز، فإنّ دور CAP في غياب الجلوكوز غير مُجْدٍ. ولكن في الحقيقة، فإنّ عمل CAP-cAMP يسمح بالتعبير الأقصى للمنطقة الفعالة في غياب الجلوكوز. إن التّحكم الإيجابيّ عن طريق CAP-cAMP ضروري؛ لأن محفِّز المنطقة الفعالة *lac* غير قادر بمفرده على الارتباط مع مبلمر RNA. يمكن التغلب على عدم القدرة بفعل التّحكم الإيجابيّ عن طريق منشط CAP-cAMP (انظر الشكل 16-5).

يتم التّحكم في المنطقة الفعالة لـ *trp* عن طريق مثبط *trp*

يشبه تنظيم المنطقة الفعالة *trp* ذلك الموجود في المنطقة الفعالة *lac*، حيث تترتب مجموعة من الجينات تشفر أنزيمات ضرورية لتصنيع تربتوفان. تقع المنطقة المنظمة التي تتحكم في استنساخ هذه الجينات في أعلى التيار بالنسبة إلى تلك. يوجد الجين المشفِّر لمثبط *trp* خارج المنطقة الفعالة. ويتم التّعبير عن المنطقة الفعالة *trp* في غياب تربتوفان، ولا يعبر عنه بوجوده.



أ.

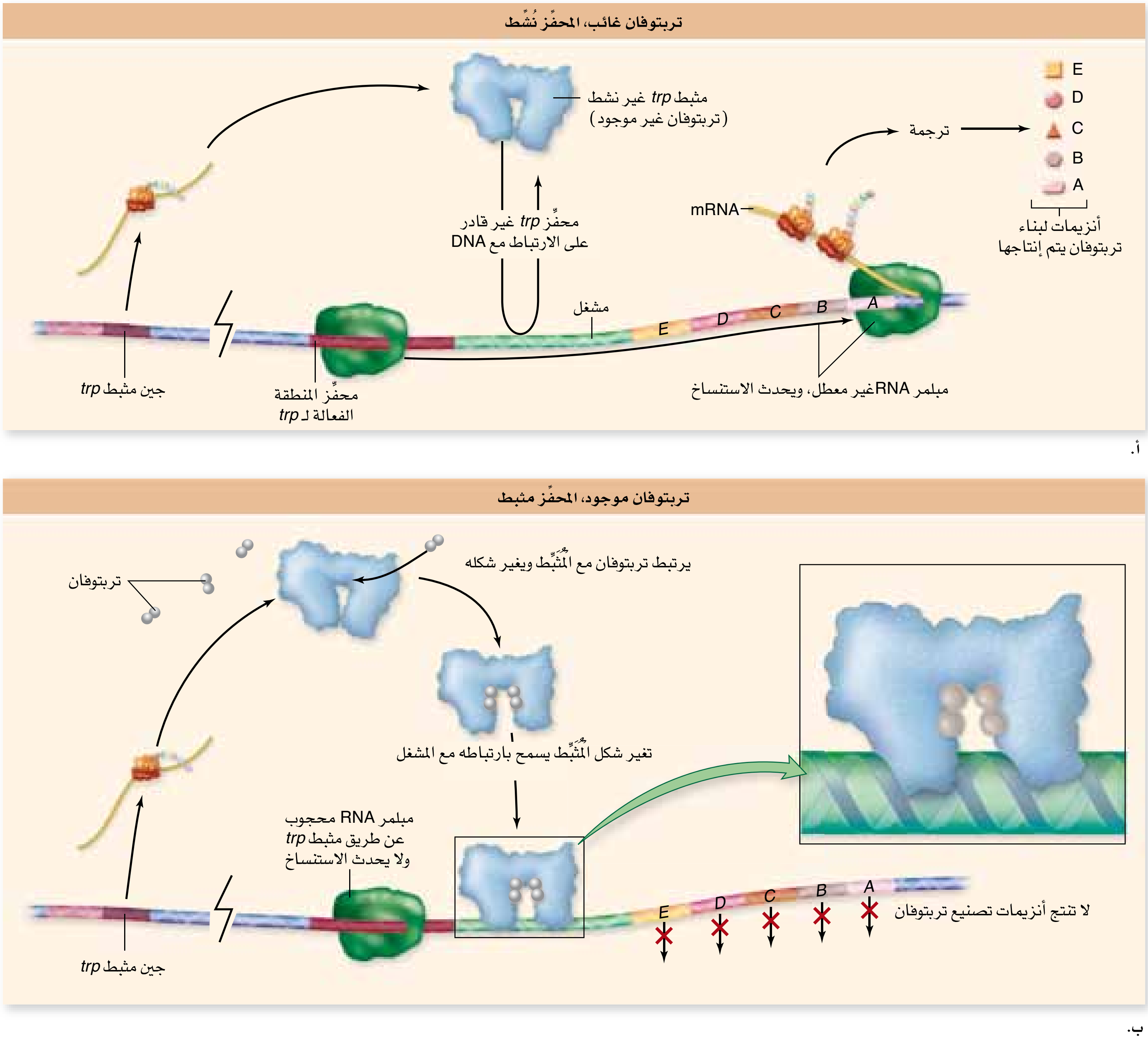


ب.

الشكل 16-5

تأثير الجلوكوز في المنطقة الفعالة *LAC*. يتم التّحكم في التّعبير عن المنطقة الفعالة *lac* بمنظم سلبي (الْمُثَبِّط) ومنظم إيجابي (CAP). ويتأثر عمل CAP بمستويات الجلوكوز. أ. كي يرتبط CAP بـ DNA، يجب أنْ يرتبط أولًا بـ cAMP. عندما يكون مستوى الجلوكوز منخفضًا، تكون كمية cAMP عالية، ويرتبط بـ CAP. ثم يقوم معقد cAMP-CAP بثني DNA حوله ما يؤدي إلى تقريب CAP ليلامس مبلمر RNA (غير ظاهر) ويجعل ارتباط مبلمر RNA بـ DNA أكثر كفاءة. ب. عندما تكون مستويات الجلوكوز مرتفعة، يحدث تأثيران: الأول، تركيز cAMP شحيح، لذا فإنّ CAP غير قادر على تنشيط المحفِّز، والثاني، تعطيل نقل اللاكتوز (إقصاء المحفز).

يُعَدّ مثبط *trp* أحد أنواع البروتينات المنظمة ذات موتيف حلزون–لفة–حلزون الذي يرتبط مع موقع المشغل المجاور للمحفِّز (الشكل 16- 6). ويتصرف هذا الْمُثَبِّط بشكل معاكس لمثبط *lac*. ولا يرتبط الْمُثَبِّط وحده مَعَ المشغل، وإنما يرتبط أولًا بتربتوفان (مرافق الْمُثَبِّط *Corepressor*) ما يؤدي إلى تغيير شكل الْمُثَبِّط، الأمر الذي يسمح له بالارتباط مع المشغل، ويمنع مبلمر RNA من الارتباط مع المحفِّز. ويغير ارتباط تربتوفان بالمثبط توجيه زوج موتيف حلزون–لفة–حلزون ما يؤدي إلى تعرف الحلزونين إلى الأخدود الرّئيس المجاور في DNA والارتباط به (الشكل 16 - 7).



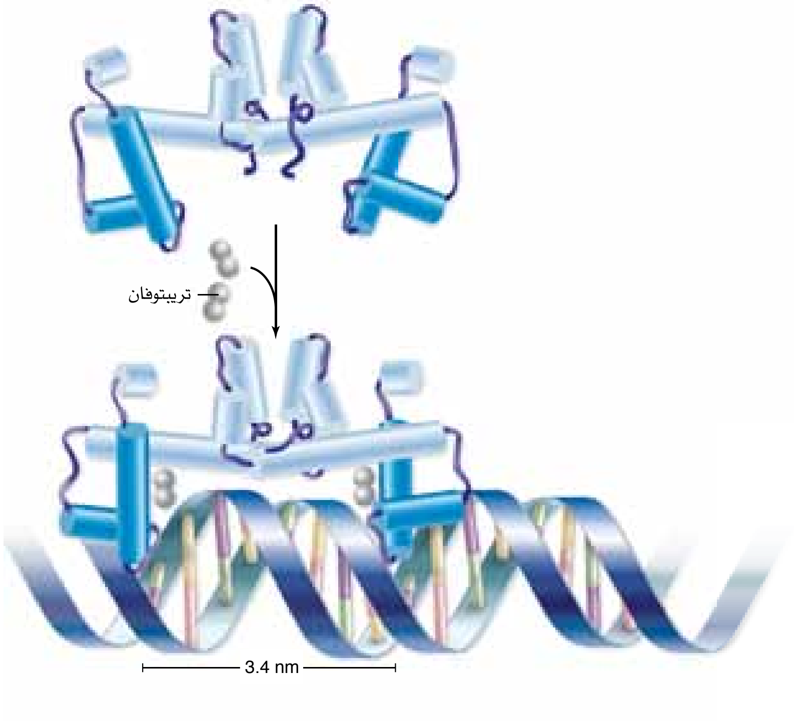
الشكل 16–6

كيفية التّحكم في المنطقة الفعالة *TRP*. تشفِّر المنطقة الفعالة *trp* الأنزيمات اللازمة لتصنيع تربتوفان. أ. مثبط تربتوفان وحده غير قادر على الارتباط مع DNA، ويكون المحفِّز جاهزًا للعمل، ويستنسخ مبلمر RNA المنطقة الفعالة. ب. عند وجود تربتوفان، فإنه يرتبط بالمثبط مغيرًا شكله، بحيث يستطيع الْمُثَبِّط الارتباط مع DNA. معقد تربتوفان– الْمُثَبِّط يرتبط بقوة مع المشغل، فيمنع مبلمر RNA من استهلال الاستنساخ.

عندما يكون تربتوفان متوفرًا ومرتبطًا مع الْمُثَبِّط، يقوم الْمُثَبِّط بدوره بالارتباط مع المشغل فَيُقال عن المنطقة الفعالة: إنها **مثبَّطة Repressed**. ويكون الاستنساخ عندها موقوفًا. وعندما ينخفض مستوى تربتوفان، ولا يكون مرتبطًا مع الْمُثَبِّط، ولم يعد الْمُثَبِّط مرتبطًا مع المشغل يُقال: إن المنطقة الفعالة **مزالة التثبيط Derepressed** وهي حالة تختلف عن التحفيز (الشكل 16-6).

إن مفتاح فهم كيف يكون التحفيز والتثبيط من أنواع التّنظيم السّلبيّ يتم بمعرفة سلوك البروتينات المثبِّطة ومؤثراتها. ففي حالة التحفيز، يرتبط الْمُثَبِّط بمفرده مع DNA، ويمنع المحفز ارتباط الْمُثَبِّط مع DNA، وفي حالة التثبيط، يرتبط الْمُثَبِّط مع DNA عند ارتباطه مع مرافق الْمُثَبِّط فقط. يُعَدُّ التحفيز والتثبيط مثالين ممتازين يبينان كيف يمكن للتفاعل بين الجزيئات أنْ يؤثر في أشكالها، ويبين أهمية الشكل الجزيئي للوظيفة.

تتحكم بدائيّات النّوى في التعبير الْجينيّ لتتكيف مع بيئتها. يتم التّحكم في المنطقة الفعالة *lac* عن طريق بروتين مثبط يرتبط مع DNA ليمنع الاستنساخ. عند وجود لاكتوز، يرتبط ألولاكتوز مع الْمُثَبِّط الذي لا يستطيع بعد ذلك الارتباط مع DNA ما يؤدي إلى تحفيز صناعة بروتينات المنطقة الفعالة *lac*. ويتم أيضًا التّحكم في المنطقة الفعالة نفسها إيجابيًا عن طريق البروتينات المنشطة. تتوقف المنطقة الفعالة لـ *trp* عن العمل عن طريق الْمُثَبِّط الذي يجب أنْ يرتبط مسبقًا مع تربتوفان ليتسنى له الارتباط مع DNA. وفي غياب تربتوفان، لا يستطيع الْمُثَبِّط الارتباط مع DNA، ما يؤدي إلى إلغاء التثبيط.



الشكل 16–7

كيف يعمل مثبط تربتوفان؟ يزيد ارتباط تربتوفان مع الْمُثَبِّط من المسافة بين حلزوني التّعَرّف في الْمُثَبِّط، ما يسمح للمثبط بالارتباط المحكم مع جزأين متجاورين من الأخدود الرّئيس لـ DNA.

4-16 التّنظيم في حقيقيّات النّوى

إن التّحكم في الاستنساخ عند حقيقيّات النّوى أكبر تعقيدًا من الموجود عند بدائيّات النّوى. المفهوم الأساسي المتعلق بارتباط البروتينات مع DNA يبقى قائمًا، إلا أنّ طبيعة البروتينات المتفاعلة وأعدادها أكبر بكثير نتيجة وجود اختلافات واضحة بين النظامين. أولًا، إنّ DNA الموجود في حقيقيّات النّوى منظم بشكل كروماتين ما يزيد تعقيد عملية الارتباط بين البروتينات و DNA. ثانيًا، يحدث الاستنساخ في حقيقيّات النّوى في النواة، وتحدث التّرجمة في السيتوبلازم؛ في حين تتصاحب العمليتان في بدائيّات النّوى في المكان والزمان. لذا، فإنّ استقطاب مبلمر RNA الثاني إلى المحفّز يكون معقدًا بشكل أكبر عند حقيقيّات النّوى، مقارنة مع مبلمر RNA في بدائيّات النّوى.

وبسبب وجود هذه الفروق، فإنّ كمية DNA التي تدخل في عملية تنظيم جينات حقيقيّات النّوى وتسهم بها تكون أكبر بكثير. وإنّ الحاجة إلى نظام تحكم مرن تكون ملحّة أكثر في حقيقيّات النّوى متعددة الخلايا التي لها برامج تكوين جنيني معقدة وأنواع أنسجة متعددة. تبرز الخطوط الرّئيسة، مع ذلك، من هذا التعقيد.

يمكن أنْ تكون عوامل الاستنساخ عامة أو نوعية

قدمنا في الفصل السابق مفهوم عوامل الاستنساخ. تحتاج حقيقيّات النّوى إلى عوامل بروتينية متنوعة تنضوي تحت مجموعتين، هما: عوامل الاستنساخ العامة *General transcription factors*، وعوامل الاستنساخ النوعية *Specific transcription factors*.

العوامل العامة ضرورية لتجميع جهاز الاستنساخ وإمداد المحفّز بمبلمر RNA الثاني، أما العوامل النوعية فتعمل على زيادة مستوى الاستنساخ عند أنواع معينة من الخلايا أو استجابة لإشارات.

عوامل الاستنساخ العامة

إنّ عملية استنساخ قوالب مبلمر RNA الثاني (أيّ الجينات المشفرة للبروتينات) تحتاج إلى أكثر من مبلمر RNA لاستهلال الاستنساخ. فهناك حشد من **عوامل الاستنساخ العامة General transcription factors** الضرورية لإقامة استنساخ مثمر. هذه العوامل مطلوبة لكي تحدث عملية الاستنساخ، ولكنها لا تزيد من معدل سرعة العملية لكي تكون أعلى من المعدل الأساسي.

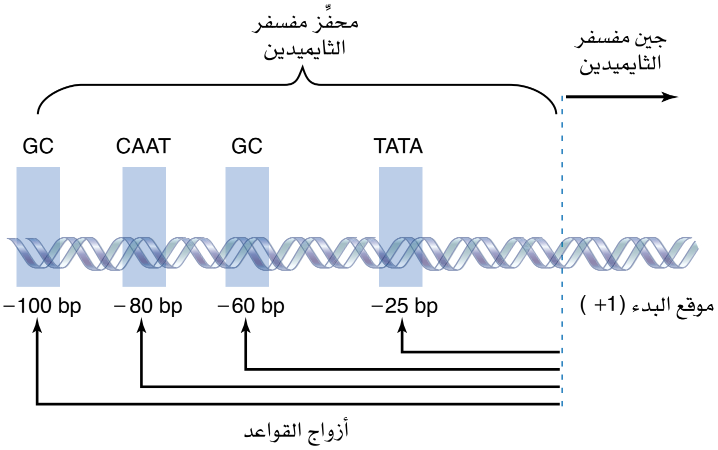
تُسمّى عوامل الاستنساخ العامة بأسماء وحروف مختصرة توضع بعد الاختصار TFII، نسبة إلى "عامل استنساخ مبلمر RNA الثاني". وأكثر هذه العوامل أهمية هو TFIID، ويحتوي على بروتين ربط TATA الذي يتعرف إلى تعاقب صندوق TATA الموجود في كثير من مُحفِّزات حقيقيّات النّوى (الشكل 16-8).

يتبع ارتباط TFIID، ارتباط TFIIE، و TFIIF، و TFIIA، وTFIIB، و TFIIH وحشد من العوامل الثانوية تُسمّى عوامل مشاركة في الاستنساخ TAFs، *Transcription-associated factors*. ومن الواضح أنّ معقد الاستهلال الناتج (الشكل16-19) سيكون أكثر تعقيدًا من الأنزيم الكامل لمبلمر RNA البكتيري الذي يرتبط مع المحفِّز. ومازال هناك مستوى آخر من التعقيد: معقد الاستهلال، فعلى الرّغم من قدرته على استهلال التصنيع على المستوى الأساسي، فإنه لا يحقق الاستنساخ على مستوى عالٍ دون مشاركة عوامل نوعية أخرى.

عوامل الاستنساخ النوعية

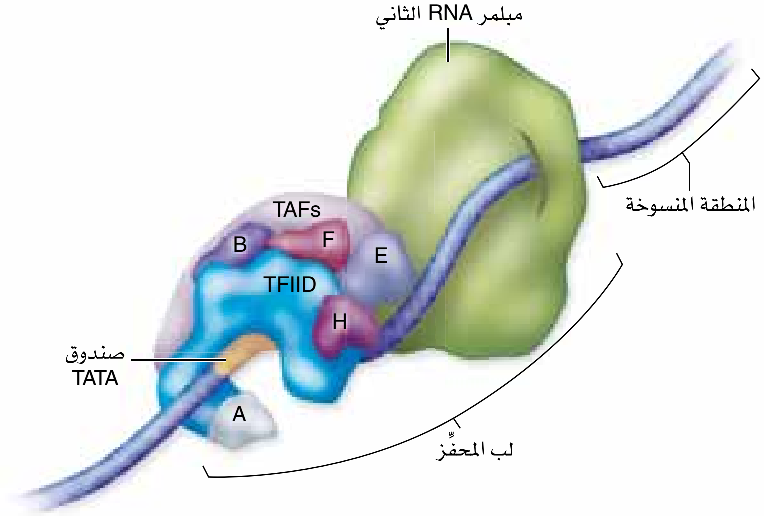
Specific transcription factors
تعمل **عوامل الاستنساخ النوعية** بشكل يعتمد على النسيج أو الوقت حتى تحفِّز مستويات من الاستنساخ أعلى من المستوى الأساسي. إنّ عدد هذه العوامل وتنوعه مبهر. ويمكن أنْ يكون هناك بعض العقلانية إزاء كثرة هذه العوامل إذا ركزنا على موتيفات ربط DNA الموجودة في تلك العوامل البروتينية، بالمقارنة مع العوامل النوعية.

هناك عامل مشترك بين هذه البروتينات يبرز من دراسة تلك العوامل، وهو أنّ عوامل الاستنساخ النوعية، وتُسمّى المنشطات *Activators*، لديها تنظيم مكاني، فكل منها يحتوي منطقة ترتبط بـ DNA، ومنطقة أخرى منفصلة تعمل بوصفها منطقة تنشيط تتفاعل مع جهاز الاستنساخ. وتُعدّ هذه المناطق مستقلة في جوهرها في البروتين، بحيث يمكن استبدالها بين البروتينات مع محافظتها على وظيفتها.



الشكل 16-8

محفِّز مخلوق حقيقي النّوى. هذا المحفِّز يتعلق بالجين المشفر لأنزيم مفسفر الثايميدين. يبدأ تكوين معقد استهلال الاستنساخ عندما ترتبط عوامل الاستنساخ العامة مع صندوق TATA. هناك ثلاثة تعاقبات DNA تدير ارتباط عوامل الاستنساخ الأخرى الخاصة.



الشكل 16-9

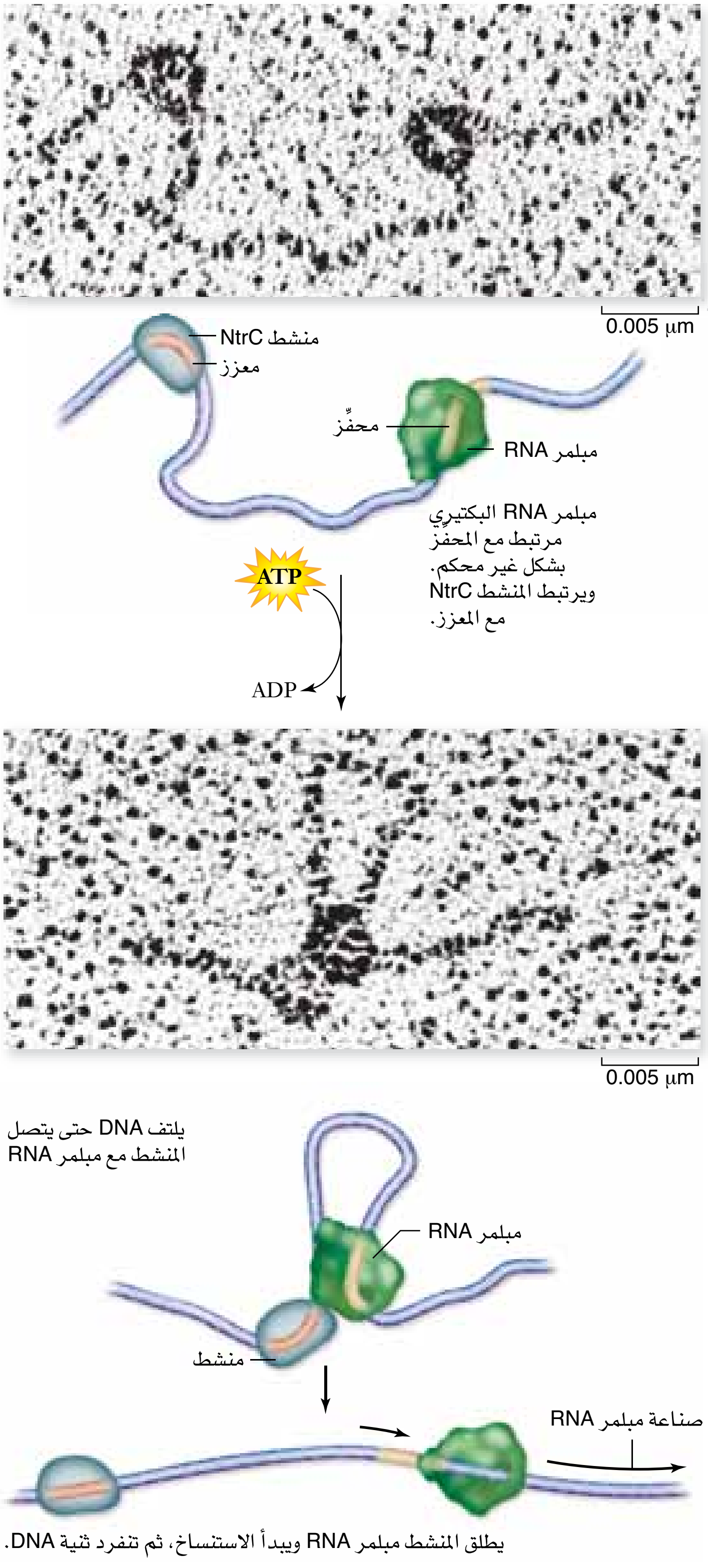
تكوين معقد الاستهلال في حقيقيّات النّوى. يرتبط عامل الاستنساخ العام TFIID مع صندوق TATA، ويشاركه بعد ذلك عوامل الاستنساخ العامة TFIIE, TFIIF,TFIIA, TFIIB,TFIIH، ويُضاف هذا المعقد بمساعدة عوامل استنساخ مشاركة (TAFs)، التي بمجموعها تستقطب مبلمر RNA الثاني نحو لبّ المحفِّز.

المحفِّزاتُ والمعززاتُ مواقعُ ارتباط عواملِ الاستنساخ

كما ذُكِرَ في الفصل السابق، تشكل المحفزّات مواقع ارتباط عوامل الاستنساخ العامة. تقوم هذه العوامل بدور الوسيط في ارتباط مبلمر RNA الثاني (كذلك تتوسط لارتباط مبلمر RNA الأول ومبلمر RNA الثالث بمحفِّزاتها النوعية). في المقابل، فإنّ الأنزيم الكامل لمبلمر RNA في بدائيّات النّوى يتعرف بشكل مباشر إلى المحفِّز، ويرتبط به.

عُرفت **المعززات Enhancers** في الأصل على أنّها تعاقبات من DNA ضرورية للحصول على مستويات عالية من الاستنساخ، وتعمل بشكل لا يعتمد على موقعها ولا على اتجاهها. كان هذا المفهوم مناقضًا للبديهة في البداية، خصوصًا بعد أنْ تعود علماء البيولوجيا الجزيئية على أنظمة بدائيّات النّوى التي تقع مناطق التّحكم الجِينيّ فيها أعلى التيار من المنطقة المشفرة. ولقد تبين أنّ المعززات هي مواقع ارتباط عوامل الاستنساخ النوعية. وإنّ قدرة المعززات على العمل من مسافات بعيدة عن الجين كانت صعبة الفهم في البداية، إلا أنّ الباحثن اكتشفوا أنّ بمقدور DNA الالتواء ليكوّن ثنية كي يقرب المعززات من محفِّزاتها.

على الرّغم من أنّ عملية الالتفاف مهمة لحقيقيّات النّوى أكثر من أهميها لبدائيّات النّوى، فقد تم اكتشافها، وتوضيح فكرة عملها بدراسة بروتينات ترتبط بـ DNA عند بدائيّات النّوى (الشكل 16-10). المهم في الأمر أنّ المسافات الخطية التي تفصل بين موقعين على الكروموسوم الكبير لا تترجم بالضرورة إلى مسافات طبيعية فعلية؛ لأنّ مرونة DNA تسمح له بالانثناء وتكوين ثنية. لذا بإمكان المنشط المرتبط مع المعزز أنْ يلامس عوامل الاستنساخ المرتبطة مع المحفِّز البعيد (الشكل 16-11).



الشكل 16-10

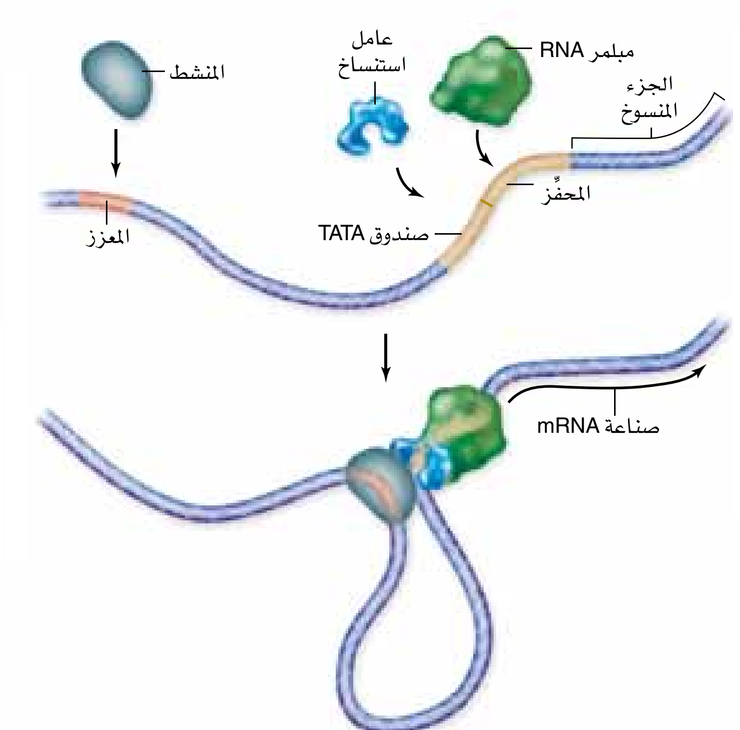
تكوين ثنية DNA عن طريق البروتينات. عندما يرتبط المنشط البكتيري NtrC مع المعزِّز، فإنه يسبب تكوين ثنية من DNA للوصول إلى المنطقة البعيدة التي يرتبط فيها مبلمر RNA ومن ثم يُنشط الاستنساخ. وعلى الرّغم من وجود هذه المعززات بشكل نادر في بدائيّات النّوى، فإنها شائعة في حقيقيّات النّوى.

تصل مرافقات المنشطات والوسائط بين عوامل الاستنساخ ومبلمر RNA الثاني

هناك عوامل خاصة أخرى تتوسط فعل عوامل الاستنساخ. **مرافقات المنشطات Coactivators والوسائط Mediators** ضرورية لتنشيط عملية الاستنساخ التي تقوم بها عوامل الاستنساخ. وهي تعمل بالارتباط مع عوامل الاستنساخ، ثم الارتباط مع جزء آخر من جهاز الاستنساخ. وتكون الوسائط جوهرية لوظيفة بعض عوامل الاستنساخ، ولكن ليس عوامل الاستنساخ جميعها في حاجة إليها. ويكون عدد مرافقات المنشطات أقل من عدد عوامل الاستنساخ؛ لأن بإمكان مرافق المنشط الواحد الارتباط مع عوامل استنساخ عدة.

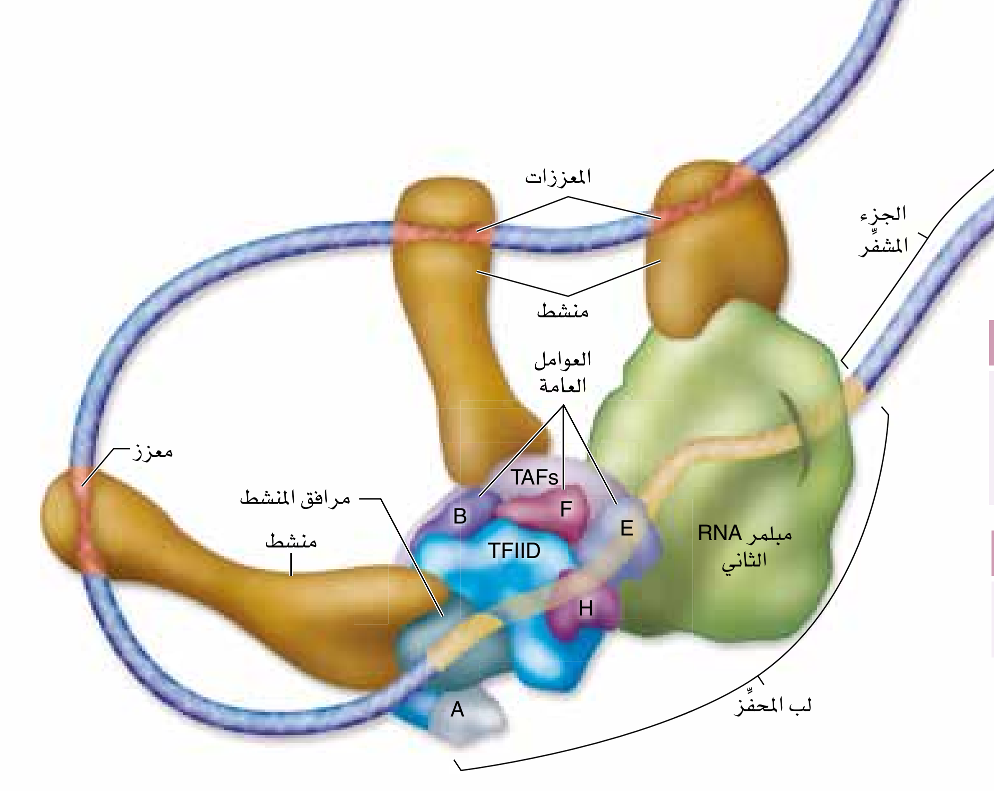
يجمع معقد الاستنساخ الأشياء مع بعضها

على الرّغم من وجود عدد قليل من المبادئ التي تطبّق على مدى واسع من الحالات، فإن كلّ جين في حقيقيّات النّوى تقريبًا- أو مجموعة جينات ذات تنظيم منسق- يمثل حالة خاصة. وفي الحقيقة، فإن الجينات المنسوخة جميعها عن طريق مبلمر RNA الثاني تحتاج إلى العوامل العامة نفسها لكي تبني معقد استهلال، غير أنّ تجميع هذا المعقد والوصول إلى المستوى الأقصى للاستنساخ يعتمد على عوامل استنساخ نوعية تصنع جميعها معًا **معقد الاستنساخ Transcription complex** (الشكل 16-12).



الشكل 16-11

كيفية عمل المعززات. تقع المعززات على مسافات بعيدة من موقع الجين المراد تنظيمه. يسمح ارتباط المنشط (الرمادي) بالمعزز بتفاعل المنشط مع عوامل الاستنساخ (الأزرق) المرتبطة مع مبلمر RNA فيحفِّز الاستنساخ.



المنشطات

ترتبط هذه البروتينات المنظمة مع DNA في مواقع بعيدة تُسمّى المعززات. عندما ينثني DNA بحيث يصبح المعزز قريبًا من معقد الاستهلال، فإن البروتين المنشط يتفاعل مع المعقد ليزيد من معدل الاستنساخ.

مساعدات المنشط

تنقل عوامل الاستنساخ هذه الإشارة من بروتينات المنشط إلى العوامل العامة.

العوامل العامة

تضع عوامل الاستنساخ هذه مبلمر RNA على التعاقب المشفر للبروتين، ثم تحرر المبلمر ليبدأ الاستنساخ.

الشكل 16–12

ارتباط العوامل المختلفة داخل معقد الاستنساخ. ترتبط العوامل الخاصة جميعها مع المعززات البعيدة عن المحفِّز. ترتبط هذه البروتينات مع معقد الاستهلال بالتفاف DNA لجلب العوامل إلى قرب معقد الاستهلال. وكما هو موضح في النص، فإنّ بإمكان بعض عوامل الاستنساخ، وتُسمّى المنشطات، أن تتفاعل مباشرة مع مبلمر RNA الثاني أو معقد الاستهلال، في حين تحتاج عوامل أخرى إلى مرافقات منشطات إضافية.

إن بنية المحفِّزات قد تكون بسيطة إذا نظرنا إلى العوامل الرئيسة التي تحتاج إليها لكي تعمل، وقد تكون معقدة جدًا إذا أخذنا في الحسبان حاجتها إلى العوامل جميعها التي قد ترتبط معها لتقوم بعملية الاستنساخ. هذا النوع من التّنظيم الْجينيّ التوليفي يؤدي إلى مرونة كبيرة؛ لأنه يمكّن الاستجابة لكثير من الإشارات التي قد تستقبلها الْخليّة، وتؤثر في الاستنساخ، ما يسمح بتكامل هذه الإشارات.

يتطلب استهلال الاستنساخ في حقيقيّات النّوى عوامل استنساخ عامة ترتبط مع المحفِّز، وتستقطب مبلمر RNA الثاني لتكوين معقد الاستهلال. تنتج العوامل العامة مستوى عامًا وبسيطًا للاستنساخ الذي يزداد عن طريق العوامل الخاصة التي ترتبط مع تعاقبات المعززات. وتقوم مرافقات المنشطات والوسائط بالتفاعل مع عوامل الاستنساخ النوعية وباقي جهاز الاستنساخ.

استقصاء

كيف تُنسّق حقيقيّات النّوى تنشيط كثير من الجينات التي يجب أن يحدث استنساخها في الوقت نفسه؟

5-16 تركيب الكروماتين في حقيقيّات النّوى

لدى حقيقيّات النّوى عقبة إضافية أمام التّعبير الْجينيّ تتمثل في احتوائها على DNA متراص على شكل كروماتين. ويُنظر إلى تراص DNA في البداية على شكل جسيمات نووية متبوعًا بدرجة أعلى من تراكيب الكروماتين – على أنه متعلق مباشرة بالتحكم في التّعبير الْجينيّ. ويكون تركيب الكروماتين في أقل مستوى له عند تنظيم DNA والهستونات على شكل جسيم نووي *Nucleosome* (انظر الفصل الـ 10). تقوم هذه الجسيمات النووية بمنع عوامل الاستنساخ ومبلمر RNA الثاني من الارتباط مع المحفِّز.

ويظهر أن المرتبة الأعلى في ترتيب الكروماتين، غير المفهومة بشكل تام، تعتمد على حالة الهستونات في الجسيم النووي. ويمكن أن ينتج عن تحوير الهستونات كثافة أكبر في الكروماتين، ما يجعل المحفِّزات متاحة بشكل أقل أمام تفاعل البروتين مع DNA. يوجد هناك معقد إعادة نمذجة الكروماتين الذي بإمكانه أن يجعل الوصول إلى DNA ميسورًا.

يمكن تحوير كلٍّ من DNA وبروتينات الهستون

كان يعتقد سابقًا أن إضافة **الميثيل Methylation** لـ DNA هي إحدى وسائل التّنظيم الْجينيّ من خلايا الفقريات. فإضافة مجموعة الميثيل على السايتوسين تكوّن 5 - ميثيل سايتوسين، إلا أن هذا التغيير لا يؤثر في الازدواج القاعدي مع الجوانين (الشكل 16-13). كذلك الأمر عند إضافة الميثيل ليوراسيل لينتج الثايمين، الذي من الواضح أنه لا يؤثر في الازدواج القاعدي مع الأدنين.

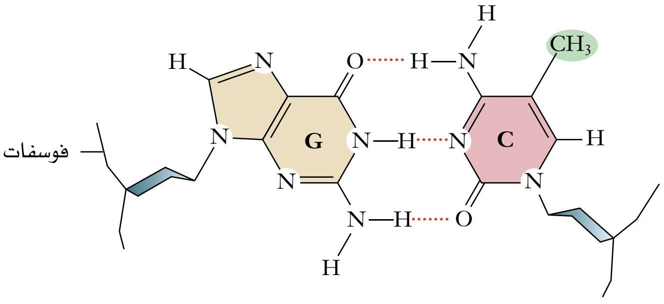
هناك الكثير من جينات الثدييات مضاف لها الميثيل، وقد كان مغريًا استنتاج أن عملية الإضافة تسبب كفّ النشاط، غير أنه ينظر لها الآن على أن لها دورًا أقل مباشرة، وذلك بمنع الاستنساخ العرضي الذي يحدث للجينات "المُطفأة". ومن الواضح أن خلايا الفقريات تمتلك بروتينًا يرتبط مع 5-ميثيل سايتوسين، ويمنع منشطات الاستنساخ من الوصول إلى DNA. لذا، فإنّ إضافة الميثيل إلى DNA في الفقريات يضمن أن الجين المطفأ يبقى موقوفًا عن العمل.

بالإمكان تحوير بروتينات الهستونات التي تشكل لُب الجسيم النووي (الفصل الـ 10). ويترابط هذا التحوير مع المناطق النشطة مقارنة بالمناطق غير النشطة للكروماتين، مثل إضافة الميثيل التي ذُكرت قبل قليل. يمكن كذلك إضافة الميثيل للهستون، ويوجد هذا التعديل عمومًا في المناطق النشطة من الكروماتين. أخيرًا، يمكن أن تحوَّر الهستونات بإضافة مجموعة الأستيل، وهذه الإضافة ذات ارتباط بالمناطق النشطة في الكروماتين.

تغير بعض منشطات الاستنساخ تركيب الكروماتين

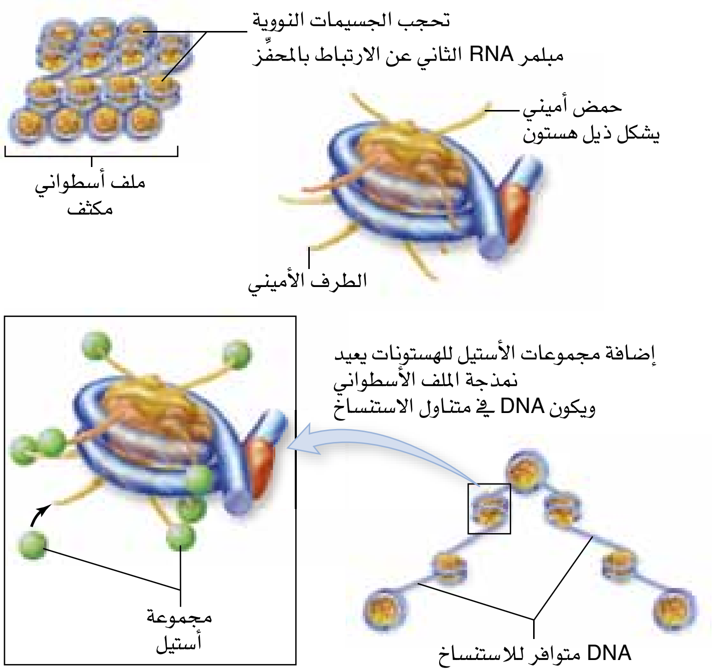
يتطلب تنشيط الاستنساخ في حقيقيّات النّوى وجود عوامل مختلفة. ترتبط بعض هذه العوامل مثل المنشطات مع معقد الاستهلال، أو مع مساعدات المنشطات التي بدورها ترتبط مع معقد الاستهلال، كما ذُكر سابقًا. الحالات الأخرى ليست واضحة بشكل كافٍ. إن الإجماع الذي ظهر، هو أن بعض مساعدات المنشطات تعمل على تحوير تركيب الكروماتين بإضافة مجموعة الأستيل إلى مجموعة من الأحماض الأمينية المكونة للهستونات، فيصبح الوصول إلى DNA من قِبَل عوامل الاستنساخ سهلًا.

حديثًا، تم إبراز نشاط بعض مساعدات المنشطات كأنزيم مضيف الأستيل (أستيليز) للهستون. يظهر في تلك الحالات زيادة الاستنساخ بإزالة درجة الترتيب الأعلى لتركيب الكروماتين التي تمنع الاستنساخ (الشكل 16-14). لقد ظهر أن لبعض مساعدات المثبطات نشاط هستون مُزيل الأستيل.



الشكل 16-13

إضافة الميثيل DNA. تؤدي إضافة الميثيل لسايتوسين إلى إنتاج 5- ميثيل سايتوسين. ولأن مجموعة الميثيل (الخضراء) تتموضع إلى الجانب، فإنها لا تؤثر في الروابط الهيدروجينية بين زوج القواعد G – C ولكن يمكن أن يتم التّعَرّف إليها من قبل البروتينات.



الشكل 16-14

تحويرات الهستونات تؤثر في تركيب الكروماتين. يترتب DNA في حقيقيّات النّوى على جسيمات نووية، ومن ثم إلى درجة أعلى من تركيب الكروماتين. يوجد لدى الهستونات التي تمثل لب الجسيمات النووية ذيول أمينية تبرز خارجها. يمكن أن تُحوَّر الذيول الأمينية بإضافة مجموعات أستيل. تغيِّر إضافة الأستيل تركيب الكروماتين، وتجعله مفتوحًا أمام جهاز الاستنساخ.

أدت تلك الملاحظات إلى التفكير في وجود "شيفرة هستون" مماثلة لشيفرة DNA. ولقد افتُرضت شيفرة الهستون هذه لتفسر التّحكم في تركيب الكروماتين، ووصول جهاز الاستنساخ إلى DNA.

تغير معقدات إعادة نمذجة الكروماتين تركيب الكروماتين أيضًا

إن الخطوط العريضة المتعلقة بالكيفية التي من خلالها يستطيع تغيير شكل الكروماتين أن ينظم التّعبير الْجينيّ، قد بدأت بالظهور. أحد الاكتشافات الرّئيسة هو **معقدات إعادة نمذجة الكروماتين Chromation remodeling complexes**. يتضمن هذا المعقد الكبير كثيرًا من الأنزيمات التي تحوِّر الهستونات و DNA التي تغير تركيب الكروماتين أيضًا.

تستطيع معقدات إعادة نمذجة الكروماتين تحريك الجسيمات النووية على DNA وإعادة تموضعها على DNA، وبإمكانها كذلك نقل الجسيمات النووية من مكان إلى آخر على DNA.

DNA حقيقيّات النّوى متراص على شكل كروماتين، ما يضيف صعوبة تركيبية للاستنساخ. يقترن تغيير تركيب الكروماتين مع التحويرات في DNA والهستونات. ويحتاج الوصول إلى DNA من قبل منظمات الاستنساخ إلى تغييرات على تركيب الكروماتين. تحور بعض منشطات الاستنساخ الهستونات عن طريق إضافة الأستيل. تقوم معقدات إعادة نمذجة الكروماتين الكبيرة بتغيير شكل الكروماتين، وبذا تؤثر في التّعبير الْجينيّ.

6-16 التّنظيم الذي يتم بعد النسخ في حقيقيّات النّوى

ناقشنا – حتى هذه النقطة – تنظيم الجين من خلال منظور كلّي لاستهلال النسخ؛ بمعنى متى وكيف يبدأ مبلمر RNA غالبًا في "قراءة" جين معين. ويظهر أن معظم التّنظيم يحدث في هذه المرحلة. غير أن هناك كثيرًا من المراحل التي تتم بعد النسخ، وتنظّم فيها عملية التّعبير الْجينيّ، وجميعها تعمل بوصفها نقاط تحكم لبعض جينات حقيقيّات النّوى على الأقل. بشكل عام، يتطلّب التّحكم بعد النسخ التّعرّف إلى سلاسل نوعية تقع على نسخة RNA عن طريق بروتينات منظمة وجزيئات RNA صغيرة.

بإمكان RNAs الصغير أن يؤثر في التّعبير الْجينيّ

تشير تجارب تمت أخيرًا إلى وجود جزيئات صغيرة من RNA ترتبط مع النسخة الأولية من RNA وتؤدي دورًا كبيرًا في تنظيم التّعبير الْجينيّ بالتفاعل مباشرة مع النسخة الأولية للجين. RNAs الصغير قطعٌ من RNA يتراوح طولها بين 21 إلى 28 نيوكليوتيدًا- ويُعدّ RNA الصغير المعترض و RNA الدقيق مثالين على أنواع RNAs الصغير، وقد سبق ذكرهما في الفصل السابق. لم يلاحظ الباحثون هذه الأجزاء الصغيرة من RNA لأنهم كانوا يبحثون عن mRNA وtRNA وrRNA ، وكانوا يتخلصون من الجزيئات الصغيرة في أثناء التجربة.

عام 1993، برز أول تلميح على وجود هذه الجزيئات الصغيرة عندما أصدر الباحثون نشرة تشير إلى أن الدودة الخيطية *Caenorhabditis elegans* تحتوي على RNA لا يشفر لأي بروتين. وقد ظهر أن RNAs الصغير ينظم أنشطة جينات معينة في *C. elegans*.

بعد ذلك بقليل، اكتشف الباحثون دليلًا على وجود RNAs صغير مشابه في مدى واسع من المخلوقات الأخرى. ففي نبات رشاد الجدران *Arabidopsis thaliana*، يبدو أن RNAs الصغير يعمل على تنظيم جينات مهمة لمراحل التكوين الجنيني المبكرة. وتم التّعرّف إليها في الخميرة بوصفها عوامل تقوم بإسكات الجينات الموجودة في المناطق المتراصة بإحكام في المحتوى الْجينيّ. وفي الطلائعيات الهدبية مثل *Tetrahymena thermophila*، يتم التّحكم في فقدان جزء كبير من DNA خلال مدة التكوين الجنيني عن طريق جزيئات RNA الصغير.

تدخل RNA

كيف يمكن لهذه القطع الصغيرة من RNA أن تعمل على تنظيم التّعبير الْجينيّ؟ عام 1998، لاحت مؤشرات عندما حقن الباحثون قطعًا صغيرة من RNA مزدوجة الشريط في دودة *C. elegans*. يتكون RNA مزدوج الشريط عندما يكون لدى RNA فردي الشريط نهايات لها سلاسل نيوكليوتيدات مكملة لبعضها، فتنثني للخلف لتكون ثنية دبوس الشعر؛ ويقوم الازدواج القاعدي بتثبيت الشريطين مع بعضهما كما في حالة أشرطة DNA المزدوج (الشكل 16-15). مَنع شريط RNA المزدوج المحقون، بشدة من التّعبير عن الجينات التي وُلّد منها شريط RNA المزدوج المحقون. لوحظ هذا النوع من الإسكات الْجينيّ فيما بعد في ذبابة الفاكهة ومخلوقات أخرى. وسمي ذلك **تدخل RNA interference RNA**.

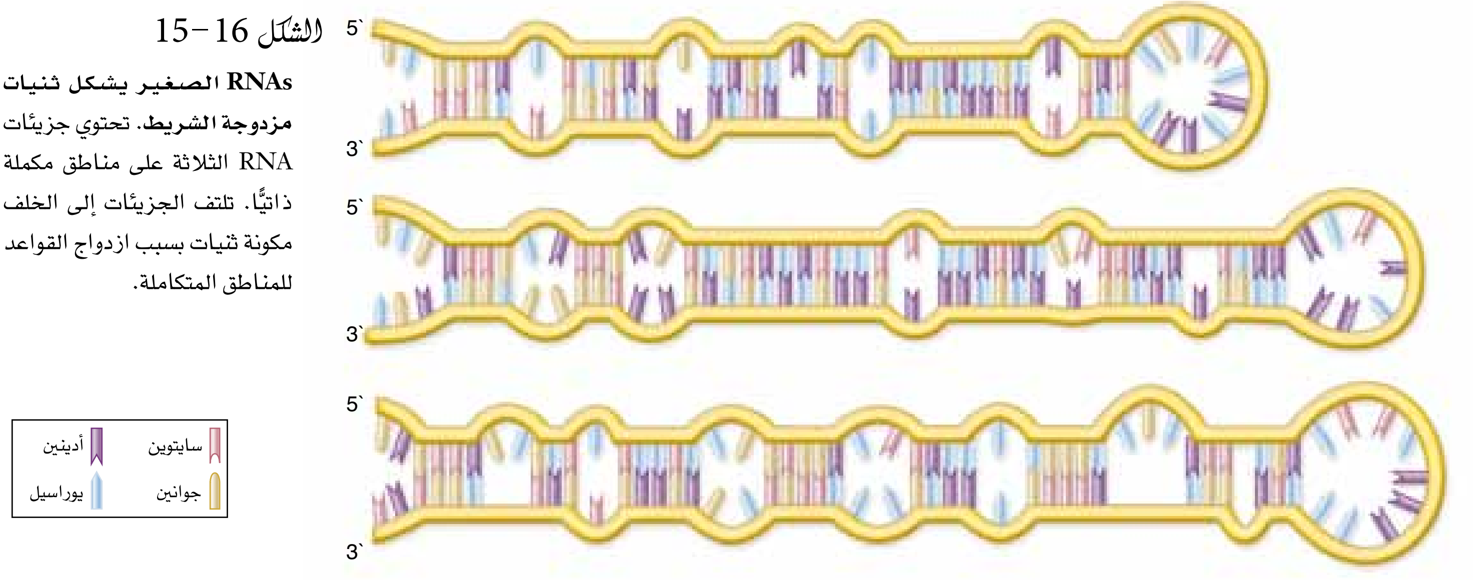
آلية اعتراض *RNA*

عام 2001، اكتشف الباحثون أنزيمًا لُقّب **المُقَطِّع Dicer**، الذي يظهر أنه المولد لـ RNAs الصغير في الْخليّة. يُقطّع الأنزيم شريط RNA المزدوج إلى قطع صغيرة لينتج نوعين منها، هما: **RNA الدقيق micro-RNAs (miRNA)** و **RNAs الصغير المعترض Small interfering RNAs (siRNA)**.

أما RNA الدقيق، فيظهر أنه يعمل بالارتباط مباشرة مع mRNA ليمنع ترجمته. تعرَّف الباحثون إلى أكثر من مئة نوع مختلف من miRNA الدقيق، ومازالوا يحاولون معرفة كيفية عمل كلّ واحد منها وأي miRNA دقيق موجود في أيّ نوع من المخلوقات.

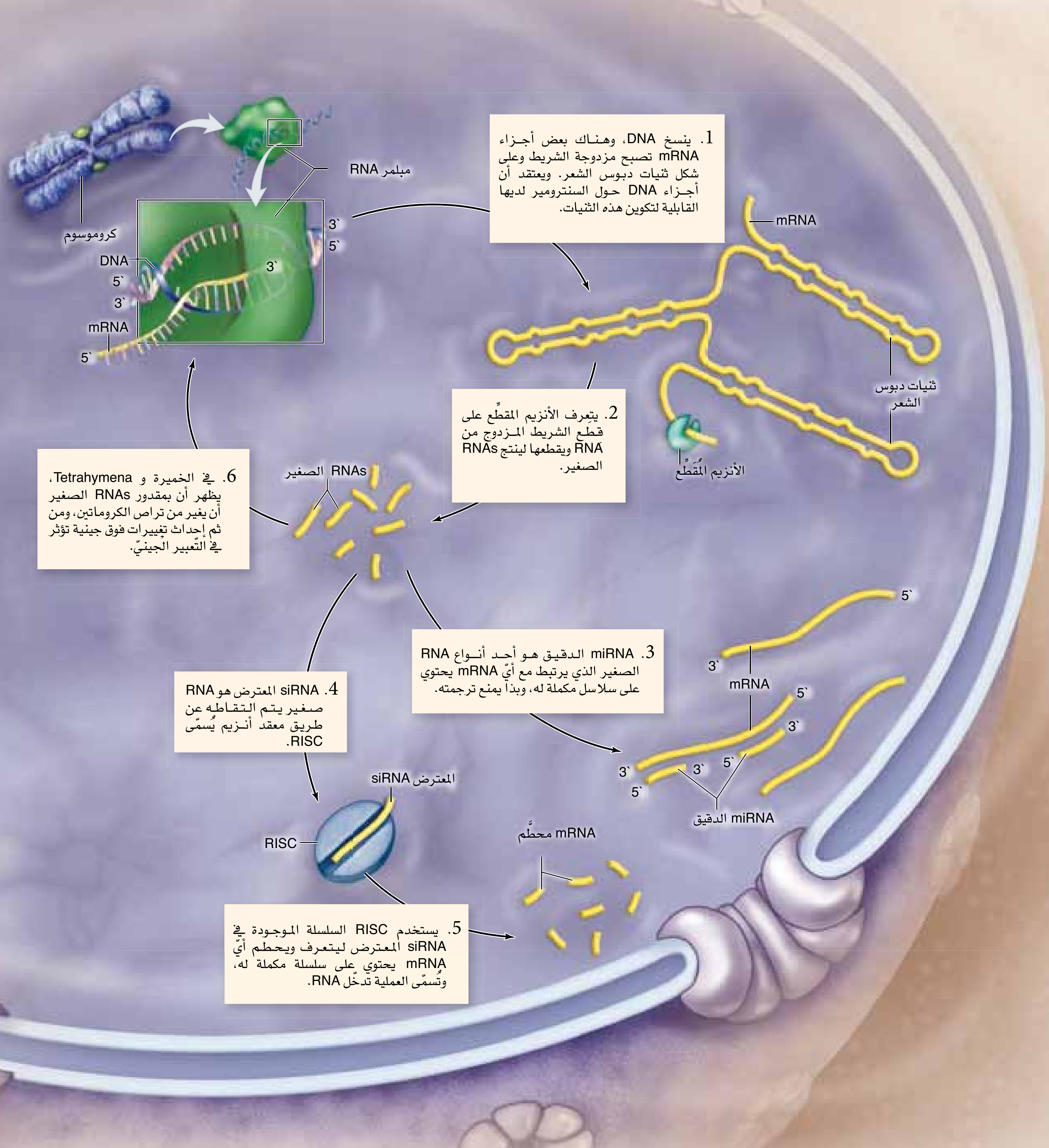
يظهر أن siRNAs المعترض هو العامل الرّئيس في اعتراض RNA حيث يعمل على تحطيم مجموعة معينة من mRNA بعد نسخها، ولكن قبل ترجمتها عن طريق الرايبوسومات. الطريقة الصحيحة التي يتحقق من خلالها تحطيم نُسخ جين منتقى بعينه مازالت غير معروفة.

تقترح النتائج الحالية أن أنزيم المقطّع يُسلّم siRNA المعترض إلى معقد أنزيم يُسمّى معقد الإسكات المحفز بـ *RNA RNA-induced silencing complex (RISC)*، الذي يقوم بالبحث، ثم تدمير أيّ mRNA لديه سلسلة مكملة له (الشكل 16-16).



الشكل 16-15

RNAs الصغير يشكل ثنيات مزدوجة الشريط. تحتوي جزيئات RNA الثلاثة على مناطق مكملة ذاتيًّا. تلتف الجزيئات إلى الخلف مكونة ثنيات بسبب ازدواج القواعد للمناطق المتكاملة.



الشكل 16-16

الكيفية المحتملة لعمل RNAs الصغير في تنظيم التّعبير الْجينيَ. ينتج RNAs الصغير عندما تُقطع ثنيات دبوس الشعر مزدوج الشريط لنسخة RNA معينة. وعلى الرّغم من أن التفاصيل غير معروفة، فهناك نوعان من RNA الصغير، وهما المعترض siRNA و miRNA الدقيق اللذان يُعتقد أنهما يمنعان بمنع التّعبير الْجينيّ داخل النواة على مستوى mRNA المنسوخ، وتُسمّى العملية تدخّل RNA. وكما يقترح الشكل، يُعتقد أن RNAs الصغير يؤثر في تراص الكروماتين في بعض المخلوقات.

بإمكان الوصل البديل إنتاج بروتينات عدة من الجين نفسه

في الفصل السابق، علمنا أن وَصْل سابق mRNA هو أحد العمليات التي تؤدي إلى mRNA ناضج. قد تُنتِج أحداث الوَصْل كثيرًا من أشكال mRNA المختلفة من نسخة أولية عن طريق الوَصْل البديل. تسمح هذه العملية بوجود مستوى آخر من التّحكم في التّعبير الْجينيّ.

بإمكان الوَصْل البديل أن يغير أحداث الوَصْل التي تقع في مراحل مختلفة في أثناء التكوين الجنيني أو في أنسجة مختلفة. يوجد مثال على اختلافات التكوين الجنينية في الدروسوفيلا، حيث إن تحديد جنس الذبابة ناجم عن سلسلة معقدة من عمليات الوَصْل التي تختلف في الذكور عنها في الإناث.

وهناك مثال رائع على الوَصْل البديل المحدد بالنسيج، موجود في عضوين مختلفين في الإنسان، وهما الغدة الدرقية، وتحت المهاد. فالغدة الدرقية مسؤولة عن إنتاج هرمون يتحكم في معدل الأيض. في حين تجمع تحت المهاد، الواقعة في الدماغ، المعلومات (مثل اتّزان الملح) من الجسم، وتفرز هرمونات تنظم إفراز الهرمونات من غدد أخرى مثل الغدة النخامية. (سوف نتطرق إليها في الفصل الـ 46).

ينتج هذان العضوان هرمونين مختلفين: الكالسيتونين والببتيد المرتبط بجين كالسيتونين Calcitonin gene-related peptide (CGRP) بوصفهما جزءًا من وظيفتهما. فالكالسيتونين يتحكم في امتصاص الكالسيوم، وتوازن الكالسيوم في الأنسجة كالعظام والأسنان. أما CGRP فيعمل في عدد من الوظائف الغدية والعصبية. وعلى الرّغم من عملهما في وظيفتين مختلفتين إلا أنهما ينتجان من النسخة نفسها من mRNA (الشكل 16-17).

وتكون صناعة أحدهما، مقارنة بالآخر، محددة أكثر من الآخر، ويقررها عوامل نوعية النسيج التي تنظم معالجة النسخة الأولية. وفي حالة الكالسيتونين وCGRP فإنّ وَصْل سابق mRNA يُنظَّم من قِبَل عوامل عدة موجودة في الغدة الدرقية وتحت المهاد.

يغير التحرير mRNA الرَّسول بعد النسخ

في بعض الحالات، يمكن تحرير نسخة mRNA التامة لتُنتِج mRNA ليس مشَفَّرًا فعلًا في المحتوى الْجينيّ، وهذا احتمال غير متوقع. اكتُشِفت عملية تحرير mRNA أول مرة على هيئة عملية إدخال لليوراسيل إلى بعض نُسَخ RNA في إحدى الطلائعيات، وكان يُظَنُّ أنها حالة شاذة.

لقد وُجِدَ أن تحرير RNA يتم في أنواع مختلفة في المخلوقات الثّديّة، ومن ضمنها الإنسان. وفي تلك الحالة، يتضمن التحرير تحويرات كيميائية للقاعدة تؤدي إلى تغير خصائص الازدواج القاعدي، مثل إزالة مجموعة الأمين. فعلى سبيل المثال، شوهدت إزالة مجموعة الأمين من سايتوسين لتصبح يوارسيل، وإزالة الأمين من أدينين لتصبح إينوسين (ويزدوج إينوسين كجوانين عند التّرجمة).

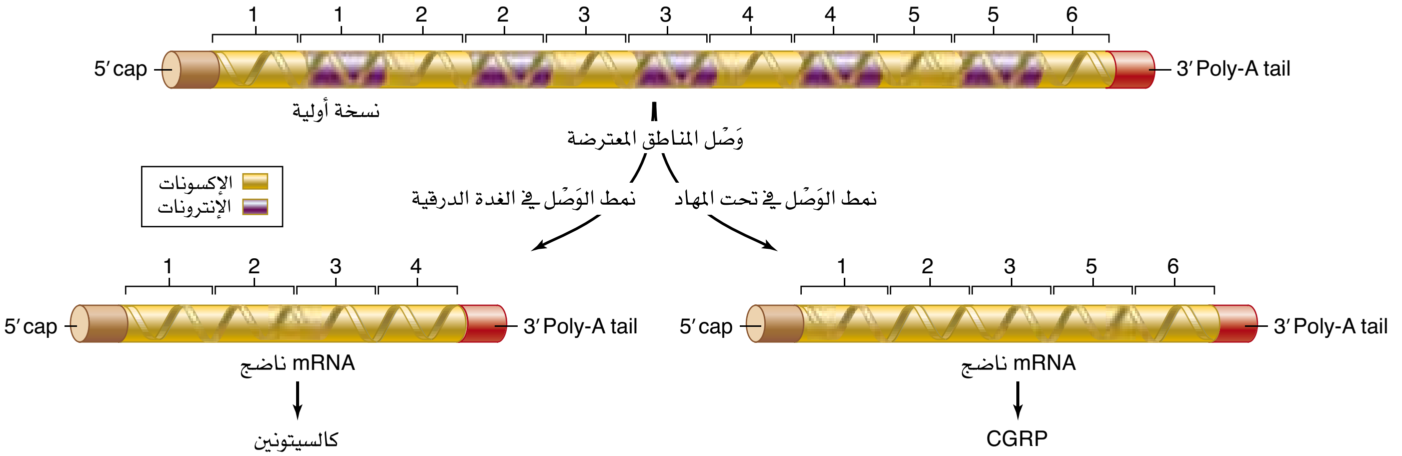
البروتين الدهني الكلي *B* (الإيبوليبوبروتين)

ينقل البروتين الدهني الكلي Apolipoprotein الكولستيرول وثلاثيات الجليسرول. ويتكون الجين، *apoB*، الذي يشفر لهذا البروتين من 29 منطقة مشفرة تمتد على مسافة 50 كيلو قاعدة (kb) من DNA.

يوجد البروتين على صورتين: الكامل APOB100 والمجزوء APOB48. أما المجزوء فينتج من تغيير في mRNA يؤدي إلى تغيير أحد الكودونات، فيتحول من مُشفِّر لحامض أميني الجلوتامين إلى كودون إيقاف. علاوة على ذلك، يحدث هذا التحرير بنمط محدَّد في النسيج، فهو موجود في خلايا الأمعاء، وغير موجود في خلايا الكبد التي تنتج البروتين الكامل. أما البروتين الكامل APOB100 فهو جزء من البروتين الدهني منخفض الكثافة (LDL) الذي يحمل الكولستيرول. ويستخدم المستوى العالي من LDL في المصل بوصفه متنبئًا رئيسًا لحدوث تصلب الشرايين في الإنسان. ولا يظهر أن التحرير له تأثير في مستويات النسخ الخاصة بالأمعاء.

مستقبل سيروتونين *5-HT*

لوحظ أيضًا وجود تحرير لـ RNA في بعض مستقبلات مسكنات الألم في الإنسان. واحد من هذه المستقبلات، هو مستقبل سيروتونين (5-HT) الذي يتم تحريره في مواقع عدة لإنتاج اثني عشر مستقبلًا مجزوءًا لهذا البروتين.



الشكل 16-17

الوَصْل البديل. يمكن لكثير من النُّسَخ الأولية أن توَصَّل بطرق مختلفة لينتج عنها أنواع عدة من mRNA. ففي هذا المثال توَصَّل النسخة الأولية في الغدة الدرقية لتحتوي على أربع مناطق مُشَفِّرة لبروتين كالسيتونين. وفي تحت المهاد، يتم تخطي المنطقة المشفرة الرابعة التي تحتوي على موقع متعدد الأدينين polyA الذي يستخدم في الغدة الدرقية، ثم تضاف منطقتان مشفرتان ليُشَفِّر الناتجُ الببتيدَ المرتبطَ بجين كالسيتونين (CGRP).

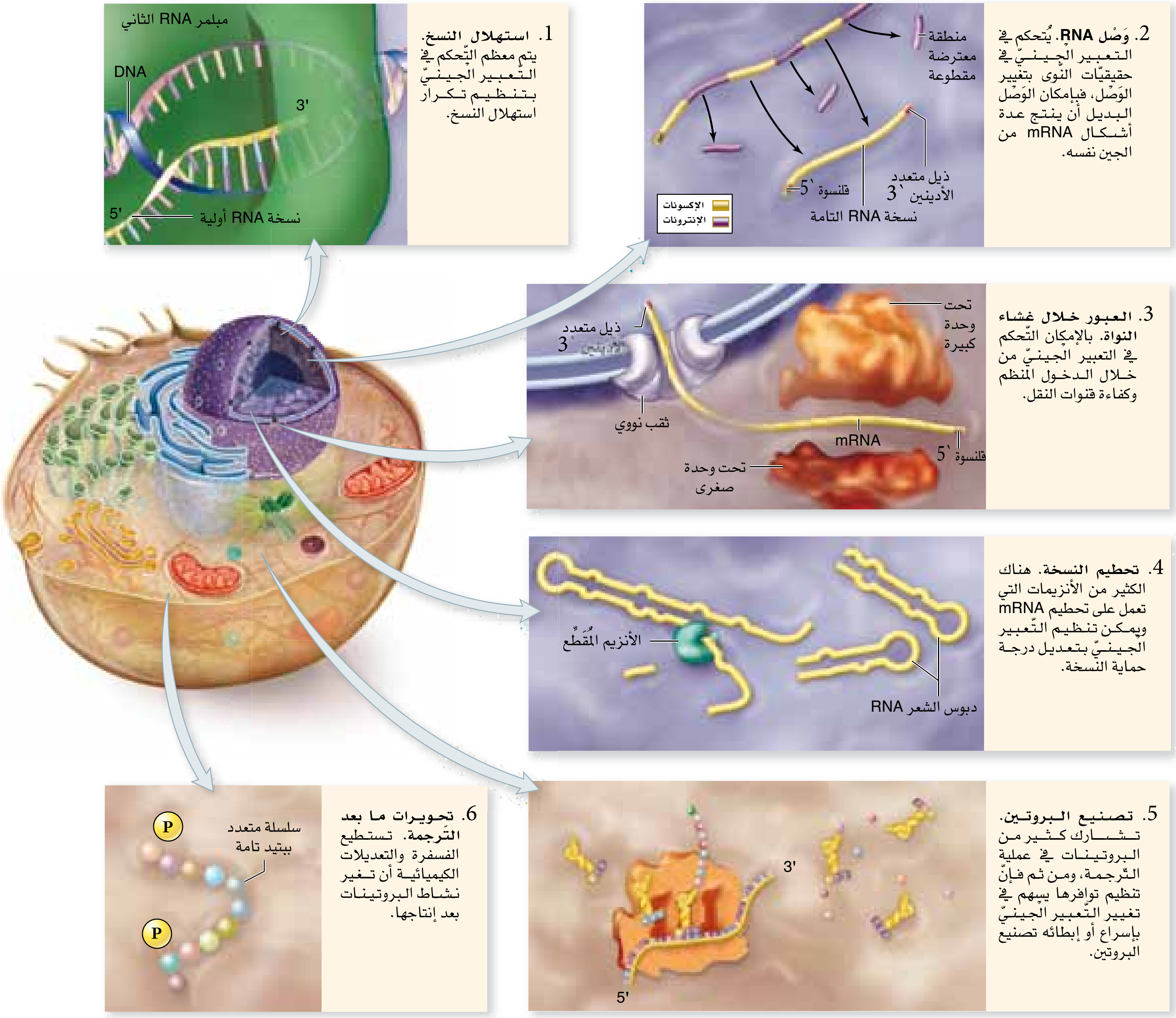
ليس من المعروف مدى انتشار تحرير RNA، إلا أن وجودها يدل بوضوح أن الشيفرة الموجودة في هذه الجينات ليست نهاية المطاف في قصة إنتاج البروتينات.

يجب على mRNA أن ينتقل خارج النواة لغرض التّرجمة

يخرج mRNA المعالَج إلى خارج النواة من خلال ثقوب النواة (وُصِفَتْ في الفصل الـ 5). ويُعدّ مرور النسخة من خلال الثقوب عملية دقيقة وفعالة، حيث يتم التّعَرّف إلى النسخة عن طريق مستقبلات تقع ضمن البروتينات المبطنة للجزء الداخلي من الثقوب. وهناك أجزاء معينة من mRNA يتم التّعَرّف إليها من قبل هذه البروتينات، كالذيل متعدد الأدينين، الذي يبدو أنه يؤدي دورًا في هذا التّعَرّف.

لا تستطيع النسخة أن تعبُرَ من خلال الثقوب إذا كان هناك أيّ من بروتينات الوَصْل مازالت عالقة بها، ما يضمن تمام نضج النسخ المغادرة للنواة.

ليس هناك دليل ثابت على أنّ التّنظيم الْجينيّ يحدث في هذه المرحلة، على الرّغم من أنه محتمل. تشكل المناطق المشفَّرة 10% من النسخة الأولية لـ mRNA،



الشكل 16–18

آلية التّحكم في التعبير الْجينيّ في حقيقيّات النّوى.

وهناك 5% فقط من مجموع mRNA المُنتَج يغادر النواة إلى السيتوبلازم لغرض التّرجمة، وهذا يدل على أن معظم المناطق المشفَّرة في النسخة الأولية لا تغادر النواة، ولا يعرف ما إذا كان اختفاؤها انتقائيًّا.

يمكن التّحكم في استهلال التّرجمة

تتطلب عملية التّرجمة، التي تتم للنسخة المعالَجة الموجودة في السيتوبلازم، عن طريق الرايبوسومات، معقدًا من البروتينات التي تُسمّى عوامل التّرجمة *Translation factors*. وفي بعض الحالات، على الأقل، يتم تنظيم التّعبير الْجينيّ بتحوير واحد أو أكثر من هذه البروتينات. وهناك حالات أخرى يتم فيها إيقاف التّرجمة عن طريق البروتينات **المثبطة للترجمة Translation repressor proteins** التي ترتبط مع مقدمة النسخة، فتمنعها من الارتباط بالرايبوسومات.

وفي الإنسان، يتم إيقاف إنتاج بروتين فِريتين (بروتين مُخَزِّن للحديد) عن طريق بروتين مثبط للترجمة هو أكونيتيز. يرتبط أكونيتيز مع سلسلة طولها 30 نيوكليوتيدًا في مقدمة mRNA الفيريتين، وتشكل ثنية قوية تمنع ارتباط الرايبوسومات مع mRNA. وعندما يدخل الحديد إلى داخل الْخليّة فإنه يرتبط مع أكونيتيز، فينفصل الأخير عن mRNA الفيريتين ليتحرر mRNA، ويتم إنتاج فيريتين بزيادة مئة مرة.

تحطيم mRNA مُسَيْطَرٌ عليه

هناك مظهر آخر من مظاهر التّحكم في التعبير الْجينيّ هو ثبات mRNA في السيتوبلازم. وخلافًا لبدائيّات النّوى التي يتراوح عمر mRNA فيها ثلاث دقائق، فإنّ نسخ mRNA في حقيقيّات النّوى مستقرة جدًا. فعلى سبيل المثال، لدى جين بيتا-جلوبين نصف عمر يزيد على 10 ساعات، وهذا يُعَدُّ أزليًّا إذا نظرنا إلى عمر الْخليّة الأيضي السريع.

أما النسخ التي تشفر البروتينات المنظمة، وعوامل النمو، فهي أقل ثباتًا واستقرارًا بصورة عامة، وتكون أنصاف أعمارها نحو ساعة واحدة. فما الذي يجعل هذه النسخ أقل استقرارًا؟ في كثير من الحالات، تحتوي هذه النسخ على سلاسل محددة في طرفها `3 وذلك يجعلها هدفًا للأنزيمات التي تحطم mRNA. هناك سلسلة من A و U بقرب ذيل متعدد الأدينين تشجع على إزالة هذا الذيل الذي يجعل mRNA أقل استقرارًا.

على سبيل المثال، نسخ الهستونات لها أنصاف أعمار تقدر بأقل من ساعة في الْخليّة الناشطة في صنع DNA، وفي أوقات أخرى خلال دورة الْخليّة، يُفقد ذيل متعدد الأدينين، ويتم تدمير النسخ خلال دقائق.

يحتوي بعض mRNA على سلسلة عند طرف `3 يتم التّعرّف إليها من قبل محطمات DNA الداخلية التي تساعد على تحطيم هذه النسخ بشكل سريع. وتكون أنصاف الأعمار القصيرة لنسخ mRNA التابعة لكثير من الجينات المُنَظمة مهمة لوظيفة تلك الجينات؛ لأنها تُمَكِّن من تغيير مستويات البروتينات المُنَظِّمة في الْخليّة بشكل سريع، وذلك يساعد على تنظيم جينات هذه البروتينات بشكل أسرع.

هناك مراجعة للطرق المختلفة للتحكم الذي يتم بعد النسخ في التّعبير الْجينيّ في (الشكل 16-18).

قد يساعد RNAs الصغير على التّحكم في التعبير الْجينيّ عن طريق التحطيم الانتقائي لـ mRNA، أو تعطيل التّرجمة، أو تغيير تركيب الكروماتين. بالإمكان تشكيل أشكال عدة من mRNA من جين واحد عن طريق الوَصْل البديل، الذي قد يكون محددًا بنوع النسيج أو بمرحلة التكوين الجنينية. يمكن أن تتغير سلسلة mRNA عن طريق تحرير RNA. تسمح هذه المعالجات جميعها في التحكم في التعبير الْجينيّ بعد النسخ.

7-16 تحطيم البروتين

إذا بقيت البروتينات كلّها التي أنتجتها الْخليّة خلال مدة حياتها في داخل الْخليّة، فسوف تتسبب في حدوث مشكلات خطيرة. ولقد أشارت تجارب تعليم البروتين التي أجريت في السّبعينيّات إلى أن خلايا حقيقيّات النّوى تحطّم البروتينات واستقلابها بشكل منظم. هذا يعني أنّ البروتينات تُصَنَّعُ، ومن ثَمَّ تُحَطَّمُ بشكل مستمر. وعلى الرّغم من أن تحطم البروتينات لا يتم بالسرعة نفسها عند بدائيّات النّوى، فإنها تشير إلى أهمية وجود نظام ينظم تحطيم البروتين.

يمكن أن تحدث تغيرات كيميائية للبروتينات تجعلها غير فعالة؛ إضافة إلى ذلك، يمكن أنْ تكون هناك حاجة عابرة إلى بروتين معين. يمكن كذلك ألاّ تطوى البروتينات بالشكل الصحيح، أو قد تفقد شكلها الفراغي مع مرور الوقت. تستطيع هذه التغيرات أن تؤدي إلى فقدان وظيفة معينة، أو حدوث سلوك كيميائي معين مثل تجمع البروتينات بشكل تراكمي غير قابل للذوبان. وفي الحقيقية، فإنّ كثيرًا من الأمراض العصبية التحللية مثل مرض خرف الزهايمر، أو باركنسون، أو مرض جنون البقر، كلها متعلقة بالبروتينات التي تتراكم في الدماغ، وتشكل بقعًا أو بثرات مميزة لها في خلايا الدماغ. لذا، فإضافة إلى تحطيم البروتينات، فإنّ الْخليّة تحتاج إلى آلية للتخلص من البروتينات القديمة، أو غير المستعملة، أو غير المطوية بشكل صحيح.

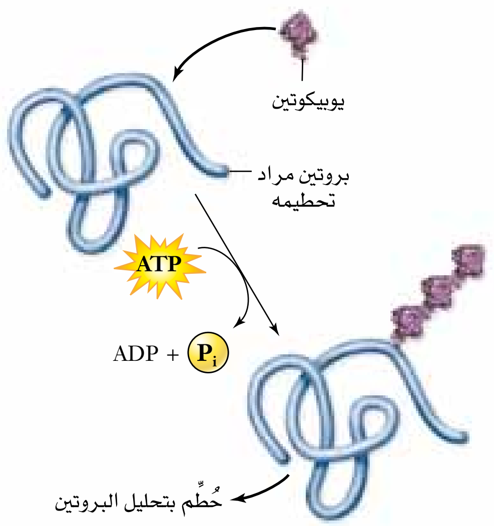
تستطيع أنزيمات تُسمّى **محللات البروتين Proteases** تحطيم البروتينات، بكسر الروابط الببتيدية، وتحويلها إلى وحداتها البنائية من الأحماض الأمينية.

وعلى الرّغم من الحاجة إلى تلك الأنزيمات إلا أنها لا يمكن أن توجد طافية في السيتوبلازم في الأوقات جميعها.

إحدى الطرق التي تقوم عن طريقها خلايا حقيقيّات النّوى بالتعامل مع هذه المشكلة، هي أنْ تقوم باحتواء هذه الأنزيمات في غرف خلوية خاصة. وبإمكاننا الرجوع إلى الفصل الرابع حتى نرى كيف تَصنع الْخليّة تلك الأنزيمات الهاضمة، من ضمنها محلل البروتين، في حويصلات تُسمّى الأجسام الحالّة. تُزيل الأجسام الحالّة البروتينات القديمة أو العضيات العاطلة عن العمل، غير أنّ هذا النظام ليس مقصورًا على نوع معين من البروتينات. تحتاج الْخليّة إلى مسار مُسَيْطَرٍ عليه لمتابعة إزالة البروتينات القديمة وتنظيمها مع الإبقاء على باقي بروتينات الْخليّة بشكل سليم.

تُعلّم إضافة مركب يوبيكوتين البروتينات للتحطيم

استطاعت خلايا حقيقيّات النّوى حلّ تلك المشكلة بتعليم البروتينات المراد تحطيمها، ثم تحطمها بشكل انتقائي. هذه العلامة التي توضع على البروتينات هي مركب **يوبيكوتين Ubiquitin**. سُمي يوبيكوتين بهذا الاسم؛ لأنه موجود في الخلايا جميعها (أيّ إنه موجود بكثرة)، وهو بروتين مكون من 76 حمضًا أمينيًّا، ويوجد بوصفه جزيئًا منعزلًا، أو على شكل سلاسل أطول مرتبطة ببروتينات أخرى.



الشّكل 16–19

إضافة يوبيكوتين إلى البروتينات. تُعلَّم البروتينات المراد تحطيمها، بإضافة يوبيكوتين إليها. ويقوم الأنزيم لاصق يوبيكوتين باستهلاك ATP وإضافة يوبيكوتين إلى البروتين. وعند إضافة سلسلة من تلك الجزيئات ليصبح البروتين متعدد اليوبيكوتين يُحطّم البروتين.

تضاف السلسلة الطويلة من يوبيكوتين تدريجيًّا عن طريق أنزيم لاصق يوبيكوتين *Ubiquitin ligase* (الشكل 16-19). يتطلب هذا التفاعل ATP، ويتم على شكل خطوات متعددة في عملية منظمة. تُسمّى البروتينات المرتبطة بيوبيكوتين، متعددة اليوبيكوتين *Polyubiquitinated* وتُعَدّ هذه السلسلة الإشارة التي تضعها الْخليّة على البروتين المراد تحطيمه.

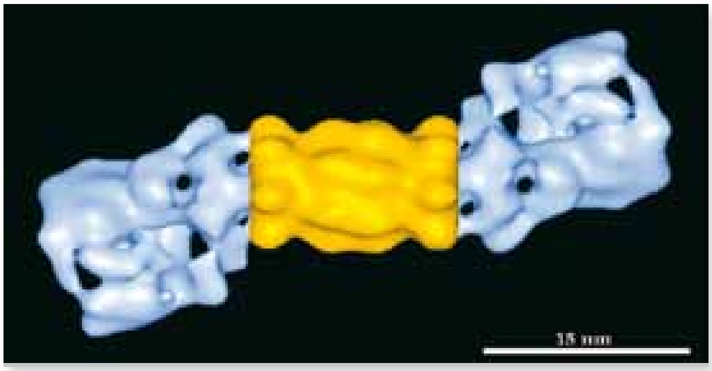
هناك طائفتان من البروتينات التي يُضاف يوبيكوتين إليها: الأولى، تضم البروتينات المراد إزالتها، وهي غير المطوية بشكل صحيح، أو غير الفعالة، والثانية، يتم إنتاجها وتحطيمها بشكل مُتَحَكَّم فيه من قِبَل الْخليّة. من أمثلة النوع الثاني البروتينات الدورية (سايكلين) التي تُسَيِّر دورة الْخليّة (الفصل الـ 10). فعندما ينتهي دور تلك البروتينات في أثناء دورة الْخليّة، يُضاف إليها يوبيكوتين، ثم تُزال. وبهذه الطريقة، تستطيع الْخليّة أنْ تَتَحَكَّمَ في دخولها في الانقسام أو البقاء في حالة عدم الانقسام.

يحطم جسيم تحطيم البروتين البروتينات متعددة اليوبيكوتين

تُسمّى عضيات الْخليّة التي تحطّم البروتينات المعلمة بيوبيكوتين، جسيمات **تحطيم البروتين Proteosomes**، وهي أسطوانات كبيرة ومعقدة تدخُلها البروتينات من أحد أطرافها، وتخرج من الطرف الآخر بوصفها أحماضًا أمينية أو قطعًا صغيرة ببتيدية (شكل 16-20).

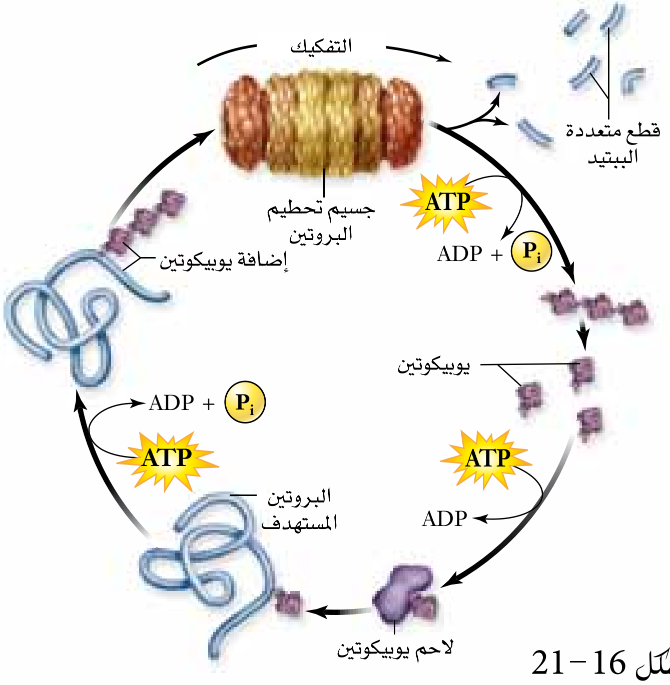
يحتوي معقد جسيم تحطيم البروتين على منطقة مركزية لها نشاط محلل للبروتين، وكذلك على جزءٍ تنظيمي موجود على طرفي البروتين. على الرّغم من أنّ جسيمات تحطيم البروتين غير محاطة بغشاء فإنها تُعَدُّ شكلًا من الحُجرات على مستوى بسيط. وباستخدام عملية ذات خطوتين، يُعلّم أولًا البروتين المراد تحطيمه، ثم يُعالج داخل معقدات ضخمة، في حين تُعزل البروتينات المراد التخلص منها بعيدًا عن السيوبلازم.

إن عملية إضافة يوبيكوتين متبوعة بالتحطيم عن طريق جسيمات تحطيم البروتين تُسمّى مسار يوبيكوتين محطم البروتينات *Ubiquitin–proteasome pathway*. ويمكن اعتبارها حلقة، إذ إنه لا يتم تدمير يوبيكوتين المضاف للبروتينات في



الشّكل 16–20

جسيم تحطيم البروتين في الدروسوفيلا. يحتوي المعقد المركزي على نشاط محطم للبروتين، وتعمل الأجزاء الجانبية بوصفها منظمات. تدخل البروتينات من أحد طرفي الأسطوانة ثم تقطع إلى ببتيدات صغيرة تخرج من الطرف الآخر.



الشّكل 16–21

التحطيم عن طريق مسار يوبيكوتين المحطم للبروتينات. يتم أولًا إضافة يوبيكوتين إلى البروتينات، ثم تدخل جسيم تحطيم البروتينات لكي تتحطم. ويتم في داخل جسيم تحطيم البروتين إزالة متعدد اليوبيكوتين الذي يتم تفكيكه إلى وحدات صغيرة يعاد استخدامها.

استقصاء

ما السببان اللذان من أجلهما تضيف الْخليّة يوبيكوتين متعدد لمتعدد الببتيد؟

جسيمات تحطيم البروتين. عندما يتحطم البروتين، فإنَّ جزيئات يوبيكوتين تتفكك إلى وحدات صغيرة يتم إعادة استخدامها لاحقًا. (الشكل 16-21).

تُصنع البروتينات، وتُحطم بشكل منظم. يتطلب التّحكم في تحطيم البروتينات في حقيقيّات النّوى إضافة بروتينات يوبيكوتين متبوعة بتحطيم البروتين في داخل جسيم تحطيم البروتين. يُعَدُّ مسار يوبيكوتين محطم البروتينات مسارًا رئيسًا لإعادة استخدام البروتينات القديمة أو التي لم تطوَ بشكل ملائم.

مراجعة المفاهيم

16-1 التّحكم في التّعبير الْجينيّ

التّحكم في التعبير الْجينيّ جوهري للمخلوقات الحية؛ لأنه يسمح للخلايا بالاستجابة للتغيرات في الظّروف الْبيئيّة المحيطة، ويمنح القدرة على حدوث التكوين الجنيني لمخلوقات متعددة الخلايا معقدة.

- يُستهل الاستنساخ عن طريق بروتينات منظّمة تغير من قدرة مبلمر RNA على الارتباط بالمحفِّز.
- تختلف حقيقيّات النّوى وبدائيّات النّوى في طريقة التّحكم في التعبير الْجينيّ.
- تستجيب إستراتيجيات التّحكم في بدائيّات النّوى بسرعة للتغيرات في ظروف البيئة.
- تعمل إستراتيجيات التّحكم في حقيقيّات النّوى على المحافظة على الاتزان الداخلي.

16-2 البروتينات المنظّمة

ترتبط البروتينات المنظمة بتعاقبات نوعية محددَّة من DNA تتحكم في حدوث الاستنساخ أو عدمه.

- ترتبط البروتينات المنظمة بسطح الحلزون المزدوج، وتتفاعل مع أزواج القواعد في الأخدود الرّئيس.
- موتيف ربط DNA يشير إلى التركيب ثلاثي الأبعاد للمنطقة التي تربط البروتين المنظم بـ DNA.
- يوجد في البروتينات المنظمة موتيفات عدة ترتبط بـ DNA (الشكل 16-2).

16-3 التنظيم عند بدائيّات النّوى

على الرّغم من وجود اختلافات بين بدائيّات النّوى وحقيقيّات النّوى، فإنهما يشتركان في أوجه شبه عدة فيما يتعلق بالتّحكم في الاستنساخ.

- يتم التّحكم السّلبيّ عن طريق بروتينات متغيرة تُسمّى المثبطات التي تمنع الاستنساخ أو تقلل منه.
- يتم التّحكم الإيجابيّ عن طريق طائفة أخرى من المنظمات البروتينية المتغيرة تُسمّى المنشطات التي تحفز الاستنساخ.
- تضبط بدائيّات النّوى التّعبير الْجينيّ استجابة للظروف الْبيئيّة.
- تُحفز المنطقة الفعالة *lac* عن طريق لاكتوز؛ أيّ إنها تُنتج الأنزيمات التي تستهلك لاكتوزًا بوجوده فقط.
- تثبِّط المنطقة الفعالة *trp*؛ أيّ تتوقف الأنزيمات التي تحتاج إليها الْخليّة لإنتاج *trp* بوجوده *trp*.
- يرتبط المؤثر (ألولاكتوز) بالمثبط في حالة التحفيز أو الحثّ، فيغير شكله، بحيث لا يعود قادرًا على الارتباط مع DNA (الشكل 16-4).
- في حالة التثبيط، يرتبط المؤثر (ويُسمّى هنا مرافق الْمُثبِّط) مع الْمُثبِّط، فيغير شكله ليصبح قادرًا على الارتباط مع DNA.
- يمنع وجود الجلوكوز تحفيز المنطقة الفعالة *lac* في عملية تُسمّى التثبيط بالجلوكوز.
- يحدث إقصاء المحفز عندما يتم منع المحفز من الدخول إلى الْخليّة حتى تظل المنطقة الفعالة مثبطة. ويُعدُّ إقصاء المحفز في المنطقة الفعالة *lac* إحدى طرق التثبيط بالجلوكوز.
- يتطلب التّعبير بمستوى عالٍ في المنطقة الفعالة *lac* تحكمًا إيجابيًّا عن طريق المنشط: بروتين منشط نواتج الهدم.
- يصبح بروتين منشط نواتج الهدم فعالًا عند ارتباطه بـ cAMP التي تكون مستوياته مرتفعة عند انخفاض مستوى الجلوكوز.
- يُتحكم في المنطقة الفعالة *trp* سلبيًّا أيضًا عندما لا يرتبط الْمُثبِّط بـ DNA ما يسمح بالتعبير عند غياب *trp*.
- يرتبط الْمُثبِّط بـ *trp* (مساعد الْمُثبِّط) الذي يستطيع أنْ يرتبط عندئذٍ مع DNA ويوقف المنطقة الفعالة *trp* عندما تكون مستويات تربتوفان عالية.

16-4 التنظيم في حقيقيّات النّوى

إنّ التّحكم في التّعبير الْجينيّ لدى حقيقيّات النّوى أكثر تعقيدًا منه في بدائيّات النّوى. إنّ DNA حقيقيّات النّوى منظم بشكل كروماتين، ويفصل غشاء النواة عملية الاستنساخ عن عملية التّرجمة.

- عوامل الاستنساخ عامةٌ أو نوعيةٌ.
- العوامل العامة ضرورية لتجميع جهاز الاستنساخ واستقطاب مبلمر RNA إلى المحفِّز.
- تعمل العوامل الخاصة بنمط يعتمد على نوعية النسيج، أو على زمن معين من أجل الحصول على معدلات استنساخ عالية.
- المحفِّزاتُ مواقعُ ربطِ عواملِ الاستنساخ العامة، في حين المعززاتُ مواقعُ ربطِ عواملِ الاستنساخ النوعية.
- مرافقاتُ المنشطات وسائط تربط بين عوامل الاستنساخ النوعية وباقي مكونات الاستنساخ (الشكل 16-12).
- بعض، عوامل الاستنساخ لا كلها تحتاج إلى وسائط.
- عدد مرافقات المنشطات قليل بالمقارنة مع عدد عوامل الاستنساخ؛ وذلك لأنّ مرافق المنشط الواحد يستطيع الارتباط بأكثر من عامل استنساخ.
- يتطلب الاستنساخ عن طريق مبملر RNA معقد الاستهلال وعوامل استنساخ خاصة.

16-5 تركيب الكروماتين في حقيقيّات النّوى

التّعبير الْجينيّ عند حقيقيّات النّوى معقد بشكل أكبر؛ بسبب تراص DNA على شكل كروماتين.

- يلتف DNA في حقيقيّات النّوى حول بروتينات تُسمّى هستونات، ويشكل جسيمات نووية غير متاحة للاستنساخ.
- إضافة الميثيل لأزواج القواعد في DNA، السايتوسين بشكل رئيس، ترتبط مع الجينات "المطفأة أو الموقوفة عن العمل".
- إضافة الميثيل للهستونات ترتبط بالمناطق غير النشطة في الكروماتين.
- إضافة الأستيل للهستونات ترتبط بالمناطق النشطة في الكروماتين.
- منشطات الاستنساخ مثل أنزيم مضيف أ إلى ستيل الهستون ومُزيل الأستيل تغير شكل الكروماتين، وإمكانية الوصول إليه لاستنساخه.
- تحتوي معقدات إعادة نمذجة الكروماتين على أنزيمات تحرك، وتغير مواقع، وتنقل الجسيمات النووية.

16-6 التّنظيم الذي يتم بعد النسخ عند حقيقيّات النّوى

يمكن أنْ يحدث التّحكم في التّعبير الْجينيّ عند حقيقيّات النّوى بعد استهلال الاستنساخ (الشكل 16-16).

- يتم تدخل RNA، عن طريق جزيئات RNA الصغيرة التي تثني نفسها للخلف لتشكل RNA مزدوج الشريط وله ثنية تشبه دبوس الشعر.
- يُقطّع الأنزيم المُقَطِّع، RNA مزدوج الشريط ويحوله إلى RNA دقيق (miRNA) و RNA الصغير المعترض (siRNA).
- يرتبط RNA الدقيق بشكل مباشر مع mRNA ويمنع الاستنساخ.
- يُحطم RNA الصغير المعترض mRNA معين بعد تكوينه بعملية الاستنساخ.
- يعتقد حاليًا أنّ siRNA يعمل مع أنزيم يُسمّى RISC الذي يُحطم mRNA المكمل للـ siRNA.
- يُنتج الوَصْل البديل لـ mRNA من جين واحد بروتينات عدة مختلفة، وذلك استجابة لعوامل محددة بنسيج معين.
- يعمل تحرير RNA على تحوير mRNA، وتغيير خصائص الازدواج القاعدي.
- يجب نقل mRNA إلى خارج النواة من أجل التّرجمة.
- يُنظم استهلال التّرجمة عن طريق عوامل ترجمة، وبروتينات تثبيط التّرجمة.
- بالإمكان تنظيم التّرجمة عن طريق تحطيم mRNA.

16-7 تحطيم البروتين

تُصنع البروتينات وتحطم بشكل مستمر.

- يضاف إلى البروتينات المستهدفة للتحطيم في حقيقيّات النّوى، ببتيدات يوبيكوتين.
- يضاف يوبيكوتين إلى البروتينات القديمة، وغير الفعالة، أو التي تنتج بشكل منظم مثل البروتينات الدورية (سايكلين).
- تحطم عضيات خلوية-جسيمات تحطيم البروتين- البروتينات التي أضيف إليها يوبيكوتين.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. المرحلة التي يحدث فيها التّحكم في التّعبير الْجينيّ هي:
   - أ . وَصل سابق mRNA لإنتاج mRNA الناضج.
   - ب. استهلال التّرجمة.
   - جـ. استهلال الاستنساخ.
   - د . جميع ما ذكر.
2. تتفاعل البروتينات المنظِّمة مع DNA عن طريق:
   - أ . فك التفاف الحلزون وتغيير نمط الازدواج القاعدي.
   - ب. هيكل الفوسفات- السكر في الحلزون المزدوج.
   - جـ. فك التفات الحلزون وإحداث اضطراب في الازدواج القاعدي.
   - د . الارتباط مع الأخدود الرّئيس للحلزون المزدوج والتفاعل مع أزواج القواعد.
3. ترتبط تحت وحدتي البروتين في زمام (سحّاب) ليوسين المنزلق عن طريق:
   - أ . مناطق في صفيحة بيتا المثناة.
   - ب. التفاعل مع الأحماض الأمينية غير المحبة للماء.
   - جـ. مناطق حلزوني ألفا، بينهما لفة.
   - د . التفاعل مع ذرة الزنك.
4. المنطقة المسؤولة بشكل مباشر عن الارتباط النوعي مع سلسلة DNA من مناطق بروتين حلزون- لفة- حلزون هي:
   - أ . حلزون التّعرّف. ب. المنطقة المتجانسة.
   - جـ. أصابع الزنك. د . سحاب ليوسين المنزلق.
5. في بدائيّات النّوى، يتطلب التّحكم السّلبيّ جزيئات ---- تغير من شكل بروتينات ----- التي ترتبط مع DNA وتمنع الاستنساخ.
   - أ . المشغل؛ الْمُثبِّط. ب. المنشط؛ مبلمر RNA.
   - جـ. المنشط؛ المشغل. د . المؤثر؛ الْمُثَبِّط.
6. المنطقة الفعالة هي:
   - أ . منطقة في DNA تعمل على تنظيم الاستنساخ.
   - ب. تجمع جيني يتم التّعبير عنه بوصفه وحدة كاملة.
   - جـ. موتيف لربط DNA.
   - د . بروتين منظِّم يعزز الاستنساخ.
7. تأثير وجود لاكتوز في المنطقة الفعالة *lac* هو:
   - أ . يرتبط الْمُثبِّط مع موقع المشغل في المنطقة الفعالة.
   - ب. يرتبط لاكتوز مع موقع المشغل في المنطقة الفعالة.
   - جـ. تستنسخ المنطقة الفعالة *lac*.
   - د . ليس له تأثير.
8. يؤثر وجود الجلوكوز في تنظيم المنطقة الفعالة lac عن طريق:
   - أ . يقلل الجلوكوز من كمية cAMP المطلوبة لعمل CAP.
   - ب. يمنع الجلوكوز نقل لاكتوز إلى داخل الْخليّة.
   - جـ. يرتبط الجلوكوز مع البروتين الْمُثَبِّط.
   - د . (أ) و (ب).
9. تأثير الحمض الأميني التريبتوفان في المنطقة الفعالة *trp* هو:
   - أ . يرتبط تربتوفان الْمُثَبِّط، ويتسبب في استنساخ المنطقة الفعالة *trp*.
   - ب. يرتبط تربتوفان الْمُثَبِّط، ويمنع الاستنساخ.
   - جـ. يزيد تربتوفان من مستويات cAMP وينشط CAP.
   - د . يتفاعل تربتوفان مع الْمُثَبِّط، ما يؤدي إلى إزالة التثبيط عن المنطقة الفعالة *trp*.
10. تختلف عوامل الاستنساخ النوعية عن عوامل الاستنساخ العامة في أن الأولى:
    - أ . تزيد من معدل الاستنساخ.
    - ب. ترتبط مع صندوق TATA.
    - جـ. تُشكل معقد الاستهلال.
    - د . ترتبط مع مبلمر RNA.
11. إضافة ميثيل إلى DNA:
    - أ . تثبط الاستنساخ بمنع الازدواج القاعدي بين السايتوسين والجوانين.
    - ب. تثبط الاستنساخ بمنع الازدواج القاعدي بين اليوراسيل والأدينين.
    - جـ. تمنع الاستنساخ بحجب سلسلة صندوق TATA.
    - د . مرتبطة بالجينات المطفأة أو الموقوفة.
12. وظيفة RNAs الصغير المعترض هي:
    - أ . الارتباط مع mRNA ومنع ترجمته.
    - ب. منع استنساخ mRNA المكمل.
    - جـ. البدء بتحطيم mRNA المكمل.
    - د . التنافس مع tRNA خلال التّرجمة.
13. يحدث تحرير RNA نتيجة:
    - أ . استبدال زوج قاعدي بسبب طفرة في DNA.
    - ب. وَصل سابقmRNA.
    - جـ. إضافة الميثل mRNA.
    - د . تحوير قاعدة في mRNA.
14. يوبيكوتين هو:
    - أ . نوع من أنزيم محلل للبروتين.
    - ب. تعديل يحدث بعد التّرجمة يستهدف البروتينات للتدمير.
    - جـ. بروتين يسهم في نقل mRNA إلى خارج النواة.
    - د . تحوير بعد التّرجمة يحطم mRNA.
15. واحدة من العبارات الآتية المتعلقة بجسيمات تحطيم البروتين غير صحيحة:
    - أ . هي عضيات محاطة بغشاء.
    - ب. تقوم بتكسير البروتينات إلى أحماض أمينية.
    - جـ. لا تحطم يوبيكوتين.
    - د . تزيل يوبيكوتين من البروتينات.

أسئلة تحدٍّ

1. بالإمكان إيجاد أمثلة على التّحكم السّلبيّ والإيجابيّ في الاستنساخ من خلال تنظيم التّعبير الْجينيّ في المنطقة الفعالة *lac* و *trp* في البكتيريا.

استخدم نظامي المنطقة الفعالة لوصف الفرق بين التّنظيم الإيجابيّ والسّلبيّ.

2. ما أوجه الاختلاف بين المشغل والمحفِّز في التّنظيم الْجينيّ عند بدائيّات النّوى؟
3. ما أشكال التّحكم في التّعبير الْجينيّ الْمُمَيِّزة لحقيقيّات النّوى؟ وهل تستطيع بدائيّات النّوى استخدام هذه الآليات، أم أنها موجودة لأنّ هناك فرقًا بين أنواع هذه الخلايا؟
4. يتأثر عدد البروتينات الموجودة في الْخليّة وأنواعها بالطفرات الوراثية، وتنظيم التّعبير الْجينيّ. ناقش كيف تختلف هاتان الطريقتان.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع .www.ravenbiology.com لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™

الفصل 17

التقانة الْحيويّة

Biotechnology

مقدّمة

أدى تطوير تقنيات جديدة ومؤثرة عبر العقود الماضية في دراسة المادة الْوراثيّة وتحويرها وتعديلها إلى ثورة في علوم الحياة. فالمعلومات التي تَمَّ الحصول عليها خلال 25 سنة الماضية أكبر من تلك التي تَمَّ الحصول عليها في تاريخ علوم الحياة كاملًا. وقد أثر علم التّقانات الْحيويّة أيضًا في كثير من مناحي الحياة اليومية بما يفوق أيّ حقل من علوم الحياة بدءًا من الغذاء اليومي إلى مستقبل الطب.

ظهرت القدرة على عزل قطع مُحَدَّدَة من DNA؛ فوفّر ذلك إمكانية دراسة واستعمال جزيئات صغيرة منه موجودة في خلايا البكتيريا، كتلك البلازميدة التي تبدو في الصورة جانبًا. في هذا الفصل، سنستقصي هذه التقنيات، وننظر كيف يمكن تطبيقها لحل مشكلات خاصة ذات أهمية عملية.

موجز المفاهيم

1-17 تعديل DNA

- *تقسّم الأنزيمات القاطعة DNA في مواقع مُحَدَّدَة.*
- *الأنزيمات الرابطة لـ DNA ودورها في بناء جزيئات هجينة*
- *يفصل التّهجير الْكهربائيّ عن طريق الهلام قطع DNA*
- *يسمح التّحول الْوراثيّ بإدخال DNA الغريب إلى بكتيريا القولون E.coli*

2-17 الاستنسال الجزيئي

- *تُمكّن أنظمة العائل – الحامل تكثير المادة الْوراثيّة الغريبة في البكتيريا.*
- *تحوي المكتبات الْوراثيّة المادة الْوراثيّة للمخلوق كلها.*
- *الأنزيم الناسخ العكسي قادر على إنتاج نسخة DNA من الحمض النووي الرايبوزي RNA*
- *يمكّن التهجين من تعريف أحماض نووية رايبوزية منقوصة الأكسجين في خلائط معقدة.*
- *يمكن عزل المستنسلات الْمُحَدَّدَة من المجموع الْوراثيّ.*

3-17 تحليل DNA

- *توفر الخرائط الْمُحَدِّدة «معالم» جزيئية.*
- *تكشف وصمات (طُبَع) ساذرن عن الفروق في DNA*
- *التحليل التسلسلي للحمض النووي الرايبوزي منقوص الأكسجين يوفر معلومات عن الجينات والمجموع الجيني.*
- *سارعت تقنيةُ تفاعل أنزيم المبلمر المتسلسل عمليةَ التّحليل.*
- *يمكن الكشف عن تفاعلات البروتين باستعمال نظام التهجين الثنائي*

4-17 الهندسة الوراثية

- *تسمح حوامل التفعيل بإنتاج منتجات جينية مُحَدَّدَة.*
- *يمكن إدخال الجينات عبر حاجز الأنواع.*
- *يمكن استعمال الجينات المستنسلة في بناء فئران تَمَّ تعطيل بعض جيناتها.*

5-17 تطبيقات طبية

- *يمكن إنتاج البروتينات الإنسانية في البكتيريا.*
- *قد تُبسّط مادة DNA الهجينة إنتاج المطاعيم.*
- *يمكن للمعالجة الجينية معالجة الأمراض الجينية مباشرة*

6-17 التطبيقات الزراعيّة

- *يمكن أن تحول البلازميدة Ti النباتات ذات الأوراق العريضة .*
- *زراعة المحاصيل المقاومة للمبيدات النباتية وعدم الحاجة إلى التعشيب*
- *محاصيل Bt مقاومة لبعض الآفات الحشرية.*
- *الأرز الذهبي يبين إمكانات المحاصيل الْمعدّلة وراثيًّا.*
- *طرحت المحاصيل الْمعدّلة وراثيًّا كثيرًا من القضايا الاجتماعية*
- *يمكن إنتاج مواد صيدلانية من خلال استعمال الصيدلة الْحيويّة.*
- *الحيوانات الداجنة يمكن أيضًا تعديلها وراثيًّا.*

1-17 تعديل DNA

لقد كانت القدرة على العزل المباشر للمادة الْوراثيّة وتعديلها من أهم التغيرات العميقة في ميدان علوم الحياة في أواخر القرن العشرين. لقد ابتدأ **بناء DNA الهجين Recombinant DNA** (أي أن جزيئًا منه مصنوع من مصدرين مختلفين) في منتصف السّبعينيّات من القرن الماضي. إن تطور هذه التقنية - التي أدت كليًّا لعلم التقانات الْحيويّة - مبني أساسًا على أنزيمات يمكن استعمالها لتعديل DNA.

تقسّم الأنزيمات القاطعة DNA في مواقع مُحَدَّدَة

إن الأنزيمات التي ساعدت على إحداث الثورة في البيولوجيا الجزيئية هي تلك القادرة على تقطيع DNA في مواقع مُحَدَّدَة، وهذه هي التي يطلق عليها **الأنزيمات المحدِّدة الداخلية Restriction endonucleases**. وكما تَمَّ وصفه في (الفصل الـ 14)، فإنّ الأنزيمات المحللة لـ DNA هي أنزيمات تفتت DNA إلى قطع. وكان كثير منها معروفًا قبل عزل أول أنزيم منها. إلا أن هذه الأنزيمات مختلفة؛ لأنها قادرة على تفتيت DNA في مواقع خاصة. ولو كان الحمض النووي الرايبوزي حبلًا، فستكون هذه الأنزيمات كالسكين التي تقطع الحبل بأطوال محددة.

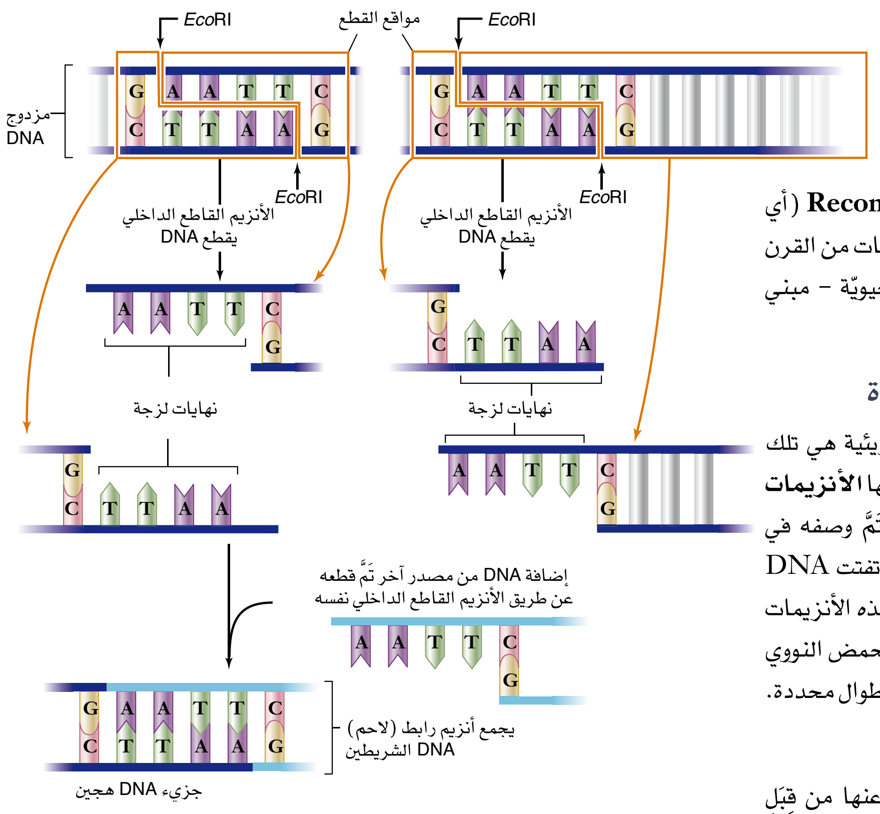
اكتشاف الأنزيمات المحددة وأهميتها

إن فعالية التقطيع المحدَّد لهذه الأنزيمات التي طالما تَمَّ البحث عنها من قِبَل علماء الحياة نجمت عن بحوث أساسية للإجابة عن السؤال: لماذا تستطيع بعض الفيروسات البكتيرية إصابة بعض الخلايا، وليس كلها؟ وقد أطلق على هذه الظاهرة اسم محدودية العائل *Host restriction*. تنتج البكتيريا أنزيمات قادرة على تقطيع DNA الخاص بالفيروس في أماكن وتسلسلات مُحَدَّدَة، وتقوم خلايا العائل بحماية حمضها النووي من التقطيع من خلال تعديل هذا الحمض في مواقع التقطيع، حيث لا تقوم هذه الأنزيمات بتقطيع الجزيئات الْمعدّلة من DNA. ومنذ الوهلة الأولى لاكتشاف هذه الأنزيمات القاطعة، فإنّ المئات قد عُزلت، وكانت قادرة على التّعرّف إلى كثير من **مواقع التقطيع Restriction sites** وقطعها.

إن القدرة على قطع DNA في أماكن مُحَدَّدَة ذات أهمية من ناحيتين: الأولى أنها تسمح ببناء نمط من الخريطة الفيزيائية، وهو ما كان مستحيلًا قبل ذلك. يمكن بناء الخريطة الفيزيائية اعتمادًا على تحديد أماكن التقطيع لهذه الأنزيمات القاطعة، وتوفر هذه الخرائط المحددة معلومات مهمة للتعرف إلى جزيئات DNA والعمل بها. ومن ناحية ثانية، يؤدي التقطيع الناتج عن الأنزيمات القاطعة هذه إلى ظهور جزيئات هجينة (خليطة أو معادة التكوين) من DNA. إن كثيرًا على بناء الجزيئات الهجينة هذه ذات أثر مهم في البحوث، حيث إن كثيرًا من الخطوات في عملية استنسال DNA وتعديله تحتاج إلى القدرة على خلط جزيئات من مصادر مختلفة.

كيف تعمل الأنزيمات القاطعة؟

هناك نوعان من الأنزيمات القاطعة: الأول I والثاني II، يعمل النوع الأول I قطعًا بسيطًا عبر كلّ من شريطي DNA وليس على موقع التّعرّف. وحيث إنه لا يقطع على مواقع بمحددة بعينها، فإنه لا يستعمل غالبًا في عمليات استنسال DNA وتعديله. أما النوع الثاني II، فإنه يستطيع إنتاج جزيئات هجينة، حيث إن هذه الأنزيمات قادرة على التّعرّف إلى تسلسل معين من DNA مكون من 4-12 قاعدة، وتقطع الحمض النووي عند قاعدة معينة بذاتها في هذا التسلسل (الشكل 17-1). إن مواقع تعرف النوع الثاني II من هذه الأنزيمات يمكن قراءته بالصورة العادية، أو بالاتجاه



الشكل 17-1

تنتج كثير من الأنزيمات القاطعة قطعًا من DNA حاملة نهايات لزجة. يقوم الأنزيم القاطع للبكتيريا *Eco*RI دائمًا بقطع التسلسل GAATTC بين G و A . وبسبب وجود التسلسل في كلا الشريطين، فإنه يقطع كليهما، إلا أن هذين التسلسلين يسيران في اتجاهين متعاكسين على الشريطين. نتيجة لذلك، تنتج أذناب وحيدة الشريط ذات نهايات لزجة، وتكون مكملة لبعضها. ويمكن لاحقًا لهذه النهايات اللزجة الالتحام بقطعة من DNA الآخر الذي قُطِع عن طريق الأنزيم القاطع نفسه. ويمكن لهذين الجزيئين الاندماج عن طريق الأنزيم الرابط لإنتاج جزيء هجين.

المعاكس دون تغيير ترتيب الأحرف، كما هو الحال في كلمة RADAR (يدعى هذا النهج باليندروم). تقرأ تسلسلات DNA الباليندرومية من 5` إلى 3` في الشريط الواحد تمامًا كما تقرأ في الشريط المكمل له (انظر الشكل 17-1).

وبالأخذ في الحسبان هذا النوع من التسلسل فإنّ قَطْع DNA عند القاعدة نفسها في أيّ من الشريطين يمكن أن يؤدي لقطع DNA بطريقة ماهرة تؤدي لإنتاج أطراف لزجة Sticky ends ، وستكون هذه التسلسلات القصيرة غير المزدوجة هي نفسها لأي حمض نووي قُطِع بذلك الأنزيم. وهكذا، فإنّ هذه النهايات اللزجة تسمح لأحماض نووية من مصادر مختلفة بالارتباط ببعضها بسهولة (انظر الشكل 17-1).

الأنزيمات الرابطة لـ DNA ودورها في بناء جزيئات هجينة

كما وصفنا أيضًا، فإنّ نهايتي DNA اللتين تَمَّ قطعهما بأنزيمات النوع الثاني II تمتلك تسلسلات مكملة لبعضها، وهكذا فبإمكانها أن تكوّن مزدوجًا. ولكن، ولكي تكون جزيئًا من DNA مستقرًا مكونًا من القطعتين فلا بد من وجود أنزيم لربط هذه الجزيئات. يساعد **الأنزيم الرابط DNA ligase** على تكوين رابطة

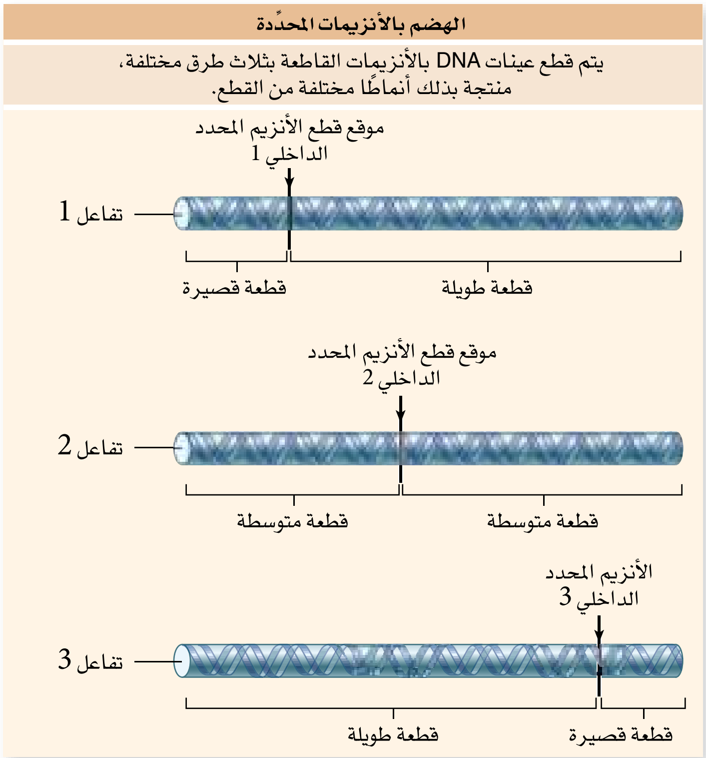
ثنائية الإستر مفسفرة بين مجموعتي الهيدروكسيل والفوسفات المتجاورتين في نيوكليوتيدات DNA. يسبب الأنزيم الرابط هذا التحام الكسر في أحد الشريطين أو كليهما (انظر الشكل 17-1)، وهذا هو نفسه الأنزيم الذي يربط قطع أوكازاكي على الشريط المتلكئ خلال تضاعف DNA (انظر الفصل الـ 14).

وفي صندوق العدة لعالِم البيولوجيا الجزيئية، يُعَدّ فعل الأنزيم الرابط ضروريًّا لإنتاج جزيئات هجينة مستقرة من قطع وفرتها الأنزيمات المحدِّدة (القطَع).

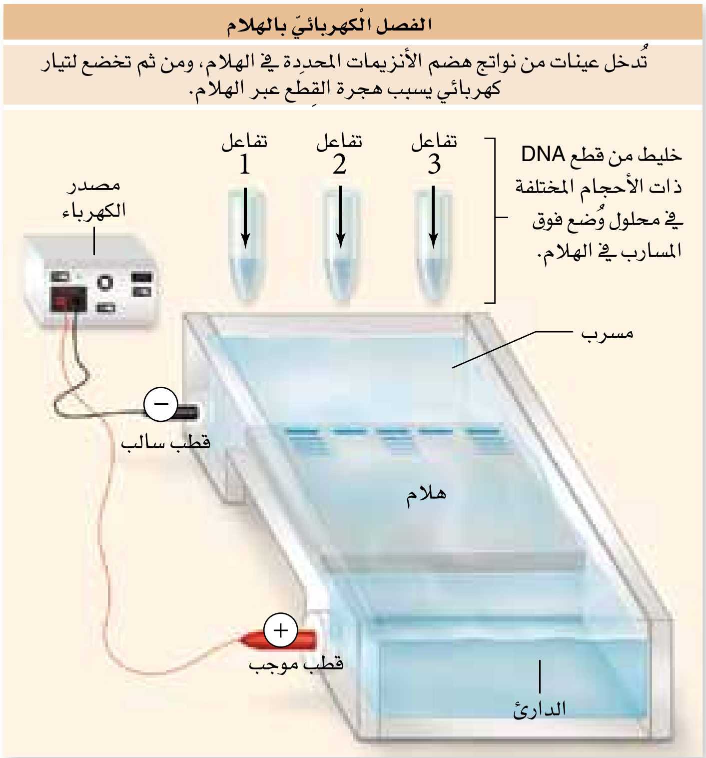
يفصل التّهجير الكْهربائيّ عن طريق الهلام قطع DNA

لا فائدة من القطع الناتجة عن عمل الأنزيمات القاطعة إنْ لم يكن بالإمكان فصلها بسهولة لتحليلها. أكثر طرق الفصل شيوعًا هي استخدام التّهجير الكْهربائيّ في الهلام. تعتمد هذه التقنية على الاستفادة من الشحنات السالبة على جزيء DNA باستعمال حقل كهربائي لتوفير القوة اللازمة لفصل جزيئات DNA بناءً على حجمها. فالهلام المصنوع من الأجروز أو مبلمر أكريلأمايد المنتشر على هيئة طبقة رقيقة على مادة داعمة، يوفر وسطًا ثلاثي الأبعاد يفصل الجزيئات اعتمادًا على حجمها. يتم غمر الهلام في المحلول الدارئ (المنظم) Buffer المحتوي على أيونات يمكنها أن تحمل تيارًا خاضعًا لحقل كهربائي.

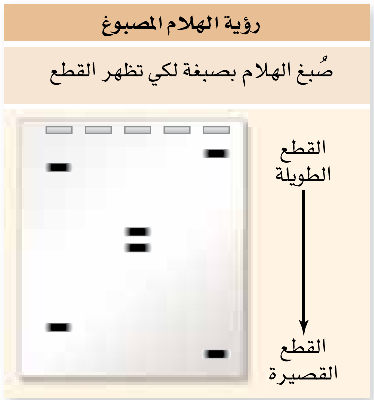
تسبب الشحنات السالبة القوية من مجموعات الفوسفات المكونة للعمود الفقري للحمض النووي DNA هجرة الجزيء نحو القطب الموجب (الشكل 17-2ب). ويعمل الهلام على شكل غربال لفصل جزيئات DNA اعتمادًا على حجمها: حيث كلما كبر حجم الجزيء، كانت هجرته في الهلام أكثر بطئًا. وعلى مدى زمني محدد للهجرة الكْهربائيّة، فإنّ الجزيئات الصغيرة سوف تهاجر مسافات أكبر من الجزيئات الكبيرة. يمكن التّعرّف إلى DNA في الهلام باستعمال صبغة ترتبط به (الشكل 17-2 جـ، د).



أ.



ب.



جـ.

د.

الشكل 17-2

الفصل الكْهربائيّ بالهلام أ. تستعمل ثلاثة من الأنزيمات القاطعة لتقطيع DNA إلى قطع محددة اعتمادًا على التسلسل الذي يميزه كلّ أنزيم. ب. يتم تحميل القطع في الهلام، سواء أكان أجروزًا أم مبلمر أكريلأمايد، ومن ثم يمرر التيار الكْهربائيّ، حيث تهاجر قطع جزيئات DNA خلال الهلام اعتمادًا على الحجم، إذ تهاجر الجزيئات الكبيرة ببطء. جـ. يؤدي هذا إلى ظهور أنماط من القطع تنفصل بناءً على الحجم، حيث تهاجر القطع الصغيرة لمسافات أكبر من الكبيرة.
د. يمكن إظهار القطع بصبغها بصبغة بروميد الإيثيديوم، وعند تعرض الهلام للأشعة فوق البنفسجية، فإنّ DNA المرتبط بالصبغة سيتوهج بوضوح على شكل بقع أرجوانية في الهلام. وتبين الصورة بقعة واحدة من DNA اقتُطعت لمتابعة دراستها، ويمكن مشاهدتها تتلألأ في الأنبوب الذي يحمله الفني.

ويعد التّهجير الْكهربائيّ من أهم الطرق في البيولوجيا الجزيئية باستعمالاته في مجالات تمتد من تحليل بصمات DNA إلى تحليل أنماط تسلسله. وسوف نبحث ذلك في مرحلة لاحقة.

يسمح التّحول الْوراثيّ بإدخال DNA الغريب إلى بكتيريا القولون *E.coli*

إن الخطوة الأولى في الهندسة الْوراثيّة هي بناء جزيئات هجينة. من الضروري أيضًا أن نكون قادرين على إعادة إدخال هذه الجزيئات إلى الخلايا. في (الفصل الـ 14)، تَمَّت الإشارة إلى أن المادة الْوراثيّة يمكن انتقالها بين خلايا البكتيريا، كما أوضح فردريك جريفث، وهذه العمليةُ المسماة بالتّحول الْوراثيّ *Transformation* عمليةٌ طبيعية في الخلايا التي كان يدرسها جريفث. فبكتيريا القولون *E.coli* المستعملة بشكل روتيني في مختبرات البيولوجيا الجزيئية غير قادرة على إتمام عملية التّحول الْوراثيّ طبيعيًا، إلا أن عمليات اصطناعية تَمَّ تطويرها لتسمح بإدخال المادة الْوراثيّة في خلايا بكتيريا القولون هذه. بهذه الطريقة، يمكن إكثار جزيئات هجينة في خلية قادرة على عمل كثير من النسخ من هذا الجزيء الجديد الهجين.

وبصورة عامة، تُدعى عمليةُ إدخال جزيء المادة الْوراثيّة من أصل غريب في خلية أخرى هي عملية تُدعى التحولَ الْوراثيَّ، وهي مهمة جدًا في حالة بكتيريا القولون من أجل الاستنسال الجزيئي، ومن أجل تكاثر DNA المُسْتَنْسَل. يرغب الباحثون أيضًا أن يكونوا قادرين على إعادة إدخال المادة الْوراثيّة في الخلايا الأصلية التي عُزلت منها أصلًا. في هذه الحالة، إذا أمكن استعمال الْخليّة المتحولة لتكوين كلّ أو جزء من مخلوق، فإننا نسمي هذا المخلوق **عابر الجينات** (متحوِّل) **Transgenic** وسوف نستقصي لاحقًا تكوين النباتات والحيوانات عابرة الجينات واستعمالها.

تشمل تقنيات تعديل المادة الْوراثيّة استعمال الأنزيمات القاطعة لتقطيع DNA والأنزيم الرابط لـ DNA لبناء جزيئات هجينة. يُستعمل التّهجير الْكهربائيّ بالهلام لفصل قطع DNA. ويمكن إدخال DNA الغريب إلى بكتيريا القولون من خلال عملية التّحول الْوراثيّ الاصطناعية.

2-17 الاستنسال الجزيئي Molecular cloning

يشير مصطلح **سلالة** (أو نسيلة **Clone**) إلى نسخ متشابهة تمامًا وراثيًّا. إن عملية تكثير النباتات من خلال قطع عقلة من نبات معين وتنميتها للحصول على نبات جديد هي طريقة بدائية مبكرة للاستنسال، استعملت بشكل واسع في التّطبيقات الزّراعيّة، وعلم البستنة. ونكتفي هنا بالتحدث عن فكرة الاستنسال الجزيئية، في حين أننا سنبحث في استنسال مخلوق كامل في(الفصل الـ 19).

تشمل **عملية الاستنسال** الجزيئية عزل تسلسل محدد من المادة الْوراثيّة، وهو تسلسل يترجم في العادة إلى بروتين خاص. يُسمّى هذا أحيانًا الاستنسالَ الجيني *Gene cloning* إلا أن الاستنسال الجزيئي أكثر دقة.

تُمكّن أنظمة العائل – الحامل تكثير المادة الْوراثيّة الغريبة في البكتيريا

مع أنه بالإمكان إنتاج تسلسلات قصيرة من DNA في خارج الْخليّة *In vitro*، فإنّ استنسال تسلسلات كبيرة غير معروفة، يحتاج إلى تكثير جزيئاتDNA الهجين داخل الْخليّة *In vivo*. تمكن الأنزيمات والطرق التي وصفها سابقًا علماء الأحياء من إنتاج المادة الْوراثيّة الغريبة وفصلها، ومن ثَمَّ إدخالها إلى الخلايا.

إن عملية تكثير المادة الْوراثيّة في الْخليّة العائل تحتاج إلى **حامل Vector** (شيء لحمل جزيء المادة الْوراثيّة الهجين) يمكنه التضاعف في العائل عند إدخاله. إن هذه الأنظمة للعائل –والحامل مهمة جدًا لعلوم البيولوجيا الجزيئية.

إن أكثر العوائل شيوعًا ومرونة عند الاستعمال في عمليات الاستنسال الجزيئية بكتيريا القولون *E.coli* ، إلا أنه يتوافر في الوقت الحاضر كثير من هذه العوائل. يعيد الباحثون بشكل روتيني إدخال المادة الْوراثيّة المستنسلة لحقيقيّة النّوى باستعمال خلايا الأنسجة من الثدييات، أو خلايا الخميرة وخلايا الحشرات بوصفها عوائل. وكل نظام من أنظمة العائل – الحامل يتيح استعمالاً خاصًا للمادة الْوراثيّة المستنسلة.

تمثل البلازميدات والفيروسات البكتيرية أكثر اثنين من الحوامل المستعملة. فالبلازميداتُ *Plasmids* مادةٌ وراثيةٌ صغيرة ودائرية تقع خارج الكروموسوم، وهي غير ضرورية للخلية البكتيرية. أما الفيروسات البكتيرية فهي فيروسات تصيب خلايا البكتيريا.

البلازميدات بوصفها حوامل *Plasmid vectors*

الحوامل البلازميدية (كروموسومات صغيرة دائرية الشكل) تستعمل عادة لاستنسال قطع صغيرة نسبيًّا من المادة الْوراثيّة تصل في أقصاها إلى ما يقارب 10 كيلو قاعدة (10,000 قاعدة) ولا بد للحامل البلازميدي من أن يحوي مكونين، هما:

1. أصل (منشأ) التضاعف *Origin of replication* الذي يسمح للبلازميدة بالتضاعف في بكتيريا القولون بصورة مستقلة عن الكروموسوم.
2. مؤشر قابل للاختيار *Selectable marker* وغالبًا ما يكون هذا المؤشر مقاومًا المضاد الحيوي.

ويضمن مؤشر الاختيار هذا التّعرّف بسهولة إلى وجود البلازميدة خلال الاختيار الْوراثيّ. وعلى سبيل المثال، فإنّ الخلايا المحتوية على البلازميدة الحاملة لجين مقاومة المضاد الحيوي تتمكن من العيش عند زراعتها على وسط غذائي يحوي ذلك المضاد الحيوي، في حين أن الخلايا المفتقرة لتلك البلازميدة سوف تموت بفعل هذا المضاد.

وتُدخَل قطعة من DNA بالطرق التي وُصفت إلى منطقة من البلازميدة تُسمّى **موقع الاستنسال المتعدد Multiple cloning site (MCS)** . تحوي هذه المنطقة عددًا من المواقع المحددة الخاصة، بحيث إنه عند قطع البلازميدة بأحد الأنزيمات المحددة لهذه المواقع تكون النتيجة بلازميدة خيطية. وعند قطع المادة الْوراثيّة قيد الدراسة بالأنزيم القاطع نفسه يمكن عندها ربط القطعة في ذلك الموقع، وبعدها تُدخل البلازميدة إلى الخلايا عن طريق التّحول الْوراثيّ (انظر الشكل 17-3أ).

وغالبًا ما تكون هذه المنطقة من الحامل قد تَمَّ هندستها لكي تحتوي على جين آخر تَمَّ تعطيله؛ لأنه قُطع بالمادة الْوراثيّة التي دخلت توًّا، وهذا ما يُسمّى التعطيل الإدخالي *Insertional inactivation*. وواحد من أوائل حوامل الاستنسال هو pBR322 استعمل جينًا آخر مقاومًا للمضاد الحيوي للتنشيط الإدخالي؛ وهكذا فإنّ المقاومة لمضاد حيوي والحساسية لمضاد حيوي آخر تشير إلى وجود المادة الْوراثيّة المدخلة.

وهناك حوامل حديثة تستعمل جين أنزيم محلل بيتا – جلاكتوسايد، وهو الأنزيم الذي يقطع السكريات الجلاكتوسايدية مثل اللاكتوز. فعندما يقطع الأنزيم المادة

الصناعية X-gal ينتج لون أزرق. في هذه البلازميدات يؤدي إدخال المادة الوراثيّة الغريبة إلى مقاطعة جين الأنزيم المحلل لبيتا جلاكتوسايد، فلا يتم إنتاج أنزيم فعال. وعند زراعة الخلايا المتحولة وراثيًّا على وسط يحوي المضاد الحيوي ومادة X-gal (لكي نختار الخلايا المحتوية على البلازميدة) فإنها تبقى ذات لون أبيض، في حين أن الخلايا المتحولة وراثيًّا وغير المحتوية على المادة الوراثيّة المدخلة تبقى ذات لون أزرق (انظر الشكل 17-3أ).

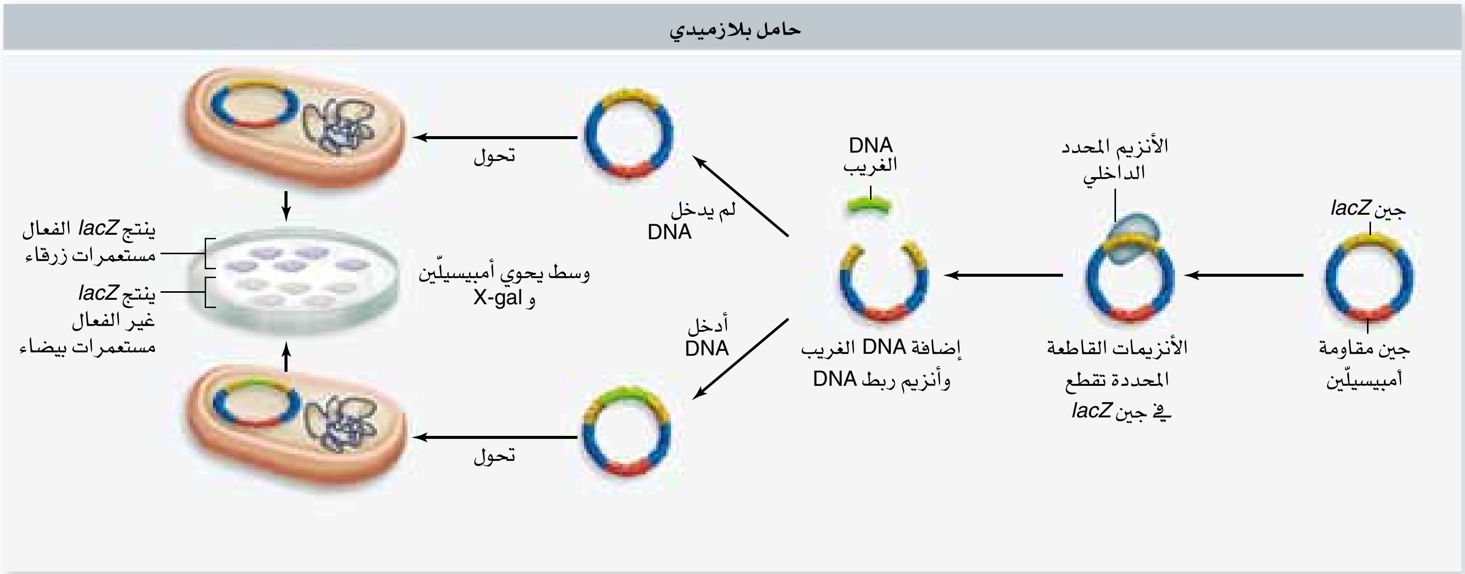
الفيروسات البكتيرية بوصفها حوامل *Phage vectors*

إن الفيروسات البكتيرية أكبر من البلازميدات بوصفها حوامل، أو بوصفها عوامل نقل، ويمكنها أن تحمل قطع DNA تصل إلى 40 كيلوقاعدة. إن معظم الحوامل الفيروسية الناقلة مبنية على دراسة **الفيروس البكتيري لامدا (λ) phage lambda**. مبدئيًّا، تُستخدم حوامل الفيروس لامدا هذه الأيام لأجل بناء مكتبات *cDNA* المكمل *cDNA Libraries* - وهي عبارة عن مجموعات من قطع DNA أُنتجت من الحمض النووي الرايبوزي الرسول mRNA (انظر التفاصيل أدناه).

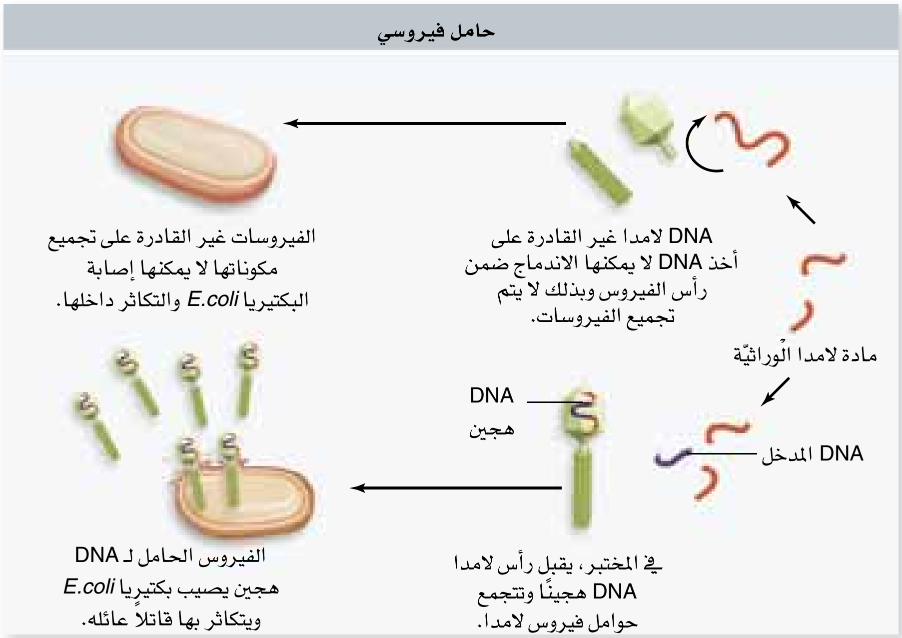
ومع أن فيروس لامدا الحامل مفيد لاستنسال قطع كبيرة من DNA، إلا أن له متطلبين لا تشاركه بهما البلازميدات بوصفها حوامل، هما:

- كلٌّ من البلازميدات والفيروسات البكتيرية تحتاج إلى خلايا حية للتضاعف، إلا أن الفيروسات تقتل هذه الخلايا، حيث تؤدي في النهاية إلى مجموعات فيروسية، وليس خلايا بكتيريا.
- المادة الوراثيّة للفيروس خيطية، فبدلًا من كسر دائرة، كما هي الحال في البلازميدة، يُزال الجزء الأوسط من المادة الوراثيّة لفيروس لامدا لتحل محله المادة الوراثيّة المدخلة.

بعد ربط هذه المادة المدخلة لذراعي فيروس لامدا يجب عندها تغليف مادة لامدا الوراثيّة برأس الفيروس خارج الخليّة، وبعدها تستعمل لإصابة بكتيريا القولون *E.coli*. ويلاحظ أن ذراعي الفيروس لامدا المفتقرين إلى أي مادة وراثية مدخلة لا يمكن تغليفهما بصورة فعالة برأس الفيروس. ويؤدي هذا الاختلاف إلى درجة من الانتخاب للفيروسات الهجينة، حيث إنّ الأذرع وحدها لا تُضاعف (الشكل 17-3 ب).



أ.



ب.

الشكل 17-3

استعمال حوامل البلازميدة والفيروس. أ. تُقطع البلازميدة ضمن جين أنزيم بيتا-جلاكتوسايد (*LacZ*) ومن ثم تضاف المادة الوراثيّة الغريبة والأنزيم الرابط إلى DNA. عندئذٍ، تتداخل المادة الوراثيّة الغريبة المدخلة في الجين *LacZ* مع التسلسل المشفَّر، معطلة بذلك عمل الجين. عند زراعة الخلايا على وسط غذائي يحتوي على المضاد الحيوي أمبيسيلّين، تُختار الخلايا المحتوية على البلازميدة فقط. يحوي الوسط الغذائي مادة *X-gal*، وفي حالة كون جين *lacZ* سليمًا (الصورة العليا) فإنّ الأنزيم المفعل يحطّم مادة *X-gal* منتجًا مستعمرات زرقاء، وعند تعطيل جين *lacZ* (الصورة السفلى) فإنّ *X-gal* لا يتم تحطيمه، وتبقى المستعمرات بيضاء. **ب.** يتم اختيار الحوامل الفيروسية لوجود DNA الهجين من خلال قدرة الفيروس على تجميع مكوناته خارج الخليّة، ومن ثم إصابة الخليّة العائل والتضاعف داخلها. وهكذا، فقد تَمَّ هندسة الفيروس وراثيًّا، بحيث إنّ المادة الوراثيّة ذات DNA المُدخل فقط تكون بالطول المناسب لآليات التغليف لكي تنتج فيروسًا مكتملًا قادرًا على إصابة الخلايا.

الكروموسومات الصناعية *Artificial chromosomes*

لقد حدد حجمُ المادة الْوراثيّة التي يُمكن استنسالها في الحاملات البلازميدية أو الفيروسية التحليلَ واسع النطاق للمحتوى الْوراثيّ. وللتعامل مع هذا الأمر؛ قرر علماء الوراثة اتباع إستراتيجية الخلايا وبناء كروموسومات، ما قاد لتطوير كروموسومات الخميرة الصناعية YACs وكروموسومات البكتيريا الصناعية BACs. وهناك تقدم نحو بناء كروموسومات صناعية للثدييات. وسيتم وصف استعمال الكروموسومات الصناعية في الفصل الآتي.

استقصاء

يرغب باحث في استنسال جزيء هجين من المادة الْوراثيّة حجمه 32 كيلو قاعدة. في رأيك، ما أفضل حامل يستعمله؟

تحوي المكتبات الْوراثيّة المادة الْوراثيّة للمخلوق كلها

تستند فكرة الاستنسال الجزيئية إلى القدرة على بناء تمثيل لخليط معقد جدًا في المادة الْوراثيّة، بحيث يجعل المحتوى الْوراثيّ كلّه على شكل يكون التعامل معه أسهل مقارنة بالكروموسومات الهائلة داخل الْخليّة. فإذا كان بالإمكان تحويل الجزيئات الضخمة من المادة الْوراثيّة في الكروموسوم إلى قطع عشوائية، وإدخالها في حامل مثل البلازميدة أو الفيروس، فعندها، وعند تضاعفها في الْخليّة العائل، فإنها ستمثل مع بعضها المحتوى الْوراثيّ بكامله. أُطلق على هذا التجمع **المكتبةُ الْوراثيّةُ DNA Library**، وهي مجموعة من المواد الْوراثيّة في الحامل التي إذا ما نظر إليها معًا فإنها تمثل خليطًا معقدًا من المادة الْوراثيّة (الشكل 17-4).

من حيث المبدأ، فإنّ أبسط أنواع المكتبات الْوراثيّة التي يمكن إنتاجها هو **المكتبة الجينومية Genomic library** الممثلة لكلّ المحتوى الجيني في الحامل. يتم تقطيع هذا المحتوى الجيني عشوائيًّا وتكسيره بشكل متكرر باستعمال أنزيم قاطع. عند عدم تقطيع DNA بصورة كاملة، لا يتم تقطيع المواقع جميعها، بل يكون التقطيع عشوائيًّا. ويتم إدخال هذه القطع العشوائية للحامل، ومن ثَمَّ إلى الْخليّة العائل.

تم إنتاج المكتبات الجينية أصلًا في فيروس لامدا بسبب الحجم الكبير للمواد المُدخلة. في الوقت الراهن، ومع تقدم علم الجينات وتحليل المحتوى الجيني بكامله، فإنّ هذه المكتبات الجينية تُبنى عادة في الكروموسومات البكتيرية الصناعية BACs.

ويمكن إنتاج أنواع عدة من هذه المجموعات اعتمادًا على مصدر المادة الْوراثيّة المستعملة. فأي نسيلة في المجموع الجيني تحوي نوعًا واحدًا من المادة الْوراثيّة ومجموعها مع بعضها يشكل المجموع الْوراثيّ، ولا بدّ هنا أن نتذكر أنه بخلاف المكتبة المحتوية على كثير من الكتب المرتبة والمبوبة، فإنّ المكتبة الْوراثيّة مجموعة «عشوائية» من قطع المادة الْوراثيّة المتداخلة. وسوف نستقصي لاحقًا في هذا الفصل كيفية إيجاد تسلسل نمطي من المادة الْوراثيّة مثير للاهتمام.

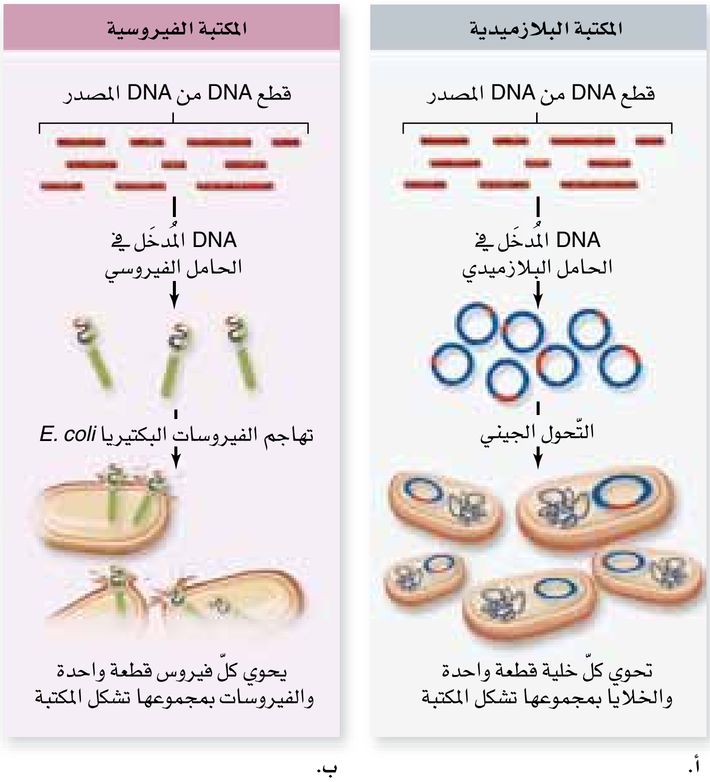
الأنزيم الناسخ العكسي قادر على إنتاج نسخة DNA من الحمض النووي الرايبوزي RNA

إضافة للمكتبات الجينومية، يرغب الباحثون في عزل الجزء المفعَّل غالبًا (المعبّر عنه) *Expressed* من الجينات. إن تركيب الجينات في الخلايا حقيقيّة النّوى يحتم أن يكون الحمض النووي الرايبوزي الرسول mRNA أصغر كثيرًا من الجين نفسه بسبب وجود الأجزاء غير المشفّرة *Introns* في الجين. وبعد نقل المعلومة عن طريق أنزيم مبلمر RNA الثاني، فإنّ النسخة الأولية ترتبط أو تلتحم *Spliced* لإنتاج mRNA (الفصل الـ 15). وبسبب ذلك، فإنّ المكتبات الجينومية ذات أهمية خاصة لفهم بنية الجين، إلا أنها غير ذات فائدة إذا رغبنا في تفعيل الجين في أنواع من البكتيريا التي لا تحوي جيناتها أجزاء غير مشفَّرة، وليس لديها آلية للارتباط.

والمكتبة المحتوية فقط على تسلسلات مفعلة تمثل جزءًا صغيرًا من DNA مقارنة بالمجموع الجيني الكلي. إلا أنها تحتاج إلى استعمال mRNA بوصفه نقطة بداية. ومثل هذه المكتبة من التسلسلات المفعلة أصبحت ممكنة بفضل استعمال أنزيم آخر، وهو أنزيم **النسخ العكسي Reverse transcriptase**. لقد عُزل أنزيم النسخ العكسي من صنف من الفيروسات المسماة الفيروسات العكسية. تحتاج دورة حياة هذا الفيروس إلى صنع نسخة DNA من مادتها الْوراثيّة المكونة من RNA. ويمكننا الاستفادة من فعالية أنزيم الفيروس العكسي هذا في صنع نسخ من المادة الْوراثيّة DNA من mRNA المعزول. تُسمى هذه النسخ من DNA **الحمض النووي المكمل Complementary DNA (cDNA)** (الشكل 17-5). وتصنع المجموعة الجينية من الحمض النووي المكمل من خلال البدء بعزل mRNA من جينات مفعلة، وبعدها استعمال أنزيم النسخ العكسي لصنع الحمض النووي المكمل من mRNA. ومن ثَمَّ، فإنّ الحمض النووي المكمل يُستعمل لإنتاج مجموع جيني كما ذُكِرَ سابقًا. إن هذه المكتبات الجينية المكملة ذات فائدة قصوى، وتعمل عادة لتمثيل الجينات المفعلة في كثير من الأنسجة والخلايا المختلفة.

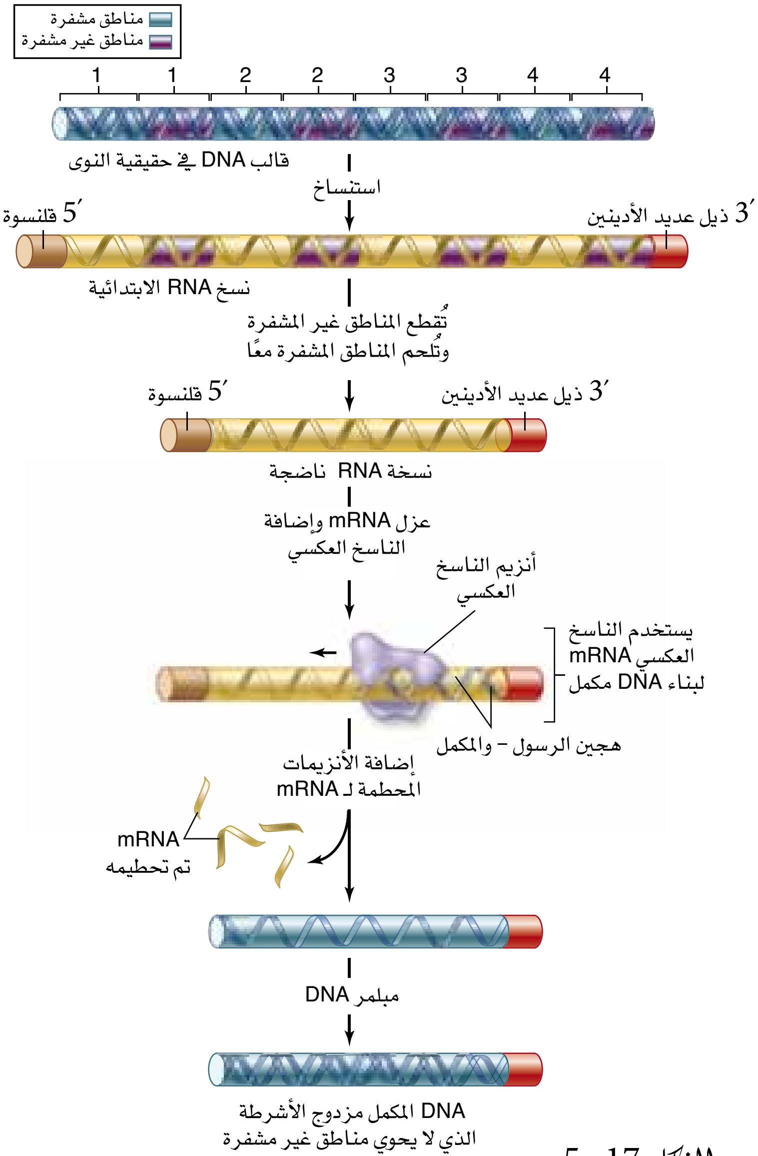
استقصاء

تخيل أنك ترغب في نسخة من جزء من المادة الْوراثيّة لخلية حقيقيّة النواة تحتوي الجينات المشفَّرة وغير المشفَّرة، فهل تصنيع الحمض النووي المكمل cDNA هو السبيل الأفضل للتعامل مع هذه الحالة؟



الشكل 17-4

تخليق المجموعات الْوراثيّة. يمكن إنتاج المجموعات الْوراثيّة باستعمال: أ. حوامل البلازميد. ب.حوامل الفيروس.



الشكل 17 -5

تكوين الحمض النووي المكمل cDNA. إن نسخة mRNA الرسول المكتملة أصغر كثيرًا في العادة من الجين بسبب فقدانها للأنماط غير المشفّرة في أثناء عملية الوَصْل. وعند عزل هذا الرسول من سيتوبلازم الْخليّة، فإنّ أنزيم النسخ العكسي يمكنه استعمال هذا بوصفه قالبًا لصنع شريط DNA مكمل لِ mRNA. ويكون الشريط الجديد من DNA هو القالب للأنزيم المبلمر لـ DNA الذي يُجَمَّعُ عليه شريطٌ مكمِّلٌ من DNA منتجًا بذلك الحمض النووي الرايبوزي المكمّل cDNA الذي هو صورة من DNA ثنائي الشريط للرسول الخالي من المكونات غير المشفرة.

يمكّن التهجين من تعريف أحماض نووية رايبوزية منقوصة الأكسجين في خلائط معقدة

تستعمـل تقنيـة **التهجين الجزيئي Molecular hybridization** عامـة لتعريـف أحماض نووية رايبوزية منقوصة الأكسجين في خليط معقد كما هو الحال فـي المكتبات الْوراثيّـة. والتهجين الذي يُسمّى أيضًا التّديـن (التّصليب) يستفيد مـن خصوصية الازدواج القاعدي بيـن شريطي DNA. فإذا عُطِّل جزيء DNA أيّ إن الشريطيـن فُصـلا، فإنّ هذين الشريطين يتحدان مجـددًا فقط مع شركاء يمتلكون التسلسل المكمل الصحيح. ويستفيد علماء البيولوجيا الجزيئية من هذه الصفة مخبريًّا باستعمال جزيء معروف وخاص من DNA لإيجاد شريكه في خليط معقد.

ويمكن تعريف أيّ شريط منفرد من الحمض النووي DNA وRNA باستعمال النظائر المشعة، أو أيّ مواد معرفة مثل الصّبغات المتوهجة. فيما بعد، يمكن استعمال هذه بوصفها معرّفًا (مجسّ) Probe للتعرف إلى مكمله في خليط من DNA أو RNA. وتُسمّى عملية إعادة التنشيط هذه التهجين؛ لأن الخلط بين المجس المشع وDNA غير المعرّف يكوّن جزيئًا هجينًا من خلال الازدواج القاعدي.

ولقد أنتجت المعرّفات تاريخيًّا كثيرًا من التقنيات. إحداها تشمل عزل البروتين الذي نهتم به، ومن ثم تحديد نمط تسلسله كيميائيًّا. وعند معرفة تسلسل البروتين، نستطيع توقع نمط تسلسل DNA باستعمال الشيفرة الْوراثيّة. وفيما بعد، يمكن استعمال هذه المعلومات لبناء DNA لاستعماله بوصفه مجسًّا.

يمكن عزل المستنسلات المُحَدَّدَة من المجموع الْوراثيّ

إن عزل مستنسل مُحَدَّد من مجموعة عشوائية، أيّ من المكتبة الْوراثيّة، يشبه البحث عن إبـرة في كومة قش. ونحتاج إلـى بعض المعلومات عن الجين قيد الاهتمام. فعلى سبيل المثال، كان كثير من الجينات المعزولة في البدايات، هي تلك التي تُفعّل بصورة كبيرة في نوع معين من الخلايا، مثل جينات الجلوبين المسؤولة عن البروتينات الموجودة في الهيموجلوبين الحامل للأكسجين.

عملية التهجين هي الأكثر شيوعًا في تعريف مستنسل في مكتبة وراثية. ويقدم (الشكل 17-6) مخططًا لهذه العملية في مكتبة وراثية لِـ DNA في حامل البلازميدة.

في المراحل المبكرة من البيولوجيا الجزيئية، صنع الباحثون بصورة فردية مكتباتهم الْوراثيّة كما بيّناه سابقًا في (الشكل 17 -4). أما الآن، فنجد أن المجموعات الجينية ومكتبات cDNA متوافرة تجاريًّا ولكثير من المخلوقات. ويشمل مسح هذه المكتبات تنميتها في أطباق الآجار لبناء نسخة من هذه المكتبة، ومن ثم الاستقصاء أو المسح بحثًا عن تسلسل المستنسل المثير للاهتمام.

المرحلة الأولى: زراعة المكتبة الْوراثيّة

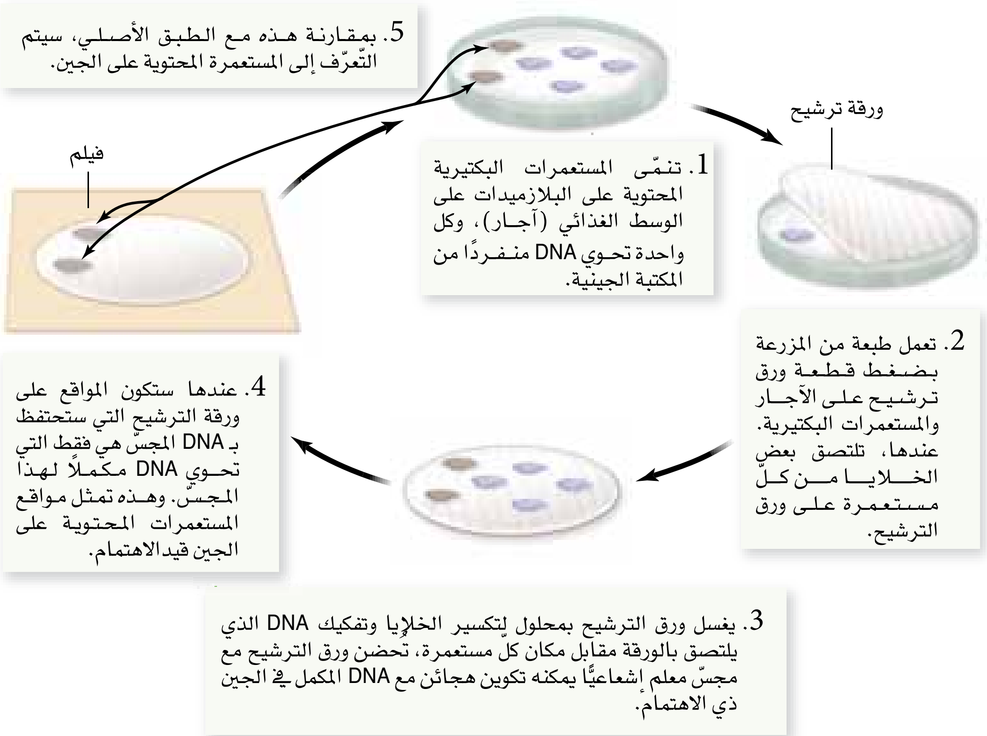
من ناحية فيزيائية، المكتبة هي مجموعة من الفيروسات البكتيرية التي يحوي كلّ منها DNA المدخل، أو خلايا بكتيريا يحوي كلّ منها بلازميدة أو كروموسومًا صناعيًّا مدخلًا به DNA. ولإيجاد مستنسل محدد؛ لا بّد أن تمثل المكتبة بصورة منظمة. ويبين (الشكل 17-6) هذا التمثيل لحامل بلازميدة. وتتم تنمية المكتبة البكتيرية المحتوية على البلازميدات على أطباق وبكثافة عالية، بشرط الإبقاء على إمكانية تمييز المستعمرات المنفردة.

المرحلة الثانية: نسخ المكتبة

عند اكتمال نمو المكتبة على الأطباق، يمكننا عمل نسخ منها من خلال وضع قطعة من ورق الترشيح على سطح الطبق. وعندها، سوف يلتصق كلّ الفيروسات أو بعضها أو الخلايا من المستعمرات بها، وسيبقى بعضٌ منها في الطبق، وستكون نتيجة ذلك نسخة من المكتبة الْوراثيّة على ورقة الترشيح، ويمكن تثبيت DNA على هذه الورقة من خلال تسخينها، أو من خلال ربطه بورقة الترشيح باستعمال الأشعة فوق البنفسجية.

المرحلة الثالثة: مسح المكتبة

عند تكوّن النسخة المكتبية على ورقة الترشيح يمكن التّعرّف إلى المستنسل من خلال التهجين. حيث يُعلَّم المجسّ الذي يمثل التسلسل الذي نهتم به بنيوكليوتيد مشع. ومن ثم يضاف المجسّ لورقة الترشيح المثبت عليها نسخة المكتبة. بعد



الشكل 17-6

مسح المكتبة الوراثيّة باستعمال التهجين. تتم هذه العملية بالاستفادة من قدرة DNA على التفكك وإعادة البناء، حيث تتمكن الأشرطة المتكاملة من التّعرّف إلى بعضها. تزرع الخلايا المحتوية على المكتبة الوراثيّة على أطباق الآجار، وتُعمل نسخة من هذا الطبق باستعمال أوراق ترشيح خاصة من النيتروسيللوز أو النايلون الذي يرتبط مع DNA مفرد الشريط. تعامل النسخة على ورق الترشيح لتحليل الخلايا، وتفكيك DNA بحيث سيكون هناك نمط من DNA مرتبط بورقة الترشيح ومناظر لنمط المستعمرات. عند إضافة المجسّ المشع سوف يجد الحمض النووي المكمل له، ويكوّن هجينًا في مواقع المستعمرات المحتوية على الجين قيد الاهتمام.

ذلك، نضع فيلمًا حساسًا للانبعاثات الإشعاعية ليلامس ورقة الترشيح، وستظهر بقعة سوداء عند موقع الإشعاع. عند مقارنة الفيلم مع الطبق الأصلي يمكن تعريف المستنسل الذي نبحث عنه (انظر الشكل 17-6).

الاستنسال الجزيئي هو عزل أنماط محددة من DNA. إن أنظمة العائل - الحامل تُمَكّننا من تكثير الحمض النووي في بكتيريا القولون *E.coli* ومخلوقات أخرى. المكتبات الوراثيّة لـ DNA تمثل مزيجًا معقدًا من الحمض النووي، كما هو الحال في المجموع الجيني كاملًا في نظام العائل - الحامل. وغالبًا ما يتم مسح المكتبات الوراثيّة بحثًا عن مستنسلات محددة باستعمال التهجين الجزيئي الذي يستعمل مجسّات معرفة لإيجاد DNA المكمل لذلك المجسّ.

3-17 تحليل DNA

يوفر الاستنسال الجزيئي DNA متخصصًا لاستعماله في تعديل وتحليل متقدمين. إن الطرق التي يمكن بها تعديل DNA لا نهاية لها، ويمكن أن تحتل بقية هذا الكتاب. ولخدمة غرضنا، سنقوم بتبيان القليل من الطرق المهمة للتحليل واستعمالات المستنسلات الجزيئيّة.

توفر الخرائط المحددة معالم جزيئية

إذا كنت غريبًا في مدينة ما، فإنّ أسهل الطرق لإيجاد طريقك حول المدينة هو الحصول على خريطتها ومقارنتها مع ما يحيط بك. وبطريقة مشابهة، فإنّ عالِم البيولوجيا الجزيئية يحتاج إلى خرائط لتحليل الحمض النووي المستنسل ومقارنته.

إن أول نوع من الخرائط الفيزيائية كانت تلك المحدّدة والمكونة من أماكن المواقع التي يمكن قطعها بكثير من الأنزيمات القاطعة المتوافرة، وترتيبها. وفي البداية، تَمَّ تصنيع هذه الخرائط بتقطيع الحمض النووي بأنزيمات مختلفة، ومن ثَمَّ فصل هذه القطع باستعمال التّهجير الكهربائيّ بالهلام، وأخيرًا تحليل الأنماط الناتجة. ومع أن هذه الطريقة ما زالت مستعملة، إلا أن كثيرًا من الخرائط المحددة يتم الآن تكوينها باستعمال أجهزة الحاسوب للبحث في تسلسلاتDNA المعروفة عن المواقع التي يمكن قطعها بالأنزيمات المحددة.

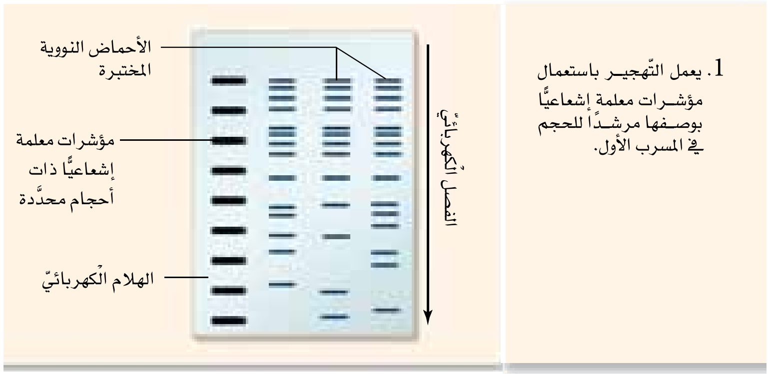
تكشف وصمات (طُبَع) ساذرن عن الفروق في DNA

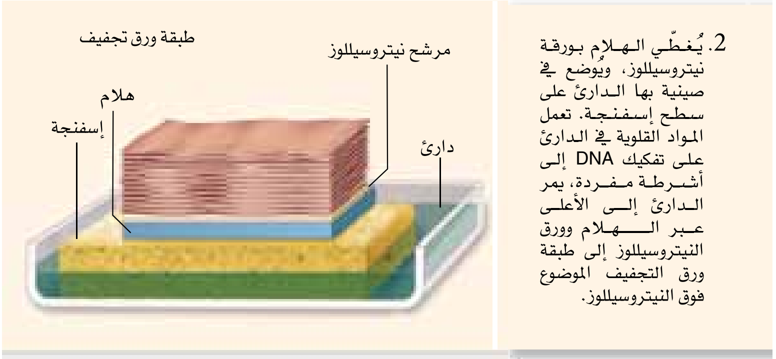
عند استنسال جين معين، يمكن استعماله مجسًّا للتعرف إلى الجين نفسه أو إلى جين مشابه في DNA المعزول من خلية أو نسيج (الشكل 17-7). وفي هذه الطريقة المسماة **طبعة ساذرن Southern blot** يتم قطع DNA من عينة ما إلى قطع باستعمال أنزيم محدد، وتُعْزَلُ هذه القطع بالتّهجير الكهربائيّ بالهلام. وعندها يتم تفكيك حلزون DNA ثنائي الشريط لكلّ قطعة إلى أشرطة منفردة بجعل درجة أحماضة الهلام قاعدية، ومن ثم نطبع الهلام بورقة ترشيح ناقلين بعضا من أشرطة DNA إلى ورقة الترشيح. يتم بعدها حضن ورقة الترشيح هذه مع مجسّ معرّف مكون من DNA النقي وحيد الشريط المناظر لجين بعينه (أو لـ mRNA المنسوخ من ذلك الجين). وهنا، فإنّ أيّ قطعة بها تسلسل من النيوكليوتيدات مكمل للمجسّ ستهجن مع المجسّ (انظر الشكل 17-7).

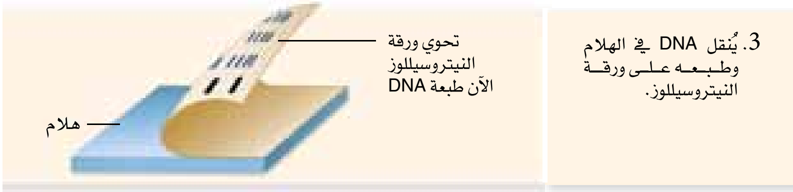
لقد طُوِّرت هذه التقنية من طبعة ساذرن لاستعمالها مع RNA والبروتينات. وعند عزل mRNA بالتّهجير الكهربائيّ، تُسمى التقنية **طبعة نورذرن Northern blot**. والطريقة هي نفسها فيما عدا استعمال mRNA بدلًا من DNA بوصفه مادة بادئة، إضافة إلى عدم وجود خطوة تفكيك DNA. وكذلك يمكن عزل البروتينات باستعمال التّهجير الكهربائيّ، وطبعها بطريقة تُسمّى **طبعة وسترن**

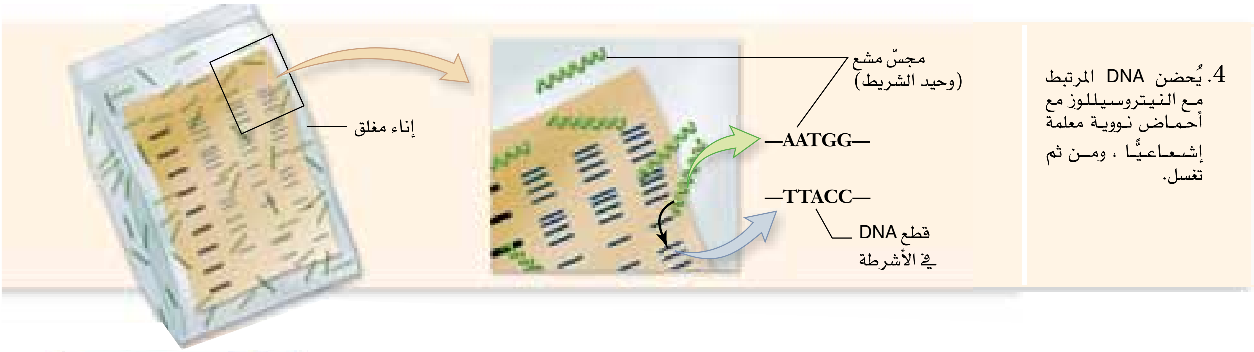
الشكل 17-7

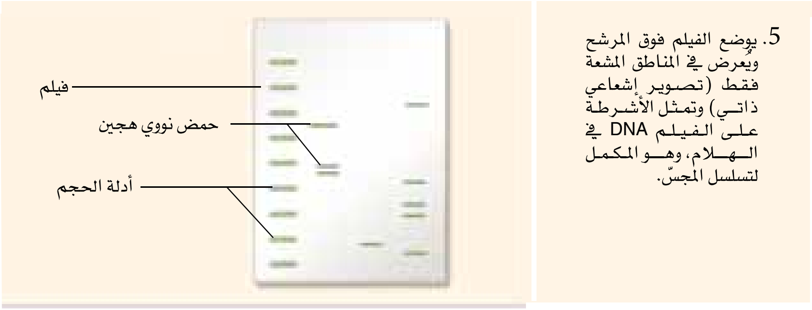
طريقة وصمة ساذرن. لقد طور ساذرن هذه الطريقة عام 1975 لنتمكن من رؤية قطع DNA التي نهتم بها في عينة معقدة تحوي قطعًا أخرى شبيهة الحجم. وفي الخطوات 1-3، يفصل DNA على هلام، ومن ثَمَّ يُنْقَلُ (يُطْبَعُ) على وسط صلب مثل ورق النيتروسيللوز أو النايلون. ويمكن الكشف عن أنماط التسلسل ذات الاهتمام باستعمال مجسّ معلم إشعاعيًّا. يتم حضن هذا المجسّ (المكون في العادة من مئات عدة من النيوكليوتيدات طولًا) من DNA أحادي الشريط (أو RNA الرسول المكمل للجين قيد الدراسة) مع ورق الترشيح المحتوي على قطع DNA. وفي هذه الحالة، ستكون كلّ قطع DNA المحتوية على قطع DNA مكملة للمجسّ هجائن مع المجسّ. ويُبَيِّنُ المسربُ 4 قطعةً قصيرة من المجسّ، والتسلسل المكمل. تختلف هذه القطع في الحجم، حيث تمر القطع الأصغر بسرعة أكبر في الهلام، أما القطع ذات الاهتمام، فيتم كشفها لاحقًا باستعمال فيلم التصوير. وهناك صورة ممثلة في المسرب رقم 5. وحديثًا لم تعد تستعمل الأفلام في الكشف، بل تستخدم أجهزة الصور الفوسفورية، وهي أدوات يتحكم الحاسوب فيها، ولها مجسّات إلكترونية للضوء، أو الانبعاثات الإشعاعية.





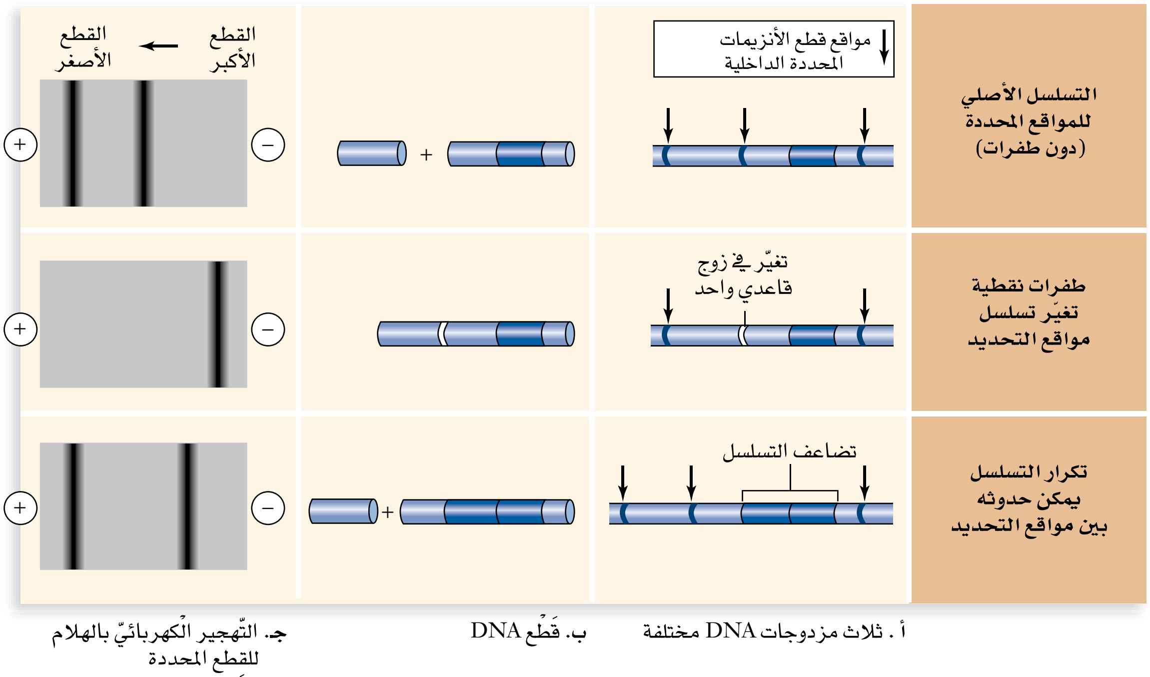






الشكل 17-8

تحليل تعدد أشكال طول القطعة المحددة RFLP. أ. ثلاث عينات من DNA مختلفة في مواقع تحديدها بسبب استبدال زوج واحد من القواعد في حالة واحدة، ومضاعفة التسلسل في حالة أخرى. ب. عند قطع العينات بالأنزيم القاطع سَتَنْتُجُ أعدادٌ وأحجامٌ مختلفة من القطع. جـ. يفصل التّهجير الْكهربائيّ بالهلام هذه القطع، وتَظْهرُ أنماطٌ مختلفة من الأشرطة.



Western blot في هذه الحالة. التّهجير الْكهربائيّ، وكذلك خطوة الكشف عن البروتين مختلفان عن حالة طبعة ساذرن. تحتاج خطوة الكشف هنا إلى وجود أجسام مضادة يمكنها الارتباط لبروتين واحد. وتعود تسمية هذه التقنيات كلها للباحث الأصلي الذي كان اسمه ساذرن. وأصبح استعمال كلمات نورذرن، و ويسترن مجرد تلاعب بالكلمات من الاسم ساذرن باستعمال نقاط وأساسيات البوصلة.

تحليل تعدد أشكال طول القطعة المحددة *RFLP*

يحتاج الباحث أحيانًا إلى عمل ما هو أكثر من مجرد إيجاد جين خاص؛ فهو قد يبحث عن تنوع في جينات أفراد مختلفين. إحدى الطرق المناسبة لذلك تتم من خلال تحليل **تعدد أشكال طول القطعة المحدّدة Restriction fragment length polymorphism** أو **(RFLP)** باستعمال طبعة ساذرن (الشكل 17-8).

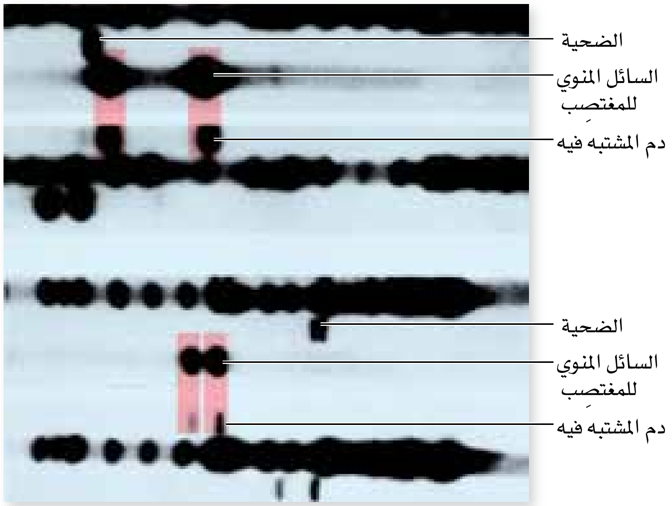
فالطفرات في نقطة واحدة، التي تغير نمط تسلسل DNA يمكنها استبعاد أنماط تسلسل تَمَّ التّعرّف إليها بأنزيمات محددة، أو تخليق أنماط تَعَرُّفٍ جديدة قصيرة، مغيرًا بذلك أنماط القطع المشاهدة في طبعة ساذرن. ويمكن كذلك ملاحظة تكرار الأنماط بين مراكز الأنزيمات القاطعة، وكذلك الاختلافات بين الأفراد التي يمكن أن تغير طول قطع DNA. وكل هذه الاختلافات يمكن رصدها باستعمال طبعة ساذرن.

وعند ارتباط مرض وراثي بتعدد أشكال طول القطعة المحددة RFLP، يمكن استعمال هذه الطريقة لتشخيص هذا المرض. لقد لوحظ أن مرض هنتنجتون، ومرض التّليّف الكيسيّ، والأنيميا المنجلية كلها مرتبطة بتعدد أشكال طول القطعة المحددة التي تَمَّ استعمالها مؤشرات (كواشف) في حالات التشخيص.

بصمات *DNA fingerprinting DNA*

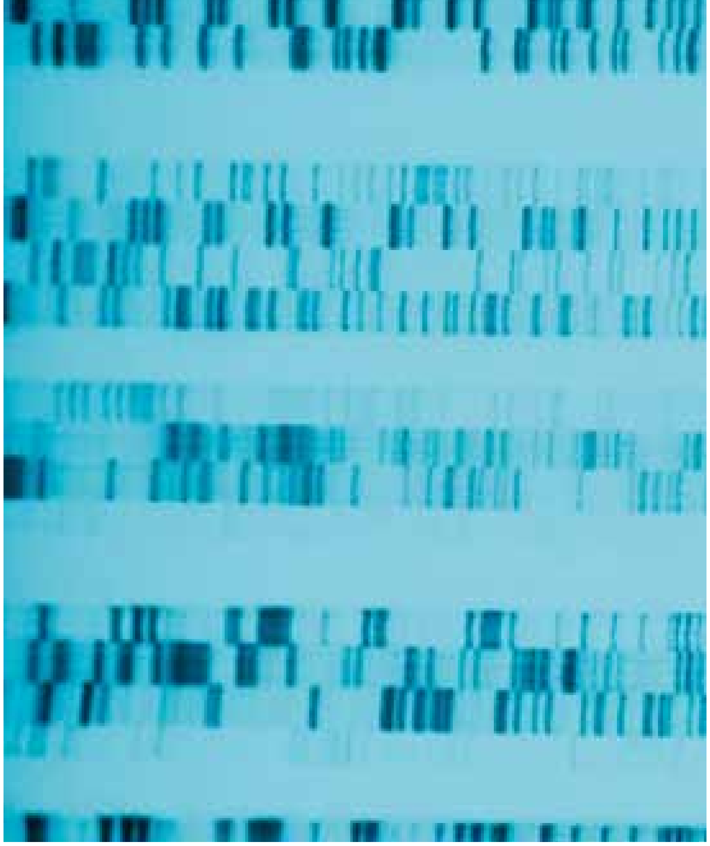
استعملت هذه التقنية في دراسة **بصمات DNA**. فعند استعمال مجسّ لحمض نووي متكرر، يكشف عددًا كبيرًا من القطع. ونقول: إن هذا المجتمع (المجموعة) **متعدد الأشكال Polymorphic** لهذه المؤشرات الجزيئية. ويمكن استعمال هذه المؤشرات بوصفها بصمات وراثية في التحقيقات الجنائية، وتطبيقات تحديد الهوية.

ويبين (الشكل 17-9) البصمات الْوراثيّة لادعاء عام، قدمت في قضية اغتصاب عام 1987. وتتكون من صور إشعاعية، وخطوط متوازية على أفلام الأشعة السينية. ويمكن النظر إلى هذه الخطوط من حيث كونها مشابهة لصورة قراءة الأسعار على المنتجات الاستهلاكية، حيث إنها توفّر تعريفًا محددًا ومميزًا، إذ إنّ كلّ خط يمثل موقعًا لقطعة من فعل الأنزيم القاطع تَمَّ إنتاجها بتقنية شبيهة بتلك الموصوفة في (الأشكال 17-7 و 17-8). وأن الممر أو المسرب ذا الخطوط المتعددة يمثل شاهدًا معياريًّا.



الشكل 17-9

نمطان أدّيا إلى إدانة تومي لي أندروز بالاغتصاب عام 1987. لقد تَمَّ هنا استعمال اثنين من مجسّات DNA لتعريف DNA المعزول من الضحية والسائل المنوي للمغتصِب والمشتبه فيه. وتمثل القنوات السوداء الأشرطة الضابطة، ويتضح أن هناك شبهًا واضحًا بين DNA للمشتبه فيه و DNA المأخوذ من السائل المنوي للمغتصِب في كلا التسلسلين.



الشكل 17-10

سلم القطع المستعملة في تحليل تسلسل DNA. تبين الصورة الإشعاعية صور القطع الناتجة عن تفاعلات تسلسل نمط DNA. إنتاج هذه القطع يكون بتفاعلات عضوية تفككه عند قواعد محددة، أو بتفاعلات أنزيمية تنتهي بقواعد محددة. ويمكن للهلام أن يفصل قطعًا تختلف بقاعدة واحدة.

لقد تَمَّ استعمال مجسّين مختلفين للتعرف إلى القطع المحددة، حيث أُخِذَتْ مسحةٌ من المهبل للضحية بعد ساعات من الاعتداء عليها، ومنه تَمَّ جمع بعض الحيوانات المنوية، ومن ثَمَّ حُلِّل حمضها النووي لتبيان أنماط أنزيماتها المحددة.

وبمقارنة هذه الأنماط للسائل المنوي ودم المعتدي (التي بالتأكيد تختلف عن تلك التي للضحية) فبالإمكان رؤية تطابق أنماط تلك الخاصة بالمُغْتَصِب، وكان المُغْتَصِبُ هو تومي لي أندروز. وقد أدين في السادس من تشرين الثاني 1987 وكان أولَ شخص في الولايات المتحدة الأمريكية أدين بجريمة اعتمادًا على دليل البصمات الوراثيّة.

ومنذ القرار في حق أندروز، أصبح تحليل البصمة الوراثيّة دليلًا مقبولًا بالمحكمة في أكثر من 2000 حالة. ومع أن بعض المجسّات توضح نماذج مشتركة في كثير من الناس، إلاّ أن بعضها الآخر نادرٌ. وباستعمال مجسّات عدة، فإنّ احتمال التشابه يمكن احتسابه أو استثناؤه. ومع هذا، لا بد أن تُحَلَّلَ عمليات عينات الحمض النووي بصورة دقيقة؛ لأنّ عدم الدقة يمكن أن يؤدي إلى إدانة غير عادلة.

وبعد انتشار لغط كبير عن أمثلة تشكك في العمليات المخبرية، وُضِعت مواصفات وطنية لهذا الغرض.

التحليل التسلسلي للحمض النووي الرايبوزي منقوص الأكسجين يوفر معلومات عن الجينات والمجموع الجيني

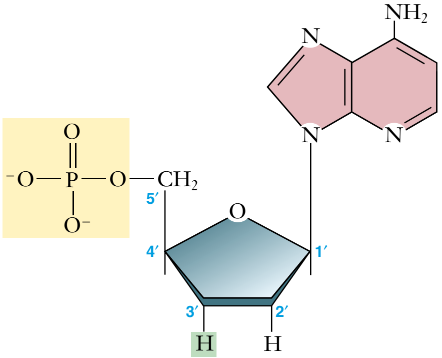
إن المستوى النهائي للتحليل هو تحديد التسلسل الحقيقي للقواعد في جزيء DNA. وقد رافق تطور علوم الحياة الجزيئية تطور تقنيات تحليل التسلسل. ولد حقل علوم الجينات (الجينومات) من القدرة على تحديد تسلسل المجموع الجيني بكامله بسرعة نسبية.

الفكرة الأساسية التي استعملت في تحليل تسلسل DNA تعتمد على إنتاج مجموعة من القطع تبدأ كلّ واحدة منها بالتسلسل نفسه، وتنتهي بقاعدة محددة. وعند عزل هذه المجموعة من القطع بالتّهجير الكهربائيّ بالهلام ذي قوة التحليل المرتفعة، فإنه سينتج عن ذلك سلم من القطع (الشكل 17-10) حيث إنّ كلّ شريط يتكون من قطع تنتهي بقاعدة محددة. وبالبدء بأقصر هذه القطع يمكن قراءة التسلسل صعودًا مع السلم.

بعد ذلك، أصبحت المشكلة في كيفية إنتاج مجموعات من القطع التي تنتهي بقواعد محددة. ففي الأيام الأولى من التحليل التسلسلي، تَمَّ استعمال الطريقتين؛ الكيميائية والأنزيمية. اشتملت الطريقة الكيميائية على تفاعلات عضوية محددة للقواعد المختلفة التي تعمل على تكسير في سلاسل DNA وفي قواعد محددة. أما الطريقة الأنزيمية، فقد استعملت الأنزيمَ المبلمر للحمض النووي لبناء سلاسل، ولكنها تشمل أيضًا القواعد المعدّلة في هذا التفاعل التي يمكن إدخالها، ولا تسبب استطالة السلسلة. ولهذا تُسمّى موقفات السلسلة *Chain terminators*. لقد أثبتت الطريقة الأنزيمية تنوعها وإمكانية استعمالها وتطويرها بسهولة، ولأغراض متعددة.

تحليل التسلسل بالأنزيمات *Enzymatic sequencing*

طُوِّرَتْ طريقة تحليل التسلسل بالأنزيمات عن طريق فردريك سانجر الذي كان أولَ من حدّد التسلسل الكامل لبروتين. فقد استعملت هذه الطريقة **النيوكليوتيدات الثنائية منقوصة الأكسجين Dideoxynucleotides** بوصفها موقفات للتسلسل في تفاعلات تصنيع DNA. فالنيوكليوتيد الثنائي منقوص الأكسجين يحمل H– في مكان OH– على كلا الموضعين 3`، 2`.

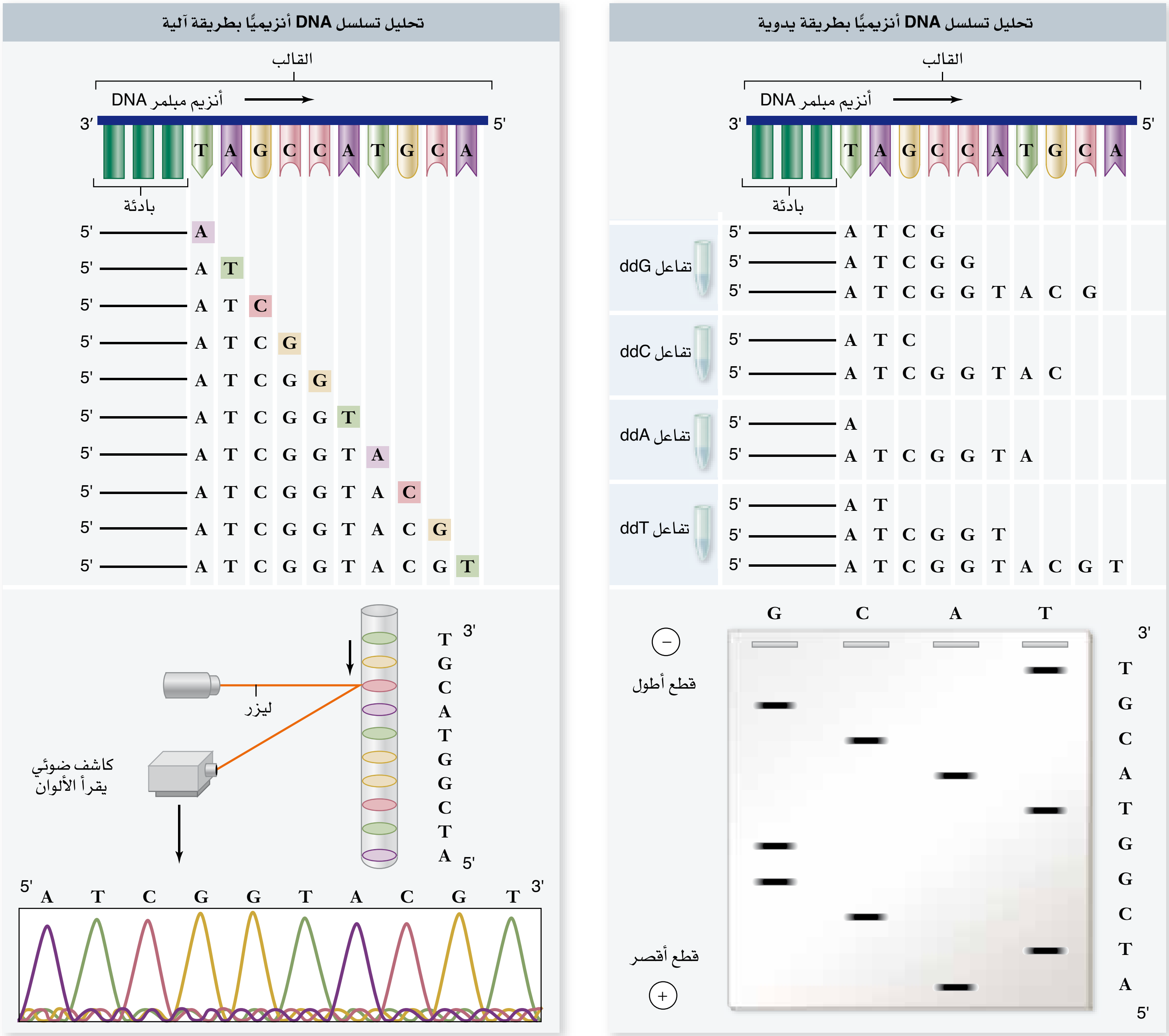


النيوكليوتيدات في DNA جميعها تفتقر إلى مجموعة OH— على الكربون في موضع 2` من السكر، ولكن النيوكليوتيد الثنائي منقوص الأكسجين لا يحمل OH— على ذرة الكربون 3` التي يمكن للأنزيم إضافة نيوكليوتيد جديد عليها، وهكذا يتم إيقاف السلسلة.

وعلى الباحث أن يقوم بأربعة تفاعلات منفصلة، كلّ تفاعل بنيوكليوتيد ثنائي منقوص الأكسجين مستقل، لإنتاج مجموعة من القطع التي تتوقف عند قواعد محددة. وهكذا، فإنّ القطع المنتجة في تفاعل A جميعها ستضم الأدينوسين الثنائي منقوص الأكسجين. ويجب أن تنتهي في تفاعل A، وبالطريقة نفسها وللتفاعلات الثلاثة الأخرى، وباستعمال موقفات مختلفة. وعند فصل هذه القطع باستعمال

التّهجير الكهربائيّ بالهلام عالي القوة، فإنّ كلّ تفاعل سيمرّ بمسرب مختلف لإنتاج نمط من القطع يمكن قراءاتها من أصغر القطع إلى قطع تكبرها بقاعدة واحدة كلّ مرة (الشكل 17-11أ).

ويجب أن نلاحظ هنا، ولأنه تفاعل الأنزيم المبلمر للحمض النووي، فإنه يحتاج إلى بادئة (قالب) ليبدأ عملية التصنيع. وتحمل الحوامل المستعملة في تحليل تسلسل DNA مناطق معروفة بجانب موقع إدخال DNA. وهكذا، يمكن بناء قطع قصيرة من DNA مكملة لتلك المناطق التي يمكن استعمالها بوصفها بادئات. هذا يخدم الهدف الثنائي المتمثل في تقديم البادئة، والتأكد من أن القواعد القليلة الأولى المحللة معروفة؛ لأنها معروفة في الحامل نفسه. وهذا يوفِّر للباحث إمكانية تحديد موقع التسلسل المثير للاهتمام. وعند إنتاج هذا التسلسل، يمكن حينها تصميم بادئات جديدة عند نهاية التسلسل المعروف، وتصنيع DNA لاستعماله بادئًا لإطالة المنطقة التي يتم تحليل تسلسلها في مجموعة التفاعلات الآتية.



أ.

ب.

الشّكل 17-11

تحليل التسلسل الأنزيمي اليدوي والآلي لـ DNA. التسلسل المراد تحليله مبين في الأعلى على شكل شريط ليعمل بوصفه قالبًا لمبلمر DNA، ويرتبط به بادئة. أ. في الطريقة اليدوية، تَمَّ إجراء أربعة تفاعلات، واحد لكلّ نيوكليوتيد. فعلى سبيل المثال، سوف يحتوي الأنبوب dATP و dGTP، و dTTP، و ddATP، وهذا يؤدي لقطع تنتهي في A بسبب التوقف بنيوكليوتيد ثنائي منقوص الأكسجين. ويبين الشكل القطع الناتجة في كلّ تفاعل، إضافة إلى نتائج التّهجير الكهربائيّ بالهلام. ب. في التحليل الآلي، يتم تعليم كلّ ddNTP بلون مختلف لصبغة متوهجة ما يسمح بإجراء التفاعل في أنبوب واحد. ويبين الشكل القطع الناتجة. وعند تهجيرها كهربائيًّا في أنبوبة شعرية، فإنّ ليزرًا في قعر الأنبوب ينشط الصّبغات، وسينبعثُ من كلّ منها لونٌ مختلف يمكن الكشف عنه باستعمال كاشف ضوئي.

تحليل التسلسل الآلي *Automated sequencing*

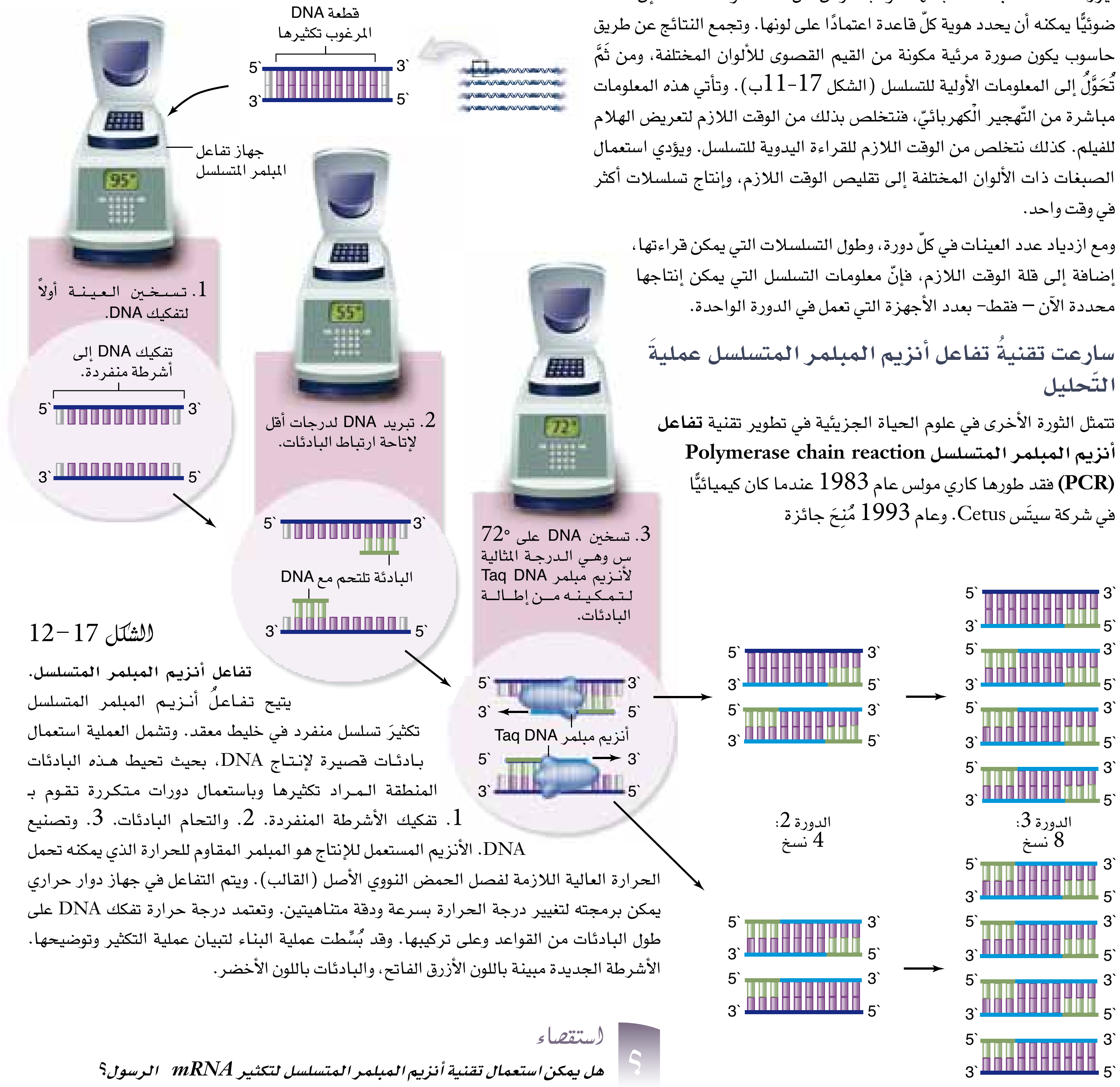
إن تقنية تحليل التسلسل الأنزيمية قوية جدًا، إلا أنها أيضًا تتطلب جهدًا ووقتًا كبيرين. فهي تتطلب سلسلة من التعديلات الأنزيمية، ووقتًا للتهجير الكهربائيّ، ومن ثم وقتًا لتعريض الهلام للفيلم الإشعاعي. وبنهاية هذا التحليل، يمكن للباحث المتمرس قراءة نحو 300 قاعدة من التسلسل بثقة تامة. إن تطوير تقنية التحليل الآلي جعلت عملية التحليل عمليةً أكثر، وقلّت المتطلبات الإنسانية المركزة.

وتستعمل أجهزةُ التحليل التسلسلي الآلية صبغاتٍ متوهجة بدلًا من الكواشف (العلامات) الإشعاعية، وهي تفصل منتجات تفاعلات التسلسل باستعمال هلام في أنابيب شعرية دقيقة بدلًا من الهلام كبير الحجم. وتمر هذه الأنابيب أمام أشعة ليزر لتنشط الصبغات، فتجعلها متوهجة. ولأنّ لكلّ قاعدة لونًا مختلفًا، فإنّ كاشفًا ضوئيًّا يمكنه أن يحدد هوية كلّ قاعدة اعتمادًا على لونها. وتجمع النتائج عن طريق حاسوب يكون صورة مرئية مكونة من القيم القصوى للألوان المختلفة، ومن ثَمَّ تُحَوَّلُ إلى المعلومات الأولية للتسلسل (الشكل 17-11ب). وتأتي هذه المعلومات مباشرة من التّهجير الكهربائيّ، فنتخلص بذلك من الوقت اللازم لتعريض الهلام للفيلم. كذلك نتخلص من الوقت اللازم للقراءة اليدوية للتسلسل. ويؤدي استعمال الصبغات ذات الألوان المختلفة إلى تقليص الوقت اللازم، وإنتاج تسلسلات أكثر في وقت واحد.

ومع ازدياد عدد العينات في كلّ دورة، وطول التسلسلات التي يمكن قراءتها، إضافة إلى قلة الوقت اللازم، فإنّ معلومات التسلسل التي يمكن إنتاجها محددة الآن – فقط- بعدد الأجهزة التي تعمل في الدورة الواحدة.

سارعت تقنيةُ تفاعل أنزيم المبلمر المتسلسل عمليةَ التّحليل

تتمثل الثورة الأخرى في علوم الحياة الجزيئية في تطوير تقنية **تفاعل أنزيم المبلمر المتسلسل Polymerase chain reaction (PCR)** فقد طورها كاري مولس عام 1983 عندما كان كيميائيًّا في شركة سيتَس Cetus. وعام 1993 مُنِحَ جائزة نوبل للكيمياء لاكتشافه هذا. وفكرة تفاعل أنزيم المبلمر المتسلسل بسيطة. حيث تَمَّ استعمال بادئتين مكملتين للشريطين المتقابلين من DNA ويتم، توجيههما نحو بعضهما. وعندما يعمل أنزيم المبلمر على هذه البادئات وعلى التسلسل ذي الاهتمام، فإنّ البادئات تنتج أشرطة مكملة، كلّ منها يحوي البادئة الأخرى. وإذا تمت العملية بصورة دورية، فستكون النتيجة كمية كبيرة من التسلسل تطابق DNA الواقع بين هاتين البادئتين (الشكل 17-12).



الشكل 17-12

تفاعل أنزيم المبلمر المتسلسل. يتيح تفاعلُ أنزيم المبلمر المتسلسل تكثيرَ تسلسل منفرد في خليط معقد. وتشمل العملية استعمال بادئات قصيرة لإنتاج DNA، بحيث تحيط هذه البادئات المنطقة المراد تكثيرها وباستعمال دورات متكررة تقوم بـ 1. تفكيك الأشرطة المنفردة. 2. والتحام البادئات. 3. وتصنيع DNA. الأنزيم المستعمل للإنتاج هو المبلمر المقاوم للحرارة الذي يمكنه تحمل الحرارة العالية اللازمة لفصل الحمض النووي الأصل (القالب). ويتم التفاعل في جهاز دوار حراري يمكن برمجته لتغيير درجة الحرارة بسرعة ودقة متناهيتين. وتعتمد درجة حرارة تفكك DNA على طول البادئات من القواعد وعلى تركيبها. وقد بُسِّطت عملية البناء لتبيان عملية التكثير وتوضيحها. الأشرطة الجديدة مبينة باللون الأزرق الفاتح، والبادئات باللون الأخضر.

استقصاء

هل يمكن استعمال تقنية أنزيم المبلمر المتسلسل لتكثير mRNA الرسول؟

طريقة تفاعل أنزيم المبلمر المتسلسل

لقد أدى تطوران إلى تحويل هذه التقنية البسيطة إلى تقنية مهمة وفاعلة: التطور الأول، هو أن كلّ دورة تحتاج إلى تفكيك DNA بعد كلّ دورة من الإنتاج، وهي عملية سهلة، وتتم برفع درجة الحرارة. إلا أن هذا يؤدي إلى تعطيل معظم أنزيم المبلمر. وكان الحل يكمن في عزل هذا الأنزيم من بكتيريا مقاومة أو محبة للحرارة مثل بكتيريا *Thermus aquaticus* ويُسمّى هذا الأنزيم **أنزيم مبلمر Taq Taq polymerase** الذي يتيح استمرار التفاعل وتسخينه مرارًا دون تعطيله. أما التطور الجديد الثاني فهو تطوير أجهزة حرارية يمكن برمجتها لمدى واسع من درجات الحرارة، وبسيطرة عالية الدقة. وهكذا، فإنّ كلّ دورة من هذا التفاعل تشمل 3 خطوات، هي:

1. التفكيك (درجة حرارة عالية).
2. فصل البادئات (درجة حرارة منخفضة).
3. البناء (درجة حرارة متوسطة).

تعاد الخطوات 1-3، وتصبح النسختان أربعًا، ولا ضرورة لإضافة أيّ أنزيم مبلمر جديد؛ لأن المعالجات الحرارية لا تؤثّر في هذا الأنزيم. وفي كلّ دورة تُضاعف جزيئات DNA بوقت يتراوح بين دقيقة ودقيقتين، وبعد 20 دورة، فإنّ قطعة واحدة تنتج أكثر من مليون نسخة، أيّ 2^{20} نسخة!

وبهذه الطريقة، فإنّ طريقة تفاعل أنزيم المبلمر المتسلسل تمكن من تكثير قطعة واحدة من DNA من كمية قليلة من خليط من DNA. وهذه النتيجة مشابهة لما يمكن عزله باستعمال الاستنسال الجزيئي. إلا أنه في حالة تفاعل أنزيم المبلمر المتسلسل، لا يمكن إعادة إدخال DNA مباشرة إلى الخلية. وفي حالة المنتج من تقنية تفاعل أنزيم المبلمر المتسلسل يمكن تحليله باستعمال التّهجير الكهربائيّ، ومن ثَمَّ استنساله في حامل لتعديلات أخرى، أو لتحليل تسلسله مباشرة. وهناك محددات على حجم القطعة التي يمكن إنتاجها بهذه الطريقة، إلا أنه أمكن تكييفها لكثير من الاستعمالات المدهشة.

تطبيقات تقنية تفاعل أنزيم المبلمر المتسلسل

أصبحت تقنية PCR الآن آلية جميعها. لذا، فقد أدت لثورة في كثير من نواحي العلوم والطب؛ لأنها أتاحت الكشف عن عينات ضئيلة من DNA. ففي التحقيقات الجنائية يتم إعداد بصمات DNA من خلايا في نقطة صغيرة من الدم الجاف، أو من على نهاية قاعدة شعرة. وفي مجال الطب، بإمكان الأطباء الكشف عن التشوهات الوراثيّة في المراحل الجنينية الأولى من خلال أخذ خلية واحدة، وتكثير حمضها النووي. ولكون تقنية PCR دقيقة جدًا وسريعة وسهلة، فإنّ الفنيين الآن يقومون روتينيًّا باستعمالها لهذه التّطبيقات.

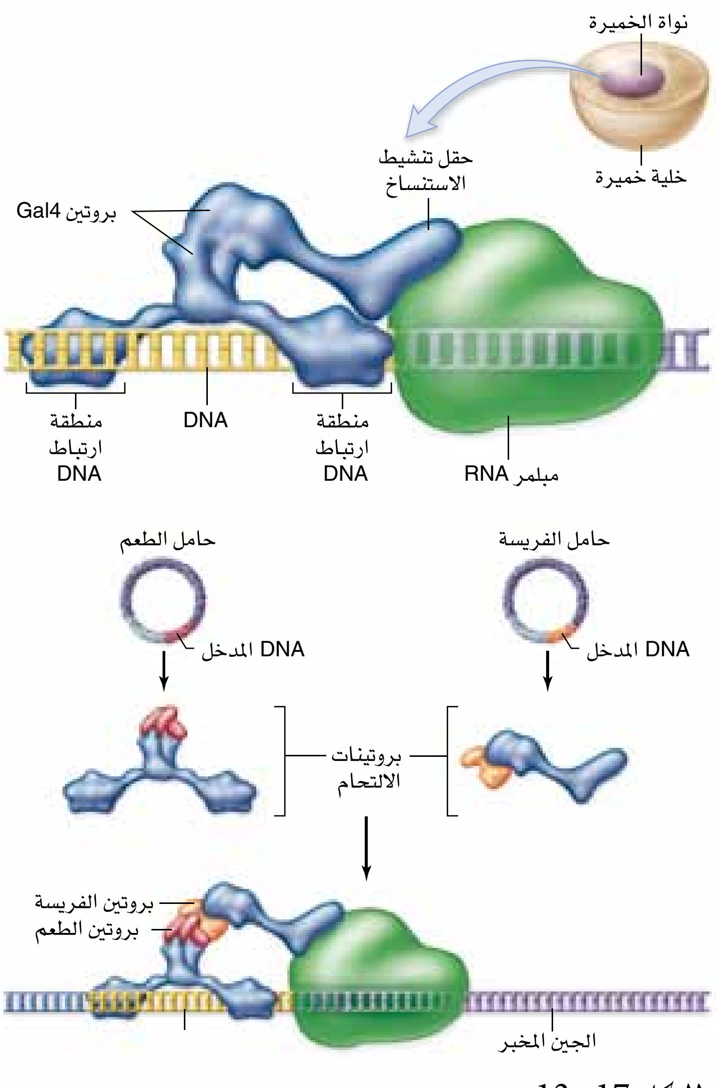
إلى جانب ذلك، فقد تَمَّ استعمال PCR لتحليل DNA الميتوكوندريا من إنسان نانديرثال *Homo neanderthalensis*. وقد وفر هذا التطبيق معلومات أولية عن انقراض الأنواع القريبة له. إن تكثير DNA القديم أمر مثار خلاف؛ لأن التلوث في الحمض النووي الحديث في تقنيات اليوم أمر لا مفر منه، وليس من السهل تجنبه، إلا أن الموضوع يبقى مادة غنية للبحوث الوراثيّة.

يمكن الكشف عن تفاعلات البروتين باستعمال نظام التهجين الثنائي

إن تفاعلات البروتينات مع بعضها يشكل الأساس لكثير من التراكيب البيولوجية. وكما هو حال اعتماد المجتمع البشري كليًّا على التفاعلات بين البشر، فإنّ الخلايا تعتمد في تفاعلاتها على التفاعلات بين البروتينات. وقد أدت هذه الملاحظة للنظر إلى الهدف الكبير في تقرير التفاعلات جميعها بين البروتينات في الخلايا المختلفة. وقد أصبح هذا الهدف واقعًا بعد أن كان حلمًا في يوم ما. فنظام الخميرة ثنائي التهجين هو إحدى آليات العمل في هذا النوع من التحليل (الشكل 17-13).

ويدمج نظام الخميرة ثنائي التهجين الكثير من التقنيات مدار البحث في هذا الفصل. فهي تستغل إحدى ميزات تنظيم عمل الجينات في المخلوقات حقيقيّة النّوى، وبالتحديد أن تركيب البروتينات التي تنظم التعبير عن جينات الخلايا حقيقيّة النّوى، أيّ عوامل النسخ، له بنية نمطية Modular structure.

إن الجين Ga14 في الخميرة يشفّر منشط الاستنساخ ببنية نمطية تتكون من منطقة ربط DNA التي تربط تسلسلات في المحفزات المستجيبة للجين Ga14، ومنطقة التنشيط التي تتفاعل مع جهاز الاستنساخ لتشغيل عملية الاستنساخ. ويستعمل



الشكل 17-13

يكشف نظام الخميرة ثنائي التهجين البروتينات المتداخلة. إن بروتين Gal4 هو منشط استنساخ (الأعلى). وقد تَمَّ فصل جين Gal4 وهندسته في حاملين مختلفين حيث يُفَعِّلُ أحدهما المنطقة الرابطة للحمض النووي DNA (حامل الطعم) فقط، في حين يُفَعِّلُ الآخر منطقة منشط الاستنساخ (حامل الفريسة). وعند إدخال جينات أخرى في هذه الحوامل، فإنها تنتج بروتينات متحدة تحوي جزءًا من Gal4 والبروتين المراد فحصه، وإذا تداخل البروتين المراد فحصه فإنّ هذا يؤدي إلى استعادة فعالية Gal4، ومن ثم تفعيل الجين المخبر.

النظام حاملين؛ أحدهما يحتوي على قطعة من جين Ga14 الذي يُشفِّر منطقة ربط DNA، والآخر يحتوي على قطعة من جين Ga14 الذي يشفّر منطقة تنشيط عملية الاستنساخ. وليس بمقدور أحدهما منفردًا تنشيط عملية الاستنساخ هذه.

عند إدخال cDNA في كلّ من هذين الحاملين في إطار القراءة الصحيح، فإنه يتم ترجمتها أو تفعيلها على شكل بروتين منفرد مكوّن من البروتين ذي الاهتمام، وجزء من البروتين المنشط للجين Ga14 (الشكل 17-13). تُسمّى هذه البروتينات الهجينة البروتينات المتحدة (المندمجة) *Fusion proteins* حيث إنها فعليًّا متحدة في سلسلة عديد الببتيد نفسها. ويطلق على الهجين الرابط لـ DNA الطُعْم، والهجين المنشِّط للمنطقة الفريسة.

تُدخل هذه الحوامل في خلايا ذات أنواع تزاوج مختلفة. أحد هذه الحوامل يحوي أيضًا ما يُسمّى الجين المخبر *Reporter gene* المسؤول عن بروتين يمكن الكشف عنه للفعالية الأنزيمية. وهذا الجين المخبر يخضع لسيطرة المنطقة التنظيمية المستجيبة للجين Ga14 لأنه عند وجود الجين Gal4، فإنّ الجين المخبر يفعّل، ويمكن الكشف عنه بمعايرة أنزيمية.

ترتبط منطقة ربط DNA بـ DNA المجاور للجين المخبر. وعند تداخل البروتين في الطعم والفريسة، فإنّ هجين الفريسة يجلب المنطقة المنشّطة إلى موقع يؤدي لتفعيل الجين المخبر (انظر الشكل 17-13).

إن جمال هذا النظام يقع في بساطته ومرونته، ويمكن استعماله مع اثنين من البروتينات المعروفة، أو مع بروتين معروف في حامل الطعم ومكتبات وراثية مكملة في حامل الفريسة. في الحالة الأخيرة، يمكن وضع خرائط للتفاعلات الممكنة في الْخليّة جميعها.

لقد أصبح واضحًا أن هناك تفاعلات بروتينات أخرى في الْخليّة أكثر مما كنا نظن. وفي المستقبل، ستكون هذه المعلومات الأساس لفهم شبكة تفاعلات البروتينات التي تشكل الأنشطة العادية للخلية.

تستعمل الأنزيمات المحددة لبناء خرائط فيزيائية للحمض النووي DNA. وتسمح تقنية وصمة ساذرن باكتشاف DNA في خليط معقد، مثل DNA المعزول من خلايا أو أنسجة، ويمكن استعمالها أيضًا لتحليل الفروق بين الأفراد. إن أهم مستويات التحليل هو إمكانية تحديد نمط تسلسل DNA الحقيقي. ويستعمل تحديد تسلسل DNA تفاعلًا معدلًا من تفاعل PCR محتويًا على موقفات السلسلة. وقد غيرت تقنية PCR التحليل الجزيئي ما مكن من إنتاج كميات كبيرة من DNA محدد من كميات قليلة نبدأ بها. إن نظام الخميرة ثنائي التهجين يمكن استعماله للكشف عن تفاعلات البروتينات مع بعضها.

4-17 الهندسة الْوراثيّة Genetic engineering

لقد واكبت القدرة لاستنسال جينات منفردة لتحليلها حقبة تقدم البحوث بصورة غير مسبوقة. آنذاك، كانت هذه الإنجازات غير مقترنة بإعلانات كبيرة عن إمكان تحقيق إنجازات طبية أو تطبيقات أخرى. وقد كانت القدرةُ على هندسة أيّ نوع من الخلايا أو المخلوقات وراثيًّا بصورة حقيقيّة بعيدةَ المنال. لكننا الآن نقترب من هذه القدرة. وقد أدت للمزيد من الإثارة وإلى تباين الآراء حولها.

تسمح حوامل التفعيل بإنتاج منتجات جينية مُحَدَّدَة.

لقد أمكن بناء كثير من أنواع الحوامل منذ بداية تقنية الاستنسال. أحد أنواع الحوامل المهمة هذه تلك المسماة **حوامل التفعيل Expression vectors**. تحتوي هذه الحوامل تسلسلات ضرورية لدفع تفعيل DNA المدخل في نوع محدّد من الخلايا، وبالذات التسلسل الصّحيح ليسمح بنسخ ذلك التسلسل وترجمته. إن إنتاج بروتين هجين في البكتيريا مثلًا يستعمل عوامل تفعيل تحمل محفزات (مثيرات) بكتيرية، ومناطق سيطرة أخرى. تنتج البكتيريا المتحولة بهذه الحوامل كميات كبيرة من البروتين المشفَّر عن طريق DNA المدخل للخلية. وقد أمكن إنتاج عدد من المواد الصيدلانية بهذه الطريقة، ومنها الأنسولين المستعمل لمعالجة مرض السكري (سنبحث هذا التطبيق بتفاصيل أكبر في الجزء الآتي).

يمكن إدخال الجينات عبر حاجز الأنواع

إن القدرة على إعادة إدخال جينات في خلية العائل الأصلي، أو إدخالها في عائل آخر هي الهندسة الْوراثيّة الحقيقيّة. فالحيوان الذي يحمل جينًا تَمَّ إدخاله دون استعمال عملية التكاثر التقليدية يُسمّى حيوانًا **عابر الجينات Transgenic animal**. وسوف نستقصي عددًا من الاستعمالات لهذه الحيوانات عابرة الجينات في مجالي الطب والزراعة، ومن المهم إدراك أن الاستعمال الأصلي كان في البحوث الأساسية.

إن القدرة على هندسة الجينات سواء في السياق أو خارجه يسمح للباحث بطرح أسئلة لا يمكن طرحها في مكان آخر. أكثر الأمثلة إثارة ذلك المتعلق باستعمال جين فقدان العين من الفأر في ذبابة الفاكهة *Drosophila*. فعند إدخال هذا الجين في ذبابة الفاكهة كان واضحًا أنه يستطيع القيام بعمل جين الذبابة الأصلي فيما يتعلق بتنظيم تكون العيون. وتمكن من تكوين العيون في مواقع غير مواقعها عند تفعيله في أنسجة لا تسمح في الأصل بتكوين العيون. وقد بينت هذه النتيجة المذهلة أن تكوين العين المركبة في الذبابة ليس مختلفًا جدًا عن تكوين عين الفقريات المعقدة.

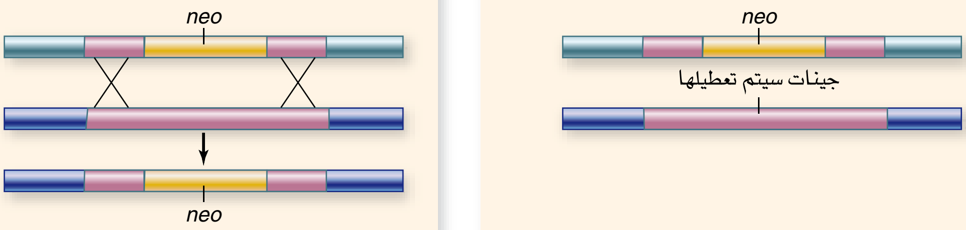
يمكن استعمال الجينات المستنسلة في بناء فئران تَمَّ تعطيل بعض جيناتها

من التقنيات ذات الأهمية الفائقة للأهداف البحثية عملية **التطفير في المختبر In vitro mutagenesis**، وهي القدرة على إحداث طفرات في أيّ موقع في جين مستنسل لمعرفة تأثير ذلك في وظيفته. وبدلًا من الاعتماد على طفرات تَمَّ إحداثها عن طريق عوامل كيميائية أو إشعاعية، حيث نحتاج إلى مزيد من الوقت والجهد، فإنّ من الأفضل أن يتم تعديل DNA مباشرة. الاستعمال النهائي لهذا التوجه يمكِّن من استبدال جين مُطَفَّر ليحل محلّ الجين البرّي لفحص وظيفة هذا الجين المطفر. وقد أمكن تطوير هذه التقنية أولًا في الخميرة إلا أنه تَمَّ توسيعها الآن لاستعمالها في الفأر.

ففي الفئران، مكنت هذه التقنية من إنتاج **فئران عُطِّل بعض جيناتها Knockout mice**، حيث أمكن تعطيل جين بعينه، ومن ثَمَّ قُدِّر أثر فَقْدِ هذه الوظيفة في الفئران مكتملة النمو، أو معرفة فيما إذا كانت الطفرة قاتلة. وأمكن أيضًا تحديد مرحلة التكوين الجنيني المؤدية لفشل وظيفة ذلك الجين. والفكرة

الشكل 17–14

إنتاج فأر عُطِّل بعض جيناته. خطوات إنتاج فأر عُطِّل بعض جيناته، وقد حُذف بعض التفاصيل التقنية، إلا أن الفكرة الأساسية قد تَمَّ بيانها.



1. باستعمال تقنيات تهجين DNA، يتم إدخال الجين المسؤول عن مقاومة النيومايسين *neo* إلى الجين ذي الاهتمام لمقاطعته. يعطي هذا الجين *neo* مقاومة للعقار G418 الذي يقتل خلايا الفأر. تُدخل القطعة المركبة بعدها في الخلايا الجذعية الجنينية.

2. تُهجّن المادة الوِراثيّة المركبة في بعض الخلايا الجذعية ذات الجين المرغوب تعطيله والموجود في الكروموسوم. هذا يؤدي لإحلال قطعة *neo* المعطلة بدلًا من تلك الكروموسومية، وهذا يكافئ عملية عبور مضاعفة في التهجين الوِراثيّ.

بسيطة، إلا أن التقنية بالغة التعقيد. وسنجد أدناه تفصيلًا للخطوات في هذا النوع من التجارب، وتخطيطًا موضحًا في (الشكل 17-14).

1. تتم مقاطعة الجين المستنسل من خلال استبدال جين مؤشِّر (علامة) بدلًا منه عن طريق استعمال تقنيات DNA الهجين التي وُصفت سابقًا. هذا الجين المؤشِّر مسؤول عن مقاومة المضاد الحيوي نيومايسين في البكتيريا، وهو يمكِّن خلايا الفأر من النمو عند زراعتها في وسط غذائي يحتوي العقار G418. ويتم البناء بطريقة تضمن أن يكون الجين المؤشِّر محاطًا من طرفيه بالحمض النووي DNA الذي يحيط عادة بالجين الذي نهتم به في الكروموسوم.
2. يُدْخل الجين الذي تمت مقاطعته إلى **خلية جينية جذعية Embryonic stem cells**. تُشتق هذه الخلايا من أجنة بدائية، ويمكنها إنتاج أنسجة مختلفة كاملة النضج. في هذه الخلايا، يمكن للجين الاتحاد بنسخة الجين الكروموسومية اعتمادًا على DNA المحيط بطرفيه. وهذا هو النوع من الخلط الوِراثيّ (التهجين) نفسه المستعمل لرسم الخرائط الجينية (الفصل الـ 13). لا يحمل الجين الذي تَمَّ تعطيله ذو المقاومة للمضاد الحيوي أصلًا للتضاعف. وهكذا، فسيفقد إذا لم يحدث أيّ خلط وراثي. تُنَمّى الخلايا في الوسط الغذائي المحتوي على G418 لانتخاب أحداث الخلط الوِراثيّ (حيث تنمو فقط الخلايا المحتوية على الجين المؤشر بوجود G 418).
3. تُحقن الخلايا الجذعية الجنينية الحاملة للجين المعطَّل في جنين في مرحلة البلاستولة، ومن ثم تُزرع في أنثى حمل كاذب (وهي الأنثى التي تَمَّ تزاوجها مع ذكر قُطعت أوعيته الناقلة للمني، وأصبح رحمها قابلًا لاستقبال البلاستولة). تحمل المواليد من هذه الأنثى نسخة واحدة من الجين ذي الاهتمام، وقد تَمَّ تعطيلها. بعدئذٍ، يمكن مزاوجة الحيوانات عابرة الجينات لإنتاج سلالات متماثلة الجينات، ومن ثم يمكن تحليل طرزها المظهرية.

يعتمد تعريف الجينات في الوراثة التقليدية على طفرات تبين شكلًا ظاهريًا محددًا. لاحقًا، تستعمل تقنيات الوراثة الجزيئية لإيجاد الجين، وعزل مستنسل جزيئي من أجل التحليل. إنَّ استعمالَ الفأر الذي تَمَّ تعطيل بعض جيناته مثالٌ على **الوراثة العكسية Reverse genetics**، حيث نقوم بأخذ جين مستنسل غير معروف الوظيفة، ومن ثم نستعمله لإنتاج طفرة فاقدة لهذا الجين. يُقَدِّرُ الباحثُ في علم الوراثة بعدها أثَرَ حذف الجين على مجمل المخلوق. يؤدي هذا التوجه أحيانًا إلى مفاجآت كما حدث عندما عُطِّل الجين المسؤول عن إيقاف مانع الورم p53. وبسبب وجود هذا البروتين بشكل مطفر في كثير من السرطانات الإنسانية ودوره الأساسي في تنظيم دورة حياة الْخليّة (الفصل الـ 10)، فقد كان الاعتقاد بضرورته، وأعتقد أن تعطيله سوف يكون مميتًا. وبدلًا من كلّ ذلك، فإنّ الفئران ولدت عادية؛ أيّ إنها نمت وتطورت بصورة عادية. على الرّغم من تمايزها ظاهريًّا، وذلك بظهور أورام كثيرة في أنسجتها المختلفة مع تقدم العمر.

تمكن عوامل التفعيل المحتوية على جينات مستنسلة إنتاج بروتينات معروفة في خلايا مختلفة. ويمكن عمل هذا لإنتاج مواد صيدلانية أو لأغراض بحثية. ويمكن إدخال الجينات عبر حواجز الأنواع. ففي الفأر يمكن هندسة الطفرات في جينات مستنسلة، ومن ثم إعادة إدخالها للحيوان لإنتاج فئران عُطِّلت جينات محددة بها.

5-17 تطبيقات طبية

لقد أدت الأيام الأولى في الهندسة الوِراثيّة لحمى إنشاء الشركات التي خرج معظمها حاليًا من السوق. وفي الوقت نفسه، قامت الشركات الكبيرة في صناعات الأدوية كلها، إما بالبحث العلمي في هذا الحقل، أو أنها بحث وبجد عن شركات صغيرة ذات تقنيات واحدة. إن عدد تطبيقات هذه التقنية أكبر مما يمكن ذكره هنا، ولهذا فسنركز على القليل منها. والجزء الآتي سيبحث في التّطبيقات الزّراعيّة.

يمكن إنتاج البروتينات الإنسانية في البكتيريا

إدخال جينات مسؤولة عن إنتاج بروتينات ذات أهمية سريرية في البكتيريا كان أول، وربما أوضح مثال للتطبيقات التجارية للهندسة الوِراثيّة. ولأنه يمكن تنمية البكتيريا بكميات كبيرة وبكلفة قليلة، فإنّ هذه البكتيريا الحاملة لجينات هجينة يمكنها إنتاج كميات كبيرة من البروتينات التي تشفّرها هذه الجينات. استعملت هذه الطريقة لإنتاج كثير من أشكال الأنسولين والإنترفيرون الإنساني، إضافة

3. توضع الخلايا الجذعية في وسط يحوي العقار G418. هذا العقار يسمح بانتخاب الخلايا التي تمت بها عملية الاستبدال، والتي تحوي الآن نسخة من الجين المُعطّل.

4. تؤخذ الخلايا الجذعية الحاملة للجين المُعطّل، وتحقن في جنين في مرحلة كيس البلاستيولا، ومن ثم تستزرع في أنثى لاكتمال تطورها.

5. ستحوي الأفراد الجديدة كروموسومًا واحدًا يحمل الجين المُعطّل ذا الاهتمام. يمكن أن تنتج عمليات تزاوج جديدة عندها فئرانًا تحمل الجين المُعطّل لمعرفة شكلها الظاهري، وهذا يمكن أن يقع في المدى بين الحالة القاتلة وعدم ظهور تأثيرات ملاحظة بحسب الجين المدروس.

إلى منتجات بروتينية تجارية عالية القيمة مثل هرمون النمو (الشكل 17-15) والأرثروبويتين الذي ينشط إنتاج خلايا الدم الحمراء.

من خلال هذه المقاربات، من بين البروتينات الطبية المصنعة الآن **الببتيداتُ الأذينيةُ Atrial peptides**، وهي بروتينات صغيرة يمكن أن توفّر طريقة جديدة لمعالجة ارتفاع ضغط الدم والفشل الكلوي. منتج آخر هو **منشط بلازمينوجين الأنسجة Tissue plasminogen activator**، وهو بروتين إنساني ينتج بكميات ضئيلة، تسبب إذابة جلطات الدم، التي إذا استعملت خلال الساعات الثلاث الأولى لحدوث الجلطة الدماغية، فإنها تجنبنا إعاقة كارثية.

ومن المشكلات في هذه المقاربة، تنقية هذه البروتينات المفيدة وفصلها عن تلك التي تنتجها البكتيريا. إن عملية تنقية هذه البروتينات من ذلك الخليط المعقد

الشكل 17-15

فأر تمت هندسته وراثيًا بهرمون النمو الإنساني. لقد أخذ هذان الفأران من السلالة نفسها، وهما يختلفان فقط في أن الفأر ذا الحجم الأكبر يحوي جينًا إضافيًا مسؤولًا عن هرمون النمو الإنساني. وقد أُضيف الجين للمحتوى الجيني للفأر، وهو الآن جزء متأصل من مادة الفأر الوراثيّة.

تحتاج إلى الوقت إضافة إلى كلفتها العالية. إلا أنه ما زال أسهل من عزل هذه البروتينات من معالجة كميات كبيرة من الأنسجة الحيوانية، كما كان يجري عزلها في السابق. فعلى سبيل المثال، كان الأنسولين يُستَخْلَصُ من بنكرياس الخنزير بسبب مشابهته لأنسولين الإنسان.

قد تُبسِّط مادة DNA الهجينة إنتاج المطاعيم

من الحقول الأخرى الواعدة في هذا المجال تلك التي تشمل إنتاج مطاعيم الأمراض السارية باستعمال الهندسة الوراثيّة. ويوجد الآن نوعان من المطاعيم تحت الدراسة، وهما مطاعيم تحت الوحدة، ومطاعيم *DNA*.

مطاعيم تحت الوحدة *Subunit vaccines*

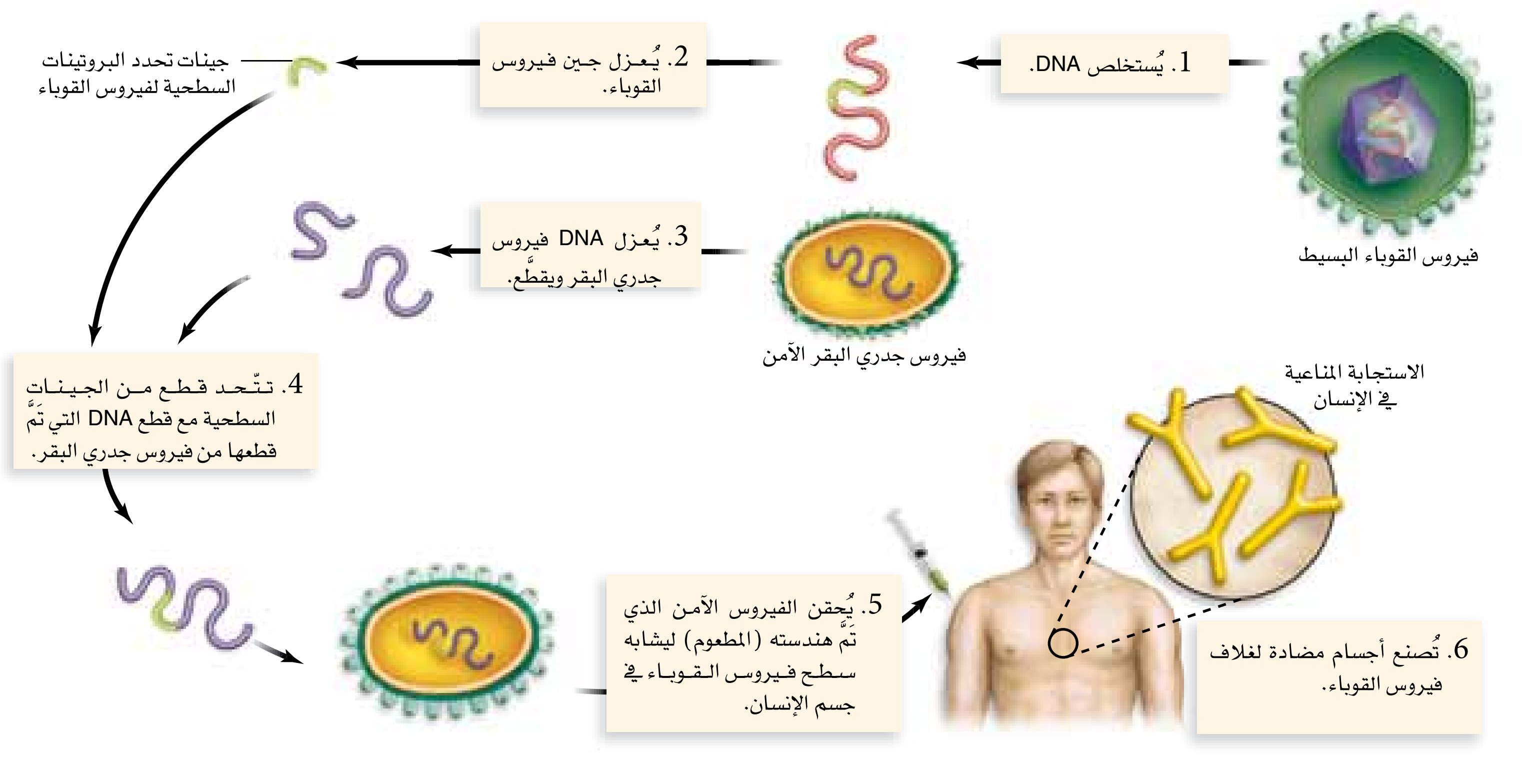
يمكن إنتاج مطاعيم تحت الوحدة ضد الفيروسات مثل تلك المسببة للقوباء والتهاب الكبد. يتم إدخال جينات مسؤولة عن جزء، أو تحت وحدة، من الغلاف البروتيني عديد التسكر لفيروس القوباء، أو فيروس التهاب الكبد من النوع B في قطعة من المحتوى الجيني لفيروس جدري البقر (الشكل 17-16).

إن فيروس جدري البقر هذا الذي استعمله الطبيب البريطاني إدوارد جينر قبل 200 سنة في عمله الرائد في التطعيم ضد مرض الجدري الإنساني، هو نفسه الذي يستعمل الآن حاملًا ليحمل غلاف فيروس القوباء، أو فيروس التهاب الكبد إلى خلايا ثدييات مزروعة. تنتج هذه الخلايا نسخًا عدة من فيروس جدري البقر الهجين الذي يحمل الغلاف الخارجي لفيروس القوباء، أو فيروس التهاب الكبد. عند حقن الفيروس الهجين في فأر أو أرنب، فإنّ جهازه المناعي سينتج أجسامًا مضادة موجهة ضد غلاف الفيروس الهجين. وهكذا، فإنه يطور مناعة ضد فيروس القوباء أو فيروس التهاب الكبد.

إن المطاعيم المنتجة بهذه الطريقة غير ضارة؛ لأن فيروسَ جدري البقر حميدٌ. وقد تَمَّ إدخال جزء قليل من الفيروس الممرض في الفيروس الهجين. وما يشد الاهتمام هنا، هو أن هذا التوجه لا يعتمد على طبيعة المرض الفيروسي. ومن المؤمل في المستقبل استعمال فيروسات هجينة مشابهة في الإنسان لإعطائه مقاومة ضد كثير من الأمراض الفيروسية.

مطاعيم *DNA*

لقد بدأت التجارب السريرية الأولى لإنتاج نوع جديد من مطعوم DNA عام 1995، وهذا المطعوم لا يعتمد على الأجسام المضادة، وإنما على الذراع الثانية من جهاز الجسم المناعي، وتُسمّى الاستجابة المناعية الخلوية، التي من خلالها



الشكل 17-16

إستراتيجية بناء مطعوم تحت الوحدة الخاص بفيروس القوباء ***Herpes simplex***.

تهاجم خلايا الدم البيضاء المعروفة بخلايا T القاتلة الخلايا المصابة (الفصل الـ 51). وشمل مطعوم DNA الأول إدخال جينٍ من فيروس الإنفلونزا مسؤول عن إنتاج بروتين نووي داخلي، في بلازميدة، ومن ثَمَّ أُدْخِلَت البلازميدة في جسم الفئران. طورت هذه الفئران استجابة خلوية مناعية لفيروس الإنفلونزا. ومع أن الفكرة جديدة ومختلف عليها، إلا أن هذا التوجه يحمل وعدًا كبيرًا.

يمكن للمعالجة الجينية معالجة الأمراض الجينية مباشرة

عام 1990، حاول العلماء أولًا التغلب على الاختلالات الْوراثيّة بنقل الجينات الإنسانية. فعندما يكون العطل الْوراثيّ ناتجًا عن جين واحد معطَّل، فإنّ الطريقة الواضحة لشفائه تكمن في إضافة جين نشط. وقد تَمَّ استعمال هذا التوجه في محاولة للتغلب على التليف الكيسي، وهي تعطي أملًا في معالجة ضعف العضلات وكثير من الاختلالات الأخرى (جدول 17-1).

أحد الأمراض الذي بَيَّنَ القدرة الكامنة ومشكلات المعالجة الجينية هو **مرضُ نقص المناعة الحاد المركب Severe combined immunodeficiency disease (SCID)**. هناك أشكال عدة من هذا المرض تشمل الشكل المرتبط بكروموسوم الجنس X-SCID وشكلًا يفتقر للأنزيم نازع أمين الأدينوسين ADA-SCID.

بينت التجارب الحديثة على هذين الشكلين إمكانية واعدة؛ حيث استعاد المرضى القدرة المناعية، إلا أنه ظهر بعدئذ بعض المشكلات في حالة X-SCID، حيث أصيب أحد المرضى باللوكيميا (فقر الدم الأبيض) النادر. ومنذ ذلك الوقت ظهرت أعراض هذا المرض على اثنين من المرضى المعالجين، وعلى ما يبدو أن سبب ذلك هو المعالجة الجينية نفسها. فقد تبين أن الحامل الذي استعمل لإدخال جين X-SCID قد التحق بالمحتوى الجيني بجانب جين سرطاني بدائي يُسمّى *LMO2* في هذه الحالات الثلاث جميعها. وواضح أن تنشيط هذا الجين يمكن أن يسبب اللوكيميا مبكرًا في للأطفال.

إن إدخال جين خلال المعالجة الجينية كان دائمًا عملية عشوائية. وكان الخوف دائمًا من أن إدخال الجين - أيّ جين - يمكن أن يؤدي لتعطيل جين ضروري (أساسي) أو يُفعِّل جينًا بشكل غير مناسب، إلا أن هذه النتيجة لم يكن بالإمكان

الجدول 17-1 الأمراض التي تعالج في محاولات سريرية باستخدام المعالجة الجينية

المرض
السرطان (الميلانوما، الْخليّة الكلوية، المبيض، الأورام العصبية، الدماغ، الرأس والرقبة، الكبد، الرئتان، القولون، البروستات، أورام الطلائية المتوسطة، اللوكيميا، الأورام اللمفاوية، الميلوما المضاعفة).
SCID فقر المناعة الحاد المركب
التليف الكيسي
مرض جاوشر
ارتفاع الكوليسترول العائلي
نزف الدم الْوراثيّ
نقص الأنزيم المفسفر لنيوكليوسايد البيورين
فقر مضاد التربسين فئة ألفا 1
فقر دم فانكوني
مرض هنتر
المرض الحبيبي المزمن
التهاب المفاصل الروماتيزمي
المرض الوعائي الطرفي
الإيدز: مرض نقص المناعة المكتسبة

ملاحظتها قبل تجارب X-SCID، على الرّغم من أن عددًا كبيرًا من الجينات قد تَمَّ إدخالها في الخلايا الدموية بشكل خاص. ولكي تحدث اللوكيميا في 10% من المرضى المعالجين، فإنّ هذا يعني ضمنًا أنّ للخلفية الْوراثيّة المرتبطة مع X-SCID بعض التأثير الذي يمكن أن يزيد إمكانية ظهور هذا المرض. ويدعم هذه الإمكانية ملاحظة أن مرضى ADA-SCID الذين عُولجوا لم يتأثروا كالآخرين حتى الآن.

من الناحية الإيجابية، فإنّ 15 طفلًا تمت معالجتهم بنجاح، وما زالوا أحياء. وأربعة عشر منهم بجهاز مناعي فعال بعد أكثر من أربع سنوات. وأمّا من الناحية السلبية، فهناك ثلاثة أطفال ممن تمت معالجتهم قد أصيبوا باللوكيميا.

عندما نفهم أسس الاندماج التفضيلي في حالة X-SCID، سيكون عندها من الممكن التغلب على هذه النتيجة السيئة. وفي هذه الأثناء، فإنّ الباحثين قد أوقفوا تجاربهم، ويعملون الآن على حوامل جديدة لتخفيف إمكانية الاندماج التفضيلي هذا.

تشمل التّطبيقات الطبية للتقنيات الْحيويّة إنتاج البروتينات للصناعات الصيدلانية، وطرقًا جديدة لإنتاج المطاعيم. يمكن أيضًا استعمال الهندسة الجينية لاستبدال جينات تسبب أمراضًا وراثية بعملية تُسمّى المعالجة الجينية. إن تقنية المعالجة الجينية كانت مثار جدل على الرغم من بعض النجاحات وبعض الإخفاقات حديثًا.

6-17 التّطبيقات الزّراعيّة

قد لا تكون أي ناحية من الهندسة الْوراثيّة لامست كلّ واحد منا بشكل مباشر، كما لامستها الهندسة المتعلقة بالتّطبيقات المستعملة في ميدان الزراعة. فقد تَمَّ تعديل المحاصيل لمقاومة الأمراض ومقاومة المبيدات النباتية، ولإحداث تغيير في قيمتها الغذائية والمحتويات الأخرى وبكثير من الوجوه. وقد استعملت الأنظمة النباتية أيضًا في إنتاج المواد الصيدلانية عبر ما نسميه الصيدلة الْحيويّة، وتمّ تعديل وراثي للحيوانات الأليفة، بحيث تصبح قادرة على إنتاج مركبات فعالة حيويًّا.

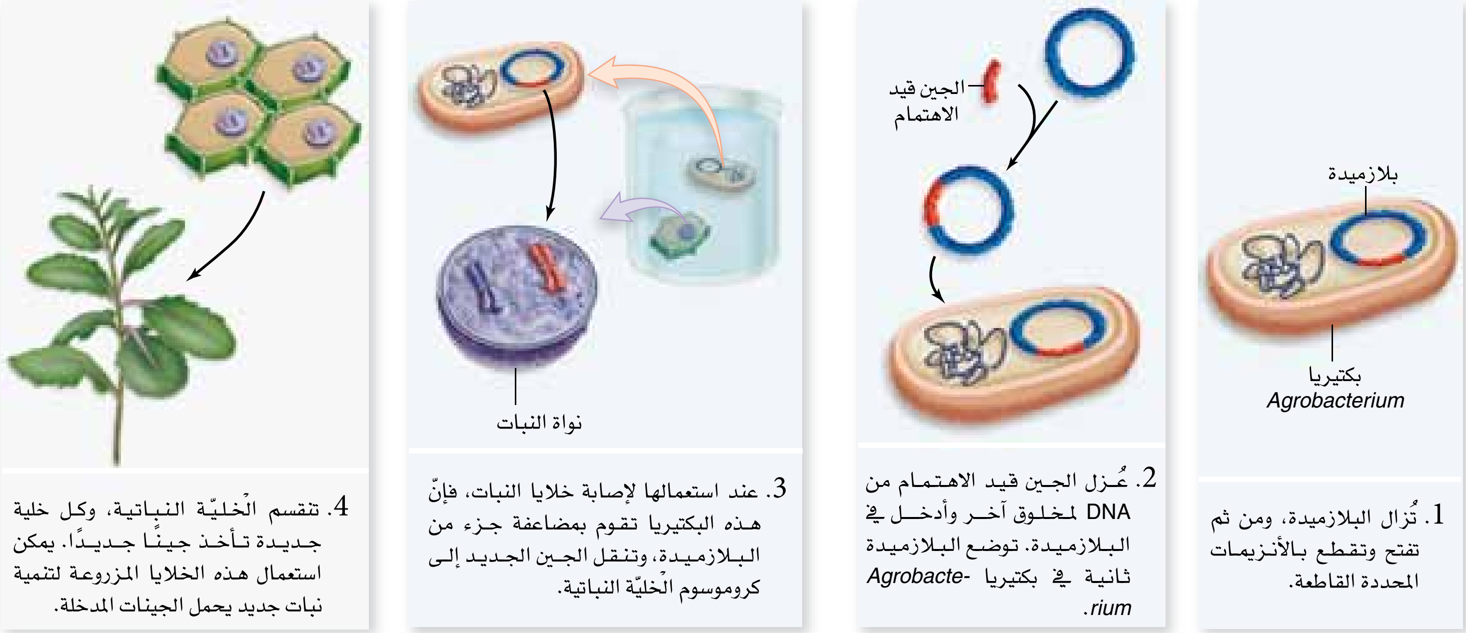
يمكن أن تحول البلازميدة Ti النباتات ذات الأوراق العريضة

إن المشكلة الأساسية في إدخال DNA هجين للنبات تكمن في تحديد حامل مناسب لذلك. فخلايا النبات تفتقر إلى كثير من البلازميدات التي تمتلكها البكتيريا. لذا، فإنّ خيار الحامل الواعد محدود.

بلازميدة *Ti*

إن أكثر النتائج نجاحًا هي تلك التي تَمَّ الحصول عليها باستعمال **البلازميدة المسببة للسرطان Ti (tumor-inducing) plasmid**، الخاصة ببكتيريا النبات المسماة *Agrobacterium tumefaciens* التي عادة ما تصيب النباتات ذات الأوراق العريضة مثل البندورة، والتبغ، وفول الصويا. إن جزءًا من بلازميدة Ti يتكامل مع DNA النبتة، وقد نجح الباحثون في ربط جينات أخرى لذلك الجزء من هذه البلازميدة (الشكل 17-17). وقد غُيِّرت صفات عدد من النباتات باستعمال هذه التقنية التي من المؤمل أن تكون ذات أهمية في تحسين المحاصيل والغابات.

من الصفات التي يهتم الباحثون بالتأثير فيها مقاومة الأمراض، والصقيع، وبعض أشكال الإجهاد والتوازن الغذائي، والمحتوى البروتيني، ومقاومة المبيدات النباتية. وقد عُدِّلت هذه الصفات جميعها، أو أنها قيد التعديل. لسوء الحظ، فإنّ البكتيريا *Agrobacterium* في العادة لا تصيب الحبوب مثل الذرة والأرز والقمح، إلا أن بالإمكان استعمال طرائق بديلة لإدخال جينات جديدة فيها.



الشكل 17-17

البلازميدة Ti. تستخدم بلازميدة *Agrobacterium tumefaciens* في الهندسة الوراثية للنباتات.

طرق أخرى لإدخال الجين

لقد استعملت طرق أخرى في الحبوب التي لا تصيبها عادة البكتيريا *Agrobacterium*. وإحدى الطرق الشائعة هي استعمال المسدس الجيني الذي يستخدم قذف حبيبات صغيرة من الذهب أو التنجستن مغطاة بمادة DNA. تمتاز هذه التقنية بإمكانية استعمالها مع أيّ نوع، إلا أنها لا توفر دقة هندسية؛ لأنّ عدد نسخ الجين المدخل لا يمكن التحكم فيها بسهولة.

حديثًا، طُور البكتيريا *Agrobacterium* بحيث أصبح بالإمكان استعماله مع نباتات المحاصيل. وهكذا، فإنّ المسدس الجيني قد لا يُستعمل بصورة كبيرة في المستقبل. وتَمَّ تعديل بكتيريا جديدة أخرى لتعمل بصورة مشابهة لبكتيريا *Agrobacterium* وتوفر بديلًا مناسبًا؛ ليستخدم في هندسة محاصيل الحبوب.

إن التعديل الْوراثيّ للمحاصيل الحقلية من كلّ الأصناف أصبح تقنية مكتملة ما سيسرع إنتاج محاصيل عابرة للجينات.

دراسة حالة: بندورة أفضل؟

أحد الأمثلة على فاكهة معدلة وراثيًا هو بندورة كالجين المحتفظة بالنكهة Calgene's (FlavrSavr) التي هُنْدست لتثبط الجين المسؤول عن إنتاج الإيثيلين في الْخليّة. ففي البندورة، ونباتات أخرى، يعمل الإيثيلين بوصفه هرمونًا يُسَرِّعُ نضجَ الفاكهة (الفصل الـ 41). أما في بندورة Flavr Savr فإنّ منع إنتاج الإيثيلين يؤخّر نضجها. وهذا يؤدي إلى إنتاج بندورة يمكنها البقاء مدة أطول، وتقاوم زيادة النضج والتعفن خلال عملية نقلها إلى الأسواق.

لقد كانت بندورة FlavrSavr نجاحًا للهندسة الْوراثيّة، إلا أنها لم تكن نجاحًا في الأسواق؛ لأن مذاقها لم يكن كمذاق الأنواع الأخرى، إضافة إلى أن نموّها كان في منطقة محددة من البلاد، وأن زراعتها لم تتم بصورة واسعة. لذا، تم سحب هذه البندورة من الأسواق عام 1997. يتضح من ذلك أننا نحتاج إلى أكثر من مجرد إنتاج منتج عن طريق نقل صفة محددة عبر الهندسة الْوراثيّة.

زراعة المحاصيل المقاومة للمبيدات النباتية وعدم الحاجة إلى التعشيب

لقد تَمَّ حديثًا هندسة نباتات الأوراق العريضة لتصبح مقاومة **للجلايفوسيت Glyphosate** المبيد النباتي القوي، والقابل للتحلل، الذي يقتل معظم النباتات النامية (الشكل 17-18). يُثبط هذا المبيد الأنزيم المسمى مخلّق EPSP الذي تحتاج إليه النباتات لإنتاج أحماض أمينية عطرية.

وحيث إنّ الإنسان لا ينتج بجسمه هذه الأحماض الأمينية العطرية، ولكنه يحصل عليها من غذائه، فلن يتأثر بالمبيد. ولإنتاج نباتات مقاومة للجلايفوسيت، استعمل العلماء بلازميدة Ti لإدخال نسخ إضافية من جين مخلق EPSP إلى النبات. تنتج عندها هذه النباتات عشرين ضعفًا من الإنتاج العادي للأنزيم في النبتة، ما يساعدها على إنتاج بروتينات، وعلى النمو، على الرّغم من منع الجلايفوسيت الأنزيم من العمل. وفي تجارب لاحقة، أُدخل نوع من جين مخلق EPSP البكتيري، مختلف عن النوع النباتي بنيوكليوتيد واحد، في النبات عن طريق بلازميدة Ti، وأصبح الأنزيم البكتيري هذا لا يتأثر بوجود الجلايفوسيت.

إن هذه الإنجازات مثيرة جدًا لاهتمام المزارعين؛ لأن المحصول المقاوم للجلايفوسيت لن يحتاج إلى تعشيب، ويمكن معالجة الحقل فقط باستعمال المبيد النباتي. ولأنّ نطاق فعالية هذا المبيد واسع، فلن يحتاج المزارعون إلى استعمال كثير من الأنواع المختلفة من المبيدات النباتية التي لا يقتل بعضها إلا كمية قليلة من الأعشاب، إضافة إلى أن الجلايفوسيت يتحلل بسهولة في البيئة، بخلاف كثير

الشكل 17-18

الهندسة الجينية لمقاومة المبيدات العشبية. تم تعريض نباتات البيتونيا الأربعة المبينة للجرعة نفسها من مبيد الجلايوفوسيت. النباتان إلى يمين الصورة تَمَّ هندستهما جينيًا لمقاومة الجلايوفوسيت الفعال، أما النباتان إلى يسار الصورة فلم يتم هندستهما.

من المبيدات المستعملة في ميدان الزراعة. يجري الآن البحث والاستقصاء عن بلازميدة جديدة لإدخال الجين مخلق EPSP في محاصيل الحبوب ما يجعلها أيضًا مقاومة للجلايفوسيت.

في هذه المرحلة، تَمَّ تعديل أربعة محاصيل نباتية لتصبح مقاومة للجلايفوسيت وهي: الذرة، والقطن، وفول الصّويا، والكانولا. ومن أكثر هذه المحاصيل المقاومة انتشارًا محصول فول الصّويا الذي يشكل أكثر من 60% من المحاصيل الْمعدّلة وراثيًا عالميًا، والمزروعة في تسع دول على مستوى العالم. ففي الولايات المتحدة، 90% من فول الصويا المزروع حاليًا هو من النوعية الْمعدّلة وراثيًا، وقد ظهر تباين في استعمال هذه الصويا الْمعدّلة وراثيًا، إلا أن الأمريكيتين هما الرائدتان في مجال الاستعمال وبزعامة الولايات المتحدة. أما المنطقة الأكثر نموًا الآن في استعمال المحاصيل الْمعدّلة وراثيًا فهي آسيا، في حين أن أوروبا ما زالت الأكثر بطئًا في استعمالها.

محاصيل Bt مقاومة لبعض الآفات الحشرية

تهاجم الحشرات كثيرًا من النباتات ذات الأهمية التجارية. ولمقاومة ذلك، جرت العادة على استعمال المبيدات الحشرية، حيث ما يزيد على 40% من المبيدات الحشرية الكيماوية المستعملة اليوم موجهة ضد خنفساء القطن، ودودة القطن، وبعض الحشرات الأخرى التي تأكل هذا النبات. أنتج العلماء نباتات مقاومة للآفات الحشرية ما أدى إلى عدم الحاجة إلى استعمال مبيدات حشرية خارجية.

تشمل هذه المقاربة إدخال جينات في هذه النباتات تنتج بروتينات ضارة للحشرات عند التغذي عليها، إلا أنها لا تضرّ النبات نفسه. أكثر هذه البروتينات استعمالًا هو ذلك البروتين السَّام المنتج من بكتيريا اسمها *Bacillus thuringiensis* (سُم *Bt*). فعندما تبتلع الحشرة هذا السّمّ فإنّ أنزيماتها الداخلية تحوّله إلى سم نشط خاص بها، ما يؤدي إلى شللها، ومن ثم موتها. وبسبب عدم وجود هذه الأنزيمات في الحيوانات الأخرى، فإنّ هذا البروتين غير ضار بها.

ولقد أمكن تعديل المحاصيل الأربعة التي عُدِّلت لمقاومة مبيدات الأعشاب لمقاومة الحشرات باستعمال سُم Bt. إن استعمال الذرة الْمعدّلة بسمّ Bt هو ثاني أكثر استعمال شيوعًا بين المواد الْمعدّلة وراثيًا عالميًا، ممثلًا 14% من المساحة على مستوى تسع دول تزدهر بها المحاصيل الْمعدّلة وراثيًا. إن انتشار هذه المحاصيل عالميًا مشابه لتلك التي عُدِّلت لمقاومة المبيدات النباتية.

وبالنظر إلى شيوع هذه التعديلات في المحاصيل، فليس من المستغرب دمجها باسم المحاصيل المكدسة بالتعديلات الْوراثيّة *Stacked genetically modified crops*، وتحديدًا في الذرة والقطن. وتشكل المحاصيل المكدسة الآن 9% من المساحة العالمية للمحاصيل الْمعدّلة وراثيًّا.

الأرز الذهبي يبين إمكانات المحاصيل الْمعدّلة وراثيًّا

إن أحد نجاحات تعديل المحاصيل وراثيًّا يكمن في إنتاج الأرز الذهبي، حيث أمكن تعديل هذا الأرز لإنتاج مادة بيتا كاروتين (مولد فيتامين A). تقدر منظمة الصحة العالمية أن نقص فيتامين A يؤثِّر عالميًّا في 140-250 مليون طفل في سن ما قبل المدرسة. تتجلى هذه الظاهرة بصورة كبيرة في دول العالم النامية، حيث يعتمد الغذاء الرّئيس على مادة الأرز. يتحول مولد فيتامين A في الغذاء أنزيميًّا في الجسم مكونًا فيتامين A، ومعوضًا بذلك نقصه. ويعود سبب تسمية العِلْم له بالأرز الذهبي إلى اللون المميز المرتبط بوجود مادة بيتا كاروتين في الإندوسبيرم (المنطقة الخارجية في الأرز المطحون). وعادة لا يكوِّن الأرز الكاروتين في نسيج الإندوسبيرم الخارجي، إلا أنه ينتج مولده، وهو الجيرانيل جيرانيل ثنائي الفوسفات الذي يمكن تحويله أنزيميًّا عن طريق ثلاثة من الأنزيمات، هي: مصنع الفايتوئين، ومزيل إشباع فايتوئين، وأنزيم بيتا محلق اللايكوبين، منتجًا بيتا كاروتين.

وقد تَمَّ هندسة هذه الأنزيمات الثلاثة لتفعيلها في نسيج الإندوسبيرم، وأدخلت إلى الأرز لاستكمال سلسلة التفاعلات الْحيويّة لإنتاج البيتا كاروتين في الإندوسبيرم (الشكل 17-19).

إن هذه الحالة من الهندسة الْوراثيّة مثيرة للاهتمام لسببين: الأول، إنها أدخلت سلسلة تفاعلات حيوية جديدة في نسيج نبات عابر للجينات. والثاني، إنه لا يمكن عملها بطريقة التكثير التقليدية بسبب عدم وجود أيّ سلالة أرز معروفة قادرة على إنتاج هذه الأنزيمات في الإندوسبيرم. استعملت البنية الجينية الجديدة اثنين من الجينات: أحدهما من زنبقة، والآخر من بكتيريا (انظر الشكل 17-19). هناك كثير من الأسباب لتوقع فشل إدخال سلسلة تفاعلات حيوية دون أن يتأثر الأيض الطبيعي. وقد كان مدهشًا أن ينتج النوع الأصلي من الأرز الذهبي كميات كبيرة من بيتا كاروتين، وكان النبات يبدو سليمًا. الأكثر إثارة هو أن يتم إنتاج الجيل الثاني من هذا الأرز، وكذلك إنتاج مستويات أعلى من بيتا كاروتين باستعمال جين آخر للأنزيم المصنع للفايتوئين من الذرة بدلًا من جين الزنبقة الأصلي.

لقد تَمَّ بناء الأرز الذهبي بداية في مؤسسة عامة في سويسرا، ووُفّر مجانًا دون أهداف تجارية. ومنذ تبنيه، فقد حُسِّن الأرز الذهبي من قبل مجموعات مجتمعية عامة، ومن علماء الصناعة، وتَمَّ توفير هذه الأنواع من الأرز دون أن تكون مرتبطة بمصالح تجارية.

طرحت المحاصيل الْمعدّلة وراثيًّا كثيرًا من القضايا الاجتماعية

لقد تَمَّ تبني مقاومة المحاصيل الْمعدّلة وراثيًّا في بعض المناطق لكثير من الأسباب. فهناك تساؤلات تطرح حول سلامة هذه المواد للاستهلاك البشري، وكذلك حول انتقال هذه الجينات في النباتات البرية القريبة من هذه الْمعدّلة وراثيًّا، إضافة إلى إمكانية فقدان التنوع الحيوي المرتبط بهذه المحاصيل.

تشكلت قوى كبيرة متعارضة حول هذا الموضوع. ففي الجانب المؤيد لاستعمال المحاصيل الْمعدّلة وراثيًّا، نجد الشركات متعددة الجنسيات التي تستعمل هذه التقنية لإنتاج بذور لتلك المحاصيل المختلفة الْمعدّلة وراثيًّا. وأمّا في الجانب المشكك في استعمال هذه المحاصيل، نجد كثيرًا من المنظمات السياسية المقاومة لمثل هذه الأغذية الْمعدّلة وراثيًّا، ونجد الباحثين موزعين على جانبي هذا النقاش.

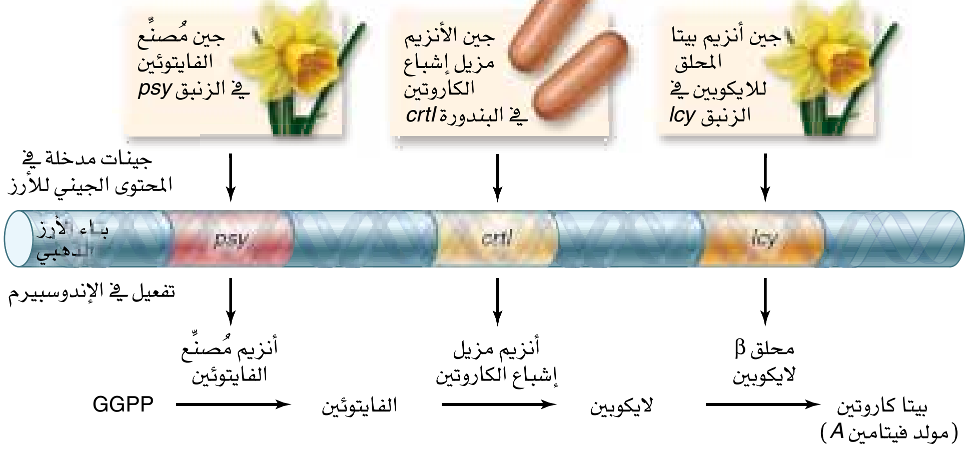
وقد تركزت الآراء أصلًا على سلامة الجينات المدخلة للاستهلاك البشري. ففي الولايات المتحدة، تَمَّ التوصل إلى اتفاق حول المحاصيل المذكورة، حيث نجد أن كميات كبيرة من فول الصويا والذرة الْمعدّلة وراثيًّا تُستهلك. ومع أن بعضهم ما زال يثير الأسئلة حول الاستعمال طويل الأمد لها، وكذلك لإثارتها لبعض الحساسية المناعية، فليس هناك أي نتائج سلبية تَمَّ تسجيلها حتى الآن. وتخضع هذه المحاصيل حاليًا لمراقبة أي آثار بالغة الشدة، حيث سيحتاج كلّ تعديل جديد إلى موافقات تنظيمية لاستعماله من أجل الاستهلاك البشري.

تتركز القضية الأخرى حول الخوف من انتشار هذه الجينات الْمعدّلة خارج نباتاتها. في هذا الأمر، ليس هناك الآن أيّ دليل على انتقال لهذه الجينات المدخلة إلى مثيلاتها البرية. فقد أشارت دراسة حديثة في المكسيك إلى عدم وجود أيّ دليل لانتقال جينات من محاصيل معدلة وراثيًّا إلى أنواع أصيلة، على الرّغم من أن دراسات سابقة أشارت إلى انتشار مهم لهذه الجينات المدخلة.

إن هذه النتائج لا تعني أن عمليات الانتقال مستحيلة، إلا أنها تشير إلى عدم حدوثها حتى الآن. ويبدو واضحًا أن هذا المجال يحتاج إلى دراسات إضافية. وعلى ما يبدو، فإنّ هذه القضية يجب تناولها حالة بحالة؛ لأنّ الأنواع البرية القريبة من تلك الْمعدّلة وراثيًّا، وكذلك سهولة التهجين، تختلف بدرجة كبيرة بين المحاصيل النباتية.

يمكن إنتاج مواد صيدلانية من خلال استعمال الصيدلة الْحيويّة

إن استعمال النباتات الطبية موغل في القدم، ويعود إلى بدايات تدوين التاريخ. وفي العصر الحديث، نجد أن الصناعة الصيدلانية بدأت بعزل مواد فعالة حيويًّا من النباتات. وقد بدأ هذا التوجه في التغير عام 1897 عندما أدخلت شركة باير حمض السلسليك المعروف بالأسبرين. كان هذا المركب هو الشكل

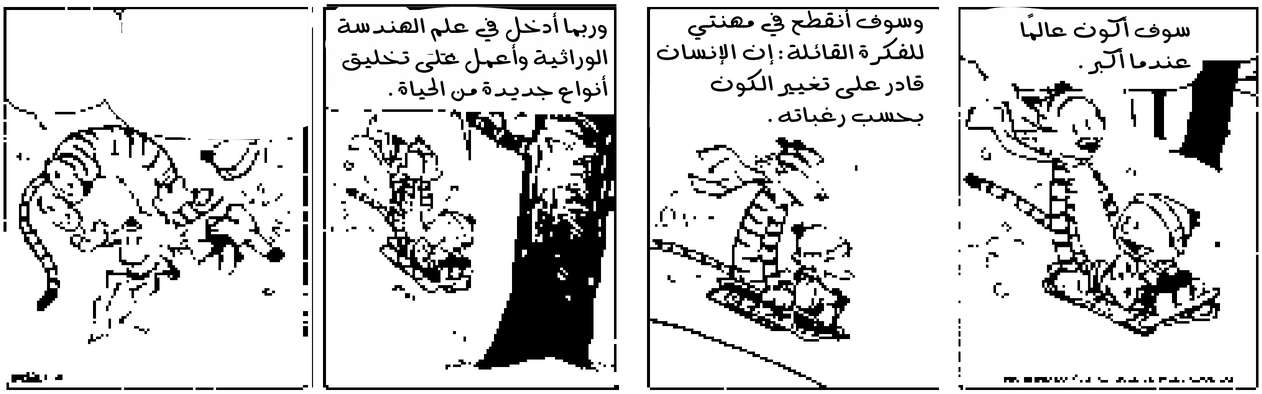


الشكل 17-19

لا يقوم الأرز العادي عادة بإنتاج الأنزيمات اللازمة لإنتاج بيتا كاروتين في الإندوسبيرم. لقد أُضيفت ثلاثة من الأنزيمات للمحتوى الجيني للأرز؛ لتمكنه من تفعيل سلسلة التفاعلات اللازمة لإنتاج بيتا كاروتين في الإندوسبيرم. ويبين الشكل مصدر الجينات، وسلسلة التفاعلات اللازمة لتصنيع بيتا كاروتين. والنتيجة هي الأرز الذهبي الذي يحوي مستويات غنية من بيتا كاروتين في الإندوسبيرم.

كاريكاتير كالفن وهبس

بقلم بل وترسون



مقتبسة من كالفن وهبس 1995 واترسون. وزعت من نقابة المطابع العالمية. تَمَّ نشرها بإذن والحقوق كلها محفوظة.

الصناعي من حمض السلسليك الذي عُزِلَ من لحاء الصفصاف الأبيض. ومنذ ذلك الحين، أصبح إنتاج المواد الصيدلانية مسيطرًا عليه بشكل أكثر بالتخليق العضوي، وبدرجة أقل بعزل منتجات نباتية.

والاستثناء الوحيد لهذا التوجه متعلق بإنتاج مقاومات الأمراض السرطانية مثل تاكسول وفنبلاستين وفنكريستين، حيث تُعزل جميعها من مصادر نباتية. ومن المثير للاهتمام في هذا المجال هو الوصول إلى نهاية تاريخية لهذا الموضوع، ألا وهي توجه الصناعة لاستعمال النباتات عابرة الجينات لإنتاج مركبات مفيدة.

إن أول بروتين إنساني أمكن إنتاجه في النباتات هو ألبومين مصل الإنسان الذي أنتج عام 1990 بكلا النباتين المهندسين وراثيًّا؛ التبغ والبندورة. ومنذ ذلك الحين فإنّ ما يزيد على عشرين بروتينًا تَمَّ إنتاجها في نباتات عابرة الجينات، وأول محصول من المواد الصيدلانية عابرة الجينات هو في طريقه عبر العمليات التنظيمية.

مطاعيم تحت الوحدة الهجينة

من الصفات المثيرة للاهتمام في هندسة النباتات الوراثيّة، إنتاج مطاعيم تحت الوحدة الهجينة التي نُوقشت سابقًا. وأحد هذه المطاعيم هو ما أُنتج في البطاطا المعدّلة وراثيًّا، وهو مطعوم فيروس نورولك. هذا الفيروس غير معروف بشكل عام، إلا أنه وصل إلى عامة الناس عند قيام سفن الرحلات البحرية الكبيرة بإلغاء رحلاتها نتيجة تفشي هذا الفيروس. يخضع هذا المطعوم الآن للتجارب السريرية. وكذلك نجد أن مطعومًا لفيروس داء الكلب أُنتج في نبات السبانخ عابر الجينات يخضع أيضًا للتجارب السريرية.

إن من أهم وأوضح الفوائد المتوخاة من استعمال النباتات لإنتاج المطاعيم هو مدى إنتاجها الواسع، فقد قُدِّر أن 250 فدانًا من الأرض الزّراعيّة المحمية يمكنها إنتاج بطاطا عابرة الجينات، تكفي لتزويد جنوب شرق آسيا باحتياجاتها كلّها من مطعوم التهاب الكبد B.

الأجسام المضادة الهجينة

عند توظيف الاستنسال الجزيئي وعلم المناعة، يمكننا إنتاج أجسام مضادة، عادة ما تنتج عن طريق خلايا الدم في الفقريات، في نباتات عابرة الجينات. إن إنتاج الأجسام المضادة وحيدة السلالة في أنظمة نباتية، يشكّل عمليةً واعدة في استعمال النباتات عابرة الجينات.

يتم الآن إنتاج عدد من الأجسام المضادة العلاجية الواعدة في النباتات. ووصل بعضها إلى مراحل التجريب السريري. أحد الأمثلة المثيرة للاهتمام هو جسم مضاد للبكتيريا المسببة لتسوس الأسنان. ومثل هذا الأمر سيجعل زيارة طبيب الأسنان مريحة أكثر، حيث يستعمل الجسم المضاد خارجيًّا بدلًا من استعمال آلة الحفر.

الحيوانات الداجنة يمكن أيضًا تعديلها وراثيًّا

لقد اعتاد الإنسان على تكثير الحيوانات الداجنة واختيارها لمئات السنين الماضية. ومع اختراع الهندسة الوراثيّة، فإنّ هذه الطريقة يمكن تسريعها، ويمكن إدخال جينات من أنواع أخرى. فإنتاج المواشي العابرة للجينات ما زال في مراحله الأولى، ومن الصعب معرفة أين سينتهي ذلك. وفي هذه المرحلة، فإنّ أحد استعمالات التقنيات الحيويّة ليس إنتاج عابرات الجينات، وإنما استعمال DNA لتعريف الحيوانات، ولرسم الخرائط الجينية للجينات المرتبطة ببعض هذه الصفات كصلاحيتها غذاءً للحيوانات المستعمِلة للأغذية، وقوام الشعر أو الفرو، وبعض صفات أخرى في منتجات الحيوانات. إن استعمال التقنيات الجزيئية مقرونة بالقدرة على استنسال الحيوانات الداجنة (الفصل الـ 19) يمكن أن يؤدي إلى إنتاج حيوانات مُحَسَّنَة لأغراض وصفات اقتصادية مرغوب فيها.

إن تقنية إنتاج الحيوانات عابرة الجينات لم تحقق النجاح الذي كان متوقعًا في البداية. ففي البدايات، تَمَّ هندسة الخنازير لزيادة إنتاج هرمون النمو على أمل أن يؤدي ذلك إلى زيادة النمو وتسريعه. وقد بينت هذه الحيوانات أن قدرتها على الزيادة في النمو ضئيلة، وأنها تحوي كميات قليلة من مستويات الدهون ما يؤدي إلى تغيير المذاق، إضافة إلى ظهور بعض الصفات الضارة الأخرى. أدى هذا، إلى النظر في إنتاج مواد صيدلانية في الحليب بوصفها هدفًا أساسيًّا في هندسة الحيوانات، وهذا مثال آخر لإنتاج الصيدلانيات في الصيدلة الحيويّة. إن أحد الأخطار المثيرة للاهتمام في عبور الجينات هو الخنزير البيئي EnviroPig، حيث هُندس هذا الحيوان بإدخال جين أنزيم الفايتيز ووضعه تحت سيطرة مثير خاص بالغدة اللعابية. هذا الأنزيم ، يُحطّم الفوسفور في الغذاء ما يؤدي إلى تقليل إخراج الفوسفات إلى 70%. ولأنّ الفوسفات مشكلة أساسية في مخلفات الخنزير، فإنّ تقليلها سيكون مكسبًا بيئيًّا كبيرًا.

وكما هي الحال في المحاصيل المعدّلة وراثيًّا، هناك مخاوف من استعمال اللحوم من الحيوانات المعدّلة وراثيًّا (عابرة الجينات). وفي هذا المجال، فإنّ هذه المخاوف وعلى ما يبدو، غير مبنية على أسس علمية متينة. ومع ذلك، فإنّ كلّ حيوان عابر الجينات يُنتج لغرض الاستهلاك يجب أن يُنظر إليه حالة بحالة.

يمكن إدخال الجينات للنباتات باستعمال بلازميدة Ti. لقد عُدِّلت المحاصيل لمقاومة المبيدات النباتية، ولإنتاج سُمّ بكتيري لقتل الحشرات. وقد عُدِّل الأرز الذهبي لإنتاج مولد فيتامين A في الإندوسبيرم. الصيدلة الحيويّة هي إنتاج الصيدلانيات باستعمال النباتات والحيوانات لإنتاج بروتينات مفيدة. وقد أثارت هذه التقنيات في مجملها قضايا أخلاقية.

مراجعة المفاهيم

1-17 تعديل DNA

إن بناء DNA الهجين من جزيئات من مصدرين مختلفين أدى لحقل التقنية الحيويّة الجزيئية.

- تستعمل الأنزيمات المحدِّدة لتفتيت جزيئات DNA في مواقع مُحَدَّدَة.
- أتاحت الأنزيمات المحدِّدة رسم الخريطة الفيزيائية لـ DNA وتخليق جزيئات هجينة.
- يميز النوع الثاني II من الأنزيمات المحددة تسلسلات DNA ذات 4-12 قاعدة طولًا وذات محور تماثل مركزي، وتُقرأ بالطريقة `5 إلى `3 نفسها في أحد الأشرطة، كما تُقرأ في الاتجاه المعاكس (أيضا `5 إلى `3).
- إن فصل مثل هذه التسلسلات عند القاعدة نفسها في كلّ شريط سيؤدي إلى إنتاج قطع بنهايات لزجة، أو بنهايات مكملة لبعضها (الشكل 17-1).
- يقوم أنزيم رابط DNA بربط قطعتين لتكوين جزيء DNA مستقر.
- تفصل عملية التّهجير الكهربائيّ بالهلام قطع DNA اعتمادًا على الحجم باستعمال تيار كهربائي يسبب هجرة DNA عبر وسط من الهلام. وتهاجر القطع الصغيرة لمسافات أبعد من القطع الكبيرة (الشكل 17-2).
- يُدخَل DNA إلى الخلايا بعملية تُسمّى التّحول الوراثيّ.

2-17 الاستنسال الجزيئي

المُستنسَلُ نسخةٌ مطابقة تمامًا للأصل. تشمل عملية الاستنسال الجزيئي عزل تسلسل من DNA وإنتاج كثير من النسخ المتطابقة.

- يستعمل حامل لتكثير DNA الهجين في خلايا العائل.
- الحوامل البلازميدية تتكون من DNA غير كروموسومي صغير، وتستعمل لاستنسال قطع صغيرة نسبيًّا من DNA.
- حوامل الفيروس لامدا تمتلك مجموعًا جينيًّا خطيًّا يمكنه استقبال جزيئات DNA أكبر.
- تستعمل الكروموسومات الصناعية لاستنسال جزيئات كبيرة من DNA.
- مكتبة DNA أو المكتبة الجينومية مجموعة من قطع المحتوى الجيني كله أمكن إدخالها في خلايا العائل.
- للحصول على الأجزاء المفعَّلة من المحتوى الجيني، فإنّ DNA المكمل يمكن عمله من RNA رسول باستعمال أنزيم الاستنساخ العكسي (الشكل 17-5).
- يمكن تفكيك بناء DNA وإعادة بنائه. وإعادة بناء الأشرطة المكملة من مصادر مختلفة يُسمّى التهجين.
- إن عملية التهجين أداة قوية لإيجاد عينات DNA في مخلوط معقد، ويمكن وضع علامة على DNA ومن ثم استعماله لإيجاد أشرطة مكملة له من خلال التهجين.
- إن عملية التهجين هي الطريقة الأعم للتعرف إلى مستنسل في مكتبة DNA.

3-17 تحليل DNA

يوفر الاستنسال الجزيئي DNA خاصًا للتحوير المتقدم.

- كانت الخرائط الأولى لجزيئات DNA تمثل مواقع فصل أو قطع الأنزيمات المحدِّدة.
- يمكن إنتاج هذه الخرائط عن طريق عمل الأنزيمات، أو باستعمال حواسيب تبحث في تسلسلات DNA معروفة بحثًا عن مواقع الانفصال.
- عملية الطبع، يتم بها فصل خليط مركب باستعمال التّهجير الكهربائيّ، ونقلها إلى قطعة من ورق الترشيح.
- تُستعمل وصمة ساذرن DNA المعزول من خلية أو نسيج بمرشح تَمَّ تهجينه بـ DNA معلم ومستنسل ليعمل بوصفه مجسًّا.
- تستعمل وصمات نورذرن RNA رسولًا بدلًا من DNA، أمّا طبعات وسترن فتستعمل البروتين.
- كانت طريقة تحليل تعدد أشكال طول القطعة المحددة RFLP أول ما استعمل في الكشف عن فروق فردية في DNA.
- تحليل البصمة الوراثيّة تقنية تستعمل مجسّات لتحديد قطع DNA متعددة الأشكال المتكررة.
- إن تحديد التسلسل الحقيقي للقواعد في جزيء DNA هو المستوى النهائي للتحليل. وهذا يستعمل محاليل إيقاف السلسلة وهجرة كهربائية ذات قوة تحليل عالية (الشكل 17-11).
- تستعمل تقنية الأنزيم المبلمر المتسلسل لتكثير قطعة صغيرة من DNA باستعمال اثنتين من البادئات القصيرة التي تحيط بجانبي القطعة المراد تكثيرها.
- يُستعمل نظام الخميرة ثنائي التهجين لدراسة التفاعلات البروتينية- البروتينية (الشكل 17-13).

4-17 الهندسة الوراثيّة

الآن، يمكننا تعديل معظم الأنظمة النباتية والحيوانية وراثيًّا من خلال إدخال DNA جديد لها أو تعديل DNA الموجود في الخلايا.

- تحوي حوامل التفعيل مثيرات ومحسنات ضرورية لدفع التفعيل لمادة DNA المدخلة.
- تحوي المخلوقات عابرة الجينات DNA تَمَّ إدخاله عبر حاجز الأنواع.
- عملية التطفير المخبرية تسمح بتغيير مباشر في الجينات المستنسلة التي يمكن بعدها استعمالها لدراسة وظيفة هذه الجينات.
- تم هندسة الفئران المُعطّل بعض جيناتها لتفقد فعالية جين معين. هذا يوفر للباحث إمكانية إزالة وظيفة جين، ومن ثم تحليل الشكل الخارجي (الشكل 17-14).

5-17 تطبيقات طبية

هناك كثير من تطبيقات الهندسة الوراثيّة الطبية.

- تنتج البروتينات الإنسانية مثل الأنسولين في البكتيريا.
- يمكن للحمض النووي DNA الهجين أن يبسط إنتاج المطاعيم بإنتاج مطاعيم تحت الوحدة الآمنة ومطاعيم DNA تعتمد على استجابة الجسم المناعية الخلوية.
- يمكن استخدام المعالجة الجينية، أي إضافة نسخة من جين فعال، لمعالجة أمراض الإنسان الوراثيّة.
- إحدى المشكلات التي واجهت تجارب المعالجة الجينية تلك التي تسببت المعالجة خلالها في حدوث حالات لوكيميا في بعض المرضى.

6-17 التّطبيقات الزّراعيّة

لقد أمكن تعديل المحاصيل لمقاومة الأمراض، وتحمل مبيدات الأعشاب، وتغيير القيمة الغذائية، وإنتاج مواد صيدلانية وحيوية فعالة.

- تم استعمال البلازميدة المسببة للأورام Ti من بكتيريا النبات لنقل جينات لنباتات عريضة الأوراق.
- مقاومة النبات لمبيد الجلايفوسيت عملية تعديل وراثية شائعة. هذا أدى إلى عدم الحاجة إلى عملية التعشيب في الزراعة.
- تم نقل بعض البروتينات البكتيرية المقاومة للحشرات إلى نباتات محاصيل لجعلها مقاومة للآفات.
- عُدِّل الأرز الذهبي ليحوي معدلات أعلى من مولد فيتامين A ، وهذا ذو أهمية في الغذاء في الدول الأقل تطورًا.
- لقد أثار تبني المحاصيل المُعدّلة وراثيًّا قضايا اجتماعية.
- تستعمل النباتات عابرة الجينات بوصفها أنظمة حيوية صيدلانية لإنتاج مواد صيدلانية، مثل مصل الألبومين، ومطاعيم تحت الوحدة، والأجسام المضادة.
- تقنيةُ النباتات عابرة الجينات أكثر نجاحًا من تلك التقنية في الحيوانات.
- أحدُ الخنازير المُعدّلة وراثيًّا حديثًا والناجحة ينتج أنزيمًا يؤدي إلى تقليل إخراجها للفوسفات الضار في البيئة.

أسئلة مراجعة

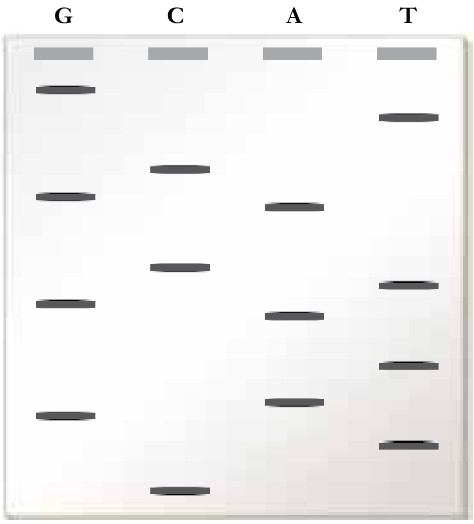
اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. جزيء DNA الهجين:
   أ . يُنتج خلال عملية العبور التي تحصل في الانقسام الاختزالي.
   ب. يُبنى من DNA من مصادر مختلفة.
   جـ. يُبنى من خلطات جديدة من DNA من المصدر نفسه.
   د . يُنتج خلال عملية الانقسام الخلوي المتساوي.
2. الأنزيمات المحددة من صنف II مفيدة؛ لأنها:
   أ . تحطّم DNA من النهاية 5.
   ب. تفصل DNA في مواقع عشوائية.
   جـ. تفصل DNA في تسلسلات خاصة.
   د . تفصل DNA المعدل فقط.
3. أساس عزل قطع DNA باستعمال التّهجير الْكهربائيّ بالهلام هو:
   أ . الشحنة السالبة على DNA. ب. حجم قطعة DNA.
   جـ. تسلسل القطع. د . وجود الصبغة.
4. كيف يستعمل جين بيتا محلل جلاكتوسايد في بناء البلازميدة؟
   أ . الجين هو مثير حساس لوجود سكر جلاكتوز.
   ب. إنه يشكل أصل التضاعف.
   جـ. إنه موقع الاستنسال.
   د . إنه مؤشر لإدخال DNA.
5. المنطق الأساسي لتحديد تسلسل DNA أنزيميًّا هو إنتاج:
   أ . مجموعة منظمة من قطع DNA أنتجتها الأنزيمات القاطعة.
   ب. مجموعة منظمة من قطع DNA تبدأ كلّ واحدة منها بقاعدة مختلفة.
   جـ. بادئات تسمح بتكثير المنطقة بين البادئتين.
   د . مجموعة منظمة من قطع DNA التي تنتهي بقواعد معروفة.
6. مكتبة DNA هي مجموعة:
   أ . الجينات المرتبة في أيّ مخلوق.
   ب. من الحوامل.
   جـ. من البلازميدات الموجودة في بكتيريا قولون *E.coli* منفردة.
   د . من قطع DNA تمثل المحتوى الجيني للمخلوق.
7. يستعمل التهجين الجزيئي في:
   أ . إنتاج DNA مكمل من RNA رسول.
   ب. إدخال حامل في خلية بكتيريا.
   جـ. مسح المكتبة الجينية.
   د . إحداث طفرات في الجينات.
8. الأنزيمات المستعملة في تفاعل الأنزيم المبلمر المتسلسل هي:
   أ . أنزيمات قاطعة.
   ب. أنزيم مبلمر RNA مقاوم للحرارة.
   جـ. أنزيم الاستنساخ العكسي.
   د . أنزيم مبلمر DNA مقاوم للحرارة.
9. يكشف نظام الخميرة ثنائي التهجين عن تفاعلات البروتين مع البروتين عن طريق:
   أ . ارتباط شركاء الاتحاد (الدمج) ينتج إشارة متدرجة تسبب تعديل تفعيل الجين.
   ب. الكشف عن شركاء الاتحاد (الدمج) باستعمال المجسّ الإشعاعي لوصمة وسترن.
   جـ. ربط البروتين- بروتين لشركاء الدمج بسبب تفعيل الجين المخبر.
   د . ربط البروتين- بروتين لشركاء الدمج بسبب تفعيل جين *Ga14*.
10. يستعمل التطفير في المختبر:
   أ . لإنتاج كميات كبيرة من البروتين المطفر.
   ب. لإحداث طفرات في مواقع معينة في الجين.
   جـ. لإحداث طفرات عشوائية في جينات مكررة.
   د . لتخليق مخلوقات تحمل جينات غريبة.
11. إدخال جين لبروتين سطحي من فيروس ذي أهمية طبيًّا مثل فيروس القوباء في فيروس آمن مثالٌ على:
   أ . مطعوم DNA. ب. وراثة راجعة.
   جـ. معالجة جينية. د . مطعوم تحت الوحدة.
12. بلازميدة Ti هي حامل:
   أ . يمكنه نقل جينات هجينة إلى المحتوى الجيني لنبات.
   ب. يمكن استعماله لإنتاج بروتينات هجينة في الخميرة.
   جـ. متخصص في نباتات محاصيل الحبوب، مثل الأرز والذرة.
   د . متخصص في الخلايا الجذعية الجنينية.
13. واحدٌ مما يأتي لا يمثل فائدة ممكنة للمحاصيل الْمعدّلة وراثيًّا:
   أ . زيادة القيمة الغذائية للأفراد.
   ب. تحسين مقاومة الآفات الحشرية.
   جـ. تحسين مقاومة مبيدات الأعشاب واسعة الفعالية.
   د . تحسين مقاومة مبيدات الحشرات.

أسئلة تحدٍّ

1. إن كثيرًا من البروتينات الإنسانية مثل الهيموجلوبين فعالة فقط بوصفها مجموعة مكونة من تحت وحدات متكررة. تُجمع هذه الوحدات الفعالة في الشبكة الأندوبلازمية وأجسام جولجي في الْخليّة حقيقيّة النواة. ناقش المحددات، إن وجدت، لإنتاج الهيموجلوبين المهندس وراثيًّا بشكل كبير.
2. حُلِّل تسلسل قطعة قصيرة من DNA أنزيميًّا باستعمال نيوكليوتيدات ثنائية منقوصة الأكسجين. استعمل الهلام المبين أدناه لتحديد تسلسل DNA ذلك.



هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 18

علم الجينومات

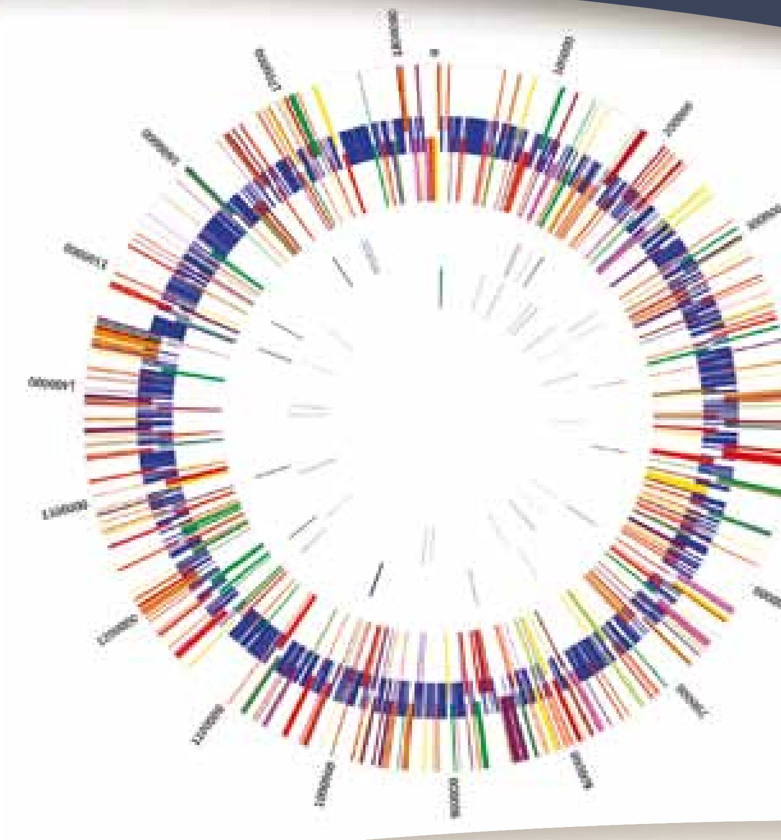
Genomics

مقدّمة

سارت الاكتشافات في العلوم الحياتية في الثلاثين سّنة الماضية بسرعة النُّمو الأسيّ للسكان. وبدءًا من عزل أول مجموعة جينات في منتصف السَّبْعينيّات من القرن الماضي، أنجز الباحثون أول تعاقب لمحتوى جيني (المحتوى الجيني هو كامل المادة الوراثيَّة في نواة الخلية لمخلوق ما، وسنشير إليه من الآن فصاعدًا بكلمة جينوم) كامل في منتصف التِّسْعينيّات من ذلك القرن- ذلك لنوع البكتيريا *Haemophilus influenza* التي تظهر في الصورة الجانبية (الجينات ذوات الوظائف المتشابهة تظهر باللون نفسه). ومع مطلع القرن الواحد والعشرين، أكمل مجتمع البيولوجيا الجزيئية مُسَوَّدة تعاقب جينوم الإنسان.

بعبارة أخرى، بدأت الإنجازات العلمية باستنسال جين واحد، إلى أنْ وصلت إلى تحديد تعاقب القواعد لمليون زوج منها خلال عشرين عامًا، ثم تحديد تعاقب القواعد لمليار زوج منها خلال السنوات الخمس التي أعقبتها. إنّ تتابع الأحداث ليس خطيًّا؛ لأن بعضها كان متداخلًا بدرجة ما- لكن الأمر يبدو كما لو أنّ سيّارة اختُرِعَت يوم الإثنين، ثم صُنّعت على خط التجميع يوم الأربعاء الذي يليه، وفي يوم الجمعة بدأ سباق الفورميولا واحد.

في الفصل السابق، تعلمنا أساسيات طرق البيولوجيا الجزيئية. وفي هذا الفصل، سنرى كيف طُبِّقت هذه الطرق لتحليل الجينوم الكامل. يدمج هذا التحليلُ بين الوراثة الجزيئية التقليدية والتقاناتِ الحيوية.



موجز المفاهيم

1-18 خرائط الجينومات

- *يمكن إنتاج أنواع مختلفة من الخرائط الطّبيعيَّة.*
- *تُعَدُّ المواقعُ مُعلَّمة التعاقب لغةً مشتركة للخرائط الطّبيعيَّة*
- *تزودنا الخرائط الجينية برابط مع الطّرز الظاهرية*
- *يمكن ربط الخرائط الطّبيعيَّة منطقيًّا مع الخرائط الجينية*

2-18 معرفة تعاقب كامل الجينوم

- *تتطلب معرفة تعاقب الجينوم سلالات جزيئية كبيرة.*
- *تُباشَر معرفة تعاقب كامل الجينوم بطريقتين: سلالة إثر سلالة وعشوائيًّا.*
- *استخدم مشروع جينوم الإنسان طريقتي تحديد التعاقب.*

3-18 وصف المحتوى الجيني (الجينوم)

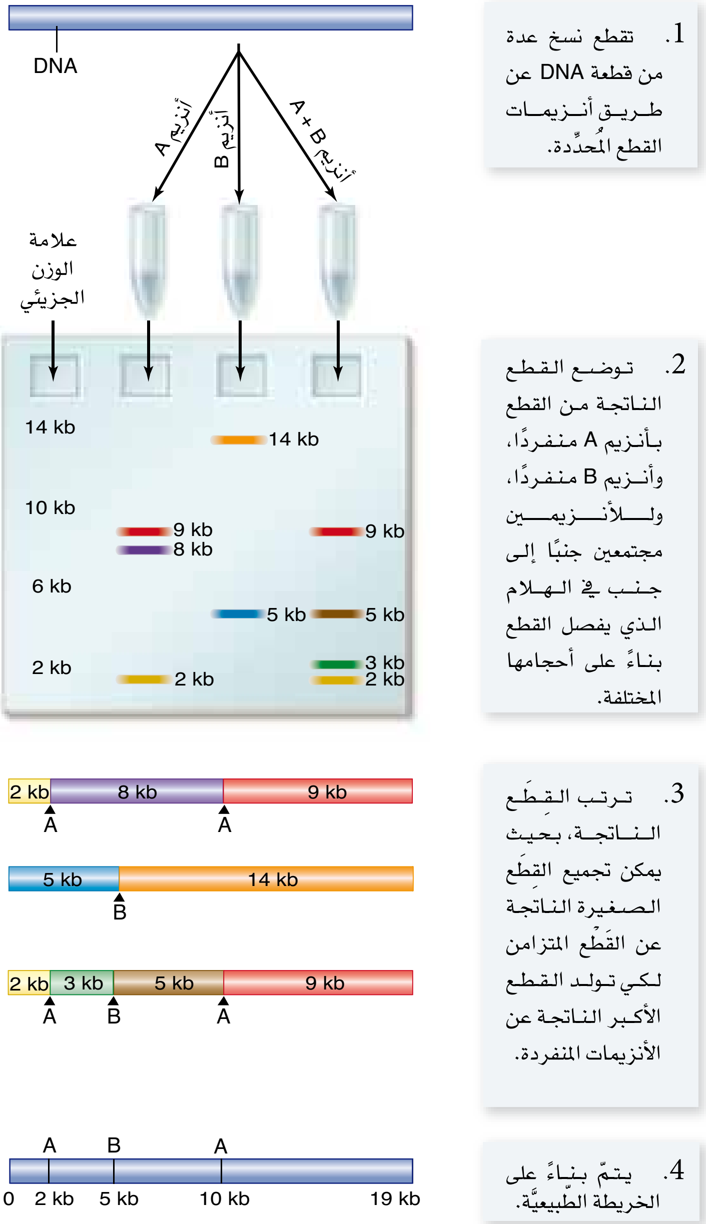
- *وجد مشروع جينوم الإنسان عددًا من الجينات أقل مما هو متوقع.*
- *يتطلّب العثور على الجينات في بيانات التعاقب بحثًا مُحَوْسَبًا.*
- *تحتوي الجينومات على DNA مُشَفِّر وغير مُشفِّر.*
- *تُعَرِّف علامات التعاقب المُعَبِّر عنها الجينات المنسوخة.*
- *تعدد أشكال النيوكليوتيد الواحد هي اختلافات قاعدة وحيدة بين الأفراد .*

4-18 علم الجينومات والبروتيومات

- *يكشف علم الجينومات المقارن عن مناطق محافظة في الجينوم.*
- *يسمح التصاحب الجيني بمقارنة الجينومات غير معروفة التعاقب.*
- *تبادلت جينومات العضيّات الجينات مع الجينوم النووي.*
- *يكشف علم الجينومات الوظيفية عن وظائف الجين على مستوى الجينوم.*
- *يهتم علم البروتيومات بالانتقال من الجينات إلى البروتينات.*
- *يكشف المسح على نطاق واسع عن تفاعل بروتينين معًا .*

5-18 تطبيقات علم الجينومات

- *يستطيع علم الجينومات المساعدة على التّعرّف إلى الأمراض المعدية.*
- *يستطيع علم الجينومات المساعدة على تحسين المحاصيل الزراعية.*
- *يثير علم الجينومات موضوعات أخلاقية تتعلق بملكية المعلومات الوراثية.*



الشكل 18-1

يمكن استخدام أنزيمات القطع المُحدِّدة لبناء الخرائط الطّبيعيَّة. يحطَّم DNA باستخدام اثنين من الأنزيمات المُحدِّدة المختلفة إما منفردة أو بتوليفات، ثم يستخدم التهجير الكهربائي لفصل القطع. يمكن معرفة مواقع القطع واستنساخها بمقارنة أحجام القطع الناتجة من التفاعل المنفرد مع التفاعل ذي التوليفات.

1-18 خرائط الجينومات

تستخدم الخرائط للاستدلال على المواقع، وبقدر الدّقة التي نرغب في الوصول إليها، فإننا قد نستخدم عددًا من الخرائط ذات تفاصيل مختلفة. نستطيع عن طريق علم الجينومات أنْ نستدلّ على موقع جين معين في جزء من الكروموسوم، ثم في تحت-منطقة في الكروموسوم، وفي النهاية نستدل على موقع هذا الجين بدقة في تعاقب مُعَيَّن على الكروموسوم. ولمعرفة تعاقب الجين، علينا أنْ نعرف تعاقب الجينوم كاملًا، وقد كان ذلك صعبًا، وفي غير متناولنا في وقت من الأوقات لأسباب تقنية. إن معرفة تعاقب الجينوم كاملًا غير مُجدٍ إذا لم يتوافر لدينا أنواع خرائط أخرى. لذا، فإنَّ إيجاد جين معين داخل الجينوم يشبه محاولة العثور على بيتك في خريطة العالم.

للتغلب على هذه الصعوبة، فإنَّ الخرائط الجينومية تُبنى على مستويات مختلفة من التفاصيل، وتستخدم أنواعًا مختلفة من المعلومات. يمكننا أن نفرق بين الخرائط الجينية *Genetic maps* والخرائط الطّبيعيَّة *physical maps*. **فالخرائط الجينية Genetic maps**، هي خرائط مُجَرَّدة تحدد المواقع النسبية للجينات على الكروموسومات بناءً على تكرار إعادة الاتحاد (الفصل الـ 13). أما **الخرائط الطّبيعيَّة Physical map**، فإنها تَستخدم معالم محددة، في تعاقب DNA، وتتراوح بين مواقع القطع (التحديد) (ذُكرت في الفصل السابق) وأقصى مستوى من التفصيل: التعاقب الفعلية لـ DNA.

يمكن إنتاج أنواع مختلفة من الخرائط الطّبيعيَّة

لكي نفهم الخرائط الجينومية، من المهم أن يكون لدينا معالم طبيعية تكون على مستوى أقل وضوحًا من مستوى التعاقب الكامل. وفي الحقيقة، حتى قبل التفكير في مشروع جينوم الإنسان، كانت هناك حاجة إلى معرفة المعالم على الخرائط الطّبيعيَّة لـ DNA السلالة. هناك ثلاثة أنواع من الخرائط الطّبيعيَّة، هي: الخرائط المُحدِّدة التي تُبنى عن طريق الأنزيمات المُحدِّدة (القاطعة)، ونمط أشرطة الكروموسوم، وينتج عن طريق طُرُق الصبغات الخلوية، وخرائط الهجينات المشعة، التي تنتج باستخدام الإشعاعات لتقطيع الكروموسومات.

الخرائط المُحدِّدة

تقاس المسافات بين «المعالم» على الخرائط الطّبيعيَّة بالأزواج القاعدية (1000 زوج قاعدي {bp} يساوي 1 كيلو قاعدة، kb). ليس من الضروري معرفة تعاقب DNA لقطعة DNA ما من أجل إنشاء خريطة طبيعية، أو ما إذا كان DNA يحتوي على معلومات لجين معين.

كُوِّنت أول خريطة طبيعية بقطع DNA جينومي بأنزيمات مُحدِّدة مختلفة باستعمالها منفردة، أو بتوليفات من أنزيمات مختلفة (الشكل 18-1). ثم استُخدِم تحليل نمط القِطَع الناتجة لتكوين خريطة.

وبالنظر إلى القطع الكبيرة من DNA فإنَّ هذه الطريقة تُكرَّر، ثم تُستعمل القطع الناتجة، ويُعاد لصقها مستفيدين من المناطق المتداخلة بين القطع. ووضعها بوصفها قطعًا كاملة متصلة ومتلاحقة تُسمَّى **السلسة المتصلة Contig**. ومثال على المصادفة البيولوجية، فقد جاءت أول أنزيمات مُحدِّدة يتمّ عزلها من *Haemophilus*، الذي كان أول جينوم يُحدّد تعاقبه بشكل كامل لمخلوق حرّ.

نمط أشرطة الكروموسومات

وجد علماء الخلية الذين يدرسون الكروموسومات بالمجهر الضَّوئيّ أنه عند استخدام صبغات مختلفة يمكن الحصول على نمط متكرر من الأشرطة على الكروموسومات. بهذه الطريقة، يمكنهم التّعرّف إلى الكروموسومات وتقسيمها إلى تحت مناطق بناءً على نمط الأشرطة.

يسمح استخدام صبغات مختلفة ببناء خرائط خلوية لكامل الجينوم. وباستخدام هذه الخرائط الطّبيعيَّة على نطاق واسع، فكأنما تقوم بالنظر إلى خريطة بلد كامل، فهي تضم كامل الجينوم، ولكن بدرجة منخفضة من التفاصيل.

استُخدمت الخرائط الخلوية لوصف الكروموسومات غير الطّبيعيَّة وربطها بأمراض الإنسان، مثل مرض اللوكيميا النخاعية المزمن. يحدث هذا المرض

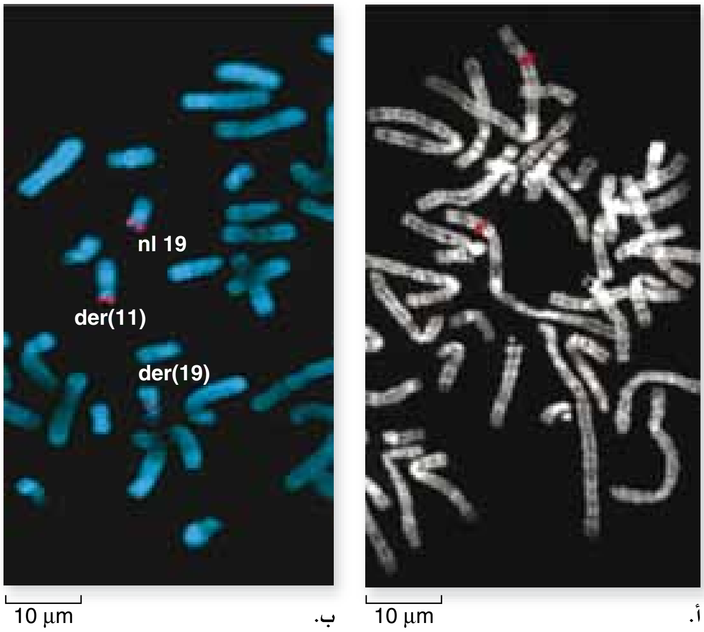
بسبب انتقال متبادل بين الكروموسوم 9 والكروموسوم 22، ما يؤدي إلى حدوث تغير في أنزيم مفسفر التايروسين، فيجعله نشطًا بشكل دائم، وينتج عنه تكاثر خلايا الدم البيضاء.

لقد أضاف استخدام التهجين مع DNA المستنسل إلى استخدام تحليل أشرطة الكروموسوم. ففي هذه الحالة، ولأنّ التهجين يستخدم الكروموسوم كاملًا، فقد سمي التهجين في الموقع *in situ hybridization*. ولأننا نستخدم مسبارًا معلمًا باللّصف (اللمعان أو الإضاءة) فقد سمّيت العملية برمتها **التهجين اللامع في الموقع Fluorescent in situ hybridization (FISH)** (الشكل 18-2).

خرائط الهجين الإشعاعي

تستخدم خرائطُ الهجين الإشعاعي الإشعاعات لتقطع وتجزىء الكروموسوم بشكل عشوائي، ثم تُستَرجع القِطَع بدمج الخلية التي تعرضت للإشعاع مع خلية أخرى. ولبناء خرائط التهجين الإشعاعي لجينوم الإنسان، تُعرَّض خلية موضوعة في مستنبت زراعيٍّ إلى كمية كبيرة وقاتلة من الإشعاعات، ثم تُدمج مع خلية مأخوذة من جرذ. تصبح الكرموسومات المتقطعة الناتجة عن الإشعاعات مندمجة مع كروموسومات خلية الجرذ. ويمكن التّعرّف إلى هذه القطع بناءً على نمط الأشرطة، وباستخدام جينات معروفة في التهجين اللامع في الموقع FISH.

ولأغراض بناء الخريطة، بُنيت سلسلة من هذه الخلايا الهجينة التي لها قِطَع متداخلة من كروموسومات الإنسان، وتمثل كامل الجينوم. سوف نتناول استخدام الهجينات الإشعاعية في الخرائط بصورة مفصلة لاحقًا.



أ. ب.

الشكل 18-2

استخدام التهجين اللاصف في الموقع لربط DNA المستنسل مع الخرائط الخلوية. أ. جزء من النمط النووي لكروموسومات إنسان باستخدام أشرطة G. تشير الأشرطة الحمر إلى تهجين مع DNA المستنسل. ب. المسبار الذي استخدم في الجزء (أ) يُظهر انتقالًا في هذا المريض ما أدى إلى تشوه خلقي متعدد وتخلف عقلي.

تُعَدُّ المواقعُ مُعلّمة التعاقب لغةً مشتركة للخرائط الطّبيعيَّة

يتطلب بناء الخريطة الطّبيعيَّة جهودًا متضافرة لكثير من المختبرات في أماكن مختلفة. لقد ظهرت صعوبات عدة من مقارنة النتائج الصادرة من مختبرات مختلفة، ومن تكامل الأنواع المختلفة من معالم DNA المستخدمة في الخرائط الطّبيعيَّة والخرائط الْوراثيَّة.

تَمَّ التطرق لهذه المشكلة في المراحل الأولى من مشروع جينوم الإنسان، ومن ثَمَّ التوصل إلى حلّ لها بوضع لغة جزيئية مشتركة لوصف الأنواع المختلفة من المعالِم المحددة.

تعريف المعالم المشتركة

لأنّ المعلومات الْوراثيَّة تعتمد بشكل أساسي على تعاقب DNA، فمن الضروري أنْ تكون هذه اللغة المشتركة معتمدة على تعاقب DNA، ولكن لا تتطلب توليد كمية كبيرة من التعاقب لأي معلَم محدد. لقد كان الحل في الموقع **معلم التعاقب Sequence-tagged site**، أو **STS**. هذا الموقع امتداد صغير من DNA وهو فريد في الجينوم، أي إنه يحدث مرة واحدة فقط.

تُعرَّف حدود الموقع معلم التعاقب عن طريق بوادئ تفاعل المبلمر المتسلسل، لذا يمكن التّعرّف إلى الموقع معلَّم التعاقب من خلال تفاعل المبلمر المتسلسل باستخدام أيٍّ DNA بوصفه قالبًا (انظر الفصل الـ 17). تتراوح أطوال هذه المواقع من 200 -500 زوج قاعدي فقط، وهي كمية من التعاقب يمكن تحديدها بسهولة. ويمكن أنْ يكون للموقع معلم التعاقب معالِم محددة أخرى- مثلًا، جزء من جين مستنسل معروف الخريطة الجينية، أو موقع أنزيم محدِّد متعدد الشكل. يمكن تحويل أي علامة تَمَّ رسم خريطتها إلى موقع معلم التعاقب بتحديد تعاقب 200- 500 زوج قاعدي.

استخدام الموقع معلم التعاقب

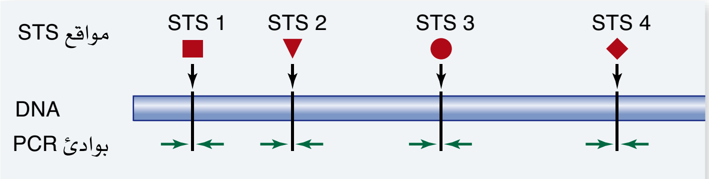
في حين تُنتَج الخرائط، يتمّ التّعرّف إلى موقع معلَّم التعاقب الجديد وإضافته إلى قاعدة البيانات. ولكلّ موقع معلم التعاقب، هناك قاعدة بيانات تشير إلى موقعه على الجينوم، تُستخدم بوادئ تفاعل المبلمر المتسلسل للتعرف إليها. وبذا يستطيع أيّ باحث أنْ يتأكد من وجود الموقع معلم التعاقب أو غيابه في أي DNA يقوم بتحليله ودراسته.

بالإمكان لصق قطع DNA باستخدام الموقع معلم التعاقب بالتّعرّف إلى المناطق المتداخلة في القطع. ونظرًا لكثافة المواقع معلمة التعاقب العالية في جينوم الإنسان، وسهولة التّعرّف إلى الموقع معلم التعاقب في سلالة معينة، فإنَّ الباحثين استطاعوا تكوين خريطة طبيعية ذات نطاق واسع يضاهي 3.2 بليون قاعدة في الجينوم في منتصف التّسعينيّات من القرن الماضي (الشكل 18-3). وتمثل المواقع معلَّمة التعاقب المنصة التي يتمّ تجميع سلاسل الجينوم عليها.

تزودنا الخرائط الجينية برابط مع الطّرز الظاهرية

كُوِّنَت أول خريطة (ارتباط) وراثية عام 1911 عندما حدَّد الفريد ستريتيفانت خريطة خمسة جينات في الدروسوفيلا. وقد قاس المسافة بين تلك المواقع على الخريطة الجينية بالسنتيمورجان (cM) تخليدًا لذكرى عالِم الوراثة ت. هـ. مورجان، حيث يمثل سنتيمورجان واحد 1% إعادة اتحاد بين مَوقعين. اليوم تَمَّ تحديد مواقع 14.065 جينًا في جينوم الدروسوفيلا.

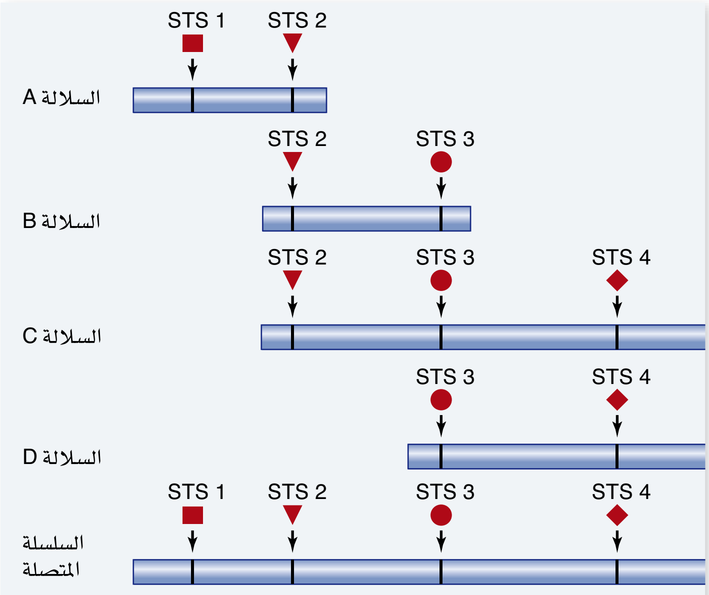
يمكن عمل خرائط الربط دون معرفة تعاقب DNA لجين معين. وبإمكان البرامج الحاسوبية تكوين خرائط ربط آلاف الجينات دفعة واحدة. ولكن هناك محددات لهذه الخرائط الجينية: أولًا، المسافات بين الجينات التي تُحدّد عن طريق تكرار



1. تظهر أربعة مواقع معلَّمة التعاقب. يضاعف تفاعل المبلمر المتسلسل كلّ موقع معلَّم التعاقب من السلالات المختلفة في المكتبة. يُكوِّن تضاعفُ كلّ موقع معلَّم التعاقب عن طريق تفاعل المبلمر المتسلسل قطعةً فريدة يمكن التّعرّف إليها.

إجراء تفاعل المبلمر المتسلسل للسلالات الأربع

2. تُفصل نواتج تفاعل المبلمر المتسلسل عن طريق التهجير الكهربائي الذي يؤدي إلى إنتاج قطع مختلفة الحجم لكلّ موقع معلَّم التعاقب.



3. إنّ وجود أو غياب كلّ موقع معلَّم التعاقب في السلالات يُحدِّد مناطق التداخل. النتيجة النهائية هي سلسلة متصلة من السلالات المتداخلة.

الشكل 3-18

تكوين خريطة طبيعية عن طريق المواقع مُعلَّمة التعاقب. مكَّن وجودُ معالِم محددة، تُسمَّى مواقع مُعلَّمة التعاقب في جينوم الإنسان، البدءَ في تكوين الخرائط على مقاييس كبيرة كافية لتشكل أساسًا لمعرفة تعاقب الجينوم كاملًا. (1) تضاف البوادئ (الأسهم الخضر) التي تتعرّف إلى موقع معلَّم التعاقب فريد إلى قطعة من DNA السلالة، ثم يتبعها تضاعف DNA عن طريق تفاعل المبلمر المتسلسل (2) يتمّ فصل نواتج تفاعل المبلمر المتسلسل بناءً على حجم DNA، وبعد المواقع معلَّمة التعاقب التي عُثر عليها في كلّ سلالة (3) يتمّ صَف قطع DNA السلالة بناءً على المواقع معلَّمة التعاقب المتداخلة، ثم تُبنى السلسلة المتصلة.

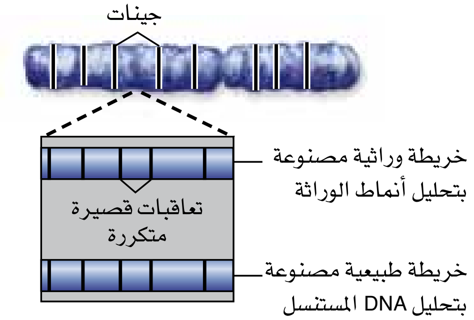
إعادة الاتحاد لا تتوافق مع المسافات الطّبيعيَّة على الكروموسوم. إن شكل DNA الفراغي بين الجينات مختلف، وهذا الشكل يمكن أن يؤثر في تكرار إعادة الاتحاد. هناك قصور آخر، وهو أن الجينات ليست جميعها لديها طرز ظاهرية واضحة يمكن تتبعها بالتزاوجات الانعزالية.

كما وُصِفَ في(الفصل الـ 13) ، فإنَّ خريطة الإنسان الْوراثيَّة كثيفة، ولها علامات مميزة توجد عند كلّ 1 cM تقريبًا؛ هذه الدرجة من التفاصيل لم نكن نسمع بها قبل 20 عامًا، وقد أصبح ذلك ممكنًا عن طريق تطوير المعالِم الجزيئية التي لا تسبب تغيرًا في الطّراز الظاهري.

أكثر أنواع المعالِم شيوعًا هي التكرارات الترادفية القصيرة Short tandem repeats أو مواقع STR، وهي تختلف في الطول بين الأشخاص. يتمّ التّعرّف إلى هذه التكرارات عن طريق تفاعل المبلمر المتسلسل لتكثير المنطقة التي تحتوي على هذه التكرارات، ثم وضعها في التهجير الكهربائي لتحليلها. وبمجرد بناء خريطة هذه المعالِم، فإنَّ الجينات وأليلاتها التي تسبب مرضًا معينًا يمكن تحديد خريطتها بالنسبة إلى تلك المعالِم الجزيئية. طوَّر مكتب الاستخبارات الاتحادي FBI ثلاثة عشر موقعًا من هذه التكرارات الترادفية القصيرة التي تشكل البنية الأساسية لبصمات DNA العصرية. وقد تَمَّ فهرسة الأليلات الموجودة عليها تلك المواقع الثلاثة عشر في قاعدة البيانات CODIS التي تستخدم للتعرف إلى مرتكبي الجرائم.

يمكن ربط الخرائط الطّبيعيَّة منطقيًّا مع الخرائط الجينية

نحتاج إلى أنْ نكونَ قادرين على ربط الخرائط الطّبيعيَّة بالخرائط الجينية، خصوصًا تعاقبات الجينوم؛ لكي نساعد على إيجاد التعاقبات الطّبيعيَّة للجينات التي حُدِّدت خريطتها الْوراثيَّة.



تكمن المشكلة في العثور على الجينات في دقة تفاصيل الخرائط الْوراثيَّة التي لا ترتقي إلى مستوى وضوح تعاقب الجينوم. فالعلامات التي تتباعد عن بعضها بمقدار 1 cM قد تتباعد حقًّا بمقدار مليون زوج قاعدي.

لأنّ العلامات التي تُستخدم في بناء الخرائط الْوراثيَّة علاماتٌ جزيئية بشكل أساسيّ، فإنَّ بالإمكان تحديد مواقعها بيسر ضمن تعاقب الجينوم. وبالمثل، فإنَّ بالإمكان وضع أيّ جين تَمَّ استنساله في تعاقب الجينوم، ويمكن تحديد خريطته الْوراثيَّة أيضًا. يؤدي هذا الأمر مباشرة إلى ربط تلقائي بين نوعي الخرائط. تكمن المشكلة المتعلقة في العثور على جينات تَمَّ تحديد خريطتها الْوراثيَّة، ولكن لم يتمّ عزلها كسلالة جزيئية، في طبيعة الخرائط الْوراثيَّة. فالمسافات بين الجينات في الخرائط الجينية ليست متشابهة بسبب الاختلافات في تكرار إعادة الاتحاد على طول الكروموسوم. لذا، فإنَّ 1 cM من المسافة الجينية سوف يُتَرْجَمُ إلى أعداد مختلفة من الأزواج القاعدية في المناطق المختلفة.

تزودنا خرائط الهجين الإشعاعي بالبديل عن الخرائط الْوراثيَّة، وهي سهلة الرّبط مع الخرائط الطّبيعيَّة. تتألف خرائط الهجين الإشعاعي من بيانات ثنائية بسيطة:

وجود علامة جزيئية معينة أو غيابها في كلّ خلية في لوحة الهجين الإشعاعي (وُصفت سابقًا). فكلما تشابهت نتائج أيّ علامتين، زادت درجة القرب بينهما على الكروموسوم، بسبب طبيعة التقطيع العشوائيّ الذي تقوم به الإشعاعات، فإذا وجدت علامتان قريبتان من بعضهما، فسوف يتمّ العثور عليهما على القطعة نفسها، وكلما كانتا بعيدتين عن بعضهما من المرجح ألّا تكونا على القطعة نفسها.

تسمح هذه التقنية بترتيب أيّ علامة جزيئية في الجينوم، بما في ذلك المعالِم غير متعددة الشكل، التي لا تصلح من ثم للخرائط الوراثيَّة. يسمح هذا أيضًا بتكامل الخرائط الوراثيَّة والطّبيعيَّة، حيث يمكن وضع كلا النوعين من العلامات على خريطة الهجين الإشعاعية نفسها، وهذا مفيد جدًا في المراحل الأولى من مشروع تعاقب واسع النطاق. بُنيت مثل هذه الخرائط لمعظم أنواع الحيوانات التي يهتم الباحثون بها، إضافة إلى الحيوانات ذات الأهمية الاقتصادية أو الحيوانات الأليفة كالكلاب والقطط. تضمنت معظم مشروعات تعاقب الجينوم مثل هذا النوع من التحليل. حاليًّا، تُستخدم هذه الطريقة في الإنسان للتعرف إلى مواقع النّسخ المعروفة في الجينوم جميعها.

لاحقًا، تخزن كلّ هذه الخرائط في قاعدة بيانات، ثم يصبح بالإمكان ترتيبها ودراستها للمقارنة. المركز الوطني لمعلومات التقانات الحيوية هو فرع من المكتبة الطبية الوطنية، يمثل مستودعًا لهذه البيانات وأكثر. توجد هناك قاعدة بيانات مشابهة في أوروبا واليابان، تُحدّث باستمرار. هناك مخزن ضخم من المعلومات المتوافرة للباحثين في علم الأحياء في أرجاء العالم كلّه.

يمكن أنْ تكون خرائط الجينوم طبيعية أو وراثية. تتضمن الخرائط الطّبيعيَّة الخرائط الخلوية للأشرطة الكروموسومية، وخرائط الأنزيمات المُحدِّدة أو خرائط الهجين الإشعاعي. ترتبط الخرائط الوراثيَّة مع الخرائط الطّبيعيَّة باستخدام المعالِم. يمكن استخدام الهجين الإشعاعي أيضًا لبناء خرائط معتمدة على احتمالية الكسر عن طريق الإشعاعات التي تحدث بين موقعين.

2-18 معرفة تعاقب كامل الجينوم

إن ذروة الخريطة الطّبيعيَّة هي تعاقب أزواج القواعد لكامل الجينوم. وفي المراحل الأولى للبيولوجيا الجزيئية، كانت تتم عملية التعاقب يدويًّا، وقد كانت عملية تستنزف الوقت والجهد. كما ذكرنا سابقًا في (الفصل الـ 17)، زاد تطوير آلات لإجراء هذه العملية آليًّا، من معدل معرفة التعاقب.

تتطلب معرفةُ تعاقب الجينوم على نطاق واسع معرفةَ تعاقب آلية ذات إنتاجية عالية إضافة إلى تحليل حاسوبي (الشكل 18-4). تُعَدُّ معرفة تعاقب الجينوم حالة فيها قادت التكنولوجيا العلم، بدلًا من العكس. خلال ساعات قليلة، يمكن لمُسَلْسِلٍ آلي أنْ يسلسل أزواج القواعد التي يقوم بها فني مختبر خلال سنة كاملة- بما يقارب 50,000 زوج قاعدي. ودون معرفة التعاقب الآلية، فسوف يكون مستحيلًا معرفة تعاقب جينوم كبير كالموجود عند الإنسان.

تتطلب معرفة تعاقب الجينوم سلالات (مستنسلات) جزيئية كبيرة

على الرغم من كونه مثاليًا أن تقوم بعزل DNA من المخلوق، ثم تضعه في جهاز التعاقب، لتعود بعد أسبوع أو أسبوعين فتجد الحاسوب قد أعطاك نسخة مطبوعة من تعاقب الجينوم لذلك المخلوق، فإن الحياة العلمية ليست بهذه السهولة والبساطة. فأجهزة التعاقب تزوِّدنا بتعاقبات دقيقة لقطعة DNA لا يتجاوز طولها 800 زوج قاعدي. ومع هذا، فإنَّ احتمالاتِ حدوث أخطاء واردةٌ. لذا، فإنه يتمّ تعاقب 5-10 نسخ من الجينوم لتقليل الأخطاء.

حتى مع وجود بيانات تعاقب موثوق بها بين أيدينا، فإنَّ كلّ جولة تعاقب تقوم بإنتاج كمية قليلة نسبيًّا من التعاقب. لذا، يجب تجزئة الجينوم، ثم عزل السلالات للقيام بمعرفة تعاقبها (انظر الفصل الـ17).

الكروموسومات الاصطناعية *Artificial chromosomes*

كما ذكرنا في (الفصل الـ 17)، سمح تطوير الكروموسومات الاصطناعية للعلماء باستنسال قطع أكبر من DNA. وقد كان أول جيل من هذه النواقل، كروموسوم الخميرة الاصطناعي (YAC). تُبنى هذه النواقل باستخدام منشأ التضاعف في الخميرة وتعاقب السنترومير، ثم يضاف DNA الغريب إلى هذه البنية. يسمح منشأ تضاعف الكروموسوم المصنع بالتضاعف بشكل مستقل عن الجينوم، ويجعل تعاقب السنترومير الكروموسوم مستقرًّا عند الانقسام المتساوي.

كان كروموسوم الخميرة الاصطناعي مفيدًا في استنسال القطع الكبيرة من DNA، وكان لها كثير من نواحي القصور، مثل القابلية لإعادة الترتيب، أو لفقدان جزء من DNA عن طريق الحذف. وعلى الرّغم من هذه الصعوبات، فإن كروموسوم الخميرة الاصطناعي استُخدم في البداية لبناء الخرائط الطّبيعيَّة عن طريق أنزيمات القطع المُحدِّدة على DNA الكروموسوم الاصطناعي.

الشكل 18-4

معرفة التعاقب الآلية. تُشغِّل وحدة معرفة التعاقب (المُسلسِل) هذه أجهزة تعاقب آلية عدة بشكل متزامن، حيث يعالج كلّ منها 96 عينة في الوقت الواحد.

تُصنع الكروموسومات الاصطناعية الشائعة، خصوصًا تلك التي تُستخدم في معرفة التعاقب بمقاييس كبيرة، في *E.coli*. هذه الكروموسومات الاصطناعية البكتيرية (كروموسومات البكتيريا الاصطناعية)، هي امتداد لاستخدام البلازميدات البكتيرية. تستطيع أن تحمل نواقل الكروموسومات الاصطناعية البكتيرية بين 100 إلى 200 كيلو قاعدي طولًا. أما العيب المصاحب لهذه النواقل فهو أنها تبقى، مثلها مثل الكروموسوم البكتيري، بنسخة واحدة، في حين يوجد البلازميد بنسخ عدة.

كروموسومات الإنسان الاصطناعية

طُوِّرت كروموسومات الإنسان الاصطناعية لكي تنقل قطعًا كبيرة من DNA إلى الخلايا المستنبتة. تُبنى هذه الكروموسومات بتقطيع الكروموسومات وتعاقب السنترومير. حاليًّا، توجد هذه الكروموسومات على شكل دائري، ولكن بعضها يمكنه الانعزال بشكل صحيح في الانقسام المتساوي في نحو 98% من المرات. إنّ بناء كروموسوم اصطناعي خطّي في الإنسان غير مُحتمل إلى الآن.

تُباشَر معرفة تعاقب كامل الجينوم بطريقتين: سلالة إثر سلالة وعشوائيًّا

إن معرفة تعاقب كامل الجينوم عملية ضخمة. ولقد تَمَّ تطوير طريقتين لمباشرة هذا العمل: الأولى تتمثل في العمل خطوة إثر خطوة، والثانية القيام بالعملية كاملة، ومرة واحدة، ثم الاعتماد على الحاسوب في فرز البيانات. نشأت التقنيتان من المشروعين التنافسيين لتعاقب جينوم الإنسان، كما سيتم وصفه في الجزء الآتي.

تعاقب سلالة إثر سلالة

يُسَهِّل استنسال قطع كبيرة من DNA في كروموسومات البكتيريا الاصطناعية تحليل كامل الجينوم. تتلخص الإستراتيجية المتبعة في بناء خرائط طبيعية أولًا، ثم استخدامها لتحديد موقع سلالات كروموسومات البكتيريا الاصطناعية، لاستخدامها لاحقًا في عملية التعاقب.

يتطلب اصطفاف أجزاء كبيرة من الكروموسوم التّعرّف إلى مناطق تداخل بين السلالات. ويمكن أن يتمّ ذلك ببناء خرائط أنزيمات القطع المُحدّدة لكلّ سلالة كروموسومات البكتيريا الاصطناعية، أو من خلال التّعرّف إلى مواقع معلَّمة التعاقب في السلالة. فإذا احتوى اثنان من كروموسومات البكتيريا الاصطناعية على الموقع معلَّم التعاقب نفسه، فهذا يعني أنهما متداخلان.

يُنتج اصطفاف عدد من سلالات كروموسومات البكتيريا الاصطناعية قطعًا متلاصقة من DNA تُسمَّى السلسلة المتصلة. يُعرف تعاقب السلالات بمعدل 500 زوج قاعدي في كلّ مرة لإنتاج تعاقب كامل السلسلة المتصلة (الشكل 18-5أ). تُسمَّى هذه الإستراتيجية للخرائط الطّبيعيَّة المتبوعة بمعرفة التعاقب، **تعاقب سلالة إثر سلالة Clone-by- clone sequencing**.

معرفة التعاقب الْعشوائيّة

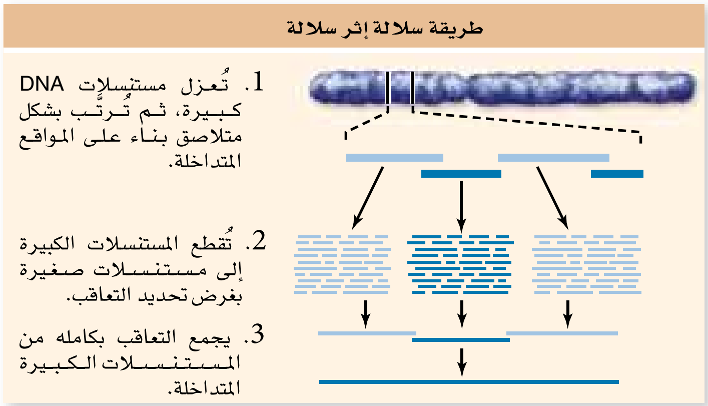
تعتمد معرفة **التعاقب الْعشوائيّة Shotgun sequencing** على تقطيع DNA إلى قطع صغيرة، ثم معرفة تعاقب قطع السلالة، ومن ثم استخدام الحاسوب الذي يُجمع المتداخلات منها (الشكل 18-5 ب). يرجع قِدَم هذا المصطلح إلى بدايات البيولوجيا الجزيئية، حيث كان يتمّ تجميع السلالات عشوائيًّا لبناء مكتبات السلالات في عملية تُسمَّى **الاستنسال الْعشوائيّ** *Shotgun cloning*. تُعَدُّ هذه الطريقة أقل مجهودًا من طريقة سلالة إثر سلالة، ولكنها تحتاج إلى جهاز حاسوب أكثر كفاءة ليجمع التعاقبات النهائية، وخوارزميات أكثر كفاءة كذلك لإيجاد التداخلات.

وخلافًا لطريقة سلالة إثر سلالة، فإنَّ معرفة التعاقب الْعشوائيّة لا تربط التعاقب بأيّ معلومة متعلقة بالجينوم. يستخدم كثير من الباحثين كلًّا من الطريقتين: سلالة إثر سلالة ومعرفة التعاقب الْعشوائيّة بشكل هجين، الأمر الذي أصبح شائعًا. يضفي هذا الجمع قوة، حيث يربط بين الخرائط الطّبيعيَّة والتعاقب، وكذلك يقلل من الجهد المبذول. ويظهر (الشكل 18-5) كلتا الطريقتين.

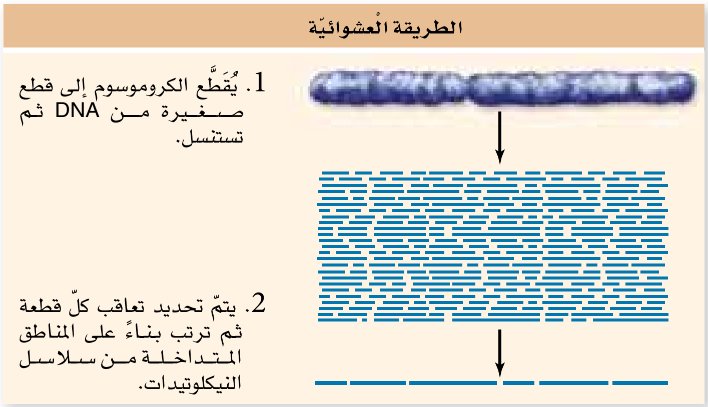
تقارن البرامج المُجَمِّعة النّسخ للمناطق التي حددت تعاقباتها من أجل **تجميع التعاقب الإجماعي Consensus sequence**، وهو التعاقب الموجود في النّسخ جميعها. و على الرغم من أنّ المجمعات الحاسوبية قوية جدًا، فلا بدّ من التدقيق النهائي من قبل الإنسان لكلّ من سلالة إثر سلالة، أو معرفة التعاقب الْعشوائيّة لتحديد ما إذا كان تعاقب الجينوم دقيقًا بما فيه الكفاية لاستخدامه، والاستفادة منه من قبل الباحثين.

استخدم مشروع جينوم الإنسان طريقتي تحديد التعاقب

أظهر النطاق الواسع للعمل في علم الجينومات أهمية العمل الجماعي للبحث البيولوجي. وعلى الرّغم من أنّ شخصًا ما يستطيع استنساخ جين معين واحد، ويُحدّد تسلسله يدويًّا، فإن العمل في جينوم ضخم، كالموجود في الإنسان؛ يتطلب عملًا تعاونيًّا لمئات من الباحثين.



أ.



ب.

الشكل 18-5

مقارنة طريقتي التعاقب. أ. تَستَخدم طريقةُ سلالة إثر سلالة مستنسلاتٍ كبيرةً تُجمع باستخدام المناطق المتداخلة في موقع معلَّم التعاقب. وبمجرد أنْ تُجمع يمكن تقطيعها إلى مستنسلات صغيرة ليعاد تحليل تعاقباتها. ب. في الطريقة الْعشوائيّة، يُقطع كامل الجينوم إلى مستنسلات صغيرة، ثم يتمّ تحليل تعاقباتها. وتُجمّع الخوارزميات الحاسوبية تعاقب DNA النهائي اعتمادًا على التداخل في تعاقبات النيكلوتيدات.

بدأ مشروع جينوم الإنسان عام 1990 عندما قامت مجموعة من العلماء الأمريكان بتشكيل الائتلاف الدولي لتحديد تعاقب جينوم الإنسان. كان الهدف من هذا المشروع الذي مُوِّل من قبل العامة هو استخدام طريقة سلالة إثر سلالة لتحديد تعاقب جينوم الإنسان. ولقد تَمَّ نشر الخريطة الطَّبيعيَّة والخريطة الوراثيَّة في التسعينيّات من القرن الماضي، واستخدمت بوصفها منصة لتحيد تعاقب كلّ كروموسوم.

في أيار 1998، أعلن كريج فينتر، وهو من سَلسَل *Haemophilus influenzae*، عن شركة خاصة تحدِّدُ تعاقب جينوم الإنسان. واقترح استخدام الطريقة العشوائيّة لتعاقب 3.2 بلايين قاعدة في سنتين. وقد قبل الائتلاف ذلك التحدي، وبدأ السباق نحو تحديد تعاقب جينوم الإنسان.

وكانت النتيجة هي التعادل، ففي 26 حزيران عام 2000، أعلنت المجموعتان عن النجاح، ونشرت كلّ منهما نتائجها بالتزامن عام 2001، وقد احتوت النشرة التي أصدرها الائتلاف على 248 مؤلِّفا، وهؤلاء بعض من القائمة الكاملة للمؤلفين.

إن إخراج مسوّدة التعاقب الخاصة بجينوم الإنسان كان فقط البداية. ومازالت الفجوات في التعاقب قيد التعبئة، والخريطة يُعدَّل عليها باستمرار. عام 2004 صدرت النسخة «النهائية» من التعاقب وتَمَّ إعطاؤها اسم التعاقب المرجعي Reference sequence (REF. SEQ) في قاعدة البيانات. وأصبح عدد الفجوات 314، بانخفاض مقداره 400 مرة في الفجوات، وهي تضم الآن 99% من تعاقب الكروماتين الحقيقي، بازدياد بعد أنْ كان 95%. لدى التعاقب المرجعي معدل خطأ مقداره 1 إلى كلّ 100,000 قاعدة.

الأمر الأهم من هذا، هو أنّ البحث المتعلق بالجينوم الكامل يمكن أنْ يمضي قُدُمًا. فبوجود الخريطة الطّبيعيَّة النهائية التي تتكامل مع الخريطة الجينية، فإنَّ الأمراض الناتجة عن الأعطاب التي تحدث في أكثر من جين، مثل مرض السكري، يمكن أن تُدرس. إنّ المقارنة مع الجينومات الأخرى تغير مفهومنا عن تطور الجينوم (انظر الفصل الـ 24).

يتطلب تعاقب كامل الجينوم أجهزة آلية تحدّد تعاقب الجينات في عينات عدة بشكل متواز. هناك حاجة إلى قطع كبيرة من DNA للقيام بتحديد التعاقب. وقد قدم الكروموسومات الاصطناعية طريقة للتعامل مع القطع الكبيرة. هناك طريقتان لمباشرة العمل في تحديد تعاقب الجينوم. تستخدم إحداها مستنسلات اصطفَّت عن طريق الخريطة الطّبيعيَّة (تعاقب سلالة إثر سلالة)، والأخرى تتضمن تحديد التعاقب للمستنسلات عشوائيًا باستخدام حاسوب يُجمِّع النسخة النهائية (التعاقب العْشوائيّ). في كلتا الحالتين، من الضروري توفير أجهزة حاسوب ذات مقدرة عالية جدًا لكي تتمكن من تجميع الصيغة النهائية للتعاقب.

3-18 وصف المحتوى الجيني (الجينوم)

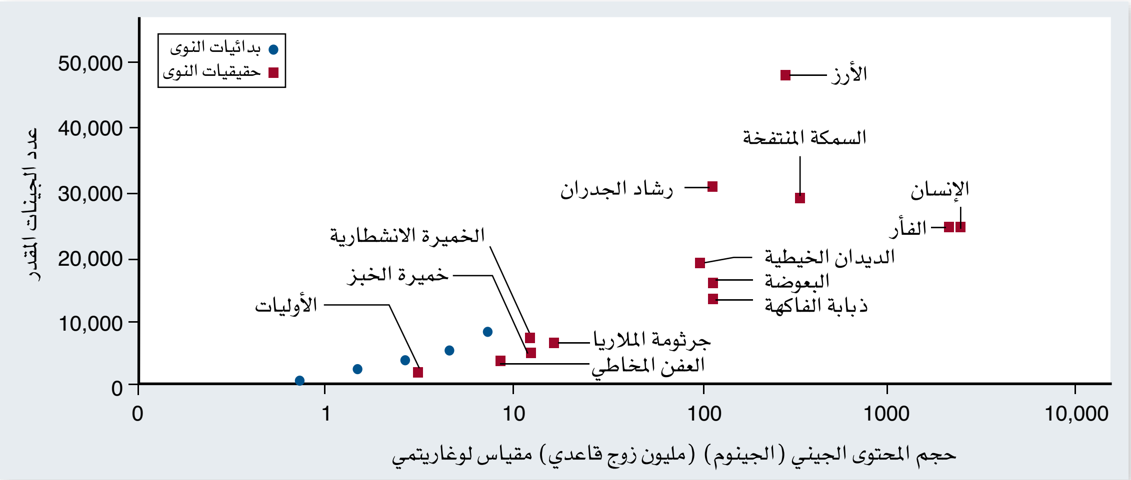
أنتجت تقنية التعاقب الآلية بيانات تعاقب ضخمة، أسهمت في تحديد تعاقب كامل الجينوم، ما سمح للعلماء الذين يدرسون المشكلات المعقدة الذهاب في أبحاثهم وتحليلاتهم بعيدًا لتجاوز النظرة المقتصرة على تحليل الجينات المفردة. تُعَدُّ مشروعات تحديد التعاقب دراساتٍ وصفيةً، ولا تطلعنا على تنظيم شكل الجينوم، ناهيك عن عدم قدرتها على إطلاعنا على وظيفة الجين، أو علاقته مع جينات أخرى. وعليه، فإنَّ الأبحاث الإضافية والتقييم قامت بإعطائنا أجوبة عن أسئلة، ولكنها أعطتنا في الوقت نفسه أحاجي جديدة.

وجد مشروع جينوم الإنسان عددًا من الجينات أقل مما هو متوقع

منذ سنين طويلة مضت، اعتقد علماء الوراثة، أن العدد التقديري لجينات الإنسان هو 100,000 جين. وعلى الرّغم من أنّ هذا التقدير يستند إلى نتائج تجارب، فقد كان مجرد تخمين. تخيل كيف ستكون المفاجأة للعلماء عندما يعلمون أنّ العدد الحقيقي يظهر أنه نحو 25,000 جين. هذا يمثل ضعفي عدد جينات الدروسوفيلا، وأقل بشيء بسيط من عدد الجينات في الأرز (الشكل 18-6). يتضح أن تعقيد المخلوق لا يقاس وظيفيًّا بدلالة عدد الجينات في الجينوم.

يتطلب العثور على الجينات في بيانات التعاقب بحثًا مُحَوْسَبا

بمجرد معرفة تعاقب الجينوم، فإنَّ الخطوة اللاحقة هي معرفة أيّ منطقة من الجينوم تحتوي على أيّ جين، وماذا تفعل هذه الجينات. نستطيع أن نبحث عن كثير من المعلومات من قاعدة البيانات. يمكننا، باستخدام المعالِم من الخرائط الطّبيعيَّة والخرائط الوراثيَّة، أنْ نجد تعاقب نسبة بسيطة من الجينات التي يتمّ التّعرّف إليها بالتطفير، ولها تأثير مُلاحظ (ذات طراز ظاهري).



الشكل 18-6

حجم تعقيد الجينومات ودرجته. بشكل عام، تكون أحجام الجينومات في حقيقيات النوى أكبر من تلك الموجودة في بدائيات النوى. غير أنّ حجم المخلوق ليس عاملًا محددًا. فجينوم الفأر يقدر حجم جينوم الإنسان نفسه، وإنّ جينوم الأرز يحتوي على عدد أكبر من الجينات من الجينوم الإنساني.

تحديد موقع البدايات والنهايات

يمكن استخدام المعلومات الموجودة في تعاقب النيكلوتيدات للبحث عن الجينات. فالجين يبدأ بكودون البداية مثل ATG، ولا يحتوي على كودونات الإيقاف TAA، TGA، TAG إلا بعد امتداد من التعاقب يكفي لأن يعطي شيفرة وراثية لبروتين. تُسمى المنطقة المُشَفِّرَة إطار **القراءة المفتوح open reading frame (ORF)**. وعلى الرغم من أنّ السلاسل التي تنحصر بين البداية والنهاية هي الجين على الأغلب، فإن من المحتمل، ومن غير المحتمل، أن تُترجم فعليًّا إلى بروتين وظيفي. تحتاج تعاقبات الجينات المُحتَمَلة إلى إخضاعها للتجربة ليتم تحديد ما إذا كانت وظيفية أم لا.

تُسمَّى المعلوماتُ المُضافة إلى معلومات التعاقب الأساسية، كتلك المتعلقة بتحديد ORF، إضافةَ **الحواشي Annotation**. وهذا ما يحول بيانات التعاقب البسيطة إلى مناطق يتمّ تعريفها عن طريق معالِم مميزة كتلك المتعلقة بالمنطقة المنسوخة، والمناطق التي يُعْتَقَدُ أنها تشفِّر لبروتين مُعَيَّن.

استنتاج الوظيفة عبر الأنواع: خوارزميات *BLAST*

من المحتمل أيضًا أنْ نبحث عن تعاقبات في قاعدة بيانات الجينوم تتعلق بجينات مشابهة لجينات معروفة في أنواع أخرى. فبإمكان العالِم الذي عزل سلالة جين غير معروف الوظيفة أنْ يبحث في قاعدة البيانات عن تعاقبات مشابهة لكي يخمن الوظيفة. الأداة التي تساعد على القيام بمثل هذا الأمر هي خوارزميات BLAST التي يقدمها NCBI للبحث في داخل قاعدتهم البيانية. فباستخدام الحاسوب والبريد الإلكتروني، يستطيع الشخص إرسال تعاقب معين إلى مُشَغِّل BLAST ثم الحصول على ردٍّ بجميع الاحتمالات للتعاقبات المشابهة الموجودة في قاعدة البيانات.

باستخدام هذه التقنيات، أمكن التّعرّف إلى التعاقبات التي لا تشكل جزءًا من ORF والتي حوفظ عليها خلال ملايين السنين من التطور. ويمكن أنْ تكمن أهمية هذه التعاقبات في قدرتها على تنظيم عمل الجينات الموجودة في الجينوم.

إن استخدام الحاسوب والبرمجيات للبحث عن جينات، ومقارنتها، وتجميع الجينومات، تمثل القليل من مقاربات علم الجينومات التي تقع تحت عنوان **المعلوماتية الحياتية Bioinformatics**.

تحتوي الجينومات على DNA مُشَفِّر وغير مُشَفِّر

عند تحليل تعاقبات الجينوم، يتمّ الكشف عن المناطق التي تُشَفِّرُ بروتينًا والمناطق الأخرى التي لا تُشفِّر بروتينًا. عرف الباحثون، منذ سنوات عدة، الجينات المشفِّرة. ولكنهم لم يعلموا مدى الجينات غير المشفِّرة ولا طبيعتها. سوف نلقي أولًا نظرة على أنواع الجينات المُشفِّرة، ثم ننتقل إلى أنواع DNA غير المُشَفِّر.

DNA المُشفِّر للبروتين في حقيقيات النوى

هناك أربع طوائف من الجينات المشفرة في جينومات حقيقيات النوى، وهي تختلف في عدد نسخ الجين.

جينات فردية النسخة. هناك كثير من الجينات توجد بوصفها نسخة واحدة في كروموسوم معين. تنتج معظم الطفرات في هذه الجينات وراثة مندلية متنحية.

التضاعفات القِطَعية. تُنسخ أحيانًا قطعة كاملة فيها جينات من أحد الكروموسومات إلى كروموسوم آخر، منتجة مُضَاعفة قِطَعِية *Segmental duplication*. هناك قطع من الجينات متعددة ومتشابهة موجودة ضمن الجينوم في الإنسان. ويظهر أنّ الكروموسوم 19 كان أكثر هذه الكروموسومات استعارة، فهو يشترك في قطع موجودة عند 16 كروموسومًا آخر.

عائلات متعددة الجينات. في الوقت الذي زادت فيه معرفتنا عن جينومات حقيقيات النوى، تبين أنّ كثيرًا من الجينات توجد بوصفها جزءًا من عائلات متعددة الجينات *Multigene families*، وهي مجموعات من الجينات ذات الصلة ببعضها، إلا أنها مختلفة عن بعضها بشكل متميز، ولكنها على الأغلب تقع معًا ضمن مجموعات. يبدو أنّ هذه الجينات نشأت من سلف مشترك، أي من جينٍ واحد ثم تضاعف في أثناء عبور غير متساوٍ في الانقسام الاختزالي، حيث أُضيف إلى كروموسوم، وفُقِدَ من كروموسوم آخر. قد تحتوي هذه العائلات متعددة الجينات على نسخ صامتة تُسمَّى الجينات الكاذبة *Pseudogenes* التي توقف عملها بسبب الطَّفرة.

المجاميع الترادفية. قد توجد نسخ متطابقة من الجين نفسه في مجاميع ترادفية *Tandem cluster*. تُنسخ هذه الجينات بشكل متزامن بغية زيادة أعداد mRNA ومن ثم تزيد كمية البروتين المصنَّع. تضم المجاميع الترادفية أيضًا جينات لا تُشَفِّرُ بروتينات، كجينات rRNA والتي عادة ما توجد في مجاميع تضم مئات النّسخ.

DNA غير المشفِّر في حقيقيات النوى

لقد اكتملت معرفة تعاقب كثير من جينومات حقيقيات النوى، وأكثر ما يميز تلك الجينومات هو الكمية الملاحظة للجينات غير المشفِّرة التي تمتلكها. لقد أظهر جينوم الإنسان صورة مفاجئة. فكل خلية من خلايانا تحتوي على 6 أقدام من DNA المحشوّة بداخلها. ولكن ضمن هذا الـ DNA هناك أقل من إنش واحد مُخصص للجينات. وهناك قرابة 99% من DNA الموجود داخل خلايانا له دور بسيط، أو ليس له دور في التعليمات التي تحدد الأشكال التي نحن عليها.

تتوزع الجينات الموجودة في جينوم الإنسان على شكل تكتلات ضمن كميات كبيرة من DNA غير المشفر، وتشبه في ذلك القرى الصغيرة المعزولة في الصحراء. هناك ستة أنواع من DNA الإنسان غير المشفر تَمَّ وصفها (الجدول 18-1 يظهر مكونات جينوم الإنسان ومن ضمنها DNA غير المشفر).

DNA غير المشفر Noncoding DNA داخل الجينات. كما أسلفنا في (الفصل الـ 15)، فإنَّ جينوم الإنسان، ليس فقط مجرد DNA. قطع مشفرة للبروتين (المناطق المشفرة) والمدمجة في مجموعة قطع من DNA غير المشفرة (المناطق المعترضة). بالإجمال، تشكل المناطق المعترضة 24% من الجينوم، في حين تُشكّل المناطق المشفرة أقل من 1.5%.

DNA البنائي Structural DNA. تبقى بعض المناطق في الكروموسومات كثيفة، وملتفة بشكل محكم، وغير منسوخة خلال دورة الخلية. تُسمَّى هذه المناطق الكروماتين المتباين التركيبي *Constitutive heterochromatin*، وهي تتركز حول السنترومير، أو على أطراف الكروموسوم عند القطع الطرفية.

التكرارات بسيطة التعاقب Simple sequence repeat. تكون التكرارات بسيطة التعاقب (SSR) مبعثرة في الكروموسوم. وهي تتكون من واحدة إلى ستة نيكلوتيدات مثل CA أو CGG تتكرر كالأسطوانة المشروخة مرارًا وتكرارًا آلاف وآلاف المرات. ويمكن أن تنشأ التكرارات بسيطة التعاقب من أخطاء في تضاعف DNA. وتشكل التكرارات بسيطة التعاقب 3% من جينوم الإنسان تقريبًا.

الجدول 18-1	طوائف سلاسل DNA الموجودة في جينوم الإنسان	
الطائفة	**التكرار (%)**	**الوصف**
الجينات المشفرة للبروتينات	1.5	الأجزاء المترجمة لـ 25000 جين مبعثر في الكروموسومات.
المناطق المعترضة	24	DNA غير مشفر، ويكون الغالبية العظمى لكلّ جين في الإنسان.
التضاعفات القِطَعية	5	مناطق من الجينوم تَمَّ تضاعفها.
الجينات الكاذبة (جينات غير فعالة)	2	تعاقب له صفات الجين، إلا أنه غير فعال.
DNA التركيبي	20	كروماتين متباين تركيبي يقع بالقرب من السنترومير والقطع الطرفية.
التكرارات بسيطة التعاقب	3	تكرارات متقطعة من عدد قليل من النيوكليوتيدات مثل CGG، مكررة آلاف المرات.
العناصر القابلة للنقل	45	21%: العناصر المتناثرة الطويلة (LINEs)، وهي عناصر قافزة نشيطة. 13%: العناصر المتناثرة القصيرة (SINEs)، وهي عناصر قافزة نشيطة. 8%: عناصر قافزة ارتجاعية تحتوي على مكررات طرفية طويلة LTR في كلّ طرف. 3%: عناصر قافزة DNA أحفورية.

التضاعفات القِطَعية Segmental duplication. قطع كبيرة في السلاسل الجينومية تتشكل من 10,000 إلى 30,000 زوج قاعدي تَمَّ مضاعفتها وانتقالها داخل الكروموسوم أو إلى كروموسوم غير مماثل.

الجينات الكاذبة Pseudogenes. جينات غير فعالة قد تكون فقدت وظيفتها بسبب طفرة.

العناصر القابلة للنقل Transposable elements. يتكون 45% من جينوم الإنسان من عناصر متنقلة تُسمَّى العناصر القابلة للنقل *Transposable elements*. بعض هذه العناصر تشفر البروتينات، ولكن الكثير منها لا يشفرها. وبسبب أهمية هذه العناصر، سنتناولها بشيء من التفصيل في الجزء الآتي.

العناصر القابلة للنقل: *DNA* المتحرك

اكتشفت العالمة باربرا ماكلنتوك العناصر **القابلة للنقل Transposable elements** عام 1950، وسمِّيت أيضًا العناصر المنقولة أو القافزة *Transposones* أو العناصر الوراثيَّة المتحركة *Mobile genetic elements* وهي قطع صغيرة قادرة على التحرك والانتقال من كروموسوم إلى آخر. وقد حصلت باربرا ماكلنتوك على جائزة نوبل عام 1983 لاكتشافها هذه العناصر، وقدرتها العجيبة على التنقل، وتغيير مكانها.

تتحرك العناصر القابلة للنقل بطرق مختلفة. ففي بعض الحالات، يضاعف العنصر القافز نفسه، ومن ثم تنتقل النسخة إلى مكان آخر ما يؤدي إلى زيادة عددها. هناك نوع آخر من العناصر القافزة يقوم باستئصال نفسه من مكان معين في الجينوم، ثم ينتقل إلى مكان آخر. يناقش (الفصل الـ 24) دور العناصر القافزة في تطور الجينوم.

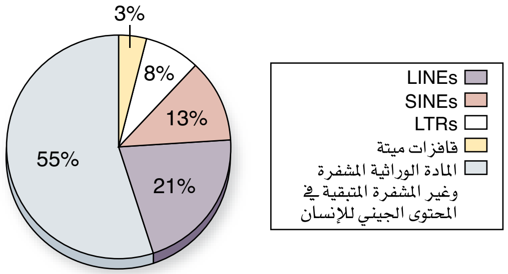
تحتوي كروموسومات الإنسان على 4 أنواع من العناصر القابلة للنقل. هناك 21% من الجينوم تكون من عناصر طويلة متناثرة **long interspersed elements (LINE)**. لدى هذه العناصر العتيقة والناضجة طول يقارب 6000 زوج قاعدي. وتحتوي على كلّ ما يحتاج إليه العنصر للانتقال. فهي تشفر لأنزيم الناسخ الْعكسيّ الذي يستطيع أنْ يكون cDNA من نسخة طويلة متناثرة لـ RNA. والنتيجة هي قطعة من الشريط المزدوج التي بمقدورها إعادة إدخال نفسها في الجينوم بدلًا من ترجمة RNA إلى بروتين. ولأنّ هذه العناصر تستعمل RNA بوصفه جزيئًا وسيطًا، فإنها تُسمَّى العناصر القافزة الارتجاعية *Retrotransposones*.

العناصر المتناثرة القصيرة short interspersed elements (SINEs)، شبيهة بالعناصر الطويلة، غير أنّها لا تستطيع الانتقال إلا بمساعدة آلية العناصر الطويلة LINEs. هناك ما يزيد على نصف مليون نسخة من العنصر القصير المسمى Alu (سُمِّي هذا العنصر Alu نسبة إلى أنزيم القطع المحدد Alu الذي يقطع هذا التعاقب) تؤويها العناصر الطويلة LINE.

يمثل العنصر القصير Alu SINE 10% من جينوم الإنسان. مثل البرغوث الذي يحمله الكلب تنتقل Alu داخل العناصر الطويلة الموجودة فيها. وكما يقوم البرغوث بالقفز من كلب إلى آخر تنتقل Alu مستخدمة الأنزيمات التابعة للعناصر الطويلة LINE لتتحرك إلى موقع آخر على كروموسوم جديد. يستطيع Alu أنْ يقفز إلى داخل الجينات مسببًا طفرات ضارة.

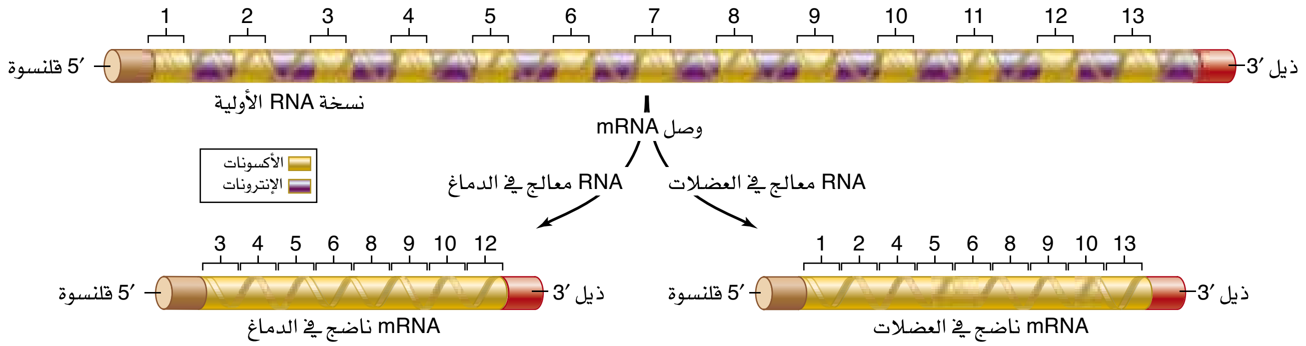
يوجد نوعان آخران من العناصر القابلة للنقل في جينوم الإنسان: 8% من جينوم الإنسان مكرس لعناصر قافزة ارتجاعية تُسمَّى التكرارات الطرفية الطويلة **Long terminal repeats (LTRs)**. وعلى الرغم من أنّ آلية الانتقال تختلف عن تلك الخاصة بالعناصر الطويلة LINEs، فإنَّ التكرارات الطرفية الطويلة LTRs أيضًا تستخدم أنزيم النّسخ الْعكسيّ لكي تضمن أنّ النّسخ هي مزدوجة الشريط، ويمكن أنْ تعود للاندماج مع الجينوم.

هناك 3% من الجينوم مكرس للعناصر القافزة الميتة، وهذه عناصر فقدت الإشارة اللازمة للتضاعف، ولا تستطيع التحرك.



؟ **استقصاء**

في اعتقادك، كيف ستؤثر تلك العناصر المكررة في تحديد ترتيب الجين؟



الشكل 18–7

يستطيع الوصل البديل أنْ ينتج أنواعًا من mRNA مختلفة من التعاقب المشفر نفسه. في بعض الخلايا، يمكن أنْ نستأصل المناطق المشفرة مع المناطق المعترضة المجاورة، ما يؤدي إلى إنتاج بروتينات مختلفة. وبذا يفسر الوصل البديل لماذا يستطيع 25,000 جين تشفير ثلاثة أو أربعة أضعاف ذلك العدد من البروتينات.

تُعَرِّف علاماتُ التعاقباتِ المعبَّر عنها الجينات المنسوخةَ

مع الأخذ في الحسبان تعقيد DNA المشفر وغير المشفر، من الضروري أنْ يكون بمقدورنا التّعرّف إلى أجزاء الجينوم التي يتمّ التعبير عنها–أي يتمّ نسخها ثم ترجمتها.

ولأن العمل مع DNA أسهل من العمل مع البروتين، فإنَّ إحدى الطرق تتمثل في عزل mRNA، ثم استخدامه لتصنيع cDNA، ثم تحديد تعاقب طرف واحد أو طرفين لأكبر عدد من cDNA. وبوجود تحديد التعاقب الآلي، فإنَّ هذه المهمة ليست صعبة، وأطلق على هذه الأجزاء القصيرة من cDNA اسم علامات **التعاقبات المعبَّر عنها Expressed sequence tags**. تُعَدُّ علامات التعاقبات المعبَّر عنها شكلًا آخر من الموقع معلَّم التعاقب. لذا، يمكن إدخاله ضمن الخرائط الطّبيعيّة. هذه التقنية لا تطلعنا على وظيفة أيّ من علامات التعاقبات المعبَّر عنها، ولكنها تزودنا بنظرة إلى الجينوم كاملًا، وتعلمنا عن الجينات المعبَّر عنها في مرحلة mRNA على الأقل.

لقد استخدمت علامات التعاقبات المعبَّر عنها للتعرف إلى 87,000 cDNA في مختلف أنسجة الإنسان. ثمانون في المئة منها لم تكن معروفة سابقًا. ويمكنك التساؤل الآن كيف لخمسة وعشرين ألفًا من الجينات إنتاج 87,000 من cDNA المختلفة. تكمن الإجابة في التعديلات الجينية في حقيقيات النوى، التي تتكون من مناطق مشفّرة تتخللها مناطق معترضة كما ذُكر في (الفصل الـ 15).

بعد الاستنساخ في حقيقيات النوى، تُزال المناطق المعترضة من mRNA ويعاد وصل المناطق المشفرة. في بعض أنواع الخلايا، يتمّ تخطّي بعض مواقع الوَصْل، وتزال منطقة مشفرة أو أكثر مع المناطق المعترضة. تُسمَّى هذه العمليةُ الوصلَ البديلَ *Alternative splicing* (الشكل 18–7)، وينتج عنها بروتينات ذات وظائف مختلفة. وبذا، فإنَّ التعقيد الإضافي في جينوم الإنسان لم يأتِ بسبب جينات إضافية فحسب، وإنما بسبب الطرق الجديدة التي تجمع من خلالها أجزاء الجينات الموجودة مع بعضها.

تعدد أشكال النيوكليوتيد الواحد هي اختلافات قاعدة وحيدة بين الأفراد

هناك حقيقة باتت واضحة بعد تحليل جينوم الإنسان، وهي الاختلافات الوراثيَّة الكبيرة الموجودة في نوعنا. هذه المعلومات لها تطبيقات عملية.

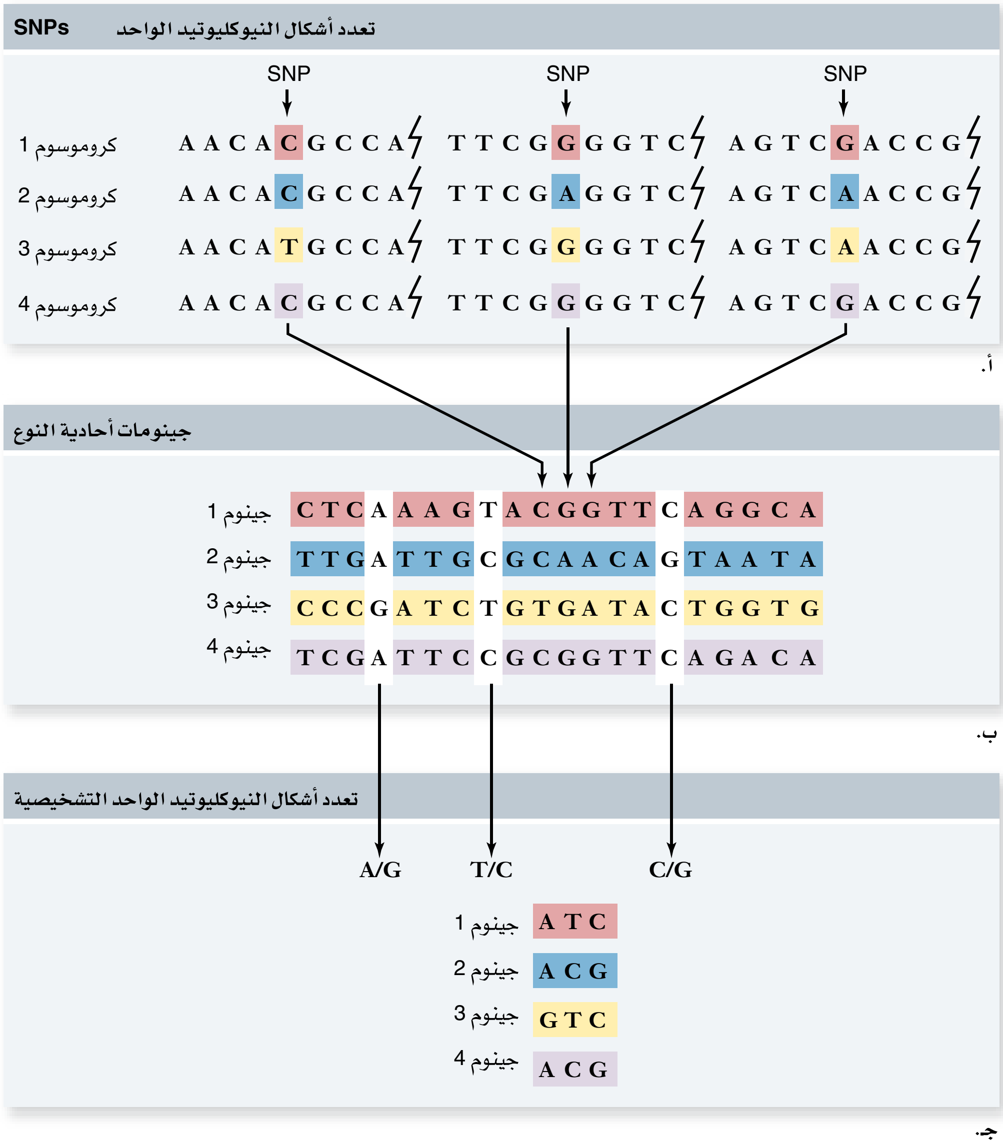
تعدد أشكال النيوكليوتيد الواحد Single nucleotide polymorphism (SNPs)، هي مواقع تختلف من شخص إلى آخر، وتكون في نيكلوتيد واحد فقط. ولكي تصنف بوصفها متعددة الشكل، يجب أنْ تكون موجودة في 1% من الأشخاص. تَمَّ التّعرّف حاليًا، من قبل المجموعة الدولية لتحديد مواقع تعدد أشكال النيوكليوتيد الواحد، إلى 50,000 تعدد شكلي للنيوكليوتيد في المناطق المشفرة في الجينوم، وإنّ هناك 1.4 مليون تعدد شكلي للنيوكليوتيد تَمَّ التّعرّف إليها في المناطق غير المشفرة. ويقدر ذلك بعشرة في المئة من الاختلافات الموجودة.

يُستخدَمُ تعدد أشكال النيوكليوتيد الواحد للبحث عن الأشياء المشتركة بين الجينات. ونتوقع أنْ تقوم عملية إعادة الاتحاد التي تحدث خلال الانقسام الاختزالي بترتيب تعدد أشكال النيوكليوتيد الواحد عشوائيًا، ما عدا تلك المرتبطة بشكل وثيق مع بعضها. ويطلق على قابلية مجموعة الجينات التي لا يمكن إعادة توزيعها عشوائيًّا **الربط غير المتزن Linkage disequilibrium**. هذا النوع من الاشتراك نستطيع استخدامه في خرائط الجينات.

تشير التحليلات الأولية لتعدد أشكال النيوكليوتيد الواحد إلى أنّ كثيرًا منها يخضع للربط غير المتزن. هذه النتيجة غير المتوقعة قادت إلى فكرة الجينومات **أحادية النوع Haplotypes**، أو مناطق الكروموسوم التي لا تخضع للتبادل في أثناء إعادة الاتحاد. إنّ وجود الأنواع الأحادية يساعد على الوصف الوراثي للمناطق الجينومية، بوصف عدد قليل من تعدد أشكال النيوكليوتيد الواحد (الشكل 18–8).

وإذا حافظت الأنواع الأحادية على مصداقيتها أمام التحاليل الإضافية، فإنّها ستساعد على تحديد موقع الأسس الوراثيَّة للأمراض. يعمل مشروع جينوم الإنسان حاليًا على خريطة الأنواع الأحادية في الجينوم.

يحتوي جينوم الإنسان عددًا أقل بكثير من عدد الجينات المتوقع في الجينوم: هناك تقريبًا 25,000. يوجد عدد كبير من DNA غير المشفِّر في جينومات حقيقيات النوى. ويمكن أنْ تكون السلاسل المشفرة، نسخة منفردة، أو مجاميع مكررة، أو جزءًا من تضاعفات قطعية، أو جزءًا من عائلة جينية. يوجد ضمن الجينوم عناصر قابلة للنقل (قافزة) متنوعة تتكرر مرات عدة. هذه العناصر القادرة على الحركة والانتقال موجودة في حقيقيات النوى جميعها. ويمكن تحديد عدد الجينات المعبرعنها وموقعها بمعرفة تعاقب أطراف cDNAs منتقاة بشكل عشوائي لإنتاج التعاقبات المعلمة المعبر عنها.



الشكل 18–8

بناء الخرائط أحادية النوع. إن تعدد أشكال النيوكليوتيد الواحد هو اختلافات مفردة القاعدة بين الأفراد. يبين هذا الشكل أجزاء من تعاقب DNA لأربعة أشخاص (أ) ويشار إلى ثلاثة من تعدد أشكال النيوكليوتيد الواحد عن طريق الأسهم. **ب.** تلك الأشكال الثلاثة للنيوكليوتيد الواحد مصطفة للمقارنة مع 17 تعددًا شكليًّا للنيوكليوتيد الواحد أخرى من هذه المنطقة الكروموسومية. يمثل هذا خريطة لأحادي النوع لهذا الجزء من الكروموسوم. أحادية الأنواع هي مناطق من الجينوم لا يتمّ تبادلها عن طريق إعادة الاتحاد في أثناء الانقسام الاختزالي. **ج.** يمكن التّعرّف إلى أحاديات الأنواع عن طريق أعداد قليلة من تعدد أشكال النيوكليوتيد الواحد التشخيصية التي تختلف بين أحاديات الأنواع المختلفة. ففي هذه الحالة، 3 من أصل 20 تعددًا شكليًّا للنيوكليوتيد الواحد في هذه المنطقة هو كلّ ما هو مطلوب من أجل التّعرّف بشكل فريد إلى كلّ أحادي النوع. يساعد هذا وبشكل كبير على تحديد مواقع الجينات المسببة للأمراض، فأحادي النوع يمثل منطقة كبيرة من الجينوم التي تتصرف بوصفها موقعًا وحيدًا في أثناء الانقسام الاختزالي.

4-18 علم الجينومات والبروتيومات

لكي نفهم بشكل متكامل كيفية عمل الجينات؛ علينا وصف البروتينات التي تنتجها. هذه المعلومات مهمة وأساسية لفهم علم الخلية، والفسيولوجيا، والتكوين الجنيني، والتطور. بكثير من الطرق، نحن أيضًا نسأل الأسئلة نفسها التي طرحها مندل، ولكن على مستويات تنظيمية مختلفة.

يكشف علم الجينومات المقارن عن مناطق محافظة في الجينوم

بوجود الأعداد الكبيرة من الجينومات التي تَمَّ تحديد تعاقباتها، نستطيع الآن عقد المقارنات على مستوى الجين والجينوم. أحدُ الدروس المذهلة التي تعلمناها من تحليلنا للجينوم هو الشبهُ القريب بين الإنسان والمخلوقات الأخرى. أكثر من نصف الجينات الموجودة في الدروسوفلا لها نظيراتها في الإنسان، والشبه أكثر من ذلك ضمن الثّدييّات. فالإنسان لديه 300 جين فقط ليس لها مثيل في جينوم الفأر.

إن طوفان المعلومات من الجينومات المختلفة قد أبرز حقلًا جديدًا من العلوم، وهو علم **الجينومات المقارن Comparative genomics**. الآن، يتوافر لدينا تعاقبات كاملة لما يقارب 100 جينوم بكتيري. وضمن حقيقيات النوى، لدينا سلاسل جينوم كاملة لنوعي الخمائر التي تستخدم في علم الوراثة، وهي *S. cerevisiae* و *S. pombe*، وكذلك للطلائعي *Plasmodium*، ومن اللافقريات *Drosophila* والدودة *C. elegans*، ومن الفقريات السمكة الكروية (*Fugu sp.* و *Tetraodon sp.*)، والفأر والإنسان. وفي مملكة النباتات لدينا جينومات رشاد الجدران *Arabidopsis* والأرز. معظم هذه الجينومات هي مسوّدات تعاقبات، ولايزال فيها فجوات عدة في مناطق DNA ذات التكرار العالي.

إنّ استخدام الجينومات المقارن للإجابة عن تساؤلات تتعلق بالتطور يُعَدُّ حقلًا علميًّا واعدًا. فمقارنة كثير من جينومات بدائيات النوى أشارت إلى وجود انتقال جانبي للجينات بدرجة أكبر مما كان معتقدًا. إنّ أحدث جولة من تعاقب

الجينومات هي لقردة الشمبانزي، التي تُعَدُّ الأقرب للإنسان. لقد تَمَّ الانتهاء من تعاقب جينوم الشمبانزي (*Pan troglodytes*)، وسوف يؤدي ذلك إلى الكشف عما يجعلنا بشرًا متميزين.

تؤكد النتائج الأولية لدراسة الجينوم أنّ الجينوم البشري يختلف بمقدار 1.23% بدلالة النيكلوتيدات المُستبدلَة. وبحسب النظرة الأولى، فإنَّ الاختلاف الكبير لجينوم الإنسان يبدو أنه في العناصر القابلة للنقل. ففي الإنسان، توجد عناصر قصيرة SINEs بنحو ثلاثة أضعاف أو أكثر من تلك الموجودة في الشمبانزي، ولكن الشمبانزي اكتسب عنصرين غير موجودين في جينوم الإنسان. فالاختلافات بسبب إدخال وحذف للقواعد هو أقل من الاستبدال، ولكنه مسؤول عن 1.5% من التعاقبات حقيقية الكروماتين المميزة لكلّ من الجينومين.

يسمح التصاحب الجيني بمقارنة الجينومات غير معروفة التعاقب

يمكن استقصاء أوجه الشبه والاختلاف بين الجينات المحافِظة بشكل كبير في الأنواع على أساس جين إثر الآخر. يسمح علم الجينومات مقارنة الجينومات بمقاربة واسعة النطاق بالاستفادة من التصاحب الجيني.

يشير **التصاحب الجيني Synteny** إلى الترتيبات المحافظة لقطع DNA في جينومات متقاربة. يمكن استخدام تقنية الخرائط الطّبيعيَّة للبحث عن التصاحب الجيني في الجينومات التي لم تُعرف تعاقباتها بعد. ويمكن أنْ تكون المقارنةُ مع القطع المتصاحبة التي عُرف تعاقباتها في نوع آخر مفيدةً جدًا.

لتوضيح ذلك، لنأخذ الأرز مثالًا، الذي تَمَّ معرفة تعاقباته والحبوب القريبة له مثل الذرة والشعير والقمح التي لم يتمّ الانتهاء من سلسلتها. على الرغم من أنّ هذه النباتات قد تفرعت قبل 5 ملايين سنة خلت، فإن كروموسوم الأرز، والذرة، والقمح وكثير من المحاصيل العشبية تُظهر تصاحبًا جينيًّا كثيفًا (الشكل 18-9). فالمنطق الجينومي يقول: الأرز هو القمح.

وبفهم جينوم الأرز على مستوى تعاقب DNA له، فإنَّ التّعرّف إلى الجينات وعزلها من الحبوب ذات الجينومات الكبيرة يصبح أسهل بكثير. إنّ تحليلَ تعاقب DNA للحبوب يمكن أنْ يكون مفيدًا للتعرف إلى الجينات المرتبطة بمقاومة الأمراض، وإنتاج المحصول، ونوعية الغذاء، والقدرة على النموّ.

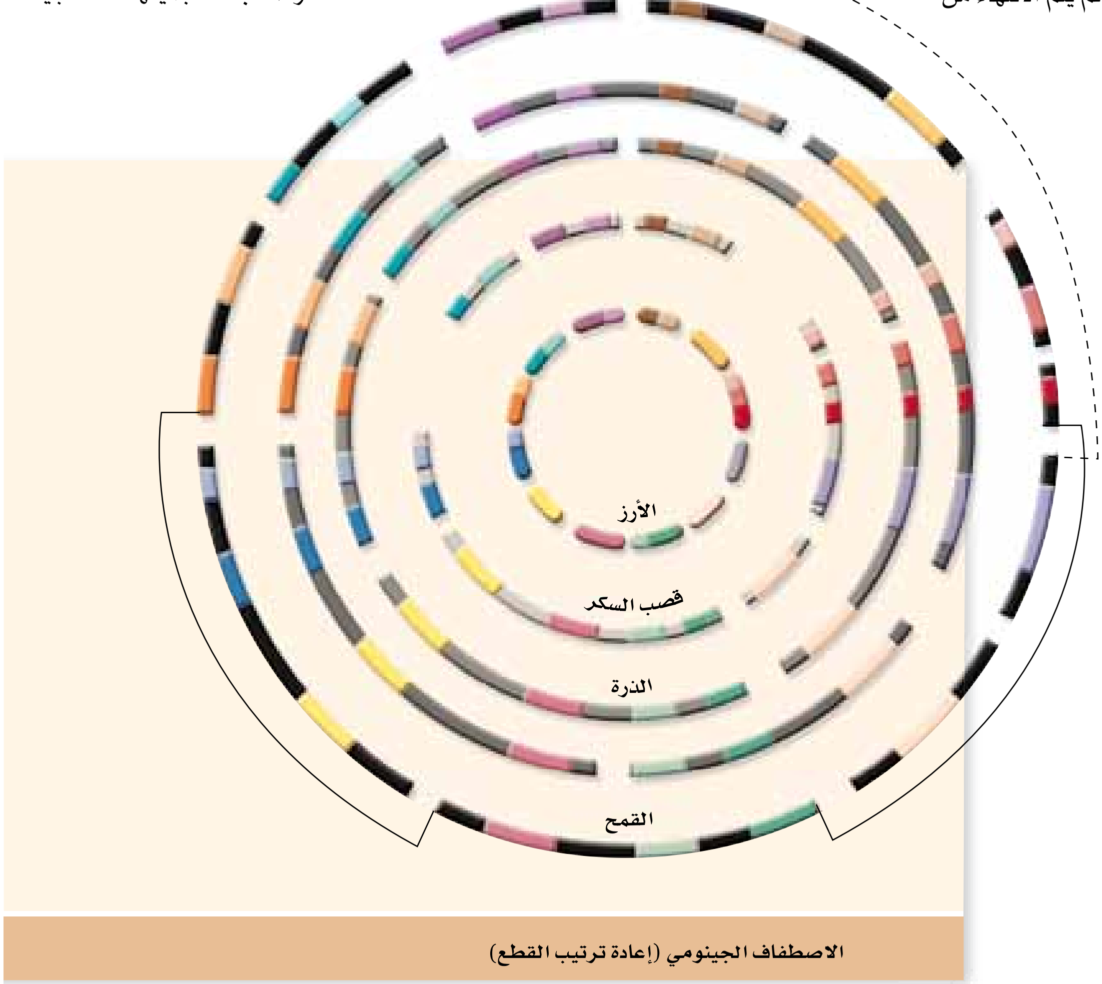
كما ذكر سابقًا، فإنَّ جينوم الأرز يحتوي على جينات أكثر من جينوم الإنسان، إلاّ أنّ الأرز يحتوي على جينوم أصغر من أقرانه من الحبوب، وهو يشكل مصدرًا غذائيًّا للإنسان.

تبادلت جينومات العضيّات الجينات مع الجينوم النووي

تُعَدُّ الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء خلفًا لخلايا بكتيريا قديمة تعيش داخل حقيقيات النوى نتيجة للتعايش الداخلي (الفصل 4). ولقد تَمَّ تحديد تعاقب جينوماتها في بعض الأنواع، وهي تشبه كثيرًا جينومات البكتيريا. تحتوي البلاستيدات الخضراء على 100 جين، وهذا العدد قليل مقارنة مع جينوم الأرز الذي يحوي ما بين 32,000 إلى 55,000 جين.

جينوم البلاستيدات الخضراء

البلاستيدات الخضراء عضيّات نباتية، تعمل في البناء الضّوئيّ، ويمكن أنْ تتضاعف باستقلال عن النبات؛ لإنها تحتوي على الجينوم الخاص بها. لدى DNA الموجود في البلاستيدات الخضراء للنباتات جميعها عدد الجينات



الشكل 18-9

جينومات الحبوب عبارة عن إعادة ترتيب قطع متماثلة من الكروموسوم. ظلال اللون نفسه تمثل قطع DNA المحافظة في الأنواع المختلفة التي أعيد ترتيبها. بتقسيم كروموسومات الأفراد التابعة لأنواع الأعشاب الرّئيسة إلى قطع صغيرة ثم إعادة ترتيبها، وجد الباحثون أنّ مكونات جينوم الأرز، وسكر القصب، والذرة، والقمح محافظة بدرجة كبيرة. يدل هذا ضمنيًّا على أنّ ترتيب تلك القطع في جينوم الأسلاف أُعيد ترتيبها عن طريق إعادة الاتحاد، عندما كانت الأعشاب تتطور.

نفسه، وهي موجودة بالترتيب نفسه كذلك. وبالمقارنة مع تطور DNA الموجود في نواة النبات، فإنَّ DNA البلاستيدات الخضراء قد تطور بشكل محافظ، لذا فهو يظهر نمطًا تطوريًّا سهل التأويل عندما يدرس العلماء أوجه الشبه بين سلاسل DNA. وإنّ DNA غير مُعرَّض للتحوير الناتج عن العناصر القابلة للنقل، أو الطفرات الناتجة عن إعادة الاتحاد.

بمرور الزمن، ظهر بعض التبادل الجيني بين جينومي النواة والبلاستيدات الخضراء. فمثلًا، يحتوي أنزيم روبيسكو، وهو أنزيم مهم في حلقة كالفن في البناء الضوئي (الفصل الـ 8)، على تحت وحدتين؛ صغيرة وكبيرة. تحت الوحدة الصغيرة مشفرة في الجينوم النووي والبروتين الناتج لديه تعاقب هادف يجعله قادرًا على الدخول إلى البلاستيدات الخضراء ليتحد مع تحت الوحدة الكبيرة التي يتمّ تشفيرها في البلاستيدات الخضراء.

جينوم الميتوكوندريا

يتمّ بناء الميتوكوندريا من مكونات مشفرة في الجينوم النووي والجينوم التابع للميتوكوندريا. فمثلًا، يتكون تعاقب نقل الإلكترون (الفصل الـ 7) من بروتينات مشفرة في النواة وفي الميتوكوندريا- ويختلف النمط بين الأنواع المختلفة. تدل هذه الملاحظة على تحرك الجينات من الميتوكوندريا إلى الجينوم النووي مع بعض الاختلافات المرتبطة بالسلالة.

إنّ التاريخ التطوري لمواقع هذه الجينات ما زال لغزًا. وسوف نستقصي بالتفصيل علم الجينومات المقارن ومضامينه التطورية في (الفصل الـ 24)، بعد أنْ نكون قد رسخنا أساسيات نظرية التطور.

يكشف علم الجينومات الوظيفية عن وظائف الجين على مستوى الجينوم

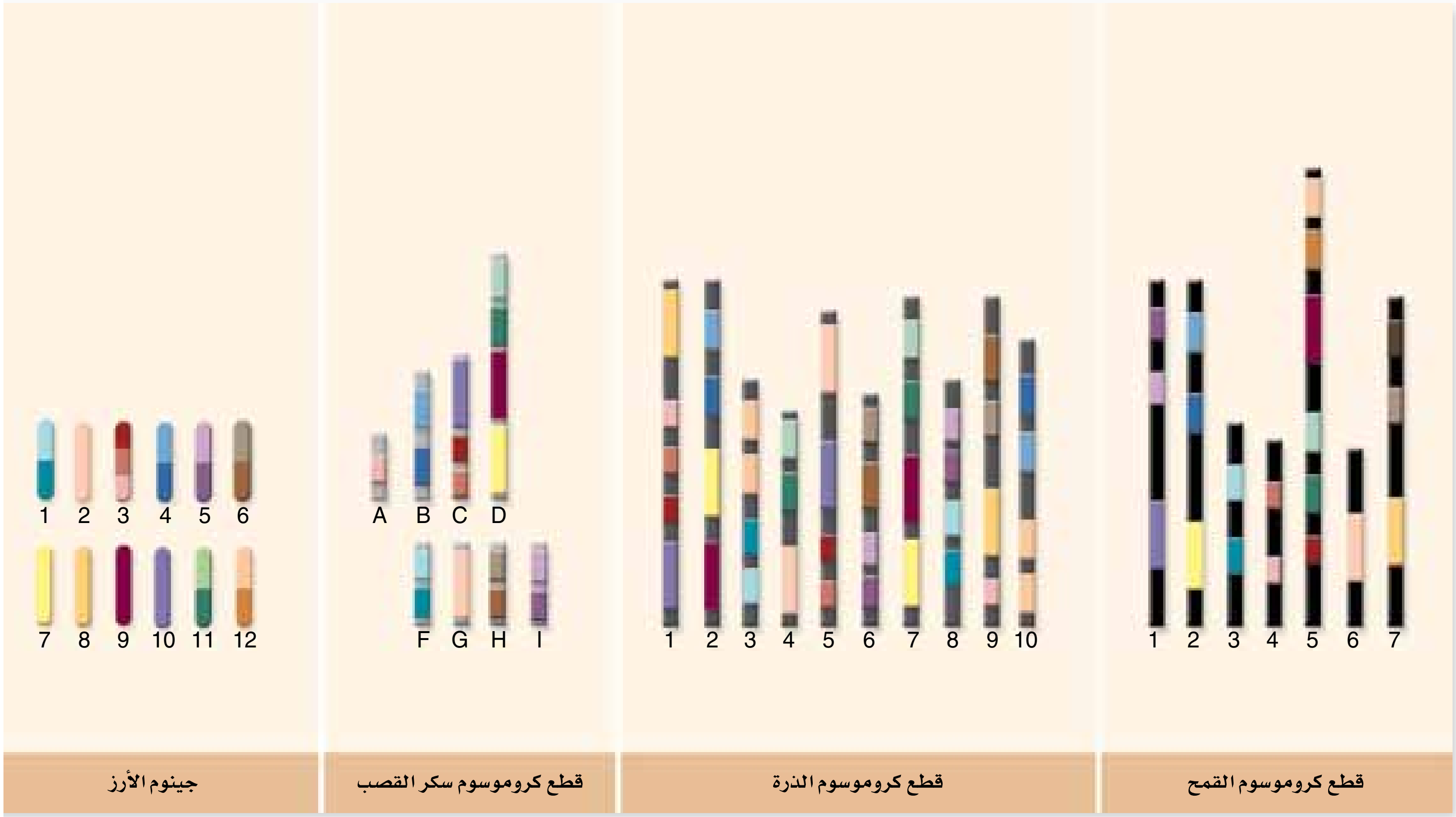
تستغل المعلوماتية الحياتية تقنية استخدام الحواسيب لتحليل القاعدة البيانية المتنامية للجينوم، وتبحث عن العلاقات بين الجينومات المختلفة، ثم تفترض وظائف الجينات بناءً على التعاقب. يغير علم الجينومات اتجاهه نحو علم تقوده الفرضيات، أيْ إلى علم **الجينومات الوظيفية Functional genomics**، وهي دراسة وظائف الجينات ومنتجاتها.

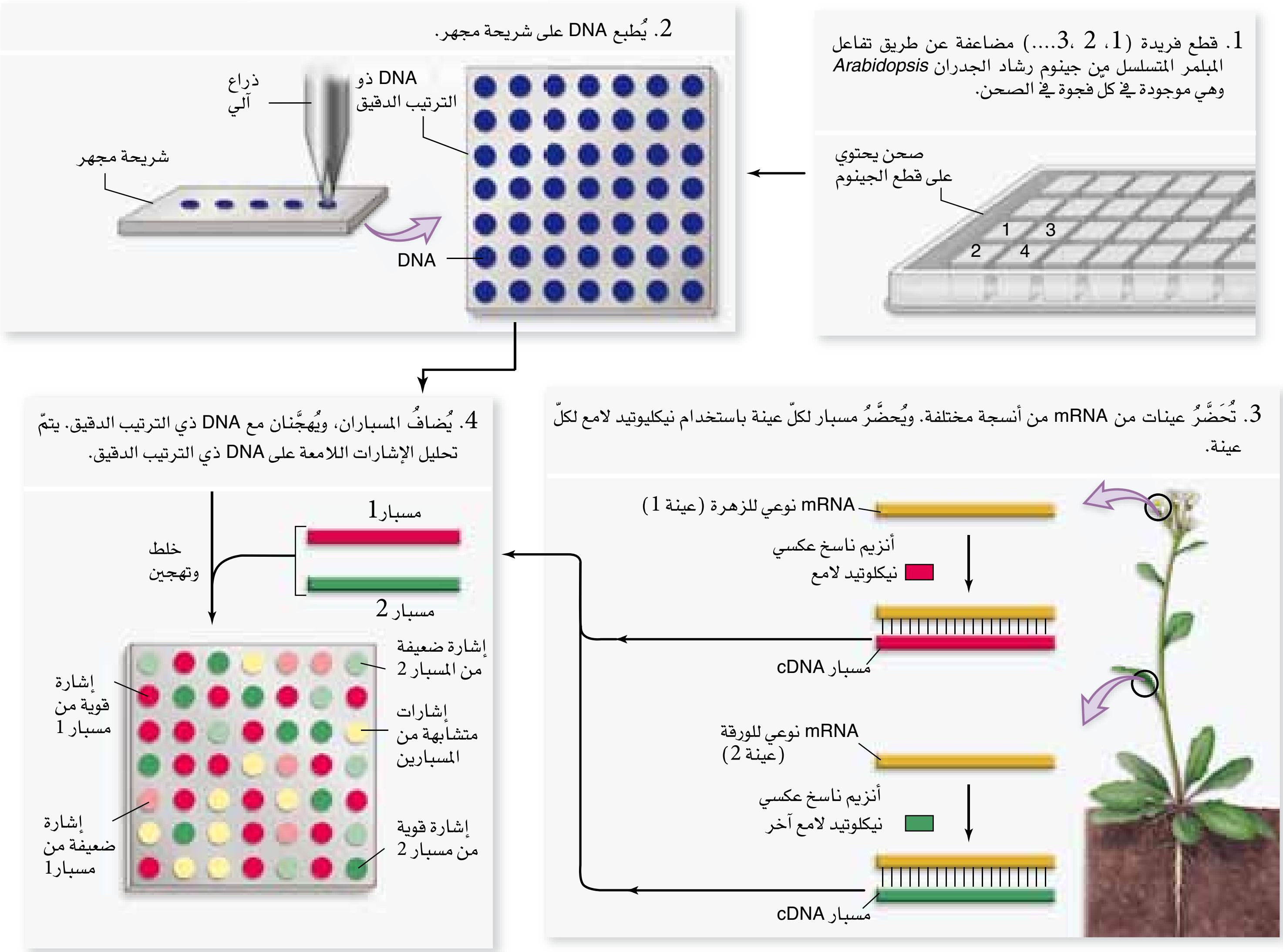
بشكل مشابه تمامًا لتحديد تعاقب كامل الجينوم، تطلب معرفة وظائف الجينات جهود فريق كبير. أخذ مجموعة من العلماء على عاتقهم معرفة وظائف 20,000 إلى 25,000 جين من رشاد الجدران *Arabidopsis* بحلول عام 2010 (مشروع 2010). كانت أولى الخطوات معرفة متى وأين يتمّ التعبير عن هذه الجينات. وتتطلب كلّ خطوة بعد ذلك مقدرة تقنية إضافية.

DNA ذو الترتيب الدقيق

يشير وصفنا السابق لعلامات التعاقب المعبر عنها، إلى أننا نستطيع تحديد مواقع تعاقبات DNA التي تُستنسخ على خرائط DNA- غير أنّ ذلك لا يطلعنا على مكان التعبير عن تلك الجينات ولا وقته. ولمعرفة التعبير على مستوى كامل الجينوم، ينبغي لنا البحث عما يمثل الجينوم، ويمكن تحويره تجريبيًّا. أدى ذلك إلى ظهور DNA ذي الترتيب الدقيق أو «رقائق الجين» (الشكل 18-10).

لتحضير DNA **ذي الترتيب الدقيق Microarray preparation**، توضع قطع من DNA على شريحة مجهر عن طريق ذراع آلي على مواقع مفهرسة بشكل منتظم. يمكن استخدام رقائق السليكون بدلًا من الشرائح الزجاجية.





الشكل 18-10

DNA ذو الترتيب الدقيق. يُصْنَعُ DNA ذو الترتيب الدقيق عن طريق آلات روبوت تقوم بوضع DNA على شريحة مجهر. يتمّ بعد ذلك سبر DNA ذي الترتيب الدقيق عن طريق RNA مُستخلص من الأنسجة المدروسة للتعرف إلى DNA المعبَّرعنه. يُحَلَّلُ DNA ذو الترتيب الدقيق المهجن مع المسبار، وتظهر النتائج كصورة ملونة كاذبة. إذا كان الجين متكرر التعبير في إحدى العينات، فإنَّ الإشارة اللاصفة تكون قوية (أحمر أو أخضر) حيث يكون الجين موجودًا على DNA ذي الترتيب الدقيق. أما إذا كان الجين نادرَ التعبير في إحدى العينات، فإنَّ الإشارة تكون ضعيفة (وردية أو خضراء فاتحة). يدل اللون الأصفر على أنّ الجين يُعَبّرُ عنه بشكل متساوٍ في كلّ عينة.

يمكن استخدام هذه الرقائق لاحقًا في تجارب التهجين مع mRNA المُعَلَّم المأخوذ من مصادر مختلفة. يطلعنا ذلك على الجينات التي تعمل والتي لا تعمل في نسيج معين.

الآن، يستخدم العلماء رقائق بها 24,000 جين من رشاد الجدران *Arabidopsis* لمعرفة الجينات التي يتمّ التعبير عنها خلال مراحل التكوين الجنيني، أو تلك التي تعمل استجابة لعوامل بيئية. يُجمع RNA من الأنسجة المختلفة، ثم يُستخدم بوصفه مسبارًا في رقائق الجين هذه. تستطيع السلاسل التي يُعَبَّر عنها فقط الارتباط بـ DNA ذي الترتيب الدقيق.

تحليل DNA ذي الترتيب الدقيق والسّرطان. إنّ أحد استخدامات DNA ذي الترتيب الدقيق هو تحديدُ أنماط التعبير الجيني في سرطانات الإنسان.

كشف DNA ذي الترتيب الدقيق أنّ السّرطانات المختلفة لها أنماط تعبير جيني مختلفة.

تستخدم تلك الأنماط حاليًا لتشخيص علاجات معينة وتصميمها لبعض السّرطانات. وقد برزت من هذه البيانات أنماط متعددة:

1. يمكن تمييز أنواع معينة من السّرطان بثقة عن السّرطانات الأخرى، وعن النسيج الطبيعي على أساس بيانات DNA ذي الترتيب الدقيق.
2. غالبًا ما يوجد نمط تعبير جيني مختلف من DNA ذي الترتيب الدقيق لدى تحت أنواع سرطانات معينة.
3. يمكن استخدام أنماط التعبير الجيني المستخلص من بيانات DNA ذي الترتيب الدقيق لتوقع عودة المرض، وقابليته للانتشار، والاستجابة للعلاج.

ويمثل هذا خطوة متقدمة نحو تشخيص سرطانات الإنسان وعلاجها.

نقل الجينات عرضيًا

كيف نستطيع تحديد ما إذا كان لجينات لها التعاقب نفسه الوظيفة نفسها في أنواع مختلفة؟ كيف نستطيع التأكد أنّ الجين الذي تَمّ التّعرّف إليه عن طريق برامج إضافة الحواشي يعمل بوصفه جينًا في المخلوق؟ يمكن الإجابة عن تلك الأسئلة عن طريق **نقل الجينات عرضيًا Transgenics**- إنشاء مخلوق يحتوي على جينات من نوع آخر (مخلوق معدل الجينات).

لقد ذُكِرَ سابقًا عن إنشاء مخلوقات معدلة الجينات في (الفصل الـ 17)؛ وهي موضحة في النباتات في (الشكل 18-11). فعلى سبيل المثال، لكي نفحص ما إذا كان جينُ رشاد الجدران *Arabidopsis* مشابهًا لجين الأرز، يُدخل جين رشاد الجدران داخل خلايا الأرز، ثم يُعاد توليدها عن طريق مستنبت الخلايا الخاص بالأرز (ذُكر هذا النوع من الاستنساخ في الفصل الـ 42). يمكن إدماج علامات مختلفة داخل الجين حتى نتمكن من عزل أو رؤية البروتين الناتج في النبات المعدل جينيًّا، ما يدل على أنّ الجين المدخل تَمَّ التعبير عنه. في بعض الحالات، يُمكِن أنْ يؤثر الجين المنقول (الجين الغريب المُدخل) في الطّراز الظاهري. وبالطّبع فإنَّ تعديل الجينات هو أحد الطرق المتبعة للإجابة عن التساؤلات المتعلقة بوظيفة الجين.

يهتم علم البروتيومات بالانتقال من الجينات إلى البروتينات

إن دراسة البروتينات أصعب من دراسة DNA بسبب تعديلات ما بعد الترجمة التي تحدث للبروتينات، إضافة إلى تكوين معقدات البروتين. كذلك، وكما أسلفنا الذكر، فإنَّ الجين الواحد يمكن أنْ يشفِّرَ عددًا من البروتينات باستخدام الوصل البديل. وعلى الرغم من إمكانية عزل كامل الجينوم من خلية واحدة، إلا أنه يتمّ التعبير عن جزء فقط من البروتينات في خلية واحدة أو نسيج.

علم البروتيومات Proteomics هو دراسة **البروتيومات Proteomes** وهي البروتينات جميعها المشفَّرة من قبل الجينوم. إنّ فهمَ البروتيومات الموجودة حتى في خلية واحدة مهمةٌ أصعب من تحديد تعاقب الجينوم. ولأن الجين الواحد يستطيع أنْ ينتج أكثر من نوع من البروتين بسبب الوصل البديل، فعلينا أولًا أنْ نَصِفَ **الترانسكريبتوم Transcriptome** (المُستنسخ) وهو RNA جميعه الموجود في خلية أو نسيج. وبسبب الوصل البديل، فإنَّ الترانسكريبتوم والبروتيوم أكبر وأكثر تعقيدًا من العدد البسيط للجينات داخل الجينوم.

ولجعل الأمور أكثر سوءًا، فإنَّ البروتين الواحد يتمّ تعديله ما بعد الترجمة لينتج أشكالًا مختلفة وظيفيًّا. وإنّ وظيفة البروتين تعتمد على ارتباطه ببروتينات أخرى. وعلى أي حال، فلأنّ البروتينات تقوم بمعظم وظائف الخلية، فإنَّ معرفة تنوعها وفهمه ضروريان.

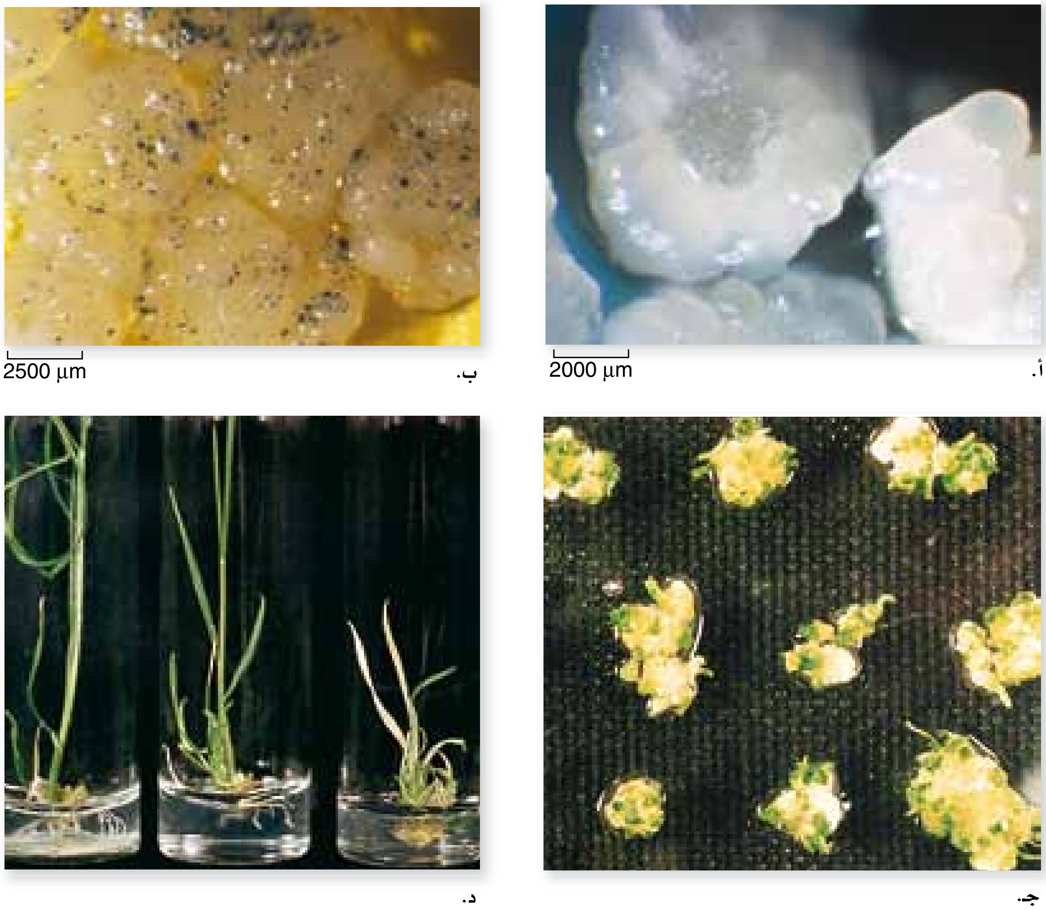
استقصاء

؟ ***لماذا يبدو «البروتيوم» مختلفًا عن النواتج البروتينية المتوقعة الموجودة في كامل تعاقب الجينوم؟***

التنبؤ بوظيفة البروتين

إنّ استخدامَ الطرق الحديثة للتعرف بسرعة، ووصف العدد الكبير للبروتينات هي السمةُ المميِّزة بين الكيمياء الحيوية التقليدية للبروتينات وعلم البروتيومات. كما هو في علم الجينومات، فإنَّ التحدِّيَ كبيرٌ.

من الناحية المثالية، يأمل الباحث أن يكون بمقدوره فحص تعاقب نيكلوتيدي، ويتعرف إلى تعاقب البروتين الذي يحدده. يمكن أنْ تُستخدم قاعدة البيانات



الشكل 18-11

نموّ النبات المعدل جينيًا. تَمَّ نقل DNA يحتوي على جين لمقاومة مبيد الأعشاب إلى داخل القمح (*Triticum aestivum*). يحتوي DNA كذلك على جين *GUS* الذي يُسْتَخْدَمُ بوصفه علامة. يُنْتِجُ جين *GUS* أنزيمًا يساعد على تحويل محلول الصِّبغ من الصافي إلى الأزرق. أ. النسيج الجيني قبل إدخال DNA الغريب. ب. بعد نقل DNA، فإنَّ خلايا الندبة التي تحتوي على DNA الغريب مشار إليها باللون من جين *GUS* (بقع زرق). جـ. تكوين المجموع الخضري في النبات المعدل جينيًّا النامي على وسط انتقائي. وهنا، نجد أنّ الجين المقاوم لمبيد الأعشاب يسمح بنمو النبات على الوسط الانتقائي الذي يحتوي على مبيد الأعشاب. د. مقارنة النمو على الوسط الانتقائي المحتوى على مبيد الأعشاب بين النبات الذي يحتوي على جين المقاومة (اليسار) والنبات غير المعدَّل جينيًّا (اليمين).

المتعلقة بأشكال البروتينات في المخلوقات المختلفة للبحث عن شكل الجين ووظيفته والتنبؤ به عند معرفة تسلسله كما تَمَّ تحديده في مشروع الجينوم. إنّ تحليل تلك النتائج يزودنا بصورة أوضح عن علاقة الجين مع شكل البروتين ووظيفته. يسمح وجود أعداد أكبر من تعاقبات DNA المتوافرة بعقد مقارنات مكثفة، والتّعرّف إلى أنماط تركيبية مشتركة مع ازدياد مجموعات البروتين التي مازالت تظهر.

ولحسن الحظ، ومع أنّ هناك ما يقارب مليون بروتين مختلف، إلا أنّ معظمها يُعَدُّ مجرد متغيرات لمجموعة قليلة من المبادئ. إذ إنَّ هناك الموتيفات التركيبية المشتركة نفسها بين النباتات والإنسان والحشرات، مثل البرميل، والحلزون، والسحّاب الجزيئي المنزلق (الشكل 18-12، أيضًا، انظر الفصل الثالث لمعلومات أكبر عن موتيفات البروتينات). لقد قُدِّرَ العددُ الأقصى للموتيفات المميزة بأنه أقل من 5000، ويُقَدَّرُ عددُ الموتيفات التي تَمَّ تحديدها وفهرستها بنحو 1000. وهناك جهود مدعومة بأموال عامة وخاصة تعمل على تفصيل أشكال الموتيفات المشتركة.

البروتين ذو الترتيب الدقيق

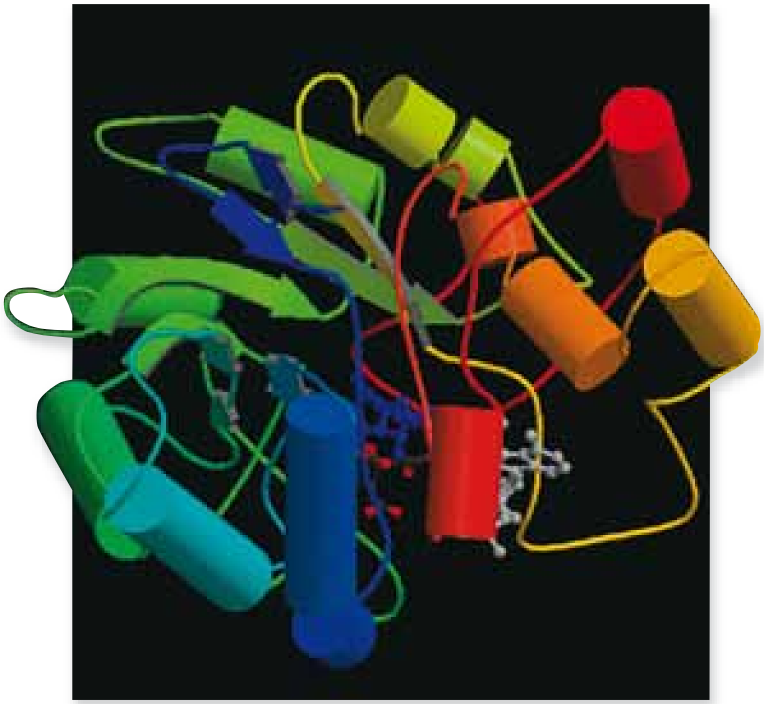
يُعَدُّ **البروتين ذو الترتيب الدقيق Protein microarray**، مماثلًا لِـ DNA ذي الترتيب الدقيق، إنه يستخدم لتحليل أعداد كبيرة من البروتينات بشكل متزامن. يبدأ صنع البروتين ذي الترتيب الدقيق بعزل الترانسكريبتوم من الخلية أو النسيج. ثم يتمّ بناء cDNA، وتكثيرها بالاستنسال داخل بكتيريا أو فيروسات. ويحدث الاستنساخ والترجمة داخل العائل بدائي النواة، ثم تُعزل البروتينات وتُنقى. وتوضع تلك البروتينات على شريحة زجاجية.

بالإمكان سبر البروتين ذي الترتيب الدقيق بثلاث طرق: أولًا، يمكن أنْ يجري له مسح عن طريق أجسام مضادة خاصة بالبروتينات، إذ تُعلَّم الأجسام المضادة بحيث يمكن كشفها، ومن ثم يمكن رؤية نمط البروتين ذي الترتيب الدقيق وتحليله عن طريق الحاسوب. وفي الطريقة الثانية، يمكن كذلك مسح البروتين عن طريق بروتين آخر للكشف عن الارتباط بينهما. يمكن الكشف عن الآف البروتينات بهذه الطريقة في الوقت نفسه. فعلى سبيل المثال، استُخْدِمَ بروتين كالموديولين (الذي يُتوسط وظيفة الكالسيوم Ca^{2+}؛ انظر الفصل الـ 9) بوصفه مسبارًا في بروتيوم ذي ترتيب دقيق للخميرة فيه 5800 بروتين. أظهر المسح أنّ 39 بروتينًا ارتبطت بكالموديولين، منها 33 لم تكن معروفة سابقًا. وأمّا الطريقة الثالثة، من المسح فهي استخدام جزيئات صغيرة لتقييم ما إذا كانت سترتبط مع أيٍّ من البروتينات الموجودة في البروتين ذي الترتيب الدقيق. تُظهر هذه المقاربة إمكانية واعدة تساعد على الكشف عن عقارات جديدة تعمل على تثبيط البروتينات المساهمة في إحداث المرض.

يكشف المسح على نطاق واسع عن تفاعل بروتينين معًا

عادة ما ندرس البروتين في نطاق معزول، مقارنة بوضعه الطبيعي في داخل الخلية. ومن الواضح أنّ هذه المقاربة اصطناعية. إنّ أحد الأهداف الرّئيسة للبروتيومات هو تحديد خرائط الارتباطات الطّبيعيَّة جميعها بين البروتينات في داخل الخلية. هذه المهمة شاقّة، وتتطلب أدوات يمكن حوسبتها كتلك التي تَمَّ حوسبتها في معرفة تعاقب الجينوم.

إحدى المقاربات تكون باستخدام نظام الخميرة ثنائي الهجين التي نوقشت في الفصل السابق. يمكن حوسبة هذا النظام حال توافر مكتبات cDNA في كلا النّاقِلَين المُستَخدمَين.



الشكل 18-12

نموذج مخلق حاسوبيًا لأنزيم. قاعدة البيانات البحثية تحتوي على تراكيب بروتيومة من ضمنها أنزيم مختزل الألدوز في الإنسان هنا. تظهر الموتيفات الثانوية التركيبية بألوان مختلفة.

استقصاء

ما العلاقة بين كلٍ من: الجينوم، والترانسكريبتوم، والبروتيوم؟

إنّ استخدام المسح ثنائي الهجين جرى تطبيقه في الخميرة المتبرعمة لإنشاء خريطة للبروتينات المحتمل ارتباطها جميعها. يصعب استخدام هذه الطريقة في مخلوقات معقدة ومتعددة الخلايا، ولكن تقنيًا، تَمَّ تطبيقها على ذبابة الفاكهة *Drosophila melanogaster*.

بالنسبة إلى الإنسان، والفأر، والفقريات الأخرى، يطبق نظام ثنائي الهجين بشكل انتقائي في الوقت الحاضر. ومازالت تُجمع نتائج مهمة تتعلق بعمليات بيولوجية كتلك المتعلقة بالترميز بالإشارات. يمكن استخدام هذه التقنية لمعرفة خرائط البروتينات المرتبطة جميعها مع بعضها في مسار محدد لتوصيل الإشارات.

يَستخدمُ علم الجينومات المقارن مقارناتٍ بين جينومات مختلفة لتخمين العلاقات التركيبية والوظيفية والتطورية بين الجينات والبروتينات. يحاول علم الجينومات الوظيفية تخمين الوظائف باستخدام معلومات على مستوى الجينوم. بالإمكان استخدام نظام الترتيب الدقيق للبحث عن التعبير الجيني لكثير من الجينات في الوقت نفسه. تنقل البروتيومات هذا البحث على مستوى البروتينات. يسمح نظام الترتيب الدقيق للبروتينات بتحليل كثير من البروتينات مرة واحدة، ويمكن عمل دراسة مسحية للارتباطات باستخدام نظام الخميرة ثنائي الهجين، الذي يمكن رفع مستواه لتحليل الارتباطات البروتينية على نطاق واسع في الخلايا.

5-18 تطبيقات علم الجينومات

نظرًا لضيق المساحة المخصصة لهذا الموضوع، فإنه يمكننا استعراض العناوين الرّئيسة للتطبيقات المختلفة للجينوميات من أجل إبراز الإمكانيات القائمة. وتمثل الأدوات المطورة ثورة حقيقية في العلوم الحياتية، سيبقى أثرها طاغيًا في نمط تفكيرنا في الأنظمة الحية.

يستطيع علم الجينومات المساعدة على التّعرّف إلى الأمراض المعدية

أنتجت ثورة علم الجينومات ملايين الجينات الجديدة التي هي قيد البحث والدراسة. إنّ قدرةَ علم الجينومات على تحسين صحة الإنسان كبيرةٌ، فالطفرات في جين معين يمكنها تفسير بعض الأمراض الوِراثيَّة، وليس معظمها. وبوجود الجينومات الكاملة، فإنَّ احتمال الكشف عن أمراض في الإنسان والحيوان والنبات قد تحسنت إلى حدٍّ كبير.

وعلى الرغم من أنّ البروتينات سوف تقود إلى مواد صيدلانية جديدة، فإن علم الجينومات يظهر تأثيرًا مباشرًا في نواحي التشخيص. إن التقنيات المحسنة واكتشاف الجينات يُحسِّن عملية تشخيص الاضطرابات الوِراثيَّة.

تُسْتَخْدَمُ وسائلُ التشخيص أيضًا للتعرف إلى الأفراد. فمثلًا، التكرارات الترادفية القصيرة هي أدوات تشخيصية جنائية تستخدم للتعرف إلى بقايا ضحايا الحادي عشر من سبتمبر 2001، أي الهجوم الإرهابي على مبنى التجارة العالمي في مدينة نيويورك.

إن هجمات الحادي عشر من سبتمبر قد زادت من الوعي العام حول الأسلحة البيولوجية، فعندما بدأت حالات الجمرة الخبيثة في الظهور في خريف عام 2001، ساعد تعاقب الجينوم على اكتشاف مصادر هذه البكتيريا القاتلة، وفيما إذا تَمَّ هندستها وراثيًّا لتصبح أكثر فتكًا.

إضافة إلى ذلك، فإنَّ جهودًا ضخمة قد ركزت على استخدام أدوات علم الجينومات للتفريق بين الوبائيات التي تحدث طبيعيًّا من جهة، وتلك التي تحدث عن قصد من جهة أخرى. فقد صنف مركز السيطرة على الأمراض والوقاية منها البكتيريا والفيروسات من ضمن الإرهاب البيولوجي (جدول 18-1).

الجدول 18-2	**الممرضات ذوات الأولوية للبحث الجينومي**	
الممرض	**المرض**	**الجينوم ***
Variola major	الجدري	مكتمل
Bacillus anthracis	الجمرة الخبيثة	مكتمل
Yersinia pestis	الطاعون	مكتمل
Clostridium botulinum	التسمم الوشيقي	قيد العمل
Francisella tularensis	التُّكَّريات	مكتمل
Filoviruses الفيروسات الخيطية	حمى إيبولا وماربيرغ النزفية	مكتملان
Arenaviruses	حمى لاسا وحمى أرجنتين النزفية	مكتملان

* هناك عدة سلالات من تلك البكتيريا والفيروسات. تشير «مكتمل» إلى أنّ واحدا على الأقل قد تَمَّ سَلسَلته. فمثلًا، سلالة فلوريدا للجمرة الخبيثة كانت أول من حُدِّدت تعاقباته.

الشكل 18-13

حقل الأرز. معظم الأرز يُزْرَعُ عالميًّا، ويُستهلك مباشرة من قِبَلِ الإنسان، ويعدّ الغذاء الأساس لبليوني نسمة.

يستطيع علم الجينومات المساعدة على تحسين المحاصيل الزراعية

بالنظر على مستوى العالم، نجد أنّ الغذاء هو المعوق الوحيد لصحة الإنسان. معظمُ الحماس المصاحب للعمل في جينوم الأرز مبنيٌّ على إمكانية تحسين المحصول، ونوعية المادة الغذائية في الأرز والحبوب الأخرى في العالم. ويعدّ الأرز الذهبي (الفصل الـ 17) مثالًا على تحسين الغذاء من خلال مقاربات وراثية. يأخذ ثلث سكان العالم نصف سعراتهم الحرارية من الأرز (18-13). وفي بعض المناطق، يستهلك بعض الأفراد لغاية 1.5 كجم من الأرز يوميًّا. أكثر من 500 مليون طن من الأرز يتمّ إنتاجها سنويًّا، غير أنّ هذه الكمية قد تصبح غير كافية في المستقبل.

وبسبب التقدم العلمي الكبير الذي حدث في مجال الإنتاج والتقنيات الزراعية، فقد تضاعف إنتاج العالم من الحبوب خلال الخمسين سنة السابقة، وبزيادة 1% من الأراضي الزراعية. فالعالم الآن يزرع في أرض مساحتها تعادل مساحة أمريكا الجنوبية، ودون التقدم العلمي في السنوات الخمسين الماضية، كان على الإنسان زراعة نصف الكرة الأرضية الشمالي؛ حتى ينتج ما يكفي العالم.

مع الأسف، فإنَّ استهلاك الماء بسبب المحاصيل قد ازداد ثلاثة أضعاف في تلك المدة، وبدأت نوعية الأراضي الزراعية في التناقص بسبب تعرية التربة. يهتم العلماء أيضًا بأثر التغير المُناخي على الزراعة في العالم. فزيادة المحاصيل ونوعيتها، خصوصًا في الأرض الزراعية الهامشية سوف تعتمد على كثير من العوامل، إلا

الشكل 18–14

إنتاجية محصول الذرة أقل من إمكاناته الْوراثيَّة بسبب الجفاف. يمكن أن يقل إنتاج الذرة بسبب نقص المياه المؤدي إلى الجفاف الذي يحدث في أثناء الموسم الزراعي في المُناخات الجافة. ويمكن أنْ تؤدي التغيرات العالمية في المُناخ إلى الجفاف في المناطق التي تُعَدُّ فيها الذرة المحصول الرّئيس.

استقصاء

لم يُحدّد تعاقب جينوم الذّرة بعد. كيف يمكنك استخدام المعلومات من تعاقب جينوم الأرز لمحاولة تحسين تحمل الذّرة للجفاف؟

أنّ الهندسة الْوراثيَّة المبنية على الاكتشافات عن طريق مشروعات علم الجينومات، يمكن أنْ تسهم بشكل كبير في الحلّ.

تنتج معظم المحاصيل الزراعية في الولايات المتحدة أقل من نصف إمكاناته الجينية بسبب الإجهاد البيئي (الملوحة، الماء، الحرارة)، وآكلات الأعشاب والأمراض (الشكل 18-14). إنّ التّعرّف إلى الجينات التي تمنح المقاومة للإجهاد البيئي والأوبئة هو مركزُ اهتمام كثير من مشروعات الأبحاث الجينومية. وسيحسن سهولة الوصول إلى تعاقبات الجينومات جميعها من فرص التّعرّف إلى الجينات الأساسية والمهمة.

يثير علم الجينومات موضوعات أخلاقية تتعلق بِملْكيَّةِ المعلومات الْوراثيَّة

إنّ علم الجينومات قد يكون مصدرًا لتحدٍّ أخلاقيٍّ ومأزق: أحدهما هو براءة اختراع الجين، في الحقيقة، إنّ استخدام الجين، وليس الجين نفسه هو الخاضع لبراءة الاختراع، فمن أجل براءة اختراع الجين، يجب أن يكون الناتج ووظيفته معروفين.

إنّ ائتلاف الجينوم العام، مدعومًا من تمويل اتحادي، كان مدفوعًا بالاعتقاد أن تعاقب الجينومات يجب أنْ يكون متوافرًا بحرية للجميع، ويجب ألاّ يكون مقيدًا بامتياز معين. تمتلك الشركات الخاصة براءة اختراع وظائف الجينات، ولكنها تفتح المجال أمام الاطلاع على التعاقب مع بعض القيود أحيانًا. فالعلوم الطّبيعيَّة فاوضت البحوث الممولة من القطاع العام، والبحوث من أجل الرّبح لعشرات السنين، غير أنّ هذا الأمر جديد على علماء الحياة.

هناك موضوع آخر يتعلق بالخصوصية؛ كيفية استخدام التعاقبات هي محط نقاش مستمر. إنّ البيان العالمي المتعلق بجينوم الإنسان، وحقوق الإنسان تنص على أنّ «جينوم الإنسان يُشَكِّلُ الوحدة الأساسية لعائلة الإنسان، وهي أيضًا تمثل اعترافًا بكرامته وتنوعه الفطري. وبشكل مبسط، فهي تراث الإنسانية».

وعلى الرغم من أننا نتحدث عن جينوم الإنسان، فإن كلًّا منا لديه جينوم خفيٌّ يميزه عن غيره من البشر، ويمكن استخدامه للتعرف إليه. فالاضطرابات الْوراثيَّة، مثل التليّف الكيسي، ومرض هنتنجتون يمكن التّعرّف إليهما عن طريق الدراسة المسحيّة، إلا أنّ علم الجينومات سيزيد، وبشكل كبير، من عدد الصفات التي يمكن التّعرّف إليها. ماذا لو حصلت شركات التأمين الصِّحيِّ على المعلومات المتعلقة بتعدد أشكال النيوكليوتيد الواحد الخاص بك؟ هل يمكن التمييز ضدك لأن الجينوم الخاص بك يُظهر قابليتك للإدمان على الكحول، أو الإصابة بمرض في القلب؟ أي نوع من الحماية القانونية يمكن وضعها لكي تمنع مثل هذا التمييز؟

هناك نقطة إيجابية أخرى، تطلب القوات المسلحة الأمريكية من أفرادها عينات DNA بغية استخدامها من أجل التّعرّف إلى الضحايا، والتّعرّف عن طريق DNA جلب ارتياحًا لضحايا مبنى التجارة العالمي. واستُخدم التّعرّف عن طريق DNA في القضايا الجنائية.

علم جينومات السلوك هو أيضًا من الموضوعات الغنية بالاحتمالات والمآزق. هناك القليل من الصفات السلوكية يمكن إرجاعها إلى جينات فردية. فهناك جينان تَمَّ ربطهما مع التخلف العقلي الهش –X، وثلاثة لظهور الزهايمر مبكرًا. قد تقود مقارنة جينومات عدة إلى تَعَرّفِ جينات عدة تتحكم في مدى من التصرفات. هل سيغير هذا من نظرتنا إلى التصرفات المقبولة؟

في آيسلندا، صَوَّتَ البرلمان على إنشاء شركة تجمع قاعدة بيانات تضم معلومات طبية، ووراثية، وعرقية عن الآيسلنديين وخصوصًا مجموعة الناس المتميزين من الناحية الجينية. وبسبب قلة الهجرة سواء أكان منها أم إليها في السنوات الـ 800 السابقة، فإنَّ المعلومات التي يمكن استخراجها من قاعدة البيانات الآيسلندية مبهرة. في النهاية، يجب أنْ توزن هذه المعلومات ضد أي عمل من المحتمل أنْ يُمَيِّز أو يُوصِمَ الأفراد أو الجماعات.

يُسْتَخْدَمُ علم الجينومات في التّعرّف إلى بقايا ضحايا الكوارث، ويمكن استخدام ذلك للتعرف إلى الأسلحة البيولوجية أيضًا. ويُستخدم هذا العلمُ حاليًا لتحسين المحاصيل الزراعية والحيوانات الداجنة. هذا الحقل أنشأ جدلًا حول من يملك المعلومات الجينومية/ الْوراثيَّة.

مراجعة المفاهيم

1-18 خرائط الجينومات

تشكل الخرائط معالِم على الطريق حول الجينوم.

- تزودنا الخرائط الْوِراثيَّة بالمواقع النسبية للجينات على الكروموسوم بناءً على تكرار إعادة الاتحاد، وتزودنا برابط مع الطّرز الظّاهريّة.
- الخرائط الطّبيعيَّة تستند إلى معالِم على DNA الحقيقي.
- هناك خرائط عدة طبيعية.
  - الخرائـط المُحـدِّدة تعتمـد علـى المسافـات بيـن مواقـع الأنزيمات المُحدِّدة (الشكل 18-1).
  - يمكن استخدام التداخل بين القطع الصغيرة لتجميعها في قطع متلاصقة تُسمَّى السّلسلة المتّصلة.
  - تُستخدم الأشرطة الكروموسومية والصبغات والتهجين لإنتاج خرائط خلوية منخفضة التفاصيل.
  - تبنى خرائط الهجين الإشعاعي بعد دمج خلية تعرضت للإشعاعات مع خلية أخرى ليتمّ التّعرّف إلى الأجزاء المتداخلة في الكروموسومات.
  - الخرائط الطّبيعيَّة النهائية هي تعاقب النيوكليو تيد لـ DNA.
- بالإمكان استغلال أي موقع طبيعي كموقع معلَّم التعاقب، بناءً على امتداد صغير من DNA الفريد الذي يسمح بالتّعرّف إلى القطعة دون غموض.
- يمكن ربط الخرائط الطّبيعيَّة مع الخرائط الجينية. أي جين يمكن استنساخه يمكن وضعه داخل تعاقب الجينوم، ومن ثم تحديد موقعه.

2-18 معرفة تعاقب كامل الجينوم

إن تحليل تعاقب الجينوم على مستوى واسع يَتَطَلَّبُ تحليلًا آليًا ذا قدرة عالية إضافة إلى تحليل مُحَوسب.

- تحليل التعاقب الآلي دقيق لقطَع من DNA طولها 800 زوج قاعدي. الأخطاء محتملة، ويتمّ تحليل 5-10 نسخ من القطعة ومقارنتها.
- الكروموسومات الاصطناعية التي تستند إلى الكروموسومات البكتيرية تسمح باستنساخ قطع أكبر من DNA.
- تحليل تعاقب سلالة إثر سلالة يقارن بين المناطق المتداخلة للخرائط المُحدِّدة باستخدام كروموسومات البكتيريا الاصطناعية، أو التّعرّف إلى موقع معلَّم التعاقب بين المستنسلات (الشكل 18-3).
- تحليل التعاقب الْعشوائيّ يتطلب تحليل تعاقب مستنسلات عشوائية، ثم استخدام الحاسوب لتجميع التعاقب الذي اسْتُكْمِل.
- تحليل تعاقب كامل الجينوم يستخدم طريقتي سلالة إثر سلالة وتحليل التعاقب الْعشوائيّ (الشكل 18-5).

3-18 وصف المحتوى الجيني (الجينوم)

تعاقبات الجينومات وصفيةٌ، ولا تزودنا بمعلومات عن التنظيم الجينومي، أو نواتجه، ولا عن علاقاتها المتبادلة.

- على الرّغم من أنّ جينوم حقيقيات النوى أكبر، ولديه جينات أكثر من بدائيات النوى، فإن حجم المخلوق لا يرتبط بحجم الجينوم.
- بمجرد تحديد تعاقب الجينوم، يمكن التّعرّف إلى الجينات بالبحث في أُطُر القراءة المفتوحة (ORF).
- يبدأ إطار القراءة المفتوحة بكودون البداية، ولا يحتوي على كودون توقف إلا بعد مسافة كافية لتشفير بروتين ما.
- تَسْتَخْدِمُ المعلوماتية الحياتية برمجياتٍ للبحث عن الجينات، ومقارنة الجينومات وتجميعها.
- تحتوي الجينومات على DNA مُشَفِّر وغير مُشَفِّر.
- في حقيقيات النوى، يضم DNA الذي يُشَفِّرُ لبروتين جينات ذات نسخة واحدة.
- يمكن مضاعفة المناطق التي تحتوي على جينات (التضاعف القِطَعي).
- الجينات الْمُشَفِّرَةُ لبروتينات قد توجد بوصفها جزءًا من عوائل متعددة الجينات ومجاميع ترادفية.
- يُشَكِّلُ DNA غير الْمُشَفِّر في حقيقيات النوى 99% من DNA. ويقع DNA غير الْمُشَفِّر ضمن الجينات (المناطق المعترضة)، وقد يكون تركيبيًّا، وغير قابل للاستنساخ، ويحتوي على سلاسل قصيرة مكررة.
- قد تراكم الجينات المشفّرة للبروتينات التي تُضاعف طفرات، وتصبح جينات كاذبة.
- 45% تقريبًا من جينات الإنسان تتألف من عناصر قابلة للانتقال، ومتحركة، وتوجد بنسخ عدة.
- يمكن تقديرعدد الجينات المعبر عنها ومواقعها بتحديد تعاقب أطراف DNA منتقاة عشوائيًّا لتنتج تعاقبات معلّمة ومعبّر عنها (ESTs).
- ينتج الوصل البديل للجينات الموجودة بروتينات مختلفة وبوظائف مختلفة (الشكل 18-7).
- الاختلافات الْوِراثيَّة بين الأفراد يمكن أن توجد بوصفها اختلافات في نيكلوتيد واحد، منتجة التعدد الشكلي لنيكلوتيد وحيد (SNPs).
- الجينوماتُ أحاديةُ النوع مناطق من الكروموسومات لم تنتج من تبادل عن طريق إعادة الاتحاد. يطلق على ذلك الربط غير المتوازن، ويمكن أنْ يستخدم لتحديد خرائط الجينات بالاشتراك (الشكل 18-8).

4-18 علم الجينومات والبروتيومات

البروتيومات تصف البروتينات التي تنتجها الخلية.

- يدرس حقل علم الجينومات المقارن المناطق المحافظة في الجينوم في الأنواع.
- إنّ الفرق الكبير بين جينوم الإنسان وجينوم الشمبانزي يكمن في العناصر القابلة للنقل.
- التصاحب الجيني يشير إلى الترتيب المحافظ لقطع DNA في جينومات ذات قرابة.
- تحتوي البلاستيدات الخضراء والميتوكوندريا على مكونات مشفّرة من قبل الجينوم الخاص بهما، ومن قبل الجينوم النووي.
- يدرس علم الجينومات الوظيفية، وهو علم تدفعه الفرضيات، وظائف الجينات ونواتجها.
- يسمح DNA ذو الترتيب الدقيق برصد الجينات جميعها ومعرفتها، التي تَمَّ التعبير عنها دفعة واحدة (الشكل 18-10).
- يصف علم البروتيومات البروتينات المنتجة من قبل الخلية جميعها. والترانسكريبتوم (المستنسخ) هو mRNA الموجود في الخلية في وقت معين جميعه.
- يُستخدمُ البروتين ذو الترتيب الدقيق للتعرف إلى أعداد كبيرة من البروتينات ووصفها.
- يُستخدمُ نظام الخميرة ثنائي الهجين لإنشاء خرائط لتفاعلات البروتينات على نطاق واسع.

5-18 تطبيقات علم الجينومات

يمثل علم الجينومات ثورة في علم الأحياء الذي سوف يكون له أثر باقٍ على طريقة تفكيرنا في الأنظمة الحياتية.

- يساعد علم الجينومات على تعرّف أسباب تفشي الأمراض الوبائية إن كانت طبيعية أو حدثت عن قصد.
- يساعد علم الجينومات على تحسين الحيوانات الدّاجنة، والقيمة الغذائية للمحاصيل واستجابتها للإجهاد البيئيّ.
- يُبرز علم الجينومات قضايا أخلاقية تتعلق بِملْكِيَّةِ المعلومات الجينية، والْخصوصيّة الفرديّة.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. تستند الخريطة الجينية إلى:
   أ . تعاقب DNA.
   ب. الموقع النسبي للجين على الكروموسوم.
   جـ. مواقع قطع الأنزيمات المُحدِّدة.
   د. نمط أشرطة الكروموسوم.

2. الموقع معلَّم التعاقب هو:
   أ . تعاقب فريد داخل DNA يمكن استخدامه في الخرائط.
   ب. تعاقب مكرر داخل DNA يمكن استخدامه في الخرائط.
   جـ. عنصر أعلى التيار يسمح بتحديد خرائط الطرف 3` في الجين.
   د . (أ) و (جـ).

3. الكروموسوم الاصطناعي مفيد لأنه:
   أ . يعطي نتائج أكثر انسجامًا وثباتًا من الكروموسوم الطبيعي.
   ب. يسمح بعزل سلاسل DNA أكبر.
   جـ. يزودنا بعدد أكبر من نسخ DNA.
   د . خطّيٌّ.

4. إحدى التقنيات الآتية تعتمد على معرفتنا بالسلاسل المتداخلة:
   أ . خرائط الهجين الإشعاعي.
   ب. الطريقة العشوائيّة لتحديد تعاقب DNA.
   جـ. التهجين اللامع في الموقع.
   د . طريقة سلالة إثر سلالة في معرفة التعاقب.

5. العدد الذي يمثل العدد الإجمالي للجينات في جينوم الإنسان هو:
   أ . 2,500. ب. 10,000.
   جـ. 25,000. د . 100,000.

6. يتميز إطار القراءة المفتوح (ORF) بوجود:
   أ . كودون التوقف.
   ب. كودون البداية .
   جـ. تعاقب DNA طويل بشكل كافٍ ليشفّر لبروتين.
   د. كلّ ما ذكر.

7. بحث BLAST هو:
   أ . آلية لاصطفاف المناطق التي تَمَّ الإجماع عليها خلال تحديد تعاقب الجينوم.
   ب. البحث عن تعاقبات مشابهة لجين معين في أنواع أخرى.
   جـ. طريقة لمسح مكتبة DNA.
   د . طريقة للتعرف إلى إطار القراءة المفتوح.

8. واحدٌ مما يأتي ليس مثالاً على جين مشفر لبروتين:
   أ . جين ذو نسخة واحدة. ب. مجموعة ترادفية.
   جـ. الجين الكاذب. د. عائلة متعددة الجينات.

9. يعتقد أن التضاعف الجيني الناتج عن عبور غير متساوٍ في أثناء الانقسام الاختزالي يتسبب في إنتاج:
   أ . تضاعف قِطَعي. ب. تضاعف ترادفي.
   جـ. تكرار بسيط التعاقب د . عائلة متعددة الجينات.

10. واحدٌ مما يأتي ليس مثالاً على DNA غير المشفّر:
   أ . المحفز. ب. المناطق المعترضة.
   جـ. الجين الكاذب. د . الإكسون (المنطقة المشفرة).

11. تصبح مقارنة الجينومات أسهل بوجود:
   أ . التصاحب الجيني.
   ب. أحادية النوع.
   جـ. العناصر القابلة للنقل (القافزة).
   د . علامات التعاقب المعبر عنها.

12. المعلومات التي يمكن الحصول عليها من DNA ذي الترتيب الدقيق هي:
   أ . تحديد تعاقب جين معين. ب. وجود جينات في نسيج معين.
   جـ. نمط التعبير الجيني. د . الاختلافات بين الجينومات.

13. واحدٌ مما يأتي صحيح بالنسبة إلى تقنية DNA ذي الترتيب الدقيق والسرطان:
   أ . يمكن أنْ يحدد DNA ذو الترتيب الدقيق نوع السّرطان.
   ب. يمكن أنْ يقيس مقدار DNA ذي الترتيب الدقيق استجابة السّرطان للعلاج.
   جـ. يمكـن استخـدام DNA ذي الترتيـب الدقيـق للتنبـؤ فيمـا إذا كان السرطان سينتشر أم لا.
   د . كل ما ذكر.

14. البروتيوم هو:
   أ . مجموعة تضم الجينات المشفِّرة للبروتينات جميعها.
   ب. مجموعة تضم البروتينات المشفَّرة من قبل الجينوم جميعها.
   جـ. مجموعة تضم البروتينات الموجودة في الخلية جميعها.
   د . تعاقب الأحماض الأمينية في البروتين.

15. التقنية التي يمكن أنْ تستخدمَ لاختبار تفاعل البروتين- البروتين في الخيلة هي:
   أ . المسح ثنائي الهجين.
   ب. قاعدة بيانات أشكال البروتينات.
   جـ. البروتين ذو الترتيب الدقيق.
   د . (أ) و (جـ).

أسئلة تحدٍّ

1. هب أنك تعمل في المراحل الأولى من مشروع تعاقب الجينوم. وقد عزلت عددًا من المستنسلات من مكتبة كروموسومات البكتيريا الاصطناعية، ثم أنهيت تحديد مواقع المدخلات في تلك المستنسلات باستخدام مواقع معلَّمة التعاقب. استخدم المواقع معلَّمة التعاقب لاصطفاف تلك المستنسلات على شكل سلاسل متلاصقة من الجينوم.

2. يمكن استخدام محرك بحث علم الجينومات لتحديد ما إذا كان تَفَشِّي مرض وبائيٍّ قد حدث بطريقة طبيعية أو عن عمد. وَضِّحْ ما هو الشيء الذي سيبحث عنه باحث علم الجينومات في حالة الاشتباه في عمل مقصود وراء تَفَشِّي مرض مثل الجمرة الخبيثة.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 19

الآليات الخلوية للتكوين الْجنينيّ

Cellular Mechanisms of Development

مقدّمة

نَشَأ كثير من أجيال الأطفال، وهم يفرحون كلما عثروا على يرقات الضفادع (أبو ذنيبة) في رحلاتهم الصيفية إلى برك المياه العذبة، أو شاهدوا وهم مفتونون كتكوت الدّجاج يثقب بمنقاره البيضة عند خروجه منها، أو أنعموا النظر في أزهار الرّبيع، وهي تخرج من الأرض. منذ آلاف السنين وتلك الأحداث العجيبةُ تلهم رغبة الإنسان لفهم الكيفية التي ينشأ بها المخلوق الحيّ، ثم ينموّ، ويتغير، وينضج.

لقد درسنا عملية التعبير الْجينيّ على مستوى الْخليّة، وتفحصنا الآليات المتنوعة التي توظفُها الْخليّةُ؛ بغية التّحكم في استنساخ جينات معينة. أما الآن، فسوف نوسع منظورنا لنرى التحديات الماثلة أمام نموّ الْخليّة الواحدة وتطورها، أي البيضة الْمُخصّبة، حتى تصبح مخلوقًا متعدد الخلايا، مثل ما يحدث في أجنّة الأسماك في الصورة. يحدث خلال رحلة التّكوين الْجنينيّ كثير من أنماط القرارات المتعلقة بالتعبير الْجينيّ، ما يجعل الخلايا تسير في مسارات مختلفة لتنسج شبكة معقدة من الأسباب والنتائج. وعلى الرغم من وجود هذه التعقيدات، فإن عملية التّكوين الْجنينيّ تعمل بدقة مذهلة. في هذا الفصل سوف نستكشف آليات التّكوين الْجنينيّ في المخلوقات متعددة الخلايا.

موجز المفاهيم

1-19 نظرة عامة على التّكوين الْجنينيّ

2-19 انقسام الْخليّة

- يبدأ التّكوين الْجنينيّ بانقسام الْخليّة.
- كلّ انقسام خلوي معروف في التّكوين الْجنينيّ للدودة *C. elegans*.
- تستمر الخلايا الْجذعيّة في الانقسام، وبمقدورها تشكيل أنواع عدة من الأنسجة.
- يحدث نموّ النّباتات في مناطق نوعية تسمى المرستيمات.

3-19 التّمايز الخلوي

- تصبح الخلايا محددة المصير قبل التّمايز.
- يمكن أنْ يُعزى تحديد المصير إلى محدِّدات سيتوبلازمية.
- بمقدور الْحثّ (التحفيز) أنْ يؤدي إلى التّمايز الخلوي.
- سمح انعكاس التحديد بالاستنسال.
- لدى الاستنسال التكاثري مشكلات متأصلة.
- يشكل الاستنسال العلاجي احتمالًا واعدًا.
- أبحاث الخلايا الْجذعيّة أثارت مناظرات أخلاقية.
- قد تكون الخلايا الْجذعيّة البالغة بديلًا عن الخلايا الْجذعيّة الجنينية.

4-19 تكوين النّمط

- يُنتج التّكوين الْجنينيّ للدروسوفيلا يرقة مُقسّمة.
- يُكون تدرج تركيز الْمُشكِّلات المحور الأساسي لجسم الدروسوفيلا
- تنتج خطة الجسم بتنشيط متعاقب للجينات.
- تظهر هُويّة القطع نتيجة فعل الجينات المتجانسة.
- يقع تكوين النّمط في النّباتات تحت السيطرة الوراثية أيضًا.

5-19 التّشكّل

- قد يؤدي انقسام الْخليّة في أثناء التّكوين الْجنينيّ إلى انقسام سيتوبلازمي بشكل غير متساوٍ.
- تغير الْخليّة شكلها وحجمها عند الشّروع في التّشكّل الْجنينيّ.
- موتُ الْخليّة المبرمج جزءٌ ضروريٌّ من التّكوين الْجنينيّ.
- تُوصِل هجرةُ الْخليّة الخلايا الصحيحةَ إلى أماكنها الصحيحة.
- يحدّد مستوى انقسام الْخليّة التّشكّل الْجنينيّ في النّباتات البذرية.

6-19 المؤثرات البيئية في التّكوين الْجنينيّ

- تؤثّر البيئة في التّكوين الْجنينيّ الطّبيعيّ.
- يمكن لمعطِّلات الغدد الصّمّاء أنْ تُحدِثَ اضطراباتٍ في التّكوين الْجنينيّ.

1-19 نظرة عامة على التّكوين الْجنينيّ

بالإمكان تعريف **التّكوين الْجنينيّ Development** بأنه عملية منتظمة لتغيرات تُدار عن طريق الجينات، ويقوم المخلوق من خلالها بالانتقال إلى المراحل المتعاقبة في دورة الحياة. التّكوين الْجنينيّ متّصل، والبحث فيه يمكن أنْ يركّز على أيّ نقطة على طول الخط المتصل. إنّ دراسة التّكوين الْجنينيّ تؤدي دورًا رئيسًا في توحيد فهمنا لأوجه الشبه والاختلاف في أشكال الحياة على الأرض.

بإمكاننا تقسيم عملية التّكوين الْجنينيّ إلى أربع عمليات فرعية، هي:

- **النموّ (انقسام الْخليّة)**. يبدأ النبات أو الحيوان النامي كبيضة مُخصّبة، أو زيجوت ينبغي أنْ يقوم بالانقسام الخلوي ليكون جسم الفرد الجديد.
- **التّمايز**. بينما تنقسم الخلايا، تحدث تغيرات منسّقة في التعبير الْجينيّ، وذلك يؤدي في النهاية إلى تخصّص الْخليّة. في الخلايا المتمايزة، يتم التعبير عن بعض الجينات في أوقات معينة، في حين يتم إيقاف كامل لتعبير جينات أخرى.
- **تكوين النّمط**. يجب أنْ تتوجه الخلايا في الجنين المتكّون بحسب مخطط الجسم الذي سيصبح عليه الجنين. يتطلب تكوُن النّمط قدرةَ الخلايا على استشعار المعلومات المتعلقة بالتموضع التي ترشدها إلى مصيرها النهائي.
- **التّشكّل الْجنينيّ**. بينما تسير عملية النموّ والتّكوين الْجنينيّ، يتولد شكل الجسم، تحديدًا الأعضاء والخصائص التشريحية. وقد يتطلب التّشكّل الْجنينيّ موت الْخليّة، والانقسام الخلوي، والتّمايز.

وعلى الرغم من الفروق الواضحة بين مجموعات النّباتات والحيوانات، فإن معظم المخلوقات متعددة الخلايا تتطور بناءً على آليات جزيئية متشابهة في أساسياتها. تقترح هذه الملاحظات أنّ الآليات قد تطورت في وقت مبكر من تاريخ أشكال الحياة متعددة الخلايا.

2-19 انقسام الْخليّة

عندما يفقس أبوذنيبة الضفدع، ويخرج من الغلف المحيطة به، يكون حجمه مساويًا لحجم البيضة الْمُخصّبة التي نشأ منها تقريبًا. فبدلًا من أنْ يكون خلية واحدة، يتكون أبو ذنيبة من مليون أو ما يقرب من ذلك من الخلايا التي تكون قد ترتبت على شكل أنسجة وأعضاء لها وظائف مختلفة. لذا، فإنّ أول عملية يجب أنْ تحدث خلال التّكوين الْجنينيّ هي انقسام الْخليّة.

فبعد الإخصاب مباشرة، يمر الزيجوت ثنائي الكروموسومات بمدة سريعة من الانقسام المتساوي التي تؤدي في النهاية إلى تكوين جنين يتألف من عشرات إلى آلاف الخلايا ثنائية الكروموسومات. وفي أجنّة الحيوانات، يكون توقيت الانقسامات وعددها محددًا بحسب نوع الحيوان. ويتم التّحكم فيه عن طريق طقم من الجزيئات التي درسناها في (الفصل الـ 10): السايكلينات (السايكلينات) Cyclins والمفسفر المعتمد على السايكلين **Cyclin dependent kinase (Cdks)**. هذه الجزيئات تتحكم في نقاط التفتيش في دورة الانقسام المتساوي.

يبدأ التّكوين الْجنينيّ بانقسام الْخليّة

تسمى المرحلة السريعة من الانقسامات الخلوية التي تتبع الإخصاب، في أجنّة الحيوانات، **التّفلّج Cleavage**. خلال التّفلّج، يحدث انقسام للزيجوت الضخم، وينتج أعدادًا متزايدة من الخلايا الصغيرة تسمى **قطع البلاستيولا Blastomeres** (الشكل 19-1). لذا، فإنّ التّفلّج لا يصاحبه زيادة في حجم الجنين. ويتم اختصار مرحلتي G_1، G_2 في دورة الْخليّة، التي تحدث خلالهما زيادة في الحجم والكتلة، فتصبح قصيرة جدًا، أو قد يتم حذفها خلال عملية التّفلّج (الشكل 19-2). ويسبب غياب مرحلتي الثغرات/النموّ، فإنّ المعدل السريع للانقسام المتساوي خلال التّفلّج يتكرر طوال مدة حياة الحيوان. فعلى سبيل المثال، تنقسم قطع بلاستيولا سمكة حمار الوحش مرة واحدة كلّ دقائق عدة خلال التّفلّج، لإنتاج جنين مكوّن من آلاف الخلايا خلال أقل من 3 ساعات. وفي المقابل، فإنّ الخلايا الطّلائيّة للأمعاء الدقيقة تنقسم بمعدل مرة واحدة كلّ 19 ساعة.

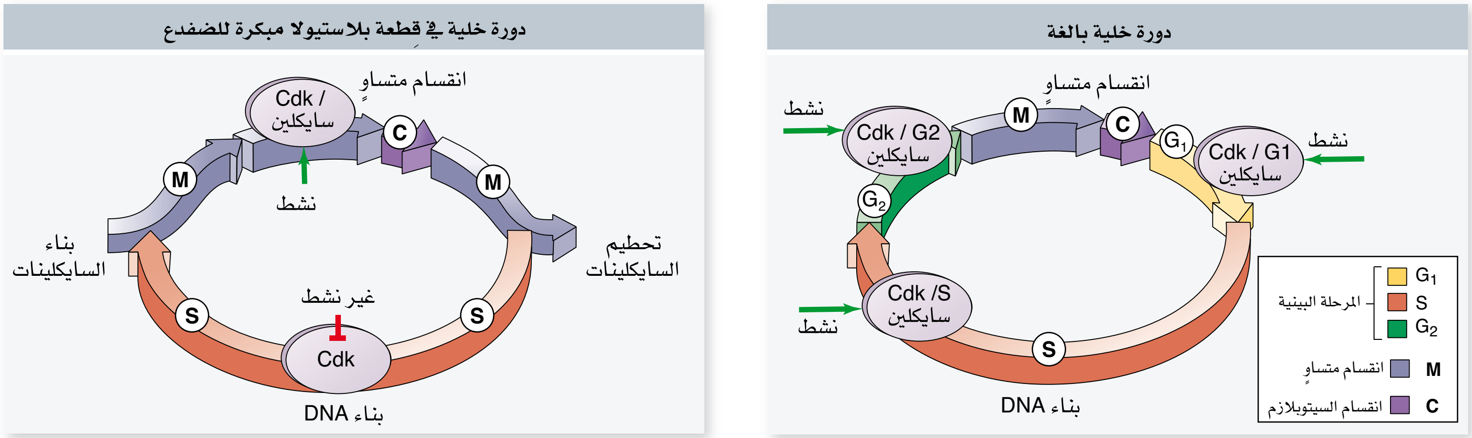
وعندما تتوافر مصادر خارجية للغذاء- كما هو حال طور اليرقة المتغذية أو بعد انغراس الأجنة الحيوانية في الأرحام- فإنّ الخلايا البنوية تزيد في الحجم بعد انقسام السيتوبلازم، ومن ثَم، فإنّ الزيادة في حجم المخلوق تتم بازدياد عدد الخلايا.

كلّ انقسام خلوي معروف في التّكوين الْجنينيّ للدودة *C. elegans*

إنّ أحد أهم نماذج التّكوين الْجنينيّ التي تم وصفها بشكل كامل هو للدودة الْخيطيّة الدقيقة *Caenorhabditis elegans*. يبلغ طول الجسم البالغ 1 مم، ويحتوي على 959 خلية جسمية.

الشكل 19-1

انقسامات التّفلّج في جنين الضفدع. أ. الانقسام التفلجي الأول يقسم البيضة إلى قطعتي بلاستيولا كبيرتين. ب. بعد انقسامين، تتكون أربع قِطع بلاستيولا صغيرة تجلس فوق أربع قِطع بلاستيولا كبيرة، وتقوم كلّ واحدة منها بالانقسام حتى تنتج (ج) كتلة من الخلايا المتراصة.

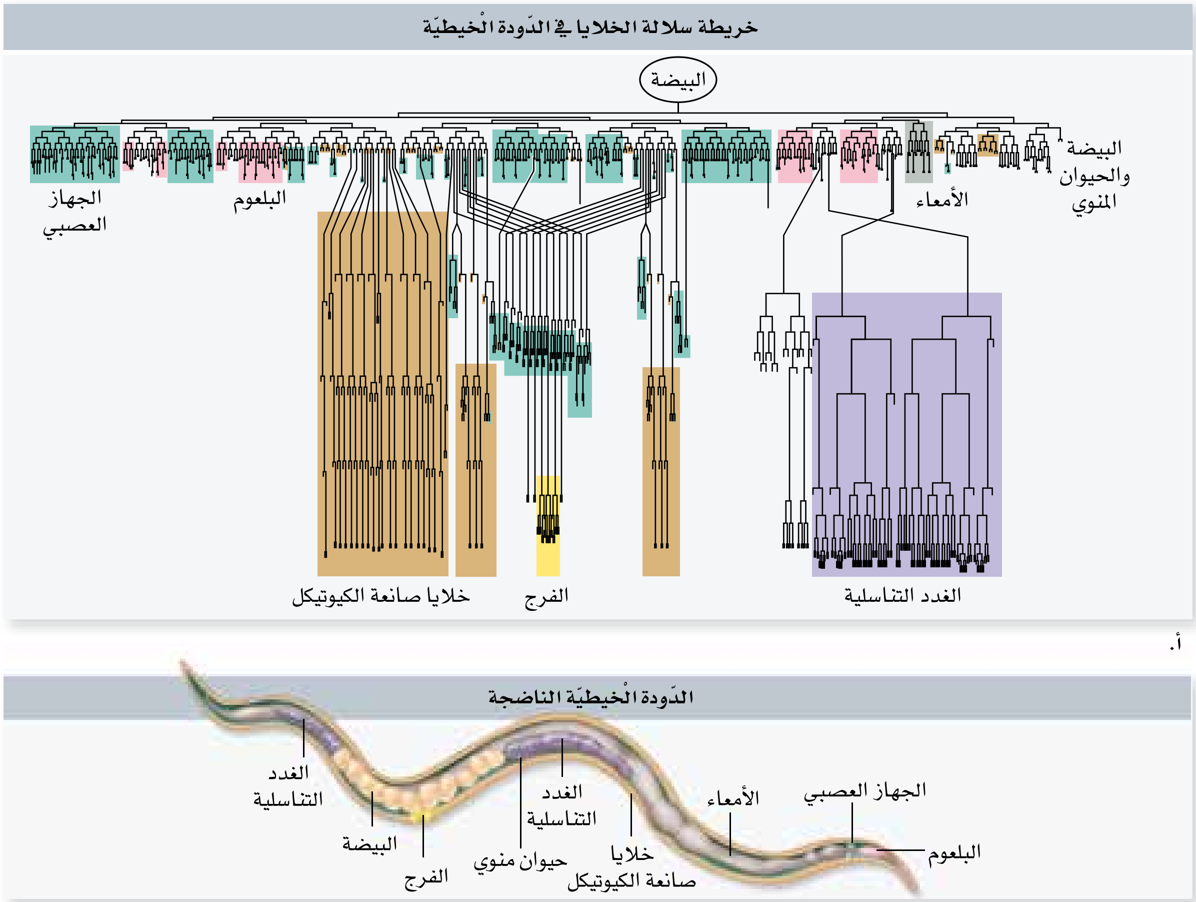


أ. ب.

الشكل 19-2

دورة الْخليّة لخليتين؛ بالغة وجنينية. خلافًا لدورة الْخليّة لخلية جسمية بالغة (أ)، تفتقر الْخليّة الجنينية في الضفدع إلى مرحلتي G_1 و G_2 (ب) وذلك لتُمكِّن الأنوية في مرحلة التّفلّج من الانتقال بسرعة بين تصنيع DNA والانقسام المتساوي. هناك مخزون كبير من mRNA والسايكلينات في البيضة غير الْمُخصّبة. وإنّ الترجمة الدورية للرسالة تنتج بروتينات السايكلينات. تحطيم السايكلينات وتثبيط السايكلين Cdk يسمح للخلية بإكمال الانقسام المتساوي، والبدء في الجولة الثانية من صناعة DNA.

ولأنّ *C. elegans* شفافة، فبالإمكان تتبع الخلايا في أثناء انقسامها. وبملاحظتها تعلم العلماء كيف اشتقت كلّ خلية من خلايا الجسم البالغ من البيضة الْمُخصّبة. وكما يظهر في خريطة السلالة في (الشكل 19 - 3 أ)، فإنّ البيضة تنقسم إلى خليتين، ثم تستمر هاتان الخليتان البنويتان في الانقسام. وكلّ خط أفقي يمثل دورة انقسام خلوي. يمثل طول الخط العمودي المدة الزمنية بين الانقسامات الخلوية، في حين تمثل نهاية كلّ خط عمودي خلية كاملة التّمايز. وفي (الشكل 19-3 ب)، لُوِّنَتِ الأعضاء الرّئيسة بألوان تماثل ألوان مجموعات الخلايا في خريطة السلالة.



أ. ب.

الشكل 19-3

دراسة الانقسام الخلوي الْجنينيّ، والتّكوين الْجنينيّ في الدّودة الْخيطيّة. التّكوين الْجنينيّ في *C. elegans* تم رسم خريطته، بحيث حُدِّد مصير كلّ خلية نشأت من البيضة أ. تظهر خريطة السلالة عدد الانقسامات الخلوية من البيضة، كما توضح الألوان أماكن وجودها في المخلوق البالغ (ب). رسومات م. إ. كالينور. مأخوذة من مركز هاوارد هيوز الطبي، كما نُشِرَ في كتاب من البيضة إلى البالغ 1992، تمت الموافقة على إعادة النشر.

بعض من تلك الخلايا المتمايزة، مثل التي تولِّد الكيوتيكل الخارجية للدودة، «تُولَد» بعد 8 جولات من الانقسام الخلوي، هناك خلايا كيوتيكل تحتاج إلى 14 جولة من الانقسامات الخلوية. الخلايا التي تكون بلعوم الدّودة، أو عضو التغذية، تولد بعد 9 إلى 11 جولة من الانقسامات، في حين تحتاج خلايا الغدد التناسلية إلى 17 جولة من الانقسامات.

وهناك تحديدًا 302 خلية عصبية تكون الجهاز العصبي للدودة. هناك 131 خلية تحديدًا يكون مصيرُها الموتَ المبرمج، وهذا يحدث بعد دقائق من «ولادتها». إنّ مصير كلّ خلية في *C. elegans*، هو نفسه في كلّ فرد، ما عدا الخلايا التي ستصبح بيضة أو حيوانًا منويًّا.

تستمر الخلايا الْجذعيّة في الانقسام، وبمقدورها تشكيل أنواع عدة من الأنسجة

قِطعُ البلاستيولا الناتجة عن مرحلة التّفلّج في أجنّة الثّدييّات غيرُ متمايزة، وبمقدورها أنْ تكون أيّ نوع من الأنسجة. وبينما تمضي عملية التّكوين الْجنينيّ، تصبح الخلايا محدَّدة في مصيرها النهائي، كما ستُناقش في الجزء الآتي. توضع بعض الخلايا، وتسمى **الخلايا الْجذعيّة Stem cells**، جانبًا، وتستمر في الانقسام، وتبقى غير متمايزة. فعلى سبيل المثال، هناك مجموعة من الخلايا توضع جانبًا، التي سوف تكوِّن الخلايا العصبية، وأخرى ستكوِّن الدم، في حين تكوِّن، أخرى العضلات. كلّ نسيج رئيس ممثل بمجموعته الخاصة من **الخلايا الْجذعيّة ذات النوعية لذلك النسيج Tissue specific stem cells**. وبينما تستمر عملية التّكوين الْجنينيّ، تستمر الخلايا الْجذعيّة نوعية النسيج باقية- حتى في مرحلة البلوغ.

قد تكوِّن الخلايا الْجذعيّة نوعًا واحدًا من الخلايا، مثل الخلايا النجمية المرافقة للعضلات التي تكوّن خلايا العضلات، أو قد تكوِّن أنواعًا عدة من الخلايا، مثل الخلايا النخاعية التي تكوّن الأنواع المختلفة من خلايا الدم. الخلايا الْجذعيّة التي تكوِّن أنواعًا عدة من الخلايا تسمى **شاملة القدرة Totipotent** وهذا يعني أنها تستطيع تكوين أيٍّ نوع من الخلايا، وهناك نوع آخر يُسمّى **متعددة القدرة Pluripotent**، ما يعني أنّ لديها القدرة على تكوين أنواع عدة مختلفة من الخلايا.

يستمر التّفلّج في الثّدييّات مدة خمسة أو ستة أيام لينتج بعدها كرة من الخلايا تسمى **كيس البلاستيولا Blastocyst**. يتألف كيس البلاستيولا من طبقة خارجية تكوّن المشيمة التي تحتوي على كتلة الخلايا الداخلية التي ستكوّن الجنين فيما بعد. بالإمكان عزل كتلة الخلايا الداخلية وزراعتها في مستنبت (الشكل 19-4)؛ وتسمى هذه الخلايا **الخلايا الْجذعيّة الجنينية Embryonic stem cells (Es cells)** التي باستطاعتها تكوين أيّ نوع من الأنسجة كما تم دراستها في الفئران بشكل مكثف، وإذا أخذت خلايا جذعية جنينية من جنين في مرحلة مبكرة، ثم وُضِعَتْ في جنين آخر، فإنّ ارتباطها مع الخلايا المحيطة بها سيحدد مصيرها.

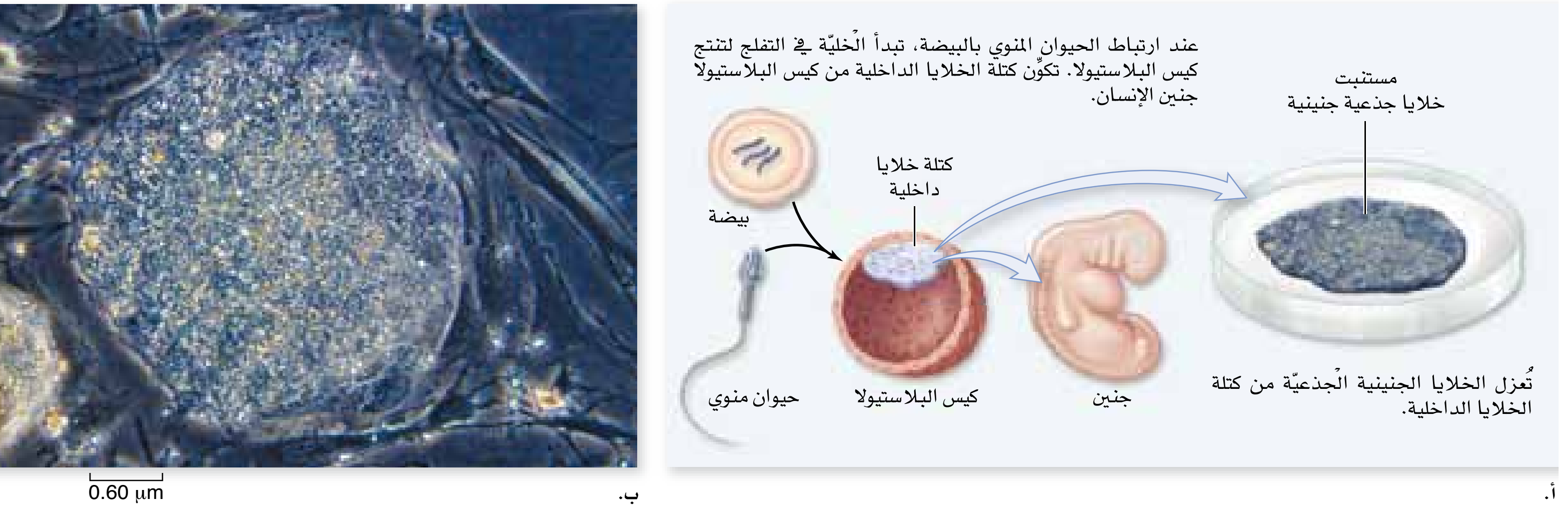
لقد تمكن العلماء من حثّ الخلايا الْجذعيّة الجنينية لكي تتمايز بمسارات مختلفة عند وجودها في مستنبت، وذلك بتعريضها لإشارات كيميائية في الوسط الإنمائي. سنناقش هذا النوع من الخلايا في هذا الفصل لاحقًا.

يحدث نموّ النبات في مناطق محددة تسمى المرستيمات

إن أحد الفروق الرّئيسة بين النّباتات والحيوانات، هو أنّ معظم الحيوانات تتحرك، ولو في إحدى مراحل دورات حياتها على الأقل؛ ومن ثم فهي قادرة على الابتعاد عن الظروف غير الملائمة. بالمقارنة، فإنّ النّباتات ثابتة في مكان واحد، وعليها أنْ تتكيف مع الظروف البيئية المحيطة بها أيًّا كان نوعها. وتقوم النّباتات بموازنة هذه القيود بالسماح لعملية التّكوين الْجنينيّ باستيعاب الظروف المحيطة بها والتكيف معها.

فبدلًا من أنْ تصنع جسمًا له أجزاء محددة بحجم ومكان معينين، فإنّها تقوم بتجميع الجسم خلال مدة حياتها من وحدات عدة مثل، الأوراق، والجذور، وعقد الفروع والأزهار. وكلّ وحدة لها تركيبها وتنظيمها الخاص به والمتحكم فيه بدقة. وتبقى عملية استغلال هذه الأجزاء مرنة، حيث تتكيف كلّ واحدة مع الظروف البيئية على طريقتها.

تتكون النّباتات ببناء أجسامها إلى الخارج، حيث تنتج أجزاء جديدة من مجموعات خلايا جذعية موجودة في تراكيب تسمى **المرستيمات Meristems**. تنقسم الخلايا الْجذعيّة المرستيمية باستمرار، وتنتج خلايا تستطيع التمايز لتكون أنسجة النبات.



أ. ب.

الشكل 19-4

عزل خلايا جذعية جنينية. أ. يؤدي الانقسام الخلوي المبكر إلى تكوين مرحلة كيس البلاستيولا الذي يتكون من طبقة خارجية وكتلة داخلية من الخلايا سوف تكون الجنين. بالإمكان عزل الخلايا الْجذعيّة الجنينية في أثناء تلك المرحلة، وذلك بتمزيق الجنين وزرع الخلايا. الخلايا الْجذعيّة التي تُؤخذ من كيس بلاستيولا عمره 6 أيام يمكن أن تؤسس في مستنبت، وتظلُّ مدة زمنية غير محددة، وهي في حالة غير متمايزة. **ب.** الخلايا الْجذعيّة الجنينية من الإنسان. تظهر الكتلة في الصورة مستعمرة من الخلايا الجذعية الجنينية غير المتمايزة محاطة بخلايا مولدة الألياف (خلايا متطاولة) تعمل «كطبقة مغذية».

يشير المخطط المبسّط إلى الحاجة إلى التّحكم في الانقسام الخلوي. نحن نعلم الآن أنّ الجينات التي تتحكم في دورة الْخليّة توجد في الخميرة (الفطريات) وفي الخلايا الحيوانية، ما يدل على أنها ابتكار لحقيقيات النوى، وإن الآلية نفسها تتم في النّباتات، وتحدث عن طريق السايكلينات والمفسفرات المعتمدة على السايكلينات. ولقد أوضحت إحدى التجارب على نبات رشاد الجدران المعدّل جينيًّا *Arabidopsis thaliana* أنّ زيادة التعبير الْجينيّ لمثبطات Cdk أدت إلى تثبيط واسع لانقسام الْخليّة في الخلايا المرستيمية للورقة، ما أدى في النهاية إلى تغيير حجم الورقة وشكلها.

تحدث في الأجنة الحيوانية، سلسلة من الانقسامات الخلوية السريعة تؤدي إلى تحويل البيضة الْمُخصّبة إلى خلايا متعددة دون أي تغيير في الحجم. يحدث هذا بعد حذف مرحلتي G_1 و G_2 من الانقسام المتساوي. كلّ انقسام يؤدي إلى تكوين جسم الدّودة *C. elegans* البالغ معروف، وهذا النّمط غير متغير. الخلايا الْجذعيّة خلايا غير متمايزة، وقادرة على أنْ تعطي عددًا من الأنسجة. يكون النموّ في النّباتات مقصورًا على مناطق معينة تسمى المرستيمات، حيث يستمر بقاء الخلايا الْجذعيّة.

3-19 التّمايز الخلوي

في الفصل 16، درسنا الآليات التي تتحكم في عملية التعبير الْجينيّ. هذه العمليات مهمة جدًا من أجل تكوين المخلوقات متعددة الخلايا، حيث تُنجز الوظائف الحيوية في أنسجة وأعضاء مختلفة. وفي أثناء عملية التّكوين الْجنينيّ، تصبح الخلايا مختلفة عن بعضها بسبب التعبير الْجينيّ لمجموعات مختلفة من الجينات- ليس فقط في أوقات مختلفة، ولكن في مواقع مختلفة في الجنين. وسوف ندرس بعض الآليات التي تؤدي إلى التعبير الْجينيّ المتمايز خلال عملية التّكوين الْجنينيّ.

تصبح الخلايا محددة المصير قبل التّمايز

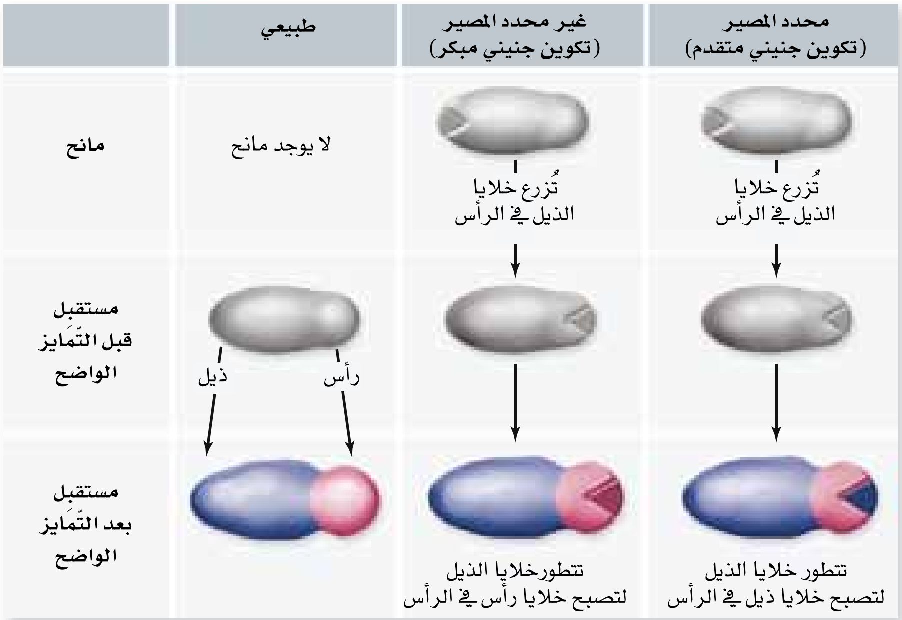
يحتوي جسم الإنسان على 210 أنواع رئيسة من الخلايا المتمايزة. يمكن التفريق بين هذه الأنواع عن طريق البروتينات النوعية التي تنتجها، وبشكل الخلايا ووظائفها المحددة. ويتخذ القرار الجزيئي بأنّ تصبح أي نوع من الخلايا المتمايزة قبل أنْ يحدث أيُّ تغير صريح في الخلايا. تسمى عملية اتخاذ القرار الجزيئي **تحديد مصير الْخليّة Cell determination**، وهي تجبر الْخليّة على الدخول في مسار تكوين جنيني معين.

تتبع تحديد مصير الخلايا

تحديد المصير غير مرئي، وإنما يمكن «رؤيته» فقط بالتجربة. تتمثل التجربة النموّذجية للكشف عن تحديد المصير في نزع خلايا من الجسم المانح ووضعها بين خلايا الجنين المستقبل. فإذا تشكلت خلايا تشبه التي كانت ستكونها في الجسم المانح، فهذا يعني أنّ تلك الخلايا قد تم تحديد مصيرها (الشكل 19-5).

يخضع تحديد المصير لتسلسل زمني، يعتمد على سلسلة من الأحداث الداخلية والخارجية، أو كليهما. فمثلًا، الْخليّة الموجودة ضمن مجموعة الخلايا التي ستكون الدماغ في جنين البرمائيات في المرحلة المبكرة من الجاسترولا (انظر الفصل الـ 53) لم يتم تحديد مصيرها بعد، ولكن إذا زُرعت في مكان آخر في الجنين، فإنها سوف تتطور بحسب خلايا الموقع الجديد. ولكن في المراحل المتأخرة من الجاسترولا، يكون قد حدثت تفاعلات إضافية بين الخلايا، ويكون قد حدث تحديد المصير، حيث ستقوم هذه الخلايا بتكوين النسيج العصبي بغض النظر عن الموقع الذي زُرعت فيه.

غالبًا ما تحدث عملية تحديد المصير على مراحل، تبدأ بالالتزام الجزيئي للخلايا، ثم تكتسب علامات تموضع تعكس موقعها في الجنين. لهذه العلامات تأثير كبير



الشكل 19-5

الاختبار النموذجي لتحديد المصير. تمثل الأشكال الرمادية البيضويّة أجنّة في مراحل مبكرة من التّكوين الْجنينيّ. الخلايا على اليمين عادة ما تطوّر تراكيب الرأس، في حين أنّ الخلايا التي إلى اليسار تطوّر تراكيب الذيل. وإذا زرعت خلايا الذيل المنتظرة من الجنين المبكر في النهاية المقابلة لجنين مُستقبِل، فإنها سوف تكوّن تراكيب رأس، تبعًا لموقعها الجديد. فهذه الخلايا لا تكون محددة. أما في المراحل المتقدمة من التّكوين الْجنينيّ، فإن خلايا الذيل تكون قد تحددت؛ لأنها تشكل تراكيب الذيل حتى بعد زراعتها في الموقع المقابل في الجنين المستقبِل.

على نمط تطور الجسم اللاحق. في جنين الدجاجة، يكوّن النسيج في قاعدة برعم الرِّجْل عادة الفخذَ، وإذا زُرع هذا النسيج على طرف برعم الجناح، وهو برعم يشبه برعم الرِّجْلِ، الذي يعطي عادة برعم الجناح، فإنّ النسيج المزروع سوف يكوِّن أخمصَ القدم، وليس الفخذ. وعلى الرغم من أنّ النسيج قد تم تحديد مصيره ليصبح رِجْلًا، فإنه لا يزال غير محدَّدٍ لكي يصبح جزءًا معينًا من الرِّجل. لذا، فإنّ النسيج من برعم القدم يمكن أنْ يتأثر بالإشارات القادمة من موضع على طرف برعم الجناح ليشكل قمة (لكنها قمة الرِّجل في هذه الحالة).

الأساس الجزيئي لتحديد المصير

تستهل الخلايا تغيرات التّكوين الْجنينيّ باستخدام عوامل الاستنساخ لتغير أنماط التعبير الْجينيّ. وعندما تُحفَّز الجينات المشفرة لتلك العوامل، فإنّ أحد تأثيراتها ستكون تعزيز نشاطها الذاتي. يؤدي هذا التعزيز إلى جعل مفتاح التطور مُحَدِّدًا، ما يؤدي إلى اتخاذ مسار تكوين جنيني معين.

الخلايا التي تحفَّز بها مجموعة جينات منظّمة، قد لا تدخل في عملية التّمايز إلا بعد مضي مدّة من الزمن، عندما تتفاعل عوامل أخرى مع البروتينات المنظمة، وتسبب تنشيط جينات أخرى. ولكن ما إن تبدأ أولى خطوات التّمايز، تلتزم الْخليّة بمسار تكوينها الْجنينيّ.

وتصبح الخلايا ملتزمة بمسار تكوين جنيني محدد بإحدى طريقتين:

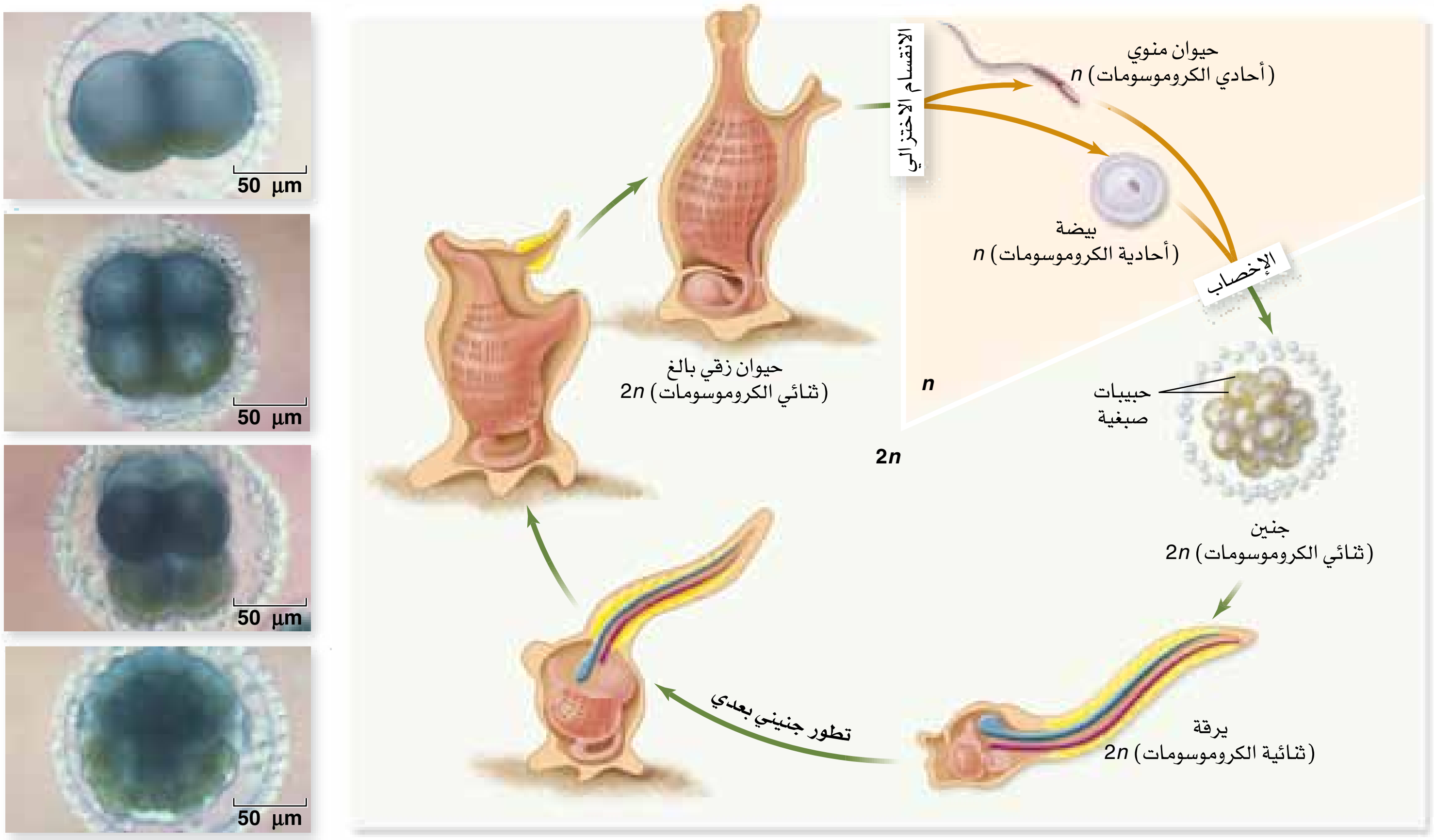
(1) عن طريق الوراثة التّمايزية للمحدِّدات السيتوبلازمية التي تنتج عن طرف الأم، وتوضع في البيضة خلال تكوين البيوض.

(2) من خلال تفاعل الْخليّة مع خلية أخرى.

الحالة الأولى يمكن تشبيهها بالشخص الذي تُحدّد مكانته الاجتماعية عن طريق والديه، وماذا ورث عنهما. أما الحالة الثانية، فبتحديد هذه المكانة من خلال علاقاته مع جيرانه. ويمكن لكل من الطريقتين أنْ تكون عاملًا مؤثرًا في تطور ذلك الشخص ونضجه.

يمكن أنْ يُعزى التحديد إلى محددات سيتوبلازمية

هناك الكثير من أجنّة الفقريات يمكن أنْ تكون مثالًا مرئيًّا للتحديد الخلوي من خلال الوراثة التمايزية لمحددات سيتوبلازمية. الزِّقيّات هي لافقريات بحرية (انظر الفصل الـ 53)، ويكون لمعظم الأطوار البالغة منها أجسام بسيطة شبيهة بالأكياس، تلتصق بالوسط الذي تستقر عليه. توضع الزِّقيّات مع طائفة الحبليات، مع ذلك، بسبب طور اليرقة الذي يشبه أبا ذنيبة، السابح المتميز، الذي يحوي حبلين: عصبي وظهري (الشكل 19-6 أ). تتكون العضلات التي تحرك الذيل على أحد جانبي الحبل الظهري.



أ. ب.

الشكل 19-6

محددات العضلات في الزِّقيّات. أ. دورة حياة إحدى الزِّقيّات المنفردة. تترتب الخلايا العضلية التي تحرك ذيل أبي ذنيبة السابح على جانبي الحبلين؛ الظهري والعصبي. يتم فقدان الذيل خلال عملية التحول إلى الطور البالغ غير المتحرك **ب.** تحتوي بيضة الحيوان الزقي *Styela* على حبيبات صفراء فاقعة. تصبح تلك الحبيبات مرتبة بشكل غير متناظر في البيضة بعد إخصابها، والخلايا التي ترث تلك الحبيبات خلال عملية التّفلّج هي التي ستصبح خلايا العضلات في اليرقة. تظهر في الصورة الأجنة في مرحلة خليتين، 4 خلايا، 8 خلايا، 64 خلية. وسوف ينموّ ذيل أبي ذنيبة من المنطقة السفلى للجنين، كما تظهر في اللوحة السفلية.

في كثير من أنواع الزِّقيّات، تتكون حبيبات صبغية تتوزع بشكل غير متناظر في البيضة بعد الإخصاب، ثم تتوزع لاحقًا في عضلات الذيل خلال عملية التّفلّج (الشكل 19-6ب). عندما تنقل تلك الحبيبات الصبغية عمليًّا إلى خلايا أخرى لا تكوِّن العضلات في الحالات الطبيعية، فإنّ الخلايا المستقبِلة يتغير مصيرها لتصبح خلايا عضلية. لذا، فإنّ الجزيئات المسؤولة عن تكوين العضلات وتطورها يبدو أنها مرتبطة بالحبيبات الصبغية. الخطوة اللاحقة، تحديد ماهية الجزيئات المرتبطة بهذا التّكوين الّجنينيّ. تشير التجارب إلى أن الأم تزود البيضة بـ mRNA مشفَّر من قبل الجين *macho-1* وعندما أزيلت وظيفة *macho-1* فُقدت عضلات الذيل في أبي ذنيبة. وإن سوء التعبير الّجينيّ عن *macho-1* أدى إلى ظهور عضلات ذيل إضافية في أماكن ليست ضمن سلالة الخلايا العضلية. ولقد ظهر أنّ ناتج الجين *macho-1* هو عامل استنساخ بمقدوره أنْ ينشط التعبير الّجينيّ لجينات عدة خاصة بالعضلات.

بمقدور التحفيز أن يؤدي إلى التّمايز الخلوي

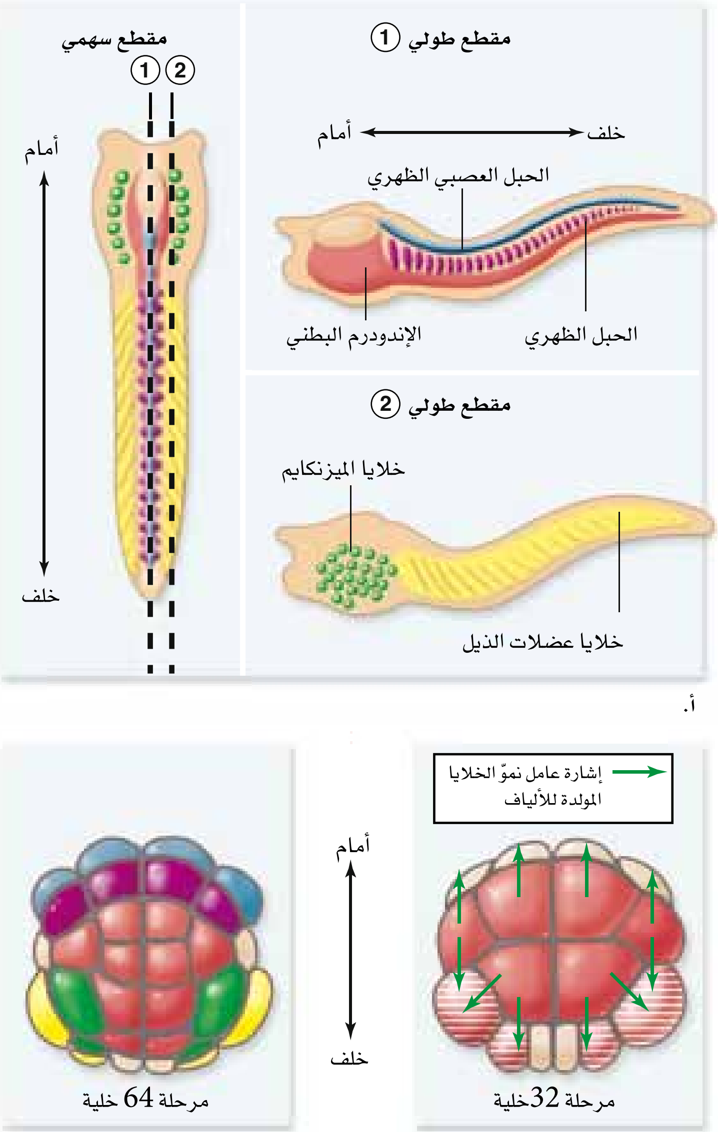
في الفصل 9، درسنا طرقًا متعددة ومختلفة تتواصل الخلايا من خلالها مع بعضها. وبإمكاننا أنْ نوضح أهمية تفاعل الّخليّة-الّخليّة في التّكوين الّجنينيّ، بفصل خلايا من جنين ضفدع، والسماح لها بالتطور بشكل مستقل.

في ظل هذه الظروف، تكوِّن قِطع البلاستيولا في أحد القطبين في الجنين (القطب الحيواني) سِمات الإكتودرم، في حين تكوِّن قِطع البلاستيولا من القطب المناظر (القطب الخضري) سِمات الإندودرم. لا تقوم أيٌّ من المجموعتين المنفصلتين بتشكيل السمات الخاصة بالميزودرم، وهو النوع الثالث من الخلايا. وإذا وُضعت خلايا القطب الحيواني بجوار خلايا القطب الخضري، فإنّ التفاعل بين نوعي الخلايا سيجعل بعض خلايا القطب الحيواني تنتج الميزودرم. هذا التغير في مصير الّخليّة الناتج عن التفاعل مع الخلايا المجاورة يُسمّى **الّحثّ أو التحفيز Induction**. فجزيئات الإشارات بين الخلايا تغير من التعبير الّجينيّ للخلايا المستهدَفة كخلايا القطب الحيواني في هذه الحالة.

هناك مثال آخر على تفاعل الخلايا بالّحثّ، وهو تكون الحبل الظهري والميزنكايم، وهو نسيج خاص في جنين الزِّقيّات. تنشأ العضلات والحبل الظهري والميزنكايم من خلايا الميزودرم التي تتكون عند حافة القطب الخضري في مرحلة الـ 32 خلية، الجنينية. تستقبل خلايا الميزودرم المنتظرة إشارات من سوابق خلايا الإندودرم الواقعة تحتها، التي تؤدي إلى تكوين الحبل الظهري والميزنكايم (الشكل 19-7).

الإشارة الكيميائية هي ضمن عائلة **عامل نموّ الخلايا المولدة للألياف Fibroblast growth factor (FGF)** من إشارات الترميز. إنها هي التي تحفِّز خلايا الحافة لأنْ تتمايز، فيصبح الحبل الظهري (المقدمة) والميزنكايم (المؤخرة). إنّ مستقبل عامل نموّ الخلايا المولدة للألياف على الخلايا الطرفية مستقبل مفسفر تايروسين الذي يرسل إشارات عبر سلسلة تفاعلات MAP مفسفر لتنشيط عامل الاستنساخ الذي يشغل التعبير الّجينيّ المنتج لعملية التّمايز (الشكل 19-8).

يجسِّدُ هذا المثال أيضًا عمليةَ استجابة خليتين بشكل مختلف للإشارة نفسها. فوجود *macho-1* المحدد للعضلات الذي أشرنا إليه سابقًا أو عدمه يتحكم في اختلاف مصير الّخليّة. فإذا وجد *macho-1* فإنّ الخلايا تتمايز لتصبح ميزنكايم، وفي حال عدم وجوده، فإنّ الخلايا تتمايز لتصبح حبلًا ظهريًّا. لذا، فإنّ الجمع بين *macho-1* وعامل نموّ الخلايا المولدة للألياف يؤدي إلى تكوين أربعة أنواع من الخلايا (انظر الشكل 19-8).



أ.

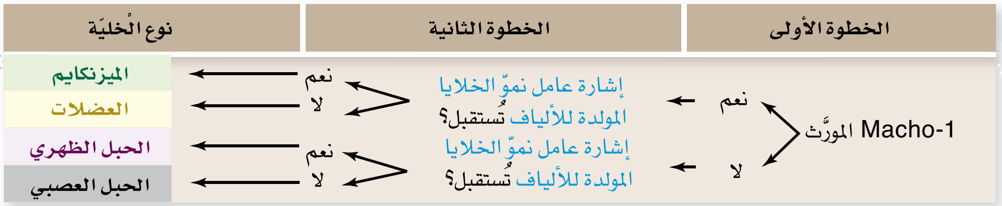
ب.

ج.

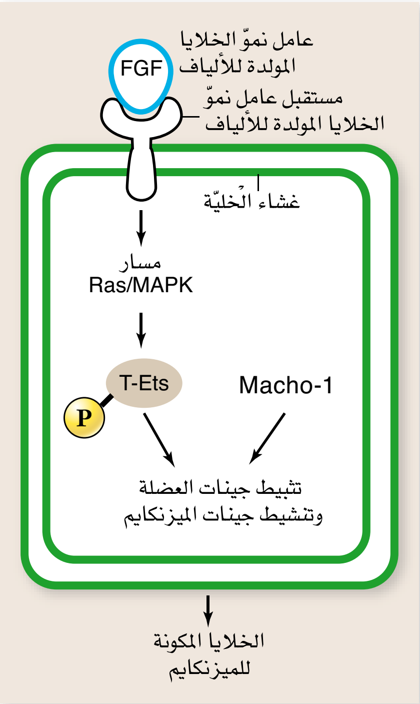
الشكل 19-7

يسهم التفاعل الحثّيّ في تحديد مصير الّخليّة في أجنّة الزِّقيّات

أ . التراكيب الداخلية ليرقة الزِّقيّات. إلى اليسار، يظهر مقطع سهمي لليرقة، حيث تشير الخطوط المتقطعة إلى مقطعين طولين. المقطع الأول يمر من خلال خط المنتصف لأبي ذنيبة، ويظهر الحبل العصبي الظهري، والحبل الظهري الواقع تحته، وخلايا الإندودرم البطنية. في حين يظهر المقطع الثاني، الجانبي خلايا الميزنكايم وعضلات الذيل. ب. منظر لمرحلة 32خلية تنظر إلى أعلى نحو الخلايا التي ستكون الإندودرم. عامل نموّ الخلايا المولدة للألياف الذي تفرزه هذه الخلايا مشار إليه بأسهم خضر فاتحة. ترتبط سطوح الخلايا الطرفية التي تحد مباشرة الخلايا المكونة للإندودرم فقط مع إشارة عامل نموّ الخلايا المولدة للألياف. لاحظ أنّ قِطع بلاستيولا الخضرية الخلفية تحتوي أيضًا على محددات *macho-1* (أحمر وأبيض مخطط). ج. يتم تثبيت مصاير الخلايا في مرحلة 64 خلية. الألوان هي كما في (أ). الخلايا على الحافة الأمامية من الخلايا المُكوِّنة للإندودرم تصبح الحبل الظهري والحبل العصبي على التوالي. في حين تصبح الخلايا التي تحاذي الحافة الخلفية للإندودرم الميزنكايم والخلايا العضلية على التوالي.



أ.



ب.

الشكل 19–8

نموذج لتحديد مصير الخلايا عن طريق محددات Macho-1 للعضلات وإشارات عامل نموّ الخلايا المولدة للألياف.

أ. نموذج الخطوتين لتحديد مصير الخلايا في الخلايا الحافية الخضرية للجنين الزقّي. الخطوة الأولى تتمثل في وراثة (أو عدم وراثة) mRNA لـ *macho-1* في العضلة. الخطوة الثانية تتمثل في استقبال (أو عدم استقبال) إشارة عامل نموّ الخلايا المولدة للألياف من الخلايا المكونة للإندودرم. ب. ترث خلايا الحافة الخضرية mRNA لـ *macho-1*. تقوم إشارة عامل نموّ الخلايا المولدة للألياف بتنشيط مسار مفسفر Ras/MAP الذي ينتج عامل الاستنساخ T-Ets. يُثبط بروتين Macho-1 و T-Ets معًا الجينات الخاصة بالعضلة، ويشغل الجينات الخاصة بالميزنكايم (الخلايا الخضر). في الخلايا التي لا تستقبل بها *Macho-1* إشارات عامل نموّ الخلايا المولدة للألياف، يقوم *Macho1* وحده بتشغيل الخلايا المحددة للعضلات (الخلايا الصفر). لا ترث خلايا الحافة الخضرية الأمامية mRNA الخاص بـ *macho-1*. إذا استقبلت هذه الخلايا إشارات عامل نموّ الخلايا المولدة للألياف، فإنّ T-Ets يُشغّل الجينات الخاصة بالحبل الظهري (الخلايا الأرجوانية). في الخلايا التي تفتقر إلى *Macho-1* وإشارات عامل نموّ الخلايا المولدة للألياف، تُثبّط الجينات الخاصة بالحبل الظهري، في حين تُحفّز الجينات الخاصة بالحبل العصبي (الخلايا الرمادية).

استقصاء

ما الذي يملي على macho-1 ليعمل مثبطًا للاستنساخ أو محفّزًا له؟

سمح انعكاس التحديد بالاستنسال

أظهرت التجارب التي أجريت في خمسينيّات القرن العشرين أنّ الْخليّة المفردة من نسيج متمايز كليًّا لنبات بالغ يمكن أنْ تنموّ لتصبح نباتًا ناضجًا. الخلايا التي تتكون في المراحل المبكرة من التفلّج في جنين الثّدييّات هي أيضًا شاملة القدرة. وعندما تنقسم أجنّة الثّدييّات بشكل طبيعي إلى اثنين، ينتج التوءم المتطابق. فإذا فُصلت قِطع البلاستيولا عن بعضها، فبإمكان أيٍّ من قِطع البلاستيولا أنْ تكون فردًا كاملًا طبيعيًّا. في الواقع، استُخدمت هذه الطريقة لإنتاج أطقم من 4 أو 8 أفراد متطابقين في التهجين التجاري لنوع معين من المواشي المهمة تجاريًّا.

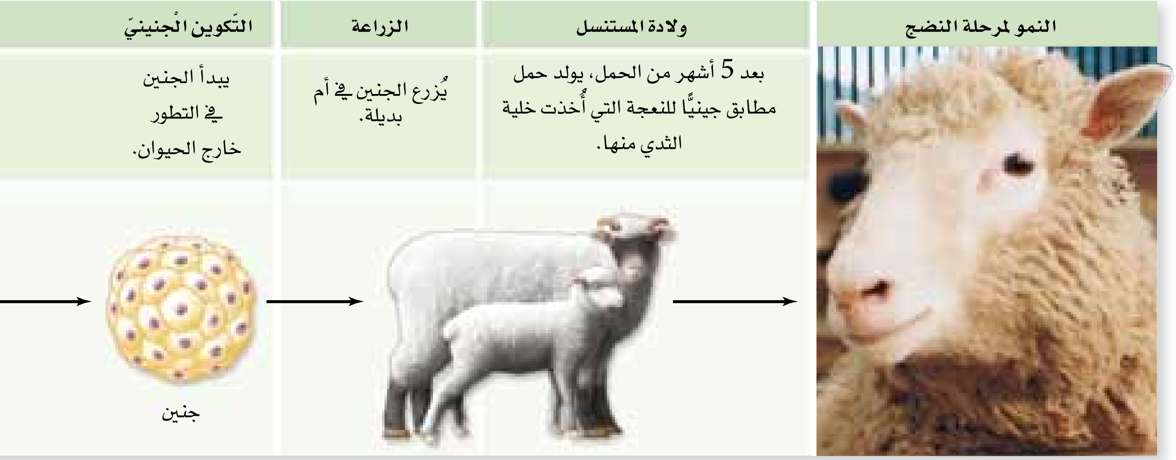
الأبحاث المبكرة على البرمائيات

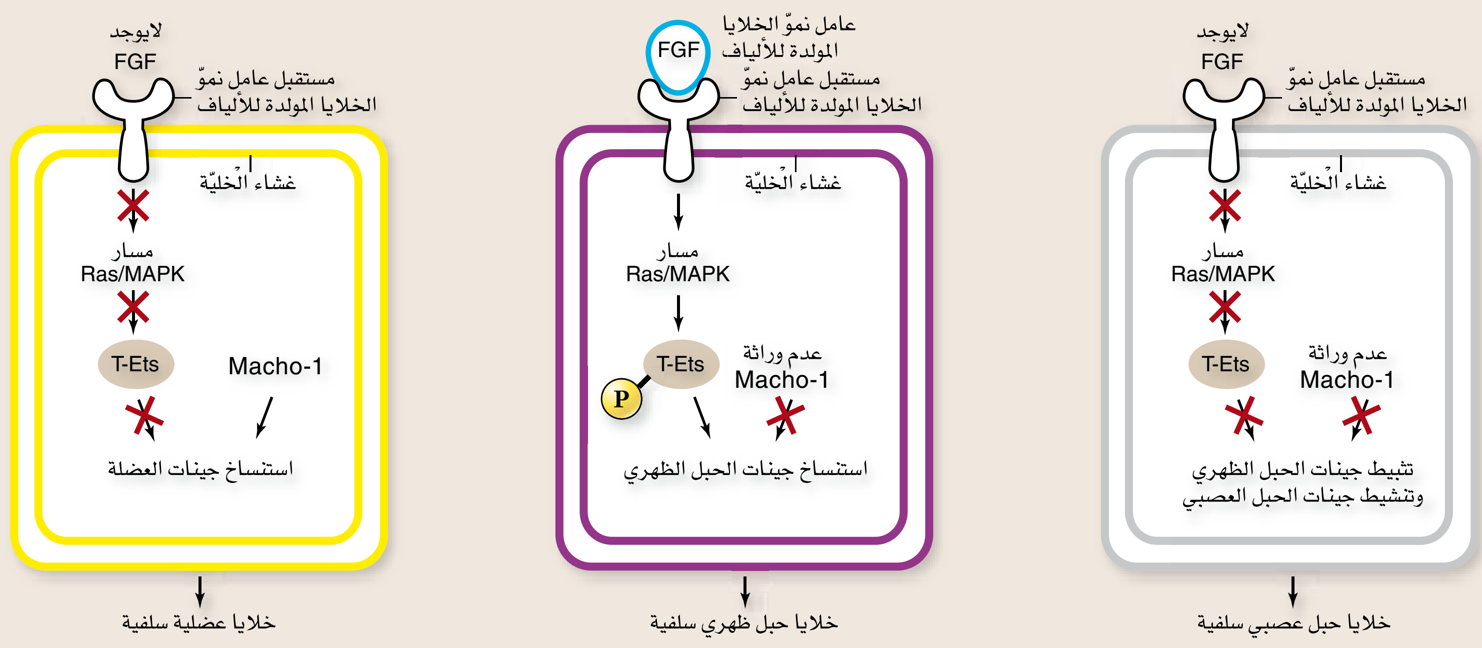
حتى وقت قريب، ظنّ علماء الحياة أنّ التحديد والتّمايز الخلوي عمليتان غير عكسيتين في الحيوانات. التجارب التي أجراها بريغ وكنغ في الخمسينيّات وجون جوردون وزملاؤه في الستينيّات والسبعينيّات من القرن العشرين قدمت ما هو مقنع.

استخدم هؤلاء الباحثون الماصة الدقيقة (أنبوب زجاجي أجوف)، لامتصاص النواة من بيضة الضفدع أو العلجوم، واستبدلت نواة مأخوذة من خلية جسمية لفرد آخر بالنواة التي أزيلت. فإذا كانت النواة المزروعة مأخوذة من جنين متقدم، فإن البيضة ستنمو، وتصبح أبا ذنيبة، ولكن معظمها سيموت قبل مرحلة البلوغ. أخذ

الشكل 19–9

إثبات أن تحديد المصير في الحيوانات انعكاسي. دمج العلماء نواة من خلايا ثدي بالغة مع بيضة منزوعة النواة، وتم بنجاح استنسال نعجة سميت دوللي، التي كبرت واستطاعت أن تحمل نسلًا بصحة جيدة. هذه التجربة التي نجحت في استنساخ حيوان بالغ هي الأولى من نوعها، وأظهرت أنّ الخلايا البالغة المتمايزة يمكن أنْ تستخدم لتقود كامل التّكوين الْجنينيّ.





جوردون وزملاؤه أنوية من خلايا جلدية كاملة التّمايز لتوجية تطور أبي ذنيبة. غير أنّ كلّ هذه المخلوقات ماتت قبل مرحلة التغذية.

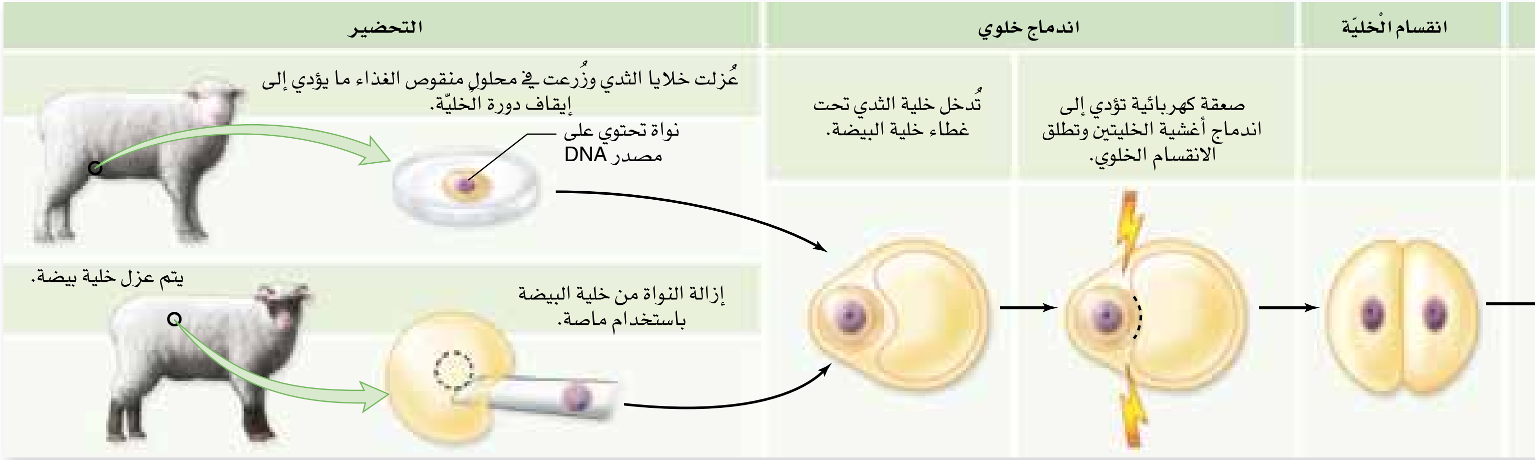
وعلى الرغم من أنّ تلك التجارب أظهرت أنّ أنوية الخلايا البالغة لديها قدرة عجيبة على التّكوين الْجنينيّ، فإنها لم تقدم دليلًا على القدرة الشاملة لتلك الأنوية.

زراعة ناجحة للأنوية في الثّدييّات

إن تجارب زراعة الأنوية في الثِّدييّات لم تكن ناجحة مع كثير من الباحثين حتى عام 1984، عندما تم استنساخ نعجة باستخدام نواة من خلية لجنين في مرحلة مبكرة. كان سرّ النجاح في استخدام خلية مانحة في مراحل مبكرة من التّكوين الْجنينيّ. ولقد تم تكرار هذه النتيجة الناجحة بعد ذلك بمدة وجيزة لمخلوقات أخرى مثل الخنازير والقردة. لاقت خلايا الأجنة المبكرة فقط نجاحًا في هذه التجارب.

عزا علماء الوراثة في معهد روزلين في أسكتلندا النجاح إلى أن البيضة والنواة الممنوحتين يجب أن تكونا في مرحلة دورة الْخليّة نفسها. ولفحص هذه الفكرة قاموا بعمل الآتي (الشكل 19-9):

1. إزالة الخلايا المتمايزة من الغدد اللبنية في ضرع نعجة عمرها 6 سنوات. ثم زرعت الخلايا ونميت في مستنبت. ومن ثم قلّت كمية المغذيات في المصل المعطى على مدة خمسة أيام ما أدى إلى توقفها في بداية دورة الْخليّة.
2. التحضير المتوازي مع الخطوة الأولى لبيضة أزيلت نواتها، مأخوذة من نعجة.
3. ضمّ خلايا الثدي والبيضة جراحيًّا في عملية تسمى **النقلَ النووي للخلايا الجسمية Somatic cell nuclear transfer (SCNT)** في يناير 1996. تم دمج خلايا الثدي والبيضة لإدخال نواة الثدي في البيضة.



4. تطور 29 زوجًا من 277 زوجًا دمجت، وأصبحت أجنّة، ثم نُقِلَتْ إلى جهاز تناسليّ لأم بديلة.
5. قامت إحدى النعجات بعد أقل من خمسة أشهر، في السابع من يوليو 1996، بإنجاب حمل أنثى سُمِّي دوللي، وهو أول مستنسل تم إنتاجه من خلايا حيوانية كاملة التّمايز.

نضجت دوللي، وأصبحت نعجة بالغة، وتمكنت من التكاثر بالطريقة التقليدية، وأنجبت ستة حُملان. لذا فقد أثبتت دوللي بما لا يدع مجالًا للشك أنّ التحديد في الحيوانات هو انعكاسي، أي باستخدام الطرق والتقنيات الصحيحة، يمكن أن يتم إعادة برمجة النواة التابعة لخلية متمايزة بشكل كلّي لتصبح شاملة القدرة.

لدى الاستنسال التكاثري مشكلات متأصلة

يعود مصطلح **الاستنسال التكاثري Reproductive cloning** إلى العملية التي تم وصفها آنفًا، حيث يستخدم العلماء النقل النووي للخلايا الجسمية لتخليق حيوان مطابق جينيًّا لحيوان آخر. ومنذ ولادة دوللي عام 1997، نجح العلماء في استنساخ قطة أو أكثر، وأرانب، وجرذان، وفئران، ومواشٍ، وماعز، وخنازير، وبغال، واستخدم في جميع هذه العمليات خلايا بالغة.

معدل نجاح منخفض، وأمراض مرتبطة بالعمر

إن الكفاءة في عمليات الاستنسال التكاثري منخفضة جميعها، فقط 3-5% من الأنوية البالغة التي تُنقل إلى البيضة المانحة تُنتج مواليد حيّة. إضافة إلى ذلك، فإنّ كثيرًا من المستنسلات التي تولد، تموت عادة بعد الولادة بمدة وجيزة نتيجة فشل في الكبد، أو إصابة وبائية. وكثير منها يصبح كبير الحجم، وهي حالة تسمى متلازمة النسل الكبير (*LOS*) *Large offspring syndrome*. عام 2003، نمت ثلاثة من أصل أربعة خنازير مستنسلة حتى البلوغ، لكن الخنازير الثلاثة ماتت بشكل فجائي نتيجة فشل في القلب قبل أقل من ستة أشهر من عمرها.

دولي نفسها تم إخضاعها للقتل الرحيم قبل إكمالها ستة أعوام. على الرّغم من أنّ قتلها بسبب سرطان في الرئة تم تحفيزه فيروسيًّا، إلا أنه تم تشخيصها بمرحلة متقدمة من التهاب المفاصل في السنة التي سبقت ظهور السّرطان. لذا، فإنّ إحدى الصعوبات التي تواجه الهندسة الوراثية والاستنسال لتحسين إنتاج المواشي هي الحصول على حيوانات بصحة جيدة.

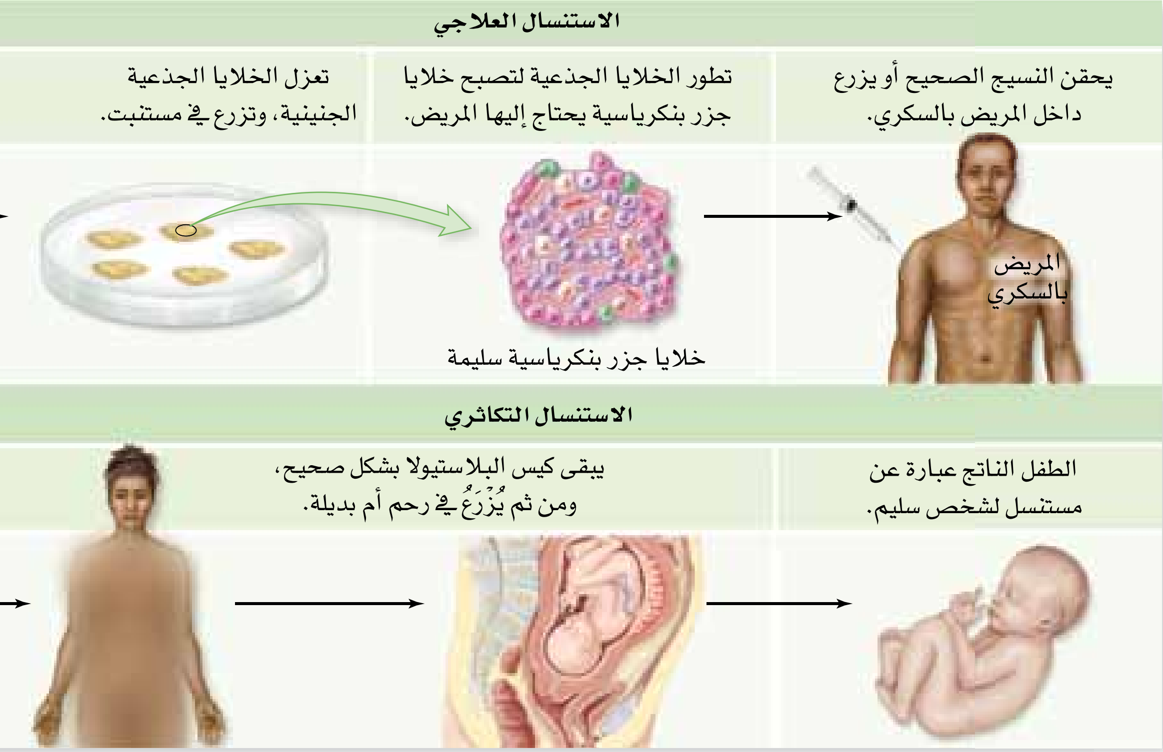
فقدان الدمغة

إن السبب وراء هذه المشكلات يكمن في ظاهرة تم الحديث عنها في (الفصل الـ 13)، وهي **الدّمغة الوراثية Genomic imprinting**. يعبر عن الجينات المدموغة بطرق مختلفة بحسب المنشأ الأبوي، أي إنها يمكن أن تكون موقوفة عن العمل في البيضة، أو في الحيوان المنوي. وهذا الترتيب يستمر خلال عملية التّكوين الْجنينيّ إلى مرحلة البلوغ. معظم التّكوين الْجنينيّ الطّبيعيّ في الثّدييّات يعتمد على دمغة جينومية دقيقة.

إن إعادة البرمجة الكيميائية لـ DNA، التي تحدث في النسيج التناسلي للبالغ تستغرق شهورًا للحيوان المنوي وسنوات للبيضة. وبالمقارنة، خلال الاستنسال، يجب أنْ تحدث إعادة برمجة DNA المانح خلال ساعات قليلة. كذلك، يختلف تنظيم الكروماتين في الخلايا الجسمية عن ذلك الموجود في البيضة الْمُخصّبة حديثًا. يجب أنْ تحدث إعادة نمذجة للكروماتين بشكل كبير في نواة المانح المنقولة إذا أردنا للجنين المستنسل العيش. ويحتمل أنْ يفشل الاستنسال لعدم توافر الوقت الكافي، خلال هذه الساعات القليلة، لإعادة النمذجة والبرمجة بشكل مناسب.

الاستنسال العلاجي احتمال واعد

أحد الطرق التي يمكن من خلالها حل رفض النسيج الطُّعم (المنقول)، على سبيل المثال زراعة الجلد في حالات الحروق، هو إنتاج سلالة معينة من الخلايا الْجذعيّة الجنينية. بداية عام 2001، طوّر فريق في جامعة روكفيلر طريقة لتحقيق هذا العمل.



الشكل 19-10

كيفية استخدام الإنسان في الاستنسال العلاجي. في الاستنسال العلاجي. وبعد المرحلة الاستهلالية للاستنسال التكاثري، يتم تفريق خلايا الجنين، ومن ثم تُستخلص الخلايا الْجذعيّة الجنينية وتُزرعُ في مستنبت، ثم تنقل إلى الشخص المريض لاستبدال النسيج المريض. هذا مفيد فقط في حالة الأمراض غير الوراثية؛ إذ إن الخلايا الْجذعيّة مطابقة لخلايا المريض. في الاستنسال التكاثري، يُزرع الجنين في رحم الأم البديلة حيث سينموّ طوال فترة الحمل. وبسبب بعض الأمور المتعلقة بصحة الأم والجنين المستنسل، فإنّ معظم العلماء قد اتفقوا على ضرورة منع استنسال الإنسان.

أولًا، تم عزل خلايا الجلد؛ بعد ذلك، وباتباع طريقة النقل النووي للخلايا الجسمية التي أنتجت دوللي، تم تجميع جنين. وبعد إزالة النواة من خلايا الجلد، وُضعت النواة في داخل البيضة التي أزيلت نواتها مسبقًا. ثم سُمح للبيضة التي تحتوي على نواة خلايا جلدية بالانقسام حتى مرحلة كيس البلاستيولا الجنينية. بعد ذلك، دُمِّر الجنين الاصطناعي، وأخذت خلاياه، واستعملت بوصفها خلايا جذعية جنينية لنقلها إلى النسيج المصاب (الشكل 19-10).

باستخدام هذه الطريقة التي تسمى **الاستنسال العلاجي Therapeutic cloning**، حيث نجح الباحثون في تحويل خلايا ذيل الفأر إلى خلايا منتجة لدوبامين في الدماغ، الذي يتم فقدانه في مرض باركنسون - نجح الاستنسال العلاجي في حلّ المشكلة الأساسية التي يجب حلّها قبل استخدام الخلايا الْجذعيّة في إصلاح النسيج المعطوب الناتج عن الذبحة القلبية، أو تلف الأعصاب، أو السكري، أو مرض باركنسون- وهي مشكلة القبول المناعي. ولأن الخلايا الْجذعيّة تستنسل من الشخص نفسه في العلاج الاستنسالي، فإنها سوف تجتاز الفحص المناعي الذاتي، وسوف يقوم الجسم بتقبلها.

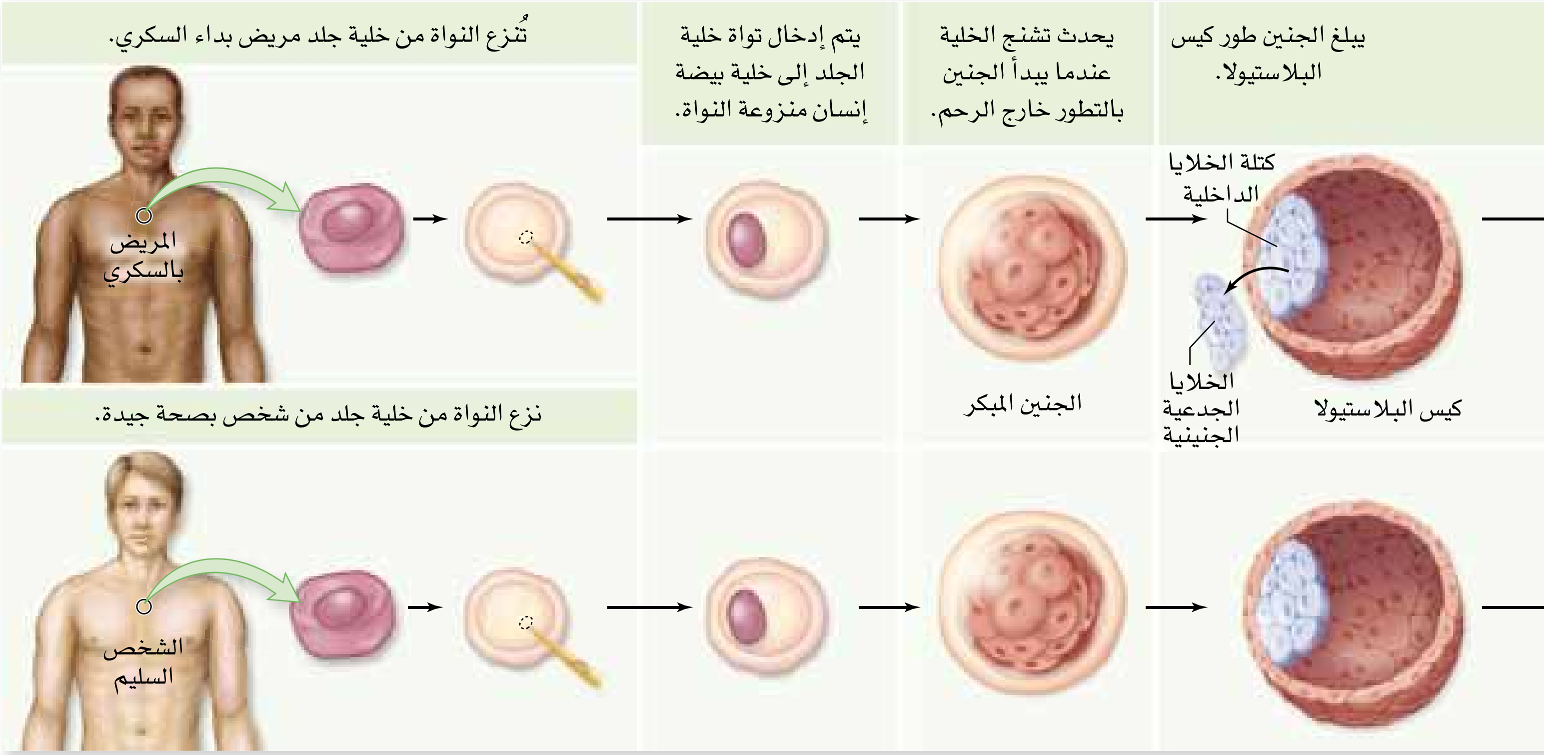
أبحاث الخلايا الْجذعيّة أثارت مناظرات أخلاقية

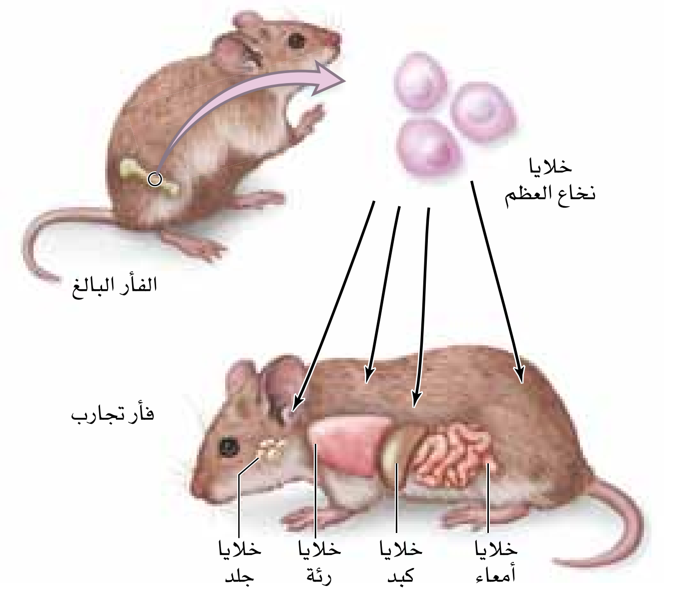
تَعدُ الخلايا الْجذعيّة الجنينية الإنسانية بمعالجة كثير من الأمراض. تشتق الخلايا الْجذعيّة الجنينية من مرحلة كيس البلاستيولا الجنينية، ويمكن الحصول على أجنّة ما قبل الانزراع من عيادات الإخصاب التي يتوافر لديها الكثير، حيث يتم تحضير كثير منها؛ لمساعدة الأزواج غير القادرين على الإنجاب في أثناء عملية الإخصاب الخارجي.

في الاستنسال العلاجي، يجب أنْ يتم تفكيك جنين في مرحلة مبكرة، وذلك لتصنيع خلايا جذعية جنينية. لهذا السبب، فقد أثارت أبحاث الخلايا الْجذعيّة موضوعات أخلاقية كبيرة. السؤال الأزلي الذي لا يمكن الحَيْد عنه هو: متى تبدأ حياة الإنسان؟ إضافة إلى ذلك، فإنّ السؤال فيما إذا كان جائزًا استخدام الاستنسال التكاثري في الإنسان كما حدث في الخراف التي أنتجت دوللي، هو سؤال مثير للجدل. في بريطانيا، تم منع الاستنسال التكاثري، إلا أنّ الاستنسال العلاجي للحصول على خلايا جذعية سريرية مفيد، والأبحاث على الخلايا الْجذعيّة مسموح بها.

هناك رقابة أخلاقية على الأبحاث تقوم بها لجان حكومية. فعلى سبيل المثال، السلطة البريطانية للإخصاب الإنساني وعلم الأجنة، لديها لجنة من العلماء والأخلاقيين المسؤولين أمام البرلمان البريطاني الذي يشرف على الأبحاث المدعومة من قبل الحكومة. هناك ترتيبات مماثلة تم تأسيسها في اليابان وفرنسا. في حين أن سياسة كلّ من الصين، وتايلاند وكوريا متساهلة تجاه الخلايا الْجذعيّة الجنينية والاستنسال. أما ألمانيا ومعظم دول أمريكا اللاتينية، فإنها لا تشجع على إجراء مثل هذه الأبحاث.

في الولايات المتحدة، تم إنتاج أول سلالة من الخلايا الْجذعيّة الجنينية من خلال مختبرات بحثية مدعومة من قبل جهات خاصة. وبعد جدل طويل، تم توفير الدعم المالي الفدرالي في صيف 2001 لدعم أعداد قليلة من الأبحاث التي كانت جارية على بعض سلالات الخلايا الْجذعيّة الجنينية الإنسانية. ولكن جورج. بوش وإدارته منعا بشدة استخدام أموال فدرالية لتخليق سلالات جديدة من الخلايا الْجذعيّة الجنينية (التي تتطلب تدمير أجنّة الإنسان). ولأن الاستنسال العلاجي المحدد بمرض معين يتطلب تخليق خلايا جذعية جنينية جديدة، فإنّ الدعم الفدرالي الأمريكي يمنع قيام مثل هذه الأبحاث. وقد أجازت بعض الولايات الأمريكية وتحديدًا كاليفورنيا تشريعات تسمح بالقيام بأبحاث الخلايا الْجذعيّة الجنينية الإنسانية، وفي الوقت نفسه، فهي تمنع الاستنسال التكاثري في الإنسان.





الشكل 19-11

خلايا جذعية بالغة متعددة القدرة. تم الادعاء في مايو 2001، بأنّ خلية واحدة من نخاع العظم استطاعت أنْ تضيف خلايا وظيفية إلى الرئتين، والكبد، والأمعاء، والجلد، لفأر تجريبي. الخلايا التي عُزلت من النسيج الدهني، قد يكون لديها القدرة نفسها. منذ ذلك الوقت تم تفنيد هذه النتائج.

قد تكون الخلايا الْجذعيّة البالغة بديلًا عن الخلايا الْجذعيّة الجنينية

كما نوقش آنفًا، قد تكون الخلايا الْجذعيّة خاصة بنسيج معين، ويمكن أنْ تبقى إلى مرحلة البلوغ في بعض الأنسجة. هناك تقارير قديمة تشير إلى أنّ هناك عددًا من الخلايا الْجذعيّة البالغة يمكن إعادة برمجتها لتصبح أنواع خلايا أخرى غير النوع الطّبيعيّ، أي تصبح متعددة القدرة (الشكل 19-11). هذه النتائج تم تفنيدها. لذا، فإنّ القدرة المتنوعة للخلايا الْجذعيّة البالغة ما زالت غير واضحة. كذلك قد يكون من الصعب الحصول على تلك الخلايا من الأشخاص الذين سيعالجون. حتى هذه اللحظة، فإنّ احتمال الاستخدام العلاجي للخلايا الْجذعيّة الجنينية والخلايا الْجذعيّة البالغة ما زالا غير واضحين.

يكون التّمايز الخلوي مسبوقًا بتحديد المصير عندما تلتزم الْخليّة بمصير معين، مع أنها ما زالت غير متمايزة. الوراثة المتمايزة لعوامل سيتوبلازمية يمكن أنْ تسبب التحديد والتّمايز، كما يحدث عند التفاعل بين الخلايا المتجاورة (التحفيز). تحدث التغيرات المحَفَّزة عن طريق جزيئات إشارات تطلق إشارة مسارات الترميز. يمكن أنْ يكون التحديد انعكاسيًا كما وُضّح من خلال الاستنسال التكاثري في بعض الفقريات. أظهرت المخلوقات المستنسلة، مثل النعجة دوللي مدة حياة قصيرة، وبداية مبكرة لظهور أمراض يحتمل أنْ تكون مرتبطة بالدمغة الوراثية. الخلايا الْجذعيّة الجنينية الإنسانية تطرح علاجًا لاستبدال النسيج المعطوب أو المفقود، إلا أنّ الطرق تثير جدلًا كثيرًا، وترتبط بكثير من الموضوعات الأخلاقية.

4-19 تكوين النّمط

حتى تتمايز الخلايا في المخلوقات متعددة الخلايا إلى أنواع الخلايا المناسبة، عليها أن تتلقى معلومات تتعلق بمواقعها في الجسم. ويبدو أن المخلوقات متعددة الخلايا جميعها تستخدم المعلومات المتعلقة بمواقعها في الجسم؛ لتحدد النّمط الأساسي لشكل الجسم، ومن ثم التخطيط الهيكلي للجسم البالغ. تؤدي هذه المعلومات الموقعية إلى تغييرات داخلية في النشاط الْجينيّ لكي تتبنى الخلايا في النهاية مصيرًا يتناسب مع موقعها في الجسم.

تكوين النّمط عمليةٌ ما زالت قيد البحث. وفي المراحل المتأخرة، قد تتضمن تشكل الأعضاء (سيتم الحديث عنها لاحقًا). خلال المراحل الأولى من التّكوين الْجنينيّ، يتم وضع المخطط المبدئي للجسم بناءً على محور المقدمة-المؤخرة (الرأس إلى الذيل A/P) وكذلك محور الظهر-البطن (الخلف إلى الأمام D/V).

لذا، فإنّ تكوين النّمط يتضمن عملية تؤخذ فيها الْخليّة المتناظرة شعاعيًا، ثم يفرض عليها محوران متعامدان لتحديد خطة الجسم الذي يكوّن في هذه الحالة تناظرًا ثنائي الجانب. يستخدم علماء التّكوين الْجنينيّ مصطلح **القطبية Polarity** لتوضيح اكتساب الاختلاف حول المحور في التراكيب قيد التّطوّر.

تُعَدُّ ذبابة الفاكهة *Drosophila melanogaster* أكثر الحيوانات التي تمت فيها دراسة التّحكم الْوراثيّ في تكوين النّمط المبكر. وكما ذُكِرَ سابقًا، فإنّ هناك تراتبية في التعبير الْجينيّ للدروسوفيلا، وتبدأ في الجينات الأمية المعبر عنها. ولفهم تفاصيل التفاعلات الجينية، علينا أنْ نراجع بشكل مختصر مراحل التطور في الدروسوفيلا.

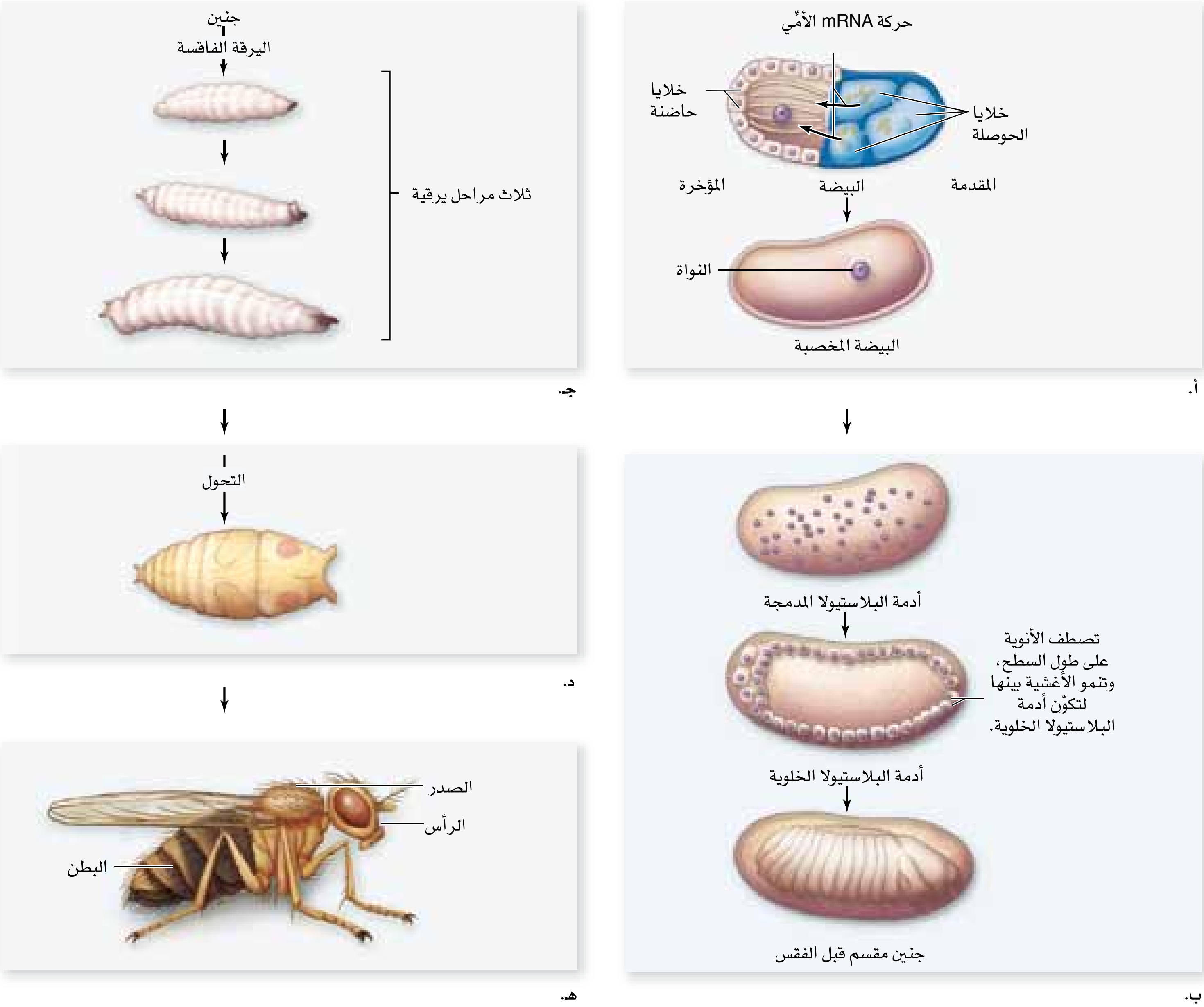
ينتج التّكوين الْجينيّ للدروسوفيلا يرقة مقسمة (ذات عقل)

تنتج الدروسوفيلا، وكثير من الحشرات الأخرى نوعين من الأجسام خلال تكوينها الْجنينيّ الأول، هو آلة أنبوبية متغذية تُسمّى **اليرقة Larva**، والثاني، عبارة عن الجسم البالغ الطائر، وهو جنسي جدًا، وله أرجل وأجنحة. المرور من شكل جسم إلى الآخر يطلق على **التحول Metamorphosis**، وهو يُعَدُّ تغيرًا جذريًا في التّكوين الْجنينيّ (الشكل 19-12). في هذا الفصل، سنركّز على العملية التي تبدأ من البيضة الْمُخصّبة إلى اليرقة، التي تُسمّى التّكوين الْجنينيّ *Embryogenesis*.

المساهمة الأمية قبل الإخصاب

إن تشكل حشرة مثل الدروسوفيلا يبدأ قبل الإخصاب، فمنذ تكوين البيضة، هناك **خلايا حاضنة Nurse Cells** متخصصة تساعد البيضة في أثناء نموها، وذلك بتمرير mRNA الأمي إلى البيضة النامية (الشكل 19-12أ).

بعد الإخصاب، تتمّ ترجمة mRNA الأمّي إلى بروتين يطلق شلالًا من التنشيط الْجنينيّ المتعاقب. ولا تبدأ الأنوية الْجنينيّة بالعمل (أي تدير استنساخًا جديدًا للجينات) إلا بعد عشرة انقسامات. لذا، فإنّ عمل الجينات الأمّية، وليست الزيجوتية هي التي تحدد المسار الاستهلالي للتكوين الْجنينيّ للدروسوفيلا.



الشكل 19–12

مسار التّكوين الْجنينيّ في ذبابة الفاكهة. المراحل الرّئيسة في التّكوين الْجنينيّ للدروسوفيلا تتضمن (أ) البيضة، (ب) أدمة البلاستيولا المدمجة (جـ) طور اليرقة (د) العذراء وانسلاخها لتصبح (هـ) البالغ الناضج جنسيًّا.

أحداث ما بعد الإخصاب

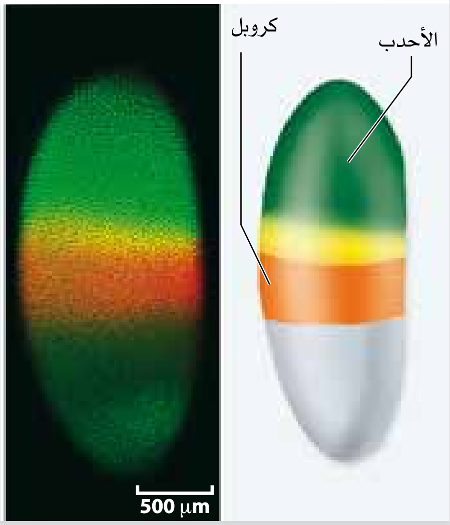
بعد الإخصاب، تحدث 12 جولة من الانقسامات النووية دون حدوث انقسامات سيتوبلازمية ما ينتج 4000 نواة تقريبًا في سيتوبلازم واحد. توجد الأنوية جميعها في **أدمة البلاستيولا المدمجة Syncytial blastoderm** (الشكل 19-12ب) التي تستطيع أنّ تتواصل فيما بينها، غير أنّ الأنوية الموجودة في مقاطع مختلفة من البيضة تواجه نواتج أمّية مختلفة.

وبمجرد أنّ توزع الأنوية نفسها بالتساوي على سطح أدمة البلاستيولا، تنشأ الأغشية فيما بينها لتكون **أدمة البلاستيولا الخلوية Cellular blastoderm**. الانطواءات الجنينية والنسيج الأولي يتطور بعد ذلك بمدة وجيزة من خلال عملية تشبه تلك الموجودة في التّكوين الْجنينيّ للفقريات. وخلال يوم من الإخصاب، يكوّن التّكوين الْجنينيّ جسمًا أنبوبيًّا مقسمًا مقدرًا له الخروج من الغُلُف الحامية المحيطة بالبيضة كيرقة.

يُكون تدرج تركيز المُشكِّلات المحور الأساسي لجسم الدروسوفيلا

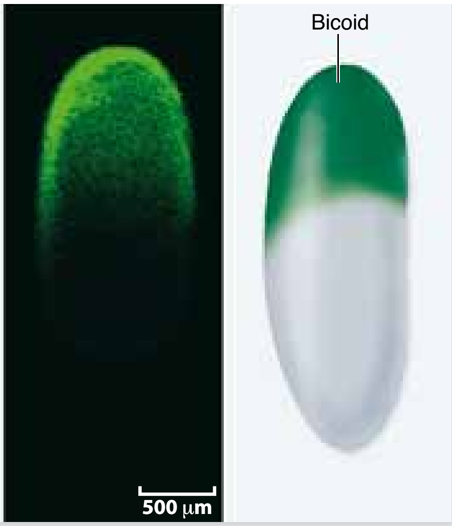
يتطلب تكوين النّمط في جنين الدروسوفيلا المبكر معلومات تموضع مشفرة في علامات يمكن قراءتها من قبل الْخليّة. استحق الباحثان كريستيان نوسلاين فولهارد وإيريك وايشاوس جائزة نوبل عام 1995 على اكتشاف هذا اللغز وحلّه، وهو موضح في (الشكل 19-13). نعلم الآن أنّ هناك مسارين جينيين يتحكمان في تأسيس قطبية مقدمة/مؤخرة، وظهري/بطني في الدروسوفيلا.

التحضير لعملية التقسيم



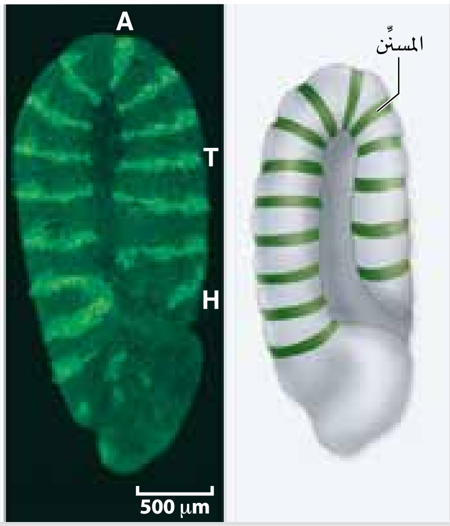
بعد ساعتين ونصف من الإخصاب، يقوم بروتين bicoid بتشغيل سلسلة من إشارات مقتضبة مما يُسمّى جينات الفجوة. ويقوم بروتين الفجوة بتقسيم الجين إلى قطع كبيرة. في هذه الصورة، ترتبط الأجسام المضادة المشعة مع بروتينات الفجوة من نوع كروبل (البرتقالي) والأحدب (الأخضر) لتجعل القطع مرئية، ومنطقة التداخل صفراء.

تأسيس القطبية في الجنين



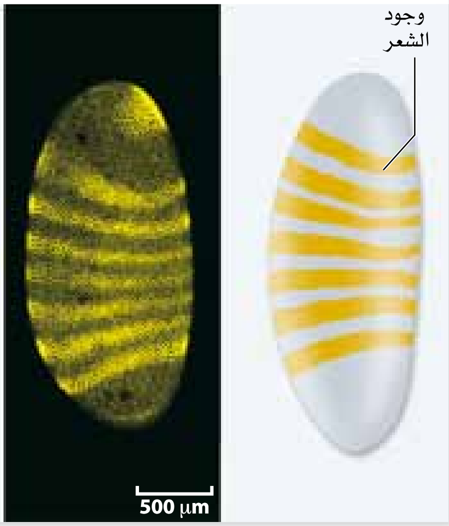
يطلق إخصاب البيضة عملية إنتاج بروتين bicoid من RNA الأمّي. ينتشر بروتين bicoid خلال البيضة ليشكل تدرج تركيز يحدد القطبية في الجنين، حيث يتطور الرأس والصدر في المنطقة ذات التركيز العالي (الأخضر المشع) بالأجسام المضادة التي ترتبط مع بروتين bicoid ليسمح برؤية تدرج التركيز.

تكوين القطع الجنينيّة



تحدث المرحلة النهائية من التقسيم عندما يقوم جين "قطبية القطعة" ويُسمّى المُسَنّن engrailed بتقسيم كلّ من المناطق الـ 7 إلى أنصاف لينتج 14 حجرة ضيقة. كلّ حجرة تناظر قطعة واحدة من الجسم الذي سيتكون. هناك 3 قطع للرأس (H، الأسفل لليمين) و3 قطع للصدر (T، الأعلى لليمين) و8 قطع بطنية (A، أعلى اليمين إلى أسفل اليسار)

تخطيط المناطق الأساسية



بعد نصف ساعة تقريبًا، تقوم جينات الفجوة بتشغيل جينات «قانون الزوج» التي يُعبّر عن كلّ منها بالخطوط السبعة. وهذا مبين لأحد الـ 7 «قانون الزوج» وهو وجود الشعر. بعض جينات قانون الزوج مطلوبة فقط في القطع المرقمة زوجيًّا، في حين الجينات الأخرى مطلوبة في القطع المرقمة فرديًّا.

الشكل 19–13

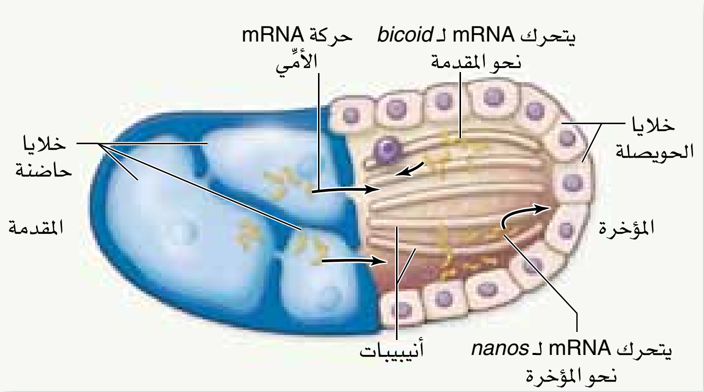
تنظيم الجسم في جنين مبكر للدروسوفيلا. في هذه الصور من المجهر المشع التي أخذها العالِمان كرستيان نسلين فولهارد وشون كارول، الحاصلان على جائزة نوبل عام 1995، نرى البيضة تمر في مراحل مبكرة من التّكوين الّجنينيّ، حيث يتم تأسيس نمط التقسيم في الجنين. ولقد أصبحت البروتينات في الصور إلى اليسار مرئية بعد أنْ ارتبطت مع أجسام مضادة مشعة خاصة ببروتينات معينة. الرسومات إلى اليمين تساعد على إيضاح ما يحدث في الصور.

محور الأمام والخلف

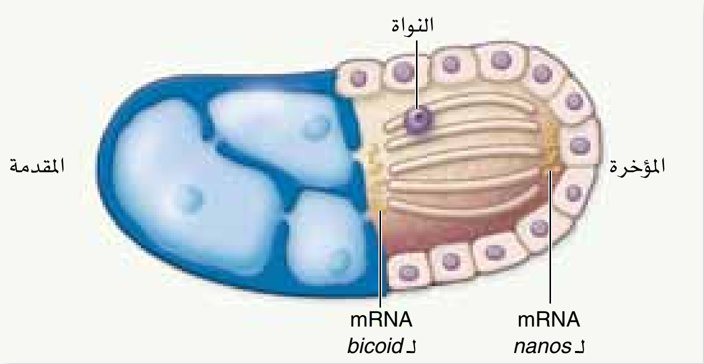
يبدأ تكوين محور مقدمة/ مؤخرة عند نضوج البيضة، وهو يعتمد على تدرج التركيز المتضاد لنوعين من البروتينات، هما: **البايكويد Bicoid والنانوس Nanos**. هذه البروتينات وتدرج تركيزها مؤسّسان بطريقة فريدة.

تقوم الخلايا الحاضنة في المبيض بإفراز mRNA لـ *Bicoid* و*Nanos* الأمّي في البيضة قيد النضج، حيث سيتوزعان عن طريق الأنيبيبات الدقيقة إلى الأقطاب المتقابلة في البيضة (الشكل 19-14أ). ويرجع التوزيع المتمايز لـ mRNA لاستخدامه بروتينات محركة مختلفة تقوم بنقل نوعي mRNA. يصبح mRNA لـ *Bicoid* مثبتًا في السيتوبلازم قرب طرف البيضة القريب من الخلايا الحاضنة، وهذا الطرف سوف يشكل مقدمة الجنين. أما mRNA لـ *Nanos* فسيتم تثبيته على الطرف المقابل للبيضة، الذي سوف يكون الطرف الخلفي للجنين. لذا، بعد انتهاء تخليق البيضة يكون mRNA لـ *Bicoid* و*Nanos* قد تمت مركزته بوصفه محددات سيتوبلازمية في البيضة المُخصّبة (الشكل 19-14 ب).

بعد الإخصاب، تبدأ ترجمة mRNA المثبت، ويبدأ انتشار البروتينات من مواقعها بإنشاء تدرج تركيز لكلّ بروتين: وتكون أعلى مستويات Bicoid في مقدمة الجنين في حين تكون أعلى مستويات Nanos في مؤخرة الجنين. ويمكن أنْ يُحدد تدرج تركيز الجزيئات الذائبة مصاير الخلايا على طول المحور، وتُسمّى البروتينات التي تعمل بهذه الطريقة، مثل Bicoid وNanos، **المُشَكّلات Morphogens**.



أ.

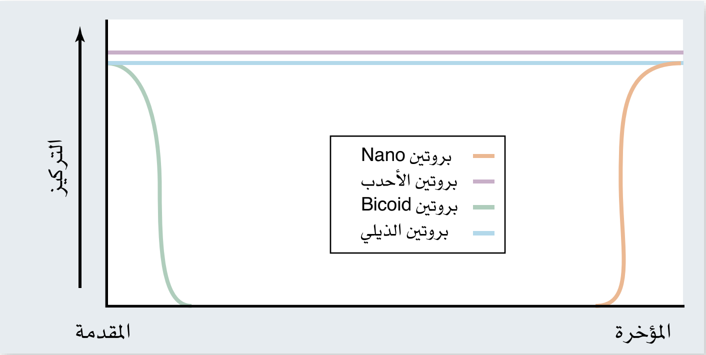


ب.

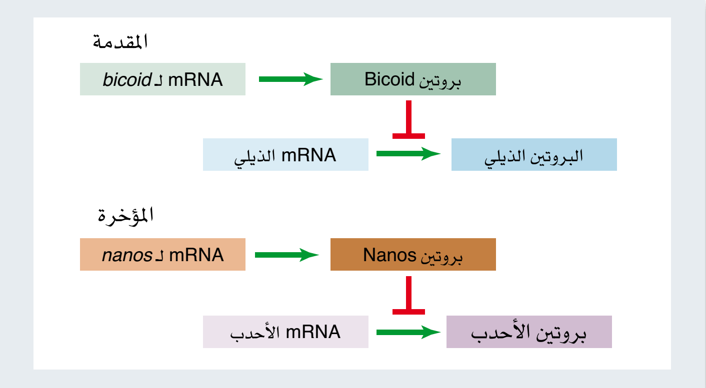
الشكل 19–14

تحديد محور المقدمة/ المؤخرة في الجنين I للدروسوفيلا. أ. تفرز الخلايا الحاضنة في المبيض mRNA أمِّي إلى سيتوبلازم البيضة. تدير مجموعة الأنيبيبات النّموّ والنضج في البيضة. تنتقل البروتينات المحركة على طول الأنيبيبات حاملة معها الجزيئات في طريقين. ينتقل mRNA لـ *Bicoid* إلى القطب في مقدمة البيضة، وينتقل mRNA لـ *Nanos* نحو مؤخرة البيضة.
ب. البيضة الناضجة، تظهر تموضع mRNA لـ *Bicoid* في قطب المقدمة. في حين تظهر mRNA لـ *Nanos* في قطب المؤخرة.

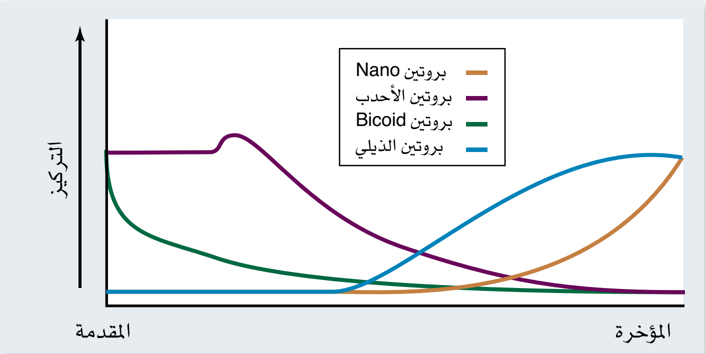
يتحكم Bicoid وNanos في ترجمة رسالتين أمِّيتين أخريين، هما: الحدباء *hunchback* والذيلية *caudal*. تُنشِّط **الحدباء Hunchback** الجينات الخاصة بتكوين التراكيب الأمامية، أما الذيلية *Caudal* فتنشط الجينات اللازمة لتكوين التراكيب الخلفية (البطنية). وتكون رسائل الحدباء والذيلية موزعة بشكل متساوٍ على طول البيضة (الشكل 19-15ب). كيف يتم تموضع البروتينات الناتجة من mRNAs؟



أ. mRNA البيضة



ب. بعد الإخصاب



جـ. بروتين الجنين في المراحل المبكرة

الشكل 19–15

تحديد محور المقدمة/ المؤخرة في جنين II للدروسوفيلا. أ. خلافًا لكلّ من *Bicoid* و *Nanos*، فإنّ الأحدب والذيل يوزعان mRNA التابع لهما خلال سيتوبلازم البيضة. ب. بعد الإخصاب، تتمّ ترجمة mRNA لـ *Bicoid* و *Nanos* إلى بروتين، لتتشكل تراكيز متضادة لكلّ بروتين. يرتبط Bicoid ويكبح ترجمة mRNA الذيلي (في مقدمة البيضة). يرتبط *Nanos* ويثبط ترجمة الأحدب mRNA (في مؤخرة البيضة). جـ. ترجمة mRNA الأحدب في مقدمة البيضة ستنشئ تدرج تركيز للأحدب الذي يناظر تركيز Bicoid. في حين تنشئ ترجمة mRNA الذيلي في منطقة المؤخرة للجنين تدرج تركيز ذيلي يناظر انحدار Nanos.

الجـواب، هـو أنّ بروتينـات Bicoid ترتبـط وتعمل على تثبيـط ترجمة mRNA الذيلـي. لـذا، فـإنّ البروتينـات الذيليـة تتـمّ ترجمتها فـي مناطـق المؤخرة من البيضـة، حيث لا يوجـد Bicoid. الـ 7 وبالمثل، فإنّ بروتينـات Nanos ترتبط وتمنع ترجمة mRNA الأحدب. نتيجة لذلك، يُترجم الأحدب في مقدمة البيضـة فقط (الشـكل 19-15 ج). لذا، وبعد مدة قصـيرة من الإخصاب، تتكون أربعة أشـكال من تـدرج التركيز فـي الجنيـن: أ. تـدرج المقدمة-المؤخـرة لبروتينات Bicoid ب. الأحـدب. جـ. تـدرج المؤخرة-المقدمـة لبروتينـات Nanos. د. الذيلي (الشكل 19-15 د).

المحور الظهري البطني

يتأسس محور الظهر-البطن في الدروسوفيلا بفعل نواتج الجين الظهري *dorsal*. ومرة أخرى، فإنّ العملية تبدأ في المبيض. عندما يتم وضع المستنسخات الأمِّية للجين الظهري في داخل البيضة، ولكن بخلاف *Bicoid* أو *Nanos*، فإنّ mRNA للجين الظهري لا يصبح غير متناظر التوزيع. فبدلًا من ذلك، هناك سلسلة من الخطوات اللازمة للجين الظهري حتى يقوم بوظيفته.

أولًا، تقوم نواة البيضة، التي تقع على أحد جوانب البيضة، بتصنيع mRNA لـ Gurken. بعد ذلك، يتراكم mRNA لـ *Gurken* على شكل هلالي بين النواة وغشاء البيضة على ذلك الجانب من البيضة (الشكل 19-16 أ). وهذه سوف تكون المنطقة الظهرية القادمة للجنين.

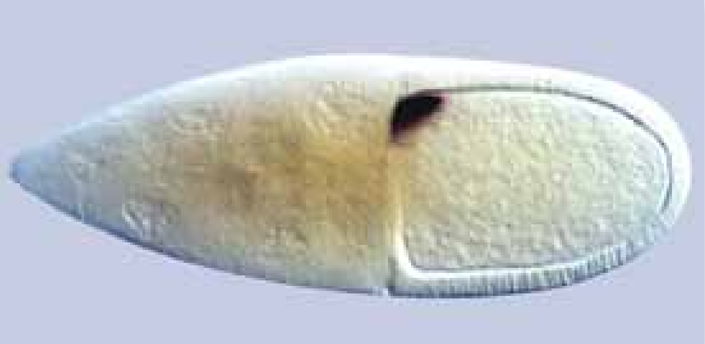
بروتينات Gurken هي جزيئات ذائبة تعمل في الإشارة الخلوية، وعندما تتمّ ترجمتها وإخراجها من البيضة، فإنها ترتبط مع مستقبلات على أغشية خلايا الحويصلة المحيطة بالبيضة (الشكل 19-16 ب). بعد ذلك، تتمايز الخلايا لتعطي الشكل الظهري. في هذه الأثناء، لا يتم إنتاج إشارة Gurken من الجانب الآخر للبيضة، وتقوم خلايا الحويصلة على الجانب الآخر من البيضة باتخاذ مصير شكل البطن في النهاية.

بعد الإخصاب، هناك جزيء إشارة يتم تنشيطه على السطح البطني للجنين من خلال سلسلة من الخطوات المعقدة. يرتبط جزيء الإشارة بعد ذلك مع مستقبلات على أغشية خلايا البطن الجنينية، ثم يُنَشِّطُ مسارات إشارات الترميز في تلك الخلايا. ينتج عن تنشيط تلك المسارات نقل انتقائي للبروتينات الظهرية (الموجودة في كلّ مكان) إلى أنوية البطن مشكلة تدرج تركيز على طول محور ظهري/بطني. تكون مستويات البروتين الظهري الأعلى في أنوية خلايا البطن (الشكل 19-16 ج).

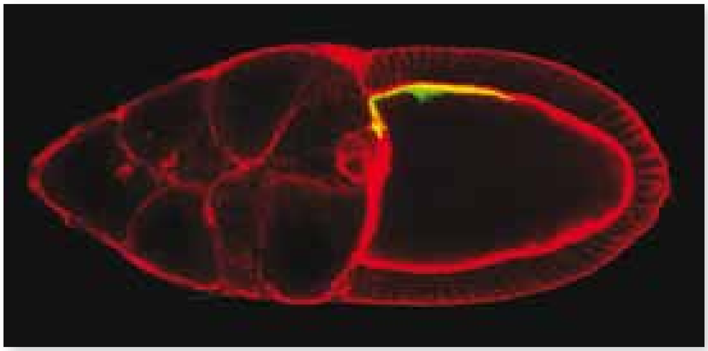
إن البروتينَ الظهري عاملُ استنساخ، وعند انتقاله إلى الأنوية، يُنَشِّطُ الجينات اللازمة لتطور التراكيب البطنية، وفي الوقت نفسه، بكبح الجينات التي تحدد التراكيب الظهرية. لذا، فإنّ نواتج جين الظهر تقوم بالنهاية بإدارة التّكوين الْجنينيّ للتراكيب البطنية.

(لاحظ أن كثيرًا من جينات الدروسوفيلا سميت بناء على الطفرات الظاهرية التي نتجت عن فقدان وظيفة ذلك الجين. إنّ فقدان الوظيفة الظاهرية تنتج أجنّة لها تراكيب ظهرية، وليس لها تراكيب بطنية).

على الرّغم من الاختلافات العميقة بين الآليات اللازمة، فإنّ العوامل الموحّدة التي تتحكم في تأسيس كلٍّ من مقدمة/ مؤخرة وظهري/ بطني في الدروسوفيلا هي *Bicoid*، *Nanos*، *Gurken* والظهري، وجميعها يتم التعبير عن جيناتها أميًّا. لذا، فإنّ قطبية الجنين القادم في كلتا الحالتين يتم وضعها في البيضة باستخدام المعلومات القادمة من جينوم الأم.



أ.



ب.

جـ.

الشكل 19-16

تحديد المحور الظهري/ البطني في أجنّة الدروسوفيلا. أ. mRNA لـ Gurken (الصبغة الدّكناء) يتركز في المنطقة ما بين النواة (غير ظاهرة) والسطح الأمامي الظهري في البيضة. **ب.** في البيضة الأكثر نضجًا، يتم إفراز بروتين Gurken (الصبغة الصفراء) من السطح الأمامي الظهري للبيضة، ليشكل تدرج تركيز على طول السطح الظهري للبيضة. بعد ذلك، يرتبط Gurken مع مستقبلات على خلايا الحويصلة. يسمح الصبغ المزدوج بأكتين (الأحمر) برؤية الحدود الخلوية للبيضة، والخلايا الحاضنة وخلايا الحويصلة. **جـ.** للحصول على هذه الصور؛ تم قطع مرحلة أدمة البلاستيولا الخلوية الجنينية عرضيًّا؛ بغية رؤية أنوية الخلايا حول محيط الجنين. البروتين الظهري (الصبغة الداكنة) يتموضع في الأنوية الموجودة على السطح البطني لأدمة البلاستيولا في الجنين البري (اليسار). الطفرة (الظهري) إلى اليمين لا يشكل تراكيب بطنية، والظهري غير موجود في الأنوية البطنية لهذا الجنين.

تبسط المناقشة السابقة الأحداث، ولكن الخطوط الرّئيسة واضحة: فالقطبية تتأسس بإنشاء المشكّلات لتدرج تركيز في الجنين بناء على معلومات أمّية في البيضة. هذه التدرجات تقود التعبير الْجينيّ الذي سيحدد نمط الجنين. إن الاعتماد على تراتبية الجينات المنظمة هو الصفة الموحدة للتكوين الْجنينيّ.

تنتج خطة الجسم بتنشيط متعاقب للجينات

لنرجع الآن إلى عملية تكوين النّمط في الدروسوفيلا على طول محور المقدمة/ المؤخرة. يتم إنجاز تحديد التراكيب بتنشيط متعاقب لثلاث مجموعات من **جينات التقسيم Segmentation genes**. تنشئ هذه الجينات التقسيم المميز لجسم الذبابة، الذي يتكون من ثلاثة أجزاء مدمجة في الرأس، وثلاث قطع صدرية، وثماني قطع بطنية (الشكل 19-12 هـ).

في البداية، يقوم Bicoid بفرض تأثيره العميق على تنظيم الجنين من خلال تنشيط الاستنساخ والترجمة لـ mRNA الأحدب (وهو أول mRNA يتم استنساخه بعد الإخصاب). الأحدبُ عضوٌ في مجموعة مكونة من تسعة جينات تُسمّى **جينات الفجوة Gap genes**. تخطِّطُ هذه الجينات التقسيمات الأولية على طول محور المقدمة/ المؤخرة (انظر الشكل 19-13).

تشفر جينات الفجوة جميعها لعوامل استنساخ، التي بدورها تنشط التعبير الْجينيّ لثمانية أو أكثر من جينات **قانون - الأزواج Pair – rule genes**. كلّ جين من جينات قانون الأزواج، مثل وجود الشعر *hairy*، تنتج سبعة أشرطة مميزة من البروتينات، التي تظهر كخطوط عندما تُشاهد عن طريق المواد المشعة (انظر الشكل 19-13). تقسم هذه الأشرطة مناطق الفجوة الواسعة، وتضع حدودًا تقسم الجنين إلى سبع مناطق. وعند حدوث طفرة في أحد جينات قانون الأزواج، فإنها تُغَيِّرُ القطع بشكل متناوب، أي تغير واحدة، وتقفز عن الأخرى.

جينات قانون الأزواج جميعها تشفر أيضًا لعوامل استنساخ، وهي بدورها تنظم تعبير بعضها كما تنظم تعبير تسعة أو أكثر من **جينات قطبية القطعة Segment polarity genes**. يتم التعبير عن كلًّا من جينات قطبية القطعة في 14 شريطًا متميزًا من الخلايا، التي تقسم كلًّا من المناطق السبع التي حددتها جينات قانون الأزواج (انظر الشكل 19-13). فعلى سبيل المثال، جين المسنَّن *engrailed* يقسم كلاًّ من المناطق السبعة التي أسسها جين وجود الشعر إلى حجرات أمامية وخلفية. تشفر جينات قطبية القطعة لبروتينات تعمل في الإشارات الخلوية- الخلوية. لذا، فإنها تعمل في الأحداث التحفيزية الحثية التي تحدث بعد أنْ تقسم أدمة البلاستيولا المدمجة إلى خلايا لكي تثبت المصاير الأمامية والخلفية للخلايا داخل كلّ قطعة.

وباختصار، خلال ثلاث ساعات بعد الإخصاب، يحول نشاط جينات التقسيم المنسق التدرجات الواسعة في الجنين المبكّر إلى تراكيب دورية قِطَعية لها قطبية مقدمة/ مؤخرة وظهري/ بطني. يعتمد تنشيط الجينات القطعية على الانتشار الحر للمشكِّلات الأمّية، الذي يكون ممكنًا فقط في أدمة البلاستيولا المدمجة في الجنين المبكر للدروسوفيلا.

تظهر هُوية القطع بفعل الجينات المتجانسة

بعد وضع خطة الجسم الأساسية، فإنّ الخطوة الآتية هي إعطاء هوية لقطع الجنين. لقد زودتنا مجموعة من طفرات الدروسوفيلا المثيرة للاهتمام بمعلومات أولية لفهم تخليق هوية القطعة.

في هذه الطفرات، يبدو أنّ القطعة قد غيرت هويتها؛ أي أصبح لديها خصائص قطعة مختلفة. في الذباب البري، يبرز زوج من الأرجل من كلّ قطعة من قطع الصدر الثلاث. ولكن القطعة الصدرية الثانية يبرز منها زوج من الأجنحة. إن حدوث طفرة في الجين ثنائي الصدر الفائق *Ultrabithroax* يؤدي إلى ظهور زوج إضافي من الأجنحة كما لو أن للذبابة زوجين من القطعة الثانية من الصدر (الشكل 19-17). والأكثر غرابة هو طفرة قرن الاستشعار والأقدام *Antennapedia*، التي تجعل الأرجل تنمو من الرأس بدلًا من قرن الاستشعار.

لذا، فإنّ هذه الطفرات تؤدي إلى ظهور أعضاء طبيعية، ولكن في المكان غير الصحيح. يُسمّى هذا النوع الطفرات المتجانسة *Homeotic mutants* لأن العضو المتحول يشبه الأصلي. وتُسمّى الجينات التي تحدث فيها هذه الطفرات **الجينات المتجانسة Homeotic genes**.

معقدات الجين المتجانس

في بداية الخمسينيّات، اكتشف عالِمُ الوراثة الحائز على جائزة نوبل إدوارد لويس جينات متجانسة عدة، من ضمنها ثنائي الصدر الفائق، الذي يوجد على الكروموسوم الثالث لذبابة الدروسوفيلا وضمن مجموعة تُسمّى **معقد ثنائي الصدر Bithorax complex**. إن حدوث طفرات في تلك الجينات يؤثر في قطع الصدر والبطن. لقد استنتج لويس أنّ جينات معقد ثنائي الصدر تتحكم في التّكوين الْجنينيّ لأجزاء الجسم في الجزء الخلفي من الصدر، وأجزاء البطن كلّه.

ومن المدهش أنْ نرى ترتيب الجينات في معقد ثنائي الصدر يحاكي ترتيب القطع التي يتحكم فيها، وكأنه يتم تنشيط الجينات بشكل متسلسل. فالجينات الموجودة في بداية المجموعة تتحكم في التّكوين الْجنينيّ للصدر؛ أما الجينات الموجودة في منتصف المجموعة، فتتحكم في مقدمة البطن، والجينات في آخر المجموعة تؤثر في الطرف الخلفي من البطن.

هناك مجموعة ثانية من الجينات المتجانسة، تُسمّى **معقد قرون الاستشعار والأقدام Antennapedia complex**، الذي اكتشف عام 1980 عن طريق

الشكل 19-17.

طفرات الجينات المتجانسة. ثلاث طفرات منفصلة في معقد ثنائي الصدر تجعل هذه الذبابة تكوِّن قطعة صدرية ثانية إضافية، تصاحبها الأجنحة.

توماس كوفمان. ويتحكم معقد الاستشعار والأقدام في الطرف الأمامي للذبابة، وترتيب الجينات في هذا المعقد يقابل ترتيب القطع التي يتحكم فيها (الشكل 18-19 أ).

الصندوق المتجانس

لقد تم اكتشاف العلاقة المذهلة بعد استنتساخ وتحديد تعاقب جيني ثنائي الصدر وقرن الاستشعار. تحتوي هذه الجينات على سلسلة محافظة من 180 قاعدة نيكلوتيدية، وتشفّر لستين حمضًا أمينيًّا تشكل منطقة ارتباط بـ DNA. وبسبب وجود هذه المنطقة في كثير من الجينات المتجانسة سميت المنطقةَ المتجانسةَ *Homeodomain*، ويُسمّى DNA الذي يشفِّر لها **الصندوق المتجانس** ***Homeobox***. لذا، فإنّ مصطلح، **جين هوكس *Hox gene*** يشير إلى الجين الذي يحتوي على الصندوق المتجانس الذي يحدد هوية أجزاء الجسم. تعمل هذه الجينات بوصفها عوامل استنساخ ترتبط مع DNA مستخدمة منطقة الصندوق المتجانس.

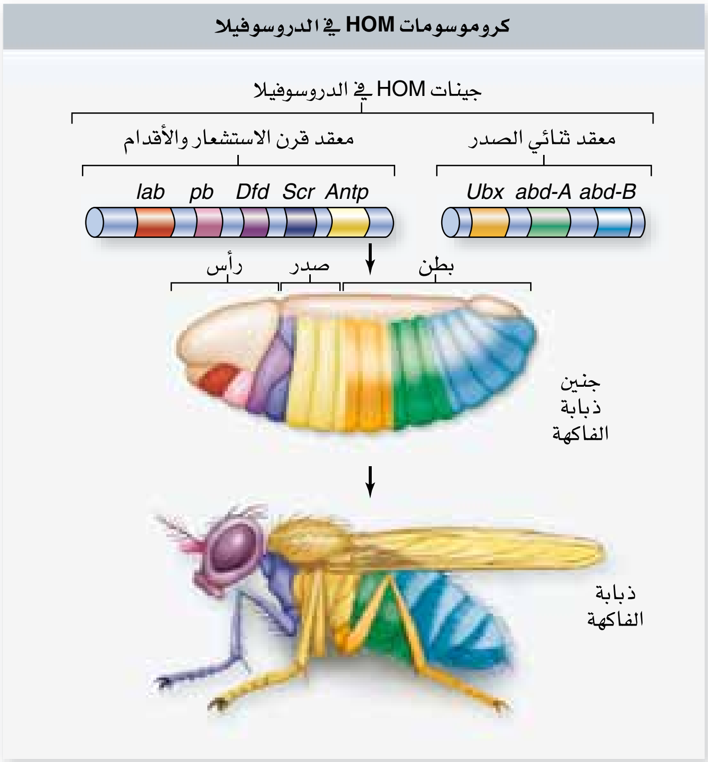
من الواضح أنّ الصندوق المتجانس يميز أجزاءً من الجينوم المنقطعة لتكوين النّمط. أما الكيفية التي يقوم بها جين *Hox* فما زالت موضع بحث. ويعتقد العلماء أنّ الهدف الأكبر لوظيفة جين *Hox* يجب أنْ يكون مجموعة الجينات التي تتحكم في تصرف الْخليّة المتعلق بالتّكوين الْجنينيّ للأعضاء.

تطور الجينات التي تحتوي على الصندوق المتجانس

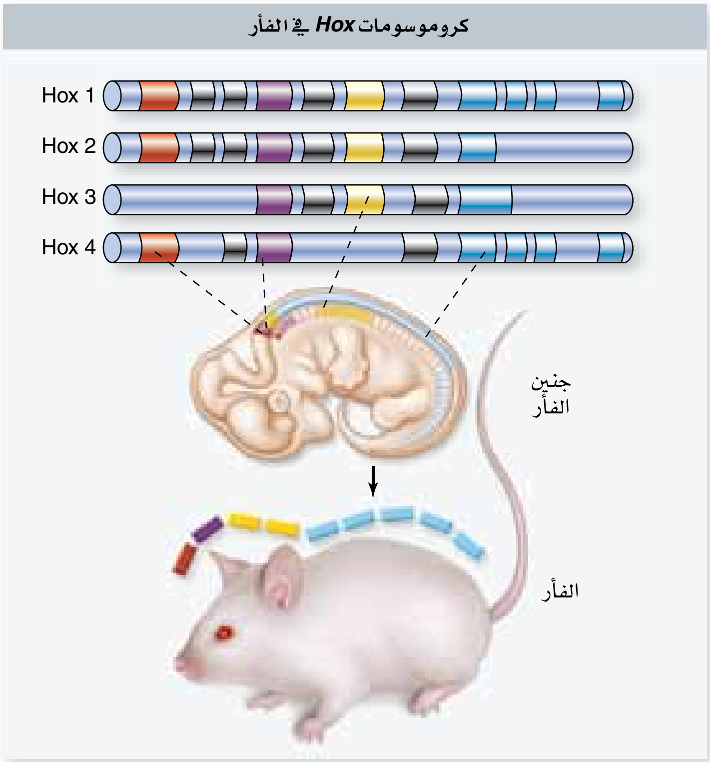
تم تخصيص عدد كبير من الأبحاث لتحليل مجاميع معقدات جين *Hox* في المخلوقات الأخرى. و قد أدت هذه الأبحاث إلى نظرة متماسكة عن تطور الجينات المتجانسة.

ومن الواضح الآن أنّ الجين ثنائي الصدر، وجين قرن الاستشعار التابعين للدروسوفيلا يمثلان جزأين لمجموعة واحدة من الجينات. وكما هو موجود في الدروسوفيلا، فإنّ التوزيع المكاني لمناطق التعبير عن جين *Hox* يرتبط مع ترتيب الجينات على الكروموسوم (الشكل 19-18 ب). إن وجود أربع مجموعات *Hox* في الفقريات ينظر إليه عدد كبير من العلماء على أنه دليل على حدوث عمليتي تضاعف لكامل الجينوم قد حدثتا في سلالة الفقريات.

أبرزت هذه الفكرة موضوعًا يتعلق بالوقت الذي نشأت فيه المجموعة الأصلية. وللإجابة عن هذا التساؤل، توجه الباحثون لدراسة مخلوقات أكثر بدائية، مثل السهيم *Amphioxus* (يُسمّى الآن *Branchiostoma*)، وهو حبلي (انظر الفصل 35). إنّ اكتشاف وجود مجموعة واحدة من جينات *Hox* في السهيم *Amphioxus* يشير ضمنيًّا إلى حدوث عمليتي تضاعف في سلالة الفقريات بصورة مؤكدة، على



أ.



ب.

الشكل 19-18

مقارنة مجموعات الجين المتجانس في ذبابة الفاكهة *Drosophila melanogaster* مع الفأر *Mus musculus*. أ. الجينات المتجانسة لذبابة الفاكهة. تُسمّى معقد الجين المتجانس أو معقد HOM. تُجمع الجينات في مجموعتين: معقد قرن الاستشعار والأقدام (المقدمة) ومعقد ثنائي الصدر (المؤخرة). ب. جينات *HOM* في الدروسوفيلا وجينات *Hox* في الفأر بينها صلة قرابة، وتعمل على التّحكم في التّمايز في مناطق أجزاء الجسم في كلا الحيوانين. توجد هذه الجينات في كروموسوم واحد في الذبابة، وتوجد على أربعة كروموسومات منفصلة في الثّدييّات. في هذا الرسم، الجينات لها لون محدد يطابق أجزاء الجسم على طول محور المقدمة/ المؤخرة الذي يتم التعبير عنها في داخله. لاحظ أنّ ترتيب الجينات على طول الكروموسوم أو الكروموسومات يحاكي أنماطها في التعبير في الجنين وفي تراكيب الذباب البالغ.

الأقل في مجموعة *Hox*. ونظرًا لوجود مجموعة وحيدة في المفصليات، فإنّ هذا الاكتشاف يشير ضمنيًّا إلى أنّ السلف المشترك للحيوانات جميعها التي لديها تناظر جانبي لديه مجموعة واحدة من جين *Hox*.

إنّ الخطوةَ المنطقيةَ الآتية هي دراسةُ جين *Hox* في الحيوانات الدنيا: اللواسع المتناظرة شعاعيًّا، مثل *Hydra* (انظر الفصل الـ 33). حتى الآن، وجدت جينات *Hox* في كثير من أنواع اللواسع، وتقترح تحاليل سلاسل DNA الحديثة أنّ جينات *Hox* في اللواسع منظمة أيضًا في مجموعات. لذا، فإنّ ظهور مجموعة *Hox* سلفية، كان على الأرجح قد سبق التفرع الذي حدث بين التناظرين؛ الشعاعي والجانبي الذي حدث في أثناء تطور الحيوانات.

يقع تكوين النّمط في النّباتات تحت التّحكم الْوراثيّ أيضًا

لقد حدث الانفصال التطوري بين النّباتات والحيوانات منذ 1.6 بليون سنة خلت، وذلك قبل أنْ تتكون عديدات الخلايا. وهذا يعني أنّ التعدد الخلوي قد تطور باستقلال في النّباتات والحيوانات. وبسبب النشاط المرستيمي، فإنّ وحدات أخرى يمكن إضافتها إلى أجسام النّباتات خلال حياتها. إضافة إلى ذلك، فإنّ أزهار النّباتات والجذور لديها تنظيم شعاعي مقارنة بالتناظر الجانبي لمعظم الحيوانات. لهذا، فإننا نتوقع أنْ يكون التّحكم الْوراثيّ في تكوين النّمط في النّباتات يختلف بشكل أساسي عنه في الحيوانات.

وعلى الرغم من احتواء النّباتات على جينات *Hox*، فإنها لا تحتوي على معقدات جينات Hox شبيهة بتلك التي تحدد هوية منطقة التراكيب قيد التطور في الحيوانات. وبدلًا من ذلك، يُظهر أن عائلة الجين المتجانس السائدة في النّباتات أنها جينات **صندوق مادس MADS-box**.

جينات صندوق MADS هي عائلةُ منظمات استنساخ موجودة في معظم المخلوقات حقيقيات النوى، بما فيها النّباتات، والحيوانات، والفطريات. صندوق مادس منطقةُ ربط مع DNA وبلمرة مزدوجة، وقد سميت نسبة إلى الجينات الخمسة الأُوَل التي اكتشفت في هذه المنطقة. وجد عدد قليل من جينات صندوق مادس في الحيوانات، وهي تعمل على التّحكم في تكاثر الخلايا، وفي التعبير الْجينيّ المحدد بالنسيج في مرحلة ما بعد الانقسام المتساوي في الخلايا العضلية. ولا يظهر وجود دور لها في تشكيل النّمط في أجنّة الحيوانات.

في المقابل، زادت أعداد **جينات** Hox-MADS بشكل كبير، وتنوعت وظائفها في أثناء تطور نباتات اليابسة، فهناك أكثر من 100 جين صندوق مادس في جينوم رشاد الجدران *Arabidopsis*. يسود جين *Hox* عملية التّحكم في التّكوين الْجنينيّ في النّباتات الزهرية، فهو ينظم عملية الانتقال من النّموّ الخضري إلى النّموّ التكاثري، والتّكوين الْجنينيّ في الجذر، وهوية أعضاء الزهرة.

على الرّغم من اختلافها عن مجموعة جينات *Hox* في الحيوانات، فإن عوامل الاستنساخ التي تحتوي على مناطق متجانسة في النّباتات لها وظائف تكوين جنينية مهمة. أحد الأمثلة على ذلك، عائلة الصندوق المتجانس شبيه العقدة *(Knox)* *Knotted like homeobox* وهي منظمات مهمة في عملية التّكوين الْجنينيّ للبراعم القمية من المرستيم في النّباتات البذرية وغير البذرية. تؤدي الطفرات في جين Hox إلى ظهور أشكال مختلفة من الأوراق والبتلات، وهذا يقترح أن هذه الجينات تؤدي دورًا مهمًّا في تكوين الورقة.

يتطلب تكوين الأعضاء في الحيوانات تعبيرًا متناسقًا من قِبَل جينات مرتبة طبقيًّا. يحدد تدرج تركيز المُشَكِّلات في الدروسوفيلا مِحوَرَي المقدمة/ المؤخرة والظهري/ البطني، ثم يؤدي إلى تنشيط متعاقب لجينات التقسيم التي تُقَسِّم الجنين الى قطع متقدمة وأكثر تحديدًا. تعمل الجينات المتجانسة على تزويد قِطع بهويتها. تُسمَى الجينات التي لديها مناطق ربط DNA متجانسة، جينات *Hox* (مشتقة من *homeobox gene*)، وهي منظمة في مجموعات. تغير النّباتات أيضًا التعبير الْجينيّ من أجل التّحكم في التّكوين الْجنينيّ، ولكنها تستخدم أطقم جينات مختلفة تُسمَى جينات صندوق MADS.

5-19 التّشكّل

في نهاية التّفلّج، يكون جنين الدروسوفيلا ما زال بسيط التركيب: يشمل آلافًا عدة من الخلايا المتطابقة التي تمثل طبقة وحيدة تحيط بمنطقة المُحِّ الرّئيسة. ثم تأتي الخطوة الثانية في التّكوين الْجنينيّ، وهي التّشكّل **Morphogenesis** - توليد شكل مرتب من التركيب.

ينتج التّشكّل من تغير في تركيب الْخليّة وتصرفها. تنظم الحيوانات العمليات الآتية لكي تحقق التّشكّل:

- عدد انقسام الْخليّة وتوقيته وتوجيهه.
- نموّ الْخليّة واتساعها.
- تغيرات في شكل الْخليّة.
- هجرة الْخليّة.
- موت الْخليّة.

هناك اختلافات أساسية بين النّباتات والحيوانات، وهي أنّ لدى الخلايا الحيوانية سطوحًا مرنة، وتستطيع أنْ تتحرك، أما خلايا النّباتات فغير قادرة على الحركة ومحاطة بجدار سليلوزي صلب. فكل خلية في النبات توضع في موقع ثابت، عندما تتخلق. لذا، تستطيع الخلايا الحيوانية استخدام هجرة الْخليّة بشكل مكثف في أثناء التّكوين الْجنينيّ، في حين تستخدم النّباتات الآليات الآربع الأخرى، ولكنها تفتقر إلى هجرة الْخليّة. سوف نستعرض أولًا التغيرات في التّشكّل التي تحدث في الحيوانات، ثم ننتقل إلى النّباتات.

قد يؤدي انقسام الْخليّة في أثناء التّكوين الْجنينيّ إلى انقسام سيتوبلازمي غير متساوٍ

يحدد اتجاه الخيوط المغزلية مستوى الانقسام الخلوي في حقيقيات النوى. وهذا يعتمد على التنسيق بين الأنيبيبات والبروتينات المحركة التي تحدد مواقع الخيوط المغزلية في الْخليّة (انظر الفصل الـ 10). فإذا كانت الخيوط المغزلية مركزية الموقع في الْخليّة المنقسمة، فستنتج خليتان بنويتين متساويتين في الحجم. وإذا كانت الخيوط المغزلية مبتعدة نحو أحد الجانبين، فستنتج خلية بنويتين كبيرة، وصغيرة.

تُحدَّد الاختلافات الكبيرة بين تفلجات الأجنة الحيوانية عن طريق الاختلافات في مواضع الخيوط المغزلية. وفي كثير من الأحيان، يكون مصير الْخليّة محددًا بموضعها عند تفلج الجنين. فمثلًا، في مرحلة ما قبل انزراع الأجنة الثّديّة، تتمايز الخلايا الخارجية لتصبح خلايا الإكتوديرم الغذائي، التي ستكوِّن التراكيب الجنينية الخارجية فقط (جزء من المشيمة مثلًا). في المقابل، ينشأ الجنين من كتلة الخلايا الداخلية، وهي الخلايا التي توجد في داخل الجنين، كما يشير الاسم.

تغير الخلايا شكلها وحجمها عند الشروع في التّشكّل

يكون التّمايز في الحيوانات مصاحبًا لتغيرات جذرية في حجم الْخليّة وشكلها. فمثلًا، الخلايا العصبية الكبيرة التي تربط بين الحبل الشوكي وعضلة أخمص القدم تطور زائدة طويلة تدعى المحور *Axon* يمتد على طول هذه المسافة، ويحتوي على أنيبيبات تُستخدم بوصفها مسارات للبروتينات المحركة التي تنقل المواد على طول المحور.

مثال آخر، خلايا العضلات التي تبدأ بوصفها خلايا مولدة للعضلات *Myoblasts* وهي خلايا عضلية مُمَهدة غير متمايزة. تتحول هذه الخلايا في النهاية إلى ليفات عضلية *Muscle fibers* كبيرة متعددة النوى تشكل العضلات الهيكلية. وتبدأ تلك التغيرات بتعبير جين *MyoD1* الذي يشفر لعامل استنساخ يرتبط مع محفزات جينات محدد لمصير العضلات من أجل استهلال تلك التغيرات.

موت الْخليّة المبرمج جزء ضروري من التّكوين الْجنينيّ

ليست الخلايا المُنتجة في أثناء التّكوين الْجنينيّ جميعها يكون مصيرها الحياة. فمثلًا، تكون لدى أصابع جنين الإنسان في المراحل الأولى أغشيةٌ. تموت الخلايا التي تُكوِّن هذه الأغشية في مراحل لاحقة من التّشكّل. ومثال آخر، فإنّ أجنّة الفقريات تنتج خلايا عصبية بأعداد كبيرة؛ لكي تضمن تكوّن نقاط اتصال عصبي، إلا أنّ أكثر من نصف تلك الخلايا العصبية لا تشكل نقاط اتصال، وتموت بطريقة منظمة في أثناء تطور الجهاز العصبي.

وخلافًا للموت المفاجئ الناتج عن جرح، فإنّ موت هذه الخلايا يكون مخططًا له-ومطلوبًا بالتأكيد- من أجل تكوين جنيني، وتشكّل مناسبين. الخلايا التي تموت بسبب جرح معين تنتفخ عادة، ثم تنفجر، وتُخرج مكوناتها إلى السائل خارج الخلايا. يُسمّى هذا النوع من **الموت النَّخَر Necrosis**. وبالمقارنة، فإنّ الموت المبرمج يؤدي إلى انكماش الْخليّة في عملية تُسمّى **الموت المبرمج Apoptosis**، ويعني حرفيًّا «السقوط بعيدًا». وتقوم الخلايا المجاورة بتناول مكوناتها.

التّحكم الْجينيّ في الموت المبرمج

يحدث الموت المبرمج عند تنشيط «برنامج الموت». ويظهر أنّ خلايا الحيوانات جميعها تحتوي على مثل هذا البرنامج. في *C. elegans* تموت دائمًا الـ131 خلية نفسها بشكل متكرر، ويمكن التنبؤ به عند التّكوين الْجنينيّ.

أظهر العمل مع *C. elegans* أن هناك ثلاثة جينات أساسية لهذه العملية: اثنان (هما *ced-3* و *ced-4*) يفعّلان برنامج الموت؛ وإذا تم تطفير أيّ منهما، فإنّ الخلايا الـ 131 لا تموت، بل تستمر، وتقوم بدلًا من ذلك بإنتاج النسيج العصبي وأنسجة أخرى. ويقوم الجين الثالث (*ced-9*) بكبح برنامج الموت الذي يشفَّر من قبل الجينين الآخرين. خلايا جنين *C. elegans* الألف وتسعون جميعها تموت في طفرة *ced-9*. وفي حالة الطفرة الثنائية *ced-9/ced-3* فإنّ الألف والتسعين خلية جميعها تعيش، ما يدل على أنّ *ced-9* يثبط موت الْخليّة، وذلك بالعمل قبل *ced-3* في مسار الموت المبرمج (الشكل 19-19أ).

ويظهر أنّ المحافظة على آلية الموت المبرمج تمّت خلال عملية تطور الحيوانات. يشبه جين *Apaf1* في الخلايا العصبية في الإنسان *ced-4* في *C.elegans* وينشط برنامج الموت، وإنّ جين *bcl-2* في الإنسان يعمل مثل *ced-9* ليثبط الموت المبرمج. وإذا نُقلت نسخة من *bcl-2* من الإنسان إلى الدّودة الْخيطيّة التي يوجد بها جين *ced-9* معطوبًا، فإنّ *bcl-2* يثبط برنامج موت الْخليّة الذي يقوم به *ced-3* و *ced-4*.

آلية الموت المبرمج

إنّ ناتج جين *ced-4* في *C. elegans* هو أنزيم محلل للبروتين الذي يحفز ناتج *ced-3* وهو أيضًا أنزيم محلل للبروتين. سُمي *Apaf1* في الإنسان بحسب دوره: عامل منشط أنزيم محلل البروتين للموت المبرمج *Apoptotic protease activating factor* (*Apaf1*). ويقوم بتنشيط اثنين من محللات البروتين، وهما كاسبيزان ولهما وظيفتان مثل محلل البروتين *Ced-3* في *C. elegans* (الشكل 19-19 ب). عند تنشيط أنزيم محلل البروتين النهائي، يقوم بتحطيم التراكيب الخلوية المهمة مثل الهيكل الخلوي والصفيحة النووية، ما يؤدي إلى تجزئة الْخليّة.

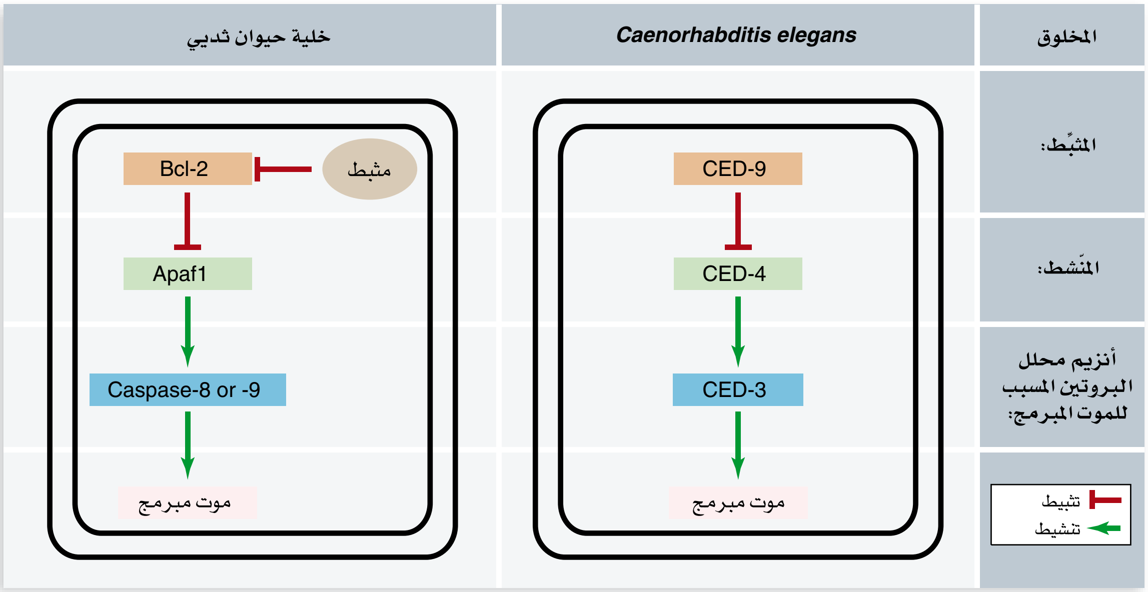
إنّ وظيفة Ced-9/Bcl-2 تثبيط هذا البرنامج، وهي تثبّط عمل أنزيم محلل البروتين النشط بصورة مُحدَّدة، فتمنع تنشيط أنزيم محلل البروتين المدمر. ومن ثم، فإنّ العملية كلّها يتم التحكّم فيها من قبل مثبِّط لبرنامج الموت.

هناك إشارات داخلية وخارجية تتحكم في حالة المثبطات Ced-9/Bcl-2. فمثلًا، في الجهاز العصبي للإنسان، لدى الخلايا العصبية مثبِّط سيتوبلازمي لـ Bcl-2 يسمح لعملية موت الْخليّة بأنْ تتم (الشكل 19-19 ب). بوجود عامل النّموّ العصبي، يؤدي مسار توصيل الإشارات إلى إلغاء نشاط المثبِّط السيتوبلازمي، ويسمح لـ Bcl-2 بمنع موت الْخليّة المبرمج، وببقاء الْخليّة العصبية.

توصل هجرة الْخليّة الخلايا الصحيحة إلى أماكنها الصحيحة

تُعَدُّ هجرة الخلايا من الأمور المهمة لكثير من مراحل التّكوين الْجنينيّ للحيوان. وتقتضي الهجرة أنْ يكون هناك التصاق وفكّ الالتصاق. فالالتصاق يعمل على «جرِّ» الْخليّة، ولكن على الخلايا أنْ تفقد هذا الالتصاق؛ لتتمكن من مغادرة الموقع.

تتطلب حركة الْخليّة أيضًا تفاعلًا بين الْخليّة والأساس، وإنّ الحشوة خارج الخلوية قد تتحكم في مدى هجرة الخلايا وطريقها. إنّ الفكرة الأساسية لحركة الخلايا المتعلقة بالتّشكّل الْجنينيّ هي التغير في درجة التصاق الْخليّة الذي يعتمد على التغير في مكونات الجزيئات الكبيرة في غشاء الْخليّة أو في الحشوة خارج الخلوية، لكن تفاعل الْخليّة مع خلية أخرى يتوسطه غالبًا مركبات كادهرين Cadherins وإن ارتباط الْخليّة يتطلّب عادة تفاعل إنتجرين (المكامل) Integrins مع الحشوة خارج الخلوية.



أ.   ب.

الشكل 19–19

مسار موت الْخليّة المبرمج. موت الْخليّة المبرمج ضروري للتكوين الْجنينيّ الطّبيعيّ في الحيوانات جميعها. أ. في الدّودة الْخيطيّة قيد التّكوين، مثلًا، يشفر جينا *ced-4* و*ced-3* بروتينات تسبب موت الْخليّة المبرمج لـ 131 خلية معينة. في الخلايا الناجية الأخرى في الدّودة الْخيطيّة قيد التّكوين، يثبّط ناتج جين ثالث، وهو *ced-9* الموتَ المبرمجَ المشفّر من قبل *ced-3* و *ced-4*. ب. الجينات العاملة في الموت المبرمج في الثّدييّات المشابهة لتلك الموجودة عند *C. elegans* هي *bcl-2* (شبيه *ced-9*)، و *Apafl* (شبيه *ced-4*) *caspase-8* أو*9-* (شبيه *ced-3*). وفي غياب أي عامل بقاء، يتم تثبيط Bcl-2 ويحدث الموت المبرمج. في حالة وجود عامل النّموّ العصبي وارتباطه بمستقبله، يتم تنشيط Bcl-2، وبذلك يتم تثبيط الموت المبرمج.

بروتينات كادهرين

تُعَدُّ كادهرين عائلة جينية كبيرة لها 80 عضوًا معروفًا في الإنسان. وفي جينوم الدروسوفيلا و *C. Elegans* والإنسان، فيمكن تصنيف كادهرين إلى عدة تحت عائلات توجد في الجينومات الثلاثة جميعها.

وتُعَدُّ بروتينات كادهرين بروتينات عبر غشائية، وتشترك في موتيف شائع، في منطقة كادهرين، المكونة من 110 أحماض أمينية في الجزء خارج الخلوي من البروتين الذي يتوسط في عملية الارتباط المعتمد على الكالسيوم بين جزيئات كادهرين المتماثلة (الارتباط المثلي).

توضح التجارب التي يتم فيها السماح للخلايا أن تتوزع في أنبوب الاختبار وظيفة كادهرين. فالخلايا التي تحتوي النوع نفسه من كادهرين ترتبط مع بعضها، في حين لا ترتبط مع الخلايا التي لديها كادهرين مختلف. وإذا تم تفريق مجموعات خلايا لديها كادهرين مختلف، ثم سُمِح لها بإعادة التجمع، فإنها تتوزّع إلى مجموعتين من الخلايا بناءً على طبيعة كادهرين على سطوحها.

ويمكن دراسة عمل كادهرين من خلال مثال التّكوين الْجنينيّ للجهاز العصبي في الفقريات. فخلايا الإكتودرم السطحي الجنينية جميعها تترجم كادهرين من النوع E. يبدأ تكون الجهاز العصبي عندما يقوم شريط مركزي من الخلايا على السطح الظهري للجنين بإيقاف تعبير كادهرين E، وتشغيل تعبير كادهرين N. في مرحلة تكوين **الأنبوب العصبي Neurulation**، (انظر الفصل 53)، ينطوي الشريط المركزي من الخلايا المُعَبِّرة عن كادهرين N لتكوّن الأنبوب. ينفصل الأنبوب العصبي من الخلايا التي تغطيها، والتي تستمر في تعبير كادهرين E. تتمايز خلايا السطح خارج الأنبوب، وتصبح خلايا بشرة الجلد، في حين يتطور الأنبوب العصبي، ويصبح الدماغ والحبل الشوكي للجنين.

بروتينات إنتجرين *Integrins*

في بعض الأنسجة مثل النسيج الضام، ينتج جزء كبير من حجم النسيج من وجود المسافات بين الخلايا. عادة، تمتلئ تلك المسافات بشبكة من المواد المفرزة من الخلايا المحيطة تُسمّى الحشوة خارج الخلايا *Matrix*. في النسيج الضام مثل الغضروف، هناك سكريات متعددة ذات سلاسل متعددة التّسكّر طويلة (سكّريّات البروتين) ينغمس بداخلها أشرطة من البروتينات اللّيفية (كولاجين والإستين وفايبرونكتين). تعبر الخلايا المهاجرة الحشوة خارج الخلايا بالارتباط بها عن طريق بروتينات موجودة على سطح الْخليّة تُسمّى **إنتجرين**.

يرتبط إنتجرين مع خيوط أكتين من الهيكل الخلوي، ثم يبرز خارج الْخليّة على شكل أزواج كاليدين. تقبض «اليدان» على جزء معين من الحشوة خارج الخلايا مثل كولاجين أو فايبرونكتين، وبذا تربط بين الهيكل الخلوي وألياف الحشوة خارج الخلايا. إضافة إلى تزويدها بنقطة تثبيت، يمكن لهذا الارتباط أنْ يستهل تغييرات في داخل الْخليّة، فيُعدِّل نموّ الهيكل الخلوي، وينشّط التعبير الْجينيّ، ويُنتج بروتينات جديدة.

تعتمد عملية **تكوين الجاسترولا Gastrulation**، التي تقوم بها كرة من الخلايا الجنينية الحيوانية بالانبعاج الداخلي على نفسها؛ لتشكيل تركيب متعدد الطبقات، على ارتباط فايبرونكتين مع إنتجرين. فعلى سبيل المثال، عند حقن جنين السلمندر بأجسام مضادة لأيٍّ من فايبرونكتين أو إنتجرين، فإنّ ذلك يمنع ارتباط الخلايا مع فايبرونكتين في الحشوة خارج الخلايا، ويمنع تكون الجاسترولا. والنتيجة تشبه ازدحامًا مروريًّا عظيمًا بعد حادث مروري على الطريق السريع: فالخلايا (السيارات) تستمر في القدوم، غير أنها تتجمع في الخلف؛ لأنها لا تستطيع الوصول أبعد من منطقة المنع (موقع الحادث) (الشكل 19-20). وبالمثل، فإنّ إزالة جين فايبرونكتين من الفأر أنتجت خللًا فادحًا في هجرة خلايا الميزودرم الجنينية وتكاثرها وتمايزها.

لذا، فإنّ الهجرة الخلوية تخضع في الأغلب لتغيرات في أنماط التصاق الْخليّة. عند هجرة الْخليّة، تُخرج نتؤاتها باستمرار لتستشعر البيئة المحيطة بها. وبجرِّها بهذه الطريقة، وبالالتصاقات المختلفة العابرة، تتحسّس الْخليّة فعليًّا طريقها متجهة إلى هدفها النهائي.

يُحدِّد مستوى انقسام الْخليّة التّشكّل في النّباتات البذريّة

يعتمد شكل جسم النبات بشكل كبير على المستوى الذي تنقسم فيه الْخليّة. أول انقسام للبيضة الْمُخصّبة في النّباتات الزهرية يكون بعيدًا عن المركز. لذا، فإنّ إحدى الخلايا الجديدة تكون صغيرة، ولها سيتوبلازم كثيف (الشكل 19-21أ). تنقسم هذه الْخليّة، وهي التي ستكون الجنين، بشكل متكرر لتكوِّنَ كرة من الخلايا. أما الْخليّة البنوية الثانية فتنقسم أيضًا بشكل متكرر لتكون تركيبًا طويلًا يُسمّى المعلّق *Suspensor*، الذي يربط الجنين بالنسيج الغذائي في البذرة. يشكل المعلِّق طريقًا للغذاء لكي يصل إلى الجنين المتكوّن.

وتمامًا مثلما تكتسب أجنّة الحيوانات المحور الأولي عند تَكَوُّن كتلة الخلايا في أثناء انقسامات التّفلّج، فإنّ أجنّة النّباتات تطور محور الجذر-الساق في الوقت نفسه. تُكوِّن الخلايا التي بقرب المعلّق الجذر، في حين تكون الخلايا على الطرف الآخر من المحور الساق، وهو الجزء الموجود خارجَ التربة.

إنّ الموقع النسبي للخلايا في الجنين مهم جدًا، وهو المحدد الأساسي للتمايز الخلوي. فتكوّن الخلايا الخارجية البشرةَ. ويتألف الجزء الأكبر من الخلايا في داخل الجنين من خلايا النسيج الأساسي الذي يُستخدم لتخزين المياه والغذاء. أما الخلايا الموجودة في لبّ الجنين فتكوّن النسيج الوعائي (الشكل 19-21 ب). (سوف نتناول وصف أنسجة النّباتات والتّكوين الْجنينيّ بالتفصيل في الفصلين 36 و 37).

بعد تكوين الأنسجة الأساسية الثلاثة بوقت قصير، يطور جنين النّباتات الزهرية واحدة أو اثنتين من الأوراق البذرية تُسمّى الفلقات *Cotyledons*. في هذه المرحلة يتوقف النّموّ، ويكون الجنين محاطًا بنسيج مغذٍ أو بكمية كبيرة من مخزون الغذاء في فلقاته (الشكل 19-21جـ). تعرف العبوة الناتجة بالبذرة *Seed*، وهي مقاومة للجفاف والظروف الأخرى الصعبة.

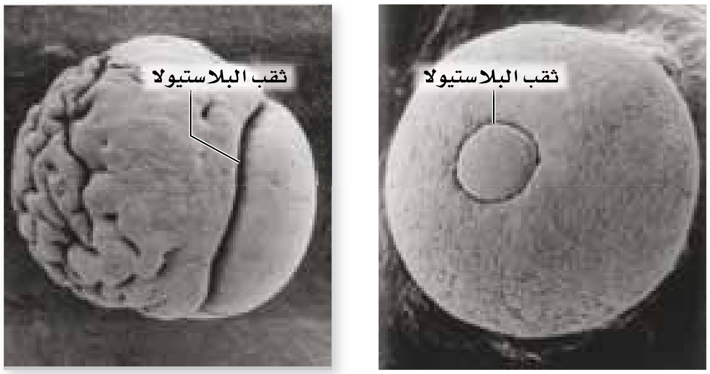
تنبت البذرة في ظل الظروف البيئية الملائمة. ويتابع الجنين تطوره في داخل البذرة، وينمو بسرعة، ويبدأ بمدّ جذوره إلى الأسفل، في حين تمتد الساق التي تحمل الأوراق إلى الأعلى (الشكل 19-21 د).

يُبدي التّكوين الْجنينيّ للنبات مرونة كبيرة عند تجميع الوحدات التي تكوّن جسم النبات، إذ يولد المرستيم القِمِّي الموجود في الجذر أو على قمة الساق عددًا كبيرًا من الخلايا اللازمة لتطور الأوراق، والأزهار، ومكونات النبات البالغ جميعها (الشكل 19-21هـ).

يتم التّحكم في النّموّ في الزهرة الْمُتطورة عن طريق سلسلة من عوامل الاستنساخ. العضو المهم في هذه السلسلة هو جين *AINTEGUMENTA (ANT)*. يقلل فقدان وظيفة ANT عدد الأعضاء الزهرية وحجمها، ويؤدي التعبير غير المناسب عنه إلى أعضاء زهرية أكبر.

إنّ جسم النبات أيضًا يؤسس بناء على تغييرات منظمة تحدث في شكل الْخليّة، في حين يزداد حجم الْخليّة بالخاصية الأسموزية. وتؤثر الهرمونات المنظمة للنموّ في اتجاه حزم الأنيبيبات إلى الداخل من غشاء الْخليّة. وتقوم هذه الأنيبيبات بإرشاد ترسب السيلولوز على جدار الْخليّة، وتقوم ليفات السيلولوز بتقرير كيف ستستطيل الْخليّة في حين تزداد في الحجم نتيجة الضغط الأسموزي، وبذا تحدِّد الشكل النهائي للخليّة.

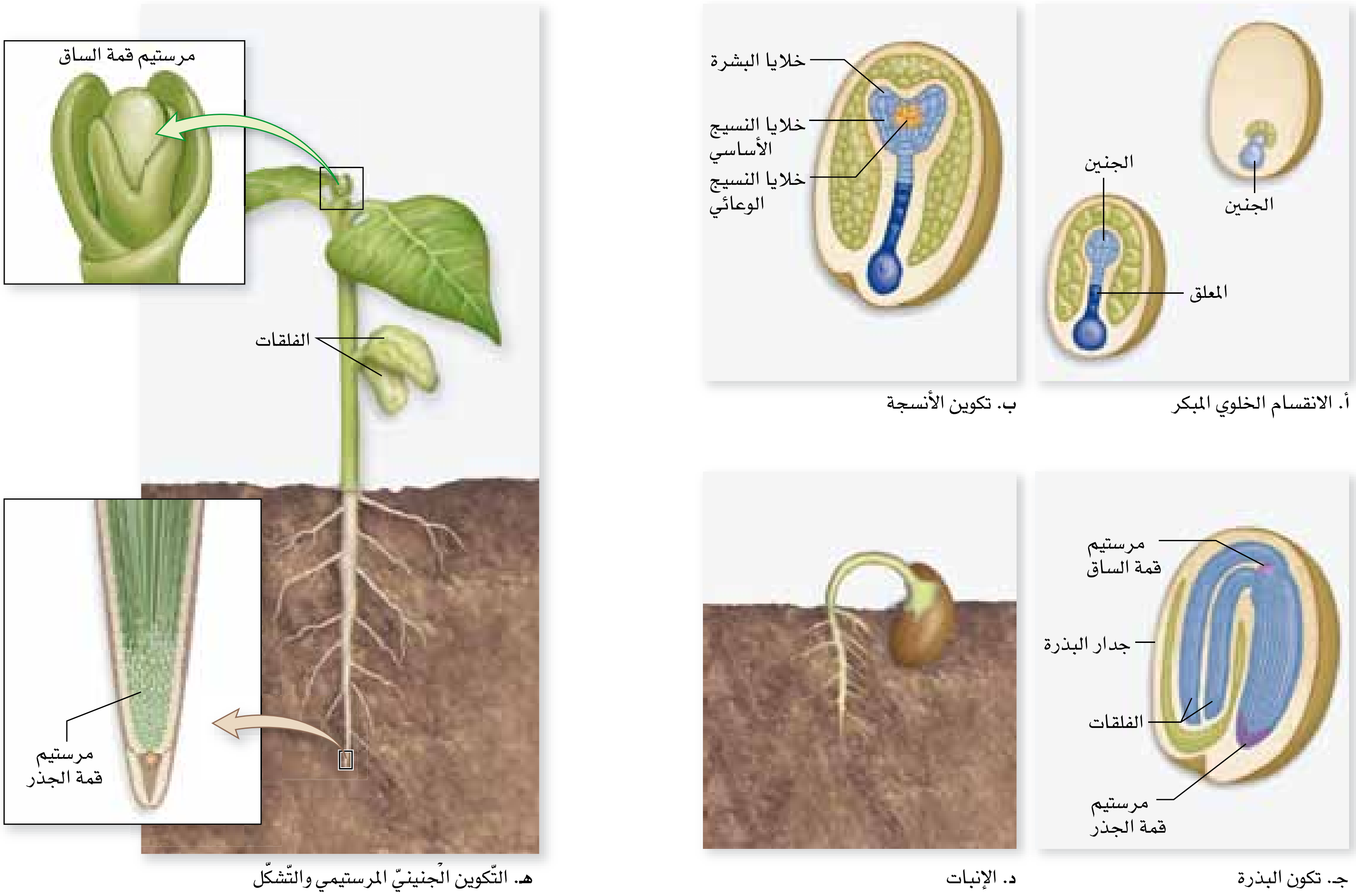
التّشكّلُ توليدٌ مرتبٌ للشكل والتركيب. يحدث التّشكّل عن طريق النّموّ الخلوي، وتغير شكل الْخليّة، وموت الْخليّة المبرمج، وهجرة الْخليّة. ولأنّ خلايا النبات لا تستطيع أنْ تتحرك، فإنّ انقسام الْخليّة وتوسعها هما العمليتان الأساسيتان في تشكّل النبات.



أ. ب.

الشكل 19-20

الكواشف التي تتدخل في ارتباط الْخليّة مع فايبرونكتين تثبط تكوين الجاسترولا في أجنّة البرمائيات. أ. صورة عن طريق مجهر إلكتروني ماسح لجنين طبيعي في خلايا السلمندر عند عملية تكون الجاسترولا. تم حقن الجنين بمحلول ملحي بوصفه ضابطًا للتجربة في مرحلة البلاستيولا. تحركت الخلايا إلى داخل الجنين حول محيط ثقب البلاستيولا، سامحة للخلايا الخارجية بالانتشار بشكل متساوٍ على سطح الجنين. ب. صورة لجنين سلمندر في العمر نفسه تم حقنه مسبقًا بأجسام مضادة لفايبرونكتين الذي سيمنع ارتباط الخلايا المهاجرة بالحشوة خارج الخلايا. في هذا الجنين، تفتقر الخلايا الالتصاقَ لكي تتحرّك إلى مقدمة الجنين، ومن ثم تتراكم على السطح لتكون التعرجات العميقة. لاحظ أيضًا أنّ محيط ثقب البلاستيولا لم يتناقص في هذه الأجنة.



الشكل 19 – 21

مسار التّكوين الْجنينيّ للنبات. مراحل التّكوين الجنينية في رشاد الجدران *Arabidopsis thaliana* هي (أ) انقسام الْخليّة الْجنينيّ المبكر. (ب) تكوين النسيج الْجنينيّ. (ج) تكوين البذرة. (د) الإنبات. (هـ) التّكوين الْجنينيّ المرستيمي والتّشكّل.

6-19 المؤثّرات البيئيّة في التّكوين الْجنينيّ

عمليةُ التّكوين الْجنينيّ في النّباتات البذرية مرحلةٌ قصيرةٌ في حياة النبات، وينتج عنها البذرة. بعدئذٍ، تؤثّر البيئة في المراحل جميعها التي تأتي بعد ذلك من انتشار البذور وحتى تكوين الزهرة. فمثلًا، يحدث انتشار بذور صنوبر جاك بعد الحرائق، إذ إن ارتفاع الحرارة يؤدي إلى فتح الأقماع المغلقة بإحكام لتحرر بذورها.

يحدث استنبات البذور الخاملة بعد ملاءمة ظروف التربة، ودرجة الحرارة، وساعات ضوء النهار للبذور. وبالمثل، فإنّ مجموعة عوامل تحدد وقت إنتاج الأزهار في النّباتات مغطاة البذور.

يتأثّر التّكوين الْجنينيّ في النّباتات أيضًا بالتفاعل مع المخلوقات الأخرى، فمثلًا، تقاس قدرة النّباتات التي تتغذى عليها الحيوانات بقدرتها على سرعة نموّها من جديد، والتي تعتمد على المرستيم. ويعتمد التّكوين الْجنينيّ للنبات أيضًا على العلاقة التعايشية مع مخلوقات أخرى مثل البكتيريا *Rhizobium* التي تثبت النيتروجين، وهي تساعد جذور البقوليات على تكوين عقدٍ تستضيف تلك البكتيريا.

إنّ تأثير البيئة في التّكوين الْجنينيّ للحيوانات ليس حدسيًّا بهذه الدرجة. فالمخلوقات مثل *C. elegans* والدروسوفيلا تم اصطفاؤهما بوصفهما نظامين نموذجيين لدراسة تكوين الحيوان الْجنينيّ؛ لأنهما يتطوران بصورة منتظمة تحت الظروف المخبرية التقليدية. لكن المخلوقات التي تعيش في الطبيعة معرضة لكثير من التغيرات البيئية، ما قد ينتج طرزًا ظاهرية مختلفة عن الطراز الْجينيّ الوحيد.

في الثّدييّات، يستمر التّكوين الْجنينيّ مدة طويلة يكون فيها الجنين أكثر عرضة للمؤثرات البيئية التي تنتقل من الأم عبر الدم. على سبيل المثال، الوصفة الطبية التي احتوت على العقار المنوّم ثاليدومايد والتي أعطيت للنساء الحوامل في الْخمسينيّات والسّتينيّات من القرن الماضي وضحت الآثار العميقة لهذا العقار على تكوين الإنسان الْجنينيّ. أنجب كثير من النساء اللائي تناولن هذا العقار أطفالًا بأطراف مشوهة. كذلك الأمر بالنسبة إلى المواد التي تحتوي على الرصاص والتي تؤثر في نموّ الأطفال بعد الولادة وحتى النضج ما يؤدي إلى حدوث اضطرابات إدراكية، وإعاقات دماغية.

تؤثّر البيئة في التّكوين الْجنينيّ الطّبيعيّ

تتحكم البيئة في كثير من أوجه النّموّ الطّبيعيّ للحيوانات. فيرقة بعض اللافقريات البحرية لا تتحول، ولا تنسلخ إلا بعد أنْ تجد أرضية محددة ترتبط بها، وتستقرّ عليها. ومثلما هو في النّباتات، فإنّ تكوين الحيوان الْجنينيّ غالبًا ما يتأثر بالتفاعل مع المخلوقات الأخرى. فمثلًا، برغوث الماء دافنيا *Daphnia* يستطيع أنْ يغير شكله بمضاعفة حجم القبعة على رأسه بعد عثوره على يرقة حشرة طائرة مفترسة (الشكل 19-22). وأخيرًا، عندما يتم تربية الفئران، وسمكة حمار الوحش في بيئة خالية من الجراثيم، فإنّ أمعاءها تكون خالية من البكتيريا التي تستعمر الأمعاء بشكل طبيعي. نتيجة لذلك، تنشأ عيوب في تمايز الأمعاء ووظيفتها في كلا النوعين.

هناك مثال آخر واضح على تأثير البيئة في التّكوين الْجنينيّ، وهو تحديد الجنس المعتمد على الحرارة. ففي بعض الزواحف، تكون درجة حرارة التربة التي تحتوي على البيض محددة لنوع الجنس للفاقسات. ففي بعض الأنواع، يسود جنس معين في درجة الحرارة المتوسطة، في حين يتطور الجنس الآخر فقط في إحدى نهايات المدى الحراري الطّبيعيّ. في أنواع أخرى، تنتج إحدى نهايات المدى الحراري الطّبيعيّ ذكورًا فقط، وتنتج النهاية الأخرى من المدى إناثًا بشكل كلي، وأما الحرارة المتوسطة فهي غالبًا ما تكون محايدة الجنس.

أحد الأخطار المحتملة الناتجة عن تحديد الجنس المعتمد على الحرارة، قد ينتج من زيادة درجة الحرارة على الكرة الأرضية، ما قد يؤدي إلى انحراف نسبة الجنس في مجموعة معينة إلى جنس واحد، ما يؤدي إلى انقراض هذا النوع. وقد عزا بعض العلماء السبب في انقراض الديناصورات إلى درجة الحرارة المتغيرة التي أثّرت في تحديد الجنس وفي نسبة الجنسين في الديناصورات.

يمكن لمعطّلات الْغدد الصّمّاء أنْ تُحدِثَ اضطراباتٍ في التّكوين الْجنينيّ

هناك عائلة كبيرة من هرمونات **الغدد الصّمّاء Endocrine hormone** مثل الأندروجينات (الهرمونات الذكرية) تؤدي دورًا مهمًّا في تمايز الجنس والوظيفة في الحيوانات. يُعَدُّ نشاط الغدد الصّمّاء الداخلي جوهريًّا في التّكوين الْجنينيّ الطّبيعيّ وفي الاتزان الداخلي للحيوانات المعقدة جميعها. فمثلًا، تقوم الهرمونات بإطلاق إشارة البدء للتحول والانسلاخ في الضفادع والحشرات، وإذا حدث خلل في الغدة النخامية التي تنتج هرمون النّموّ في الإنسان، فإنّ ذلك يؤدي إلى القَزَم أو العملقة.

وعلى الرغم من أنّ سبب الأمراض والاضطرابات الهرمونية وراثي، فإن الدراسات الحديثة بينت أنّ بعض العوامل البيئية الكيميائية تتدخل في إشارات الغدد الصّمّاء. المواد الكيميائية المسببة لاضطراب **الغدد الصّمّاء Endocrine disrupting chemicals (EDC)** هي أيّ مواد خارجية تتعارض مع إنتاج المستقبل بالهرمون ونقله وارتباطه.

ولعل أهم معطل هرموني هو **ثنائي إيثيل ستلبسترول Diethylstilbestrol** الذي وصف دواءً لملايين النساء الحوامل بين عامي 1938 و 1971 وذلك لمنع الإجهاض والولادة قبل موعدها. لقد ظهر لدى الأطفال الإناث تمايزٌ غير طبيعي في أعضاء التناسل، وكانت البنات أكثر عرضة لنوع نادر من أنواع سرطانات المهبل وعنق الرحم.

وتأتي المواد الكيميائية المسببة لاضطراب الغدد الصّمّاء من البيئة عن طريق ثلاث وسائل رئيسة، هي: النُّفايات الصّناعيّة، والممارسات الزراعيّة، ومُخْرَجات محطات معالجة مياه الصّرف الصّحيّ. تضمّ المواد الكيميائية المسببة لاضطراب الغدد الصّمّاء الصناعية، الدايوكسين Dioxin، والمعادن الثقيلة،

500 µm

الشكل 19-22

التغيرات الشكلية المحفَّزة بالافتراس في برغوث الماء دافنيا *Daphnia*. هذه الصورالمأخوذة عن طريق مجهر إلكتروني ماسح تظهر الفرق بين شكل دافنيا بعد مواجهة يرقة الذبابة المفترسة (الجانب الأيسر) والشكل الطّبيعيّ للجسم (الجانب الأيمن). تتكاثر الدافنيا لاجنسيًّا، وهذان الفردان سلالاتٌ وراثيةٌ أحدهما للآخر. لذا، فإنّ البيئة تستطيع أنْ تعمل على طقم واحد من الجينات لتحفز تكوين شكلين مختلفين للجسم.

وثنائيات الفنيل متعددة الكلور (PCBS). يثبّط دايوكسين جهازَ المناعةِ في الإنسان مددًا طويلة بعد التعرض للمركّب. وإنّ دايوكسين والمعادن الثقيلة وثنائيات الفنيل متعددة الكلور جميعها تؤثّر في الذاكرة، والتعلم، وعمليات الإدراك الأخرى في القردة والقوارض.

أما المواد الكيميائية المسببة لاضطراب الغدد الصّمّاء الزراعيّة، فتتمثل في قاتل الحشرات أترازين و د.د.ت. فقد أثبتت الدراسات أنّ سببَ نقصان أعداد النَّسْرِ الأصلع في أمريكا الشمالية تراكمُ د.د.ت في الأنثى البالغ ما أدى إلى وضع بيوض رقيقة القشرة، وتتكسر بسهولة. لقد كان منع استخدام د.د.ت في الولايات المتحدة السبب الرّئيس لرجوع مجموعات النَّسْرِ الأصلع بعد أن كان على شفا هوّة الانقراض.

أظهرت التقاريرُ الحديثة زيادةً في حدوث حالات عيوب تكوين جنينية في الجهاز البوليّ والتناسليّ بدأت تظهر عند ذكور الإنسان، ممثلة في موضع غير طبيعي لفتحة قناة البول والخصيتين غير الهابطتين. وإن هناك انخفاضًا عالميًّا في عدد الحيوانات المنوية ونوعيتها، وتزايدًا في العقم عند الرّجال. تفاقمت هذه المشكلات جميعها في المناطق التي توجد بها كميات كبيرة من المواد الكيميائية المسببة لاضطراب الغدد الصّمّاء.

لقد أظهرت دراسة نشرتها مجلة العلم *Science* عام 2005 أن تعرض الجرذان الحوامل لاثنين من المواد الكيميائية المسببة لاضطراب الغدد الصّمّاء، أحدهما قاتل للفطريات، والآخر قاتل للحشرات أدى إلى إنجابها ذرية لديها نقص في عدد الحيوانات المنوية، وإلى نقص الخصوبة لدى الذكور البالغة من ذرية هذه الأمهات. وإنّ نقصان الخصوبة لدى الذكور قد نقلها إلى أجيال لاحقة تم فحصها (من F_1 إلى F_4). لذا، فإنّ هذه التجارب المروّعة تظهر أنّ تأثير المواد الكيميائية المسببة لاضطراب الغدد الصّمّاء قد يمتد إلى أبعد من الشخص المعرض لها، ويؤثر في أجيال عدة لاحقة.

يتأثّر التّكوين الْجنينيّ في كلٍّ من النّباتات والحيوانات بالمؤثّرات الْبيئيّة. تتحكم الحرارة في تحديد الجنس في الزّواحف. قد يتأثّر تكوين الإنسان الْجنينيّ بالملوّثات الْبيئيّة التي تشبه تأثير هرمونات الستيرويدات.

مراجعة المفاهيم

1-19 نظرة شاملة على التّكوين الْجنينيّ

- التّكوينُ الْجنينيّ عمليةٌ تتابعيةٌ منظمةٌ تدير فيها الجينات التغيرات خلال دورة الحياة.
- يحدث التّكوين الْجنينيّ في أربع عمليات، هي: النّموّ، وتمايز الْخليّة، وتكوين النّمط، والتّشكّل.

2-19 انقسام الْخليّة

يبدأ النّموّ المبكر عن طريق الانقسام الخلوي المتساوي، وينتج عنه كثير من الخلايا غير المتمايزة

- في الحيوانات، تُقسّم انقسامات مرحلة التّفلّج البيضة الْمُخصّبة إلى كثير من الخلايا الأصغر تُسمّى قِطع البلاستيولا.
- خلال التفلج، يتم تقصير المُدد الزمنية لمراحل G_1 و G_2 أو إزالتها في دورة الْخليّة (الشكل 19-2).
- سلالة الـ 959 خلية جسمية بالغة في الدّودة *C. elegans* غير متغايرة.
- بمقدور الخلايا الْجذعيّة أنْ تنقسم إلى ما لانهاية، وتنشأ منها أنواع عدة من الخلايا.
- يمكن أنْ تنشئ الخلايا ذات القدرة الشاملة أيّ نوع من الخلايا، في حين تنشئ الخلايا متعددة القدرات أنواعًا عدة من الخلايا.
- تشتق الخلايا الْجذعيّة الجنينية من كتلة الخلايا الداخلية لكيس البلاستيولا وهي متعددة القدرة (الشكل 19-4).
- يستمر نموّ النبات خلال مدة الحياة من الخلايا الْجذعيّة المرستيمية التي يمكنها أنْ تتمايز لتصبح أيّ نسيج في النبات.

19 - 3 التمايز الخلوي

تتخذ الخلايا، خلال عملية التّكوين الْجنينيّ، مصاير مختلفة بسبب الاختلافات الزمانية والمكانية للتعبير الْجينيّ في الجنين النامي.

- الخلايا التي تلتزم بمسار تكوين جنيني معين تكون محدَّدة المصير.
- تستطيع الخلايا أنْ تصبح محدّدة لمسار تكوين جنيني معين عن طريق وراثة محددات سيتوبلازمية، أو عن طريق التفاعل بين خلية وأخرى.
- تُنتج المحددات السيتوبلازمية مثل mRNA الأمّي خلال تكوين البيضة.
- يحدث التّحفيز أو الْحثّ عندما تنتج خلية من نوع ما جزيء إشارة يحفّز التعبير الْجينيّ في الخلايا المجاورة.
- بالإمكان إعادة برمجة النواة التابعة لخلية كاملة التّمايز لتصبح شاملة القدرة (الشكل 19-9).
- يعاني الاستنسال التكاثري عن معدل نجاحٍ قليل، ويعاني أمراضًا مرتبطة بالعمر.
- يستخدم الاستنسال العلاجي الخلايا الْجذعيّة من المستقبِل، ومن ثم فهي تحلّ مشكلة رفض النسيج في عمليات زراعة الأنسجة والأعضاء.

4-19 تكوين النّمط

حتى تتمكن الخلايا في المخلوقات متعددة الخلايا من التّمايز إلى نوع الخلايا المناسبة، عليها أنْ تحصل على معلومات عن المواقع النسبية لها في الجسم قبل أن يتم تحديد مصايرها.

- ينتج تكوين النّمط محورين متعامدين؛ مقدمة/ مؤخرة، وظهري/ بطني في المخلوقات المتناظرة جانبيًّا.
- تؤدي المعلومات المتعلقة بالموقع إلى تغيرات في نشاط الجين. لذا، فإنّ الخلايا تتبنى مصيرًا يتناسب مع مواقعها.
- يوضح التّكوين الْجنينيّ لذبابة الفاكهة أن هناك تحكّمًا جينيًّا في المراحل المبكرة من تكوين النّمط.
- يوضع mRNA المشفَّر أمِّيًّا في البيضة الناضجة عن طريق الخلايا الحاضنة، ويمكنها أنْ تستهل شلالًا من التنشيطات الجينية المتتابعة.
- تكوين محور المقدمة/ المؤخرة يستند إلى تدرج التركيز المتضادة للمشكلات Bicoid وNanos التي تصنع من mRNA الأمّي (أشكال 19-14، 19-15).
- المحور الظهري/ البطني يتأسس عن طريق تدرج التركيز لعامل الاستنساخ الظهري.
- تشفّر جينات الفجوة لعوامل استنساخ، تقوم بدورها بتنشيط التعبير الْجينيّ لجينات قانون الأزواج الذي يقسم الجنين إلى سبع مناطق.
- جينات قانون الأزواج تنظم التعبير الْجينيّ لبعضها، ولجينات قطبية القطعة التي تنهي تحديد هوية القطعة الجنينية.
- تمنحُ الجيناتُ المتجانسةُ هويةً للقِطَع الجنينية. فهي تحتوي على سلسلة DNA تُسمّى الصندوق المتجانس، وتُسمّى جينات *Hox*.
- توجد جينات *Hox* في أربع مجموعات في الفقريّات.
- بدلًا من جينات *Hox*، تحتوي النّباتات على جينات صندوق MADS الذي يتحكم في الانتقال من الطور النّباتي الخضريّ إلى النّموّ التكاثريّ، والتّكوين الْجنينيّ للجذور، وهوية الأعضاء الزهرية.

5-19 التّشكّل

- التّشكّل نتاجُ تغيراتٍ في تركيب الْخليّة وسلوكها.
- بناءً على اتجاه الخيوط المغزلية، تنشأ خلايا متساوية أو مختلفة في الحجم.
- يمكن للتشكل أنْ ينشأ عن طريق تغيرات في شكل الْخليّة، أو حجمها، أو هجرتها.
- الموت المبرمج للخلايا مهم جدًا في التّكوين الْجنينيّ لإزالة التراكيب (الشكل 19-19).
- تتطلّب هجرةُ الخلايا الالتصاقَ وفقدانه بين الخلايا وقواعدها.
- يتم التفاعل الخلوي-الخلوي بمساعدة بروتينات كادهرين، في حين يتطلب التفاعل الخلوي مع الأرضية ارتباط إنتجرين مع الحشوة خارج الخلايا.
- يرتبط إنتجرين مع ألياف توجد في الحشوة خارج الخلايا، وبذا يتم تغيير الهيكل الخلوي، وتنشيط التعبير الْجينيّ.
- في النّباتات، عمليات التّشكّل الأولية هي: انقسام الْخليّة، والموضع النسبي في داخل الجنين، وتغيرات في شكل الْخليّة.
- تكوين النّباتات الْجنينيّ يبدأ بالمرحلة التي يحدث فيها انقسام الْخليّة، وتنتهي بتكوين المرستيم الْجنينيّ، وبالتّشكّل (الشكل 19-21).
- الموقعُ النسبيُّ للخلايا في أجنّة النبات هو المحدّدُ الرّئيس لتمايز الخلايا.

6-19 المؤثرات البيئية في التّكوين الْجنينيّ

يتأثر التّكوين الْجنينيّ لكل من النّباتات والحيوانات بالعوامل البيئية.

- يتأثر انتشار البذرة، والإنبات، وتكوين النّباتات الْجنينيّ، بعوامل حيوية وأخرى غير حيوية.
- في النّباتات والحيوانات، يتأثر التعبير عن الطّرز الظاهرية لطراز جيني بالعوامل البيئية.
- في الحيوانات، يمكن أنْ تؤثّر العوامل المنقولة عن طريق الدم والملوثات البيئية في التّكوين الْجنينيّ.
- تتحكم البيئة في النّموّ والتّكوين الْجنينيّ الطّبيعيّ للحيوانات بالتّأثير في الخصائص مثل الشكل وتحديد الْجنس.
- قد يتأثر تكوين الإنسان الْجنينيّ بمركبات خارجية تُسمّى المواد الكيميائية المسببة لاضطراب الغدد الصّمّاء مثل دايوكسين، وثنائي الفنيل عديد الكلور، التي تتدخل في عملية إنتاج الهرمونات الداخلية بالمستقبل ونقلها وارتباطها.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. واحدة من مراحل التّكوين الْجنينيّ الآتية مرتبطة بتوليد الأعضاء:
   - أ . النّموّ.
   - ب. تكوين النّمط.
   - جـ. التّمايز.
   - د . التّشكّل.

2. يتطلب نموّ الجنين قيد التطور انقسامات خلوية سريعة من نوع:
   - أ . الانقسام المتساوي.
   - ب. الانقسام الاختزالي.
   - جـ. الانشطار الثنائي.
   - د . الجنسي.

3. إنقاص حجم قِطع البلاستيولا ناتج عن تقصير:
   - أ . مرحلة M.
   - ب. مرحلة S.
   - جـ. مرحلتي G_1 و G_2.
   - د . جميع ما ذكر.

4. الخليّة ذات القدرة المتعددة هي التي تستطيع أنْ:
   - أ . تصبح أيّ نوع من الخلايا.
   - ب. تنتج عددًا غير محدد من نوع واحد من الخلايا.
   - جـ. تنتج عددًا محدودًا من نوع محدد من الخلايا.
   - د . تنتج أنواعًا متعددة.

5. العبارة غير الصحيحة بالنسبة إلى الخلايا الْجذعيّة الجنينية هي:
   - أ . تحافظ على قدرة التطور لتصبح أيّ نوع خلية.
   - ب. يتم عزلها من الكتلة الداخلية للجنين قيد التّكوين.
   - جـ. محددة بنوع النسيج.
   - د . شاملة القدرة.

6. المرستيمات النباتية:
   - أ . توجد خلال التّكوين الْجنينيّ فقط.
   - ب. تحتوي على خلايا جذعية.
   - جـ. تقوم بالانقسام الاختزالي.
   - د . جميع ما ذكر

7. المغزى العام لتحديد مصير الْخليّة عن طريق التحفيز (الْحثّ) أو المحددات السيتوبلازمية هو:
   - أ . تنشيط عوامل استنساخ.
   - ب. تنشيط مسارات إشارات الْخليّة.
   - جـ. تغيير في التعبير الْجينيّ.
   - د . (أ) و (جـ).

8. واحدٌ مما يأتي لا يُعَدُّ قصورًا في الاستنسال التكاثري:
   - أ . كفاءة العملية.
   - ب. الاعتبارات الأخلاقية.
   - جـ. المصدر مانح DNA.
   - د . الدمغة الوراثية لـ DNA.

9. تختلف نواتج الاستنسال العلاجي عن الاستنسال التكاثري في أن الأول:
   - أ . يزودنا بمصدر للخلايا الْجذعيّة الجنينية.
   - ب. ينتج جنينًا يمكن أنْ يُزْرَعَ في الرّحم.
   - جـ. ينتج أنسجة كاملة وأعضاء.
   - د . يزودنا بمصدر للبروتينات.

10. يُحَدَّدُ المحورُ الأماميّ- الخلفيّ لذبابة الفاكهة الدروسوفيلا عن طريق:
    - أ . عوامل نموّ.
    - ب. RNA للزيجوت.
    - جـ. المشكّلات.
    - د . تكوين أدمة البلاستيولا الخلوية.

11. واحدٌ مما يأتي يصف المُشَكِّلات على وجه دقيق:
    - أ . خلية تفرز إشارة قابلة للانتشار تحدد مصير الْخليّة.
    - ب. إشارة قابلة للانتشار تعمل على تحديد مصير الْخليّة.
    - جـ. بروتين يساعد على تفاعل الْخليّة-الْخليّة، ويغير مصير الْخليّة.
    - د . بروتين يساعد الْخليّة على أنْ تصبح شاملة القدرة.

12. افترض أنه عند عملية مسح الطفرات لتعزل طفرة في الدروسوفيلا، حصلت على ذبابة لها أرجل نامية من رأسها، إذن، مجموعة الجينات التي قد تأثرت هي:
    - أ . *Bicoid*.
    - ب. الأحدب.
    - جـ. ثنائي الصدر.
    - د . قرون الاستشعار والأقدام.

13. النتيجة المحتملة لطفرة في جين *bcl-2* على مستوى الموت المبرمج هي:
    - أ . لا يوجد تغيير.
    - ب. نقصان الموت المبرمج.
    - جـ. زيادة الموت المبرمج.
    - د . زيادة أولية متبوعة بنقصان الموت المبرمج.

14. تُحَدَّدُ خطة الجسم في النّباتات في بداية الأمر عن طريق:
    - أ . نشاط جينات صندوق مادس MADS.
    - ب. الانقسام الأول بعد الإخصاب.
    - جـ. تكوين الجاسترولا.
    - د . (أ) و (ب).

15. تؤثر الكيماويات المسببة لاضطراب الغدد الصّمّاء في التّكوين الْجنينيّ عن طريق:
    - أ . تغيير المسار الطّبيعيّ لنشاط هرمونات الغدد الصّمّاء.
    - ب. تحفيز الطفرات.
    - جـ. تغيير تحديد الجنس للجنين قيد التّكوين.
    - د . (أ) و (ب).

أسئلة تحدٍّ

1. تمثل خريطة مصير *C. elegans* التّكوين الْجنينيّ للمخلوقات متعددة الخلايا من خلية مفردة. (ارجع إلى الشكل 19-3) استخدم هذه الخريطة لتحديد عدد الانقسامات الخلوية المطلوبة لتأسيس مجموعة خلايا ستصبح (أ) جهازًا عصبيًّا . (ب) غددًا تناسليّة.
2. افحص بتأنٍّ خريطة مصير *C. elegans* في (الشكل 19-3). لاحظ أنّ بعض نقاط التفرع (الخلايا البنوية) لا تنتج المزيد من الخلايا بصورة مستمرة. ما الآلية الخلوية التي يستند إليها هذا النّمط؟
3. قُمْتَ بتخليق طقم من خلايا جنينية طافرة من فأر. تنبأ بعواقب التّكوين الْجنينيّ لكلّ من الطفرات الآتية:
   - أ . طفرة ناتجة عن إزالة كادهرين N.
   - ب. طفرة ناتجة عن إزالة إنتجرين.
   - جـ. إزالة المنطقة السيتوبلازمية لإنتجرين.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™

الفصل 20

الجينات ضمن المجموعات السكانية

Genes Within Populations

مقدّمة

ما لم يكن لديك أخ توءم مماثل، فإنه لا يوجد مخلوق آخر يماثلك. إن الصفات الخاصة بالمخلوق الفرد لها تأثير مهم في بقائه وفرصه في التكاثر ونجاح نسله. إن التطور تدفعه نتائج مختلفة كزيادة أو نقص الأليلات المختلفة في المجموعات السكانية. وهذه الأمور التي تبدو بسيطة بشكل مخادع تقع في صميم علم الأحياء التطوري الذي هو موضوع هذا الفصل والفصول 21-25.

موجز المفاهيم

1-20 التغير الوراثي والتطور

- *الانتخاب الطبيعي آلية مهمة للتغير التطوري.*

2-20 التغيرات في تكرار الأليل

- *يصف مبدأ هاردي – واينبرج المجموعات السكانية المستقرة.*
- *يمكن تطبيق مبدأ هاردي- واينبرج على البيانات لإيجاد الدليل على العمليات التطورية.*

3-20 خمسة عوامل تسبب التغير التطوري

- *الطفرة تغير الأليلات.*
- *يُحدث التزاوج غير العشوائي إزاحة في تكرار الطراز الجيني.*
- *تحدث حركة الجينات عندما تتحرك الأليلات بين المجموعات السكانية.*
- *الانجراف الوراثي قد يغير تكرار الأليلات في مجموعات صغيرة.*
- *الانتخاب يحبذ بعض الطرز الجينية على غيرها.*

4-20 التلاؤم وقياسه

- *الطراز الشكلي الأكثر تلاؤمًا يزداد عادة في تكراره.*
- *التلاؤم قد يتألف من مكونات عدة.*

5-20 التفاعل بين القوى التطورية

- *الطفرة والانجراف الوراثي قد يعاكسان الانتخاب.*
- *حركة الجينات قد تسمح أو تقيد التغير التطوري.*

6-20 الحفاظ على الاختلافات

- *الانتخاب المعتمد على التكرار قد يحبذ الطراز الشكلي الشائع أو النادر.*
- *في الانتخاب المتذبذب، يتغير الطراز الشكلي المفضل كلما تغيرت البيئة.*
- *في بعض الحالات، تُظهر الأفراد الخليطة تلاؤمًا أفضل من الأفراد متماثلة الجينات.*

7-20 الانتخاب يعمل على صفات تتأثر بالجينات المتعددة

- *الانتخاب المسبب للاضطراب يلغي الأفراد الوسط.*
- *الانتخاب الموجه يحذف الطرز الشكلية عند أحد طرفي المدى.*
- *الانتخاب المسبب للاستقرار يُحابي الأفراد ذات الطرز الشكلية الوسطى.*

8-20 الدراسات التجريبية في الانتخاب الطبيعي

- *اختلاف لون السمكة الفطساء في البيئات المختلفة يقترح حدوث الانتخاب الطبيعي.*
- *التجريب يكشف عوامل الانتخاب.*

9-20 حدود الانتخاب الطبيعي

- *الجينات ذات تأثيرات متعددة.*
- *التطور يتطلب تغيرًا وراثيًّا.*
- *تفاعل الجينات يؤثر في تلاؤم الأليلات.*

1-20 التغير الوراثي والتطور

يشكل التغير الوراثي، الذي هو الاختلاف بين أليلات الجينات الموجودة ضمن المخلوق الفرد في المجموعة السكانية، المادة الخام للانتخاب الطبيعي الذي سنصفه عما قريب. إن التجمعات السكانية الطبيعية تحتوي كمية كبيرة من هذا التغير، ففي النباتات والحشرات والفقريات يُظهر كثير من الجينات درجة من التغير. وفي هذا الفصل، نستكشف التغير الوراثي في المجموعات السكانية الطبيعية، ونأخذ في الحسبان القوى التطورية التي تسبب تغيرًا في تكرار الأليلات في هذه المجموعات.

تستخدم كلمة **تطور Evolution** بشكل واسع في العلوم الطبيعية والاجتماعية، وهي تشير إلى التغيرات التي تحدث عبر الزمن لشيء ما، سواء أكان نظامًا اجتماعيًّا أم كوكبًا أم مخلوقًا. وعلى الرغم من أن مفهوم التطور في العلوم الحياتية يعود إلى كتاب داروين المشهور "حول أصل الأنواع" فإن الطبعات الخمس الأولى من هذا الكتاب لم تستخدم مصطلح التطور فعلًا، إذ استخدم عبارة "التحدر مع التحوير". وعلى الرغم من ظهور كثير من التعريفات المعقدة للتطور، فإن عبارة داروين وصفت جوهر التطور البيولوجي: "ذلك أن الأنواع تُراكِم اختلافات عبر الزمن، ونتيجة لذلك، فإن الأحفاد تختلف عن الأسلاف. وهكذا تظهر الأنواع من أنواع موجودة أصلًا".

الانتخاب الطبيعي آلية مهمة للتغير التطوري

لقد تعلمت شيئًا في الفصل الأول عن تطور أفكار داروين، إذ لم يكن داروين هو الأول في وضع نظرية في التطور، فقد سبقه عدد كبير من الفلاسفة وعلماء الطبيعة الذين استنتجوا أن الأنواع الكثيرة للمخلوقات حولنا جاءت بعملية تطور، وخلافًا لكل من سبقه، فقد اقترح داروين أن **الانتخاب الطبيعي Natural selection** هو الآلية التي يحدث بها التطور. يُنتِج الانتخاب الطبيعي تغيرًا تطوريًّا عندما تمتلك بعض الأفراد صفات موروثة معينة، وتتمكن من إنتاج نسل قادر على البقاء أكثر من الأفراد الذين يفتقدون هذه الصفات.

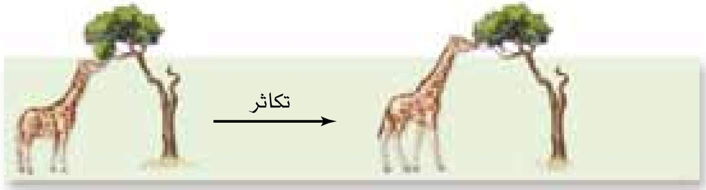
نتيجة لذلك، فإن المجموعة السكانية تُدخل ضمنها بالتدريج مزيدًا من الأفراد ذوي الصفات المفيدة في البقاء. وعليه، فإن المجموعة السكانية تتطور، وتصبح متكيفة بصورة أفضل للظروف المحيطة بها.

كان عالم الأحياء جين بابتست لامارك يتبنى نظرية مناوئة، افترضت أن التطور يحدث عند **توريث الصفات المكتسبة**. ووفقًا لهذه النظرية، فإن الأفراد تمرر بالتوريث إلى نسلها التغيرات الجسمية والسلوكية التي اكتسبتها خلال حياتها. فمثلًا، اقترح لامارك أن أسلاف الزراف ذوات الرقاب القصيرة حاولت مد رقابها للتغذي على أوراق الأشجار، وأن استطالة رقاب هذه الحيوانات كانت تنتقل وراثيًّا إلى الأجيال اللاحقة، ما يعطي جيلًا برقاب طويلة (الشكل 20-1 أ). وفي نظرية داروين للمقارنة، فإن الاختلاف لا ينشأ بسبب الخبرة، ولكن نتيجة لفروق وراثية موجودة أصلًا بين الأفراد (الشكل 20-1 ب).

يمكن أن نرصد كيف تتغير المجموعة السكانية عبر الزمن بالنظر إلى التغير في تكرار أليلات جين معين من جيل إلى الجيل اللاحق. فالانتخاب الطبيعي، بتفضيله بعض الأفراد التي تحمل أليلًا معينًا، يمكن أن يقود إلى تغير في تكرار الأليلات، ولكنه ليس العملية الوحيدة التي تنجز ذلك، إذ يمكن أن يتغير تكرار الأليلات عندما تحدث الطفرات بشكل متكرر، فتغير أليلًا إلى آخر، كما يحدث ذلك عندما تجلب الأفراد المهاجرة معها بعض الأليلات. إضافة إلى ذلك، عندما تكون المجموعات السكانية صغيرة، فإن تكرار الأليلات يمكن أن يتغير عشوائيًّا نتيجة لعامل المصادفة، لكن عامل الانتخاب الطبيعي غالبًا ما يطغى أثره على العوامل الأخرى، وإن لم يكن ذلك بشكل دائم، كما سنرى لاحقًا في الفصل.

أسلاف الزراف استطالت رقابها بسبب مدها المتكرر للوصول إلى أوراق الأشجار، ثم نقلت هذا التغير إلى نسلها.

الأسلاف المقترحة للزراف لها خصائص تشبه زرافة أوكابي المعاصرة.



أ. نظرية لامارك: الاختلافات المكتسبة تمرر إلى الأحفاد.

بعض أفراد الزراف ولدت ولها رقاب طويلة بسبب اختلافات وراثية.

هذه الأفراد مررت بالتوريث صفاتها إلى الجيل الثاني.

على مدى أجيال عدة: أصبح الأفراد ذوو الرقاب الطويلة أكثر نجاحاً ربما بسبب قدرتهم على التغذية على أشجار أكثر ارتفاعًا، ثم نقلوا صفة طول العنق إلى نسلهم.

ب. نظرية داروين: الانتخاب الطبيعي أو التغيرات المعتمدة على الوراثة تقود إلى التغير التطوري.

الشكل 20 – 1

فكرتان تبينان كيف طور الزراف رقابًا طويلة.

ينتج التطور من أي عملية تسبب تغيرًا في التركيب الوراثي للمجموعة السكانية، لهذا، لا يحق لنا الحديث عن التطور دون الأخذ في الحسبان **وراثة المجموعات السكانية Population genetics**، وهي التي تُعنى بدراسة خصائص الجينات في المجموعات السكانية. ومن المناسب دومًا أن نبدأ بالنظر إلى التغيرات الوراثية الموجودة بين الأفراد في النوع الواحد؛ فهي التي تشكل المادة الخام المتوافرة لعملية الانتخاب.

كما تعلمت في (الفصل الـ 12)، تحتوي المجموعة السكانية الطبيعية الكثير من الاختلافات الوراثية. ما مقدار هذه الاختلافات؟ يعد الإنسان ممثلًا لمعظم (وليس لكل) الأنواع من حيث إن المجموعة السكانية البشرية تحتوي قدرًا مهمًّا من الاختلافات الوراثية. فمثلًا:

1. **الجينات التي تتحكم في مجموعات الدم**. يبين التحليل الكيميائي وجود أكثر من 30 جينًا لمجموعات الدم في الإنسان إضافة إلى موقع المجموعة ABO. ويوجد نحو ثلث هذه الجينات على الأقل بشكل روتيني في أشكال أليلية عدّة متبادلة في المجموعة السكانية البشرية. علاوة على ذلك، هناك أكثر من 45 جينًا متغيرًا مسؤولًا عن إنتاج بروتينات خلايا الدم والبلازما، التي لا تعد ضمن مجموعات الدم. باختصار، هناك الكثير من الجينات المتغيرة وراثيًّا توجد في هذا النظام وحده.
2. **الجينات التي تتحكم في الأنزيمات**. يمكن بسهولة تمييز الأليلات المتبادلة للجينات المتحكمة بإنتاج الأنزيمات لقياس مدى سرعة هجرة البروتينات المتبادلة في حقل كهربائي (عملية تدعى التهجير الكهربائي الفصل الـ 17). هناك كثير من التباين عند المواقع الجينية المحددة للأنزيمات، وأن ما نسبته 5% تقريبًا من مواقع الأنزيمات هذه في إنسان طبيعي تكون خليطة الجينات Heterozygous. فإذا ما اخترت فردًا عشوائيًّا، ثم اخترت جينًا يتحكم في الأنزيمات عشوائيًّا أيضًا في ذلك الفرد، فإن هناك احتمالًا يقدر بنحو 5% أن يكون ذلك الجين خليطًا.

وعند الأخذ في الحسبان كامل المحتوى الجيني، فإن من الإنصاف القول: إن بني البشر يختلف كل منهم عن الآخر ما عدا حالة التوائم المتماثلة. وينطبق الأمر نفسه على المخلوقات الأخرى بإستثناء تلك التي تتكاثر لا جنسيًّا، ففي الطبيعة، الاختلاف الوراثي هو القاعدة.

تعدد أشكال الأنزيمات

لو أخذنا مجموعة سكانية معينة، لوجدنا أن كثيرًا من المواقع الجينية لها لديها أليل أو أكثر موجود بتكرار أكبر كثيرًا ما يمكن أن يحدث نتيجة للطفرة وحدها. ويشير العلماء إلى موقع كهذا، أنه **متعدد الأشكال Polymorphic** (الشكل 20-2). إن مقدار تباين كهذا ضمن المجموعة السكانية الطبيعية لم يكن ليراود خيالنا قبل عقود عدة، ولكن التقنيات الحديثة مثل التهجير الكهربائي للبروتينات مكنتنا من فحص الأنزيمات والبروتينات مباشرة.

نحن نعرف الآن أن معظم المجموعات السكانية للحشرات والنباتات هي متعددة الأشكال في أكثر من نصف مواقعها الجينية المتحكمة في الأنزيمات. بمعنى آخر، المواقع الجينية لديها أكثر من أليل يوجد بتكرار أكثر من 5%. أما الفقريات فإنها أقل درجة في تعدد الأشكال. إن **عدم تماثل الجينات Heterozygosity**، وهو احتمال أن يكون جين ما في فرد يُختار بشكل عشوائي خليطًا، هو 15% في ذبابة الفاكهة واللافقريات الأخرى، وهو بين 5 - 8% في الفقريات، ونحو 8% في النباتات ذات التلقيح الخلطي (تميل قيم عدم تماثل الجينات إلى أن تكون أقل من نسب المواقع الجينية متعددة الأشكال؛ لأن المواقع الجينية متعددة الأشكال سيكون لديها كثير من الأفراد متماثلي الجينات). ويشكل هذا المستوى العالي من الاختلاف الوراثي مادة خامًا مهمة للتطور.

الشكل 20 – 2

التباين متعدد الأشكال. تُبدي هذه المجموعة السكانية الطبيعية من نبتة *Lythrum salicaria* تباينًا كبيرًا في لون الزهرة. والفروق الفردية هنا تورث، ثم تنتقل إلى النسل.

تعدد أشكال تتابع *DNA*

لقد جعلت تقنيات الجينات أمر تقييم الاختلافات الوراثية أمرًا ممكنًا بمعرفة تتابعات DNA نفسها مباشرة. فمثلًا، عند دراسة جينات *ADH* (المسؤول عن إنتاج أنزيم مزيل هيدروجين الكحول) لأحد عشر فردًا من ذبابة الفاكهة *Drosophila melanogaster* ومعرفة تتابعاته، وجد العلماء أن هناك 43 موقعًا مختلفًا. وباستخدام التهجير الكهربائي للبروتين، لم يظهر إلا واحد منها فقط!

وقد أثبتت هذا الاكتشاف دراسات عدة على مستوى DNA. فالاختلافات الكثيرة وجدت في الجين في المناطق المنتجة للبروتين، كما وجدت في المناطق غير المشفِّرة Intron التي لا تترجم، وهذه الاختلافات هي أكبر من قدرتنا على تحريها بفحص الأنزيمات بالتهجير الكهربائي فقط.

اقترح داروين أن الأنواع تمر بتحدر يصحبه تحوير، وهذا هو المفهوم الذي تعتمد عليه نظرية التطور.

الانتخاب الطبيعي الذي به تُفضَّل بعض الأليلات على بعضها الآخر، وتترك نسلًا أكبر، هو إحدى الطرق التي تتطور بها الأنواع.

المجموعات السكانية الطبيعية تحتوي كميات كبيرة من التباين الوراثي – أكثر مما يمكن تفسيره بالطفرة وحدها.

2-20 التغيرات في تكرار الأليل

شكَّل التغير الوراثي ضمن المجموعة السكانية الطبيعية لغزًا لداروين ولمعاصريه من العلماء في منتصف القرن التاسع عشر. آنذاك، لم يكن معروفًا دور الانقسام الاختزالي في انعزال الصفات بين النسل الناتج لهجين. وعلى الرغم من أن مندل كان قد أجرى تجاربه في الوراثة في هذا الوقت، فإن أعماله لم تكن معروفة على نطاق واسع بعد. وقد اعتقد العلماء آنذاك أن الانتخاب يجب أن يُفضل الشكل الأمثل، وبذا يحذف كل اختلاف ممكن. وفي ذلك الوقت أيضًا، كانت نظرية الوراثة المزيج – كان يعتقد بحسب هذه النظرية أن النسل يكون وسطًا في صفاته الشكلية بالنسبة إلى أبويه– مقبولة بشكل واسع. فإذا ما كان ذلك صحيحًا، فإن تأثير أي تغير وراثي سوف يضمحل بسرعة ضمن المجموعة، لدرجة عدم ظهوره في الأجيال اللاحقة.

يصف مبدأ هاردي-واينبرج المجموعات السكانية المستقرة

بعد اكتشاف أبحاث مندل، قام العالمان؛ جودفري هاردي عالم الرياضيات الإنجليزي وولهم واينبرج الفيزيائي الألماني، عام 1908 بحل لغز استمرار التغير الوراثي. لقد حار هذان العالمان في الإجابة عن سؤال: لماذا لا تصبح المجموعات السكانية مكونة من أفراد ذات صفات سائدة فقط بعد أجيال عدة؟ وقد توصل كل منهما على حدة إلى استنتاج مفاده أن النسب الأصلية للتراكيب الجينية في المجموعة السكانية تبقى ثابتة من جيل إلى آخر طالما تحققت الافتراضات الآتية:

1. عدم حدوث طفرة.
2. عدم انتقال الجينات منها أو إليها من مصادر أخرى (لا هجرة داخلية ولا خارجية).
3. حدوث تزاوج عشوائي.
4. حجم المجموعة السكانية يكون كبيرًا جدًا.
5. عدم حدوث الانتخاب.

ولأن نسب التراكيب الجينية لا تتغير يقال: إنها في توازن هاردي-واينبرج **Hardy-Weinberg equilibrium**.

معادلة هاردي واينبرج لأليلين – امتداد ذو حدين

يُكتب مبدأ هاردي-واينبرج على صورة معادلة بطريقة جبرية. افترض مجموعة سكانية مكونة من 100 قط، 84 منها سوداء، و16 بيضاء. إن تكرار الطرازين الشكليين هما 0.84 (84%) سوداء، 0.16 (16%) بيضاء. هل يمكن استنتاج تكرار الطرز الجينية بناء على تكرار الطرز الشكلية؟

إذا افترضنا أن القطط البيضاء متماثلة الجينات متنحية لأليل نرمز له بالحرف b وأن القطط السوداء هي إما متماثلة الجينات سائدة BB أو غير متماثلة الجينات Bb، فإننا نستطيع أن نحسب تكرار كل أليل في المجموعات السكانية من نسبة الأفراد السوداء والبيضاء بافتراض أن المجموعة السكانية هي في توازن هاردي-واينبرج.

افترض أن الحرف p يمثل تكرار الأليل B، والحرف q يمثل تكرار الأليل المبادل b. ونظرًا لوجود أليلين فقط، فإن مجموع $p+q$ يجب أن يكون مساويًا 1 دائمًا (أي كامل المجموعة السكانية). من ناحية أخرى، يجب أن يكون مجموع التراكيب الجينية الثلاثة مساويًا 1 أيضًا. إذا كان تكرار الأليل B هو p فإن احتمال أن يكون فرد ما لديه أليلان من نوع B سيكون مساويًا لاحتمال أن كلًّا من أليليه هو B، إن احتمال وقوع حدثين مستقلين يساوي حاصل ضرب احتمال كل حدث على حدة؛ في حالتنا هذه، احتمال أن يتلقى الفرد الأليل B من أبيه هو p واحتمال أن يتلقى الأليل B من أمه هو p أيضًا. ولهذا، فإن احتمال وقوع الحدثين معًا هو $p \times p = p^2$ (الشكل 20- 3). وبالمنطق نفسه، فإن احتمال حصول فرد على الأليلين b هو q^2.

ما احتمال أن يكون فرد ما غير متماثل الجينات؟ هناك طريقتان يتم بهما ذلك: قد يحصل الفرد على الأليل B من أبيه، والأليل b من أمه أو العكس تمامًا.

الشكل 20 – 3

اتزان هاردي-واينبرج. يبقى تكرار الجاميتات والطرز الجينية والشكلية ثابتًا جيلًا بعد آخر عند غياب العوامل التي تؤثر فيه.

استقصاء

إذا ماتت القطط البيضاء جميعها، فما نسبة القطط البيضاء، في الجيل المقبل؟

إن احتمال الحالة الأولى هو $p \times q$، واحتمال الحالة الثانية هو $q \times p$. ونظرًا لأن النتيجة في كل حالة هي أن الفرد سيكون غير متماثل الجينات، فإن الاحتمال لهذه النتائج هو مجموع الاحتمالين؛ أي $2pq$.

باختصار، إذا كانت المجموعة السكانية في اتزان هاردي – واينبرج ذات تكرار أليلات p و q فإن احتمال أن يكون لفرد ما أيٌّ من الطرز الجينية المحتملة سيكون $p^2 + 2pq + q^2$. تذكر أن هذه الصيغة هي امتداد ذو حدين:

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$$

أخيرًا، يمكن استخدام هذه الاحتمالات للتنبؤ بتوزيع الطرز الجينية في المجموعة السكانية. فإذا كان احتمال أي فرد أن يكون غير متماثل الجينات هو $2pq$ فإننا نتوقع أن تكون نسبة الأفراد غير متماثلة الجينات في المجموعة السكانية هو $2pq$، وبشكل مماثل، فإن تكرار الأفراد المتماثلة الجينات BB، bb سيكون p^2، q^2.

بالعودة إلى المثال السابق، تذكر أن 16% من القطط بيضاء، فإذا كان اللون الأبيض صفة متنحية، فهذا يعني أن مثل هؤلاء الأفراد سيكون طرازهم الجيني هو qq. وإذا كان تكرار هذا الطراز الجيني هو q^2=0.16 (تكرار القطط البيضاء) فإن تكرار q هو 0.4 ونظرًا لأن $p + q = 1$ فإن p التي تمثل تكرار الأليل B ستكون $1.0 - 0.4 = 0.6$ (تذكر أن مجموع التكرارات يجب أن يساوي 1). نستطيع الآن أن نحسب تكرار الطرز الجينية للقطط متماثلة الجينات السائدة BB إذ ستشكل مجموعة p^2 وقيمتها $(0.6)^2 = 0.36$ أي 36 قطًّا متماثل الجينات سائد من أصل 100 قط. أما القطط غير متماثلة الجينات، التي لديها الطراز الجيني Bb، ولها تكرار يساوي $2pq$ أو $2 \times 0.6 \times 0.4 = 0.48$ أي 48 فردًا غير متماثلة الجينات.

استخدم معادلة هاردي- واينبرج للتنبؤ بالتكرار في أجيال لاحقة

إن معادلة هاردي–واينبرج امتداد بسيط لمربع بونيت Punnett الذي وصف (في الفصل الـ 12)، حيث حُدد للأليلين التكراران p و q. يمكننا (الشكل 20–3) من تتبع إعادة التوزيع الوراثي في أثناء التكاثر الجنسي، ويمكننا أن نرى كيف يؤثر في تكرار الأليلين b و B في الجيل المقبل.

عند بناء المخطط، نفترض أن اتحاد الحيوان المنوي والبويضة في هذه القطط عشوائي، بحيث إن كل التشكيلات المكونة من b و B يمكن أن تحدث. لهذا، فإن الأليلات تختلط عشوائيًّا، ويمكن أن تُمثل في الجيل المقبل بنسبة مماثلة لوجودها الأصلي. إن كل بويضة أو حيوان منوي في كل جيل لديه فرصة مقدارها 0.6 بأن يلتقي الأليل B ($p = 0.6$) وفرصة مقدارها (0.4) بأن يلتقي الأليل b ($q = 0.4$).

في الجيل المقبل، ستكون فرصة اتحاد أليلين من نوع B هي P^2 أي (0.36) ومن ثم ستبقى نسبة 36% من الأفراد في المجموعة السكانية لديها الطراز الجيني BB. إن تكرار الأفراد bb سيكون q^2 أي 0.16 وهذا يعني أن نسبة 16% من الأفراد ستبقى bb وكذلك الحال، فإن نسبة الأفراد الخليطة Bb ستبقى بتكرار $0.4 \times 0.6 \times 2$ أي 48%.

ومن ناحية الطرز الشكلية، إذا بقي حجم المجموعة السكانية 100 قط، فإننا سنستمر في الحصول على 84 قطًّا أسود (طرزها الجينية BB أو Bb) و16 قطًّا أبيض (طرزها الجينية bb). وهكذا، فإن تكرار كل من الأليلات والطرز الجينية والطرز الشكلية سيبقى ثابتًا من جيل إلى آخر على الرغم من إعادة خلط الجينات التي حدثت في أثناء الانقسام الاختزالي والتكاثر الجنسي. فالسيادة والتنحي للأليلات يمكن أن يؤثر فقط في كيفية تعبير الأليل عن نفسه في الفرد لا أن يؤثر في تكرار الأليل عبر الزمن.

تكهن هادي-واينبرج يمكن أن يطبق على البيانات لإيجاد دليل على عمليات التطور

يبين مثال القطط السابق الذكر أنه إذا تحققت الافتراضات الخمسة جميعها، فإن تكرار الأليل والطراز الجيني لن يتغير من جيل إلى آخر. لكن هذه الافتراضات الخمسة لا تتحقق جميعها في معظم المجموعات السكانية في الطبيعة. إن الاستفادة الأولية من هذه الطريقة هو تحديد ما إذا كانت عملية تطورية أو أكثر تؤثر في المجموعات السكانية.

لنفرض مثلًا، أن التكرار الملاحظ للطرز الجينية BB وbb في مجموعة مختلفة من القطط كانت 0.45، وأن تكرار الطراز الجيني Bb كان 0.10 نستطيع هنا أن نحسب التكرار للأليلين B و b أنه 0.50، وأن تكرار الطرز الجينية $BB/Bb/bb$ سيكون 0.25/0.50/0.25 على التوالي. في هذه الحالة لن تكون المجموعات السكانية التي ندرسها في اتزان هاردي–واينبرج وبالتحديد سيكون هناك الكثير من الأفراد متماثلة الجينات والقليل من الأفراد غير متماثلة الجينات.

ما الذي يمكن أن يسبب زيادة الأفراد متماثلة الجينات؟ هناك احتمالات عدة، من بينها: (1) انتخاب طبيعي يحبذ بقاء متماثلة الجينات على خليطة الجينات، (2) أفراد تختار التزاوج من أفراد أخرى ذات طراز جيني مماثل لأن تزاوج $BB \times BB$ أو $bb \times bb$ سينتج دومًا نسلًا متماثل الجينات ما يؤدي إلى زيادة الأفراد متماثلة الجينات، أو (3) تدفق أفراد متماثلة الجنيات من خارج المجموعة السكانية (أو العكس، خروج الأفراد غير متماثلة الجينات إلى مجموعات أخرى). وهكذا، فإنه بعدم وجود اتزان هاردي– واينبرج نستطيع أن نصوغ فرضية، ونختبرها مباشرة.

يمكن كذلك تحري وجود العمليات التطورية بطريقة ثانية. فإذا تحققت افتراضات هاردي–واينبرج، فإن تكرار الأليلات سيبقى ثابتًا من جيل إلى آخر، أما إذا تغير تكرار الأليلات بين الأجيال، فإن ذلك يشير إلى أن أحد الافتراضات لم يتحقق.

لنفترض أن تكرار b كان 0.53 في أحد الأجيال، ثم أصبح 0.61 في الجيل المقبل. هناك أيضًا عدة تفسيرات محتملة: فمثلًا (1) انتخاب يُحبذ b على B، (2)هجرة b إلى المجموعة أو هجرة B خارج المجموعة، (3) نسبة عالية من الطفرة التي تحدث غالبًا من B إلى b وليس العكس. احتمال آخر يتمثل في أن المجموعة السكانية صغيرة، وأن التغير يمثل تذبذبًا عشوائيًّا يحدث بمحض المصادفة؛ لأن بعض الأفراد تورث جيناتها أكثر من أفراد آخرين. وسنناقش كيف تدرس كل من هذه العمليات فيما تبقى من هذا الفصل.

ينص مبدأ هاردي- واينبرج على أنه في مجموعة سكانية كبيرة يحدث بها التزاوج بشكل عشوائي وبغياب العوامل الأخرى التي تغير نسب الأليلات لا تغير عملية التكاثر الجنسي وحدها هذه النسب.

عندما نجد أن مجموعة سكانية هي ليست في اتزان هاردي – واينبرج أو أن تكرار الأليلات بها تغير من جيل لآخر، فإن ذلك يشير إلى أن واحدًا أو أكثر من عوامل التطور قد أثر في تلك المجموعة.

3-20 خمسة عوامل تسبب التغير التطوري

إن الافتراضات الخمسة لمبدأ هاردي – واينبرج تشير كذلك إلى العوامل الخمسة التي تقود إلى التغير التطوري في مجموعة سكانية. فالطفرة، وحركة الجينات والتزاوج غير العشوائي، والإزاحة الوراثية في مجموعات سكانية صغيرة، والضغوط الناتجة عن الانتخاب الطبيعي يسبب أي منها تغيرًا في نسب الأليلات والطرز الجينية.

الطفرة تغير الأليلات

إن حدوث طفرة في أليل يمكن أن تغير نسب الأليلات في المجموعة. لكن معدل الطفرات بشكل عام متدنٍّ جدًا لدرجة أنه يُحدث تأثيرًا ضئيلًا في نسب هاردي – واينبرج للأليلات المشتركة. فالجين المثالي تحدث به الطفرة بمعدل مرة في كل 100,000 انقسام خلوي. وبسبب هذا المعدل المتدني، فإن العمليات التطورية الأخرى تعدّ أكثر أهمية في تحديد كيف يتغير تكرار الأليل. مع ذلك، فإن الطفرة تشكل المصدر الأساسي للتغير الوراثي، ومن ثم فإنها تجعل التطور ممكنًا (الشكل 20–4 أ). من المهم أن نتذكر هنا أن احتمال حدوث طفرة معينة لا يتأثر بالانتخاب الطبيعي، بمعنى أن الطفرات لا تحدث بمعدل أعلى في الأوضاع التي يحبذ الانتخاب الطبيعي بقاءها.

تحدث حركة الجينات عندما تتحرك الأليلات بين المجموعات السكانية

إن حركة الجينات أو تدفقها هي حركة الأليلات من مجموعة سكانية إلى أخرى، وهي قد تشكل عاملًا قويًّا للتغيير. قد تكون حركة الجينات واضحة أحيانًا كما يحدث عند انتقال حيوان من مكان إلى آخر. فإذا كانت خصائص الفرد الذي وصل حديثًا مختلفة عنها للحيوانات الموجودة أصلًا، وإذا كان القادم الجديد متكيفًا بشكل مناسب للمنطقة الجديدة، بحيث يبقى ويتكاثر بنجاح، فإن التكوين الوراثي للمجموعة المستقبلية سيتغير.

وقد تكون بعض الأنواع من حركة الجينات غير واضحة تمامًا. وتشمل هذه الحركات الدقيقة انجراف الجاميتات أو الأطوار غير الناضجة للنباتات وللحيوانات البحرية من مكان إلى آخر (الشكل 20–4 ب). فحبوب اللقاح، وهي الجاميتات المذكرة للنباتات المزهرة تنتقل غالبًا لمسافات بعيدة عن طريق الحشرات والحيوانات الأخرى عند زيارتها للأزهار. ويمكن أن تنتقل البذور عن طريق الرياح أو الحيوانات إلى مجموعات سكانية جديدة بعيدًا عن موقعها الأصلي. كذلك، تحدث حركة للجينات من تزاوج أفراد تنتمي لمجموعات متجاورة.

لو كان لدينا مجموعتان سكانيتان تختلفان في الأصل في تكرار الأليلات: في المجموعة الأولى كانت $p= 0.2$، $q= 0.8$ وفي المجموعة الثانية كانت $p= 0.8$، $q= 0.2$، فإن حركة الجينات تميل لجلب الجين الأكثر ندرة إلى كل مجموعة. وهكذا، فإن تكرار الأليل سيتغير من جيل إلى آخر، وسوف تكون المجموعة السكانية في اتزان هاردي – واينبرج. وعندما يصبح تكرار الأليل 0.5 لكل أليل في كل من المجموعتين، فإنه يصبح لدينا اتزان. وهذا المثال يوضح أن حركة الجينات تميل لإحداث تجانس في تكرار الأليلات بين المجموعات السكانية.

يُحدث التزاوج غير العشوائي إزاحة في تكرار الطراز الجيني

إن الأفراد ذوي الطرز الجينية المعينة يتزاوجون أحيانًا مع أفراد من الطرز نفسها بصورة أكثر شيوعًا مما هو متوقع من التزاوج العشوائي، وتدعى هذه الظاهرة التزاوج غير العشوائي (الشكل 20–4 ج). إن **التزاوج المتجانس Assortive mating** الذي تتزاوج به أفراد متشابهة في الطراز الشكلي هو نوع من التزاوج غير العشوائي الذي يسبب اختلافًا كبيرًا في تكرار طرز جينية معينة عن تلك المتوقعة من مبدأ هاردي – واينبرج.

أ. المصدر النهائي للتغيير. تحدث الطفرات المفردة بشكل نادر لدرجة أن الطفرة وحدها عادة لا تغير كثيرًا في تكرار الجينات.

ب. عامل مهم في التغير. تنتقل الأفراد أو الجاميتات من مجموعة إلى أخرى.

جـ. التزاوج الداخلي هو الشكل الأكثر شيوعًا. إنه لا يغير تكرار الأليل، ولكنه يغير نسب الأفراد الخليطة.

د. حوادث إحصائية. إن التذبذب العشوائي في تكرار الأليلات يزداد كلما نقص حجم المجموعة السكانية.

هـ. الانتخاب هو العامل الوحيد الذي ينتج تغيرًا تطوريًّا جينيًّا.

الشكل 20 – 4

العوامل الخمسة المحدثة للتغير التطوري: أ. الطفرة. ب. حركة الجينات. جـ. التزاوج غير العشوائي. د. الانجراف الوراثي. هـ. الانتخاب.

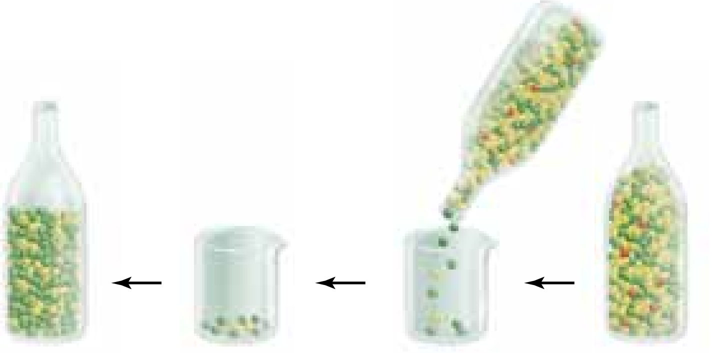
لا يغير التزاوج المتجانس من تكرار الأليلات، ولكنه يزيد من نسب الأفراد متماثلة الجينات نظرًا؛ لأن الأفراد المتماثلة في طرازها الشكلي غالبًا ما تكون متماثلة وراثيًّا، وأكثر احتمالًا لأن تُنتج نسلًا لديه نسختان من الأليل نفسه. لهذا، فإن المجموعات السكانية للنباتات ذات التلقيح الذاتي تتكون بشكل أساسي من أفراد متماثلة الجينات. في المقابل، فإن **التزاوج المنوّع Disassortive** الذي به تتزاوج أفراد مختلفة في طرزها الشكلية ينتج مزيدًا من الأفراد الخليطة.

الانجراف الوراثي قد يغير تكرار الأليلات في مجموعات صغيرة

في المجموعات السكانية الصغيرة، قد يتغير تكرار أليلات معينة بشكل كبير بمحض المصادفة فقط. إن هذه التغيرات تدعى **الانجراف (الإزاحة) الوراثي Genetic drift** (الشكل 20-4 د). لهذا السبب، فإن المجموعات السكانية يجب أن تكون كبيرة الحجم لكي تبقى في اتزان هاردي – واينبرج.

فإذا شكلت الجاميتات لعدد قليل من الأفراد فقط الجيل الثاني، فإن الأليلات التي تحملها قد لا تُمثل المجموعة السكانية للآباء الذين انحدروا منها بفعل عامل المصادفة (الشكل 20-5). ففي هذا المثال، أخذت مجموعة صغيرة من الأفراد من زجاجة تحتوي على كثير من الأفراد. وكما نرى، فإن معظم الأفراد التي أخذت كانت ذات لون أخضر بالمصادفة. ولهذا، فإن الجيل المقبل سيكون به أفراد بلون أخضر أكثر مما كان لدى جيل الآباء.

إن مجموعات صغيرة عدة معزولة عن بعضها قد تصبح مختلفة تمامًا نتيجة لهذا الانجراف الوراثي، حتى إن كانت قوى الانتخاب الطبيعي متماثلة لكلتا المجموعتين. وبسبب الانجراف الوراثي، فإن بعض الأليلات المؤذية قد يزداد تكرارها في المجموعات الصغيرة على الرغم من ضررها الانتخابي، وإن الأليلات المفيدة قد تُفقد على الرغم من فائدتها الانتخابية. ولعل من المثير للاهتمام معرفة أن الإنسان قد عاش في مجموعات صغيرة في أثناء الشطر الأكبر من مسيرته التطورية، وبالنتيجة، فإن الانجراف الوراثي ربما كان عاملًا حاسمًا في تطور النوع الإنساني.



الشكل 20 – 5

الانجراف الوراثي. تأثير عنق الزجاجة: تحتوي المجموعة الأبوية أعدادًا متساوية تقريبًا من الأفراد الصفراء والخضراء، وعددًا قليلًا من الأفراد الحمراء. إن الأفراد القليلة المتبقية التي ستشكل الجيل المقبل معظمها خضراء، بمحض المصادفة. يحدث تأثير عنق الزجاجة؛ لأن أفرادًا قليلين يشكلون الجيل المقبل كما قد يحدث عند حصول وباء أو عاصفة مدمرة.

قد تُظهر المجموعات الكبيرة كذلك أثر الانجراف الوراثي. فهذه المجموعات ربما كانت صغيرة في السابق، وربما أدى الانجراف الوراثي إلى تغير كبير في تكرار الأليلات في ذلك الوقت. تصور مجموعة سكانية تحتوي أليلين فقط لجين هما B و b وبتكرار متماثل (أي إن $p = q = 0.50$). ففي مجموعة سكانية كبيرة تلتزم مبدأ هاردي – واينبرج يكون تكرار الطرز الجينية المتوقع هو، BB 0.25، Bb 0.50، bb 0.25 إذا أُنتجت عينة صغيرة من أفراد الجيل المقبل، فمن الممكن حدوث انجراف كبير في تكرار الطرز الجينية بمحض المصادفة فقط.

افترض، مثلًا، أن أربعة أفراد تكوّن الجيل المقبل، وأنه بعامل المصادفة كان الأفراد: اثنين Bb واثنين BB فهذا يعني أن تكرار الأليلات في الجيل المقبل هو $p=0.75$، $q=0.25$. وفي الحقيقة، فإنك لو حاولت تكرار هذه التجربة 1000 مرة، وفي كل مرة تختار عشوائيًّا أربعة أفراد من المجموعة الأبوية، فإنه في نحو 8 حالات من 1000 سيحذف واحد من الأليلين تمامًا. إن هذه النتيجة تقود إلى استنتاج مهم، وهو أن الانجراف الوراثي يمكن أن يقود إلى فقدان الأليلات في المجموعات المعزولة. فالأليلات التي تكون في البداية غير شائعة تكون معرضة بشكل خاص للاختفاء (الشكل 20-5 أ).

وعلى الرغم من أن الانجراف الوراثي يمكن أن يحدث في أي مجموعة سكانية، فإنه أكثر احتمالًا على وجه الخصوص في المجموعات التي أُسست من قبل أفراد قليلين أو في المجموعات التي اختزلت إلى حد كبير في وقت من الأوقات في الماضي.

تأثير المؤسس *The Founder Effect*

ينتشر أحيانًا فرد، أو عدد قليل من الأفراد، ويصبح مؤسسًا لمجموعة سكانية جديدة معزولة وعلى مسافة من الموطن الأصلي. لا يُتوقع أن يحمل هؤلاء الرواد جميع الأليلات الموجودة في المجموعة الأصل. ولهذا، قد تفقد بعض الأليلات من المجموعة الجديدة، وقد يتغير تكرار بعض الأليلات الأخرى. وفي بعض الحالات، قد تصبح بعض الأليلات التي كانت نادرة في المجموعة الأصل جزءًا مهمًّا من التكوين الوراثي للمجموعة السكانية الجديدة. تدعى هذه الظاهرة تأثير المؤسس.

إن تأثير المؤسس ليس نادرًا في الطبيعة، فكثير من النباتات ذاتية التلقيح تبدأ مجموعة سكانية من بذرة واحدة. وتعد ظاهرة تأثير المؤسس مهمة على وجه الخصوص في تطور المخلوقات على الجزر المحيطية البعيدة، مثل هاواي وغلاباغوس. فمعظم المخلوقات على هذه الجزر اشتقت من مؤسس واحد أو عدد قليل من المؤسسين. بالطريقة نفسها، فإن المجموعات السكانية البشرية المعزولة التي بدأت بأفراد قليلين طغت عليها الصفات الوراثية لمؤسسيها. فمجموعة أميش Amish السكانية في الولايات المتحدة مثلًا لديها تكرار عالٍ لعدد من الحالات، مثل تعدد الأصابع (وجود ستة أصابع).

تأثير عنق الزجاجة

قد يقل حجم المجموعة السكانية بشكل حاد، حتى إن لم ينتقل أفرادها من مكان إلى آخر. فقد يحدث ذلك بسبب الفيضان، أو الجفاف، أو الأمراض المعدية، أو العوامل الطبيعية الأخرى أو من تغيرٍ في البيئة. إن الأفراد القليلين الباقين قد يشكلون عينة وراثية عشوائية للمجموعة الأصلية (إلا إذا تمكن بعض الأفراد من البقاء بشكل خاص بسبب تكوينهم الوراثي). تدعى التغيرات الناتجة وفقد الاختلاف الوراثي **تأثير عنق الزجاجة Bottleneck effect**.

إن التغير الوراثي لبعض الأنواع الحية نضَب بشكل حاد ربما بسبب تأثير عنق الزجاجة في الماضي. فمثلًا، فقمة الفيل الشمالية التي تتكاثر على سواحل أمريكا الشمالية والجزر المجاورة تم اصطيادها على نحو جائر، ما كاد يؤدي إلى انقراضها ولم يبقَ منها إلا نحو 20 فردًا على جزيرة جودالوب في سواحل كاليفورنيا (الشكل 20-6). نتيجة لهذا التأثير، فقَدَ هذا النوع كل اختلافاته الوراثية على الرغم من زيادة أعداده مجددًا إلى عشرات الآلاف، وامتداد أماكن تكاثره نحو الشمال حتى سان فرانسيسكو. إن تأثير عنق الزجاجة يعد مشكلة كبيرة في الأنواع المهددة بالانقراض، وتلك التي يقل عدد أفرادها بشكل حاد في أي وقت. حتى إن ازداد حجم المجموعة السكانية ثانية، فإن انعدام الاختلاف الوراثي قد يعني أن النوع يبقى معرضًا للانقراض – وهو موضوع سنناقشه في الفصل 59.

الانتخاب يحبذ بعض الطرز الجينية على غيرها

بيّن داروين أن بعض الأفراد تترك نسلًا أكثر من غيرها، والمعدل الذي يتم به ذلك يتأثر بالطراز الشكلي وبالسلوك. توصف نتائج هذه العملية بأنها انتخاب (انظر الشكل 20-4هـ). وفي الانتخاب الاصطناعي، يختار المهجن الصفات المرغوب فيها، أما في الانتخاب الطبيعي فإن الظروف البيئية تقرر أي الأفراد في المجموعة السكانية ينتجون أكبر عدد من النسل. لكي يتم الانتخاب الطبيعي، ويحدث التغير التطوري لا بد أن تتحقق ثلاثة أمور:

1. **وجود اختلافات بين الأفراد في المجموعة السكانية.** فالانتخاب الطبيعي يعمل بتفضيل الأفراد ذوي الصفات الجيدة على الأفراد ذوي الصفات المغايرة. فإن لم يكن هناك اختلاف، فلن يعمل الانتخاب الطبيعي.
2. **الاختلافات بين الأفراد يجب أن تنتج فروقًا في عدد النسل الباقي في الجيل المقبل.** وهذا هو جوهر الانتخاب الطبيعي؛ فبعض الأفراد أكثر نجاحًا من غيرهم في إنتاج النسل بسبب طرزهم الشكلي أو سلوكهم. وعلى الرغم من أن كثيرًا من الصفات تتباين مظهريًّا، فإن الأفراد الذين يظهرون هذه الاختلافات لا يختلفون في معدل بقائهم ونجاحهم التكاثري دائمًا.
3. **الاختلافات يجب أن تنتقل وراثيًا.** لكي يُحدث الانتخاب تغيرًا تطوريًّا يجب أن يكون هناك أساس وراثي للفروق المنتخبة. إذ ليس لجميع الاختلافات أساس وراثي، حتى إن الأفراد المتطابقين وراثيًّا قد يكونون متمايزين شكليًّا إذا عاشوا في بيئات مختلفة. وهذه التأثيرات البيئية شائعة في البيئة، ففي كثير من السلاحف مثلًا، نجد أن الأفراد التي تفقس من بيوض وضعت في تربة رطبة تكون أثقل، وتكون لديها أصداف أطول وأوسع من الأفراد التي تنتج من أعشاش وضعت في منطقة أكثر جفافًا.

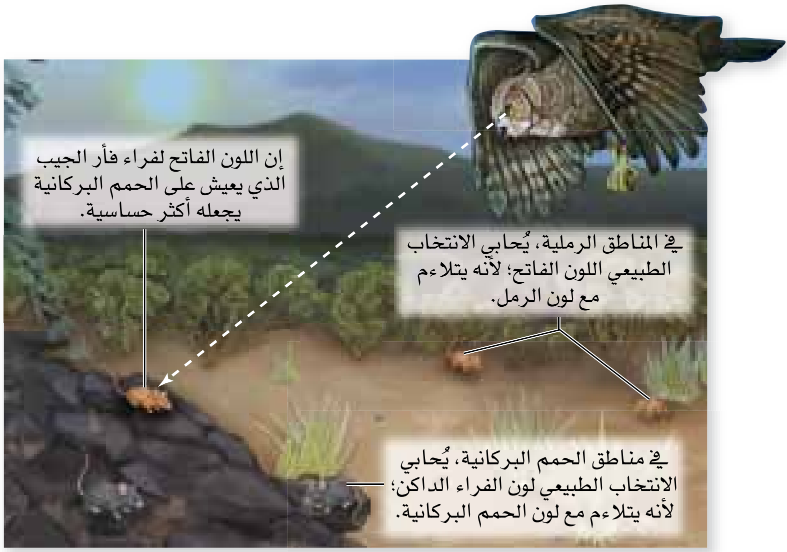
وعندما لا تختلف الأفراد ذات الطرز الشكلية المختلفة وراثيًّا، فإن الفروق في عدد النسل لن تغير التكوين الوراثي للمجموعة السكانية في الجيل المقبل، وهكذا لن يحدث التغير التطوري. ومن المهم تذكّر أن الانتخاب الطبيعي والتطور ليسا الشيء ذاته، فالمفهومان غالبًا ما يُعتقد خطأ أنهما متساويان. الانتخاب الطبيعي هو العملية، أما التطور فهو السجل التاريخي أو النتيجة لهذا التغير عبر الزمن. إن الانتخاب الطبيعي يمكن أن يقود إلى التطور، وهو واحد من عمليات عدة يمكن أن تحدث التغير التطوري. إضافة إلى ذلك، يمكن أن يَحدث الانتخاب الطبيعي دون أن يَحدث تغير تطوري، إذ إنه يقود إلى التطور فقط عندما تكون الاختلافات ذات أساس وراثي.

الانتخاب لتجنب المفترس

إن نتيجة التطور التي يدفعها الانتخاب الطبيعي هي جعل المجموعات السكانية أفضل تكيفًا لبيئاتها. كثير من حالات التكيف الموثقة تتضمن تغيرًا وراثيًّا يقلل من احتمال إمساك المفترس لها، فيرقة الحفار لفراشة الكبريت (*Colias eurytheme*) الشائعة تبدي عادة لونًا أخضر باهتًا، ما يعطيها محاكاة رائعة مع النباتات الغضة التي تتغذى عليها، أما الشكل الأزرق الفاقع البديل لبعضها فيبقيها

الشكل 20 – 6

تأثير عنق الزجاجة: دراسة حالة. تعيش فقمة الفيل الشمالية *Mirounga angustirostris* في المياه الباردة جدًا، وتعد أكبر أنواع الفقمات في العالم. لديها طبقة سميكة من الدهون؛ ولهذا فقد جرى اصطيادها، لدرجة الانقراض تقريبًا في أواخر القرن التاسع عشر. وقد بلغ عدد المجموعة المتبقية منها في جزيرة جودالوب نحو 20 فردًا فقط. وخلال هذه المدة، تلاشت الاختلافات الوراثية عن طريق الانجراف الوراثي العشوائي. منذ أن بدأت حمايتها من الصيد، بدأ النوع في استعادة الانتشار في كامل موطنه الأصلي، وازدادت أعدادها لتصل إلى عشرات الآلاف، ولكن الاختلاف الوراثي بينها سيستعيد عافيته تدريجيًّا مع الزمن بتراكم الطفرات.



الشكل 20 – 7

فأر الجيب من حوض تولاروزا في المكسيك الجديدة له ألوان تلائم ألوان الخلفية التي يعيش فيها. تشكيلات الحمم البركانية السوداء تحيط بها الصحراء، والانتخاب الطبيعي يُفضل لون الفراء لهذه الفئران الذي يتناسب جيدًا مع المنطقة المحيطة به.

بأعداد قليلة جدًا؛ لأن هذا اللون يجعل اليرقات واضحة تمامًا، ويمكّن الطيور المفترسة من رؤيتها بسهولة كبيرة (الشكل 20-4 هـ).

أحد الأمثلة الواضحة على أهمية التلاؤم مع الخلفية يتضمن تدفق الحمم القديمة في الصحاري في جنوب الغرب الأمريكي. في هذه المناطق، يتضارب التكوين الصخري الأسود الناتج عن الحمم بعد أن تبرد كثيرًا مع الوهج اللامع لرمل الصحراء المحيطة. كثير من الأنواع الحيوانية التي توجد على هذه الصخور، بما في ذلك الزواحف والقوارض والحشرات داكنة اللون، في حين نجد أن التجمعات السكانية التي تعيش في الرمال المحيطة أفتح لونًا بكثير (الشكل 20-7). إن الافتراس هو السبب المحتمل لهذه الفروق في اللون. وقد أثبتت الدراسات المخبرية أن الطيور المفترسة كالبوم أقدر على التقاط الأفراد الموجودين على خلفية لم تتكيف معها.

الانتخاب يتماشى مع الظروف المناخية

تركز كثير من دراسات الانتخاب على الجينات المتحكمة في الأنزيمات؛ لأن الباحث يستطيع في هذه الحالات أن يقيّم بشكل مباشر نتائج التغير في تكرار أليلات الأنزيمات المتبادلة على المخلوق. يجد الباحثون غالبًا أن تكرار أليلات الأنزيم يتغير مع خطوط العرض، بحيث يكون أليل ما أكثر شيوعًا في التجمعات السكانية الشمالية، لكنه أقل شيوعًا في المواقع الجنوبية.

ومن الأمثلة الرائعة دراسة عن السمكة القاتلة الصغيرة (*Fundulus heteroclitus*) التي توجد على طول الساحل الشرقي لأمريكا الشمالية. في هذه السمكة، توجد اختلافات جغرافية في تكرار أليل الجين المنتج لأنزيم مزيل هيدروجين اللاكتيك الذي يحول بيروفيت إلى لاكتيك (انظر الجزء 9-4).

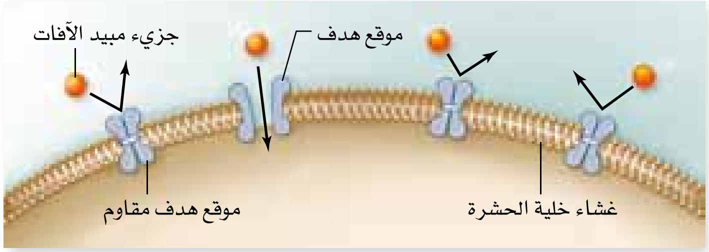
لقد بينت الدراسات الكيميائية الحيوية أن الأنزيمات التي تنتجها هذه الأليلات تعمل بشكل مختلف على درجات الحرارة المختلفة، ما يفسر التوزيع الجغرافي.

فشكل الأنزيم الأكثر تكرارًا في الشمال يعمل بوصفه عاملًا مساعدًا بشكل أفضل على درجات حرارة منخفضة من الشكل الموجود في الجنوب. إضافة إلى ذلك، تشير الدراسات إلى أنه على درجات حرارة منخفضة، نجد أن الأفراد ذات الأليل الشمالي تسبح بسرعة أكبر، وتستطيع البقاء بشكل أفضل من الأفراد ذات الأليل المغاير.

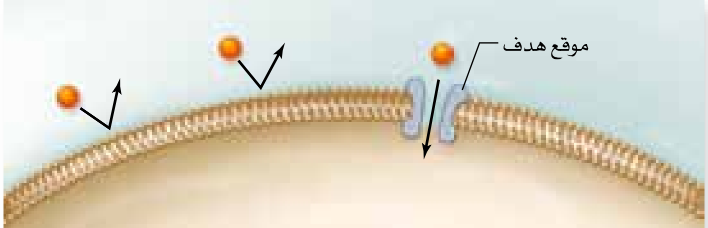
الانتخاب لمقاومة مبيدات الآفات

أحد الأمثلة الواضحة في المجموعات السكانية الطبيعية ما تقدمه دراسات مقاومة مبيدات الآفات في الحشرات. إن الاستخدام الواسع للمبيدات الحشرية أدى إلى تطور سريع للمقاومة في أكثر من 500 نوع من الآفات. ففي الذبابة المنزلية، يسبب أليل المقاومة عند الجين *pen* انخفاضًا في امتصاص المبيد الحشري، في حين يسبب الأليل للجين *kdr* والجين *dld-r* انخفاضًا في عدد المواقع الهدف، وبهذا تنخفض قدرة المبيدات على الارتباط (الشكل 20-8). وإن هناك أليلات تُحسن قدرة أنزيمات الحشرات على التعرف إلى جزيئات المبيدات الحشرية وتحطيمها. إن الجينات المفردة مسؤولة كذلك عن المقاومة في مخلوقات أخرى، فالجرذان النرويجية حساسة عادة لمبيد الآفات "وارفرين" الذي يمنع تجلط الدم في الجرذان، ويؤدي إلى نزيف قاتل. لكن أليل المقاومة عند هذا الجين المفرد يخفض قدرة وارفرين على الارتباط، ويجعله غير فعال.

خمسة عوامل تسبب انحرافًا عن نسب متماثلة الجينات ومختلفة الجينات المتوقعة بحسب مبدأ هاردي-واينبيرج والانتخاب وحده يسبب تغيرًا تطوريًا تكيفيًا بشكل منتظم. لكن التكوين الوراثي للمجموعة السكانية، ومن ثم مجرى التطور يمكن أن يتأثر بالطفرة وبحركة الجينات وبالتزاوج العشوائي وبالانجراف الوراثي.



أ. خلايا الحشرات التي لديها جين المقاومة *pen*: انخفاض التقاط مبيد الآفات.



ب. خلايا الحشرة التي لديها جين المقاومة *kdr*: انخفاض عدد المواقع الهدف للمبيد الحشري.

الشكل 20 – 8

الانتخاب لمقاومة مبيدات الآفات. إن آليات المقاومة لجينات مثل *pen* و *kdr* تجعل الحشرات أكثر مقاومة للمبيدات. إن الحشرات التي تمتلك آليات مقاومة أصبحت أكثر انتشارًا بسبب الانتخاب.

4-20 التلاؤم وقياسه

يحدث الانتخاب عندما تترك أفراد ذات طراز شكلي معين نسلًا حيًّا في الجيل الثاني أكثر من الأفراد ذات الطراز الشكلي المغاير. ويقدِّر علماء الأحياء التطوري النجاح التكاثري بمقدار التلاؤم، أي عدد النسل الحي الذي يبقى في الجيل المقبل. والتلاؤم مفهوم نسبي، فالطراز الشكلي الأكثر تلاؤمًا هو، ببساطة، الطراز الذي يُنتج في المعدل العدد الأكبر من النسل.

الطراز الشكلي الأكثر تلاؤمًا يزداد عادة في تكراره

افترض مثلًا أنه يوجد في مجموعة من الضفادع طرازان شكليان؛ أخضر وبني، افترض كذلك أن الضفادع الخضراء تُنتج بالمعدل 4.0 أبناء في الجيل المقبل، في حين تنتج الضفادع البنية 2.5 فقط. وقد جرت العادة أن نخصص للطراز الشكلي الأكثر تلاؤمًا القيمة (1.0) وللطرز الشكلية الأخرى قيمًا نسبية. في هذه الحالة سيكون تلاؤم الطراز الشكلي الأخضر $\frac{4.0}{4.0} = 1.000$، وسيكون تلاؤم الطراز الشكلي البني $\frac{2.5}{4.0} = 0.625$. إن الفرق في التلاؤم سيكون في هذه الحالة $1.000 - 0.625 = 0.375$. إن هذا الفرق في التلاؤم كبير جدًا، فالانتخاب الطبيعي في هذه الحالة يحبذ الطراز الشكلي الأخضر بقوة.

فإذا كانت الفروق في اللون ذات أساس وراثي، فإننا نتوقع أن يحدث التغير التطوري، وأن تكرار الضفادع الخضراء سيكون أكثر بشكل واضح في الجيل المقبل. أبعد من ذلك، نتوقع أنه إذا بقي تلاؤم الطرازين الشكليين دون تغير فإن أليلات الطراز البني ستختفي في النهاية من المجموعة السكانية.

؟ استقصاء

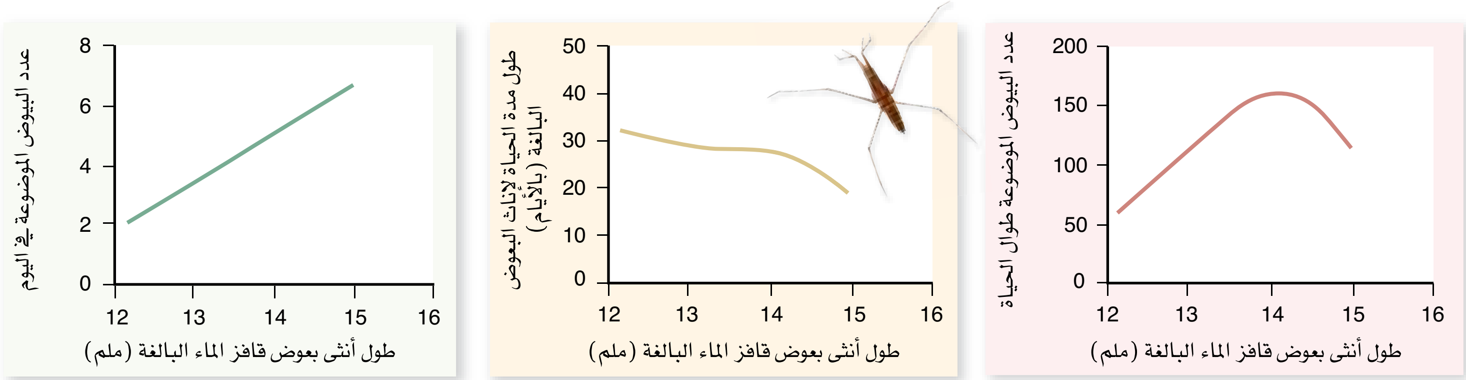
لماذا قد لا تزداد أعداد الضفادع الخضراء في الجيل المقبل، حتى إن كانت الفروق في اللون ذات أساس وراثي؟

التلاؤم قد يتألف من مكونات عدة

على الرغم من أن الانتخاب يوصف غالبًا بأنه "البقاء للأصلح" فإن الفروق في البقاء تشكل مكونًا واحدًا فقط من مكونات التلاؤم. حتى إن لم تكن هناك فروق في البقاء، فإن الانتخاب يعمل إذا كانت بعض الأفراد أكثر نجاحًا في جذب شريك الزواج من الأفراد الأخرى. ففي كثير من أنواع الحيوانات التي تحدد منطقة للتكاثر مثلًا، نجد أن الذكور ضخمة الحجم تلقح إناثًا عدة، في حين لا يتاح للذكور الصغيرة التزاوج إلا نادرًا. إن الانتخاب بالنسبة إلى النجاح في التزاوج يدعى الانتخاب الجنسي، وسنصف هذا الموضوع بالتفصيل في الفصل 54. إضافة إلى ذلك، فإن عدد النسل الناتج عن كل تزاوج مهم أيضًا؛ فالإناث الضخمة للضفادع والأسماك تضع عددًا أكبر من البيوض من الإناث الأصغر. ولهذا، فإنها ستخلف نسلًا أكثر في الجيل المقبل.

إذن، التلاؤم تشكيلةٌ من البقاء والنجاح في التكاثر وعدد النسل لكل تزاوج. والانتخاب يحبذ الطرز الشكلية الأكثر تلاؤمًا، لكن التكهن بالتلاؤم بالنظر إلى مكون واحد فقط يمكن أن يكون خادعًا؛ لأن الصفات المرغوبة في مكون من مكونات التلاؤم قد لا تكون مفيدة بالنسبة إلى مكون آخر. ففي بعوض قافز الماء مثلًا، تضع الإناث الضخمة بيوضًا أكثر في اليوم (الشكل 20-9) لهذا، فالانتخاب الطبيعي في هذه المرحلة يحبذ الإناث الضخمة، التي تنفق عادة في عمر أصغر. وهكذا، فإن لديها فرصًا أقل في التكاثر. وبالنتيجة، فإن الإناث الأصغر لديها ميزة أفضل للبقاء. بشكل عام، فإن هذين الاتجاهين المتعارضين في الانتخاب يلغي كل منهما الآخر. ومن ثم، فإن الإناث ذات الحجم الوسط تُخلف أكبر عدد من النسل في الجيل المقبل.

يتأثر النجاح التكاثري للمخلوق بطول مدة بقائه، وبعدد مرات تزاوجه، وبعدد أفراد النسل التي ينتجها في كل تزاوج.



الشكل 20 – 9

حجم الجسم ووضع البيض في بعوض قافز الماء. تضع الإناث الأكبر حجمًا من البعوض القافز على الماء عددًا أكبر من البيوض في اليوم (اللوحة اليسرى) ولكنها تُعمِّر مدة أقل من الوقت (اللوحة الوسطى). نتيجة لذلك، فإن الإناث ذات الحجم المتوسط تنتج نسلًا أكبر على مدى حياتها ومن ثم فإن لديها تلاؤمًا أعلى (اللوحة اليمنى).

؟ استقصاء

ما نوع التغير التطوري في حجم الجسم الذي تتوقعه؟ إذا كان عدد البيوض الموضوعة في اليوم لا يتأثر بحجم الجسم فهل سيتغير توقعك؟

5-20 التفاعل بين القوى التطورية

إن كميــة الاختلافــات الوراثيــة فــي المجموعــة السكانيــة تقررها القــوة النسبية للعمليــات التطورية المختلفــة. وقد تعمل هذه القوى معًا أحيانًا، وتعمل بتعارض في أحيان أخرى.

الطفرة والانجراف الوراثي قد يعاكسان الانتخاب

من ناحية نظرية، إذا حدثت طفرة للأليل B نحو الأليل b بمعدل عالٍ، فإن الأليل b سيُحافَظ عليه في المجموعة السكانية حتى إن كان الانتخاب الطبيعي يحبذ الأليل B بقوة. وفي الطبيعة، لا يكون معدل الطفرات عادة مرتفعًا ليعاكس أثر الانتخاب الطبيعي.

إن أثر الانتخاب الطبيعي قد يعاكسه أيضًا الانجراف الوراثي، فكلتا العمليتين قد تعمل على إزالة الاختلافات من المجموعة، لكن الانتخاب عملية غير عشوائية تعمل على زيادة تمثيل الأليلات التي تُحسن البقاء والنجاح التكاثري، أما الانجراف الجيني فهو عملية عشوائية قد يزداد بها أي أليل. وهكذا، فإنه في بعض الحالات، قد يقود الانجراف إلى تقليل تكرار أليل ما يحبذه الانتخاب. وفي حالات متطرفة، قد يقود الانجراف إلى خسارة الأليل المفضل في مجموعة ما. تذكَّر كذلك أن مقدار الانجراف يتناسب عكسيًّا مع حجم المجموعة السكانية، ولهذا فإننا نتوقع أن يفوق أثر الانتخاب الطبيعي أثر الانجراف، إلا إذا كانت المجموعات السكانية صغيرة.

حركة الجينات قد تسمح أو تقيد التغير التطوري

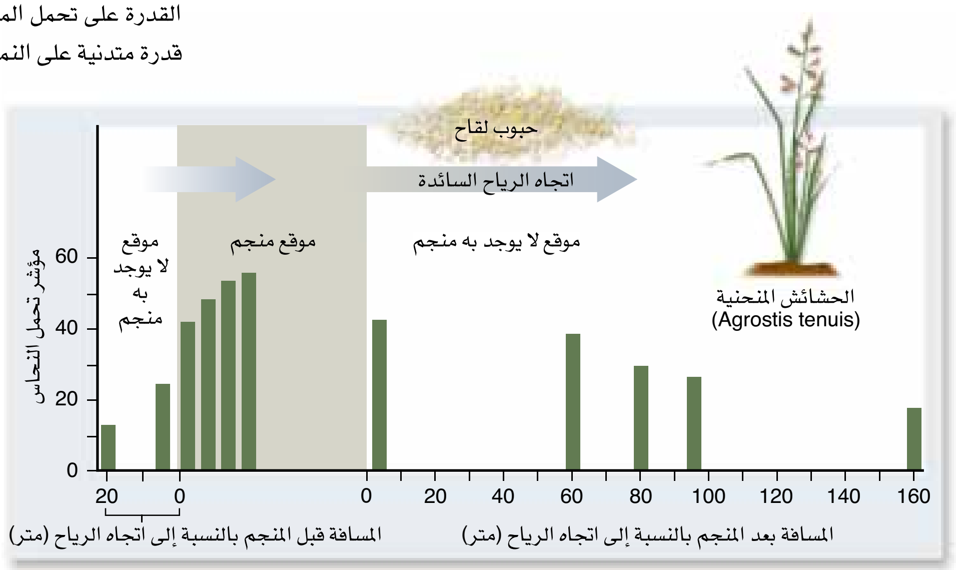
قد تكون حركة الجينات إما قوة بانية أو قوة مقيِّدة، فمن ناحية تستطيع حركة الجينات أن تنشر طفرة مفيدة نشأت في مجموعة معينة إلى مجموعة أخرى. ومن ناحية أخرى يمكن أن تعيق حركة الجينات التكيف ضمن المجموعة، وذلك باستمرار التدفق الجيني للأليلات غير المفيدة القادمة من مجموعات أخرى.

فلو أخذنا مجموعتين سكانيتين لنوع ما تعيشان في بيئتين مختلفتين، في وضع كهذا، قد يحبذ الانتخاب الطبيعي أليلات مختلفة B– لمجموعة، b لمجموعة أخرى. وفي غياب عمليات أخرى كحركة الجينات مثلًا، نتوقع أن يصل تكرار B إلى 100% في إحدى المجموعات و0% في الأخرى. لكن إذا حدث تدفق للجينات بين المجموعتين فإن الأليل الأقل تفضيلًا سيدخل بشكل مستمر إلى كل مجموعة من المجموعتين. نتيجة لذلك، فإن تكرار الأليلين في كل مجموعة سيعكس التوازن بين المعدلات التي يجلب بها تدفق الجينات الأليل غير المفيد إلى المجموعة والمعدل الذي يُزيل به الانتخاب الطبيعي هذا الجين.

أحد الأمثلة التقليدية التي يعاكِس بها تدفق الجينات الانتخاب الطبيعي يحدث في المناجم المهجورة في بريطانيا. فعلى الرغم من توقف نشاط التعدين منذ مئات السنين، فإن تركيز أيونات المعادن في التربة مازال عاليًا جدًا في المناطق المحيطة. إن التراكيز المرتفعة للمعادن الثقيلة تكون عادة سامة للنباتات، لكن أليلات بعض الجينات تعطي هذه النباتات قدرة على النمو في ترب غنية بالمعادن الثقيلة. إن هذه القدرة على تحمل المعادن الثقيلة ليست بلا ثمن، فالأفراد ذات الأليل المقاوم لها قدرة متدنية على النمو في ترب غير ملوثة. بالنتيجة، نتوقع أن يوجد الأليل المقاوم بتكرار 100% في المناجم و0% في أماكن أخرى.

لقد دُرس تحمل المعادن الثقيلة بشكل مكثف في نبات الحشيش المنحني (*Agrostis tenuis*) الذي يوجد به الأليل المقاوم بمستويات متوسطة في مناطق كثيرة (الشكل 20 – 10). يعتمد تفسير هذه الملاحظة على النظام التكاثري لهذا النوع من الحشائش، حيث إن حبوب لقاحها تنتقل عن طريق الريح. وبالنتيجة، فإن حبوب اللقاح، وما تحمله من أليلات يمكن أن تنتقل إلى أماكن بعيدة ما يقود إلى مستويات عالية من حركة الجينات بين مناطق المناجم والمناطق غير الملوثة بما يكفي لمعاكسة أثر الانتخاب الطبيعي.

عمومًا، فإن المستوى الذي قد تعيق به حركة الجينات أثر الانتخاب الطبيعي يجب أن يعتمد على القوى النسبية لكل من العمليتين. ففي الأنواع التي تكون فيها حركة الجينات قوية عادة، كما في النباتات التي يتم التلقيح بها عن طريق الريح أو الطيور يكون تكرار الأليل الأقل تفضيلًا عاليًا نسبيًّا. أما في الانواع المستقرة التي تبدي مستوى متدنيًا من حركة الجينات كالسلمندر، فإن تكرار الأليل المفضل يكون قريبًا من 100%.



الشكل 20 – 10

درجات تحمل النحاس في نباتات الحشائش عند موقع منجم قديم وبالقرب منه. إن الافراد ذات الأليلات المقاومة لها معدل نمو منخفض في الترب غير الملوثة. ولهذا، فإننا نتوقع أن يكون تحمل النحاس 100% في موقع المنجم، وصفر$\%$ في موقع بعيد عن المنجم. لكن الرياح السائدة قد تنشر حبوب اللقاح التي تحمل أليلات غير متحملة للنحاس نحو موقع المنجم، والتي تحمل أليلات للتحمل خلف حدود الموقع. وتنخفض كمية حبوب اللقاح المستقبَلة بازدياد المسافة ما يفسر التغير في مستوى التحمل. إن مؤشر تحمل النحاس يُحسب على أنه معدل نمو نبات على أرض ذات تركيز عالٍ من النحاس نسبة لمعدل النمو على أرض ذات تركيز منخفض للنحاس، وكلما كان المؤشر مرتفعًا كان النبات أكثر تحملًا للتلوث بالمعادن الثقيلة.

استقصاء

هل تتوقع أن يتأثر تكرار تحمل النحاس بالمسافة من موقع المنجم؟

يعكس تكرار الأليلات أحيانًا توازنًا بين العمليات المتعارضة، مثل حركة الجينات والانتخاب الطبيعي. وفي مثل هذه الحالات، يعتمد التكرار الملاحظ على القوة النسبية لكل هذه العمليات.

6-20 الحفاظ على الاختلافات

في الصفحات السابقة، ناقشنا الانتخاب الطبيعي على أساس أنه عملية تزيل الاختلافات من المجموعات السكانية بتفضيل أليل على آخر عند الموقع الجيني. ومع ذلك، ففي بعض الظروف يعمل الانتخاب عكس ذلك تمامًا، إذ يحافظ في الواقع على الاختلافات في المجموعة.

الانتخاب المعتمد على التكرار قد يحبذ الطراز الشكلي الشائع أو النادر

في بعض الظروف، يعتمد تلاؤم طراز شكلي معين على تكراره ضمن المجموعة، وهي ظاهرة تدعى الانتخاب المعتمد على التكرار. إن هذا النوع من الانتخاب يحبذ طرزًا شكلية محددة اعتمادًا على درجة شيوعها أو عدم شيوعها.

الانتخاب المعتمد على التكرار السلبي

في هذا النوع، يُحابي الانتخاب الطرز الشكلية النادرة. وبافتراض وجود أساس وراثي لهذا الاختلاف في الطراز الشكلي، فإن تأثير هذا الانتخاب يكون بجعل الأليل النادر أكثر شيوعًا، وهكذا يحافَظ على الاختلاف.

يحدث الانتخاب السلبي لأسباب عدة. مثلًا، من المعروف أن الحيوانات أو البشر عندما يفتشون عن شيء ما، فإنهم يشكلون "صورة بحث" بمعنى أنهم يتهيؤون بشكل خاص لالتقاط أشكال معينة. فالمفترس يشكل صورة بحث للطراز الشكلي الشائع للفريسة، وهكذا فإن الأشكال النادرة سيتم افتراسها بصورة أقل.

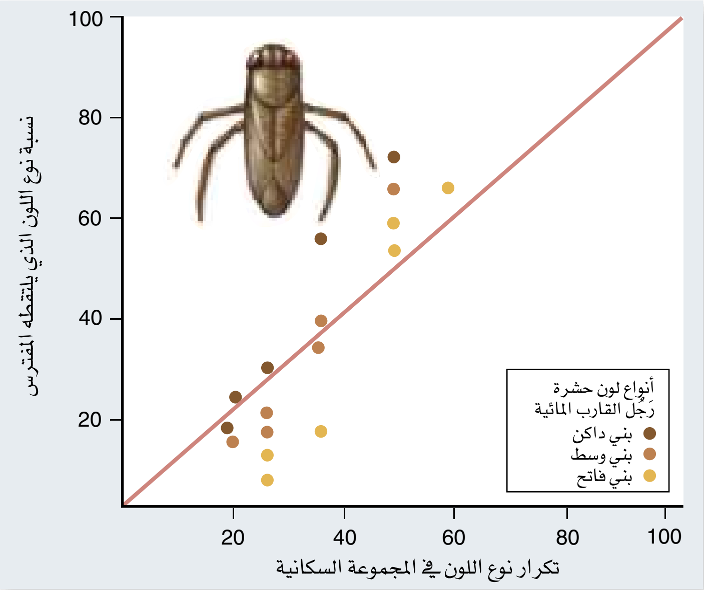
ومن الأمثلة على ذلك افتراس سمكة حشرة رَجُل القارب المائية التي توجد بثلاثة ألوان مختلفة. تشير التجارب إلى أن كل لون من الألوان الثلاثة يُفترس بصورة لا تتناسب مع أعداده، عندما يكون أكثر شيوعًا، إذ إن السمكة تفترس الحشرات ذات اللون الشائع أكثر مما قد يحدث عن طريق المصادفة وحدها (الشكل 20-11أ).

ثمة سبب آخر للانتخاب السلبي هو التنافس على الموارد؛ فإذا اختلفت الطرز الجينية فيما تتطلبه من موارد، كما يحدث لدى كثير من النباتات، فإن الطراز الجيني النادر سيحظى بمنافسين أقل. أما عندما تكون أنواع المصادر المختلفة متوافرة بدرجة متساوية، فإن الطراز الجيني النادر يكتسب ميزة بالنسبة إلى الطراز الجيني الأكثر شيوعًا.

الانتخاب المعتمد على التكرار الإيجابي

الانتخاب الإيجابي له تأثيرات مضادة، إذ يُحابي الأشكال الشائعة، ويميل لإلغاء الاختلافات من المجموعة. على سبيل المثال، لا تختار المفترسات دائمًا الشكل الشائع، في بعض حالات أسماك "الكرة الشاذة" تبرز هذه الأشكال من بين البقية، وتجلب انتباه المفترس (الشكل 20-11 ب).

إن قوة الانتخاب يجب أن تتغير مع الزمن نتيجة الانتخاب المعتمد على التكرار، ففي الانتخاب السلبي، يجب أن تصبح الطرز الجينية النادرة أكثر شيوعًا، وأن تتناقص قيمتها الانتخابية تبعًا لذلك. وعلى العكس من ذلك، ففي الانتخاب الإيجابي، كلما أصبح الطراز الجيني أكثر ندرة زادت الفرصة في الانتقاء ضده.



أ. الانتخاب المعتمد على التكرار السلبي.

ب. الانتخاب المعتمد على التكرار الإيجابي.

الشكل 20 – 11

الانتخاب المعتمد على التكرار. أ. يكوِّن المفترس غالبًا صورة بحث نمطية للفريسة الأكثر شيوعًا. ففي تجربة، وضعت الأسماك والحشرة (رَجُل القارب) بألوان ثلاثة في حوض مائي واحد. وعندما كان أحد الألوان شائعًا أكثر من الألوان الأخرى افترسته الأسماك بكثرة بصورة غير متناسبة مع أعداد ذلك اللون. في المقابل، نادرًا ما التقطت الأسماك لونًا غير شائع (انتخاب سلبي معتمد على التكرار) ب. في بعض الحالات، تبرز الأفراد النادرة اللون من بين البقية، وتجلب انتباه المفترس. وفي مثل هذه الحالات، يكون للطراز الشكلي الشائع ميزة البقاء (انتخاب إيجابي معتمد على التكرار).

في الانتخاب المتذبذب، يتغير الطراز الشكلي المفضل كلما تغيرت البيئة

يُحابي الانتخاب في بعض الحالات طرازًا شكليًا في وقت ما، وطرازًا شكليًا آخر في وقت آخر، وهي ظاهرة تدعى الانتخاب المتذبذب. فإذا تذبذب الانتخاب بشكل متكرر بهذه الصورة، فإن النتيجة ستكون الحفاظ على التغير الوراثي في المجموعة. ومن الأمثلة التي سنناقشها في (الفصل الـ 21) ما يتعلق بطيور الحسّون الأرضية المتوسطة في جزر غالاباغوس. ففي أوقات الجفاف، تنضب البذور الصغيرة اللينة، ولكن هناك الكثير من البذور الكبيرة المتوافرة. والنتيجة أن الطيور ذات المناقير الكبيرة تُحابى، أما عندما تعود الظروف الماطرة، فإن توافر البذور الصغيرة يُحابي الطيور ذات المناقير الصغيرة.

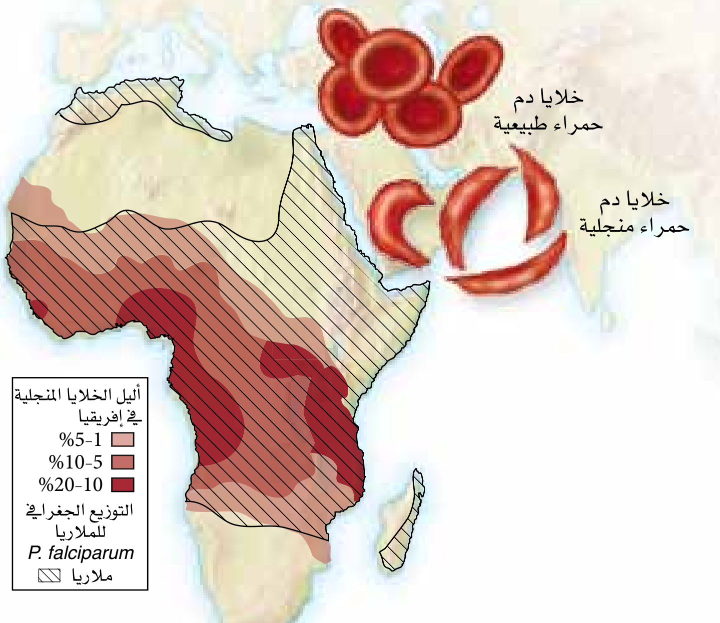
إن الانتخاب المتذبذب والانتخاب المعتمد على التكرار يتشابهان؛ ففي كلتا الحالتين يتغير شكل الانتخاب عبر الزمن. لكن من المهم أن ندرك أنهما ليسا الشيء ذاته، ففي الانتخاب المتذبذب، لا يعتمد تلاؤم طراز شكلي على تكراره، وإنما يقود التغير البيئي إلى تذبذب في الانتخاب. في المقابل، في الانتخاب المعتمد على التكرار، يقود التغير في التكرارات نفسها إلى تغيرات في تلاؤم الطرز الشكلية المختلفة.

في بعض الحالات، تُظهر الأفراد الخليطة تلاؤمًا أفضل من الأفراد متماثلة الجينات

إذا تم تفضيل الأفراد الخليطة على متماثلة الجينات، فإن الانتخاب الطبيعي يميل فعلًا إلى الحفاظ على التغير في المجموعة. إن ميزة الخليط هذه تُحابي الأفراد التي تمتلك نسخًا من كلا الأليلين، وهي بهذا تعمل للحفاظ على الأليلين معًا في المجموعة. ويعتقد بعض علماء التطور أن ميزة الخليط شائعة، ويمكن أن تفسر المستوى العالي من تعدد الأشكال الذي نلاحظه في المجموعات الطبيعية، في حين يعتقد آخرون أنها نادرة نسبيًّا.

أفضل الأمثلة الموثقة لميزة الخليط هي مرض فقر الدم المنجلي، وهو مرض وراثي يؤثر في الهيموجلوبين عند الإنسان. إذ يُظهر الأشخاص المصابون بفقر الدم المنجلي أعراض فقر دم شديد، ولديهم خلايا دم حمراء غير طبيعية وغير منتظمة الشكل، إذ يوجد أعداد كبيرة من خلايا دم متطاولة تشبه المنجل (الشكل 20-12). ويناقش الفصل الـ 13 كيف تسبب طفرة الخلايا المنجلية الشكل المنجلي لخلايا الدم الحمراء. إن معدل وجود الأليل *S* في سكان إفريقيا الوسطى نحو 0.12 وهو رقم أعلى بكثير مما هو موجود بين السود في أمريكا، وباستخدام مبدأ هاردي- واينبرج يمكن أن نحسب أن 1 من كل 5 أفراد في وسط إفريقيا هو خليط للأليل *S*، وأن 1 من كل 100 هو متماثل الجينات، ويظهر لديه الشكل القاتل من المرض. إن الأشخاص متماثلي الجينات، لأليل الخلايا المنجلية لا يتكاثرون غالبًا؛ لأنهم يموتون عادة قبل سِنّ التكاثر. لماذا إذن لا يحذف الأليل *S* من سكان وسط إفريقيا بالانتخاب بدلًا من المحافظة على معدل عالٍ كهذا؟

كما تبين لاحقًا، وجد أن أحد الأسباب الرئيسة للمرض والموت في وسط إفريقيا، وخاصة بين الأطفال هو الملاريا. فالأشخاص الذين هم خليطون لأليل فقر الدم المنجلي (وهم أشخاص لا يعانون المرض) هم أقل حساسية للملاريا، وسبب ذلك أن الطفيل المسبب للملاريا *Plasmodium falciparum* يدخل خلايا الدم الحمراء، ويسبب نقصًا حادًّا في توتر الأكسجين في الخلايا ما يؤدي إلى أن تأخذ الخلايا الشكل المنجلي في الأشخاص متماثلي الجينات أو خليطي الجينات لأليل الخلايا المنجلية (ولكن ليس في الأشخاص الذين لا يملكون الأليل). وهذه الخلايا



الشكل 20 – 12

تكرار أليل الخلايا المنجلية وتوزيع الطفيل *P.falciparum* المسبب للملاريا. تتخذ خلايا الدم الحمراء للأشخاص متماثلي الجينات لأليل الخلايا المنجلية شكل المنجل، عندما يتدنى تركيز الأكسجين في الدم. ويتطابق توزيع أليل الخلايا المنجلية في إفريقيا بقوة مع توزيع طفيل الملاريا *P.faciparum*.

ترشح بسرعة من تيار الدم من الطحال، وبذلك يزال الطفيل (إن تأثير الترشيح في الطحال هو الذي يُسبب فقر الدم في الأشخاص متماثلي الجينات لأليل الدم المنجلي؛ لأن أعدادًا كبيرة من خلايا الدم الحمراء تُزال، وفي حالة الملاريا، تأخذ فقط الخلايا المحتوية على الطفيل الشكل المنجلي، في حين لا تتأثر الخلايا الأخرى، وهكذا لا يحدث فقر الدم.

نتيجة لذلك، وعلى الرغم من أن معظم الأفراد متماثلي الجينات المتنحية يموتون قبل أن ينجبوا أطفالًا، فإن أليل الخلايا المنجلية يُحافظ عليه عند مستويات مرتفعة في هذه المجموعات؛ لأنه مرتبط بمقاومة الملاريا في الأشخاص خليطي الجينات، ولسبب غير مفهوم تمامًا بعد، وبزيادة خصوبة الإناث الخليطة. ويبين (الشكل 20-12) المناطق التي يتطابق فيها انتشار فقر الدم المنجلي وانتشار الملاريا.

ففي الأشخاص الذين يعيشون في مناطق تسود فيها الملاريا يُعد وجود أليل الدم المنجلي في الحالة الخليطة قيمة تطورية (الشكل 20 - 12). أما بين السود في أمريكا الذين عاش كثير من أسلافهم في بلدان لا توجد فيها الملاريا، فإن البيئة لا تعوّل كثيرًا على مقاومة الملاريا. ولهذا، لا توجد قيمة تكيفية تعاكس التأثيرات الضارة للمرض. ففي البيئة التي لا توجد فيها الملاريا، يعمل الانتخاب على حذف الأليل *S* ويطور شخص واحد من أصل 375 من السود في أمريكا المرض، وهذا أقل بكثير مما في إفريقيا الوسطى.

يستطيع الانتخاب أن يحافظ على الاختلافات بين المجموعات بطرق عدة، فالانتخاب السلبي يميل لمحاباة الطرز الشكلية النادرة، والانتخاب المتذبذب يُحابي طرزًا شكلية مختلفة في أوقات مختلفة اعتمادًا على الظروف البيئية، وفي أحيان أخرى يكون لدى الخليط ميزة انتخابية تساعد أحيانًا على إبقاء الأليلات الضارة في المجموعة السكانية.

7-20 الانتخاب يعمل على صفات تتأثر بالجينات المتعددة

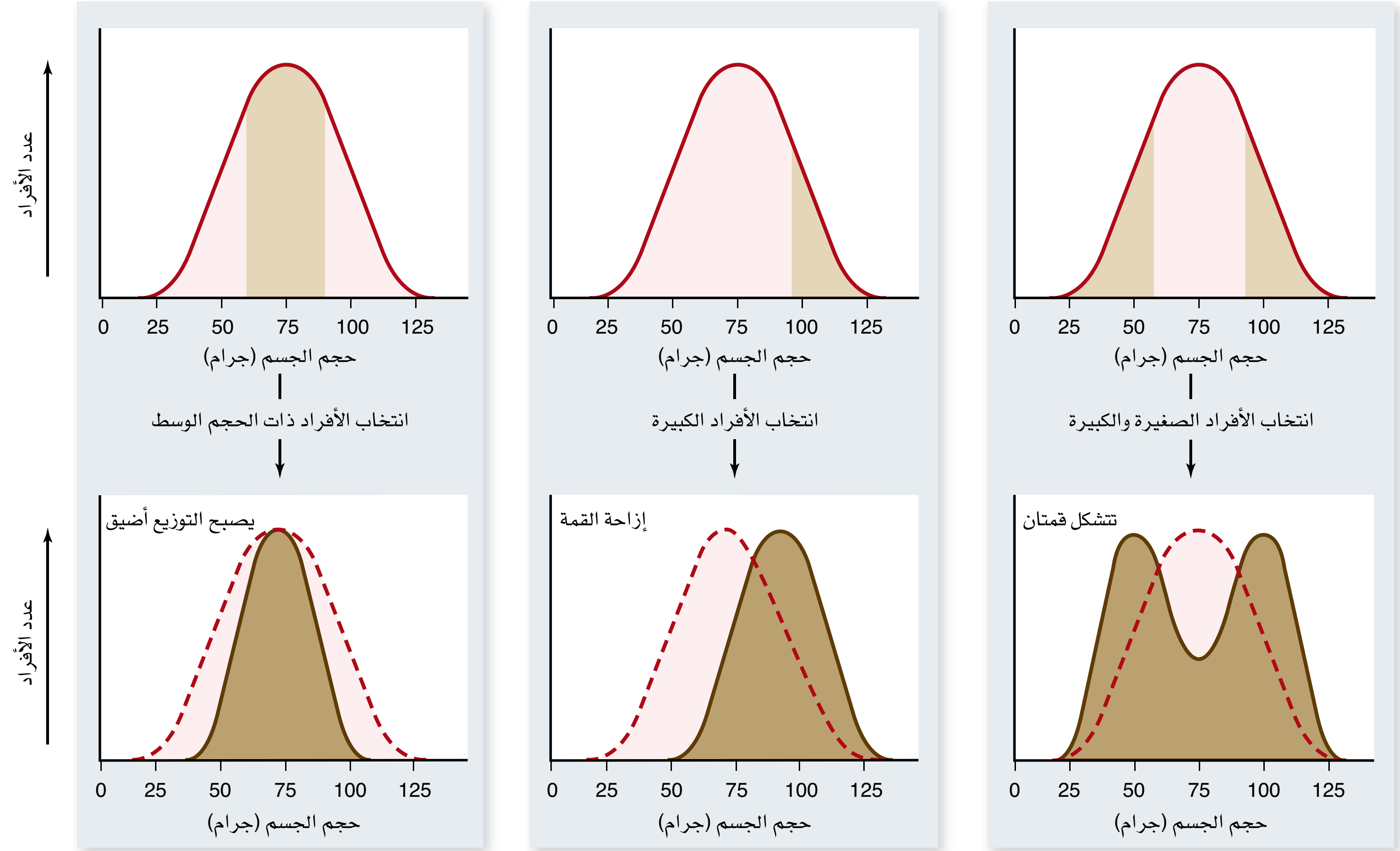
في الطبيعة، كثير من الصفات، إن لم يكن معظمها، تتأثر بأكثر من جين واحد. وكما درسنا في (الفصل الـ 12)، فإن التفاعل بين الجينات معقد جدًا. مثلًا، هناك أليلات لجينات مختلفة كثيرة تؤدي دورًا في تحديد طول الإنسان (انظر شكل 12-16). في هذه الحالات، يعمل الانتخاب على جميع الجينات، ويؤثر بقوة في تلك التي لها المساهمة الكبرى في تحديد الطراز الشكلي. أما كيف يغير الانتخاب المجموعات السكانية فيعتمد على أي الطرز الجينية هو المفضل.

الانتخاب المسبب للاضطراب يلغي الأفراد الوسط

في بعض الأوضاع، يعمل الانتخاب على حذف الأنواع الوسطية، وهي ظاهرة تدعى الانتخاب المسبب للاضطراب (الشكل 20-13 أ). أحد الأمثلة الواضحة هو أحجام المناقير المختلفة لطيور الحسون الإفريقية سوداء البطن *Pyrenestes ostrinus* (الشكل 20-14). تحتوي المجموعات السكانية لهذه الطيور أفرادًا ذات مناقير صغيرة وكبيرة، وأفرادًا قليلة جدًا ذات مناقير متوسطة الحجم.

تتغذى هذه الطيور على البذور التي يقع حجمها في مجموعتين: كبيرة وصغيرة. تستطيع الطيور ذات المناقير الكبيرة فقط أن تكسر القشرة القاسية للبذور الكبيرة، في حين تستطيع الطيور ذات المناقير الصغيرة معالجة البذور الصغيرة فقط. أما الطيور ذات المناقير المتوسطة، فليس لديها ميزة مع أي من نوعي البذور، فهي غير قادرة على كسر البذور الكبيرة، وتبدو خرقاء عند محاولة معالجة البذور، الصغيرة بفعالية.

بالنتيجة، يعمل الانتخاب على حذف الطرز الشكلية الوسطية مسببًا توزيعًا (أو اضطرابًا) للمجموعة السكانية إلى مجموعتين متميزتين شكلًا.



أ. انتخاب مسبب للاضطراب. ب. انتخاب موجّه. ج. انتخاب مسبب للاستقرار.

الشكل 20 – 13

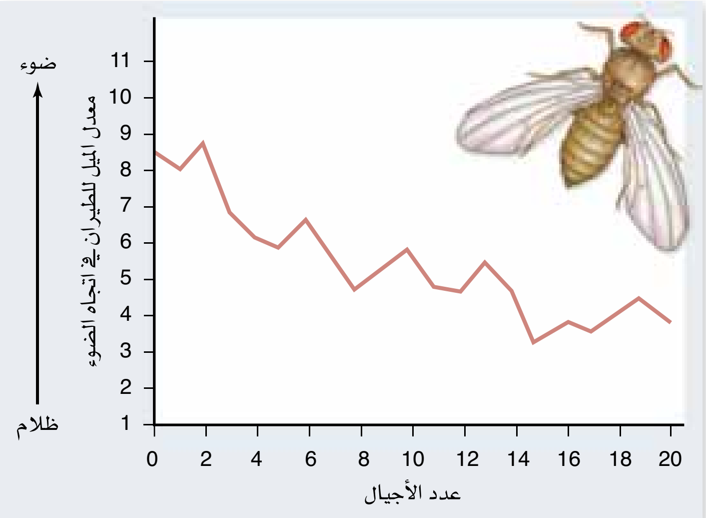
ثلاثة أنواع من الانتخاب. اللوحة العليا تبين المجموعات السكانية قبل حدوث الانتخاب (تحت خط المنحنى الأحمر). ضمن كل مجموعة، فإن الأفراد التي يحابيها الانتخاب يمثلها اللون البني الفاتح. تبين اللوحة السفلى كيف تبدو المجموعات في الجيل المقبل. الخط الأحمر المتقطع يمثل المجموعة الأصلية فيما يمثل الخط البني الداكن المتصل التوزيع الحقيقي في الجيل المقبل. أ. انتخاب مسبب للاضطراب: هنا يجري الانتخاب ضد الأفراد في منتصف المدى، وتُحابى الأشكال المتطرفة. **ب.** انتخاب موجّه: هنا يُحابى الأفراد الموجودون في أحد طرفي المدى. **ج.** انتخاب مسبب للاستقرار: هنا يُحابى الأفراد في منتصف المدى من حيث الطرز الشكلية، ويتم انتخاب ضد كل من طرفي المدى.

الشكل 20 – 14

الانتخاب المسبب للاضطراب للمناقير الكبيرة والصغيرة. إن الفروق في حجم منقار طيور الحسّون ذات البطن الأسود في غرب إفريقيا هي نتيجة للانتخاب المسبب للاضطراب.

الانتخاب الموجه يحذف الطرز الشكلية عند أحد طرفي المدى

عندما يعمل الانتخاب لحذف أحد الطرفين من تشكيلة من الطرز الشكلية، فإن الجينات المنتجة لهذا الطرف تصبح أقل تكرارًا في المجموعة. يدعى هذا الشكل من الانتخاب الانتخابَ الموجه (انظر الشكل 20-13ب). ففي ذبابة الفاكهة كما يظهر في الشكل (20-15) يؤدي حذف الذباب الذي يتحرك في اتجاه الضوء إلى احتواء المجموعة مع الزمن أفرادًا أقل ذات أليلات تحفز هذا السلوك. وإذا كان عليك أن تختار فردًا بشكل عشوائي من جيل لاحق لهذا الذباب، فإن فرصة التقاط ذبابة تتجه تلقائيًّا نحو الضوء تبدو أقل مما لو اخترت ذبابة من المجموعة الأصلية. فالانتخاب الاصطناعي غيَّر المجموعة، فأصبحت أقل انجذابًا نحو الضوء.



الشكل 20 – 15

الانتخاب الموجه للانتحاء الضوئي السلبي في ذبابة الفاكهة. لقد أُهملت الذبابة التي اتجهت نحو الضوء، واستخدمت فقط الذبابة التي ابتعدت عن الضوء كآباء للجيل المقبل. وقد جرى إعادة هذه التجربة 20 جيلًا ما أنتج تغيرًا تطوريًّا كبيرًا.

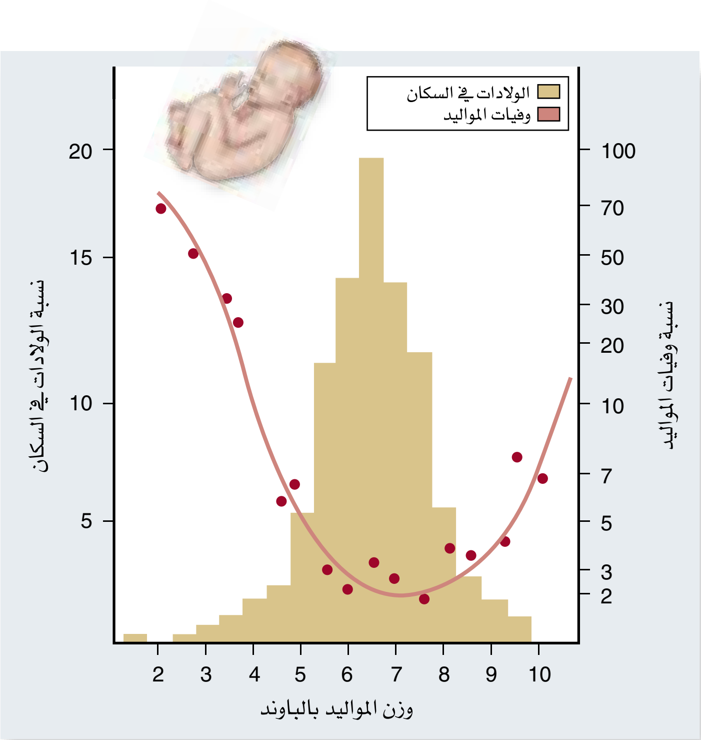
استقصاء

؟ ***ما المتوقع حدوثه بعد 20 جيلًا، لو قام الباحث بالاحتفاظ بالذباب الذي يتحرك نحو الضوء وأهمل البقية؟***

الانتخاب المسبب للاستقرار يُحابي الأفراد ذات الطرز الشكلية الوسطى

عندما يعمل الانتخاب لحذف كلا الطرفين من تشكيلة من الطرز الشكلية، فإن النتيجة هي زيادة تكرار الطرز الشكلية المتوسطة الشائعة. يدعى هذا الشكل من الانتخاب الانتخابَ المسبب للاستقرار (انظر الشكل 20-13جـ). بالنتيجة يعمل الانتخاب لمنع التغير بعيدًا عن القيم الوسطية لهذا المدى، فالانتخاب لا يغير الطراز الشكلي الشائع في المجموعة، ولكن يجعله أكثر شيوعًا بحذف الطرز المتطرفة. هناك أمثلة معروفة كثيرة، ففي الإنسان، نجد أن المواليد ذات الوزن المتوسط عند الولادة لها أعلى نسبة من البقاء (الشكل 20-16). وفي البط والدجاج نجد أن البيوض ذات الوزن الوسط لها أعلى نسبة نجاح في الفقس.

إن الانتخاب على الصفات المتأثرة بجينات عدة قد يُحابي كلًّا من طرفي الصفة، أو أحد الطرفين فقط، أو الأشكال الوسطية.



الشكل 20 – 16

الانتخاب المسبب للاستقرار لوزن المواليد في الإنسان. تكون نسبة الوفيات بين المواليد (المنحنى الأحمر، الإحداثي الصادي الأيمن) أقل ما يمكن عندما يكون وزن المواليد متوسطًا، أما المواليد الأصغر والأكبر وزنًا فلديها ميل أكبر للوفاة من تلك التي لها التكرار الأكثر (المساحة ذات اللون الأحمر المصفر؛ الإحداثي الصادي الأيسر)، والواقع بين 7-8 باوندات. وقد خفَّض التقدم الطبي من معدل وفيات الأحجام الأصغر والأكبر.

استقصاء

؟ ***يؤدي التقدم الطبي إلى خفض معدل وفيات المواليد. كيف تتوقع أن يتغير توزيع وزن المواليد في المجموعات السكانية؟***

8-20 الدراسات التجريبية في الانتخاب الطبيعي

لدراسة التطور، استقصى علماء الأحياء ما حدث في الماضي، أي منذ ملايين عدة من السنين. فلمعرفة ما حدث للديناصورات، ينظر عالم المستحاثات (المتحجرات) إلى متحجرات الديناصور، ولمعرفة تطور الإنسان، ينظر عالم الأنثروبولوجيا إلى متحجرات الإنسان، ويفحص شجرة النسب للطفرات التي تراكمت في DNA الإنساني عبر ملايين السنين. في هذه المقاربة التقليدية، يشبه علم الأحياء التطوري علم الفلك والتاريخ؛ إذ يعتمد على الملاحظات لفحص الأفكار حول الأحداث الماضية، وليس على التجريب.

مع ذلك، فإن علم الأحياء التطوري ليس علمًا يعتمد على الملاحظة كليًا. لقد كان داروين محقًّا في كثير من الأشياء، ولكنه كان مخطئًا في أمر واحد يتعلق بسرعة حدوث التطور، لقد ظن داروين أن التطور يحدث بشكل بطيء جدًا، لكن السنوات الحديثة شهدت كثيرًا من الدراسات التي أظهرت أن التغير التطوري قد يحدث بسرعة في بعض الظروف. وهكذا، فإن الدراسات التجريبية يمكن أن تصمَّم لاختبار فرضية التطور. وعلى الرغم من أن الدراسات المخبرية على ذبابة الفاكهة وعلى مخلوقات أخرى كانت شائعة منذ أكثر من 50 سنة، فقد بدأ العلماء حديثًا بإجراء دراسات مخبرية على التطور في الطبيعة. ومن الأمثلة الرائعة على كيفية دمج الملاحظات من العالَم الطبيعي مع التجارب المخبرية الدقيقة، ومع ما يشاهد في الحقل ما يتعلق بالبحث حول السمكة الفطساء *Poecilia reticulata*.

اختلاف لون السمكة الفطساء في البيئات المختلفة يقترح حدوث الانتخاب الطبيعي

إن السمكة الفطساء مشهورة جدًا في أحواض الزينة بسبب لونها الفاقع وتكاثرها المتزايد، أما في الطبيعة، فتوجد في الجداول الصغيرة بأمريكا الجنوبية وبالجداول الجبلية بالقرب من جزيرة ترينيداد. إحدى الميزات المثيرة للاهتمام في معظم هذه الجداول أن بها شلالات. ومن المدهش أن تجد أن هذه السمكة وأنواعًا أخرى من الأسماك قادرة على العيش في الجداول فوق مساقط المياه والشلالات.

إن السمكة القاتلة الصغيرة *Rivulus hartii* هي مستوطِن جيد بشكل خاص؛ ففي الليالي الماطرة، تستطيع الخروج من التيار والحركة عبر أوراق الأشجار الرطبة نحو أعلى مساقط المياه. أما السمكة الفطساء فهي ليست محترفة إلى هذا الحد، ولكنها جيدة في السباحة بعكس التيار، ففي فصل الفيضان، تفيض الأنهار مشكلة قنوات ثانوية تجري عبر الغابة، حيث تتمكن الأسماك الفطساء في هذه الظروف من السباحة عكس التيار في هذه القنوات الفرعية، وتغزو البرك الواقعة فوق الشلالات.

بالمقارنة، نجد أنواعًا أخرى من الأسماك غير قادرة على هذا الانتشار. ولهذا، فهي توجد فقط تحت الشلال الأول. ومن الأنواع التي يحدد وجود الشلالات توزيعها سمكة البلطي المستدقة *Crenicichla alta*. وهي سمكة مفترسة شرسة تتغذى على أسماك أخرى من ضمنها السمكة الفطساء.

بسبب وجود الحواجز التي تمنع الانتشار، فإن السمكة الفطساء يمكن أن توجد في بيئتين مختلفتين. ففي البرك أسفل الشلالات يشكل الافتراس من قبل سمكة البلطي المستدقة خطرًا كبيرًا، ويكون معدل البقاء منخفضًا نسبيًا. أما في البرك المماثلة فوق الشلال، فإن المفترس الوحيد فيها هو السمكة القاتلة الصغيرة التي نادرًا ما تفترس السمكة الفطساء.

تُظهر مجموعات الأسماك الفطساء أعلى الشلالات وأسفلها فروقًا كبيرة. ففي البرك، حيث الافتراس العالي يكون لونها أسمر فاتحًا، وتميل للتكاثر بعمر أصغر، وتبلغ حجمًا أصغر نسبيًا عندما تكون بالغة، أما أعلى الشلالات، فإن الذكور تكون فاقعة التلوين، وتنضج في عمر متأخر، وتنمو لأحجام أكبر.

الشكل 20 – 17

تطور التلوين الوقائي في السمكة الفطساء. تكون ألوان ذكور السمكة الفطساء في البرك الواقعة أسفل الشلال، حيث الافتراس شديد، سمراء فاتحة، أما في البرك الواقعة أعلى الشلال، حيث تغيب سمكة البلطي، فإنها تكون فاقعة التلوين لجذب الإناث. وعلى الرغم من أن السمكة القاتلة الصغيرة *R. hartii* مفترسة أيضًا، فإنها نادرًا ما تفترس السمكة الفطساء. إن تطور هذه الفروق في السمكة الفطساء يمكن اختبارها تجريبيًا.

تقترح هذه الفروق أن الانتخاب الطبيعي هو قيد العمل. ففي البيئة ذات الافتراس المتدني، تُظهر الذكور ألوانًا فاقعة وبقعًا تجذب الإناث للمغازلة، وإن الذكور الأكبر حجمًا تكون أكثر نجاحًا في حماية منطقة التكاثر، وفي التزاوج مع الإناث، وإن الإناث الأكبر حجمًا تضع بيضًا أكثر. وهكذا، فإنه بغياب المفترس تستطيع الأسماك الأكثر تلوينًا والأكبر حجمًا أن تنتج نسلًا أكبر ما يؤدي إلى تطور هذه الصفات.

أما في البرك تحت الشلال، فيحابي الانتخاب الطبيعي صفات مختلفة؛ فالذكور الملونة قد تجلب اهتمام المفترس من نوع البلطي، وهذا المعدل العالي من الافتراس يعني أن تعيش معظم الأسماك حياة قصيرة. أما الأفراد ذات اللون الأسمر الفاتح التي توجه الطاقة نحو تكاثر مبكر أكثر مما توجهه نحو النمو للوصول إلى حجم أكبر فهي التي يفضلها الانتخاب الطبيعي.

التجريب يكشف عوامل الانتخاب

على الرغم من أن الفروق بين الأسماك الفطساء التي تعيش فوق الشلالات وتحتها تقترح استجابة تطورية للفروق في قوة الافتراس، فإن هناك تفسيرات بديلة محتملة، منها أن سمكة واحدة كبيرة الحجم فقط قد تكون قادرة على الزحف نحو البرك أعلى الشلال والاستيطان بها. فإذا كانت تلك هي الحال، فإننا نلحظ هنا تأثير المؤسس الذي به تنشأ مجموعة سكانية جديدة من أفراد ذات جينات للحجم الكبير فقط، إن الطريقة الوحيدة للتأكد من ذلك هي بإجراء تجربة محكمة.

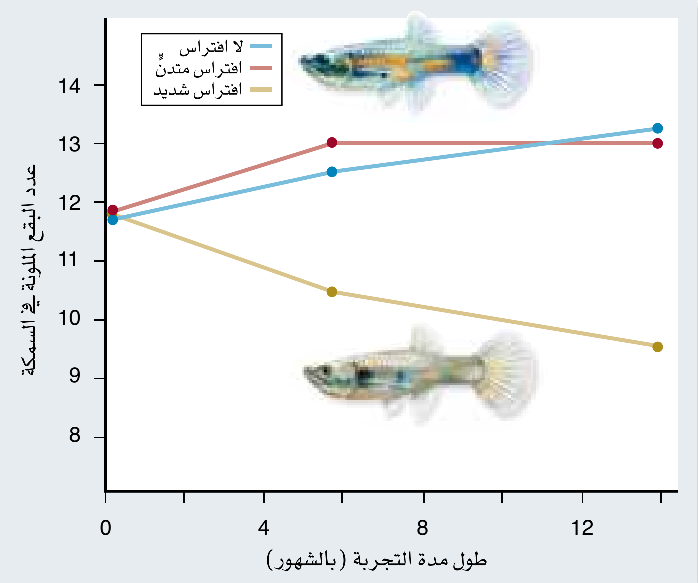
التجربة المخبرية

أجريت التجربة الأولى في برك كبيرة في مختبر للبيوت الزجاجية. عند بدء التجربة، وزعت 2000 سمكة فطساء بالتساوي على 10 برك كبيرة. وبعد 6 أشهر أدخلت الأسماك المفترسة من نوع البلطي إلى أربع برك، ومن نوع السمكة القاتلة الصغيرة إلى أربع برك أخرى، وبقيت بركتان لتشكلا التجربة الضابطة، حيث لا افتراس. بعد 14 شهرًا (توازي 10 أجيال للسمكة الفطساء). قارن العلماء مجموعات الأسماك. لقد كانت الأسماك في البرك الضابطة وفي البرك التي أدخلت إليها السمكة القاتلة الصغيرة متماثلة، ولا يمكن التفريق بينها – كلها فاقعة اللون وحجمها كبير. في المقابل، كانت الأسماك الموجودة في البرك التي أدخلت إليها سمكة البلطي المفترسة داكنة اللون وأصغر حجمًا. وهكذا، فإن النتائج تبين أن الافترس يقود إلى تغير تطوري سريع. ولكن، هل تعكس التجارب المخبرية ما يحدث في الطبيعة حقًّا؟

التجربة الحقلية

لكي نعرف ما إذا كانت النتائج المخبرية تعد تمثيلًا صادقًا للعمليات الطبيعية، وجد العلماء جدولين توجد فيهما الأسماك الفطساء في برك تحت الشلال، وليس في البرك أعلاه. وكما هو الحال في جداول ترينيداد، يوجد البلطي المفترس في البرك السفلى، وتوجد السمكة القاتلة في البرك أعلى الشلال.

قام العلماء بوضع الأسماك الفطساء في البرك أعلى الشلال، وعادوا على مدد بعد بضع سنوات لدراسة المجموعات السكانية. وعلى الرغم من أن المجموعات نشأت من مجموعات ذات معدل افتراس عالٍ، فإن المجموعات المنقولة طورت بسرعة صفات مشابهة لصفات الأسماك الفطساء، حيث الافتراس المنخفض: لها ألوان فاقعة، وبلغت حجمًا أكبر، ونضجت متأخرة، أما المجموعات الضابطة في هذه التجربة الموجودة في البرك السفلى، فقد استمرت في الاحتفاظ بلون داكن



الشكل 20 – 18

التغير التطوري في عدد البقع الملونة. جرت تنمية الأسماك الفطساء لعشرة أجيال في بيئة ليس بها افتراس أو ذات افتراس متدنٍّ في بيوت زجاجية. وقد طورت هذه الأسماك عددًا أكبر من البقع. أما عند تنميتها في بيئة أكثر خطورة كالبرك التي تحتوي سمكة البلطي المفترسة، فقد أصبحت الأسماك أقل تلوينًا. وقد تم الحصول على النتائج نفسها في تجارب حقلية باستخدام برك أعلى الشلال وأسفله.

استقصاء

كيف تعتمد هذه النتائج على الطريقة التي يُحدِّد بها سمك البلطي فريسته؟

ونضجت مبكرة عند حجم صغير (الشكل 20–18). وقد أثبت التحليل المخبري أن الاختلافات بين المجموعات كانت نتيجة فروق وراثية.

تظهر النتائج حدوث تغير تطوري مهم في أقل من 12 سنة. وعلى العموم، تشير الدراسات إلى أنه كيف يستطيع العلماء أن يصوغوا فرضياتهم عن حدوث التطور، وكيف تختبر هذه الفرضيات في الظروف الطبيعية. إن النتائج تعطي دليلًا قويًّا لنظرية التطور بالانتخاب الطبيعي.

إن علم الأحياء التطوري هو علم تاريخي. ومع ذلك، ففي بعض الحالات يمكن إجراء التجارب في الطبيعة لاختبار الفرضيات حول كيفية حدوث التطور. هذه الدراسات تكشف أن الانتخاب الطبيعي يمكن أن يسبب تغيرًا تطوريًّا سريعًا.

9-20 حدود الانتخاب الطبيعي

على الرغم من أن الانتخاب الطبيعي يُعد أقوى العوامل الرئيسة المسببة للتغير الوراثي، فإن هناك حدودًا لما يستطيع أن ينجزه. تنشأ هذه الحدود من التأثيرات الشكلية المتعددة للأليلات، ومن انعدام التغيرات الوراثية التي يمكن أن يعمل عليها الانتخاب، ومن التفاعل بين الجينات.

الجينات ذات تأثيرات متعددة

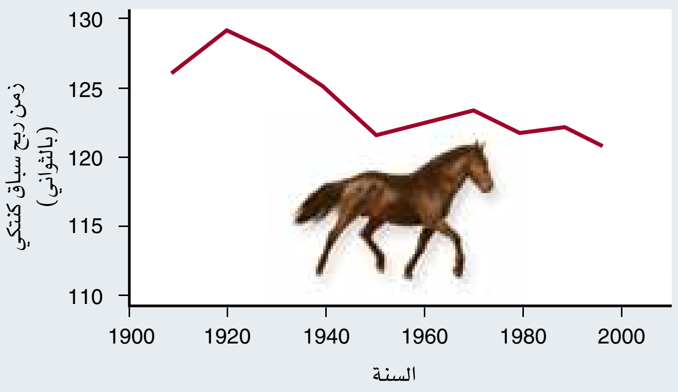
تؤثر الأليلات في نواحٍ متعددة للطراز الشكلي (ظاهرة التأثير المتعدد للجينات *Pleiotropy*، الفصل الـ 12). تميل هذه التأثيرات المتعددة إلى وضع قيود على مدى تغير الطراز الشكلي. فمثلًا، إذا تم انتخاب الدجاج الذي يضع بيضًا كثيرًا للتكاثر، فإن ذلك يقود إلى بيوض ذات قشرة أقل سمكًا، ويمكن أن تتكسر بسهولة.

ولهذا السبب، فإننا لن نتمكن من إنتاج دجاجات قادرة على وضع ضعف عدد البيوض التي تضعها أحسن أنواع الدجاج البياض حاليًا. وبالمثل، فإننا لن نستطيع إنتاج أبقار عملاقة الحجم لتعطي لحمًا أكثر بكثير مما تنتجه السلالات الممتازة حاليًا، ولا أن ننتج نباتات ذرة تعطي كوزًا في قاعدة كل ورقة بدلًا من إعطاء كوز في قاعدة كل مجموعة من الأوراق.

التطور يتطلب تغيرًا وراثيًّا

يعود أكثر من 80% من مستودع الجينات في سلالات الخيول الأصيلة التي تشارك في السباقات اليوم إلى 31 سلفًا معروفًا تناسلت منذ القرن الثامن عشر. وعلى الرغم من الانتخاب الموجّه الكثيف نحو السلالات الأصيلة، فإن تحسن إنجازاتها في السباق لم يزدد بأكثر من 50% (الشكل 20-19). لقد أدت سنوات الانتخاب المكثف إلى إزالة الاختلافات من المجموعة بمعدل أعلى مما يمكن تعويضه بالطفرات، وهذا يعني بقاء القليل من الاختلافات الوراثية ما يعني استحالة حدوث تغير تطوري.

في بعض الحالات، نجد أن التغيرات في الطرز الشكلية لصفة ما ليس لها أساس وراثي. فالعين المركبة للحشرات مؤلفة من مئات من وحدات بصرية تدعى عُيَيّنات



الشكل 20 – 19

انتخاب زيادة السرعة في خيول السباق لم يعد فعالًا. لم تتحسن سرعة الحيوان في سباق كنتكي بشكل ملحوظ منذ عام 1950.

استقصاء

ما الذي قد يفسر عدم وجود تغير في سرعات ربح السباق؟

الشكل 20 – 20

اختلاف الطرز الشكلية لعيينات الحشرات. في بعض الأفراد يكون عدد العيينات في العين اليسرى أكثر من عددها في العين اليمنى.

(موصوفة في الفصل الـ 34). وفي بعض الأفراد تحتوي العين اليسرى عددًا من العيينات أكبر من اليمنى، وفي بعضها الآخر يحدث العكس (الشكل 20-20). وعلى الرغم من تجارب الانتخاب الكثيفة التي أجريت في المختبر، فإن العلماء لم يتمكنوا من إيجاد سلالة من ذبابة الفاكهة لديها عيينات أكثر في العين اليسرى بصورة منتظمة.

ويعود السبب في ذلك إلى عدم وجود جين منفصل لكل عين، بل إن الجينات نفسها تؤثر في كلتا العينين، وإن الفروق في عدد العيينات تنتج من اختلافات تحدث في أثناء عملية التطور الجنيني. وهكذا، فإنه على الرغم من وجود اختلافات في الطرز الشكلية، فإن الاختلافات الوراثية المسببة لها ليست موجودة لكي يحابي الانتخاب أحدها.

تفاعل الجينات يؤثر في تلاؤم الأليلات

كما نوقش في (الفصل الـ 12)، فإن السيادة الفوقية ظاهرة يكون فيها لأليل ما لأحد الجينات تأثيرات مختلفة اعتمادًا على الأليلات الموجودة على جينات أخرى، وبسبب هذه السيادة الفوقية، فإن القيمة الانتخابية لأليل ما لأحد الجينات يمكن أن تتغير من طراز جيني إلى آخر. فإذا كانت المجموعة السكانية متعددة الأشكال لجين ثانٍ، فإن الانتخاب قد يضع قيودًا على الجين الأول؛ لأن الأليلات المختلفة تحابى في الأفراد المختلفة في المجموعة نفسها.

تبين الدراسات على البكتيريا كيف يمكن أن يعتمد انتخاب الأليلات لجين ما على أي الأليلات موجود للجينات الأخرى. ففي بكتيريا الأمعاء *E. coli* هناك مساران لتحطيم مادة جلوكونيت gluconate، وكل منهما يستخدم أنزيمًا تنتجه جينات مختلفة. وينتج أحد الجينات الأنزيم 6-PGD الذي يوجد له أليلات عدة. وعندما يكون الأليل المشترك للجين الثاني، الذي يتحكم في المسار الأيضي الثاني، موجودًا فإن الانتخاب لا يحبذ أليلًا للجين 6-PGD على الآخر. في بعض أفراد *E. coli* يوجد أليل بديل غير عامل عند الجين الثاني. إن البكتيريا ذات الأليل غير العامل مجبرة إذًا أن تعتمد على المسار الأيضي المعتمد على أنزيم 6-PGD. لذا، فإن التفاعل المتمثل في السيادة الفوقية يوجد بين الجينين، وإن نتيجة الانتخاب الطبيعي على الجين 6-PGD تعتمد على أي الأليلات موجود عند الجين الثاني.

إن قدرة الانتخاب على إنتاج تغير تطوري تعيقها عوامل عدة، مثل التأثيرات المتعددة للجين الواحد، وانعدام الاختلاف الوراثي، وتفاعل الجينات.

مراجعة المفاهيم

1-20 التغير الوراثي والتطور

يشكل التغير الوراثي، وهو الفروق في تكرار الأليلات، المادة الخام للانتخاب الطبيعي.

- الانتخاب الطبيعي هو الآلية الأساسية للتطور، وهو يشير إلى التغير الذي يحدث عبر الزمن.
- يحابي الانتخاب الطبيعي أليلات معينة، ويمكن أن يقود إلى تغير في تكرار الأليلات. ويمكن أن يتغير تكرار الأليلات بفعل عمليات أخرى.
- تكون المواقع الجينية متعددة الأشكال إذا احتوت أكثر من أليل بتكرار أكبر مما قد يحدث نتيجة للطفرة وحدها.

2-20 التغيرات في تكرار الأليل (الشكل 20-3)

يتنبأ مبدأ هاردي –واينبرج ثباتًا في تكرار الأليلات في المجموعة السكانية طالما تحققت الافتراضات الآتية:

- عدم حدوث الطفرة.
- عدم حدوث تدفق للجينات بسبب الهجرة بين المجموعات السكانية.
- عدم حدوث التزاوج بصورة عشوائية.
- أن يكون حجم المجموعة كبيرًا جدًا.
- عدم حدوث انتخاب طبيعي.

ويقدم مبدأ هاردي- واينبرج دليلًا على حدوث التطور.

- إذا لم يكن تكرار الأليلات هو نفسه في الأجيال اللاحقة، فإن أحد افتراضات هاردي- واينبرج لم يتحقق، وإن التطور يتم.
- إذا بقي تكرار أليلين في مجموعة سكانية تحقق الافتراضات السابقة هو نفسه في الأجيال اللاحقة، فإن التطور لا يحدث.
- تصف المعادلة $p^2 + 2pq + q^2 = 1$ تكرار أليلين هما q و p في مجموعة سكانية تحقق مبدأ هاردي –واينبرج.

3-20 خمسة عوامل تسبب التغير التطوري (الشكل 20-4)

- يشكل حدوث الطفرات في الأليلات المادة الخام النهائية للتطور.
- يمكن أن تُشكل هجرة أليلات جديدة إلى المجموعة السكانية عاملًا قويًّا للتغير.
- يسبب تدفق الجينات تجانسًا في تكرار الأليلات بين المجموعات.
- يحدث التزاوج المتناسق (المتجانس) عندما تتزاوج أفراد متماثلة شكلًا، وبذلك قد تزداد نسبة الأفراد متماثلة الجينات.
- يحدث التزاوج غير المتناسق (المنوع) عندما تتزاوج أفراد مختلفة شكلًا، وبذلك قد تزداد نسبة الأفراد الخليطة.
- يحدث تأثير المؤسس عندما تغادر مجموعة صغيرة من الأفراد ذات توزيع مختلف للأليلات، وتقطن منطقة جديدة على مسافة من الموطن الأصلي للمجموعة السكانية.
- يحدث تأثير عنق الزجاجة، عندما ينخفض حجم المجموعة السكانية بصورة كارثية، ويكون توزيع الأليلات في المجموعة المتبقية مختلفًا عنه في المجموعة الأصلية (الشكل 20-5).
- لكي يحدث الانتخاب الطبيعي، يجب أن يكون هناك اختلافات وراثية في المجموعة، وأن تنتج هذه الاختلافات تفاضلًا في النجاح التكاثري – نتيجة لزيادة البقاء، أو نجاح التزاوج أو الإخصاب – وأن تورث هذه الاختلافات.
- إن النتيجة المتوقعة للانتخاب الطبيعي هي أن تكون الأجيال المستقبلية أفضل تكيفًا للبيئة.

4-20 التلاؤم وقياسه

يعرف التلاؤم بأنه النجاح التكاثري لطراز شكلي، وهو قد يتألف من مكونات عدة.

- بعض الطرز الشكلية قد تبقى بصورة أفضل من طرز أخرى.
- الانتخاب الجنسي يشير إلى الفروق بين الطرز الشكلية في النجاح التزاوجي.
- بعض الطرز الشكلية قد تنتج نسلًا في كل تزاوج أكثر من طرز أخرى.

5-20 التفاعل بين القوى التطورية

مقدار الاختلافات الوراثية قد يعكس توازنًا بين قوى متعارضة.

- إن معدلات الطفرة نادرًا ما تكون عالية جدًا لكي تعاكس أثر الانتخاب الطبيعي.
- قد يقود الانجراف الوراثي إلى زيادة تكرار الأليلات التي لا يفضلها الانتخاب الطبيعي.
- قد ينشر تدفق الجينات طفرة مفيدة إلى مجموعات أخرى.
- قد يُعيق تدفق الجينات التكيفات بسبب تدفق جينات ضارة.

6-20 الحفاظ على الاختلافات

- يُحابي الانتخاب المعتمد على التكرار السلبي الطرز الشكلية النادرة.
- يميل الانتخاب المعتمد على التكرار الإيجابي إلى إزالة الاختلافات.
- الانتخاب المتذبذب يحبذ طرزًا شكلية مختلفة في الأوقات المختلفة بسبب الظروف البيئية المختلفة.
- تُحابي ميزة الخليط الأفراد التي تملك كلا الأليلين، حتى إن كان أحدهما ضارًّا، عندما يوجد في الفرد متماثل الجينات.

7-20 الانتخاب يعمل على صفات تتأثر بالجينات المتعددة (الشكل 20-13)

يعمل الانتخاب بطرق مختلفة.

- الانتخاب المسبب للاضطراب يميل إلى إزالة الأفراد ذات الطراز الشكلي المتوسط، ما ينتج طرفين متميزين، كلٌّ بطراز شكلي.
- الانتخاب الموجّه يحابي أحد الأطراف، ويزيل بشكل مستمر الطرف الآخر.
- الانتخاب المسبب للاستقرار يحذف كلًّا من الطرفين، ويزيد تكرار الطراز الوسطي الشائع.

8-20 الدراسات التجريبية في الانتخاب الطبيعي

تبين الدراسات المخبرية والحقلية ما إذا كان التطور يتم فعلًا، ومدى السرعة التي يتم بها.

9-20 حدود الانتخاب الطبيعي

على الرغم من قوة الانتخاب الطبيعي فإن هناك حدودًا لما يمكن إنجازه.

- الأليلات ذات التأثيرات المتعددة تضع قيودًا على المقدار الذي يمكن أن يتغير به طراز شكلي.
- الضغوط الانتخابية المكثفة قد تزيل الاختلافات الوراثية (وهي أساس التطور) من المجموعة.
- التفاعلات الجينية يمكن أن تؤثر في تلاؤم الأليلات، عندما تكون التأثيرات الشكلية لأحد الأليلات معتمدة على نوع الأليل الموجود عند الجين الثاني، وهذا يدعى السيادة الفوقية. إن انتخاب الأليل الأول قد يقيده كون الأليل الثاني متعدد الأشكال.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. التزاوج المتجانس
   - أ. يؤثر في تكرار الطرز الجينية المتوقعة تحت اتزان هاردي-واينبرج.
   - ب. يؤثر في تكرار الأليلات المتوقعة تحت اتزان هاردي- واينبرج.
   - جـ. ليس له أثر في تكرار الطرز الجينية المتوقعة بحسب اتزان هاردي-واينبرج؛ لأنه لا يؤثر في النسب التقريبية للأليلات في المجموعة.
   - د. يزيد تكرار الأفراد الخليطة فوق ما هو متوقع بحسب هاردي- واينبرج.

2. في مجموعة سكانية تحت اتزان هاردي-واينبرج بها اللون الأحمر (أليل سائد) للون الأبيض، إذا كان تكرار الأزهار الحمراء 91%، فإن تكرار أليل اللون الأبيض:
   - أ. 9%. ب. 30% .
   - جـ. 91%. د. 70%.

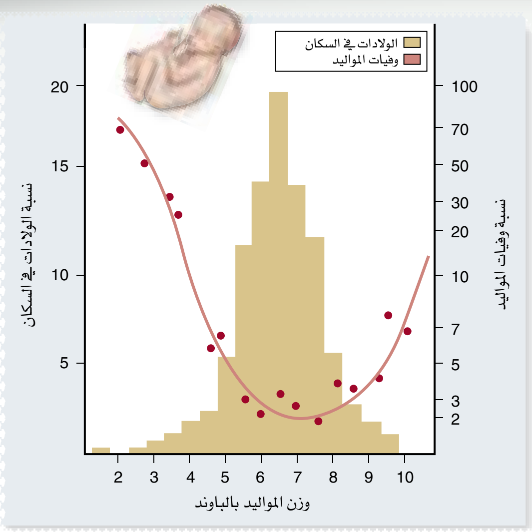
3. يمكن أن يقود كل من الانجراف الوراثي والانتخاب الطبيعي إلى معدل عالٍ من التطور، لكن:
   - أ. يعمل الانجراف الوراثي بشكل أسرع في المجموعات الكبيرة.
   - ب. الانجراف الوراثي وحده يقود إلى التكيف.
   - جـ. يتطلب الانتخاب الطبيعي حدوث الانجراف الوراثي لإنتاج اختلافات جديدة في المجموعة.
   - د. يمكن إبطاء عمليتي التطور هاتين بتدفق الجينات.

4. عندما تتغير البيئة من عام إلى آخر، وتُظهر الطرز الشكلية المختلفة درجات مختلفة من التلاؤم في البيئات المختلفة:
   - أ. يعمل الانتخاب الطبيعي بصورة تعتمد على التكرار.
   - ب. يتذبذب أثر الانتخاب الطبيعي من عام إلى آخر محبذًا طرازًا شكليًّا مختلفًا في الأعوام المختلفة.
   - جـ. الاختلافات الوراثية ليست مطلوبة لإحداث التغير التطوري عن طريق الانتخاب الطبيعي.
   - د. لا شيء مما ذكر.

5. إن تكرار أليل الخلايا المنجلية (S) هو 0.12 في الأفارقة الذين يتعرضون للملاريا، ولكنه انخفض بعد 15 جيلًا إلى نحو 0.003 في مناطق انقرضت فيها الملاريا (الولايات المتحدة). آخذًا في الحسبان آلية ميزة الخليط، طول المدة التي يجب أن تنقرض فيها الملاريا في إفريقيا قبل أن نتوقع انقراضًا تامًّا للجين (S) هي:
   - أ. لن تختفي أبدًا. ب. أقل من 15 جيلًا.
   - جـ. أكثر من 15 جيلًا. د. لا توجد معلومات كافية للتنبؤ.

6. ما الذي نتوقع حدوثه لمعدل وزن المواليد إذا ما أدى التقدم في التكنولوجيا الطبية في السنوات القليلة القادمة إلى انقاص معدل وفيات المواليد ذوي الوزن الكبير ليصبح مشابهًا لذلك للمواليد متوسطي الوزن (انظر الشكل الآتي- المنحنى الأحمر). افترض أن الفروق في وزن المواليد لها أساس وراثي:
   - أ . سيزداد معدل وزن المواليد مع الزمن.
   - ب. سينقص معدل وزن المواليد مع الزمن.
   - جـ. أ وب معًا.
   - د . لا شيء مما ذكر.

7. العوامل الكثيرة التي يمكن أن تحدد قدرة الانتخاب الطبيعي على إحداث التغير التطوري تشمل:
   - أ . نزاعًا بين التكاثر والبقاء، كما شوهد في السمكة الفطساء في ترينيداد.



   - ب. انعدام الاختلافات الوراثية.
   - جـ. تعدد تأثيرات الجين.
   - د . كل ما سبق.

8. يختلف الانتخاب المسبب للاستقرار عن الانتخاب الموجه؛ لأن:
   - أ . في الأول يقل التباين في الطراز الشكلي، ويبقى معدل الطراز الشكلي نفسه، أما في الثاني فإن كلًّا من التباين ومعدل الطراز الشكلي يتغيران.
   - ب. يتطلب الأول تغيرًا وراثيًّا في حين لا يحتاج الثاني إلى ذلك.
   - جـ. الطرز الشكلية الوسطية تُحابى في الانتخاب الموجه.
   - د . لا شيء مما ذكر.

9. أثر المؤسس وعنق الزجاجة:
   - أ . يُتوقعان فقط في مجموعات سكانية كبيرة.
   - ب. هما الآليتان اللتان تسببان زيادة في الاختلافات الوراثية في المجموعة.
   - جـ. هما طريقتان مختلفتان للانتخاب الطبيعي.
   - د . هما شكلان للانجراف الوراثي.

أسئلة تحدٍّ

1. في سمكة ترينيداد، أسهمت الدراسات المخبرية والحقلية في بناء دليل قوي على أثر المفترس في إحداث تغير تطوري في صفات اللون وتاريخ الحياة. هناك احتمال لا يزال قائمًا – وإن لم يكن محتملًا – يتمثل في وجود اختلافات أخرى بين المواقع أعلى الشلال وأسفله، إضافة إلى وجود المفترس. ما الدراسات الإضافية التي يمكن أن تعزز من تفسير النتائج؟

2. آخذًا في الحسبان قوة الانتخاب الطبيعي في إزالة الاختلافات الوراثية المتعلقة بالسرعة في الخيول الأصيلة، يبقى السؤال هو: لماذا يوجد هذا المقدار الكبير من الاختلاف في صفة السرعة (وهي صفة متصلة) وفي صفات أخرى غيرها؟ إن هذا الأمر ينطبق حتى في صفات نعرف أنها تحت أثر الانتخاب الطبيعي القوي. من أين تأتي الاختلافات الوراثية في الأصل؟ وكيف يقارن معدل الانتاج مع قوة الانتخاب الطبيعي؟ ما الآليات الأخرى التي تحافظ على الاختلافات الوراثية، وتزيدها في المجموعات الطبيعية؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 21

الأدّلة على حدوث التطور

The Evidence for Evolution

مقدّمة

كما قدمنا في الفصل الأول، عندما وضع داروين نظريته الثورية في التطور عن طريق الانتخاب الطبيعي، لم يتوافر آنذاك إلا القليل من الأدلة لإسناد تلك النظرية. بدلًا من ذلك، اعتمد داروين على الملاحظات من العالم الطبيعي، والمنطق، والنتائج التي يصل إليها مربو الحيوانات الداجنة. لكن الدليل على صحة نظريته أصبح غامرًا منذ ذلك الحين.

تعتمد النظرية على دعامتين: الأولى، دليل على أن الانتخاب الطبيعي ينتج تغيرًا تطوريًّا، والثانية، دليل من سجل الأحافير أن التطور قد حدث. إضافة إلى ذلك، فإن المعلومات من حقول علوم الحياة المتباعدة–حقول مختلفة كالتشريح، وعلم الحياة الجزيئي، والجغرافيا الحيوية– يمكن تفسيرها علميًّا بأنها نتائج للتطور.

موجز المفاهيم

21-1 مناقير حسون داروين: دليل على الانتخاب الطبيعي

- *تظهر طيور الحسون في جزر غالاباغوس اختلافات تتعلق بجمع الطعام.*
- *أثبتت البحوث الحديثة فرضية داروين في الانتخاب.*

21-2 العث المفلفل والاصطباغ الصناعي بميلانين: مزيد من الأدلة على التطور

- *تناقص أعداد العث ذي اللون الفاتح بسبب الانتخاب الناتج عن الافتراس.*
- *عندما تنعكس الظروف البيئية يتغير الضغط الانتخابي.*
- *قد يصعب تحديد عوامل الانتخاب بدقة.*

21-3 الانتخاب الاصطناعي: التغيير الذي يحدثه الإنسان

- *يبين الانتخاب التجريبي حدوث التغير في المجموعات السكانية.*
- *أدى الانتخاب الزراعي إلى تحوير كبير في المحاصيل والماشية.*
- *السلالات المدجنة نشأت من انتخاب اصطناعي.*

21-4 دليل على التطور من الأحافير

- *يقدر عمر الأحافير تاريخًا بمعدل تحلل المواد المشعة.*
- *تقدم الأحافير تاريخًا للتغير التطوري.*
- *توثق الأحافير التحول التطوري.*
- *يعد تطور الخيول مثالًا رئيسًا للأدلة التي تقدمها الأحافير.*

21-5 دليل تشريحي على حدوث التطور

- *تقترح التراكيب المتماثلة اشتقاقًا مشتركًا.*
- *يبين التطور الجنيني المبكر تشابهًا في بعض المجموعات.*
- *بعض التراكيب قد لا تناسب بشكل كامل استعمالاتها.*
- *التراكيب المختزلة تفسر على أنها مخلفات من الماضي.*

21-6 التطور الالتقائي والسجل الجغرافي الحيوي

- *تظهر الجرابيات والمشيميات التقاءً تطوريًّا.*
- *التطور الالتقائي ظاهرة واسعة الانتشار.*
- *تزودنا الدراسات الجغرافية الحيوية بمزيد من الأدلة على حدوث التطور.*

21-7 نقد داروين

1-21 مناقير حسون داروين: دليل على الانتخاب الطبيعي

كما تعلمت في الفصل السابق، تنتج مجموعة من العمليات التغير التطوري. يتفق معظم علماء الأحياء التطوري مع داروين، على أن الانتخاب الطبيعي هو العملية الأساسية المسؤولة عن التطور. وعلى الرغم من عدم قدرتنا على الرجوع عبر الزمن، فإن الدليل الحديث يؤكد قوة الانتخاب الطبيعي بوصفه عاملًا مسببًا للتغير التطوري. هذا الدليل يأتي من كل من المختبر، والحقل، ومن الأوضاع الطبيعية، والأوضاع التي أحدث بها الإنسان تغييرًا.

إن طيور حسون داروين مثال تقليدي للتطور عن طريق الانتخاب الطبيعي. فعندما زار داروين جزر غالاباغوس بالقرب من شواطئ الإكوادور عام 1835، جمع 31 عينة من طيور الحسون من ثلاث جزر. ولأن داروين لم يكن خبيرًا في الطيور، فقد كانت لديه مشكلة في تحديد أنواعها، واعتقد بالنظر إلى مناقيرها أنه جمع خليطًا من طيور النِّمنِمة، وذات المنقار العريض، والشحرور.

لدى عودته إلى إنجلترا أعلمه عالم الطيور جون جُولد أن المجموعة التي أحضرها ليست في الواقع إلا مجموعة مترابطة بقوة من أنواع محددة، يشابه بعضها بعضًا باستثناء المناقير. وفي المحصلة، فإن هناك الآن 14 نوعًا يمكن تمييزها.

تظهر طيور الحسون في جزر غالاباغوس اختلافات تتعلق بجمع الطعام

يوضح (الشكل 21-1) تنوع طيور حسون داروين. فبينما يتغذى الحسون الأرضي على الحبوب، ويطحنها بمنقاره القوي، تتغذى الأنواع ذات المناقير الأصغر والأضيق كحسون الهازجة على الحشرات. وهناك أنواع أخرى تتغذى على الفواكه والبراعم، وغيرها تتغذى على ثمار الصبار والحشرات التي يجذبها إليه، إضافة إلى مجموعات ماصة للدماء كالحسون الأرضي ذي المنقار الحاد الذي يزحف على الطيور البحرية، ويستخدم منقاره الحاد لثقب جلد هذه الطيور، ويمتص دمها. إن الأكثر إثارة هو الحسون الذي يستخدم الأدوات، فالحسون نقار الخشب يلتقط غصنًا، أو شوكة صبار، أو عنق ورقة، ويهذبه بمنقاره، ثم يثقب به الأغصان اليابسة، ويلتقط به ما لديها من يرقات.

إن التطابق بين مناقير أنواع الحسون ومصدر غذائها، أوحى لداروين أن الانتخاب الطبيعي قد هذب هذه المناقير. وفي كتابه "رحلة السفينة بيجل"، كتب: إن رؤية هذا التدرج والتنوع في التركيب في مجموعة صغيرة من الطيور شديدة التقارب، يمكن المرء أن يتخيل أنه في ضوء قلة الطيور الأصلية في هذا الأرخبيل، فإن نوعًا واحدًا قد تم العمل عليه وتحويره في اتجاهات مختلفة.

أثبتت البحوث الحديثة فرضية داروين في الانتخاب

تقترح ملاحظات داروين أن الاختلافات بين الأنواع في حجم المنقار وشكله تطورت، عندما تكيف النوع لاستعمال مصادر مختلفة من الغذاء، ولكن هل يمكن اختبار هذه الفرضية؟ في الفصل 20 تعلمت أن نظرية التطور بالانتخاب الطبيعي تتطلب تحقق ثلاثة شروط:

1. وجود اختلافات في المجموعة السكانية.
2. يجب أن تقود هذه الاختلافات إلى اختلافات في النجاح التكاثري للأفراد على مدى الحياة.

حسون الصبار (*Geospiza scandens*)

الحسون الأرضي الضخم (*Geospiza magnirostris*)

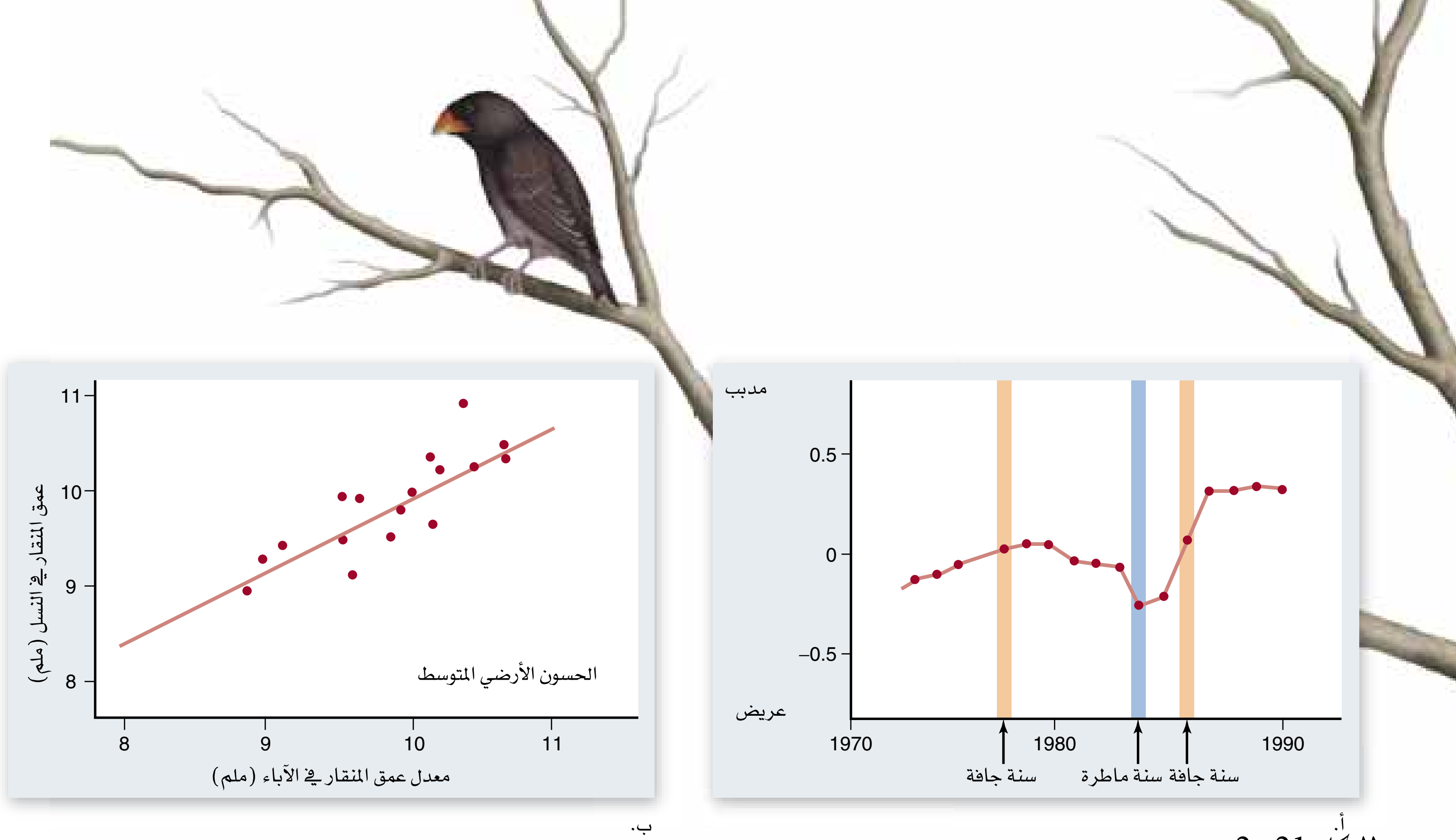
حسّون نقار الخشب (*Cactospiza pallida*)

الشكل 21-1

حسون داروين. تظهر هذه الأنواع فروقًا في المنقار وعادات التغذية بين طيور حسون داروين. نتج هذا التنوع عندما استوطنت أسلاف الحسون هذه الجزر، وتباينت في بيئاتها التي تخلو من الأنواع الأخرى من الطيور الصغيرة. إن مناقير أنواع عدة تشبه تلك التي تملكها عائلات مختلفة من الطيور على البر الرئيس. فمثلًا، يشبه منقار الحسون الهازج منقار الطيور الهازجة التي لا يربطها بها أي رابط قرابة.

حسون الأشجار النباتي (*Platyspiza crassirostris*)

الحسون الهازج (*Certhidea olivacea*)



الشكل 21–2

الدليل على أن الانتخاب الطبيعي يغير شكل المنقار في الطائر *Geospiza fortis* أ. في السنوات الجافة، حيث لا توجد إلا البذور الكبيرة القاسية، يزداد معدل عمق المنقار. ب. يورث عمق المنقار من الآباء إلى النسل.

استقصاء

افترض أن طائرًا ذا منقار كبير يتزاوج مع طائر ذي منقار صغير، هل ستكون مناقير النسل الناتج أكبر أم أصغر من مناقير نسل نتج عن تزاوج زوج من الطيور ذات المناقير المتوسطة؟

3. يجب أن تنتقل الاختلافات بين الأفراد وراثيًّا إلى الجيل المقبل.

يكمن السر في النجاح في اختبار فرضية داروين في الصبر. فلمدة تزيد على 30 عامًا، بدأ العالمان بيتر وروزماري جرانت وتلاميذهما عام 1973 دراسة الحسون الأرضي المتوسط *Geospiza fortis* على جزيرة صغيرة في وسط غالاباغوس، تدعى دافني الكبرى. يتغذى هذا الحسون بشكل رئيس على البذور الصغيرة الطرية التي تنتجها النباتات بكثرة في الأعوام الماطرة. وتلجأ الطيور للتغذية على البذور الأكبر والأكثر جفافًا، التي يصعب كسرها، فقط عندما تختفي البذور الصغيرة بعد سنوات عدة من الجفاف، حيث تنتج النباتات عددًا أقل من البذور.

قام العالمان بيتر وروزماري بقياس كمي لشكل منقار طيور الحسون الأرضي المتوسطة على جزيرة دافني الكبرى؛ قاسوا عمق المنقار (عرض المنقار من الأعلى إلى الأسفل عند قاعدته) لكل طائر على حدة. وبقياس كثير من الطيور كل عام استطاعا إعداد لوحة تفصيلية للمرة الأولى للتطور في أثناء حدوثه. لم يكتشف العالمان بيتر وروزماري وجود تغيرات في عمق المنقار بين أفراد المجموعة السكانية فحسب، بل وجدا أن معدل عمق المنقار يتغير من عام إلى آخر، وبصورة يمكن التكهن بها أيضًا.

تنتج النباتات بذورًا قليلة في أثناء الجفاف، والصغيرة منها تؤكل بسرعة، ما يجعل البذور الكبيرة المصدر الرئيس المتبقي للطعام. نتيجة لذلك، فإن الطيور ذات المناقير الأعمق والأقوى تحافظ على بقائها بصورة أفضل؛ لأنها أكثر قدرة على كسر البذور الكبيرة. في السنة اللاحقة، وجدا أن معدل عمق منقار الطيور في المجموعة السكانية يزداد نتيجة لذلك. وعندما تعود السنوات الماطرة، فإن معدل عمق المنقار يقل حتى يعود إلى حجمه الطبيعي (الشكل 21–2أ).

وبالعكس تمامًا، ففي السنوات الماطرة بشكل خاص، تزدهر النباتات، وتنتج وفرة من البذور الصغيرة، وبالنتيجة، فإن الطيور ذات المناقير الصغيرة تزدهر، وينقص عمق المنقار بشكل كبير. هل تعكس هذه التغيرات في أبعاد المنقار فعل الانتخاب الطبيعي؟ أحد الاحتمالات البديلة أن التغيرات في عمق المنقار قد لا تعكس تغيرًا في تكرار الجينات، بل هو ببساطة استجابة لنوع المادة الغذائية– مثلًا ربما يؤدي طحن البذور الكبيرة إلى أن تُطَوِّرَ الطيور التي هي قيد النمو مناقير كبيرة.

لاستبعاد مثل هذا الاحتمال، قارن العالمان السابقان العلاقة بين حجمي منقار الوالدين ومنقار النسل بفحص كثير من الأعشاش على مدى سنوات عدة. لقد وجدا أن عمق المنقار ينتقل بدقة من جيل إلى آخر بغض النظر عن الظروف البيئية (الشكل 21–2ب)، ما يشير إلى أن الفروق بين الأفراد في حجم المنقار تعكس فروقًا وراثية، وأن التغيرات التي تتم من عام إلى آخر في معدل عمق المنقار تمثل تغيرًا تطوريًّا ينتج من الانتخاب الطبيعي.

يعدل الانتخاب الطبيعي شكل منقار حسون داروين استجابة لطبيعة الغذاء المتوافر، وهذه التعديلات يمكن رؤية حدوثها اليوم.

2-21 العث المفلفل والاصطباغ الصناعي بميلانين: مزيد من الأدلة على التطور

عندما تتغير البيئة، فإن الانتخاب الطبيعي غالبًا ما يحابي صفات معينة في النوع. أحد الأمثلة التقليدية يتعلق بالعث المفلفل *Biston betularia*. يوجد العث البالغ بتشكيلة واسعة من الألوان، ابتداء من اللون الرمادي الفاتح ذي البقع السوداء (ومن هنا يسمى العث المفلفل) وحتى اللون الأسود التام (ميلانيني). يبين التحليل الوراثي أن لون جسم العث هو صفة وراثية تعكس آليات مختلفة لجين واحد. الأفراد السود لديها الأليل السائد الذي كان موجودًا، وإن بصورة نادرة، قبل عام 1850. منذ ذلك الحين، تزايد تكرار الأفراد السود في مجموعات العث بالقرب من المراكز الصناعية، حتى أصبح يشكل نحو 100% من هذه المجموعات. وقد لاحظ علماء الأحياء أنه في المناطق الصناعية، حيث ينتشر العث الأسود تكون جذوع الأشجار دكناء بفعل سناج التلوث، ما أدى أيضًا إلى قتل كل الأشنات الفاتحة اللون على جذوع هذه الأشجار.

تناقص أعداد العث ذي اللون الفاتح بسبب الانتخاب الناتج عن الافتراس

لماذا اكتسب العث الأسود ميزة البقاء حول عام 1850؟ اقترح هاوي جمع العث J.W.Tutt عام 1896 الفرضية الأكثر قبولًا لتفسير انخفاض عدد العث المفلفل. فقد اقترح أن شكل العث المفلفل أكثر وضوحًا للمفترسات على الأشجار المغطاة بالسناج التي فقدت الأشنات الفاتحة أيضًا. لهذا، فقد تغذت الطيور على العث المفلفل الذي كان يستريح على جذوع الأشجار في أثناء النهار، أما الأشكال السود في المقابل فقد كانت لديها ميزة بسبب محاكاتها للون الأشجار (الشكل 21-3).

وعلى الرغم من أن Tutt لم يكن لديه دليل، فإن عالم البيئة البريطاني بيرنارد كِتِلول اختبر هذه الفرضية عام 1950 بإطلاقه أعدادًا متساوية من العث الأسود والفاتح في غابتين: إحداهما في منطقة ملوثة جدًا قرب بيرمنجهام، والأخرى في دورسيت غير الملوثة. ثم وضع كِتِلول مصائد في كلتا الغابتين؛ ليرى كم من العث من كل نوع سيبقى. لتقييم نتائجه، كان كِتِلول قد علّم العث بوضع نقطة من الدهان تحت أجنحتها، بحيث لا تبدو واضحة للطيور.

في منطقة بيرمنجهام الملوثة، استطاع كِتِلول اصطياد 19% فقط من العث الفاتح و 40% من العث الأسود. يشير هذا إلى أن العث الأسود كانت لديه فرصة أكبر في البقاء في الغابات الملوثة، حيث جذوع الأشجار دكناء اللون. أما في دورسيت غير الملوثة فقد جمع كِتِلول 12.5% من العث الفاتح و 6% فقط من العث الأسود. تشير هذه النتيجة إلى أنه حيثما بقيت جذوع الأشجار فاتحة اللون فإن العث الفاتح لديه فرصة أكبر للبقاء. وقد عزز كِتِلول من تفسيره بأن وضع عثًّا على الأشجار، وقام بتصوير الطيور، وهي تبحث عن الغذاء، حيث وجد أن بعض الطيور كانت تمر أحيانًا فوق العث الذي له لون الخلفية نفسها دون أن تراه.

إن ملاحظة كِتِلول أن الطيور ترى العث ذا اللون الذي لا يماثل لون الخلفية عززتها لاحقًا ثماني دراسات حقلية مستقلة، كل منها لها تصميم مختلف، وأخذت جميعها بتصحيح العيوب في تصميم تجارب كِتِلول الأولية. زودتنا هذه النتائج مقرونة بتجربة إعادة الاصطياد بدليل قوي على فعل الانتخاب الطبيعي، وأشارت إلى دور الطيور بوصفها عاملًا في هذا الانتخاب في حالة العث المفلفل.

عندما تنعكس الظروف البيئية يتغير الضغط الانتخابي

في المناطق الصناعية في قارات آسيا، وأوروبا، وأمريكا الشمالية تطورت أنواع عدة من العث بالطريقة نفسها، كما العث المفلفل. يشير تعبير **الاصطباغ الصناعي بالميلانين Industrial melanism** إلى الظاهرة التي تسود بها الأفراد ذات اللون الأدكن على ذات اللون الأفتح. في النصف الثاني من القرن العشرين، وحيث جرى تطبيق ضبط التلوث بشكل واسع، بدأ الميل تجاه الاصطباغ بميلانين ينعكس لكثير من الأنواع في القارات الشمالية.

الشكل 21-3

فرضية Tutt لتفسير الاصطباغ الصناعي بالميلانين. تبين الصور الفوتوغرافية نماذج محفوظة للعث المفلفل *Biston belutaria* موضوعة على الأشجار. لقد افترض Tutt أن أشكال العث ذات الميلانين الدكناء أكثر وضوحًا للمفترسات، عندما تكون على الأشجار غير الملوثة (يسار)، يكون العث المفلفل ذو اللون الفاتح أكثر وضوحًا للمفترسات على قلف الأشجار في المناطق الملوثة صناعيًّا (يمين).

بدأ الاصطباغ الصناعي بالميلانين بالانعكاس في بريطانيا عقب تفعيل قانون الهواء النظيف عام 1956. وبدءًا من عام 1959، أخذت عينات من المجموعات السكانية للعث *Biston* في منطقة كالدي كومن خارج مدينة ليفربول. وقد وجد أن الأشكال ذات الميلانين الأدكن تناقصت من 93% عام 1959 إلى 15% عام 1995 (الشكل 21-4).

إن هذا الانخفاض يبدي ارتباطًا واضحًا مع انخفاض كبير في تلوث الهواء، وبشكل خاص انخفاض في معدلات ثاني أكسيد الكبريت والمواد العالقة، وهما أمران كلاهما يسبب تلوينًا لجذوع الأشجار. وإن الانخفاض ينطبق مع انتخاب انتقائي ضار مقداره 15% ضد العث ذي الأليل السائد المنتج لميلانين.

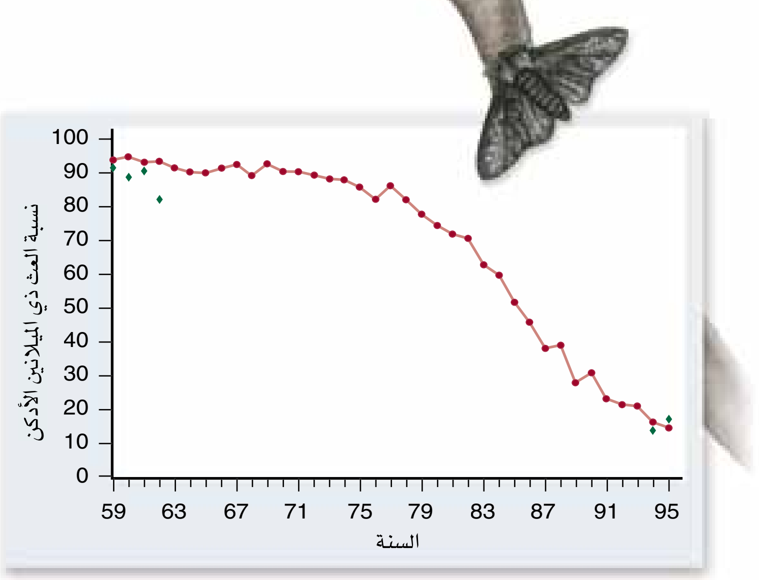
ومن المثير للاهتمام أن المقدار نفسه من انعكاس الاصطباغ بميلانين حدث في الولايات المتحدة. فمن بين 576 عثًّا مفلفلًا جمعت من حقل بالقرب من ديترويت الصناعية في الأعوام 1959-1961 كان 515 منها ذا لون أدكن بنسبة مقدارها 89%، وعندما أُقِرَّ قانون الهواء النظيف في أمريكا عام 1963 حدث انخفاض كبير في تلوث الهواء. عند إعادة جمع عينات من حقل ديترويت عام 1994، كانت نسبة العث الأدكن فقط 15% (انظر الشكل 21-4). إن المجموعات السكانية للعث في ليفربول وديترويت التي كانت جزءًا من التجربة الطبيعية نفسها أظهرت دليلًا قويًّا على الانتخاب الطبيعي.

قد يصعب تحديد عامل الانتخاب بدقة

على الرغم من قوة الدليل على الانتخاب الطبيعي في حالة العث المفلفل، يجري حاليًا إعادة تقييم فرضية Tutt حول عوامل الانتخاب. لقد لاحظ الباحثون أن الانتخاب الحديث ضد العث الأدكن لا يظهر ارتباطًا كافيًا مع التغير في أشنات الأشجار. ففي منطقة كالدي كومن بدأ الشكل الفاتح من العث المفلفل في الزيادة في تكراره قبل ظهور الأشنات على الأشجار. وفي منطقة ديترويت، لم تتغير الأشنات بشكل ملحوظ عندما ازدادت أعداد العث الأدكن أولًا، ثم عادت للانخفاض بعد 30 عامًا. وفي الحقيقة، فإن الباحثين لم يتمكنوا من إيجاد عث مفلفل إطلاقًا على أشجار ديترويت، سواء أكانت مغطاة بالأشنات أم لم تكن. يقترح أحد الأدلة على أن العث كان يستريح على الأوراق في أعالي الأشجار، ولكن أحدًا لم يكن متأكدًا. فهل يمكن أن يكون التسمم بالملوثات، وليس الافتراس هو عامل الانتخاب الطبيعي لهذا العث. ربما- ولكن حتى هذا التاريخ، فإن الدليل التجريبي يدعم الافتراس عن طريق الطيور.

يشير الباحثون الذين يدعمون فرضية الافتراس من قبل الطيور إلى أن قدرة الطائر على رؤية العث قد لا تعتمد على وجود الأشنات أو عدم وجودها، بل تعتمد أكثر على طرق أخرى بها أصبحت البيئة دكناء بسبب التلوث الصناعي. فالتلوث يميل إلى تغطية جميع الأجسام في البيئة بطبقة رقيقة من الغبار الدقيق الذي قد يقلّل درجة عكس الأجسام الفاتحة للضوء. إضافة إلى ذلك، فإن للتلوث آثارًا حادة في أشجار البتولا، وهي أشجار فاتحة اللون. إن كلا الأثرين يميل لجعل البيئة دكناء بصورة أكبر، ولهذا فهي قد تحابي العث الأدكن بحمايته من افتراس الطيور.

وبغض النظر عن عدم اليقين هذا حول عوامل الانتخاب، فإن النمط الإجمالي واضح. فقد بينت تجارب كِتلِول بما لا يدع مجالًا للشك أن الانتخاب يحابي العث الأدكن في البيئات الملوثة، والعث الفاتح في المناطق التي ما زالت نقية. إن الزيادة والانخفاض اللاحق لتكرار العث الأدكن يرتبط مع مستويات التلوث بشكل مستقل في القارتين، ما يبين بوضوح أن الانتخاب هو الذي يقود التغير التطوري. إن إعادة النظر في عوامل الانتخاب الطبيعي توضح الطريقة التي يتحقق بها التقدم العلمي: فالفرضيات، كفرضية Tutt، توضع ثم تُختبر، وإذا ما رفضت، فإن فرضية أخرى تتم صياغتها، وتبدأ العملية من جديد.



الشكل 21-4

الانتخاب ضد الاصطباغ بالميلانين. تمثل الدوائر تكرار العث ذي اللون الأدكن من نوع *Biston betularia* في منطقة كالدي كومن بإنجلترا الذي جرى أخذ عينات منه ابتداء من 1959 وحتى 1995. وتبين الأشكال المعينية تكرار العث ذي اللون الأدكن *B.betularia* في ميشجان منذ 1959 وحتى 1962 ومن الأعوام 1994 وحتى 1995.

استقصاء

ما الذي تستطيع استنتاجه من حقيقة أن تكرار العث ذي اللون الأدكن يتناقص بالدرجة نفسها في الموقعين؟

يحابي الانتخاب الطبيعي الأشكال الدكناء اللون من العث المفلفل في المناطق التي تتعرض لتلوث الهواء، وذلك ربما لأنها لا تُرى بوضوح على الأشجار الدكناء من قبل الطيور المفترسة لها، وإن الانتخاب بدوره يحابي العث الفاتح اللون، عندما ينحسر التلوث.

3-21 الانتخاب الاصطناعي: التغير الذي يحدثه الإنسان

فرض الإنسان الانتخاب على النباتات والحيوانات منذ فجر الحضارة. وكما هو حال الانتخاب الطبيعي، يعمل الانتخاب الاصطناعي بتفضيله أفرادًا ذوي صفات مظهرية معينة، ويسمح لها بالتكاثر، ونقل جيناتها إلى الجيل المقبل. وبافتراض أن الفروق في الصفات المظهرية تُقرر وراثيًّا، فإن الانتخاب الموَجَّه يجب أن يؤدي إلى تغير تطوري، وهذا ما حدث فعلًا.

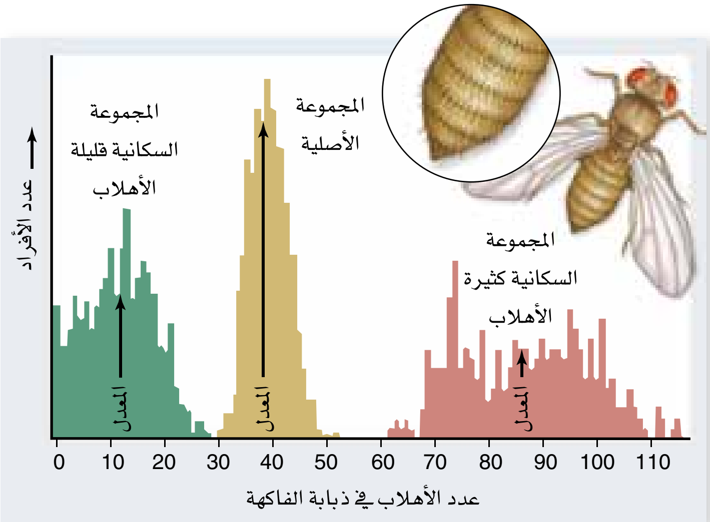
لقد أدى الانتخاب الاصطناعي الذي تفرضه التجارب المخبرية والزراعية، وعمليات التدجين إلى تغير كبير في كل حالة جرى تطبيقه فيها تقريبًا. إن هذا النجاح برهان قوي على أن الانتخاب عملية تطورية فعالة.

يبين الانتخاب التجريبي حدوث التغيّر في المجموعات السكانية

منذ ظهور علم الوراثة بوصفه فرعًا من العلوم في عشرينيات القرن العشرين وثلاثينياته، أجرى العلماء تجارب لاختبار فرضية أن الانتخاب يمكن أن ينتج تغيرًا تطوريًّا. أحد حيوانات التجارب المفضلة هو ذبابة الفاكهة المخبرية من نوع *Drosophila melanegaster*. لقد أخضع علماء الوراثة كل جانب ممكن من صفات هذه الذبابة للانتخاب، بما في ذلك حجم الجسم، ولون العين، ومعدل النمو، وطول العمر، والسلوك الاستكشافي، وكانت النتيجة المنتظمة التي حصلوا عليها هي: انتخاب صفة ما يقود إلى استجابة تطورية قوية، ويمكن التكهن بها.

ففي إحدى التجارب التقليدية، اختار العلماء ذبابًا ذا أهلاب (تراكيب صلبة تشبه الشعر) على بطنه. في بداية التجربة، كان معدل عدد الأهلاب 9.5. في كل جيل، قام العلماء باختيار 20% من ذباب المجموعة ذات العدد الأكبر من الأهلاب، وسمحوا لها بالتزاوج لتعطي جيلًا مقبلًا. بعد 86 جيلًا من هذا الانتخاب الموجه، وجد أن عدد الأهلاب تضاعف أربع مرات إلى نحو 40 هلبًا، وفي تجربة أخرى، اختار الباحثون ذبابًا ذا أعداد كبيرة من الأهلاب، وفي قفص مجاور اختاروا الذباب ذا العدد الأقل من الأهلاب. بعد 35 جيلًا، وجد أن المجموعتين لا التقاء بينهما على كامل المدى من التغيرات (الشكل 21-5).

أجريت تجارب مماثلة على تشكيلة واسعة من مخلوقات مخبرية أخرى. فمثلًا بانتخاب الجرذان المقاوم لتسوس الأسنان، تمكن العلماء في أقل من 20 جيلًا من زيادة معدل الزمن الضروري لحدوث التسوس، من أكثر من 100 يوم بقليل إلى أكثر من 500 يوم.



الشكل 21-5

الانتخاب الاصطناعي في المختبر. في هذه التجربة، جرى انتخاب أفراد من ذبابة الفاكهة *Drosophila* ذات العدد الأقل من الأهلاب، والأفراد ذات العدد الأكثر. لاحظ أنه لم يتغير معدل عدد الأهلاب في المجموعتين بشكل كبير فحسب خلال 35 جيلًا، ولكن الأفراد في كلتا المجموعتين التجريبيتين جميعهم كان خارج مدى المجموعة الأصلية. فالانتخاب يمكن أن يزيح مجموعة بعيدًا عن المدى الأصلي؛ لأن الطفرة، وإعادة تشكيل الجينات تدخلان تغيرات جديدة في المجموعة بالتبادل.

استقصاء

ماذا يمكن أن يحدث إذا سمح للأفراد ذات الحجمين؛ الصغير، والكبير في مجموعة ما، بأن تتزاوج فيما لم يسمح للأفراد ذات الحجم الوسط بالتزاوج؟

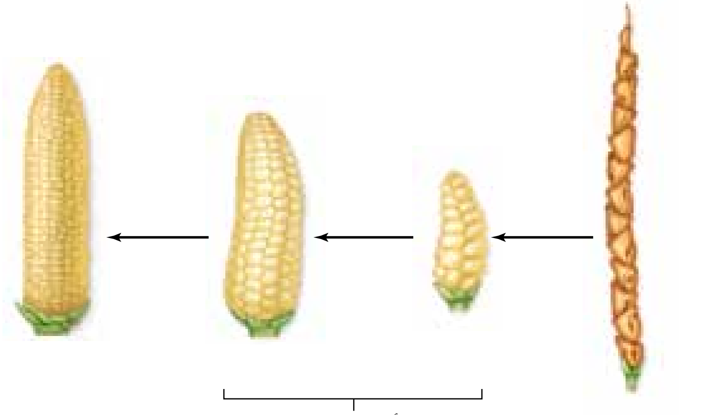
أدى الانتخاب الزراعي إلى تحوير كبير في المحاصيل والماشية

تختلف الماشية المألوفة كالأبقار والخنازير، والمحاصيل كالذرة والفراولة، اختلافًا كبيرًا عن أسلافها البرية (الشكل 21-6). نجمت هذه الاختلافات نتيجة لأجيال من الانتخاب من قبل الإنسان للصفات المرغوبة مثل كمية أكبر من الحليب، أو حجم كوز أكبر من الذرة. إن تجربة على الذرة توضح قدرة الانتخاب الاصطناعي على إنتاج تغير كبير بسرعة في نباتات الذرة. فعام 1896، بدأ علماء الزراعة بانتخاب كوز الذرة ذي المحتوى الأكبر من الزيت، الذي كان في البداية 4.5%. وكما هو الحال في تجارب ذبابة الفاكهة، سمح لـ 20% من الأفراد ذوي المحتوى الأكثر من الزيت بالتكاثر. بعد مرور 90 جيلًا أي عام 1986، كان معدل محتوى الذرة من الزيت قد ازداد إلى 450%.

السلالات المدجنة نشأت من انتخاب اصطناعي

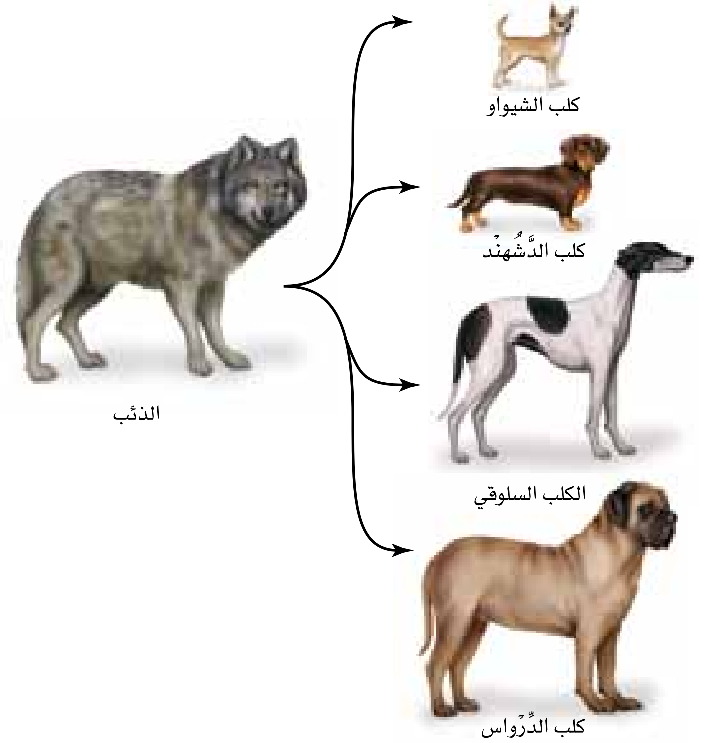
أنتج الانتخاب الذي فرضه الإنسان تشكيلة واسعة من سلالات القطط والكلاب (الشكل 21-7) والحمام وحيوانات داجنة أخرى. في بعض الحالات، طورت السلالات لأغراض خاصة. فالكلب السلوقي، مثلًا، نتج عن انتخاب للقدرة القصوى للعدو، ما أعطى حيوانًا ذا أرجل طويلة، وذنب طويل للتوازن، وظهر مقوس لزيادة طول الوثبة، وكتلة عضلية ضخمة. في المقابل، فالكلب الدُّشهُند غير المتناسق الأجزاء نتج عن الانتخاب لكلاب تستطيع دخول الجحور الضيقة لمطاردة حيوان الغُرير. وفي أحيان أخرى، أُنتخبت السلالات بشكل أساسي بناء على مظهرها ككثير من السلالات الملونة للحمام أو للقطط.

كذلك، فإن التدجين قاد بشكل غير مقصود للانتخاب لبعض الصفات. في السنوات الحديثة، وجزءًا من محاولة لتدجين الثعلب الفضي، قام العلماء الروس



الشكل 21-6

تبدو الذرة مختلفة جدًا عن أسلافها. فحشائش العلف البري (تيوسنتي) الذي يمكن أن يوجد الآن في الأجزاء البعيدة من المكسيك شبيهة جدًا بأسلاف الذرة الحديثة. وقد حوله الانتخاب الاصطناعي إلى الشكل الذي نعرفه اليوم.



الشكل 21-7

سلالات الكلاب. إن الاختلافات بين سلالات الكلاب أكبر بكثير من الاختلافات التي تظهرها الأنواع البرية للعائلة الكلبية.

باختيار الحيوان المطواع في كل جيل، وسمحوا له بالتكاثر. وفي غضون 40 سنة كانت الثعالب مطواعة بشكل غير عادي؛ إذ إنها تسمح بتربيتها في البيوت، وتئن لجلب الانتباه لها، كما تقوم بشم ولعق من يهتم بها (الشكل 21-8). وهكذا، فقد أصبحت في كثير من النواحي لا تختلف كثيرًا عن الكلاب الداجنة.

ولم يكن سلوكها فحسب قد تغير، بل إن هذه الثعالب بدأت بإظهار صفات أخرى تشاهد في سلالات الكلاب مثل أنماط اللون المختلفة، والآذان المتهدلة، والذيل المعوج، والأرجل، والذيل القصير. وعلى ما يبدو، فإن الجين المسؤول عن السلوك المطواع، إما أنه يؤثر في هذه الصفات الأخرى، أو أنه مرتبط بشدة مع جينات هذه الصفات (ظاهرة تعدد تأثير الجينات التي نوقشت في الفصلين 12، 13).

هل يُنتج الانتخاب تغيرات تطورية كبيرة؟

لو سلَّمنا أننا نستطيع ملاحظة نتائج الانتخاب، وهي تعمل عبر مدة قصيرة نسبيًّا من الزمن، فإن معظم العلماء يعتقد أن الانتخاب الطبيعي هو العملية المسؤولة عن التغيرات التطورية التي توثقها سجلات الأحافير. إن بعض من يعتقدون في التطور يقبلون فكرة أن الانتخاب يقود إلى تغيرات ضمن النوع، ولكنهم يجادلون بأن

الشكل 21-8

الثعالب المدجنة. بعد 40 سنة من التزاوج الانتقائي لأكثر الأفراد طواعية، أنتج الانتخاب الاصطناعي ثعالب فضية ليست ودودة كالكلب الداجن فحسب، بل إنها تظهر صفات طبيعية عدة كالتي نراها في سلالات الكلاب.

هذه التغيرات صغيرة نسبيًّا في مجالها، ولا تساوي التغيرات الجذرية التي توثقها الأحافير. بعبارة أخرى، يرون أن تغيير عدد الأهلاب في ذبابة الفاكهة، أو حجم كوز الذرة شيء، وإنتاج نوع جديد كليةً شيء آخر تمامًا.

إن هذه المحاجَّة لا تُقدِّر بشكل تام مقدار التغير الذي ينتجه الانتخاب الاصطناعي. خذ مثلًا السلالات الموجودة من الكلاب التي نتجت جميعًا منذ تدجين الذئاب ربما قبل 10,000 سنة. لو لم توجد هذه السلالات المختلفة من الكلاب، وعثر علماء الأحافير على متحجرات لحيوانات شبيهة بالدَّشهنْد، والسلوقي، والدرواس، والشِّيْواو، فإنه لا مراء في أن تُعَدّ أنواعًا مختلفة. وفي الواقع، فإن الاختلافات في الحجم والشكل اللذين تبديهما هذه السلالات هي أكبر بكثير من تلك التي نراها بين الأجناس المختلفة في العائلة الكلبية- مثل القيوط وابن آوى، والثعالب، والذئاب- التي تطورت باستقلال عن بعضها منذ 5-10 ملايين سنة خلت. وبالنتيجة، فإن الادعاء بأن الانتخاب الاصطناعي ينتج تغيرات صغيرة هو غير صحيح إطلاقًا. فإذا كان الانتخاب الذي يعمل على مدى زمني قدره 10,000 سنة قادرًا على إنتاج هذه الاختلافات الجذرية، فإنه سيكون من القوة، بحيث ينتج مختلف أشكال الحياة التي نراها اليوم إذا ما عمل ملايين عدة من السنوات.

يقود الانتخاب الاصطناعي إلى نتائج سريعة وكبيرة عبر مدة قصيرة من الزمن، ما يوضح قدرة الانتخاب في إنتاج تغير تطوري كبير.

4-21 دليل على التطور من الأحافير

إن الدليل المباشر الأقوى على حدوث التطور جاء من سجل الأحافير. واليوم لدينا فهم أكمل لهذا الدليل مما كان متاحًا في زمن داروين. الأحافير هي بقايا محفوظة لمخلوقات كانت حية يومًا ما. وهي تشمل عينات حفظت في العنبر، وفي الجمد السرمدي في سيبيريا، وفي الكهوف الجافة، إضافة إلى الأحافير الأكثر شيوعًا المحفوظة في الصخور.

تنشأ أحافير الصخور عند حدوث ثلاثة أمور: الأول، يجب أن يظهر المخلوق في الرواسب، والثاني، أن الكالسيوم في العظام وفي التراكيب الصلبة الأخرى يتخذ شكل المعدن، والثالث، أن تتصلب الرواسب المحيطة لتشكل صخورًا.

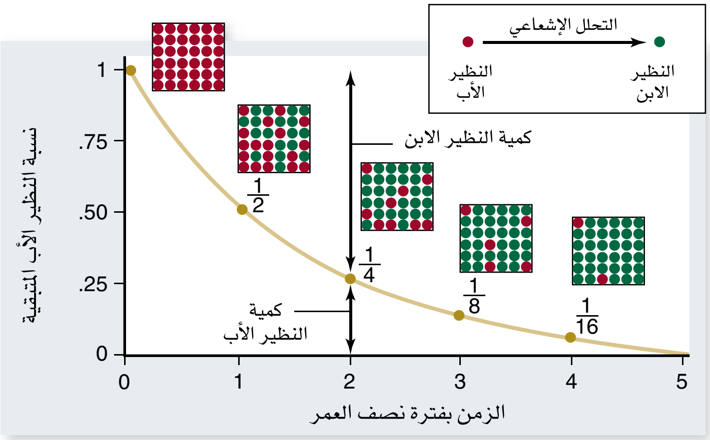
نادرًا ما تحدث عملية تكوين الأحافير، فعادة ما تتحلل بقايا النبات أو الحيوان، أو تتم التغذية عليها قبل أن تبدأ العملية. إضافة إلى ذلك، فإن كثيرًا من

المتحجرات توجد في الصخور التي لا يستطيع العلماء الوصول إليها. وعندما تصبح في متناول أيديهم، فإن التعرية وعوامل أخرى طبيعية تدمرها قبل أن تجمع. نتيجة لذلك، فإن كسرًا بسيطًا من الأنواع التي وجدت (يقدر من قبل بعض العلماء بأنه 500 مليون نوع) عرفت عن طريق الأحافير. مع كل ذلك، فإن المتحجرات التي اكتشفت كافية جدًا لتزويدنا بمعلومات مفصلة عن مجرى التطور عبر الزمن.

يقدر عمر الأحافير بمعدل تحلل المواد المشعة

بمعرفة عمر الصخور التي توجد بها الأحافير، يمكن الحصول على فكرة دقيقة عن عمر الأحافير. وفي أيام داروين، كان عمر الصخور يقدر بموضعها بالنسبة إلى بعضها (تقدير العمر النسبي)، فالصخور الموجودة في طبقات أعمق تكون عادة أكبر عمرًا. وبمعرفة الموضع النسبي للصخور الرسوبية، ومعدل التعرية للأنواع المختلفة للصخور الرسوبية في الظروف المختلفة، كوَّن علماء الأرض في القرن التاسع عشر فكرة دقيقة عن العمر التقريبي للصخور.

يستفيد علماء الأرض اليوم من التحلل الإشعاعي في معرفة عمر الصخور (تقدير العمر المطلق). فكثير من أنواع الصخور كالصخور النارية (البركانية) التي تشكلت عندما بردت الحمم، تحتوي عناصر مشعة مثل يورانيوم–238. تتحول هذه النظائر بمعدل دقيق معروف إلى أشكال غير مشعة. فمثلًا، فترة نصف الحياة (مقدار الوقت المطلوب لتتحول نصف الكمية الأصلية) لليورانيوم^{238} هي 4.5 بليون سنة. وعندما تتشكل إحدى الصخور، فإنه لا يضاف إليها نظائر مشعة جديدة. لهذا، فإنه بقياس النسبة بين النظير المشع والنظير "الابن" المشتق منه (الشكل 21–9)، يستطيع علماء الأرض أن يقدروا عمر الصخرة. وإذا وجدت الأحفورة بين طبقتين من الصخور، فإنه يمكن تقدير عمر كل منهما، ويمكن من ثم تقدير عمر الأحفورة في ضوء ذلك.



الشكل 21–9

التحلل الإشعاعي. تتحلل العناصر المشعة بمعدل معروف يدعى فترة نصف العمر. بعد فترة نصف عمر واحدة، تتحول نصف الكمية الأصلية من النظير الأب إلى نظير ابن غير مشع. وبعد كل فترة نصف عمر لاحقة، تتحول نصف الكمية المتبقية من النظير الأب.

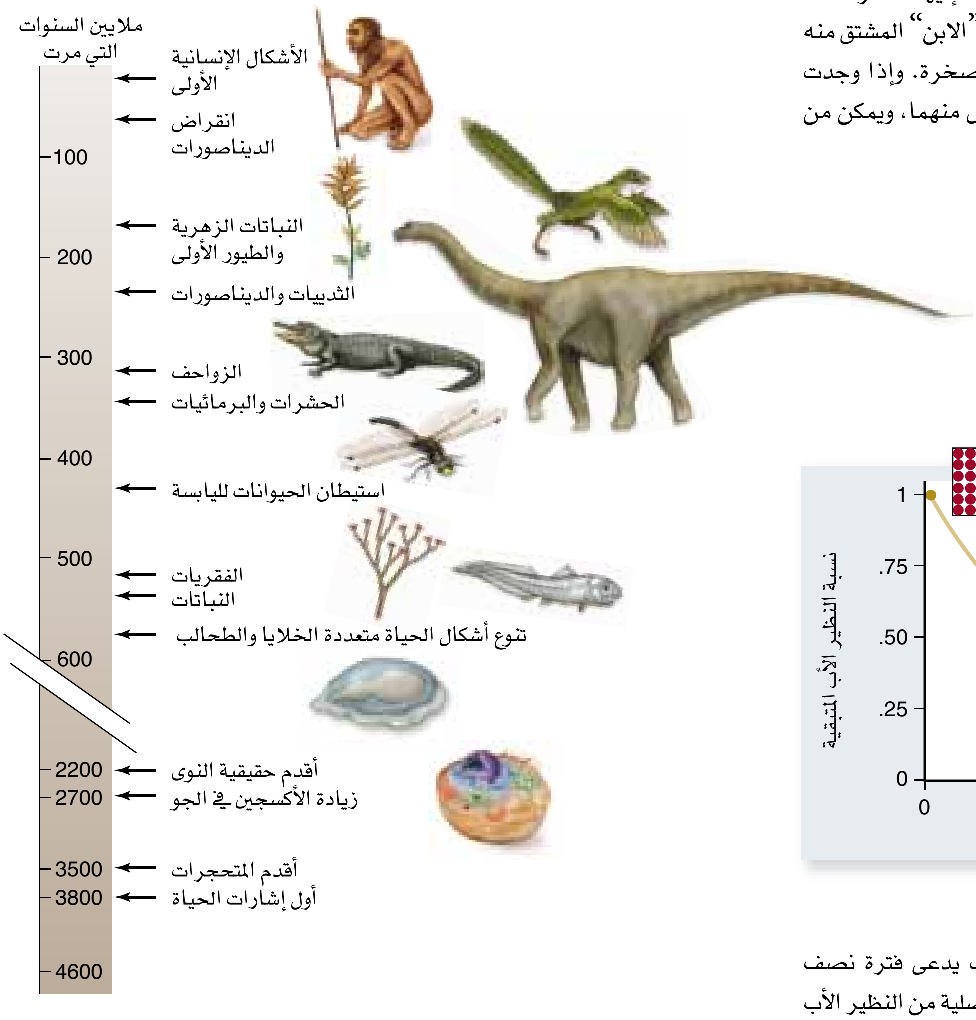
تقدم الأحافير تاريخًا للتغير التطوري

عندما ترتب الأحافير تبعًا لعمرها (الشكل 21–10) من الأقدم إلى الأحدث، فإنها غالبًا ما تقدم دليلًا على التغير التطوري المتعاقب. وعلى مقياس واسع، فإن سجل الأحافير يوثق تطور الحياة عبر الزمن، ابتداءً من أصل المخلوقات بدائية النوى الأولى، مرورًا بالمخلوقات حقيقية النوى، ثم تطور الأسماك، وظهور المخلوقات التي استوطنت اليابسة، ثم حقبة الديناصورات، وهكذا حتى أصل الإنسان. إضافة إلى ذلك، يبين سجل الأحافير عملية المد والجزر التي طرأت على التنوع الحيوي عبر الزمن، مثل الانقراض الجماعي الدوري الذي خفض عدد الأنواع الحية.

توثّق الأحافير التحول التطوري

عند الأخذ في الحسبان الاحتمالية المتدنية لحفظ الأحافير واستعادتها ثانية، فليس مستغربًا إذًا وجود ثغرات في سجل الأحافير. ومع ذلك، فإن الأشكال الوسطية غالبًا ما كانت موجودة لتوضح كيف تم التحول الأعظم في أشكال الحياة.

تعد متحجرة الطائر *Archaeopteryx* (الريش القديم) التي عاشت منذ 165 مليون سنة خلت، المتحجرة الأقدم التي ألمّ بها العلماء والأكثر شهرة دون ريب. تمثل هذه العينة حلقة وسطى بين الطيور والديناصورات بشكل واضح. فريشها الشبيه من جوانب عدة بريش طيور اليوم، يبين بشكل جلي أنها طائر. ومع ذلك،



الشكل 21–10

تاريخ التغير التطوري كما يكشفه سجل الأحافير.

الشكل 21–11

متحجرة *ARCHAEOPTERYX*. الطائر الأول. يبين الحفظ المدهش لهذه العينة الأجزاء الطرية التي لا تُحفظ عادة في المتحجرات؛ إن وجود الريش يبين بوضوح أن *Archaeopteryx* طائر، على الرغم من وجود صفات الديناصورات بها.

فإنها من نواح عدة أخرى، كامتلاكها للأسنان مثلًا، ووجود ذيل عظمي، وميزات تشريحية أخرى لا يمكن تمييزها عن بعض الديناصورات آكلة اللحوم. وفي الواقع، إنها تشبه الديناصورات بشكل كبير، لدرجة أن عينات عدة منها ينقصها الريش المحفوظ، كانت قد عُرِّفت على أنها ديناصورات، ووضعت خطأ معها في خزائن متحف التاريخ الطبيعي عقودًا عدة قبل أن يكتشف هذا الخطأ.

تكشف متحجرة آركيوبتركس نمطًا يشاهد بشكل شائع في المتحجرات الوسطية – فبدلًا من أن تكون وسطية في كل صفة، نجد هذه المتحجرات تظهر بعض الصفات كأجدادها، وبعضها الآخر كأحفادها. بعبارة أخرى، فإن الصفات تتطور بمعدلات مختلفة، وفي أزمان مختلفة، وأن توقع وجود شكل حياة وسطي في كل صفة لن يكون صحيحًا.

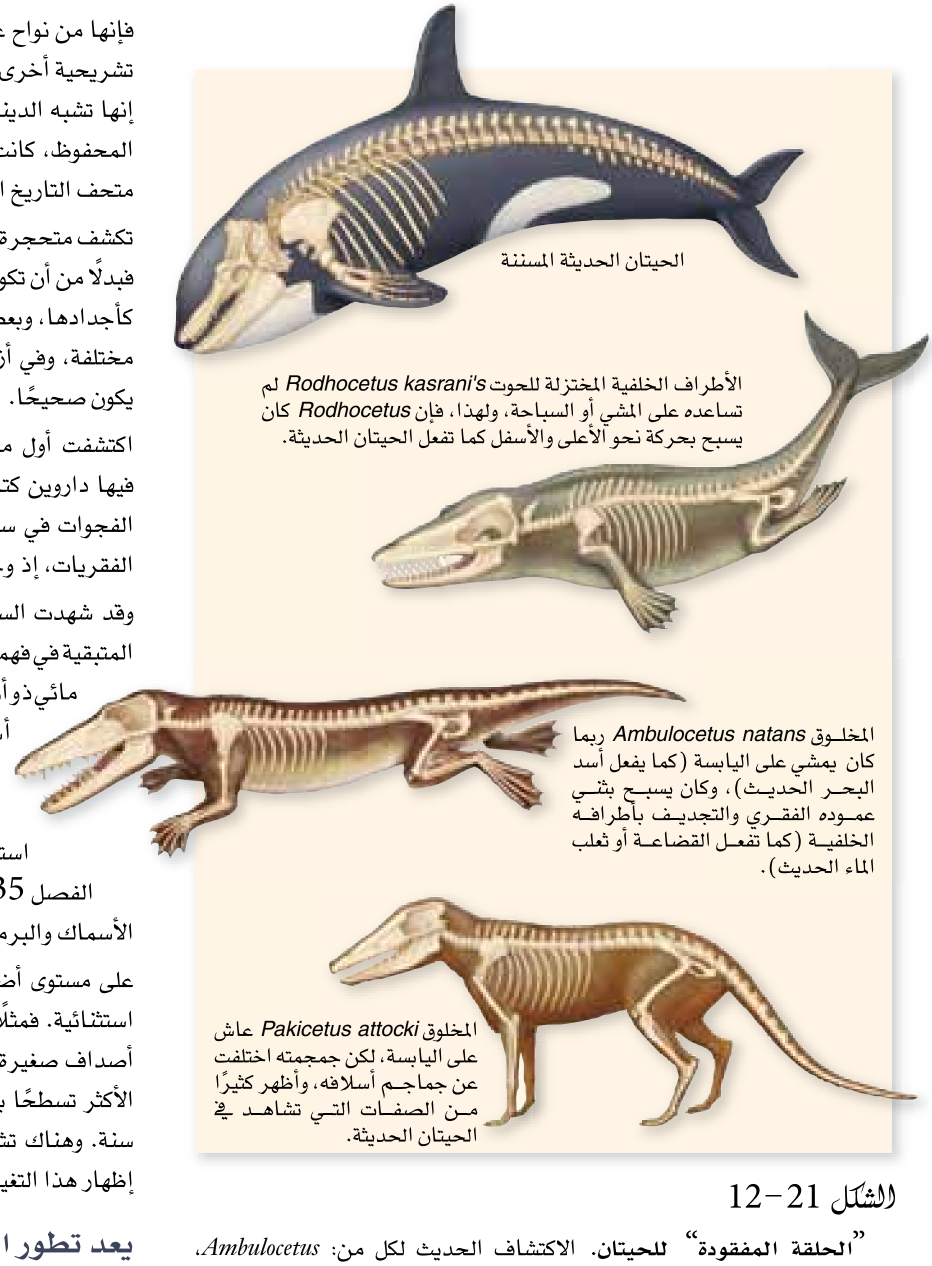
اكتشفت أول متحجرة آركيوبتركس عام 1859، وهي السنة ذاتها التي نشر فيها داروين كتابه "حول أصل الأنواع". منذئذ، استمر علماء الأحافير في ملء الفجوات في سجل الأحافير. واليوم يعد هذا السّجلّ أكثر اكتمالًا، وخاصة بين الفقريات، إذ وجدت أحافير تربط كل المجموعات الرئيسة.

وقد شهدت السنوات الأخيرة اكتشافات مثيرة، ما أغلق بعض الفجوات الكبيرة المتبقية في فهمنا لتطور الفقريات. فعلى سبيل المثال، اكتشف حيوان لبون (ثديي) مائي ذو أربع قوائم حديثًا، ما أعطانا إضاءة تتعلق بتطور الحيتان والدلافين في أسلاف كانت ذات حوافر، واستوطنت اليابسة (الشكل 21-12). وبالمثل أدى اكتشاف أفعى ذات أرجل إلى تسليط الضوء على تطور الأفاعي التي انحدرت من العظايا، التي أصبحت أكثر فأكثر استطالة مع اختزال متزامن واختفاء نهائي للقوائم. وسنناقش في الفصل 35 أحدث اكتشاف لمتحجرة *Tiktaalik* وهي نوع يَسدّ الفجوة بين الأسماك والبرمائيات الأولى.

على مستوى أضيق، عُرف التغير التطوري ضمن بعض أنواع الحيوانات بتفاصيل استثنائية. فمثلًا طرأ تغير منذ 200 مليون سنة خلت على المحارات لتتحول من أصداف صغيرة مقوسة لأصداف مسطحة وأكبر حجمًا، حيث ظهرت المتحجرات الأكثر تسطحًا بشكل تدريجي في سجل المتحجرات على مدة مقدارها 12 مليون سنة. وهناك تشكيلة واسعة من الأمثلة توضح سجلًا مشابهًا للتغير المتعاقب. إن إظهار هذا التغير المتعاقب وعرضه يشكل خطًّا قويًّا من الأدلة على حدوث التطور.

يعد تطور الخيول مثالًا رئيسًا للأدلة التي تقدمها الأحافير

إحدى أكثر الحالات التي درست في سجل المتحجرات تتعلق بتطور الخيول. إن أفراد عائلة الخيول الحديثة تشمل الخيول، والزراف، والحمير، وكلها حيوانات كبيرة الحجم، طويلة الأرجل، سريعة الركض ومتكيفة للعيش في مناطق الحشائش المفتوحة. تصنف جميع هذه الأنواع في الجنس *Equus*، وتمثل آخر الأحفاد الحية



الشكل 21–12

"الحلقة المفقودة" للحيتان. الاكتشاف الحديث لكل من: *Ambulocetus*، *Pakicetus*، *Rodhocetus* ملأ الفجوات بين الحيتان وأسلافها الثديية ذات الحوافر. تبين الصفات الشكلية للمخلوق *Pakicetus* أن الأشكال الوسطية لا تكون وسطية في كل صفاتها، بل إن بعض الصفات تتطور قبل غيرها. ففي حالة تطور الحيتان، حدثت تغيرات في الجمجمة قبل حدوث تحوير تطوري في الأطراف. إن أشكال الأحافير الثلاثة ظهرت في حقبة العصر الجيولوجي الحديث، أي منذ 55-45 سنة خلت.

لخط طويل، أنتج 34 جنسًا منذ نشوئه في حقبة العصر الحديث السابق، قبل نحو 55 مليون سنة تقريبًا. لقد زودنا فحص المتحجرات بحالة موثقة عن كيفية حدوث التطور من خلال التكيف لظروف البيئة المتغيرة.

الخيول الأولى

إن أقدم أفراد عائلة الحصان المعروف لدينا، وهو نوع في الجنس *Hyracotherium*، لم يكن يشبه حصان اليوم البتة. هذا النوع الذي كان صغيرًا، وذا أرجل قصيرة وأقدام عريضة، كان يوجد في بيئات ذات أشجار، حيث كان يتغذى على الأوراق والأعشاب، وكان يتجنب المفترسات بالهروب خلال المناطق المفتوحة في الغابات. إن المسار التطوري من هذا المخلوق القميء نحو خيول العمل الحديثة، تضمن تغيرات في كثير من الصفات تشمل الحجم، واختزال الأصابع، وحجم الأسنان وشكلها (الشكل 21-13).

التغيرات في الحجم

لقد كان حجم أنواع الخيول الأولى كحجم الكلب أو أصغر. وللمقارنة؛ فإن حجم الخيول الحديثة قد يزن أكثر من نصف طن. يظهر فحص سجل المتحجرات أن الخيول تغيرت قليلًا في حجمها خلال الثلاثين مليون سنة الأولى من تطورها، لكن عددًا من السلالات المختلفة أظهر زيادة جذرية وسريعة منذ ذلك الوقت. ومع ذلك فإن ميلًا نحو صغر الحجم قد ظهر في بعض فروع شجرة تطور الخيول.

اختزال الأصابع

تمتلك أقدم الخيول الحديثة إصبعًا واحدًا مغلفًا بحافر عظمي صلب. للمقارنة؛ فإن *Hyracotherium* كان لديه أربع أصابع في أقدامه الأمامية، وثلاث في أقدامه الخلفية. وبدلًا من الحوافر، فقد كانت هذه الأصابع محاطة بلبادة لحمية شبيهة بتلك التي عند الكلاب والقطط.

يبين فحص الأحافير التحول عبر الزمن: زيادة عامة في طول الإصبع الأوسط، تطور للحافر العظمي، واختزال وفقدان للأصابع الأخرى (انظر الشكل 21-13)، وكما هو الحال في حجم الجسم، فإن هذا الاتجاه ظهر متزامنًا في أفرع مختلفة من الشجرة التطورية للخيول، ولم تظهره السلالات جميعها.

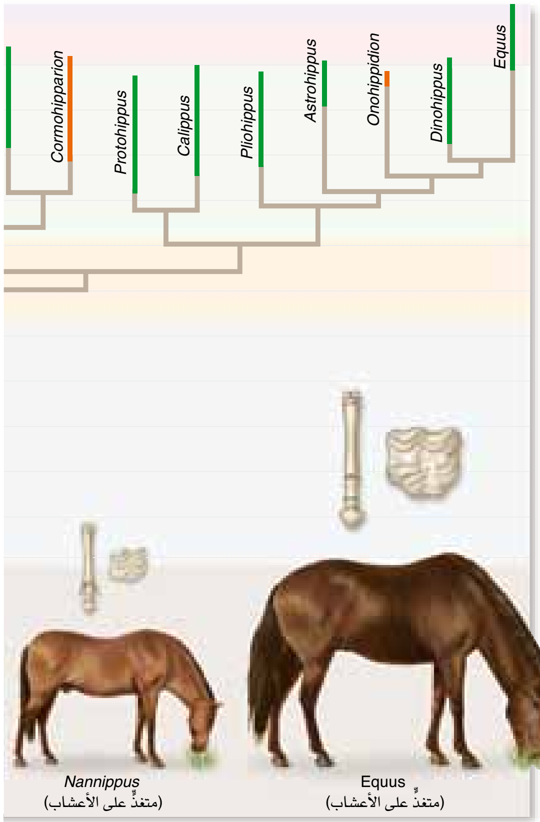
وفي الوقت نفسه الذي حدث فيه اختزال الأصابع، كانت هذه السلالات تطور تغييرات في طول أطرافها، وفي تركيبها العضلي، ما أدى إلى ظهور حيوانات قادرة على الجري مسافات طويلة وبسرعات عالية.

حجم الأسنان وشكلها

كانت أسنان *Hyracotherium* صغيرة وبسيطة نسبيًّا في شكلها. مع الزمن ازدادت أسنان الحصان كثيرًا في طولها، وطورت نمطًا من النتوءات على الطواحن وقبل الطواحن. إن نتيجة هذه التغيرات هي إنتاج أسنان أكبر قدرة على قضم النباتات القاسية والملوثة بالرمل كالحشائش التي تسبب تآكل الأسنان واهتراءها.

وقد صاحب هذه التغيرات تغيرات في شكل الجمجمة التي زادت من قوة الجمجمة لمقاومة الضغوط الناجمة عن القضم المستمر. وكما هو حال حجم الجسم، لم تكن التغيرات التطورية ثابتة عبر الزمن، بل إن معظم التغير في شكل الأسنان تم خلال العشرين مليون سنة الأخيرة، وإن هذه التغيرات لم تكن ثابتة في جميع سلالات الحصان.

يمكن أن تفهم جميع هذه التغيرات أنها تكيف لظروف مناخية متغيرة. بشكل خاص، فإنه خلال عصر الميوسين (الثلثي الأوسط) والعصر الضحوي (الحديث اللاحق) (نحو 20-25 مليون سنة خلت) انتشرت أراضي الحشائش في



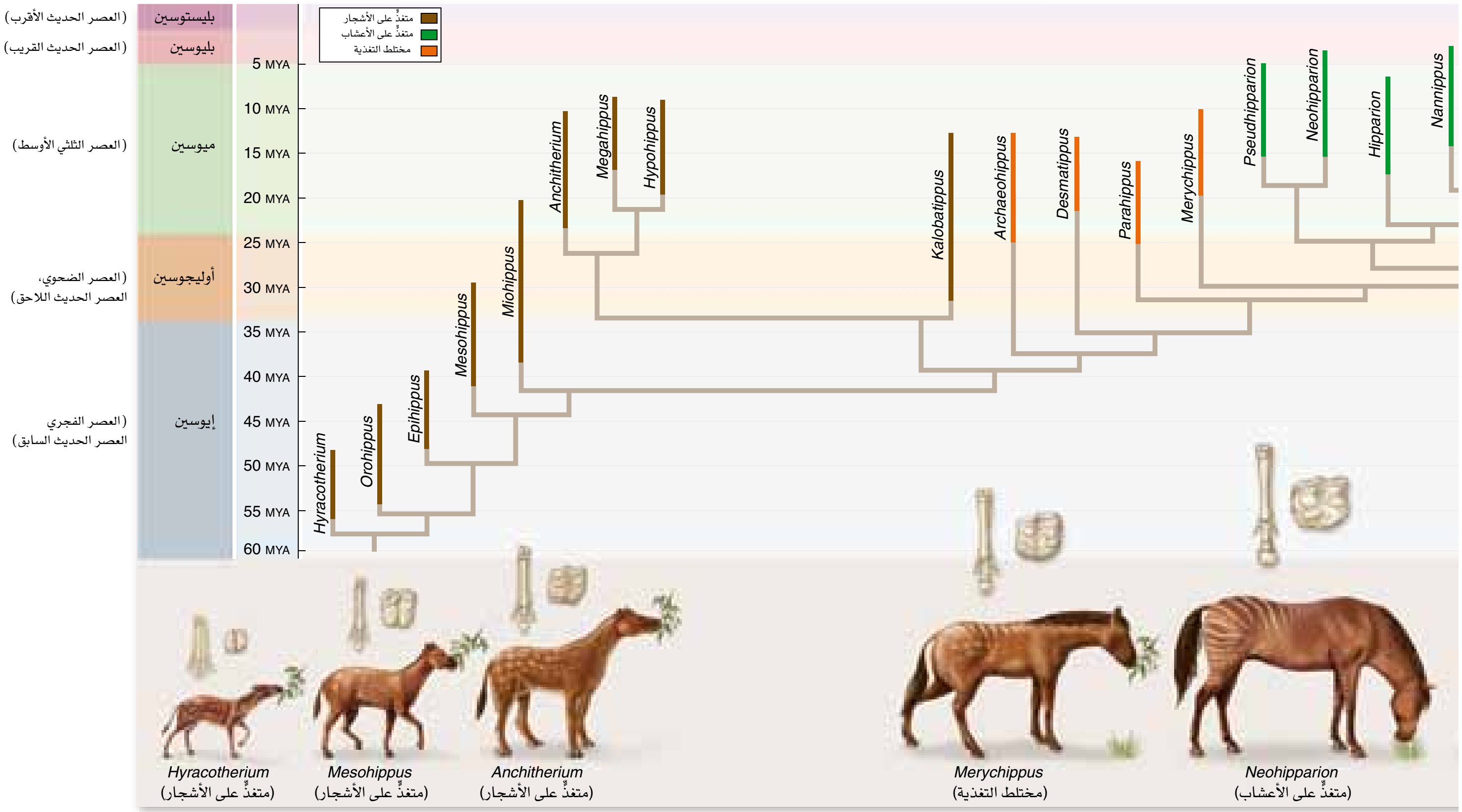
الشكل 21-13

التغير التطوري في حجم الجسم في الحصان. تبين الخطوط العلاقات التطورية لعائلة الخيول. إن تطور الحصان أكثر شبهًا بالأجمة منه بالشجرة، فالتنوع كان أكبر كثيرًا في الماضي منه اليوم. وبشكل عام، فإن الميل هو لزيادة الحجم، ولظهور طواحن أكثر تعقيدًا، ولأصابع أقل، ولكن لهذا الميل استثناءات. فمثلًا، في الشكل الحديث نسبيًّا *Nannippus*، تطور هذا الحصان في الاتجاه المضاد، أي نحو صغر الحجم.

استقصاء

؟ ***لماذا عانى الخط التطوري المؤدي إلى Nannippus تطورًا في اتجاه صغر حجم الجسم؟***

أمريكا الشمالية، وهي المناطق التي شهدت معظم عملية التطور في الخيول. فعندما تكيفت الخيول لهذه البيئات كان الجري بسرعة ربما أكثر الصفات أهمية للهروب من المفترس. وفي المقابل، فقد أصبحت المرونة الأكبر المتمثلة في الأصابع المتعددة والأطراف القصيرة، وهي صفات كانت مفيدة للهروب بين أشجار الغابات المعقدة، غير ذات فائدة. في الوقت نفسه، كانت الخيول تتغذى على الحشائش والنباتات الأخرى الملوثة بالرمل والمواد القاسية الأخرى، وهذا يدفع في اتجاه تطور أسنان مهيأة أكثر لمقاومة مثل هذه المواد.



الميل التطوري

منذ سنوات عدة، اعتبر تطور الحصان مثالاً على التغير التطوري الثابت عبر الزمن. بل إن بعضهم عَدَّ سجل تطور الخيول دليلاً على قوة موجهة تدفع التطور بشكل مستمر في اتجاه واحد. نحن نعرف الآن أن هذه الآراء أساءت الفهم، وأن مسار التغير التطوري عبر ملايين السنين نادرًا ما يكون بسيطًا هكذا.

يبين سجل الأحافير أنه على الرغم من أن الاتجاه الكلي للتطور واضح في تشكيلة من الصفات، فإن التغير التطوري كان أبعد ما يكون عن الثبات والانتظام عبر الزمن. بدلًا من ذلك، فإن معدلات التطور تباينت بشكل واسع، حيث هناك مدد زمنية طويلة شهدت تغيرًا قليلًا ملحوظًا، ومدد زمنية قصيرة شهدت تغيرًا كثيرًا. أكثر من ذلك، أنه عند حدوث التغيرات، فإنها غالبًا ما تحدث متزامنة في سلالات مختلفة ضمن الشجرة التطورية للخيول.

وأخيرًا، وحتى مع وجود مثل واضح، فإن الاستثناءات موجودة، كما هو صغر حجم الجسم الذي أظهرته بعض السلالات. إن هذه الأنماط اكتشفت في أي مجموعة من النباتات والحيوانات، ويوجد لها سجل أحافير واسع، كما سنرى عندما نناقش تطور الإنسان في الفصل 35.

تنوع الخيول

إن أحد الأسباب التي اُعتقد في الأصل أن تطور الخيول كان خطيًّا عبر الزمن، قد يعود إلى أن تنوع الحصان الحديث محدود نسبيًّا. ولهذا السبب، فإن من السهل عقليًّا تخيل خط مستقيم من *Hyracotherium* إلى الحصان الحديث *Equus*. ولكن تنوع الحصان الحديث المحدود – يوجد جنس واحد حي – غير عادي. إذ إنه، في الحقيقة، عندما كان تنوع الخيول في أوجه في عصر الميوسين، كان هناك 13 جنسًا في أمريكا الشمالية وحدها. هذه الأجناس اختلفت في حجم الجسم، وفي تشكيلة واسعة من الصفات الأخرى. ويفترض أنها عاشت في بيئات مختلفة، وأظهرت تفضيلًا مختلفًا لأنواع الغذاء. ولو أن مثل هذا النوع استمر حتى العصر الحاضر، فإن علماء الأحياء التطوري كانوا سينحون منحى آخر فيما يتعلق بتطور الحصان.

يزودنا سجل الأحافير بسجل واضح للتحولات التطورية الكبيرة التي حدثت عبر الزمن. ويقدم سجل أحافير الخيول الواسع صورة تفصيلية للتنوع التطوري لهذه المجموعة، ابتداءً من حيوانات صغيرة تقطن الغابات إلى الحيوانات الضخمة السريعة الحالية التي تقطن مناطق الحشائش.

5-21 دليل تشريحي على حدوث التطور

تنبع قوة نظرية التطور من قدرتها على تزويدنا بإطار منطقي لفهم تنوع الحياة. إن كثيرًا من الملاحظات التي تأتي من كل حقل في علوم الحياة لا يمكن فهمها بشكل ذي معنى إلا بوصفها نتيجة للتطور.

تقترح التراكيب المتماثلة اشتقاقًا مشتركًا

عندما تطورت الفقريات، فإن العظام نفسها استخدمت لأغراض شتى. مع ذلك فإن العظام بقيت متميزة؛ وجودها ينمّ عن ماضيها التطوري. فمثلًا، الأطراف الأمامية للفقريات كلها **تراكيب متماثلة Homologous structures** تراكيب لها مظاهر ووظائف مختلفة، ولكنها جميعًا مشتقة من نفس الجزء من الجسم في السلف المشترك.

وكما تشاهد في (الشكل 21-14)، فإن عظام الطرف الأمامي تحورت بطرق مختلفة في الثدييات المختلفة. لماذا ينبغي أن تكون هذه التراكيب المختلفة مكونة من العظام نفسها؟ إن ذلك يبدو لغزًا لو لم يحدث التطور. ولكن عندما نأخذ في الحسبان أن جميع هذه الحيوانات تحدرت من سلف واحد مشترك، فيصبح من السهل فهم أن الانتخاب الطبيعي حور الوحدات البنائية الأولية لخدمة أغراض مختلفة.

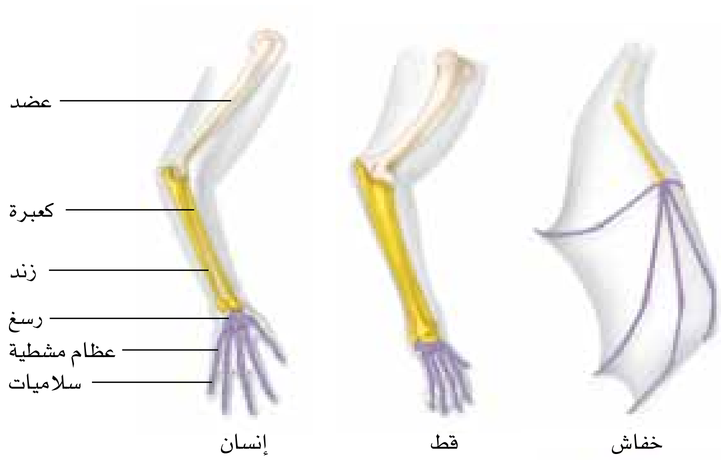
يبين التطور الجنيني المبكر تشابهًا في بعض المجموعات

يأتي أقوى الأدلة التشريحية الداعمة للتطور من مقارنة كيفية تطوّر أجنة المخلوقات. فأجنة أنواع مختلفة من الفقريات مثلًا غالبًا ما تكون متشابهة في المراحل المبكرة، ولكنها تصبح أكثر اختلافًا باستمرار تطورها. ففي مراحل تطور الفقريات المبكرة تمتلك الأجنة أكياسًا بلعومية (الشكل 21-15)، تتطور لاحقًا إلى تراكيب مختلفة. ففي الإنسان مثلًا، تصبح غددًا وقنوات مختلفة، وفي الأسماك تصبح شقوقًا خيشومية. وفي مراحل متأخرة، يمتلك جنين كل إنسان ذيلًا عظميًّا طويلًا نحمل ما تبقى منه في أثناء مرحلة البلوغ على هيئة عظم العصعص الموجود في نهاية العمود الفقري.

يمتلك جنين الإنسان كذلك فروًا يدعى الزبب أو العقيقة *Lanugo* في أثناء الشهر الخامس من الحمل. هذه الأشكال التطورية المختلفة دون تغيير، تقترح وبقوة أن تطورنا الجنيني قد أصابه التطور؛ إذ أُعطيت تعليمات جديدة لتحوير أنماط التطور الجنيني للأسلاف. وسنعود لموضوع التطور الجنيني للفقريات، والتطور في (الفصل الـ 53).

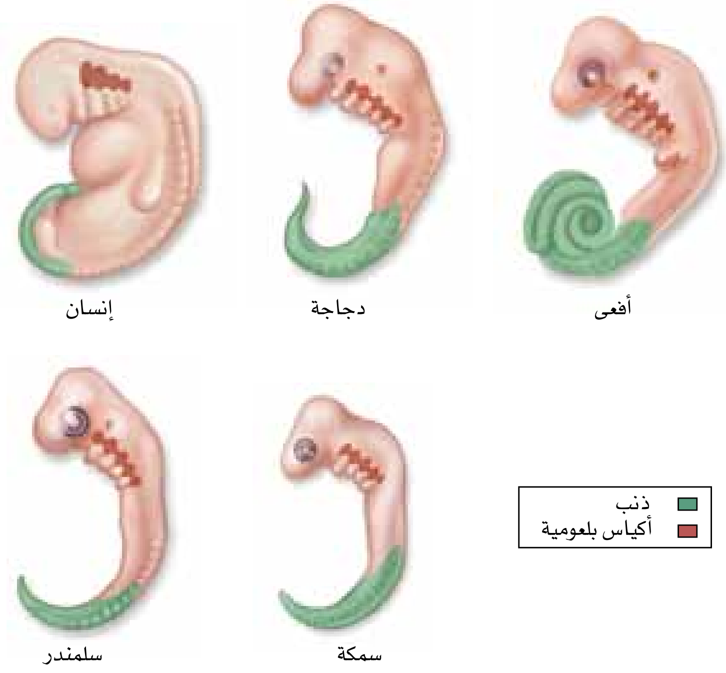
بعض التراكيب قد لا تناسب بشكل كامل استعمالاتها

نظرا لأن الانتخاب الطبيعي يعمل فقط على الاختلافات الموجودة في المجموعات السكانية، فلا يكون مستغربًا إذًا أن بعض المخلوقات لا تبدو متكيفة بشكل كامل لبيئاتها، فمثلًا، معظم الحيوانات ذات الرقاب الطويلة لها كثير من فقرات العنق لزيادة مرونتها: فالأوز له 25 فقرة، وكائن البلصور، وهو زاحف طويل الرقبة كان يجول في البحار في أثناء عصر الديناصورات، له 76. بالمقارنة، فإن معظم الثدييات لها 7 فقرات عنق فقط بما في ذلك الزرافة. بغياب هذا الاختلاف في عدد الفقرات، قاد الانتخاب إلى زيادة تطورية في حجم الفقرات لمنح الزرافة عنقًا طويلًا.



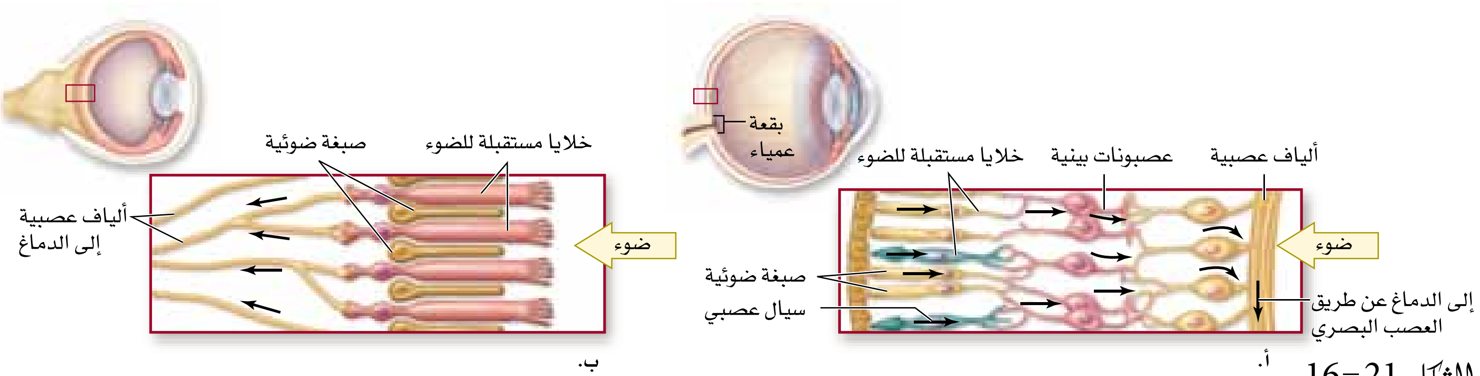
الشكل 21-14

تماثل عظام الطرف الأمامي في الثدييات. على الرغم من أن هذه العظام تظهر اختلافات ملاحظة في الشكل والوظيفة، فإن العظام الأساسية نفسها موجودة في الأطراف الأمامية للإنسان، والقط، والخفاش، والدلفين، والحصان.



الشكل 21-15

يعكس التشابه في التطور الجنيني التحدر من سلف مشترك. تمتلك أجنة الفقريات أكياسًا بلعومية، وذيلًا، تتحول خلال مراحل التطور الجنيني إلى تراكيب مختلفة، وأحيانًا تختفي تمامًا.



الشكل 21–16

عيون الفقريات والرخويات. أ. تتجه مستقبلات الضوء في الفقريات نحو الخلف في حين (ب) تتجه تلك التي في الرخويات إلى الأمام. نتيجة لذلك تمر الألياف العصبية للفقريات أمام مستقبلات الضوء، وحيث تشكل حزمة عندما تغادر العين، تتكون بقعة عمياء. عيون الرخويات ليس لديها أيٌّ من هاتين المشكلتين.

أحد الأمثلة الرائعة على التصميم غير الكامل يتمثل في عين الفقريات التي تتجه بها المستقبلات الضوئية نحو الخلف في اتجاه جدار العين (الشكل 21–16 أ). نتيجة لذلك، فإن الألياف العصبية لا تمتد نحو الخلف في اتجاه الدماغ، بل نحو الأمام في حجرة العين، حيث تحجب الضوء قليلًا. فضلًا على ذلك، تشكل هذه الألياف حزمة مع بعضها لتشكل في النهاية العصب البصري الذي يخرج من فتحة بمؤخرة العين مشكلًا ما يدعى البقعة العمياء.

بالمقارنة، تبدو عين الرخويات – كالحبار والإخطبوط- أكثر مثالية في تصميمها: فالمستقبلات الضوئية تتجه نحو الأمام، وتخرج الألياف العصبية من الجهة الخلفية للعين، لذا، فإنها لا تعترض طريق الضوء القادم، ولا تشكل بقعة عمياء (الشكل 21-16 ب).

توضح هذه الأمثلة أن الانتخاب الطبيعي يشبه السمكري الذي يعمل بما يتوافر لديه من مواد ليصنع منها شيئًا عمليًا، وليس كالمهندس الذي يستطيع أن يصمم ويبني أفضل تركيب لأداء وظيفة معينة. وعليه، فإن تراكيب عملية، وإن كانت غير مثالية كعين الفقريات، هي النتيجة المتوقعة للتطور عن طريق الانتخاب الطبيعي.

التراكيب المختزلة تُفسر على أنها مخلفات من الماضي

تمتلك مخلوقات كثيرة **تراكيب مختزلة Vistigial structures** ليس لها وظيفة واضحة، ولكنها تشبه التراكيب التي امتلكتها الأسلاف. فالإنسان مثلًا، لديه مجموعة كاملة من العضلات لتحريك أذنيه كما تفعل كثير من الثدييات. وعلى الرغم من أن هذه العضلات تمكن الثدييات من تحريك آذانها لتحديد الأصوات، كصوت المفترس أو حركته بدقة، فإنه ليس لها غرض محدد في الإنسان غير التسلية.

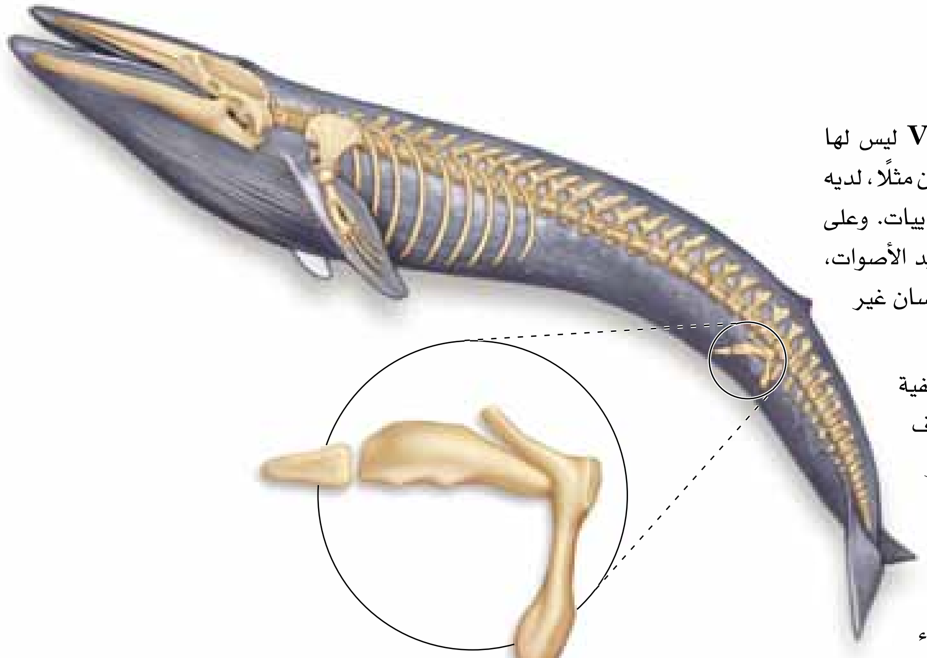
من الأمثلة الأخرى، تمتلك الأصلة العاصرة عظام حوض، وأرجلًا خلفية أثرية، وتمتلك بقرة البحر (نوع من الثدييات المائية) أظافر عند أطراف زعانفها التي تطورت من الأرجل. أما سمكة الكهوف العمياء التي لم ترَ النور إطلاقًا، فلديها عيون صغيرة غير عاملة. ويبين (الشكل 21–17) هيكل حوت البالين الذي يحتوي عظام حوض، كما لكل هياكل الثدييات، حتى إن كانت هذه العظام ليس لها وظيفة لدى الحوت.

الزائدة الدودية في الإنسان هي تركيب مختزل؛ إنها تمثل الجزء النهائي المتلاشي من الأعور، وهو الكيس الذي تبدأ به الأمعاء الغليظة. في ثدييات أخرى كالفأر، يشكل الأعور الجزء الأكبر من الأمعاء الغليظة، ويعمل على الخزن – عادة كميات من السليلوز في آكلات الأعشاب. وعلى الرغم من أنه اقتراح بعض الوظائف، فإن من الصعب تحديد أي وظيفة راهنة للزائدة الدودية في الإنسان. في كثير من النواحي تعد الزائدة عضوًا خطيرًا، فالتهاب الزائدة الذي ينتج عن العدوى قد يكون قاتلًا.

إن من الصعب فهم التراكيب المختزلة إلا على أنها تراث تطوري متخلف من الماضي. ومع ذلك، فإن وجود هذه التراكيب المختزلة يدافع بقوة عن وجود سلف مشترك لأفراد المجموعات التي تتشاطر هذه الأعضاء، بغض النظر عن الدرجة التي أصبحت بها هذه المجموعات متباينة.

يمكن فهم هذه الأدلة التشريحية جميعها، التماثل، والتطور الجنيني، والتراكيب المختزلة والتراكيب غير الكاملة، بسهولة على أنها نتيجة للتحدر مع التحوير، أي للتطور.

إن مقارنة تشريح الحيوانات الحية المختلفة غالبًا ما يكشف أدلة على وجود سلف مشترك. ففي بعض الحالات يتطور العضو نفسه لينجز وظائف مختلفة، وفي حالات أخرى، يفقد العضو وظيفته كلية.



الشكل 21–17

التراكيب المختزلة. يكشف هيكل الحوت وجود عظام للحوض. تشبه هذه العظام تلك الموجودة في ثدييات أخرى، ولكنها تطورت بصورة ضعيفة في الحوت، وليس لها وظيفة واضحة.

6-21 التطور الالتقائي والسجل الجغرافي الحيوي

تكشف **الجغرافية الحيوية Biogeography** — دراسة التوزيع الجغرافي للأنواع — أن المناطق الجغرافية المختلفة تظهر أحيانًا مجموعات من النباتات والحيوانات ذات مظهر شديد التشابه، حتى إن كانت هذه المخلوقات بعيدة القرابة عن بعضها.

من الصعب تفسير هذا التشابه الكبير نتيجة للمصادفة وحدها. بدلًا من ذلك، يبدو أن الانتخاب الطبيعي يحابي التكيفات التطورية المتوازية في البيئات المتشابهة. ونظرًا لأن الانتخاب في مثل هذه الحالات يميل إلى محاباة التغيرات التي تجعل المجموعتين متشابهتين، فإن الطرز الشكلية لها تقاربت. يشار إلى هذا التغير أنه **تطور التقائي أو تقاربي Convergent evolution**.

تظهر الجرابيات والمشيميات التقاء تطوريًا

في أفضل الأمثلة على التطور الالتقائي، تطورت مجموعتان من الثدييات —الجرابيات والمشيميات- بطرق متشابهة تمامًا في أجزاء مختلفة من العالم. فالجرابيات مجموعة يولد بها الصغير بحالة غير ناضجة إطلاقًا، ويحضن في كيس إلى أن يصبح قادرًا على الخروج إلى العالم الخارجي. أما في الثدييات، في المقابل، فإن النسل لا يولد إلا إذا كان قادرًا على العيش بسلام في البيئة الخارجية (مع درجات متباينة من العناية الأبوية).

انفصلت قارة أستراليا عن بقية القارات منذ أكثر من 70 مليون سنة. في ذلك الوقت تطورت كل من الجرابيات والمشيميات، ولكن في أماكن مختلفة. بشكل خاص، وجدت الجرابيات في أستراليا. نتيجة لهذا الانفصال القاري، فإن الثدييات المشيمية الوحيدة التي توجد اليوم في أستراليا هي الخفافيش، وبعض القوارض المستوطنة (وصلت حديثًا نسبيًا)، وهكذا فإن الجرابيات هي التي تسود أستراليا.

ماذا تشبه الجرابيات الأسترالية؟ إنها تشبه إلى درجة الدهشة الثدييات المشيمية التي تعيش اليوم على القارات الأخرى (الشكل 21-18). إن التشابه بين أفراد هاتين المجموعتين من الثدييات، يثبت بقوة على أنهما جاءتا نتيجة للتطور الالتقائي، فالأشكال المتشابهة تطورت في مناطق معزولة مختلفة بسبب الضغوط الانتخابية المتشابهة في بيئات متشابهة.

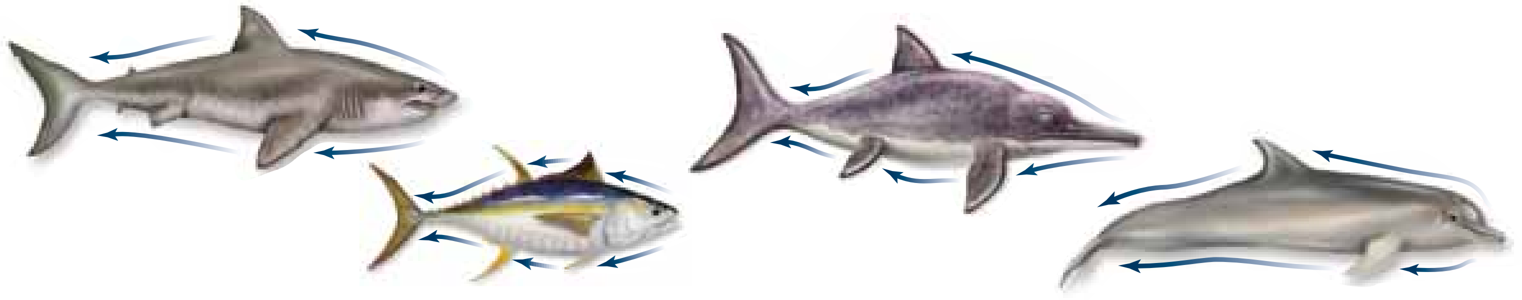
التطور الالتقائي ظاهرة واسعة الانتشار

عندما تتفاعل الأنواع مع البيئة بطرق متماثلة، فإنها غالبًا ما تتعرض للضغوط الانتخابية نفسها، وإنها لهذا غالبًا ما تطور التكيفات التطورية نفسها. مثلًا، خذ مفترسًا بحريًا سريع الحركة (الشكل 21-19). تتطلب ديناميكا الماء عند الحركة داخله أن يكون شكل الجسم انسيابيًا لتقليل الاحتكاك. لهذا، فليس مصادفة أن تتطور كل من الدلافين، وكلاب البحر، وسمك التونا- وهي من أسرع الأنواع البحرية — الشكل الأساسي نفسه. نستطيع التّكهّن كذلك أن الإكصور- زاحف بحري عاش في أثناء حقبة الديناصورات — أظهر نمط حياة مشابهًا.

تظهر أشجار الجزر ظاهرة مماثلة، فمعظم الجزر مغطاة بالأشجار (أو كانت مغطاة إلى أن وصل الإنسان). إن فحصًا متأنيًا لهذه الأشجار، يبين أنها ليست شديدة القرابة بالأشجار التي نألفها. فعلى الرغم من أن لها كل خصائص الأشجار كأن تكون طويلة، ولها غلاف خارجي قاس، نجد أن أشجار الجزر في معظم الأحوال هي أفراد لعائلات نباتية توجد في مناطق أخرى على هيئة أزهار، أو شجيرات، أو أجمات صغيرة. فمثلًا، على كثير من الجزر، تكون الأشجار المتوطنة أفرادًا لعائلة دوار الشّمس.

الشكل 21-18

التطور الالتقائي. تشبه الأنواع الجرابية الأسترالية الثدييات المشيمية التي تحتل بيئات ملائمة صغيرة في أماكن أخرى في بقية العالم. لقد تطورت الجرابيات في العزلة بعد انفصال أستراليا عن بقية القارات.



الشكل 21-19

الانتقاء بين مفترسات سريعة السباحة. تتطلب السباحة السريعة شكل جسم انسيابيًّا، وهو أمر تطور مرات عدة.

لماذا تتطور هذه النباتات إلى أشجار على الجزر؟ ربما يعود السبب إلى أن بذور الأشجار نادرًا ما تتمكن من الوصول إلى الجزر المعزولة. ولهذا، فإن الأنواع النباتية التي تنجح في إيصال بذورها إلى جزر بعيدة وتستوطنها، تجد نفسها في أراضٍ بيئية واسعة خالية عند وصولها. وبغياب نباتات كالأشجار، فإن الانتخاب الطبيعي يحابي النباتات التي تستطيع التقاط الكمية الأكبر من ضوء الشمس للقيام بالبناء الضوئي، وهكذا فإن النتيجة هي تطور أشكال شبيهة بالأشجار على هذه الجزر.

تزودنا الدراسات الجغرافية الحيوية بمزيد من الأدلة على حدوث التطور

لقد جمع داروين ملاحظات عدة مهمة في أثناء رحلته حول العالم. لاحظ أن الجزر غالبًا ما تفقد النباتات والحيوانات الشائعة على القارات كالضفادع وثدييات اليابسة. إن قيام الإنسان بإدخال هذه المخلوقات بصورة غير مقصودة أثبت أن هذه الأنواع تستطيع العيش على الجزر. ولهذا، فغيابها في الأصل ليس بسبب عدم ملاءمة البيئة. إضافة إلى ذلك، فإن هذه الأنواع الموجودة على الجزر غالبًا ما ابتعدت عن أقاربها القارية، وأحيانًا – كما في حالة حسون داروين وأشجار الجزر التي نوقشت توًّا – تحتل بيئات مصغرة ملائمة لها شبيهة بتلك التي للأنواع القارية. وأخيرًا، فإن الأنواع على الجزر عادة ما تكون شديدة القرابة بالأنواع على القارات المجاورة، حتى إن كانت الظروف البيئية غالبًا ليست مماثلة لتلك التي على الجزيرة.

استنتج داروين تفسيرًا لهذه الظاهرة، كثير من الجزر لم تكن يومًا مرتبطة بالمناطق القارية، والأنواع التي توجد هناك وصلت بالانتشار عبر الماء، والانتشار من المناطق المجاورة هو أكثر احتمالًا من أن يكون من مناطق بعيدة، وإن كان الاستيطان عبر مسافات طويلة ممكنًا أحيانًا. بعض الأنواع، تلك التي تطير، أو تعوم، أو تسبح، لها احتمال أكبر أن تصل الجزر دون غيرها. أما بعضها الآخر كالضفادع التي هي حساسة بشكل خاص للجفاف، عندما تتعرض لماء البحر، فليس لديها أي فرصة غالبًا في استيطان الجزر.

إن غياب بعض أنواع النباتات والحيوانات يعطي فرصة لتلك التي تمكنت من الوصول. ونتيجة لذلك، فإن المستوطِنات غالبًا ما تتطور إلى أنواع تظهر درجة كبيرة من التنوع الشكلي والبيئي.

إن القرب الجغرافي لا يُعدّ دائمًا وسيلة جيدة للتنبؤ بالعلاقات التطورية. إن قارات الأرض لم تكن دومًا حيث هي اليوم، بل إنها تتحرك بشكل ثابت نتيجة لعملية تدعى الانجراف القاري. وعلى الرغم من أن معدل الحركة بطيء بمقدار سنتمرات عدة في العام، فإن التشكيل القاري يمكن أن يتغير، وقد تغير بشكل ملموس عبر الزمن الجيولوجي. نتيجة لذلك، فإن الأنواع شديدة القرابة التي كانت متجاورة مع بعضها في يوم ما، ربما انفصلت الآن، وتباعدت بآلاف الأميال. توجد أمثلة عدة على القارات الجنوبية التي كانت متحدة لآخر مرة على هيئة قارة جوندوانا الكبرى منذ أكثر من 100 مليون سنة. أحد هذه الأمثلة هو شجرة الشاطئ الجنوبية التي تعيش في تشيلي، وفي كل من أستراليا ونيوزلاندا الجديدة. في حالات كهذه يجب أن يُدرس تاريخ الأرض والتاريخ التطوري معًا؛ لنتمكن من فهم التوزيع الجغرافي الحيوي.

الانتقاء وتطورُ أشكالِ حياة متشابهة في سلالات مختلفة، عندما تتعرض للضغوط الانتخابية نفسها. إن التوزيع الجغرافي الحيوي للأنواع يعكس غالبًا نتيجة التنوع التطوري.

7-21 نقد داروين

أصبحت نظرية داروين في التطور منذ اقتراحها عن طريق الانتخاب الطبيعي مقبولة عالميًّا تقريبًا من قبل علماء الأحياء، ولكنها كانت مصدرًا للجدل بين أفراد العامة. ونناقش هنا سبعة اعتراضات أساسية يثيرها الذين ينتقدون تدريس التطور بوصفه حقيقة بيولوجية، مع بعض الإجابات التي يقدمها العلماء استجابة لذلك:

1. **لم يقم الدليل على التطور بشكل واضح:** "التطور هو مجرد نظرية"، هكذا يشير نقاد داروين، وكأن كلمة "نظرية" تعني غياب المعرفة أو نوع من التحزر. يستخدم العلماء كلمة "نظرية" بمعنى مختلف تمامًا عما يستخدمه العامة. فالنظريات هي أساس صلب للعلوم – التي نحن متأكدون منها. فقليل منا من يشكك في نظرية الجاذبية؛ لأنها "مجرد نظرية".
2. **ليس هناك متحجرات وسطية:** لم يشاهد أحد منا زعنفة كانت على الطريق لتصبح رِجْلا. هكذا يدّعي النقاد مشيرين إلى الثغرات الكثيرة في سجل الأحافير في أيام داروين. منذ ذلك الوقت وجدت فعلًا كثير من المتحجرات الوسطية في تطور الفقريات. فهناك خط واضح من المتحجرات يقتفي أثر الانتقال بين الثدييات ذات الحافر والحيتان، وبين الزواحف والثدييات، وبين الديناصورات والطيور، وبين القردة والإنسان. إن دليل الأحافير على حدوث التطور بين الأشكال المختلفة هو طاغٍ.
3. **حجة التصميم الذكي:** «إن أعضاء المخلوقات الحية أكثر تعقيدًا من أن تكون قد نتجت بفعل عملية عشوائية وجود الساعة دليل على وجود صانعها». إن التطور بالانتخاب الطبيعي ليس عملية عشوائية. على العكس من ذلك

تمامًا، فبمحاباتها للاختلافات التي تقود إلى أعلى درجة من النجاح التكاثري، يكون الانتخاب الطبيعي عملية غير عشوائية قادرة على أن تبني أعضاء بالغة التعقيد بتحسينها شيئًا فشيئًا من جيل إلى آخر.

فمثلًا، تشاهد الأشكال الوسطية في تطور أذن الثدييات في المتحجرات، وإن "العيون" الوسطية معروفة في اللافقريات – فالقدرة على الإحساس الخفيف بالضوء أفضل من عدم القدرة على الإحساس به أبدًا. إن تراكيب معقدة كالعيون تطورت نتيجة تحسينات طفيفة متراكمة. أكثر من ذلك، فإن عدم فعالية بعض التصاميم، كما في عين الفقريات، ووجود الأعضاء المختزلة، لا يدعم فكرة التصميم الذكي.

4. **التطور يتعارض مع القانون الثاني للديناميكا الحرارية:** "خلطة من علب المشروبات الغازية لا تقفز من تلقاء نفسها إلى مجموعة من العلب المرتبة بعناية. الأشياء تصبح أكثر فوضى بفعل الأحداث العشوائية، لا أكثر تنظيمًا".

يبين علماء الحياة أن هذه الحجة تهمل ما ينص عليه القانون الثاني فعلًا: الفوضى تزداد في نظام مغلق، والأرض ليست نظامًا مغلقًا. تدخل الطاقة بشكل مستمر إلى الكرة الحيوية (الأرض وما عليها) من الشمس، وتزود الحياة وكل العمليات التي تنظمها بالطاقة.

5. **البروتينات غير مرجحة الاحتمال:** " فالهيموجلوبين مكون من 141 حمضًا أمينيًّا. واحتمال أن يكون الأول منها لوسين هو 20/1، واحتمال أن تكون المئة وواحد وأربعون جميعها هي نفسها التي يتكون منها فعلًا عن طريق المصادفة هو $(20/1)^{141}$ وهو احتمال نادر جدًا لدرجة المستحيل".

تبين هذه الحجة انعدام فهم للاحتمالية وللإحصاء – فالاحتمالية لا يمكن استخدامها للجدل في اتجاه الوراء. فاحتمالية أن يكون طالب في صف ما له تاريخ ميلاد معين هي 365/1، فإذا استخدمنا هذه الحجة لحساب احتمال أن كل شخص من صف مؤلف من 50 طالبًا لديه عيد ميلاد في أيام عيد ميلادهم هي $(365/1)^{50}$ وهو احتمال ضئيل جدًا، ومع ذلك فإننا في الواقع لدينا صف من الطلاب أمامنا، كل منهم بعيد ميلاده الحقيقي.

6. **الانتخاب الطبيعي لا ينطوي بداهة على التطور:** "لم يقدم عالم ما تجربة بها تتطور سمكة إلى ضفدع، وتقفز بعيدًا عن المفترسات".

هل يمكن الاستقراء من فهمنا أن الانتخاب الطبيعي ينتج تغيرات طفيفة تلاحظ في المجموعات السكانية ضمن النوع الواحد، لتفسير الفروق الكبيرة التي نلاحظها بين الأنواع المختلفة؟ يعتقد معظم علماء الأحياء الذين درسوا هذه المسألة أن ذلك ممكن. فالفروق بين السلالات الناتجة عن الانتخاب الاصطناعي – كما في كلاب الشيواو، والدرواس، والسلوقي– هي أكبر وضوحًا من الفروق بين الأنواع البرية، وتجارب الانتخاب المخبرية أنتجت أشكالًا لا تستطيع التزاوج داخليًّا. ولهذا، فإنها تُعدّ أنواعًا مختلفة في الطبيعة. وهكذا فإن إنتاج أشكال مختلفة جذريًّا لوحظ فعلًا بشكل متكرر. ولمعارضة فكرة أن الانتخاب لا يفسر الفروق الكبيرة حقًّا كتلك الموجودة بين الأسماك والبرمائيات، فإن علينا العودة إلى النقطة رقم 2. فهذه التغيرات تحتاج إلى ملايين السنين، وهي تشاهد بوضوح في سجل الأحافير.

7. **حجة التعقيد غير القابل للاختزال:** نظرًا لأن كل جزء من الآليات الخلوية المعقدة، كتجلط الدم مثلًا ضروري للعملية الإجمالية، فإن الآلية المعقدة للخلية لا يمكن تفسيرها بفعل التطور من مراحل أبسط.

يكمن الخطأ في هذه الحجة في أن كل جزء من الآلة الجزيئية المعقدة يتطور بوصفه جزءًا من نظام متكامل. يستطيع الانتخاب الطبيعي أن يعمل على نظام معقد؛ لأن النظام لا يزال يقوم بوظيفته في أثناء كل مرحلة من التطور. والأجزاء التي تُحسن من أداء الوظيفة تضاف. وبالنتيجة، فإن الأجزاء الأخرى قد تحور أو قد تفقد. وكذلك فإن الأجزاء التي لم تكن ضرورية عندما تطورت أول مرة قد تصبح ضرورية. وبهذه الطريقة يمكن "لنظام معقد غير قابل للاختزال" أن يتطور بفعل الانتخاب الطبيعي. إن العملية نفسها تعمل على المستوى الجزيئي.

فمثلاً، تطور سم الأفاعي في البداية بوصفه أنزيمات لزيادة قدرة الأفاعي على هضم الفرائس الضخمة التي كانت تمسك بها، بِعَضّ الفريسة أولًا، ثم الالتفاف حولها وقتلها. لاحقًا، تطورت هذه الأنزيمات الهاضمة لتصبح أكثر فتكًا. فالأفاعي المجلجلة تقتل الفرائس الكبيرة بحقنها بالسم، وتتركها تذهب، ثم تعود لتتبعها ولأكلها بعد أن تموت. ولكي تتم ذلك العمل، طورت سمًّا شديد السمية وأسنانًا أمامية محورة جدًا تشبه إبرة العلاج، وكثيرًا من الصفات الأخرى. ولو أزلنا هذه الأنياب أو جردناها من السم، فإن الأفعى المجلجلة لن تستطيع التغذية والعيش– فما تطور في البداية بوصفه جزءًا غير ضروري أصبح الآن لا يمكن الاستغناء عنه، فالتعقيد الذي لا يقبل الاختزال تطور بفعل الانتخاب الطبيعي.

إن نظام تجلط الدم في الثدييات مثلًا تطور من أنظمة أكثر بساطة. تطور لب هذا النظام مع ظهور فجر الفقريات منذ أكثر من 500 مليون سنة، وهو موجود الآن في الأسماك البدائية كاللامبري.

بعد نحو 100 مليون سنة أخرى، وباستمرار تطور الفقريات، أضيفت لنظام التخثر البروتينات، ما جعله أكثر حساسية للمواد المتحررة من الأنسجة المهشمة. في الخمسين مليون سنة اللاحقة أضيف له مكون ثالث يحفز على التخثر بملامسة السطوح الخشنة والمسننة الناتجة عن الإصابة. في كل مرحلة، وبازدياد تطور عملية التخثر لتصبح أكثر تعقيدًا، أصبح الإنجاز الكلي للعملية أكثر اعتمادًا على العناصر المضافة. وهكذا، فإن تخثر الدم أصبح "تعقيدًا غير قابل للاختزال" بفعل التطور الدارويني.

إن التصريحات التي تقول: إن التراكيب المختلفة لا يمكن أن تكون قد نشأت بفعل الانتخاب الطبيعي تكررت كثيرًا خلال القرن الماضي، وفي كل حالة، وبعد دراسة علمية تفصيلية، تمكن العلماء من اكتشاف المسار المحتمل لتطور هذه التراكيب.

أثبتت نظرية داروين للتطور، أنها مثيرة للجدل بين جمهور العامة، على الرغم من أن الاعتراضات الشائعة التي يثيرونها لا تستند إلى أساس علمي.

مراجعة المفاهيم

1-21 مناقير حسون داروين: دليل على الانتخاب الطبيعي

الانتخاب الطبيعي هو العملية الأساسية التي تسهم في التطور

- تختلف طيور الحسون في جزر غالاباغوس في طرق حصولها على الغذاء.
- تطورت الاختلافات في حجم المنقار وشكله بين طيور الحسون عندما تكيفت الأجيال المتحدرة من أنواع سلفية لمصادر الغذاء المختلفة.
- عبر أجيال متعددة، تغير شكل منقار الحسون المعاصر استجابة لنوع الغذاء المتوافر، وهذه التغيرات تعكس فروقًا وراثية (الشكل 21 - 2 أ).
- لكي يحدث التطور، فإن الفروق المحددة وراثيًا يجب أن تقود إلى فروق في النجاح التكاثري.

2-21 العث المفلفل والاصطباغ الصناعي بميلانين: مزيد من الأدلة على التطور

عندما تتغير البيئة، فإن الانتخاب الطبيعي قد يحابي صفات مختلفة في الأنواع.

- يغير الانتخاب الطبيعي تكرار الآليات عندما تتغير البيئة.
- قد يؤثر التلوث بصورة غير مباشرة، ويحدث تغيرًا في الطرز الشكلية. ففي الاصطباغ الصناعي بميلانين يسود العث الأدكن اللون. تقترح الدراسات الأولية أن الطيور المفترسة التقطت العث ذا اللون الفاتح الذي كان واضحًا على أرضية مختلفة اللون.
- عندما تنعكس الظروف البيئية، ينعكس كذلك الضغط الانتخابي (الشكل21-4).
- قد لا يكون من السهل تحديد هوية العوامل المسببة للانتخاب.

3-21 الانتخاب الاصطناعي: التغير الذي يحدثه الإنسان (الشكل21-5)

يفرض الإنسان انتخابًا اصطناعيًا على الأنواع بتفضيله بعض الصفات الشكلية.

- الانتخاب الموجه للصفات المفضلة يقود إلى تغير تطوري في المجموعة السكانية.
- ينتج الانتخاب الاصطناعي في التجارب المخبرية، وفي الزراعة تغيرات سريعة وجذرية.
- إذا كان الانتخاب الاصطناعي ينتج تغيرًا سريعًا، فمن المعقول إذًا افتراض أن الانتخاب الطبيعي ينتج تنوعًا في أشكال الحياة في العالم عبر ملايين السنين.

4-21 دليل على التطور من الأحافير

يوجد أكثر الأدلة المباشرة على التطور في سجل الأحافير

- تتحجر النماذج من النباتات والحيوانات بطرق مختلفة: تنطمر في العنبر، تتجمد في الجمد السرمدي، تحفظ في الكهوف الجافة، وتتشرب المعادن في الصخور.
- تنشأ متحجرات الصخور بطمر أجزاء الجسم في الرسوبيات وبتشرب المعادن وبالتصلب كالصخور.
- تحفظ نسبة صغيرة فقط من الأنواع بوصفها متحجرات بسبب التحلل والالتهام بعد الوفاة بسبب عدم القدرة في الوصول إليها، وبسبب عوامل التعرية.
- تقدير العمر النسبي للمتحجرات يشير إلى عمر هذه البقايا بحسب موضعها في طبقات الصخور الرسوبية.
- يعتمد تقدير العمر المطلق على معدل تحلل المواد المشعة، وهو أكثر دقة.
- عندما ترتب الأحافير من الأقدم إلى الأحدث، فإنها تزودنا بفكرة ثابتة عن تاريخ التغير التطوري.
- يمكن أن تُسَدّ الفجوات في سجل الأحافير باكتشاف أشكال حياة وسطية تحتوي صفات موجودة لدى الأسلاف والأحفاد.
- استخدم سجل الأحافير لتوثيق التحول التطوري الكبير الذي حدث عبر الزمن، كذلك الموجود في الخيول.

5-21 دليل تشريحي على التطور

إن الدليل على حدوث التطور يدعم مبدأ التحدر مع التحوير.

- قد يكون للتراكيب المتماثلة مظاهر ووظائف مختلفة، حتى إن كانت قد اشتقت من الجزء نفسه من الجسم للسلف المشترك (الشكل 21-14).
- يبدي التطور الجنيني تشابهًا في الأنماط التطورية بين الأنواع التي تختلف الطرز الشكلية اليافعة منها اختلافًا شديدًا.
- يستطيع الانتخاب الطبيعي أن يؤثر في الاختلافات الموجودة في المجموعة السكانية فقط، ولهذا السبب، فإنه ينتج تراكيب عاملة، ولكنها قد لا تكون مثالية.
- إن وجود التراكيب المختزلة يدعم مبدأ السلف المشترك بين المخلوقات التي بها هذه التراكيب.

6-21 التطور الالتقائي والسجل الجغرافي الحيوي

يحابي الانتخاب الطبيعي التكيفات التطورية المتوازية في البيئات المتماثلة.

- تكشف الجغرافية الحيوية، وهي علم التوزيع الجغرافي للأنواع، أن مجموعات المخلوقات يمكن أن يكون لها مظاهر متماثلة، حتى إن كانت متباعدة القرابة.
- يمكن أن يحدث التطور الالتقائي في أنواع متباعدة القرابة تعرضت لضغوط انتقائية متماثلة.
- المستوطنات الأوائل لبيئات جديدة جاءت من مناطق مجاورة، وتطورت في الغالب إلى أنواع مختلفة، إذ لا توجد منافسة من أنواع موجودة سلفًا.
- الأنواع التي استوطنت الجزر عادة ما تكون شديدة القرابة بأنواع على القارات المجاورة، حتى مع اختلاف البيئات.
- العلاقات التطورية لا يمكن دومًا التكهن بها بالنظر إلى القرب الجغرافي الراهن. فالانجراف القاري أدى إلى فصل الكتل القارية التي كانت متصلة أصلًا.

7-21 نقد داروين

إن نظرية داروين في التطور بالانتخاب الطبيعي مقبولة عالميًا لدى كل علماء الأحياء تقريبًا؛ لأن البيانات لها ما يدعمها علميًا.

- يقبل العلماء التطور بوصفه نظرية مؤسسة على الحقائق المشتقة من استخدام الطريقة العلمية، فالتطور لا يعتمد على التحزر.
- تطورت التراكيب المعقدة عبر الزمن نتيجة لتراكم تحسينات صغيرة، فالتطور ليس عملية عشوائية.
- يحتوي السجل الجيولوجي أشكالًا وسطية بين أشكال الحياة الرئيسة، فلا يمكن إلغاء التطور بافتراض غياب البيانات.
- يدعم علم الإحصاء التطور إذا ما أحسن استخدامه، فالتطور لا يمكن إلغاؤه باستخدام الإحصاء رجوعًا نحو الوراء.
- يمكن استخدام تراكم التغيرات الصغيرة الملاحَظة ضمن النوع الواحد لتفسير الفروق الكبرى بين الأنواع، فالتغير الناتج عن الانتخاب الاصطناعي لا يمكن إغفاله.
- تطور الأنظمة الكاملة يحدث عند جميع مستويات التعقيد البيولوجي، فالانتخاب الطبيعي ليس مقصورًا على مستوى محدد من التنظيم البيولوجي.
- يمكن للانتخاب الطبيعي أن يبني التراكيب المعقدة، وإن وجود التراكيب المختزلة والتراكيب ليست ذات التصميم الأمثل، تقدم حجة ضد "التصميم الذكي".

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. في حسون داروين:
   - أ . حدوث السنوات الماطرة والسنوات الجافة يحفظ التغيرات الوراثية لحجم المنقار.
   - ب. زيادة حجم المنقار عبر الزمن يثبت أن حجم المنقار يورث.
   - جـ. يحابى حجم المنقار الأكبر دومًا.
   - د . كل ما ذكر.
2. في حالة العث المفلفل، فإن حالة موازية لها في الولايات المتحدة:
   - أ . من الأفضل اعتبارها مصادفة.
   - 2. تضيف دليلًا إلى فرضية الاصطباغ الصناعي بميلانين.
   - جـ. يوضح أن الطيور لا تفترس العث.
   - د . لا شيء مما ذكر.
3. يختلف الانتخاب الاصطناعي عن الانتخاب الطبيعي؛ لأن:
   - أ . الانتخاب الاصطناعي ليس قادرًا على إنتاج تغيرات كبيرة.
   - ب. الانتخاب الاصطناعي لا يتطلب تغيرات وراثية.
   - جـ. الانتخاب الطبيعي غير قادر على إنتاج أنواع جديدة.
   - د . المربين يختارون الأفراد للتكاثر بناء على الخصائص والصفات المرغوبة.
4. الفجوات في سجل المتحجرات:
   - أ . تبين عدم قدرتنا على تقدير عمر الرسوبيات الجيولوجية.
   - ب. متوقعة؛ لأن احتمال تحجر أي مخلوق متدنٍّ جدًا.
   - جـ. لم يتم تجسيرها عندما اكتشفت متحجرات جديدة.
   - د . يقوض دعائم نظرية التطور.
5. المتحجرات الوسطية التي توضح تطور الحيتان من أسلاف ذات حوافر تشمل
   - أ . *Pakicetus*. ب. *Archaeopteryx*.
   - جـ. *Eqqus*. د . كل ما ذكر.
6. تطور الخيول الحديثة *Eqqus* يوصف:
   - أ . بالتغير المستمر مع استبدال نوع مكان آخر عبر الزمن.
   - ب. بتاريخ معقد من السلالات التي تغيرت عبر الزمن، وانقرض الكثير منها.
   - جـ. بتاريخ بسيط من السلالات التي شابهت دومًا الخيول الحاضرة.
   - د . لا شيء مما ذكر.
7. التراكيب المتماثلة:
   - أ . هي تراكيب في نوعين أو أكثر نشأت في الأصل بوصفها تركيبًا واحدًا في سلف مشترك.
   - ب. هي تراكيب تبدو نفسها في الأنواع المختلفة.
   - جـ. لا تستطيع أن تخدم وظائف مختلفة في الأنواع المختلفة.
   - د . يجب أن تخدم وظائف مختلفة في الأنواع المختلفة.
8. التطور الالتقائي:
   - أ . يتضمن الأنواع شديدة القرابة من ناحية تطورية.
   - ب. يعتمد على الانتخاب الطبيعي لإنتاج استجابات شكلية متشابهة في سلالات غير مترابطة.
   - جـ. يحدث على الجزر فقط.
   - د . يمكن توقعه، عندما تتعرض السلالات المختلفة لبيئات انتخابية مختلفة بشكل واسع.
9. التطور الالتقائي:
   - أ . يحدث، عندما ينتج الانتخاب الطبيعي خصائص متشابهة في أنواع غير مترابطة.
   - ب. نقطة ضعف في نظرية التطور.
   - جـ. أفضل تفسير لوجود فجوات في سجل المتحجرات.
   - د . يشمل دومًا التراكيب المتماثلة.
10. النقد المحق الذي يقوض نظرية التطور هو:
    - أ . التطور يناقض القانون الثاني للديناميكا الحرارية.
    - ب. لا توجد متحجرات وسطية.
    - جـ. التعقيد غير القابل للاختزال في التراكيب البيولوجية.
    - د . كل ذكر.
    - هـ. لا شيء مما ذكر.
11. تعد طيور حسون داروين دراسة حالة مهمة للتطور عن طريق الانتخاب الطبيعي؛ لأن الدليل يبين أنها:
    - أ . تحدرت من أنواع مختلفة عدة استوطنت جزر غالاباغوس.
    - ب. انبثقت من نوع واحد استوطن جزر غالاباغوس.
    - جـ. أكثر قربًا إلى الأنواع على البر الرئيس منها لبعضها بعضًا.
    - د . لا شيء مما ذكر.
12. التراكيب المختزلة:
    - أ . من الصعب تفسير وجودها في ضوء نظرية التطور.
    - ب. تزودنا بدليل على التطور الالتقائي.
    - جـ. يمكن أن تساعد على معرفة أنماط الأسلاف المشتركة.
    - د . يجب أن تؤثر بحدة في البقاء أو التكاثر دومًا.
13. أحد أمثلة التطور الالتقائي هو:
    - أ . الجرابيات الأسترالية والثدييات المشيمية.
    - ب. زعانف الأسماك ونظائرها في البطريق والدلفين.
    - جـ. أجنحة الطيور والخفاش والحشرات.
    - د . كل ما ذكر.
14. المتحجرة *Archaeopteryx*:
    - أ . شكل وسطي بين الخيول المنقرضة والخيول الحاضرة.
    - ب. شكل وسطي بين الحيتان المنقرضة والحالية.
    - جـ. شكل وسطي بين الديناصورات والطيور، وهي متوسطة في جميع صفاتها.
    - د . تبين نمطًا شائعًا للأشكال الوسطية يتمثل في مزيج من الصفات التي تشابه الأحفاد والصفات التي تشابه الأسلاف.
15. إن شكل مناقير حسون داروين، والاصطباغ الصناعي بميلانين، والتغيرات في أسنان الخيول، كلها أمثلة على:
    - أ . الانتخاب الاصطناعي. ب. الانتخاب الطبيعي.
    - جـ. تنوع متحد الموطن. د . الانتخاب المسبب للاستقرار.

أسئلة تحدٍّ

1. ما الشروط الضرورية لحدوث التطور بالانتخاب الطبيعي؟

عد إلى (الشكل 21-2) في السؤالين الآتيين:

2. اشرح كيف ترتبط البيانات في (الشكل 21-2 أ، ب) بالظروف المشار إليها في السؤال 1.
3. على (الشكل 21-2 ب)، ارسم العلاقة بين عمق منقار النسل وعمق منقار الآباء، بافتراض عدم وجود أساس وراثي في الحسّون الأرضي المتوسط.
4. عد إلى (الشكل 21-5). المتعلق بالانتخاب الاصطناعي في المختبر. في هذه التجربة اختيرت إحدى مجموعات ذبابة الفاكهة ذات عدد قليل من الأهلاب، والأخرى لعدد كبير منها. لاحظ أنه لم يتغير فقط معدل المجموعات بشكل واضح خلال 35 جيلًا، ولكن وقعت كل الأفراد في إحدى المجموعات خارج مدى المجموعة الأصلية.

ما المتوقع حدوثه لو أنه ضمن المجموعة السكانية، سمح للأفراد الصغيرة والكبيرة أن تتزاوج، ومنعت الأفراد ذات الحجم الوسط من التزاوج؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™

الفصل 22

أصل الأنواع
The Origin of Species

مقدّمة

على الرغم من أن داروين عنْوَن كتابه «حول أصل الأنواع» لكنه لم يناقش فعلًا ما أشار إليه بعبارة «لغز الألغاز»- كيف يعطي نوع نوعًا آخر. فحجته تعلقت بالتطور عبر الانتخاب الطبيعي، أي كيف يتطور النوع عبر الزمن ليتكيف مع بيئته المتغيرة. وعلى الرغم من أنها آلية مهمة للتغير التطوري، فإن عملية التكيف لا تفسر كيف يصبح نوع نوعًا آخر، وهي عملية نسميها التنوع. وكما سنرى، فإن التكيف قد يدخل ضمن عملية التنوع، ولكن ليس بالضرورة. وقبل أن نناقش كيف يعطي نوعٌ نوعًا آخر، فإن علينا أن نفهم بالضبط ما المقصود بالنوع. وعلى الرغم من أن تعريف النوع ذو أهمية أساسية لعلم الأحياء التطوري، فإن هذا الموضوع لم يستقر تمامًا بعد، وهو يخضع الآن للكثير من البحث والجدل.

موجز المفاهيم

22-1 طبيعة النوع
- الأنواع متحدة الموطن تقطن المكان نفسه، لكنها تبقى متمايزة.
- المجموعات السكانية للأنواع تظهر تباينًا جغرافيًّا.

22-2 مفهوم النوع البيولوجي
- آليات العزل قبل الزيجوتية تمنع تكون الزيجوت.
- آليات العزل بعد الزيجوتية تمنع التطور الجنيني الطبيعي ليكوّن أفرادًا بالغة قادرة على التزاوج.
- مفهوم النوع البيولوجي لا يفسر الملاحظات جميعها.

22-3 تطور العزل التكاثري
- الانتخاب قد يعزز آليات العزل.

22-4 دور الانجراف الوراثي والانتخاب الطبيعي في التنوع
- التغيرات العشوائية قد تسبب عزلًا تكاثريًّا.
- التكيف قد يقود إلى التنوع.

22-5 جغرافية التنوع
- التنوع مختلف الموطن يحدث، عندما تكون المجموعات معزولة جغرافيًّا.
- التنوع متحد الموطن يحدث دون عزل جغرافي.

22-6 تجمعات الأنواع دليلٌ على التطور السريع
- ذبابة الفاكهة في هاواي استغلت بيئّة غنية متباينة.
- تكيف حسون داروين لاستعمال أنواع مختلفة من الغذاء.
- سمك البُلطي في بحيرة فيكتوريا تنوع بسرعة كبيرة.
- الحوذان الجبلي في نيوزيلندا تنوع في البيئات الجليدية.

22-7 مسار التطور
- التدرج هو تراكم تغيرات صغيرة.
- الاتزان المنقطع فترات طويلة من الركود يعقبها تغيرٌ سريعٌ نسبيًّا.
- التطور قد يشمل كلا النوعين من التغير.

22-8 التنوع والانقراض عبر الزمن
- خمسة انقراضات كبيرة حدثت في الماضي البعيد.
- انقراضٌ سادس على الطريق.

22-9 مستقبل التطور

1-22 طبيعة النوع

إن أيَ مفهوم للنوع يجب أن يأخذ في الحسبان ظاهرتين: الأولى، تميزُ الأنواع التي توجد معًا في بقعةٍ واحدة. والثانية، العلاقة التي توجد بين المجموعات المختلفة المنتمية للنوع نفسه.

الأنواع متحدة الموطن تقطن المكان نفسه لكنها تبقى متمايزة

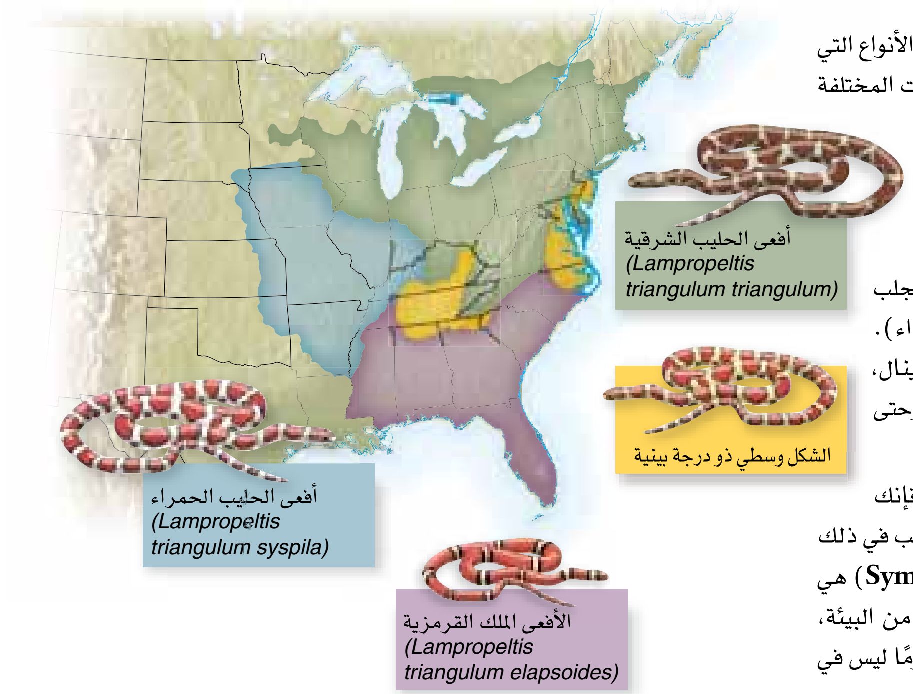
ضع وعاءً لإطعام العصافير على شُرفة منزلك الخلفية، وستجد أنك تجلب تشكيلة واسعة من الطيور (خاصة إذا وضعت أنواعًا مختلفة من الغذاء). ففي وسط الولايات المتحدة مثلًا، قد ترى بشكلٍ روتيني طيور الكاردينال، والقيق الأزرق (أبو زريق)، ونقار الخشب الزَّغَبي، وحسون المنازل، وحتى الطائر الطنان في الصيف.

وعلى الرغم من أنك ستحتاج إلى بضعة أيام من الملاحظة الدقيقة، فإنك سريعًا ما تصبح قادرًا على تمييز الأنواع المختلفة الكثيرة بيسر. السبب في ذلك يعود إلى أن الأنواع التي توجد معًا (تسمى **متحدة الموطن Sympatric**) هي وحداتٌ متميزة تختلف في طرزها الشكلية، وتستغلُ أجزاء مختلفة من البيئة، وتتصرف بطريقة مستقلة عن بعضها. إن هذه الملاحظة صادقة عمومًا ليس في الطيور فحسب، ولكن عند معظم أنواع المخلوقات.

أحيانًا قد يوجد نوعان معًا، ويبدوان متماثلين تقريبًا. في هذه الحالة، نحتاج إلى الذهاب إلى أبعد من التشابه الظاهر. فعندما نختبر نواحي أخرى من الشكل المظهري، كنداء التكاثر أو المواد الكيميائية التي يطلقها كل نوع، فإنها تكشف لنا فروقًا عظيمةً في العادة. بعبارة أخرى، فحتى إن كان لدينا مشكلة في تمييزها عن بعضها بعضًا، إلا أن المخلوقات نفسها ليس لديها مثل هذه المشكلة.

المجموعات السكانية للأنواع تظهر تباينًا جغرافيًا

ضمن النوع الواحد، قد تكون الأفراد في المجموعة السكانية التي توجد في مناطق مختلفة متمايزةً عن بعضها. إن مجموعات متمايزة من الأفراد كهذه تصنف على أنها **تحت أنواع Subspecies** (المصطلح الغامض سلالة له



الشكل 22-1

الاختلافات الجغرافية في أفعى الحليب، ***Lampropeltis triangulum***. على الرغم من أن تحت الأنواع تبدو متمايزة تماما في طرزها الشكلية عن بعضها بعضا، لكنها موصولة عن طريق مجموعات تبدو وسطية في طرزها الشكلية.

معنى مماثل، ولكنه لم يعد يستعمل بشكلٍ شائع). وفي المناطق التي تقترب فيها هذه المجموعات بعضها من الآخر، فإن الأفراد يظهرون غالبًا تشكيلةً من الصفات مميزة لكلتا المجموعتين (الشكل 22-1)، بعبارة أخرى، وحتى إن بدت المجموعات السكانية المتباعدة جغرافيًّا متمايزة، إلا أنها عادةً ما تكون مرتبطة عن طريق مجموعاتٍ متداخلة تكون وسطية في صفاتها.

2-22 مفهوم النوع البيولوجي

علامَ يقوم تميُّز الأنواع متحدة الموطن، وارتباط المجموعات السكانية المنفصلة جغرافيًّا للنوع الواحد؟ أحد الاحتمالات الواضحة هو أن كلَّ نوعٍ يتبادل مادة وراثية فقط مع الأفراد الأخرى لنوعه. فإذا كانت الأنواع متحدة الموطِن تتبادل الجينات بشكل شائع، وهو ما تقوم به عادةً، فإننا نتوقع أن تفقد هذه الأنواع تميزها بسرعة؛ لأن **مستودع جينات Gene pool** (كل الأليلات الموجودة في النوع) الأنواع المختلفة أصبح متجانسًا. وعلى العكس من ذلك، فإن قدرة المجموعات السكانية المتباعدة جغرافيًّا للنوع الواحد على أن تتشارك في الجينات من خلال عملية تدفق الجينات، قد يُبقي هذه المجموعات متكاملةً بوصفها أفرادًا للنوع نفسه.

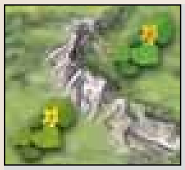
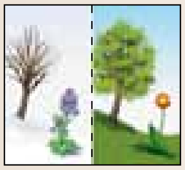
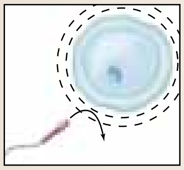
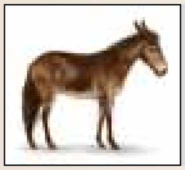
واعتمادًا على هذه الأفكار، وضع عالم الأحياء التطوري إيرنست ماير عام 1942 مفهوم النوع البيولوجي الذي يعرف النوع على أنه «... مجموعاتٌ من أفرادٍ طبيعية تتزاوج فيما بينها فعلًا، أو قادرة على التزاوج فيما بينها، وهي معزولةٌ تكاثريًّا عن مجموعاتٍ أخرى».

بعبارة أخرى، يشير مفهوم النوع البيولوجي إلى أن النوع مكونٌ من مجموعاتٍ سكانية يتزاوج أفرادها مع بعضهم لإنتاج نسل خصب، أو تستطيع أن تقوم بذلك إذا ما اجتمعت معًا. وعلى العكس من ذلك، فالمجموعات التي لا يتزاوج أفرادها مع بعضهم، أو لا يستطيعون إنتاج نسل خصب تدعى مجموعتهم **معزولة تكاثريًّا Reproductively isolated** وهي من ثم أفراد لأنواع مختلفة.

ما الذي يسبب العزل التكاثري؟ إذا لم تستطع المخلوقات التزاوج فيما بينها، أو إنتاج نسل خصب، فمن الواضح أنها تنتمي لأنواع مختلفة. مع ذلك، بعض المجموعات السكانية التي تعدّ أنواعًا منفصلة يمكنها التزاوج فيما بينها، وتنتج نسلًا خصبًا، لكنها لا تفعل ذلك في الظروف الطبيعية. فهي لا تزال معزولة تكاثريًّا من حيث إن الجينات من نوع ما عادة لا تدخل مستودع الجينات للنوع الآخر.

يلخص (الجدول 22-1) الخطوات التي تحدث بها الحواجز والعوائق أمام التكاثر الناجح. تسمى هذه العوائق آليات العزل التكاثري؛ لأنها تمنع التبادل الوراثي بين الأنواع. وسوف نناقش لاحقًا أمثلةً لها ابتداءً من تلك العوائق التي تمنع تكوين الزيجوت، والتي تدعى **آليات العزل قبل الزيجوتية Prezygotic isolating mechanims**. أما الآليات التي تمنع قيام الزيجوت بوظيفته بشكل صحيح، فإنها تدعى **آليات العزل بعد الزيجوتية Postzygotic isolating mechanisms**.

الجدول 22-1 **آليات العزل التكاثري**

الآلية	المثال	الوصف
آليات العزل قبل الزيجوتية		
عزل جغرافي		توجد الأنواع في مناطق مختلفة، وتكون مفصولة عادة بحاجز طبيعي كالنهر، أو السلاسل الجبلية.
عزل بيئي		توجد الأنواع في المنطقة نفسها، ولكنها تحتل بيئات مختلفة، ونادرًا ما تلتقي مع بعضها.
عزل سلوكي		تختلف الأنواع في طقوس التزاوج.
عزل زمني		تتكاثر الأنواع في فصول مختلفة، أو في أوقات مختلفة من اليوم.
عزل ميكانيكي		تمنع الفروق التركيبية الأنواع من التزاوج.
منع اتحاد الجاميتات		لا تقوم جاميتات نوع ما بوظيفتها بشكل صحيح مع جاميتات النوع الآخر، أو عند دخولها القناة التناسلية للنوع الآخر.
آليات العزل بعد الزيجوتية		
عدم حيوية أو عدم خصوبة الهجين		لا تتطور أجنة الهجين بشكل صحيح، أو أن الهجين البالغ لا يعيش في الطبيعة، أو قد يكون عقيمًا، أو أن يكون ذا خصوبة ضعيفة.

آليات العزل قبل الزيجوتية تمنع تكون الزيجوت

آليات العزل قبل الزيجوتية تشمل كلًّا من العزل: البيئي، والسلوكي، والزمني، والميكانيكي، ومنع اتحاد الجاميتات.

العزل البيئي

حتى إن وجد نوعان في المساحة نفسها، فإنهما قد يستغلان أجزاء مختلفة من البيئة، ولهذا لا يتزاوجان؛ لأنهما لا يصادف أحدهما الآخر. فمثلًا في الهند، نجد أن المدى للأسود والنمور تطابق حتى المئة وخمسين سنة الأخيرة. ومع ذلك، لا يوجد سجل لتزاوج طبيعي بينهما. فالأسود بقيت بشكل رئيس في مناطق الحشائش المفتوحة، واصطادت في مجموعات تدعى Prides، في حين تميل النمور إلى الانعزال في الغابة (الشكل 22-2).

فبسبب الفروق البيئية والسلوكية، نجد أن الأسود والنمور نادرًا ما تلتقي في اتصال مباشر مع بعضها، حتى إن كان مدى كل منها يتطابق مع الآخر فوق آلاف الكيلو مترات المربعة.

في مثال آخر، يتطابق مدى نوعي الضفدع *B. americanus, Bufo woodhousei* في بعض المناطق. وعلى الرغم من أن النوعين يستطيعان إنتاج نسل حي، فإنهما عادة لا يتزاوجان؛ لأنهما يستخدمان أجزاء مختلفة من البيئة في أثناء التكاثر، فالنوع *B.woodhousei* يفضل التزاوج في الجداول، والنوع *B.americanus* يتزاوج في برك ماء المطر.

تحدث أوضاع مماثلة بين النباتات؛ هناك نوعان من البلوط يوجدان بكثرة في كاليفورنيا: بلوط الوادي *Quercus labata* والبلوط الخشن القصير *Q.dumosa*. بلوط الوادي شجرة متساقطة الأوراق قد يصل طولها إلى 35 مترًا، تنمو في التربة الخصبة لمناطق الحشائش المفتوحة على المنحدرات اللطيفة وأراضي الوديان. في المقابل، فإن البلوط القصير الخشن هو شجيرة دائمة الخضرة يتراوح طولها بين 1-3 أمتار، ويشكل شجيرات كثيفة، ويوجد على السفوح الحادة في الترب الأقل خصوبة. إن الخليط بين هذين النوعين المختلفين من البلوط قليل الوجود، ولكنه كامل الخصوبة. فالبيئات الواضحة التمايز لآبائهما تحد من وجودهما معًا. وهناك بيئات وسطية قليلة يمكن أن يزدهر بها الهجين منهما.

الشكل 22-2

الأسود، والنمور معزولة وراثيًا. يتطابق مدى كل من الأسود والنمور في الهند. لكن الأسود والنمور لا تتزاوج في البرية؛ لأن كلًّا منهما يحتل جزءًا مختلفًا من البيئة. فالأسود تعيش في مناطق الحشائش المفتوحة، في حين تكون النمور منفردة، وتعيش في الغابات، ولقد أنتج الهجين من النمر والأسد (نمر أسد) بنجاح في الأسر، لكن التهجين لا يحدث في البرية.

الشكل 22–3

يمكن أن تؤدي الاختلافات في طقوس التزاوج إلى عزل أنواع الطيور المتقاربة. يختار الطائر الأطيش ذو الأقدام الزرقاء الذي يعيش في غالاباغوس شريك الزواج بعد عملية غزل معقدة. إذ يرفع الذكر قدمه في رقص عالي الخطوة تظهر قدمه الزرقاء الفاقعة. أما سلوك الرقص للنوعين الآخرين من الطائر الأطيش الموجودين في غالاباغوس فمختلف جدًا؛ كما تختلف ألوان أقدامهما.

العزل السلوكي

يصف (الفصل الـ 54) علاقة الغَزَل المعقدة، وطقوس التزاوج لبعض الحيوانات، فالأنواع المختلفة من المخلوقات، كالطيور تختلف في طقوس المغازلة غالبًا، ما يميل لجعل هذه الأنواع متميزة في الطبيعة، حتى إن استوطنت الأماكن نفسها (الشكل 22–3). فمثلًا، طيور البط من نوع البُرْكَة والبلبول، هما النوعان الأكثر شيوعًا في المياه العذبة في أمريكا الشمالية. وعندما يوضعان في الأسر معًا، فإنهما ينتجان نسلًا كامل الخصوبة، لكنهما في الطبيعة يضعان أعشاشًا بجانب بعضهما، ولكن نادرًا ما يتزاوجان معًا.

الأنواع متحدة الموطن تتجنب التزاوج من أفراد من النوع الخطأ بطرق متعددة؛ فكل نمط للاتصال يمكن تخيله يبدو أنه يستعمل من قبل بعض الأنواع. الفروق في الإشارات البصرية كما ناقشنا شائعة جدًا، لكن أنواعًا أخرى من الحيوانات تعتمد على أنماط أخرى حسية للاتصال. تستخدم أنواع كثيرة كالضفادع، والطيور، وأنواع الحشرات إنتاج الأصوات لجذب شريك التزاوج. ولهذا، فمن المتوقع أن الأنواع متحدة الموطن من هذه الحيوانات تصدر نداءات مختلفة. وبالمثل، فإن أغنيات شبكية الأجنحة تصدر عندما تهز هذه الحشرات بطونها فوق السطح الذي تجلس عليه، والأنواع الأخرى التي تقطن الموطن نفسه تنتج أنماطًا مختلفة من الذبذبات (الشكل 22–4).

تعتمد أنواع أخرى على تحري إشارات كيميائية تدعى **الفيرمونات Pheromones**، لقد دُرست الفيرمونات في العث بشكل خاص جيدًا، فعندما تكون إناث العث مستعدة للتزاوج تطلق فرمونًا يلتقطه الذكور على مسافات بعيدة. الأنواع متحدة الموطن تختلف في الفرمونات التي تنتجها؛ إما أنها تستخدم مركبات كيميائية مختلفة، أو إذا كانت تستخدم المركبات نفسها، فإن النسب تكون مختلفة. تشير الدراسات المخبرية إلى أن الذكور لهم خبرة فائقة في تمييز فرمونات نوعها عن تلك الأنواع الأخرى، أو حتى المركبات الكيميائية المُخَلَّقة المشابهة، ولكن ليست المماثلة تمامًا لفيرمونات النوع.

بعض الأنواع تستخدم أيضًا الاستقبال الكهربائي؛ فالسمكة الكهربائية الإفريقية لها أعضاء متخصصة في ذيلها تنتج شحنات كهربائية، ولها مستقبلات كهربائية في جلدها للتحري عن هذه الشحنات. تستخدم هذه الشحنات للتواصل في أثناء التفاعل الاجتماعي، إذ بينت التجارب الحقلية أن الذكور تستطيع أن تميز بين الإشارات التي ينتجها نوعها، وتلك التي تنتجها أنواع أخرى، ربما على أساس الفروق في توقيت النبضات الكهربائية.

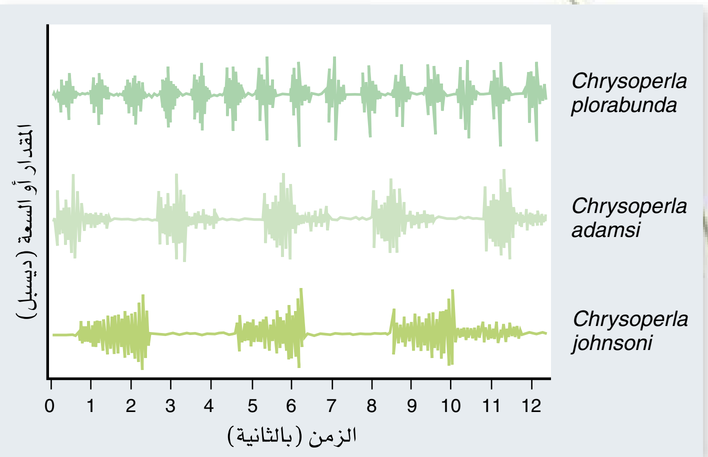
العزل الزمني

Lactuce graminifolia، *L.canadensis* نوعان من الخس البري يعيشان معًا على جوانب الطرق في جنوب شرق الولايات المتحدة. إن إحداث التزاوج بين هذين النوعين سهل جدًا تجريبيًّا، والهجين منهما كامل الخصوبة. لكن هذا الهجين نادرٌ في الطبيعة؛ لأن *L.graminifolia* يزهر في بداية الربيع، في حين يزهر *L.canadensis* في الصيف. وعندما تتطابق فتراتُ إزهارهما كما يحدث أحيانًا، فإن النوعين يشكلان الهجين الذي قد يصبح شائعًا محليًّا.

كثير من أنواع البرمائيات شديدة القرابة لها فصول تكاثر مختلفة تمنع التزاوج وإنتاج الهجين. فمثلًا، توجد خمسة أنواع من الضفادع من الجنس *Rana* معًا في معظم الولايات المتحدة الشرقية، لكن الهجين من هذه الأنواع نادرٌ؛ لأن ذروة وقت التزاوج مختلفة لكل منهم.

العزل الميكانيكي

تمنع الفروق التركيبية التزاوج بين أنواع الحيوانات المتقاربة، وبغض النظر عن صفاتٍ واضحةٍ كالحجم، فإن تراكيب أعضاء الاتصال الجنسي بين الذكور والإناث غير متوافقة. ففي كثير من



الشكل 22–4

الفروق في أغنية الغزل للأنواع متحدة الموطن من شبكية الأجنحة. وهي حشرات صغيرة تعتمد على إشارات سمعية تنتج من حركة البطن، فتسبب اهتزاز السطح الذي تجلس عليه لتجذب شريك التزاوج. كما يظهر في هذه التسجيلات، تختلف أنماط الذبذبات التي تنتجها الأنواع متحدة الموطن، بشكل كبير. تستطيع الإناث أن تتحرى النداءات التي تنتقل عن السطوح المصمتة كالأغصان، وهي قادرة على تمييز نداءات الأنواع المختلفة، وتستجيب للأفراد المنتجة لنداءات نوعها فقط.

الحشرات والمفصليات الأخرى تكون أعضاء الجنس وخاصةً للذكور متباينة جدًا، لدرجة أنها تستخدم بوصفها أساسًا أوليًّا لتمييز الأنواع.

وبشكل مشابه، فإن أزهار أنواع متقاربة من النباتات تختلف غالبًا بشكل كبير في نسبها وتراكيبها. بعض هذه الفروق يقيد نقل حبوب اللقاح من نوع نباتي إلى آخر. فمثلًا، قد يحمل النحل حبوب اللقاح لنوع معين على مكانٍ معين من جسمه، فإذا لم يلامس ذلك المكان التراكيب المستقبلة لأزهار نوعٍ نباتي آخر، فإن حبوب اللقاح لا تنتقل.

منع اتحاد الجاميتات

في الحيوانات التي تلقي جاميتاتها في الماء لا تنجذب البيوض والحيوانات المنوية الناتجة من أنواع مختلفة لبعضها، ولا تتحد مع بعضها. كثير من حيوانات اليابسة قد لا تتزاوج بنجاح؛ لأن الحيوانات المنوية لنوعٍ ما لا تنجح في القناة التكاثرية لنوع آخر، فلا يحدث الإخصاب. في النباتات قد يعاقُ نمو أنابيب اللقاح في الهجين بين أنواع مختلفة. ففي النباتات والحيوانات تمنع آليات العزل اتحاد الجاميتات، حتى إن تم التزاوج بنجاح.

آليات العزل بعد الزيجوتية تمنع التطور الجنيني الطبيعي ليكوّن أفرادًا بالغة قادرة على التزاوج.

تميل العوامل التي ناقشناها سابقًا جميعها لمنع التهجين، وإذا تم التزاوج الخلطي هذا، وأنتجت الزيجوتات، فإن عوامل عدة لا تزال تمنع تلك الزيجوتات من التطور نحو أفراد خصبة وطبيعية.

وكما شاهدنا في (الفصل الـ 19) فإن التطور الجنيني عملية معقدة. ففي الهجين قد تكون التشكيلات الجينية للنوعين مختلفة لدرجة أنها لا تعمل معًا بشكل طبيعي في أثناء التطور الجنيني. فمثلًا، ينتج التهجين بين الخروف والماعز أجنةً تموت في المراحل الجنينية المبكرة.

الضفادع الفهد (مجموعة *Rana pipiens*) التي تعيش في شرق الولايات المتحدة هي مجموعة من أنواع متشابهة كان يفترض منذ مدة طويلة أنها تشكل نوعًا واحدًا (الشكل 22–5) وقد كشف الفحص المتأني أنه على الرغم من أن هذه الضفادع تبدو متشابهةً، فإن التزاوج الناجح بينها نادرٌ بسبب المشكلات التي تحدث في أثناء تطور البيوض المخصبة. وكثير من تشكيلات الهجين بينها لا يمكن إنتاجها حتى في المختبر.

أمثلة من هذا النوع تميز بها الأنواع المتشابهة على أساس نتائج التهجين التجريبية فقط، شائعة في النباتات. أحيانًا، يمكن نقل أجنة النبات الهجينة في مرحلة مبكرة وتنميتها في وسطٍ اصطناعي. فعندما تزود هذه الأجنة الهجينة بمواد غذائية إضافية، أو بمضافات أخرى تعوض عن ضعفها أو عدم حيويتها، فإنها قد تصبح قادرة على إكمال تطورها بشكل طبيعي.

حتى إن عاش الهجين المراحل الجنينية، فإنه قد لا يتطور بشكل طبيعي بعد ذلك. فإذا كان الهجين أقل تلاؤمًا من أبويه، فإنه لا يعيش في الطبيعة غالبًا. حتى إن كان الهجين قويًا كما في حالة البغل الذي هو هجينٌ بين أنثى الحصان، وذكر الحمار، فإنه سيظلُّ عقيمًا، وغير قادر على إنتاج أجيال ناجحة.

قد يكون الهجين عقيمًا لأن تطور أعضاء الجنس غير طبيعي، بسبب أن

الشكل 22–5

العزل بعد الزيجوتي في الضفدع الفهد. هذه الأنواع الأربعة يشبه أحدها الآخر بشكل كبير في صفاته الخارجية. وقد بدا الشك أول مرة في كونها أنواعًا منفصلة، عندما وجد أن الهجين الناتج عن أزواج هذه الأنواع ينتج أجنة مشوهة في المختبر. بينت الأبحاث اللاحقة أن نداءات التكاثر للأنواع الأربعة تختلف بشكل واسع، ما يشير إلى أن هذه الأنواع لها آليات عزل قبل وبعد زيجوتية.

الكروموسومات المشتقة من الأبوين لا تستطيع أن تزدوج مع بعضها بشكلٍ صحيح في أثناء الانقسام الاختزالي، أو بسبب عوامل عدة أخرى.

مفهوم النوع البيولوجي لا يفسر الملاحظات جميعها

لقد أثبت مفهوم النوع البيولوجي أنه طريقة فعالة لفهم وجود الأنواع في الطبيعة. ومع ذلك، فإنه يفشل في الأخذ في الحسبان الملاحظات جميعها، ما دفع بعض علماء الأحياء لاقتراح مفهوم بديل للنوع. أحد أوجه النقد لهذا المفهوم يتعلق بالمدى الذي تكون فيه الأنواع جميعها معزولة تكاثريًّا فعلًا. فبحسب التعريف، يجب أن تكون الأنواع غير قادرة على التزاوج وإنتاج نسلٍ خصب بحسب مفهوم النوع البيولوجي. ولكن في السنوات الأخيرة، كشف العلماء عن وجود كميات من التزاوج بين الأنواع أكثر مما كان يعتقد سابقًا حدوثه بين مجموعات تتعايش معًا، وكانت تبدو على أنها وحدات بيولوجية متمايزة.

لقد كان علماء النبات يعرفون أن الأنواع النباتية تُبدي قدرًا كبيرًا من التهجين، فأكثر من 50% من الأنواع النباتية في كاليفورنيا التي شملتها إحدى الدراسات مثلًا لم تكن معرّفة بالعزل الوراثي. إن هذا الوجود دون عزل وراثي يمكن أن يكون بعيد الأمد. لقد بين دليل المستحاثات أن حور البلسم، والحور القطني كانا متمايزين في الشكل مدة 12 مليون سنة، ولكنهما كانا ينتجان هجينًا بشكل روتيني خلال تلك المدة. وبالنتيجة، فإن معظم علماء النبات شعروا منذ مدة طويلة أن مفهوم النوع البيولوجي يطبق على الحيوانات فقط.

إن الأدلة الجديدة تشير بشكل متزايد إلى أن التهجين على درجة من الشيوع في الحيوانات أيضًا. فقد سجلت السنوات الأخيرة كثيرًا من حالات التهجين المهمة

بين الأنواع الحيوانية. في مسح حديث وجد أن 10% تقريبًا من أنواع الطيور في العالم البالغة 9500 نوع معروفة بقدرتها على التهجين في الطبيعة.

تزودنا طيور الحسون في جزر غالاباغوس بمثال مدروس جيدًا؛ فهناك ثلاثة أنواع على جزيرة دافني الكبرى: الحسون الأرضي المتوسط، وحسون الصَّبار، والحسون الأرضي الصغير- التي تتمايز بوضوح من حيث الشكل الخارجي، وتحتل بيئات ملائمة صغيرة مختلفة. تبين دراسات بيتر وروزماري جراند التي أجريت خلال الـ 20 سنة الأخيرة أنه بمعدل 2% من الحسون الأرضي المتوسط، و1% من حسون الصبار تتزاوج مع أنواع أخرى كل عام، وأكثر من ذلك، فإن النسل الهجين يبدو كأنه لم يلحق به ضرر من حيث البقاء أو التكاثر اللاحق. هذه ليست كمية مهملة من التبادل الوراثي، والمرء قد يتوقع أن يرى اتحادًا للأنواع لتشكيل مجموعة سكانية متغيرة وراثيًّا- لكنه يرى أنواعًا تحافظ على تمايزها.

إن التهجين مع ذلك ليس شائعًا في عالم الحيوان، فمعظم أنواع الطيور لا يتم بينها تهجين، والقليل منها يظهر حالات معقولة من التهجين. ومع ذلك، فإن التهجين شائع بدرجة كافية لإلقاء الشك، حول ما إذا كان العزل التكاثري هو القوة الوحيدة التي تحافظ على تكامل النوع ووحدته.

الانتخاب الطبيعي ومفهوم النوع البيئي

تقترح إحدى النظريات البديلة أن الانتخاب الطبيعي هو الذي يحافظ على التمايز بين الأنواع. إن الفكرة هي أن كل نوع تكيف هو لجزء معين من البيئة. فالانتخاب المسبب للاستقرار الذي وصف في (الفصل الـ 20)، يحافظ بعد ذلك على تكيفات الأنواع. والتهجين له تأثير ضئيل؛ لأن الآليات القادمة إلى المستودع الجيني لأحد الأنواع من نوع آخر تجري إزالتها بسرعة عن طريق الانتخاب الطبيعي.

ولعلك تذكر من (الفصل الـ 20) أن التفاعل بين حركة الجينات والانتخاب الطبيعي يمكن أن يكون له نتائج عدة. ففي بعض الحالات، يمكن أن يطغى الانتخاب القوي على أي تأثير لتدفق الجينات. ولكن في أوضاع أخرى، يمكن أن يمنع تدفق الجينات المجموعات السكانية من حذف الآليات الأقل نجاحًا من المجموعة.

وتفسير عام، فإن الانتخاب الطبيعي لا يحتمل أن يكون له استثناءات أقل مما لدى مفهوم النوع البيولوجي، على الرغم من أن مفهوم النوع البيئي قد يثبت أنه وصف أكثر نجاحًا لأنواع محددة من المخلوقات أو البيئات.

عوامل ضعف أخرى في مفهوم النوع البيولوجي

لقد اُنتقد مفهوم النوع البيولوجي كذلك لأسباب أخرى. فمثلًا، من الصعب تطبيقه على مجموعات معزولة جغرافيًّا في الطبيعة؛ لأن الأفراد في هذه المجموعات لا تلتقي مع بعضها، فمن غير الممكن ملاحظة فيما إذا كانت تتزاوج مع بعضها في الطبيعة.

وعلى الرغم من أن التجارب يمكن أن تقرر ما إذا كان الخليط خصبًا، فإن هذه المعلومات ليست كافية. فكثير من الأنواع التي تتعايش معًا دون تزاوج فيما بينها في الطبيعة سوف تتزاوج في الأوضاع الاصطناعية في المختبر أو في حديقة الحيوان. نتيجة لذلك، فإن تقييم ما إذا كانت هذه المجموعات تشكل أنواعًا مختلفة هو مسألة حكم في النهاية. إضافة إلى ذلك، فهذا المفهوم أكثر تحديدًا مما يتضمنه اسمه. فكثير من المخلوقات لا جنسية، وتتكاثر دون تزاوج؛ فالعزل التكاثري هنا ليس له معنى بالنسبة إلى هذه المخلوقات.

لهذه الأسباب مجتمعة، وضعت أفكار عدة لتحديد أسس لتعريف النوع. كثير من هذه الأسس خاص بنوع محددٍ من المخلوقات، وهي ليست مطبقة عالميًّا. وفي الحقيقة قد لا يوجد تفسيرٌ واحد يحافظ على هوية النوع. وإذا ما أخذنا في الحسبان التنوع الهائل الواضح في النباتات والحيوانات والأحياء الدقيقة في كل جوانب حياتها، فلن يكون مستغربًا وجود آليات مختلفة تعمل في المخلوقات المختلفة.

إضافة إلى ذلك، فقد تحول بعض العلماء من التأكيد على العمليات التي تحافظ على تمايز الأنواع إلى فحص التاريخ التطوري للمجموعات. إنّ تفهم النوع السلالي (النَّسَبي) هو الآن موضع جدل كبير، وسيناقش بتفصيل في (الفصل الـ 23).

الأنواع مجموعات من المخلوقات: (1) متمايزة عن أنواع أخرى، وقد توجد معها، (2) مترابطة جغرافيًّا. والقدرة على تبادل الجينات يمكن أن تفسر هذه الظواهر.

آليات العزل قبل الزيجوتية تقود إلى عزل تكاثري، بمنع تكوين الزيجوت الهجين. آليات العزل بعد الزيجوتي هي تلك التي يفشل فيها الزيجوت الهجين في التطور، أو يتطور بشكل غير طبيعي، ولا يستطيع البقاء في الطبيعة، أو قد لا يكون قادرًا على التكاثر.

إن حدوث التهجين بكثرة مدهشة في النباتات والحيوانات دفع الباحثين للتفتيش عن بدائل لمفهوم النوع البيولوجي. ونظرًا لوجود تنوع في المخلوقات الحية، فإن وجود تعريف واحد لما يمكن أن يشكل النوع قد لا يكون قابلًا للتطبيق بشكل واسع.

3-22 تطور العزل التكاثري

أحد أقدم الأسئلة في الحقل التطوري هو: كيف يصبح نوع سلفي واحد منقسمًا إلى نوعين متحدريْن (عملية تدعى توليد الفروع)؟ فإذا عُرِّفت الأنواع بوجود العزل التكاثري، فإن عملية التنوع إذن هي مطابقة لتطور آليات العزل التكاثري.

الانتخاب قد يعزز آليات العزل

إن تكوين الأنواع عملية مستمرة، ونتيجة لذلك، فإن مجموعتين سكانيتين قد تكونان معزولتين تكاثريًّا بشكل جزئي فقط. فمثلًا، بسبب الفروق البيئية أو السلوكية، فإن أفراد المجموعتين لديهم احتمال أكبر للتزاوج مع أفراد من مجموعاتهم. ومع ذلك، فإن التزاوج بين المجموعتين قد يتم أيضًا. إذا تم التزاوج، وأنتج الإخصاب زايجوتًا، فالعوائق بعد الزيجوتية قد لا تكون كاملة أيضًا؛ مشكلات التطور الجنيني قد تسبب انخفاض بقاء الأجنة أو نقص الخصوبة، لكن بعض الأفراد قد تبقى وتتكاثر.

إن ما يحصل عندما تلتقي مجموعتان سكانيتان يعتمد على الدرجة التي تطورت بها آليات العزل. فإذا لم تتطور آليات العزل على الإطلاق، فإن المجموعتين ستتزاوجان معًا بحرية، وما تطور من فروق أخرى بينهما لن يختفي عبر الزمن؛ لأن التبادل الوراثي سيجانس هاتين المجموعتين. وعلى العكس من ذلك، إذا كانت المجموعتان معزولتين بشكل كامل، فإن أي تبادل وراثي لن يحدث، وستبقى المجموعتان نوعين مختلفين.

كيف يكمل التعزيز عملية التنوع؟

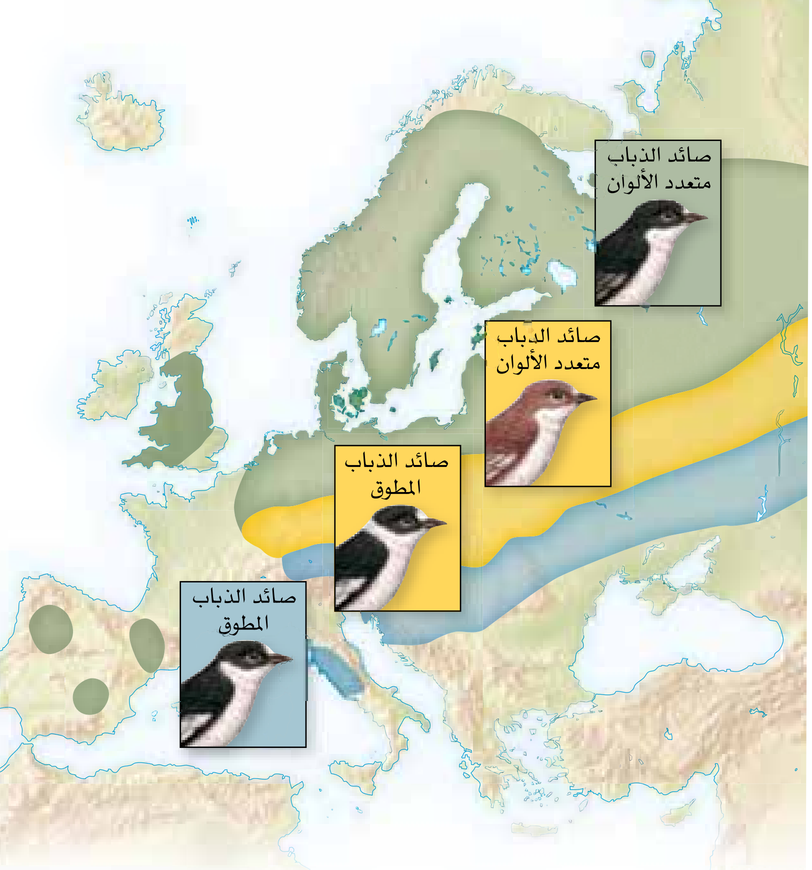
ربما تكون الحالة الوسطية التي تطور بها العزل التكاثري جزئيًّا، ولكنه لم يكن كاملًا، الوضع الأكثر إثارة. إذا كان الهجين عقيمًا جزئيًّا، أو لم يكن متكيفًا لبيئة الآباء بشكل جيد، فلن يكون له ميزة فوق غيره. الانتخاب سيحابي أي أليل في المجموعات الأبوية يمنع التهجين؛ لأن الأفراد غير المنخرطين في التهجين سينتجون نسلًا أكثر نجاحًا.

ستكون النتيجة تحسنًا مستمرًا في آليات العزل قبل الزيجوتي إلى أن تصبح المجموعتان معزولتين تكاثريًّا بشكل تام. تسمى هذه العملية **التعزيز Reinforcement**، لأن آليات العزل غير الكاملة في البداية عُززت بالانتخاب الطبيعي، حتى أصبحت فعالة بشكل كامل.

يزودنا صائد الذباب متعدد الألوان والمطوق بمثال لعملية التعزيز؛ ففي معظم أوروبا الوسطى والشرقية، يكون هذان النوعان معزولين جغرافيًّا *Allopatric* ومتشابهين في اللون (الشكل 22-6). ومع ذلك، فإنه في جمهورية التشيك وسلوفاكيا يوجد النوعان معًا ويتزاوجان أحيانًا، وينتجان نسلًا عادة ما يكون ضعيف الخصوبة. في هذه المواقع، تطور النوعان ليبدو كل منهما مختلفًا جدًا عن الآخر، وتفضل الطيور التزاوج مع أفراد لها تلوين نوعها نفسه. في المقابل، تفضل الطيور من المجموعات المختلفة الموطن النمط اللوني المختلف. في الخلاصة، عندما تلتقي مجموعات من نوعين مختلفين، فإن الانتخاب الطبيعي يؤدي إلى تطوير فروق في نمط اللون.

تدفق الجينات قد يعاكس عملية التنوع

إن التعزيز ليس أمرًا حتميًّا على أي حال. فعندما تلتقي مجموعات سكانية معزولة بشكل غير كامل، يبدأ حدوث تدفق جيني بينها حالًا. وعلى الرغم من أن الهجين قد يكون أقل قيمة، إلا أنه لا يكون عقيمًا أو غير حي بشكل كامل. لو كان كذلك، فسيكون النوع معزولًا تكاثريًّا بشكل تام. عندما يتكاثر الهجين الباقي على قيد الحياة مع أفراد أي من المجموعتين، فإنه سيشكل قناة للتبادل الوراثي من مجموعة إلى أخرى، وهكذا ستميل كل من المجموعتين لفقد تمايزها الوراثي؛ هكذا تنشأ سُلالة. هل يمكن أن يتطور العزل التكاثري الكامل قبل أن يمحو تدفق الجينات الفروق بين المجموعات؟ لا يوافق الخبراء على النتيجة المحتملة، لكن كثيرًا منهم يرى أن التعزيز هو النتيجة الأقل شيوعًا.



الشكل 22-6

التعزيز في طائر صائد الذباب الأوروبي. يبدو صائد الذباب متعدد الألوان *Ficedula hypoleuca* شبيهًا جدًا بصائد الذباب المطوق *F.albicollis* عندما يوجدان معًا. وعندما يوجد كلا النوعين في المنطقة نفسها (مشار إليه باللون الأصفر) يطوران ألوانًا وأنماطًا مختلفة، ما يدفع الفرد لأن يختار شريكًا للتكاثر من نوعه فقط، وهكذا يتم تجنب التهجين.

استقصاء

كيف يمكن أن تؤثر الدرجة الابتدائية من العزل التكاثري في احتمال حدوث التعزيز؟

4-22 دور الانجراف الوراثي والانتخاب الطبيعي في التنوع

ما الدور الذي يؤديه الانتخاب الطبيعي في عملية التنوع؟ بالتأكيد إن عملية التعزيز التي يدفعها الانتخاب الطبيعي تحبذ تطور العزل التكاثري الكامل. لكن التعزيز ليس شائعًا، فهل يؤدي الانتخاب الطبيعي دورًا في تطوير آليات العزل التكاثري في أوضاع غير التعزيز؟

التغيرات العشوائية قد تسبب عزلًا تكاثريًا

كما ذكر في (الفصل الـ 20)، قد تنشق المجموعات السكانية، وتفترق لأسباب عشوائية بحتة. فالانجراف الوراثي في المجموعات الصغيرة، وتأثير المؤسس، وتأثير عنق الزجاجة كلها قد تقود إلى تغيرات في الصفات التي تسبب العزل التكاثري.

ففي جزر هاواي مثلًا، نجد أن الأنواع شديدة القرابة في ذبابة الفاكهة غالبًا ما تتباين بشدة في سلوك الغَزَل. إن استيطان هذه الذبابة جزرًا جديدة ربما تضمن تأثير المؤسس الذي به حملت ذبابات عدة، أو ربما ذبابة واحدة ملقحة - عن طريق ريح قوية إلى جزيرة جديدة. إن التغيرات في سلوك الغَزَل بين الأسلاف وما تحدر عنها من مجموعات قد يكون نتيجة أثر المؤسس.

وإذا ما أعطيت أي مجموعتين معزولتين وقتًا كافيًا، فإنهما ستتباعدان بسبب الانجراف الوراثي (تذكر أنه حتى المجموعات الكبيرة تعاني انجرافًا، ولكن بمعدل أقل مما تعانيه المجموعات الصغيرة). في بعض الأحيان، نجد أن هذا التباعد العشوائي قد يؤثر في الصفات المسؤولة عن العزل التكاثري، وأن التنوع قد يحدث تبعًا لذلك.

التكيف قد يقود إلى التنوع

على الرغم من أن العمليات العشوائية قد تكون مسؤولة أحيانًا، قد يؤدي الانتخاب الطبيعي دورًا في عملية التنوع في كثير من الحالات. وكلما تكيفت مجموعات من الأنواع للظروف المختلفة، فإن من المحتمل تراكم كثير من الاختلافات التي قد تقود إلى العزل التكاثري. فإذا ما تكيفت إحدى المجموعات من الذباب للظروف الرطبة مثلًا، وتكيفت أخرى للظروف الجافة، فإن الانتخاب الطبيعي سينتج تشكيلة من الفروق في الصفات الوظيفية والحسية. هذه الفروق قد تشجع العزل البيئي والسلوكي، وقد تجعل أي نسل هجين تنتجه هاتان المجموعتان ضعيف التكيف لأي من البيئتين.

قد يعمل الانتخاب كذلك على سلوك التزاوج مباشرة. فذكور الزواحف من الجنس *Anolis* مثلًا تغازل الإناث بأن تمد ثنية ملونة من الجلد، تدعى الغَبَب أو اللُّغد تقع تحت حنجرته (الشكل 22-7). إن قدرة أحد الزواحف على رؤية الغبب لزاحف آخر، لا تعتمد فقط على لون الغبب، بل على البيئة التي يوجد بها الزاحف. فالغبب الفاتح اللون مثلًا أكثر فعالية في عكس الضوء في الغابة المعتمة، في حين تكون الألوان الداكنة أكثر وضوحًا في البيئات المفتوحة، حيث الوهج كبير. نتيجة لذلك، عندما تقطن هذه الزواحف بيئة جديدة، فإن الانتخاب الطبيعي يحابي التغير التطوري في لون الغبب؛ لأن الذكور التي لا يمكن أن يُرى غببها ستجلب عددًا أقل من شركاء التكاثر. كذلك، فإن هذه الزواحف تستطيع أن تميز أفراد نوعها من غيرهم من الأنواع عن طريق لون الغبب. إن التغير التكيفي في إشارات التزاوج في البيئات الجديدة يمكن أن يعطي بالمصادفة عزلًا تكاثريًا عن المجموعات التي تعيش في البيئة السلفية.

لقد أجرى العلماء في المختبر تجارب على ذبابة الفاكهة، وعلى مخلوقات أخرى سريعة التكاثر، حيث تم عزل مجموعات سكانية في أقفاص مخبرية مختلفة، ثم قيست درجة تطور العزل التكاثري. لقد أشارت هذه التجارب إلى أن الانجراف الوراثي وحده يمكن أن يؤدي إلى درجة من العزل التكاثري، ولكن في الغالب يتطور العزل التكاثري بسرعة أكبر عندما تجبر مجموعات على التكيف لبيئات مخبرية مختلفة (كدرجة الحرارة أو نوع الغذاء). وعلى الرغم من أن الانتخاب الطبيعي لا يحابي مباشرة الصفات، لأنها تقود إلى العزل التكاثري، فإن التأثير الفرضي للانشقاق التكيفي هو أن المجموعات في البيئات المختلفة تصبح معزولة تكاثريًا. لهذا السبب، يعتقد بعض العلماء أن مصطلح آليات العزل يقود إلى فهم غير صحيح لأنه يتضمن أن الصفات تطورت بشكل خاص من أجل العزل الوراثي للأنواع، وهو أمر يحتمل خطؤه في معظم الحالات.

يمكن تطور آليات العزل التكاثري، إما عن طريق التغيرات العشوائية، أو بوصفها نواتج عرضية للتطور التكيفي. في بعض الظروف، قد يختار الانتخاب الطبيعي مباشرة بعض الصفات التي تزيد العزل التكاثري للنوع.

الشكل 22-7

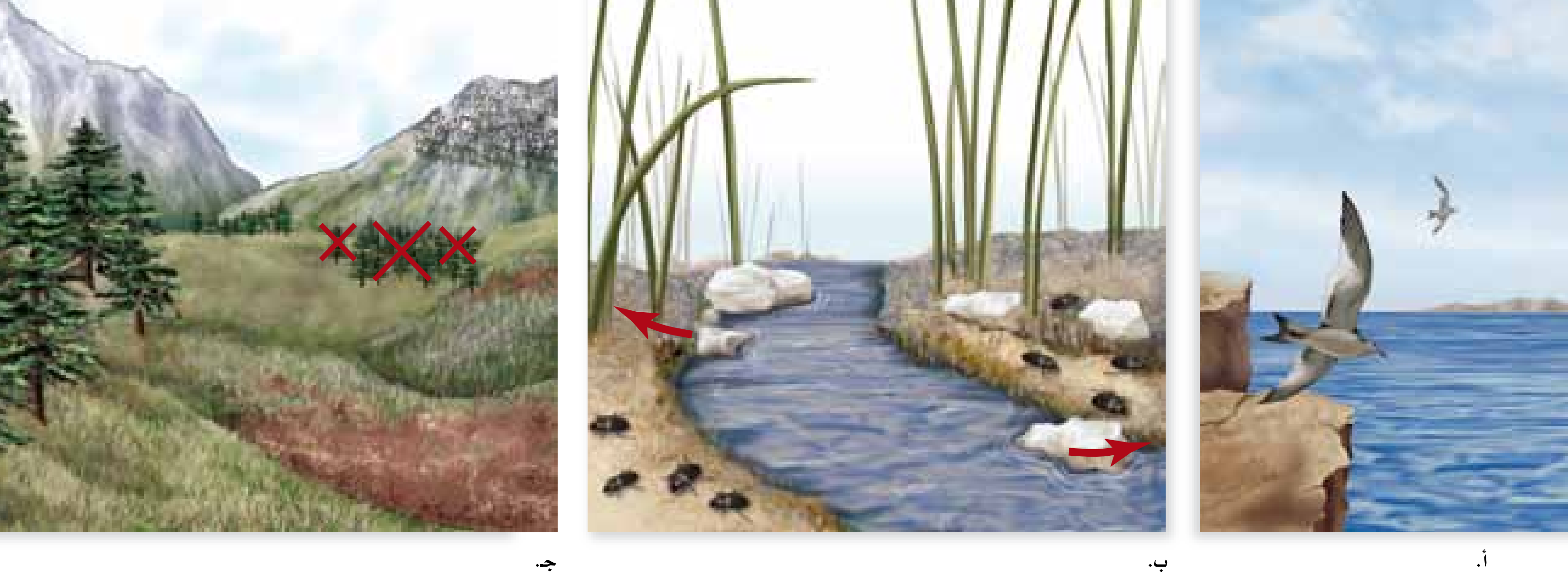
الغبب في أنواع مختلفة من زواحف *Anolis* الكاريبية. تستخدم الذكور غببها في عرض المغازلة وتحديد منطقة التكاثر. والأنواع التي تتعايش معًا غالبًا ما تختلف في غببها الذي يستخدم في تمييز النوع. بعض الغبب يمكن رؤيته بسهولة في البيئات المفتوحة، أمّا بعضه الآخر فأكثر وضوحًا في البيئات المظللة.

5-22 جغرافية التنوع

التنوع عملية مكونة من جزأين: أولًا، يجب على المجموعات السكانية المتماثلة في الأصل أن تفترق وتنشق. ثانيًا، يجب أن تتطور آليات عزل تكاثري لتحافظ على هذه الاختلافات. إن الصعوبة في هذه العملية كما شاهدنا، هي أن تأثير تدفق الجينات المسبب للتجانس سيستمر في العمل بشكل ثابت لإزالة الاختلافات التي قد تنشأ، إما عن طريق الانجراف الوراثي، أو عن طريق الانتخاب الطبيعي. يحدث تدفق الجينات بين المجموعات التي هي في تماس مع بعضها فقط، علمًا بأن المجموعات قد تصبح معزولة جغرافيًّا لعدد من الأسباب (الشكل 22-8). نتيجة لذلك، فقد أدرك علماء الأحياء التطوري منذ زمن طويل أن التنوع أكثر احتمالًا في المجموعات المعزولة جغرافيًّا.

التنوع مختلف الموطن يحدث عندما تكون المجموعات معزولة جغرافيًّا

كان إرنست ماير أول عالم أحياء يبين أن المجموعات المعزولة جغرافيًّا، أو مختلفة الموطن، تبدو أكثر احتمالًا؛ لأن تطور فروق جذرية تقود إلى التنوع. لقد ساق ماير بيانات من تشكيلة واسعة من المخلوقات والمناطق، وقدم حجة قوية على أن التنوع مختلف الموطن هو الوسيلة الأساسية للتنوع. فمثلًا، يظهر طائر الرفراف *Tanysiptera hydrocharis* القليل من الاختلاف في مداه الواسع في غينيا الجديدة على الرغم من الاختلافات الكبيرة في المناخ للجزيرة وطبوغرافيتها. في المقابل،



الشكل 22–8

قد تصبح المجموعات معزولة جغرافيًا لأسباب عدة. أ. إن استيطان مناطق بعيدة من قبل فرد أو مجموعة أفراد يمكن أن يشكل مجموعة سكانية في مكان بعيد. ب. يمكن أن تشق عوائق الحركة مجموعة سكانية سلفية إلى مجموعتين معزولتين. جـ. انقراض المجموعات السكانية الوسطية قد يجعل المجموعات المتبقية مفصولة عن بعضها.

المجموعات السكانية المعزولة منه على جزر مجاورة تتباين بشكل كبير عن بعضها، وعن المجموعات الموجودة على الجزيرة الأم (الشكل 22–9). وهكذا، فالعزل الجغرافي يبدو متطلبًا سابقًا مهمًّا لتطور الفروق بين المجموعات. هناك أمثلة أخرى كثيرة تشير إلى أن التنوع يمكن أن يحدث في ظروف اختلاف الموطن. ولأننا نتوقع أن تختلف المجموعات المعزولة، وتنشق عبر الزمن، إما عن طريق الانجراف أو الانتخاب، فإن هذه النتيجة ليست غريبة أبدًا. إن السؤال الأكثر غرابة والمحير هو: هل العزل الجغرافي مطلوب لكي يحدث التنوع؟

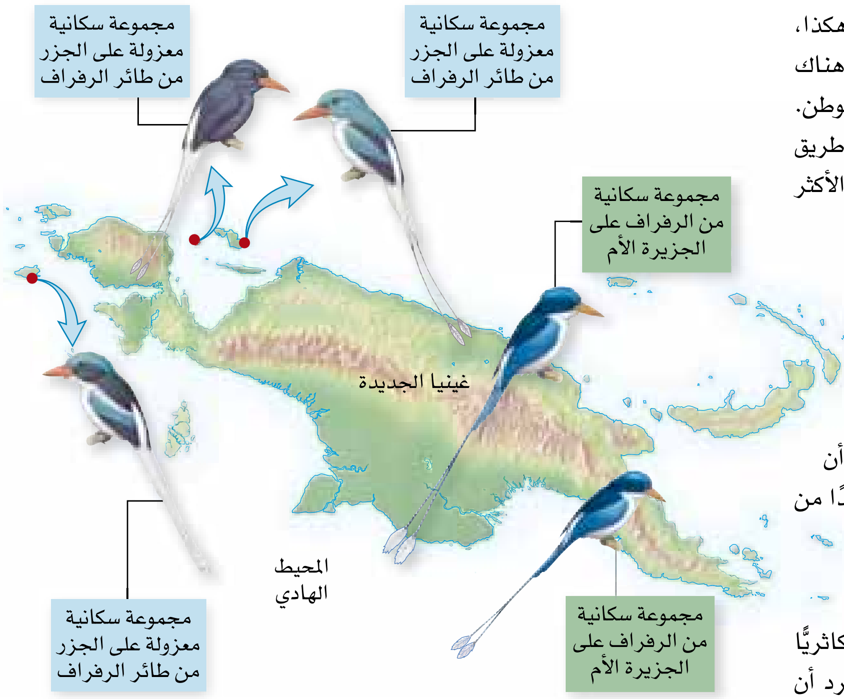
التنوع متحد الموطن يحدث دون عزل جغرافي

دار جدل عقودًا عدة من السنوات بين علماء الأحياء حول ما إذا أمكن شق النوع الواحد الذي يقطن في منطقة واحدة إلى نوعين دون أن يكون النوعان الجديدان قد انفصلا جغرافيًا. وقد اقترح الباحثون أن التنوع متحد الموطن يمكن أن يحدث إما آنيًّا، أو على أجيال عدة. وعلى الرغم من أن معظم الفرضيات المقترحة حتى الآن متناقضة بشكل كبير، فإن نوعًا واحدًا من التنوع متحد الموطن الآني جاء من خلال التعدد الكروموسومي.

التنوع الآني من خلال التعدد الكروموسومي

يحدث التنوع متحد الموطن الآني، عندما يُولد الفرد، ويكون معزولًا تكاثريًّا عن كامل أفراد نوعه. في معظم الحالات، فإن الطفرة التي قد تسبب لفرد أن يكون مختلفًا جدًا عن الأفراد الآخرين من نوعه، سيكون لها كثير من التأثيرات الجانبية، ومن ثم فلن يعيش هذا الفرد. أحد الاستثناءات لهذا الأمر يظهر في النباتات، إذ تحدث بها عملية تعدد كروموسومي تنتج أفرادًا تحتوي على أكثر من مجموعتين من الكروموسومات.

الأفراد متعددة الكروموسومات يمكن أن تنشأ بطريقتين: الأولى، في التعدد الكروموسومي الذاتي يمكن أن تنشأ الكروموسومات جميعها من نوع واحد. يمكن أن يحدث هذا مثلًا نتيجة لخطأ في الانقسام الاختزالي الذي يدفع الأفراد لأن تحتوي أربع مجموعات من الكروموسومات. مثل هؤلاء الأفراد يدعون رباعيي المجموعة الكروموسومية، قد يلقحون أنفسهم ذاتيًّا، أو قد يتزاوجون مع أفراد



الشكل 22–9

الاختلاف في الطرز الشكلية في طائر الرفراف *Tanysipera hydrocharis* في غينيا الجديدة. المجموعات السكانية على الجزر (يسار) مختلفة بشكل متميز، إذ تبدي اختلافًا في تركيب ريش الذيل والطول، وفي لون الريش، وحجم المنقار، في حين نجد الرفراف على الجزيرة الأم (يمين) يبدي قدرًا قليلًا من الاختلاف.

آخرين رباعيي المجموعة، ولكن قد لا يتزاوجون، وينتجون نسلًا خصبًا مع أفراد طبيعيين ذوي مجموعة ثنائية الكروموسومات. السبب في ذلك يعود إلى أن النسل من تزاوج كهذا سيكون ثلاثي المجموعة الكروموسية (يمتلك ثلاث مجموعات من الكروموسات) وسيكون عقيمًا نتيجة للمشكلات التي تظهر في ازدواج الكروموسات في أثناء الانقسام الاختزالي.

والطريقة الثانية، هناك نوع شائع أكثر من التنوع متعدد المجموعة الكروموسية يدعى مختلف تعدد المجموعة الكروموسومية، وهذا قد ينشأ عندما يتم التهجين بين نوعين (الشكل 22-10). النسل الناتج لديه نسخة واحدة من الكروموسومات لكل نوع، وهو عادةً غير خصب؛ لأن الكروموسومات لا تزدوج بشكلٍ صحيح في أثناء الانقسام المتساوي. مع ذلك، فإن أفرادًا كهؤلاء، وهم عادةً أصحاء في بقية الصفات، يمكن أن يتكاثروا لاجنسيًا، كما يمكن أن يصبحوا مخصبين نتيجة لتشكيلةٍ من الأحداث. فمثلًا، إذا تضاعفت الكروموسومات لهؤلاء الأفراد آنيًا كما وصفنا، فإن رباعيي المجموعة الناتج سيكون لديه نسختان من كل مجموعة كروموسومية. وبالنتيجة، فإن الازدواج لن يصبح مشكلة في أثناء الانقسام الاختزالي. وهكذا، فالفرد رباعي المجموعة الناتج سيكون قادرًا على التزاوج الداخلي، ويكون قد تطور نوعٌ جديد.

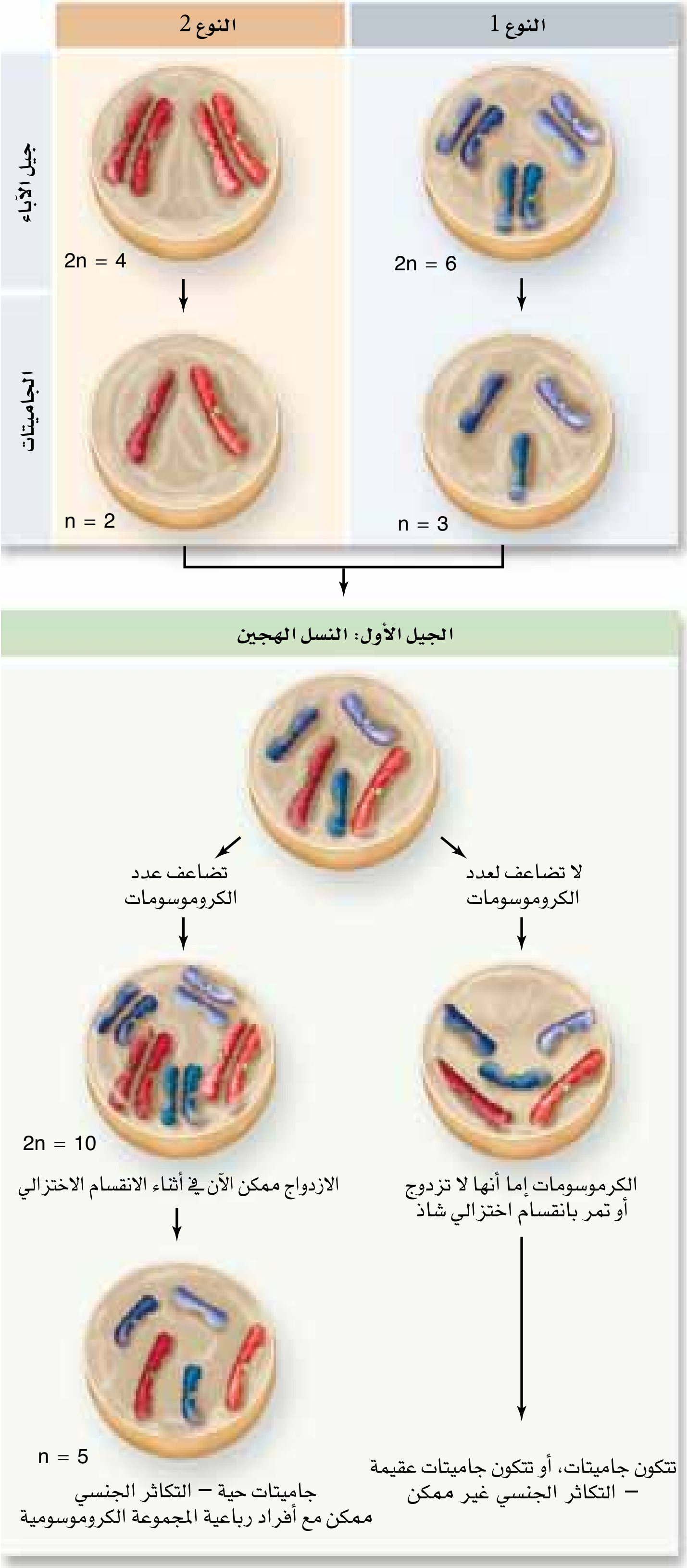
ويقدر أن نحو نصف عدد أنواع النباتات البالغ 260,000 مر بمرحلة من تعدد الكروموسومات بما في ذلك النباتات ذات الأهمية التجارية كالقمح، والقطن، والتبغ، وقصب السكر، والموز، والبطاطا. إن التنوع بتعدد المجموعة الكروموسومية يحدث أيضًا في تشكيلةٍ من الحيوانات كما في الحشرات، والأسماك، والسلمندرات، وإن كان أقل شيوعًا منه في النباتات.

التنوع متحد الموطن عن طريق الانتخاب المسبب للاضطراب

يعتقد بعض الباحثين أن التنوع متحد الموطن يمكن أن يحدث عبر أجيال عدة من خلال عملية الانتخاب المسبب للاضطراب. فكما لاحظنا في (الفصل الـ 20)، يمكن أن يجعل الانتخاب المسبب للاضطراب مجموعة سكانية محتويةً على أفراد تُظهر طرازين شكليين مختلفين.

قد يعتقد المرء أن الانتخاب إذا كان قويًا بدرجة كافية، فإن الطرازين الشكليين سيتطوران عبر أجيال عدة إلى نوعين مختلفين. ولكن قبل أن يصبح الطرازان نوعين مختلفين، عليهما أن يطورا آليات عزلٍ تكاثري. في البداية، قد لا يكون الطرازان معزولين تكاثريًا على الإطلاق، والتبادل الوراثي بين أفراد الطرازين سيميل لمنع الانشقاق الوراثي في أثناء التفضيل التزاوجي أو آليات العزل الأخرى. نتيجة لذلك، فإن الطرازين سيشكلان أشكالًا مختلفة ضمن مجموعة سكانية واحدة. ولهذا السبب، فإن معظم علماء الحياة يرون أن التنوع متحد الموطن من هذا النوع حدثٌ نادر.

في السنوات الأخيرة، ظهرت حالات عدة يصعب تفسيرها بأي طريقة غير التنوع متحد الموطن. فمثلًا، بحيرة باروميي في الكاميرون صغيرةٌ جدًا، ومتجانسةٌ بيئيًا، وليس هناك أي فرصة للعزل داخلها. مع ذلك، يوجد 11 نوعًا من أسماك البُلطي شديدة القرابة ببعضها تطوريًا في هذه البحيرة، بل أكثر قربًا منها لأي نوع آخر خارجها.



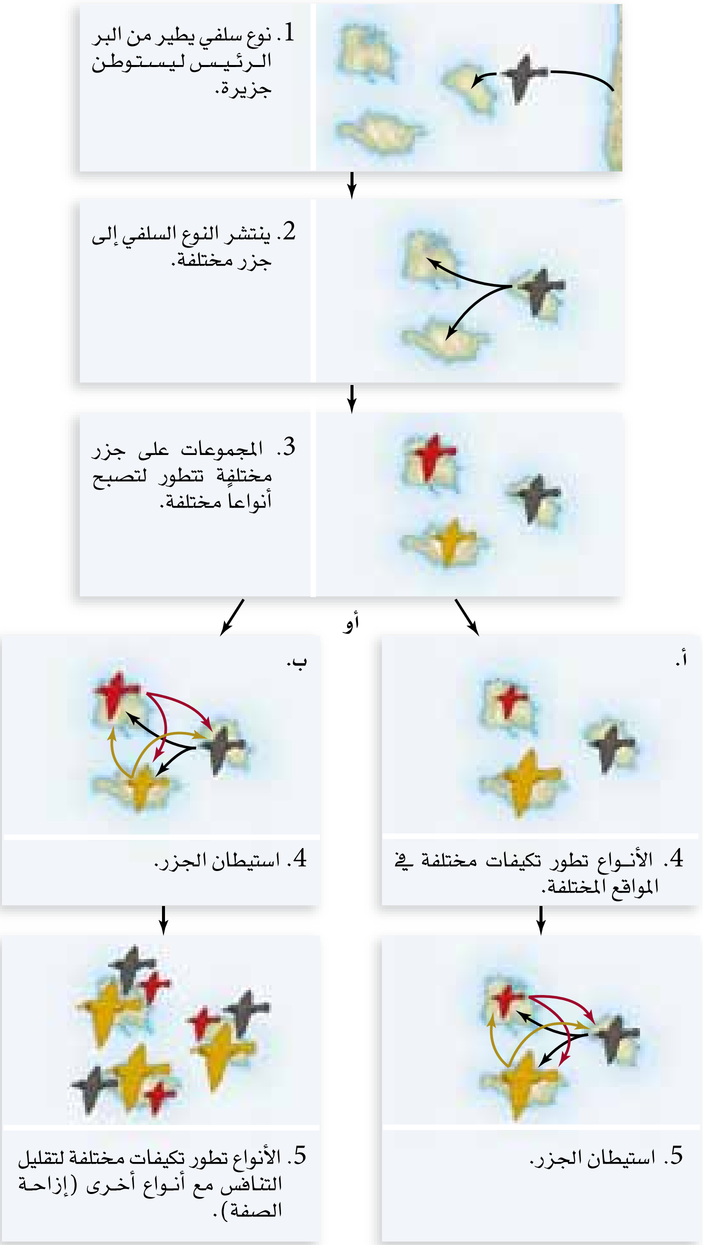
الشكل 22-10

التنوع مختلف التعدد الكروموسومي. النسل الهجين من آباء ذوي أعداد مختلفة من الكروموسومات غالبًا ما يتكاثر لاجنسيًا. أحيانًا، يتضاعف العدد الكروموسومي في هذا الهجين لإنتاج أفراد رباعية المجموعة الكروموسومية، وهذه تستطيع أن تجز الانقسام الاختزالي، وتتكاثر مع أفراد رباعية المجموعة الكروموسومية مماثلة لها.

التنوع يحدث بسرعة أكبر في غياب تدفق الجينات بين المجموعات. والتنوع متحد الموطن يمكن أن يحدث بوسائل التعدد الكروموسومي، وربما بالانتخاب المسبب الاضطراب.

22-6 تجمعات الأنواع دليلٌ على التطور السريع

إحدى الظواهر الأكثر وضوحًا للتطور تتمثل في وجود مجموعاتٍ من أنواع شديدة القرابة، تطورت حديثًا من سلفٍ مشترك بالتكيف لأجزاء مختلفة من البيئة. إن هذا الإشعاع التكيفي شائع بشكل خاص في أوضاع يوجد فيها النوع في البيئة مع عددٍ قليل من الأنواع الأخرى، وبوجود مصادر متوافرة عدة. أحد الأمثلة هو نشوء جزر جديدة خلال النشاط البركاني للجزيرتين هاواي وغلاباغوس، ومثالٌ آخر هو حدثٌ كارثي يؤدي إلى انقراض معظم الأنواع الأخرى، وهي حالةٌ سنناقشها قريبًا بتفصيلٍ أكبر.



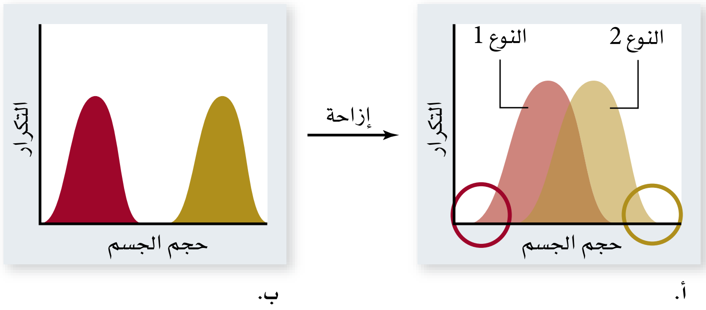
الشكل 22–11

نموذج تقليدي للإشعاع التكيفي على جزر الأرخبيل (1) نوع سلفي يستوطن جزيرة من الأرخبيل. لاحقًا لذلك، تستوطن مجموعة جزيرة أخرى. (2) بعد ذلك، تتنوع المجموعات على جزر مختلفة بسبب اختلاف الموطن. (3) بعد ذلك، تستوطن بعض الأنواع الجديدة جزرًا أخرى، ما يشكل مجتمعات محلية من نوعين أو أكثر. يمكن أن تتطور الفروق التكيفية عندما تستجيب الأنواع في المناطق المختلفة لظروف بيئية مختلفة (أ) أو نتيجة للتفاعلات البيئية بين الأنواع لاحقًا. (ب) بعملية إزاحة الصفة.

الإشعاع التكيفي يمكن أن يحدث عندما تتطور صفة جديدة، تدعى **الابتكار الأساسي Key innovation**، ضمن النوع ما يسمح له باستخدام المصادر والنواحي الأخرى للبيئة، التي لم تكن في متناول يده في السابق. الأمثلة التقليدية في الابتكار الأساسي المؤدي للإشعاع التكيفي هي تطور الرئات في الأسماك، والأجنحة في الطيور والحشرات، وكلتاهما سمح للأنواع المتحدرة للتباين والتكيف للأجزاء المتوافرة الكثيرة الجديدة للبيئة.

يتطلب الإشعاع التكيفي كلًّا من التنوع والتكيف للبيئات المختلفة، والنموذج التقليدي يفترض أن النوع يستوطن جزرًا متعددة بالأرخبيل. يحدث التنوع لاحقًا بشكل مختلف الموطن، والأنواع الناشئة حديثًا تستوطن جزرًا أخرى ما ينتج أنواعًا متعددة في الجزيرة الواحدة (الشكل 22–11).

التكيف للبيئات الجديدة يمكن أن يحدث إما من خلال مرحلة اختلاف الموطن، حيث تستجيب الأنواع للبيئات المختلفة على جزرٍ مختلفة، أو بعد أن يصبح نوعان متحدي الموطن. في الحالة الأخيرة قد يدفع هذا التكيف بالحاجة لتقليل التنافس على المصادر المتاحة مع أنواعٍ أخرى. فالمجموعات على الجزر المختلفة تتطور لتصبح أنواعًا مختلفة. في هذه العملية، التي تدعى **إزاحة الصفة**، يحابي الانتخاب الطبيعي في كل نوع تلك الأفراد التي تستخدم المصادر التي لا تستخدمها الأنواع الأخرى. ولأن هذه الأفراد ذات تلاؤم أكبر، فإن أي صفةٍ تسبب اختلافًا في استعمال المصادر سيزداد تكرارها (بافتراض وجود أساس وراثي لهذه الاختلافات)، ومع الزمن، فإن النوع ينشق (الشكل 22–12).



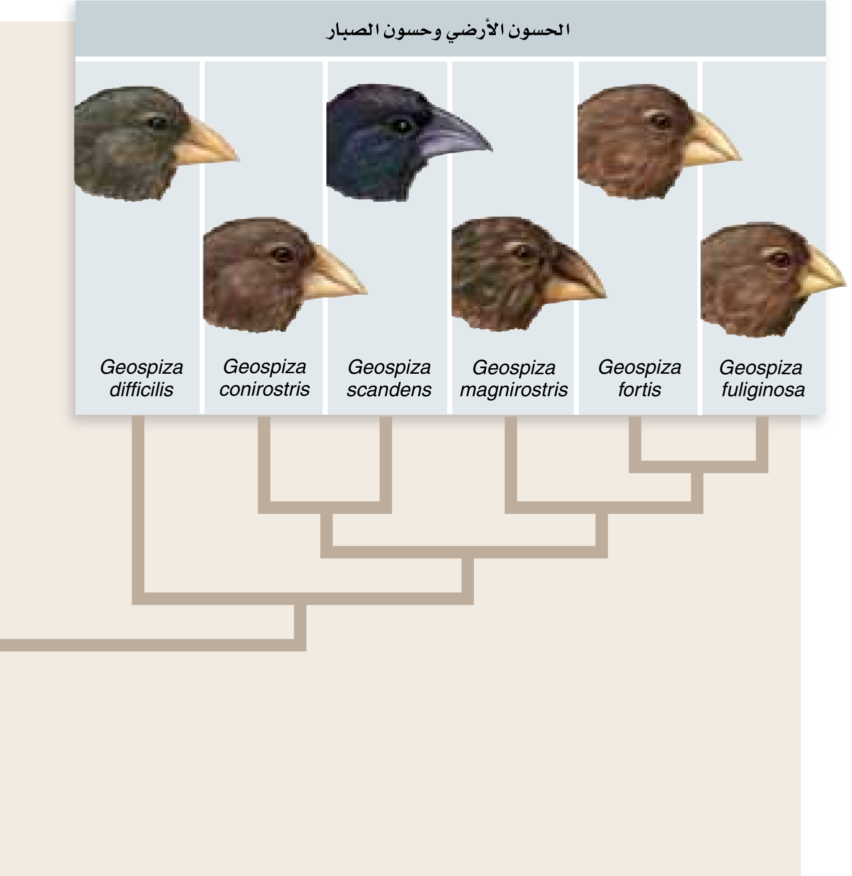
الشكل 22–12

إزاحة الصفة. أ. يكون النوعان في البداية متماثلين، ولهذا، فهما يتطابقان بقوة في استخدامهما للمصادر، يحدث لو أن النوعين متشابهان حجمًا (في كثير من الأنواع يكون حجم الجسم وحجم الغذاء مرتبطين بقوة). يحابي الانتخاب الطبيعي الأفراد من كل نوع، التي هي أكثر اختلافًا عن النوع الآخر (مشار إليها بالدائرة)، لأنه ليس عليها التنافس مع النوع الآخر. فمثلًا، لا يحدث تنافس بين الأفراد صغيرة الحجم لنوع ما مع الأفراد كبيرة الحجم للنوع الآخر من أجل الغذاء، ولهذا فإنها تُحابى. **ب.** نتيجة لذلك تنشق الأنواع في استخدامها للمصادر المتاحة، وتقل المنافسة بين الأنواع.

الاحتمال البديل، هو أن الإشعاع التكيفي يحدث من خلال حالاتٍ متكررة من التنوع متحد الموطن، ما ينتج نوعًا متكيفًا لبيئة مختلفة. وكما ناقشنا سابقًا، فإن هذا الاحتمال هو قيد جدلٍ شديد. وفي الأجزاء اللاحقة سنناقش أربعة أمثلة للإشعاع التكيفي.

استقصاء

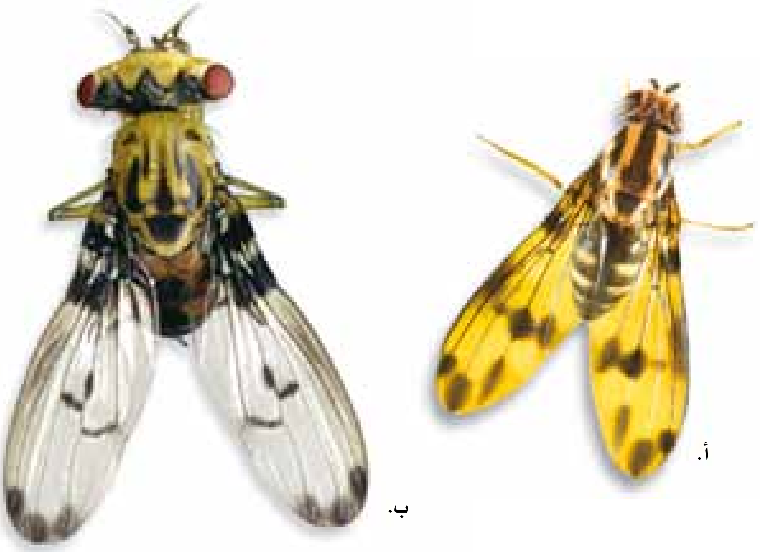
كيف يختلف سيناريو الإشعاع التكيفي لو كان التنوع مختلف الموطن؟ ما العلاقة بين إزاحة الصفة والتنوع متحد الموطن؟



ذبابة الفاكهة في جزر هاواي استغلت بيئات غنية متباينة

يعيش أكثر من ألف نوع من الذباب في الجنس *Drosophila* في جزر هاواي، لا تزال تكتشف أنواع جديدة من *Drosophila* في هذه الجزر، على الرغم من أن التدمير السريع للنباتات المستوطنة يجعل البحث أكثر صعوبة. وبعيدًا عن أعدادها الغزيرة، فإن أنواع ذبابة الفاكهة في هاواي غير عادية، بسبب التباين الشديد في صفاتها السلوكية والشكلية (الشكل 22-13). من الواضح أنه عندما وصلت أسلاف الذباب إلى هذه الجزر، فإنها صادفت بيئات «فارغة»، كان يمكن أن تحتلها حشرات وحيوانات أخرى في مناطق أخرى. نتيجة لذلك، تكيفت الأنواع جميعها لجميع أنماط حياة ذبابة الفاكهة، وشملت الافتراس، والتطفل، والتغذي على الأعشاب، إضافة إلى تخصص أنواع في التغذي على أوراق الأشجار المتعفنة، ورحيق الأزهار. تعيش يرقات الأنواع المختلفة في السيقان المتعفنة، والثمار، والأوراق، والجذور، وتتغذى على عصارة النباتات. وعليه، لا يوجد تنوع واسع في العالم يقارن بتنوع ذبابة الفاكهة.

ينتج التنوع الهائل لذبابة الفاكهة في هاواي من التاريخ الجيولوجي لهذه الجزر، فالجزر الجديدة تظهر بشكل مستمر من البحر في المنطقة، وكلما ظهرت جزر جديدة غزتها مجموعات مختلفة من ذبابة الفاكهة بنجاح أكثر من تلك التي كانت في الجزر القديمة. وهكذا، فإن أنواعًا جديدة تطورت كلما استوطنت جزرًا جديدة. إضافة إلى ذلك، فإن جزر هاواي تُعدّ من بين أكثر الجزر في العالم من حيث النشاط البركاني، فالحمم المتدفقة بشكل دوري كوّنت بقعًا من البيئات ضمن الجزيرة محاطة ببحر من الصخور الجرداء، وهذه البقع من الجزر تدعى *Kipukas*. إن مجموعات ذبابة الفاكهة المعزولة في هذه البقع غالبًا ما تدخل في عملية التنوع. بهذه الطرق، فإن الأنواع الوسيطة مجتمعة مع الفرص البيئية أدت إلى تنوع لا يوازيه شيء في حياة الحشرات.



الشكل 22-13

ذبابة الفاكهة في هاواي. تختلف مئات الأنواع التي تطورت في جزر هاواي بشكل بالغ في مظهرها، على الرغم من أنها متماثلة تقريبًا من ناحية وراثية **أ.** *Drosophila heteroneura*. **ب.** *Drosophila digressa*.

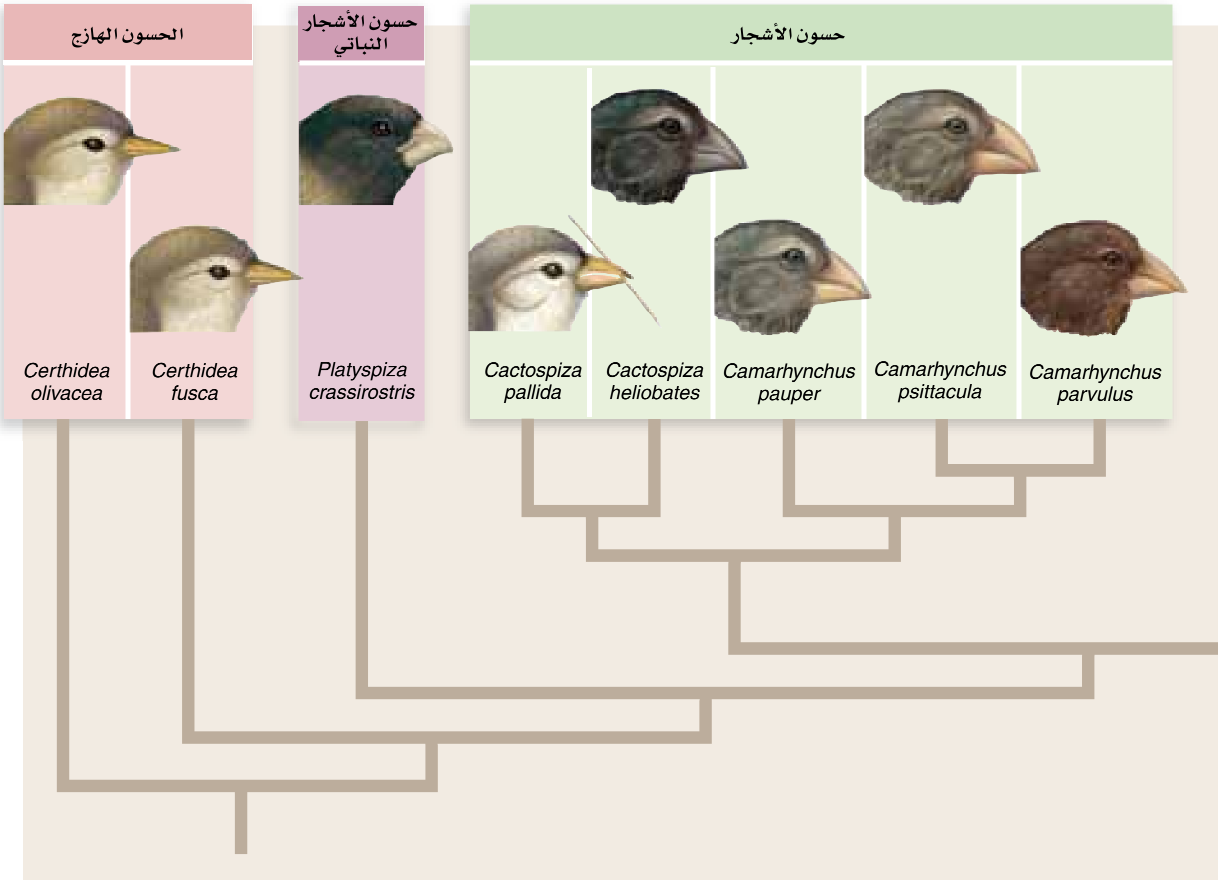
تكيّف حسون داروين لاستعمال أنواع مختلفة من الغذاء

لقد ذكر تنوع حسون داروين على جزر غلاباغوس في (الفصل الـ 21). إذ يفترض أن أسلاف الحسون وصلت إلى هذه الجزر قبل طيور اليابسة الأخرى، وكان كثير من البيئات التي تستخدمها الطيور الأخرى على البر الرئيس غير مستوطنة بعد.

وعندما تحركت الطيور القادمة الجديدة إلى هذه البيئات الصغيرة الملائمة الخالية، وتبنت أنماطًا جديدة للعيش، فإنها خضعت لضغوط انتقائية مختلفة عدة. في هذه الظروف وبمساعدة العزل الجغرافي الذي تقدمه جزر الأرخبيل، انشقت أسلاف الحسون بسرعة إلى سلسلة من المجموعات المتباينة التي تطور بعضها إلى أنواع منفصلة. بعض هذه الأنواع يحتل الآن بيئات مختلفة عدة على جزر غلاباغوس مناظرة للبيئات التي تحتلها مجموعات متميزة من الطيور التي توجد على البر الرئيس. وكما يوضح شكل (22-14) فإن 14 نوعًا تقع ضمن أربع مجموعات:

الشكل 22–14

شجرة تطورية لحسون داروين. تقترح هذه الشجرة التطورية المشتقة من فحص تتابعات DNA، أن الحسون الهازج هو غصن مبكر (أي الأصل). أما الحسون الأرضي وحسون الأشجار فقد انشق لاحقًا وتخصصت أنواع ضمن كل مجموعة لاستخدام مصادر مختلفة. وقد بينت الدراسات الحديثة أمرًا مثيرًا للدهشة، وهو أن نوعي الحسون الهازج ليسا أقارب حميمة لبعضها، بل إن *Certhidea fusca* هو أكثر قربًا للأنواع المتبقية من حسون داروين منه للنوع *Certhidea olivacea*.



1. **الحسون الأرضي**، هناك ستة أنواع من الحسون الأرضي *Geospiza*. معظم الحسون الأرضي يتغذى على البذور، وحجم مناقيرها له علاقة بحجم البذور التي يأكلها. بعض الحسون الأرضي يتغذى بشكل أساسي على أزهار الصبار والثمار، وله مناقير مدببة كبيرة وطويلة أكثر مما لدى الحسون الآخر.
2. **حسون الأشجار**. هناك خمسة أنواع من حسون الأشجار المتغذي على الحشرات: أربعة أنواع منها لها مناقير ملائمة للتغذية على الحشرات، أما الحسون نقار الخشب فله منقار يشبه الإزميل، هذا الطائر غير العادي يحمل معه دائمًا عودًا صغيرًا، أو شوكة صبار يستخدمها للتفتيش عن الحشرات في الشقوق العميقة للأشجار.
3. **الحسون النباتي**، يستخدم المنقار الثقيل لهذا النوع لمعالجة البراعم وفصلها عن الأغصان.
4. **الحسون الهازج**، تؤدي هذه الطيور غير العادية الدور البيئي نفسه في غابات غلاباغوس الذي تؤديه الهازجة على البر الرئيس، إذ تفتش باستمرار بين الأوراق والأغصان عن الحشرات. ولهذا، فإن لها منقارًا رفيعًا يشبه الهازجة.

لقد درس العلماء حديثًا DNA لحسون داروين من أجل معرفة التاريخ التطوري له، وتقترح هذه الدراسات أن الأفرع العميقة لشجرة تطور الحسون تقود إلى الحسون الهازج، ما يشير إلى أن الحسون الهازج كان بين الأنواع الأولى التي تطورت عقب استيطان الجزر مباشرة. وكل أنواع الحسون الأرضي شديدة القرابة ببعضها، وحالها هنا حال حسون الأشجار. ومع ذلك، فإنه ضمن كل مجموعة تختلف الأنواع في حجم المنقار، وفي خصائص أخرى إضافة إلى المصادر المستعملة.

وقد بينت الدراسات الحقلية التي أجريت بالتزامن مع تلك التي نوقشت في (الفصل الـ 21)، أن الحسون الأرضي يتنافس على المصادر، وأن الفروق بين الأنواع ربما نتجت عن إزاحة للصفة، إذ إن الأنواع المتشابهة في البداية انشقت للتقليل من ضغوط تنافسية.

سمك البلطي في بحيرة فكتوريا تنوع بسرعة كبيرة

بحيرة فكتوريا مسطح مائي عذب هائل السعة وضحل، تصل مساحته نحو مساحة سويسرا، ويوجد في قلب شرق إفريقيا الاستوائية. وقد شكلت البحيرة حتى عهد قريب موطنًا لمجموعة شديدة التباين من 300 نوع من البلطي.

الإشعاع الجيولوجي الحديث

يبدو أن تجمعات أنواع البلطي تطورت حديثًا وبسرعة. وعندما فحص تتابع جين سيتوكروم *b* لكثير من أسماك البحيرة، تمكن العلماء من تقدير أن أوائل البلطي دخلت إلى هذه البحيرة من النيل قبل 200,000 سنة تقريبًا.

لقد شجعت التغيرات الدرامية في مستوى الماء على تشكيل الأنواع. فعندما ارتفعت البحيرة غمرت مناطق جديدة، وفتحت بيئات جديدة. وقد يكون كثير من الأنواع قد نشأت بعد جفاف البحيرة منذ 14,000 سنة خلت، ما عزل مجموعات سكانية محلية في برك صغيرة إلى أن ارتفع مستوى الماء ثانية.

تنوع أسماك البلطي

البلطي أسماك صغيرة تشبه سمك الفرخ، يتراوح طولها بين 5-25 سنتمترًا، وتكون الذكور ذات تشكيلة لا متناهية من الألوان. إن التنوع البيئي والشكلي لهذه السمكة مدهش، خاصة عندما نأخذ في الحسبان قصر المدة الزمنية التي تطورت خلالها.

ويمكننا أن نكون فكرة عن مدى تباين الأنواع بالنظر إلى تنوع غذاء هذه الأسماك، فمنها ما يتناول الطين، ومنها كاشط للطحالب، وقاضم للأوراق، وطاحن للحلزونات، وآكل للعوالق النباتية، وآكل للحشرات، وآكل للروبيان، وآكل للأسماك. فآكل الأصداف مثلًا ينقض على الحلزونات السابحة ببطء، ويغرز أسنانه الطويلة المقوسة في أجسامها الطرية قبل أن تتمكن الأخيرة من العودة إلى أصدافها. أما كاشط قشور الأسماك فينتزع قشورًا من على الأسماك الأخرى. حتى إن بعض أسماك البلطي «آكل الصغار»، لأنه يتغذى على صغار البلطي.

إن لأسماك البلطي ابتكارًا أساسيًّا مدهشًا، ربما كان له الدور الأساسي في إشعاعها التطوري، إذ إن لها مجموعة ثانية من الفكوك العاملة (الشكل 22-15). توجد هذه الصفة في أنواع أخرى عدة من الأسماك، ولكنها تضخمت كثيرًا في سمك البلطي. إن قدرة هذه الفكوك الثانية على معالجة الغذاء حررت الفكوك الفمية، لتتطور للقيام بأغراض أخرى، وكانت النتيجة تنوعًا مذهلًا لدور بيئي تقوم به هذه الأسماك.

انقراض مفاجئ في العقود الأخيرة

اختفى معظم تنوع البلطي في السنوات الأخيرة. في الخمسينيات من القرن العشرين أدخل سمك الفرخ من النيل، وهو سمك ذو شهية هائلة، إلى الشاطئ الأوغندي من بحيرة فكتوريا. منذ ذلك الوقت، انتشر الفرخ خلال البحيرة ملتهمًا أسماك البلطي في طريقه.

وبحلول عام 1990، انقرض معظم سمك البلطي من مياه البحيرة المفتوحة، وكذلك في المناطق الضحلة الصخرية. وهكذا، فقد اختفى أكثر من 70% من أنواع البلطي في بحيرة فكتوريا وأعداد من أنواع أخرى غير معروفة بعد. وسوف نعود للحديث عن بحيرة فكتوريا عند مناقشة بيولوجيا المحميات في (الفصل الـ 59).

الحوذان الجبلي في نيوزيلندا تنوع في البيئات الجليدية

إن الإشعاع التكيفي الذي وصفناه في ذبابة الفاكهة في هاواي وحسون غالاباغوس وأسماك البلطي يبدو أنه تمت محاباته بالعزل الدوري. المثال الواضح على الدور الذي يؤديه العزل الدوري في تكوين الأنواع، يمكن رؤيته في الحوذان الجبلي الذي ينمو بين الأنهار الجليدية في نيوزيلندا (الشكل 22-16).

ينمو الحوذان الجبلي في الجزيرتين الرئيستين لنيوزيلندا بدرجة أكبر مما ينمو في أمريكا الجنوبية والشمالية مجتمعتين: إن الآلية التطورية المسؤولة عن هذا التنوع هي العزل الراجع المتكرر المقترن مع انحسار الأنهار الجليدية.

يحتل 14 نوعًا من الحوذان الجبلي خمس بيئات متميزة ضمن مناطق الأنهار الجليدية، هي:

- حقول الثلج – شقوق صخرية بين الطبقات البارزة في حقول ثلج دائمة على ارتفاع 2130-2740 مترًا.
- أهداب خط الثلج – صخور على الحافة الدنيا لحقول الثلج بين 1220 و 2130 مترًا.
- الحطام الحجري- منحدرات ذات صخور حرة على ارتفاع 610-1830 مترًا.
- الأوضاع المحمية – المظللة بالصخور أو الشجيرات على ارتفاع 305-1830 مترًا.
- بيئات سبخية – منحدرات، وتجاويف محمية، وكتل أعشاب سيئة الصرف على ارتفاع 760-1525 مترًا.

إن تنوع الحوذان وتباينه شجعته الدورات المتعاقبة لتقدم الجليد وتراجعه. فكلما تراجع الجليد إلى الأعلى عزلت المجموعات السكانية على قمم الجبال، وتم التنوع (الشكل 22-16). وعندما يتقدم الجليد ثانية تستطيع الأنواع الجديدة أن تتوسع

الشكل 22-15

أسماك البلطي في بحيرة فكتوريا. لقد طورت هذه الأسماك تكيفات واستخدمت تشكيلة متنوعة من البيئات. إن المجموعة الثانية من الفكوك المتضخمة الموجودة في حنجرة هذه الأسماك منحت السمكة مرونة تطورية، وسمحت للفكوك الفمية أن تتحور بطرق متعددة.

أ.

المناطق الجبلية يعاد وصلها ثانية. الأنواع التي تطورت باستقلال تعود للاتصال ببعضها.
المجموعات السكانية الجبلية تصبح معزولة، فتسمح للانشقاق والتنوع.
المد الجليدي يربط المناطق الجبلية في مدى متصل.
ب.

الشكل 22–16

الحوذان الجبلي في نيوزيلندا (الجنس *Ranunculus*). شجع تعاقب المد الجليدي على تكوين الأنواع بين نباتات الحوذان الجبلي في نيوزيلندا. أ. ينمو 14 نوعًا من الحوذان الجبلي بين الجليد والجبال في نيوزيلندا. ب. ربط تكون الجليد الهائل خلال العصر البليستوسيني المناطق الجبلية (أبيض) لكثير من الجبال مع بعضها. وعندما تراجع الجليد، عزلت هذه المناطق الجبلية عن بعضها الآخر، لتصبح مرتبطة فقط عند حدوث مد جليدي لاحق. في أوقات العزل، انشقت مجموعات الحوذان الجبلي في البيئات المعزولة.

في انتشارها عبر الجبال، وأصبحت في اتصال مع أقاربها. وبهذه الطريقة، فإن نوعًا واحدًا في البداية قد يعطي سلالات عدة متحدرة. أكثر من ذلك، تطورت الأنواع الموجودة على قمم الجبال المعزولة في أثناء تراجع الجليد بشكل تلقائي لتقطن البيئات المتشابهة. وهكذا، فإن هذه الأنواع المتباعدة مكانيًّا والمتشابهة بيئيًّا اتصلت مع بعضها ثانية عند تقدم الجليد اللاحق.

الإشعاع التكيفي يحدث عندما تتباين الأنواع منتجة أنواعًا متحدرة متكيفة للاستفادة من أجزاء مختلفة من البيئة. يسهل العزل الراجع المتكرر الإشعاع التكيفي، وهو يزيد من المعدل الذي يحدث به التنوع وباحتلال مناطق كالجزر البركانية، حيث يوجد القليل من التنافس وأنواع عدة من المصادر المتاحة.

7-22 مسار التطور

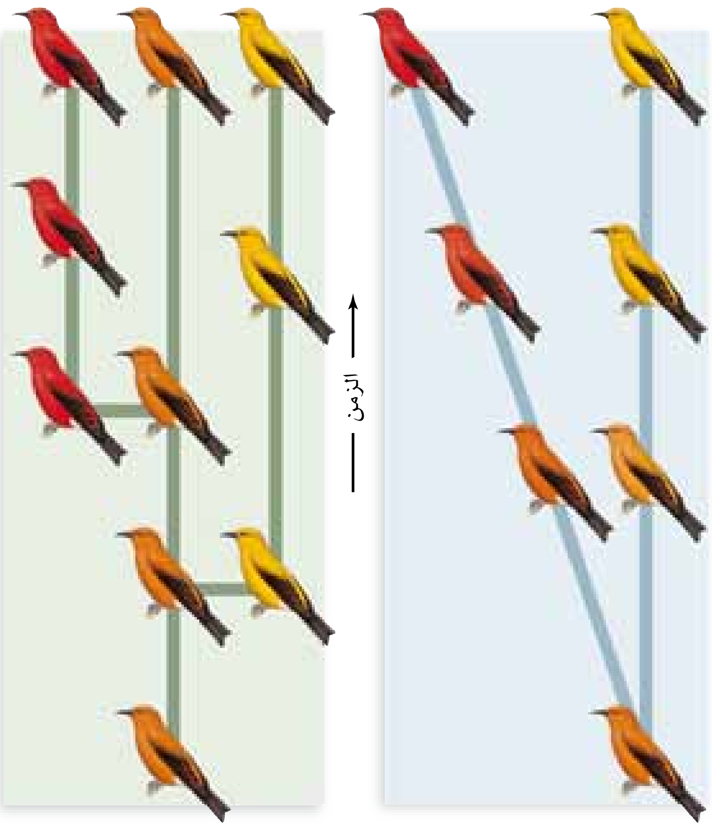
لقد ناقشنا الطريقة التي يحدث بها التطور، ولكننا لم ننظر إلى العلاقة بين التنوع والتغير التطوري الذي يحدث ضمن النوع. لقد قدمت نظريتان هما التدرج *Gradualism* والاتزان المنقط *Punctuated equilibrium* لتفسير هذه العلاقة.

التدرج هو تراكم تغييرات صغيرة

كان الرأي القياسي السائد مدة قرن، كما نشر في كتاب «حول أصل الأنواع» أن التغير التطوري حدث بشكل بطيء جدًا. إنّ مثل هذا التغيّر سيكون غير محسوس تقريبًا من جيل إلى آخر، ولكنه قد يتراكم لدرجة أنه على مدار آلاف وملايين السنين ينتج تغيرات كبيرة. ويدعى هذا الرأي التدرج (الشكل 22–17أ).

الاتزان المنقط فترات طويلة من الركود يعقبها تغير سريع نسبيًّا

تم تحدي فرضية التدرج عام 1972 من قبل عالم الأحافير Niles Eldredge الذي يعمل في متحف التاريخ الطبيعي بنيويورك، ومن قبل Stephen Jay Gould من جامعة هارفرد اللذين قدما الدليل على أن الأنواع تعاني فترات طويلة لا يحدث فيها إلا القليل – أو حتى لا شيء – من التغير (سميت **الركود Stasis**) تقطعها انفجارات من التغير التطوري الذي يحدث عبر فترات زمنية قصيرة جيولوجيًّا. وقد أسميا هذه الظاهرة **الاتزان المنقط** (الشكل 22–17ب)، حيث كانت حجتهما أن هذه الفترات من التغير السريع تحدث فقط في أثناء عملية التنوع.



الشكل 22–17

وجهتا نظر في مسار التطور الكبير. أ. تقترح فرضية التدرج أن التغير التطوري يحدث ببطء عبر الزمن، وهو غير مرتبط بالتنوع، في حين (ب) ترى فرضية الاتزان المنقط أن التغير في الطراز الشكلي يحدث على هيئة انفجارات ترتبط بالتنوع، تكون مفصولة بفترات من عدم حدوث تغير ملحوظ.

انصب الانتقاد لنظرية الاتزان المنقط في البداية على ما إذا كان التغير السريع يمكن أن يحدث في مدة قصيرة من الزمن. وكما شاهدنا في الفصلين الأخيرين، فإنه عندما يكون الانتخاب الطبيعي قويًّا، يمكن أن يحدث تغير تطوري جذري وسريع. لكن السؤال الأصعب يدور حول تفسير الفترات الطويلة من عدم حدوث التغير (أي الركود): فلماذا تعيش بعض الأنواع آلافًا، بل ملايين السنين دون حدوث تغير؟ وعلى الرغم من اقتراح أسباب عدة محتملة لذلك، فإن معظم الباحثين يعتقدون أن تشكيلة من الانتخاب المسبب للاستقرار والانتخاب المتذبذب مسؤولة عن هذا الركود. فإذا بقيت البيئة دون تغيير مدة طويلة من الزمن، أو إذا كان التغير البيئي متذبذبًا في اتجاهين متعاكسين، فإن الانتخاب قد يُحابي الركود حتى لو فترات طويلة. أحد العوامل التي قد تحسن هذا الركود هو قدرة الأنواع على إزاحة المدى لها؛ فمثلًا، خلال العصر الجليدي، وعندما برد المناخ العالمي، انزاح المدى الجغرافي لكثير من الأنواع في اتجاه الجنوب، حتى استمرت الأنواع في مواجهة ظروف بيئية مشابهة.

استقصاء

لماذا يُشجِّعُ التغيُرُ في المدى الجغرافي للأنواعِ الركودَ التطوريَّ؟

التطور قد يتضمن كلا النوعين من التغير

لقد حفزت نظرية إلدرج وجولد قدرًا كبيرًا من البحث. فبعض المجموعات الموثقة جيدًا كالثدييات الإفريقية يبدو بشكل واضح أنها تطورت تدريجيًّا، وليس على هيئة انفجارات. مجموعات أخرى مثل الحيوانات الطحلبية البحرية تُبدي نمطًا غير منتظم من التغير التطوري شبيهًا بذلك المتوقع من نموذج الاتزان المنقط. وهكذا يبدو أن التدرج والاتزان المنقط يمثلان نهايتي خط متواصل. وعلى الرغم من أن بعض المجموعات يبدو أنها تطورت بطريقة متدرجة فقط، وأخرى بطريقة منقطة فقط، فإن مجموعات أخرى عدة تظهر دليلًا على حلقات من كل من التدرج والتنقط في الأزمنة المختلفة من تاريخها التطوري. إن فكرة أن التنوع مرتبط بالضرورة بالتغير في الطراز الشكلي لم تجد ما يدعمها على أي حال. إذ يبدو جليًّا في الوقت الحاضر أن التنوع يمكن أن يحدث دون تغير مهم في الطراز الشكلي، وإن التغير في الطراز الشكلي يمكن أن يحدث ضمن النوع بغياب التنوع.

يمكن أن يكون التغير التطوري بطيئًا وتدريجيًّا (التدرج). ويمكن أن يكون سريعًا وغير متصل، ومفصولًا بفترات طويلة من الركود (الاتزان المنقط). والأخير ينتج من تشكيلة من الانتخاب المثبت والمتذبذب. وإن العلاقة بين التنوع والتغير في الطراز الشكلي لم تجد دليلًا يؤيدها.

8-22 التنوع والانقراض عبر الزمن

لقد تزايد التنوع البيولوجي بشكل واسع منذ العصر الكمبري، ولكن الاتجاه كان بعيدًا عن الانتظام والثبوت. بعد تزايد سريع، وصل التنوع إلى الاستقرار مدة 200 مليون سنة، ثم عاد للتزايد بشكل ثابت بعد ذلك. ونظرًا لأن التغيرات في أعداد الأنواع تعكس معدل ظهور الأنواع الجديدة نسبة إلى المعدل الذي تختفي به الأنواع القائمة، فإن هذا الميل طويل الأمد يكشف أن التنوع بشكل عام يفوق الانقراض.

مع ذلك، فالتنوع لم يكن دومًا يفوق الانقراض. وعلى وجه التحديد، فقد كان هناك عدد من الانخفاضات الحادة التي سميت انقراضًا جماعيًّا **Mass extinctions** التي توزعت خلال المدى الطويل من التزايد في التنوع.

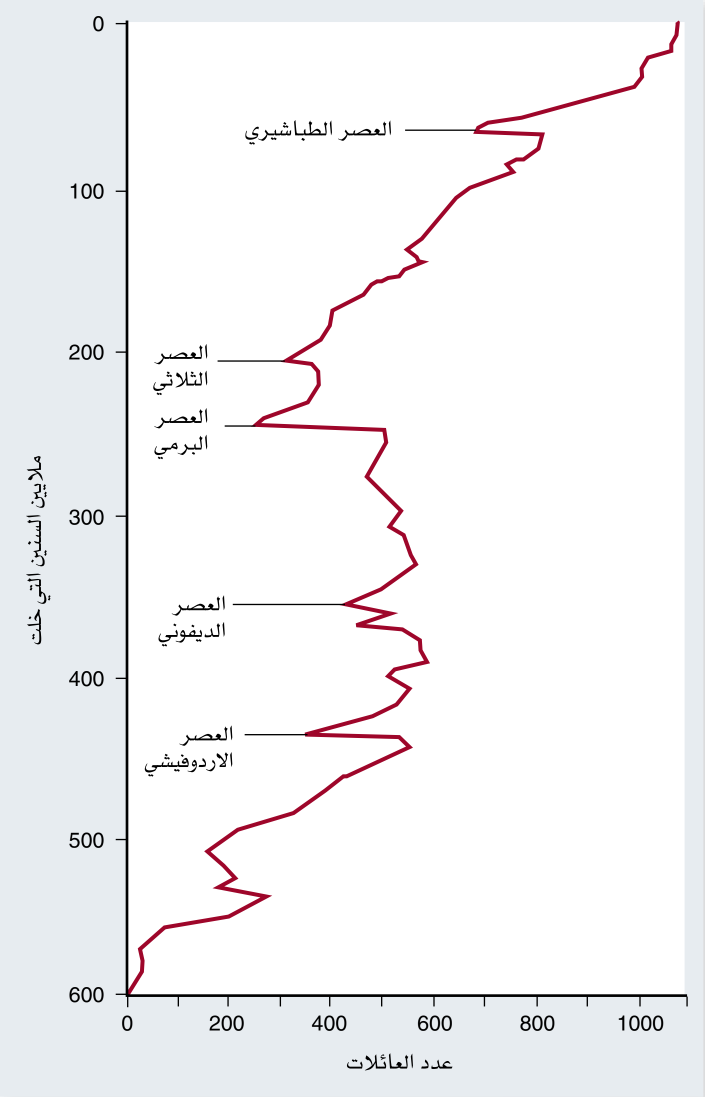
خمسة انقراضات جماعية حدثت في الماضي البعيد

أمكن تحديد خمسة انقراضات جماعية، كان أشدها ما حدث عند نهاية العصر البرمي، نحو 250 مليون سنة خلت (الشكل 22-18). في ذلك الوقت، انقرض أكثر من نصف العائلات النباتية والحيوانية جميعها تقريبًا، ونحو 96% من الأنواع كلها.

الانقراض الأكثر شهرة والأكثر دراسة، وإنْ لم يكن بالحدّة نفسها، حدث عند نهاية العصر الطباشيري (منذ 65 مليون سنة تقريبًا) حيث انقرضت الديناصورات وتشكيلة من المخلوقات الأخرى. وقد دعمت الاكتشافات الحديثة فرضية أن هذا الانقراض سببه سُيَر (نجم صغير سائر) ارتطم بالأرض، وسبب حرائق

واسعة في الغابات، وحجب الشمس أشهرًا بقذفه الدقائق في الهواء. أما أسباب الانقراضات الجماعية الأخرى فغير مؤكدة. يقترح بعض العلماء أن سييرات أخرى قد تكون أدت الدور نفسه على الأقل في بعض الانقراضات، لكن نظريات أخرى تعزوها إلى تغير مناخي في العالم، وإلى أسباب أخرى.

إحدى النتائج المهمة للانقراضات الجماعية أن مجموعات المخلوقات لم تتأثر بها جميعها بالتساوي. فمثلًا، في الانقراض الذي حدث في نهاية العصر الطباشيري لم تنقرض الديناصورات فقط، بل انقرضت معها أيضًا زواحف طائرة وبحرية، وبعض أنواع الرخويات (الأمونيّات المنقرضة)، أما الجرابيات، والنباتات



الشكل 22–18

التنوع الحيوي عبر الزمن. ازداد التنوع التصنيفي لعائلات الحيوانات البحرية منذ العصر الكمبري، على الرغم من حدوث انخفاضات بين حين وآخر. إن سجل الأحافير للمخلوقات البحرية أكثر اكتمالًا، لأنها تتحجر بيسر أكثر من أنواع اليابسة. وقد بينا هنا العائلات وليس الأنواع، لأن كثيرًا من الأنواع معروفة فقط من عينة واحدة، مما قد يدخل خطأ في تقدير وقت انقراضها. تشير الخطوط الأفقية إلى الخمسة انقراضات الجماعية الرئيسة التي وقعت.

الزهرية، والطيور، وأشكال من العوالق فقد انخفض تنوعها بشكل كبير. في المقابل، فإن السلاحف، والتماسيح، والبرمائيات لم يصبها أذى. لماذا تضررت بعض المجموعات أكثر من غيرها؟ ذلك لا يبدو واضحًا، لكن إحدى النظريات تقترح أن المخلوقات التي بقيت على قيد الحياة كانت تلك الحيوانات التي استطاعت أن تحتمي تحت الأرض أو في الماء، والتي كانت قادرة على الترمم، أو تطلبت كمية أقل من الطعام في درجات الحرارة المتدنية التي نتجت عن حجب ضوء الشمس.

إن نتيجة الانقراض الجماعي هي أن الأنواع التي كانت سائدة قد انقرضت، وبذا تغير مسار التطور، وهذا يبدو مؤكدًا في حالة الانقراض الطباشيري. ففي العصر الطباشيري، كانت الثدييات المشيمية مجموعة صغيرة تتألف من أنواع لم يكن يزيد حجمها في الغالب على حجم القط المنزلي. وعندما اختفت الديناصورات، التي كانت الحيوانات السائدة في العالم مدّة تزيد على 100 مليون سنة في نهاية هذه الفترة، عايشت الثدييات المشيمية إشعاعًا تكيفيًّا مهمًّا. ولعل من المذل أن نفكر في أن الإنسان ما كان ليظهر بتاتًا، لو لم يصطدم ذلك الكويكب بالأرض منذ 65 مليون سنة خلت.

وكما يظهر العالم حولنا اليوم، فإن التنوع يعود لمواصلة مسيرته بعد الانقراض الجماعي، ولكن هذه العودة ليست سريعة. إن فحص سجل المتحجرات يشير إلى أن معدل التنوع لا يزداد حالًا بعد كل عملية انقراض، وإنما يستغرق نحو 10 ملايين سنة ليصل إلى مداه الأقصى. وليس واضحًا سبب هذا التأخير، ولكنه قد يعود إلى أن الأنظمة البيئية، وعمليات التنوع، والاختلاف التكيفي تحتاج إلى وقت للعودة إلى العمل. وبالنتيجة، فإن اختلاف الأنواع قد يتطلب 10 ملايين سنة أو ربما أكثر ليصل إلى مستواه السابق.

انقراض سادس على الطريق

إن عدد الأنواع في العالم في الأزمنة الحديثة أعظم منه في أي وقت مضى. لكن لسوء الحظ، فإن هذا العدد يتناقص بمعدل مخيف بسبب أنشطة الإنسان (انظر الفصل الـ 59).

يقدر بعض العلماء أن نحو ربع الأنواع جميعها سينقرض في المستقبل القريب، وهو معدل انقراض لم يشاهد على الأرض منذ الانقراض الجماعي الطباشيري. أكثر من ذلك، فإن عودة التنوع قد تكون أبطأ مما كان عقب الانقراض الجماعي السابق؛ لأن البيئة التي ظهرت فيها بعض الانقراضات السابقة، والتي إن كانت فقيرة بيئيًّا، إلا أنها كانت غنية بالطاقة، تختلف عما هي عليه الحال الآن، حيث إن نسبة كبيرة من مصادر العالم استهلكها الإنسان، ما يتيح مجالًا ضيقا للإشعاع التطوري.

لقد ازداد عدد الأنواع عبر الزمن، وإن لم يكن ذلك بمعدل ثابت. وقد خفضت عدة انقراضات كبيرة عدد الأنواع بشكل جذري، ولو لفترات قصيرة. التنوع يعاود مسايرته، ولكن العودة لا تكون سريعة، والمجموعات التي تصنع التنوع الجديد لا تكون هي نفسها التي عاشت قبل الانقراض.

9-22 مستقبل التطور

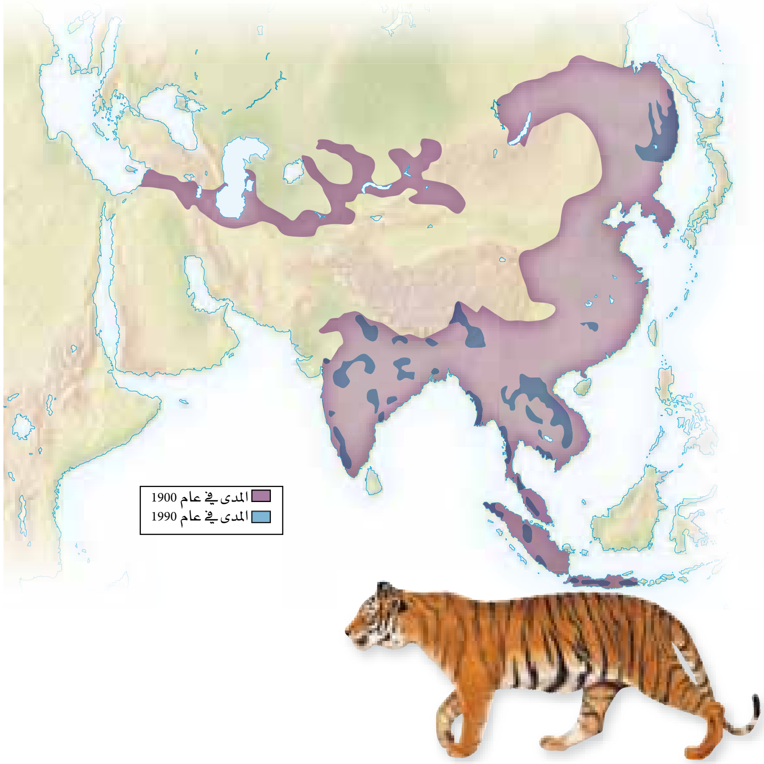
في هذا الفصل، وفي الفصلين الـ 20، و21، ناقشنا نتائج التطور عبر الزمن، فماذا يخبئ لنا المستقبل؟

إن التنوع الحيوي على الكرة الأرضية ينزلق نحو انقراض كبير، وسيكون الحيد عنه بطيئًا. فهل يعني هذا نهاية التطور؟ نستطيع أن نستخدم ما نعرفه عن العمليات التطورية للتنبؤ بكيفية سير التطور في المستقبل، فيما يتعلق بالتنوع عمومًا، وفيما يتعلق بالنوع الإنساني خصوصًا.

مستقبل عمل العمليات التطورية

إن تأثير الإنسان في البيئة يؤثر في العلميات التطورية بطرق متعددة. والأكثر وضوحًا، هو أنه بتغيير البيئة، يغير الإنسان أنماط الانتخاب الطبيعي. وفي كثير من الأحيان، تكون هذه التغييرات جذرية لدرجة أن المجموعات السكانية ستصبح غير قادرة على التنوع. ولكن بسبب تلك الأنواع التي تستطيع البقاء سيعمل الانتخاب الطبيعي على الاختلافات الوراثية لإنتاج تغير تطوري. وسيكون تغير المناخ العالمي، بشكل خاص تحديًا كبيرًا يقود إما إلى تغير تطوري أو إلى انقراض أنواع عدة.

تقود عوامل أخرى أيضًا إلى التغير التطوري. فنقص حجم المجموعات السكانية سيزيد احتمال الانجراف الوراثي، وسيلغي العزل الجغرافي لمجموعات كانت مترابطة سابقًا التأثير المسبب للتجانس لتدفق الجينات، ويسمح لتلك المجموعات



الشكل 22–19

تعيش النمور *Panthera tigris* الآن في مجموعات معزولة جغرافيًا. لقد أدت أنشطة الإنسان، كالصيد وتدمير البيئة، إلى انخفاض في النمور بشكل كبير، وتجزأت أعداد هذا النوع إلى مجموعات صغيرة متعددة ومعزولة.

بأن تطور اختلافات بوصفها تكيفات للبيئة المحلية. وقد تزيد المواد الكيميائية والإشعاعات في البيئة في معدل الطفرة.

نتيجة لذلك، ستستمر العمليات التطورية لتلك الأنواع القادرة على البقاء، وفي بعض الحالات قد تتسارع، ولكن ماذا عن تنوع الأنواع ؟

يزداد معدل الانقراض بشكل واسع، ولكن من الممكن أيضًا أن يزداد معدل التنوع على الأقل في بعض الحالات. السبب في ذلك يعود إلى أن كثيرًا من الأنواع التي كانت واسعة الانتشار سابقًا توجد الآن فقط على هيئة مجموعات معزولة جغرافيًا (الشكل 22–19). أبعد من ذلك، فقد أدخل الإنسان أنواعًا إلى مناطق معينة لم تكن تعيش فيها أصلًا، وهذا ما جعلها معزولة جغرافيًا. وبافتراض أهمية اختلاف الموطن بالنسبة إلى عملية التنوع، فإن هذه الأعمال يحتمل أن تزيد من معدل التنوع لبعض الأنواع.

هذا لا يعني القول: إن التجزئة الجغرافية هي أمر جيد: فكثير، إن لم يكن معظم، المجموعات الصغيرة ستنقرض قبل فترة طويلة من حصول التنوع بها، وأن أي زيادة في معدل التنوع يمكن أن تحدث لن تعوض عن المعدل المتزايد للانقراض، على الأقل ليس في الفترة الطويلة القادمة.

المستقبل التطوري للإنسان

تكهن كثير من كتاب الخيال العلمي حول التطور في النوع الإنساني، ولكن عندما نأخذ في الحسبان العمليات التطورية، فإننا نعتقد أن هذه الأفكار محض خيال. في الأزمنة الحديثة، بدأت حركة البشر حول العالم بإزالة الفروق الإقليمية بين المجموعات السكانية البشرية، وهذا مثال واضح على التأثير المسبب للتجانس لتدفق الجينات. أكثر من ذلك وبشكل دائم التزايد، فإن المجموعات العرقية المختلفة تتكاثر ما يقلل بشكل أكبر التمايز بين المجموعات البشرية. ونظرًا لكبر حجم المجموعة السكانية البشرية، فإن الانجراف الوراثي لا يحتمل أن يكون عاملًا مهمًا. وبافتراض أن معدل الطفرة لا يزداد بشكل كبير، فإن هذا يبقى على الانتخاب الطبيعي بوصفه محركًا للتغير التطوري في الإنسان.

يصبح السؤال إذن: هل الظروف الضرورية لحدوث التطور بالانتخاب الطبيعي متوافرة في الإنسان؟ بعبارة أخرى، هل هناك صفات مظهرية تؤثر في عدد النسل الباقي، وتنتقل وراثيًا من الآباء إلى النسل؟ بالتأكيد؛ سوف تتطور المجموعات البشرية؛ لأن كثيرًا من الأمراض الوراثية التي كانت قاتلة في السابق، وكانت أليلاتها تحذف من المجموعات أصبحت الآن تعالج بنجاح.

نتيجة لذلك، فإننا نتوقع زيادة في تكرار تلك الأليلات في الأجيال القادمة. خلافًا لهذا المثال الواضح، فإننا سنترك المجال للقارئ لتخيل الحالات التي تصبح ظروف التطور بالانتخاب الطبيعي محتملة الحدوث في المجموعات البشرية المستقبلية. طبعًا إن اكتشاف الثورة الجينومية يضيف بعدًا جديدًا للمناقشة (انظر الفصل الـ 19). هل سيسمح التقدم التكنولوجي المستقبلي بتغيير مستودع الجينات الإنساني مباشرة؟ وإذا كان الأمر كذلك، فهل هذه فكرة جيدة؟

تقود التغيرات التي يسببها الإنسان، في الأنواع القادرة على تجنب الانقراض، إلى تكيف تطوري، وفي بعض الحالات إلى تكوين أنواع جديدة.

مراجعة المفاهيم

1-22 طبيعة النوع

إن أي مفهوم للنوع يجب أن يأخذ في الحسبان تمايز الأنواع الموجودة في المنطقة نفسها، والالتصاق بين مجموعات النوع نفسه.

- الأنواع متحدة الموطن التي تعيش معًا تختلف شكليًّا في سلوكها، وتستغل أجزاء متباينة في البيئة.
- تحت الأنواع هي مجموعات متباعدة جغرافيًّا للنوع نفسه، وهي متمايزة عن بعضها.
- المجموعات المفصولة جغرافيًّا لها مجموعات وسطية تقع بينها.

2-22 مفهوم النوع البيولوجي

يعرف النوع البيولوجي بشكل عام بأنه جماعات من المجموعات السكانية التي تتزاوج أو لديها القدرة على التزاوج فيما بينها، وتنتج نسلًا خصبًا.

- المجموعات التي لا تتزاوج مع بعضها، أو إذا تزاوجت تنتج نسلًا غير خصب تعد معزولة تكاثريًّا.
- تمنع آليات العزل التكاثري تبادل الجينات بين الأنواع.
- يمنع العزل قبل الزيجوتي التزاوج وتكوين الزيجوتات بين الأنواع.
- يحدث العزل بعد الزيجوتي بعد تكوين الزيجوت، ويمنع تطوره إلى فرد بالغ قادر على التزاوج (الشكل 22-5).
- لقد أوجد حدوث التهجين الطبيعي والاصطناعي بشكل عالٍ بين الأنواع تعريفات بديلة للنوع، وقاد نظر كثير من العلماء إلى التاريخ التطوري للمجموعات.

3-22 تطور العزل التكاثري

إذا عُرفت الأنواع بوجود العزل التكاثري، فإن عملية التنوع هي نفسها عملية تطور آليات العزل التكاثري.

- قد تطور المجموعات عزلًا تكاثريًّا كاملًا باختلاف الموطن.
- إذا كانت المجموعات التي طورت عزلًا تكاثريًّا جزئيًّا في تماس مع بعضها، فإن الانتخاب الطبيعي قد يؤدي إلى زيادة العزل التكاثري، أو أن تدفق الجينات قد يؤدي إلى تجانس المجموعات.

4-22 دور الانجراف الوراثي والانتخاب الطبيعي في التنوع

إضافة إلى التعزيز، يمكن أن يؤدي الانتخاب الطبيعي أدوارًا أخرى في تطوير آليات العزل التكاثري.

- في المجموعات الصغيرة، قد ينتج الانجراف الوراثي العشوائي، سواء بتأثير المؤسس أو بتأثير عنق الزجاجة، عزلًا تكاثريًّا.
- قد يقود التكيف لأوضاع أو بيئات مختلفة عرضيًّا إلى عزل تكاثري من خلال تراكم الاختلافات.
- الانتخاب الطبيعي قد يختار الصفات التي تزيد العزل التكاثري، مباشرة.

5-22 جغرافية التنوع (الشكل 22-9)

يحدث التنوع على مرحلتين: اختلاف المجموعات وانشقاقها، والعزل التكاثري.

- المجموعات مختلفة الموطن أو المعزولة جغرافيًّا، هي أكثر احتمالًا أن تتطور إلى أنواع منفصلة، بسبب عدم وجود تدفق للجينات.
- التنوع متحد الموطن يحدث دون عزل جغرافي عن طريق تعدد المجموعة الكروموسومية والانتخاب المسبب للاضطراب.
- يمكن أن يُوجد تعدد المجموعة الكروموسومية الذاتي أنواعًا جديدةً بسبب الأخطاء في الانقسام الاختزالي، ما ينتج مجموعات رباعية المجموعة الكروموسومية.
- تعدد المجموعة الكروموسومية المختلف قد ينتج أنواعًا جديدة ذات خليط من الجينات، والأفراد الهجينة تتزاوج لا جنسيًّا. فإذا جرى لاحقًا تعدد كروموسومي ذاتي، فإن أنواعًا جديدة قادرة على التزاوج الجنسي قد تنشأ.
- قد يُنتج الانتخاب المسبب للاضطراب تنوعًا متحد الموطن.

6-22 تجمعات الأنواع دليل على التطور السريع

تتطور مجموعات من الأنواع الشديدة القرابة من سلف مشترك بالتكيف لأجزاء مختلفة من البيئة الجديدة المتاحة (الشكل 22-12).

- الإشعاع التكيفي شائع عندما يستوطن نوع بيئة جديدة ذات مصادر متعددة، وبها عدد قليل من الأنواع المنافسة، أو إذا كان هناك انقراض مفاجئ لأنواع عدة، ما ينتج زيادة في القدرة على الاستفادة من البيئة الجديدة.
- تتضمن إزاحة الصفة تطور تكيفات متباينة تقلل التنافس بين نوعين على المصادر المتاحة.

7-22 مسار التطور

إن العلاقةَ بين التنوع والتغير التطوري خطٌّ متصل بين التدرج والاتزان المنقط.

- يُعَرَّف التدرج بأنه التراكم البطيء والثابت للتغيرات على مدى مدة زمنية طويلة.
- الاتزان المنقط هو التغير السريع نسبيًّا في التنوع الذي تعقبه فترات طويلة لا يحدث فيها إلا القليل من التغير التطوري بسبب الانتخاب المسبب للاستقرار، أو الانتخاب المتذبذب.

8-22 التنوع والانقراض عبر الزمن

بشكل عام، معدل التنوع يفوق معدل الانقراض (الشكل 22-18).

- حدثت انقراضات جماعية خمس مرات في الأزمنة الغابرة نتيجة اصطدام سُيير (نجم صغير سائر) بالأرض، وبسبب تغير مناخ الأرض، وربما أحداث أخرى.
- سوف تنشئ الأنشطة الإنسانية انقراضًا جماعيًّا سادسًا.
- لم تتأثر الأنواع جميعها في أثناء الانقراضات الجماعية بالدرجة نفسها، ما يسمح بحدوث إشعاع تكيفي بين الأنواع المتبقية.
- بعد كل انقراض جماعي، تعود الأنواع للتنوع ثانية ببطء.

9-22 مستقبل التطور

تؤثر تدخلات الإنسان في البيئة في عمليات التطور.

- انخفاض حجم المجموعات السكانية بسبب التجزئة البيئية والتلوث سوف يزيد الانجراف الوراثي، ويعزل المجموعات التي كانت متصلة سابقًا. والمجموعات الصغيرة قد تتطور أو تنقرض.
- إدخال نوع غريب إلى بيئات جديدة زاد من عزل المجموعات، وقد يزيد من التنوع.
- مستودع الجينات الإنساني يصبح أكثر تجانسًا؛ لأن المجموعات العرقية المختلفة الأصل تتزاوج.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. آليات العزل قبل الزيجوتية تضم كلًّا مما يأتي باستثناء:
   أ. عقم الهجين. ب. طقوس المغازلة.
   ج. انفصال البيئات. د. تكاثر فصلي.
2. العزل التكاثري هو:
   أ. نتيجة لأفراد لا تتزاوج مع بعضها.
   ب. نوع محدد من آليات عزل بعد زيجوتية.
   ج. يتطلبه مفهوم النوع البيولوجي.
   د. لا شيء مما ذكر.
3. الضفادع الفهد من مجموعات سكانية مختلفة من النوع *Rana pipiens*:
   أ. أفراد من نوع واحد؛ لأن أحدها يشبه الآخر.
   ب. أنواع مختلفة تظهر آليات عزل قبل وبعد زيجوتية.
   ج. تزاوجت بشكل متكرر منتجة هجينًا قابلًا للحياة.
   د. متطابقة وراثيًا بسبب العزل التكاثري الفعال.
4. آليات العزل ـــــــــــــــ تتضمن التطور غير الصحيح للهجين وفشل الهجين لإدامة نفسه في الطبيعة:
   أ . قبل الزيجوتية. ب. بعد الزيجوتية.
   ج. زمنية. د . آلية.
5. المشكلات في مفهوم النوع البيولوجي تتضمن حقيقة أن:
   أ. أنواعًا عدة تتكاثر لا جنسيًّا.
   ب. آليات العزل بعد الزيجوتية تقلل من حيوية الهجين.
   ج. آليات العزل قبل الزيجوتية نادرة جدًا.
   د. كل ما ذكر.
6. توليد السلالات:
   أ. نوع من آليات العزل قبل الزيجوتية.
   ب. نوع من آليات العزل بعد الزيجوتية.
   ج. يحدث في النباتات فقط.
   د. لا شيء مما ذكر.
7. إذا كان التعزيز ضعيفًا والهجين غير كامل العقم، فإن:
   أ. التغلب على الانشقاق الوراثي بين المجموعات عن طريق تدفق الجينات ممكن.
   ب. التنوع يحدث في 100% من الوقت.
   ج. تدفق الجينات بين المجموعات سيكون مستحيلًا.
   د. التنوع سيكون أكثر احتمالًا مما لو كان الهجين عقيمًا.
8. الانتخاب الطبيعي يمكن أن:
   أ. يحسن احتمال التنوع. ب. يحسن العزل التكاثري.
   ج. يعمل ضد بقاء الهجين والتكاثر. د. كل ما ذكر.
9. التنوع مختلف الموطن:
   أ. أقل شيوعًا من التنوع متحد الموطن.
   ب. يتضمن عزلًا جغرافيًّا من نوع ما.
   ج. هو النوع الوحيد من التنوع الذي يحدث في النباتات.
   د. يتطلب تعدد المجموعة الكروموسية.
10. تنوع سمك البلطي:
    أ. إشعاع تكيفي.
    ب. بيئات جديدة وعزل جغرافي.
    ج. مجموعة ثانية من الفكوك في حنجرة السمكة.
    د. كل ما ذكر يسهم في التنوع البلطي.
11. الفرضية التي تقول: إن التطور يحدث على هيئة انفجارات، حيث كمية كبيرة من التغير التطوري يعقبها فترات من الركود هي:
    أ. الاتزان المنقط. ب. التنوع مختلف الموطن.
    ج. التدرج. د. اتزان هاردي – واينبرج.
12. التدرج والاتزان المنقط هما:
    أ. نهايتا خط متواصل لمعدل التغير التطوري عبر الزمن.
    ب. وجهتا نظر متباعدتان عن كيفية حدوث التغير التطوري كلّه.
    ج. آليتان للعزل التكاثري.
    د. لا شيء مما ذكر.
13. خلال تاريخ الحياة على الأرض:
    أ. كانت هناك أحداث انقراض جماعي.
    ب. ازداد تنوع الأنواع بشكل ثابت.
    ج. فاق معدل التنوع تمامًا معدلات الانقراض.
    د. تنوع الأنواع بقي ثابتًا نسبيًّا.
14. إزاحة الصفة:
    أ. تنشأ من خلال التنافس والانتخاب الطبيعي، ما يُحبذ انشقاقًا في استخدام المصادر.
    ب. تنشأ من خلال التنافس والانتخاب الطبيعي، ما يُحبذ الالتقاء في استخدام المصادر.
    ج. لا تشجع التنوع.
    د. انخفاض معدل التنوع في حسّون غالاباغوس.
15. التهجين بين مجموعات معزولة بشكل غير كامل:
    أ. يقود دومًا إلى تعزيز بسبب رداءة الهجين.
    ب. قد يخدم بوصفه آلية لحفظ تدفق الجينات بين المجموعات.
    ج. يحدث فقط في النباتات.
    د. لا يؤثر أبدًا في معدلات التنوع.

أسئلة تحدٍّ

1. يمكن أن يقود الانتخاب الطبيعي إلى تطور آليات العزل قبل الزيجوتية، وليس إلى تطور آليات العزل بعد الزيجوتية. اشرح؟
2. إذا لم يكن هناك إجماع مقبول على تعريف النوع، فما فائدة هذا المصطلح؟ هل ستلغى في المستقبل فكرة النوع والحاجة إليه؟
3. عُدْ إلى (الشكل 22-6) في أوروبا، يكون صائد الذباب الملون والمطوق غير متشابهين في الموطن نفسه، ولكنهما متشابهان كثيرًا عندما يختلفان في المواطن، وهو أمر منسجم مع انشقاق الصفة في التلوين. في هذه الحالة، لا يوجد تنافس على المصادر البيئية، كما في الحالات الأخرى لانشقاق الصفة. كيف يمكن أن يُفسر هذا المثال؟
4. عُدْ إلى (الشكل 22-14)، *Geospiza fuliginosa* ، *Geospiza fortis* يوجدان في الموطن نفسه على الأقل في واحدة من جزر غالاباغوس، وفي مواطن مختلفة على جزر عدة في الأرخبيل نفسه. قارن توقعاتك حول درجة التشابه الشكلي للنوعين في هاتين الحالتين؟ آخذًا في الحسبان الفرضية التي تقول: إنّ التنافس من أجل الغذاء أدى دورًا أكبر في الإشعاع التكيفي لهذه المجموعة. هل ستكون توقعاتك نفسها لزوج من أنواع الحَسون التي ليست لها درجة القرابة نفسها؟ اشرح.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™

الفصل 23

علم التصنيف التطوري وثورة النشوء والتطوّر

Systematics and the Phylogenetic Revolution

مقدّمة

تتشاطر المخلوقات جميعها الكثير من الصفات البيولوجية. فهي مكونة من خلية أو أكثر، وتنجز عمليات الأيض، وتنقل الطاقة بصورة ATP وتشفر المعلومات الوراثية في DNA. مع ذلك، فإن هناك حجمًا هائلًا من التنوع في أشكال الحياة يتراوح بين البكتيريا، والأميبات، وحتى الحيتان الزرقاء، وأشجار السكوية الجبارة. ولأجيال عدة، حاول العلماء تصنيف المخلوقات بناء على الصفات المشتركة. إن التصنيف الذي له معنى يعتمد على دراسة العلاقات التطورية بين المخلوقات. وتقود الطرق الجديدة لبناء شجرة التطور، وفيض من بيانات التتابع الجزيئي، إلى تحسين الفرضيات التطورية من أجل تفسير درجة تنوع أشكال الحياة.

موجز المفاهيم

1-23 التصنيف التطوري

- *تصف المخططات المتفرعة العلاقات التطورية.*
- *قد لا يتنبأ التشابه في الشكل بالعلاقات التطورية بشكل دقيق.*

2-23 التفرع التطوري

- *التفرع التطوري يتطلب تحديد اختلاف الصفة فيما إذا كانت سلفية أم مشتقة.*
- *تجانس التقويم والشكل يزيد تحليل التفرع التطوري تعقيدًا.*
- *تعمل طرق أخرى لنشوء الأنواع بصورة أفضل من مخطط التفرع التطوري في بعض الأوضاع.*

3-23 التصنيفان: التطوري والتقليدي

- *مفهوم النوع المعتمد على تاريخ نشوء الأنواع يهتم بالصفات المشتقة المشتركة.*
- *مفهوم النوع المعتمد على تاريخ نشوء الأنواع له عيوبه أيضًا.*

4-23 تاريخ نشوء الأنواع وعلم الأحياء المقارن

- *الصفات المتماثلة مشتقة من المصدر السلفي نفسه، أما صفات تجانس التقويم والشكل فليست كذلك.*
- *الصفات المعقدة تتطور عبر تتابع من التغيرات التطورية.*
- *يمكن استخدام طرق تاريخ نشوء النوع للتمييز بين الفرضيات المتنافسة.*
- *تاريخ نشوء النوع يفسر اختلاف الأنواع.*

5-23 تاريخ نشوء الأنواع وتطور الأمراض

- *تطور فيروس نقص المناعة الإنساني من فيروس قردي مناظر.*
- *تحليل تاريخ نشوء النوع يحدد مسار الانتشار.*
- *يمكن استخدام تاريخ نشوء النوع لتتبع تطور مرض الإيدز بين الأفراد.*

1-23 التصنيف التطوري

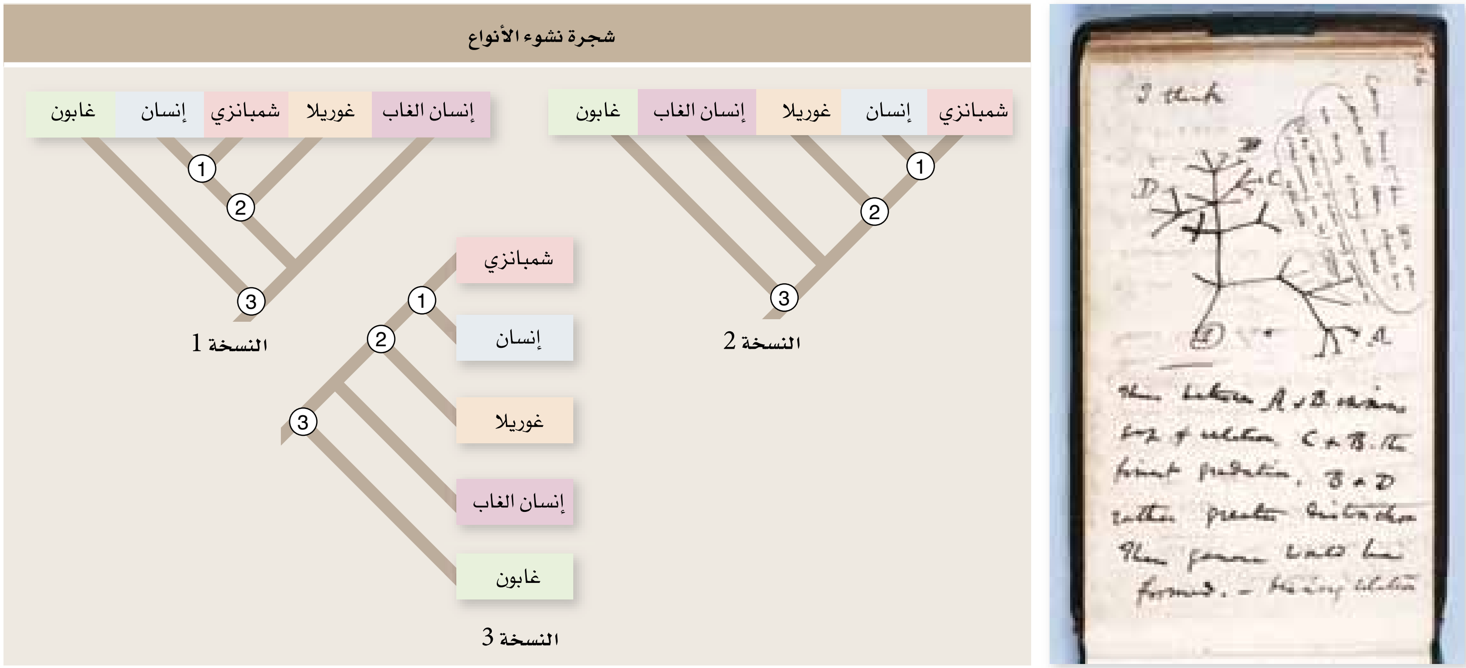
إن أهم التحديات أمام العلم الحديث، هو فهم تاريخ العلاقات بين الأسلاف، وما تحدر منها، والتي تنتج أشكال الحياة على الأرض كلها، ابتداء من المخلوقات وحيدة الخلية الأولى، وحتى المخلوقات المعقدة التي نراها حولنا اليوم. فإذا كان سجل الأحافير كاملًا، فإننا نستطيع تتبع التاريخ التطوري للأنواع، ونفحص كيفية ظهور كل منها وتكاثره، ولكننا نعرف مع ذلك مما تقدم في (الفصل الـ 21) أن هذا السجل بعيد عن الاكتمال، فعلى الرغم من أنه يجيب عن كثير من الأسئلة حول اختلاف أشكال الحياة، فإنه يترك كثيرًا دون إجابة.

نتيجة لذلك، على العلماء أن يعتمدوا على أنواع أخرى من الأدلة لوضع أفضل فرضية للعلاقات التطورية. تذكر أن نتيجة كثير من الدراسات هي فرضيات، وهي بهذه الصورة تحتاج إلى مزيد من الاختبار. فكل الفرضيات يمكن دحضها ببيانات جديدة، ما يقود إلى أفكار علمية أفضل وأدق.

تدعى إعادةُ بناء العلاقات التطورية ودراستها **التصنيفَ التطوريَّ Systematics**. وبالنظر إلى أوجه التشابه والاختلاف بين الأنواع، فإن التصنيف التطوري يستطيع أن يبني شجرة التطور، أو **تاريخ نشوء النوع Phylogeny** الذي يمثل فرضية عن أنماط العلاقات بين الأنواع.

تصف المخططات المتفرعة العلاقات التطورية

كانت رؤية داروين أن الأنواع جميعها تحدرت من سلف مشترك واحد، وأن تاريخ الحياة يمكن وصفه بشجرة متفرعة (الشكل 23-1). في رأي داروين تمثل أغصان الشجرة الأنواع الموجودة. وعند تتبع الشجرة نحو الأسفل، فإن التقاء الأغصان الصغيرة والأغصان الأكبر يعكس نمط السلف المشترك الموغل في القدم حتى الوصول إلى السلف المشترك الواحد لأشكال الحياة جميعها. إن عملية التحدر مع التحوير من السلف المشترك جعلت الأنواع جميعها مترابطة من خلال هذا التفرع، بنمط تراتبي، حيث يمكن وصف التاريخ التطوري باستخدام مخططات متفرعة، أو شجرة تاريخ نشوء الأنواع. يبين (الشكل 23-1 ب) كيف تمثل العلاقات التطورية بمخطط متفرع. فالإنسان والشمبانزي تحدرا من سلف مشترك، وكل منهما هو القريب الحميم الحي للآخر (موقع السلف المشترك مشار إليه بالعقدة ذات الرقم 1) ويشترك الإنسان والشمبانزي والغوريلا في سلف مشترك أقدم (العقدة 2) والقردة العظمية جميعها تتشاطر في سلف مشترك أبعد (العقدة 3).



أ. ب.

الشكل 23-1

تصف شجرة نشوء الأنواع العلاقات التطورية. أ. رسم من أحد دفاتر ملاحظات داروين، كتب عام، 1837 عندما كان يطور أفكاره التي قادت إلى كتاب «حول أصل الأنواع». تخيل داروين أشكال الحياة بوصفها عملية متشعبة شبيهة بالشجرة، حيث الأنواع على الأغصان الطرية، والتغير التطوري يمثل بنمط التفرع الذي تبديه الشجرة حال نموّها. ب. مثال على شجرة نشوء الأنواع. الإنسان والشمبانزي أكثر قرابة لبعضهما مما لدى الأنواع الأخرى الحية. هذا واضح؛ لأنهما يتشاركان في سلف مشترك (العقدة 1) وهو ليس سلف بقية الأنواع الأخرى. بشكل مماثل، الإنسان والشمبانزي والغوريلا أكثر قرابة لبعضهم منهم إلى إنسان الغاب؛ لأنهم يشتركون في سلف مشترك (العقدة 2)، وهو ليس سلفًا لإنسان الغاب. تمثل العقدة 3 السلف المشترك لجميع القردة. لاحظ أن هذه النسخ الثلاث من الشكل تنقل لنا المعلومات نفسها بغض النظر عن الفروق في ترتيب الأنواع أو التوجيه.

أحد مفاتيح تفسير تاريخ نشوء النوع يتم بالنظر إلى درجة حداثة اشتراك الأنواع في السلف المشترك، لا بالنظر إلى ترتيب الأنواع عند قمة الشجرة. فإذا قارنت النسخ الثلاث من تاريخ نشوء الأنواع المبينة في (الشكل 23-1 ب)، فإنك سترى العلاقات نفسها. فبغض النظر عن أماكن وضعها، يبقى الإنسان والشمبانزي أقرب لبعضهما من كل الأنواع الأخرى.

فضلًا على ذلك، حتى إن وضع الإنسان بجانب الغابون في النسخة 1 من (الشكل 23-1ب)، فإن نمط العلاقات لا يزال يدل على أن الإنسان أكثر قربًا مع الغوريلا وإنسان الغاب (أي يشترك في سلف مشترك حديث) منه مع الغابون. يمكن كذلك عرض شجرة تاريخ نشوء الأنواع على جانبها بدلًا من رسمها قائمة (النسخة 3 من الشكل 23-1ب)، فهذا الترتيب أيضًا لا يؤثر في التفسير.

قد لا يتنبأ التشابه في الشكل بالعلاقات التطورية بشكل دقيق

نستطيع أن نتنبأ أنه كلما مر زمن أكبر على انشقاق نوعين عن سلف مشترك، فإنهما سيكونان أكثر اختلافًا. لقد اعتمد التصنيف التطوري على هذا المنطق، وتم بناء شجرة تاريخ نشوء الأنواع اعتمادًا على التشابه الإجمالي. فإذا تطورت الأنواع بمعدل ثابت، فإن مقدار الانشقاق بين نوعين سيكون دليلًا على طول الزمن الذي حدث عنده الانشقاق. وهكذا، فإن تاريخ نشوء النوع اعتمادًا على درجة التشابه سيكون دقيقًا. نتيجة لذلك، نتوقع أن الشمبانزي والغوريلا أكثر قربًا لبعضهما منهما للإنسان.

ولكن كما بينا في (الفصل الـ 22)، فإن التطور قد يحدث بسرعة كبيرة أحيانًا، وببطء كبير أحيانًا أخرى. إضافة إلى ذلك، لا يكون التطور أحادي الاتجاه؛ بعض صفات الأنواع تتطور أحيانًا في اتجاه، ثم في الاتجاه المعاكس (نتيجة للانتخاب المتذبذب، انظر الفصل الـ 20). فالأنواع التي تغزو بيئات جديدة يحتمل أن تعاني ضغوطًا انتخابية جديدة، وقد تتغير بشكل كبير، أما تلك التي تبقى في بيئة أسلافها، فإنها قد تتغير قليلًا فقط. لهذا، فإن التشابه قد لا يكون أداة جيدة للتكهن بطول الزمن الذي مضى منذ أن اشترك النوعان في سلف مشترك.

هناك مشكلة أساسية أخرى؛ إن التطور قد لا يكون دائمًا انشقاقيًّا. فقد ناقشنا (في الفصل الـ 21) **التطور الالتقائي Convergent evolution** الذي به يطور نوعان الصفات نفسها باستقلال عن بعضهما. والغالب أن تتطور الأنواع التقائيًّا؛ لأنها تستخدم بيئات متماثلة تُحابى بها التكيفات المتماثلة. نتيجة لذلك، فقد ينتهي نوعان لا توجد علاقة قرابة بينهما، بأن يكونا مشابهين أحدهما للآخر أكثر من شبههما بأقاربهما. إن الانعكاس التطوري، وهو العملية التي يعود فيها نوع ما لتطوير صفات نوع سلفي، له أيضًا التأثير نفسه.

التصنيف التطوري هو دراسة العلاقات التطورية. تاريخ نشوء الأنواع، أو شجرة نشوء الأنواع، هي تمثيل بالرسم للعلاقات بين الأنواع. إن تشابه المخلوقات وحده لا يرتبط بالضرورة مع درجة القرابة؛ لأن التغير التطوري ليس ثابتًا في معدله أو اتجاهه.

23-2 التفرع التطوري

للأسباب السابقة، لم يعد معظم علماء التصنيف التطوري يبنون فرضياتهم حول تاريخ نشوء الأنواع بالاعتماد على التشابه وحده. بل إنهم يميزون بين التشابه المتوارث من السلف المشترك الأكثر حداثة للمجموعة كاملة، ويدعى **مشتق Derived**، وبين التشابه الذي ظهر قبل السلف المشترك للمجموعة، ويدعى **سلفي Ancestral**. في هذه المقاربة التي تدعى **التفرع التطوري Cladistics** تعد الصفات المشتقة المشتركة ذات قيمة في تحديد العلاقات التطورية.

التفرع التطوري يتطلب تحديد اختلاف الصفة فيما إذا كانت سلفية أو مشتقة

لكي تستخدم طريقة التفرع التطوري، يجمع العلماء أولًا بيانات عن عدد الصفات لكل الأنواع في التحليل. والصفات هنا يمكن أن تكون في أي جانب من الطراز الشكلي بما في ذلك الشكل الخارجي والوظائف والسلوك و DNA. وكما يبين الفصلان 18 و 24، فإن الثورة في علم الجينات يجب أن تزودنا قريبًا بكمية هائلة من البيانات التي تغير من قدرتها بشكل ثوري على معرفة اختلاف الصفات ودراستها.

ولكي تكون مفيدة، فإن الصفة يجب أن توجد في **حالات Character States** يمكن التفريق بينها.

فمثلًا، خذ صفة «الأسنان» في الفقريات الرهلية؛ الطيور، والزواحف، والثدييات (انظر الفصل الـ 35)، هذه الصفة لها حالتان: وجودها في معظم الثدييات والزواحف، وغيابها في الطيور وفي مجموعات أخرى قليلة كالسلاحف.

أمثلة للصفات السلفية والصفات المشتقة

إن وجود الشعر صفة مشتقة مشتركة في الثدييات (الشكل 23-2). في المقابل، فإن وجود الرئات في الثدييات صفة سلفية؛ لأنها موجودة أيضًا في البرمائيات والزواحف (ممثلة بالسلمندر والعظايا). ولهذا، يفترض أنها تطورت قبل الأصل المشترك للثدييات (انظر الشكل 23-2)، إن وجود الرئات إذن لا يدلنا على أن أنواع الثدييات هي أكثر قرابة لبعضها منها للزواحف أو البرمائيات، ولكن الصفة المشتقة المشتركة لوجود الشعر تقترح أن أنواع الثدييات تشترك في سلف واحد وُجِدَ في زمن أقرب وأحدث من السلف المشترك للثدييات والطيور.

ولكي نعود إلى المسألة المتعلقة بالإنسان والشمبانزي والغوريلا، فإن عددًا من الصفات الشكلية وتتابع DNA موجودة، وهي مشتقة، ويشترك بها الشمبانزي والإنسان، ولكن ليس الغوريلا أو القردة العظيمة الأخرى. تقترح هذه الصفات أن الشمبانزي والإنسان انشقا من السلف المشترك نفسه (انظر الشكل 23-1 ب، العقدة 1) الذي وُجِدَ في فترة أحدث من الأصل المشترك للغوريلا والشمبانزي والإنسان (العقدة 2).

تقرير الصفات السلفية والمشتقة

عندما تجمع البيانات، فإن الخطوة الأولى في تحليل التفرع التطوري هي **بلورة** هذه الصفات- أي تقرير ما إذا كانت حالات صفة معينة سلفية أم مشتقة. فلبلورة صفة «الأسنان» مثلًا، يجب أن يقرر علماء التصنيف التطوري أي حالة – الوجود أم عدمه – ظهرت في السلف المشترك الأحدث لهذه المجموعة.

عـادة، الأحافير المتوافرة لا تمثل السلف المشترك الأحدث — أو أننا لا يمكن أن نكون واثقين من ذلك. ولهذا، فإن طريقة المقارنة **بالمجموعة الخارجية Outgroup comparison** تستخدم لتخصيص درجة استقطاب الصفة. لاستخدام هذه الطريقة، يشكل النوع أو مجموعة الأنواع شديدة القرابة بالمجموعة قيد الدراسة، وليس بفرد منها — **المجموعة الخارجية Outgroup**، فعندما تظهر المجموعة قيد الدراسة حالات عدة للصفة، وتكون إحدى هذه الحالات ظاهرة في المجموعة الخارجية، فإن الحالة تعد سلفية، والحالات الأخرى تعد مشتقة. ولكن أنواع المجموعة الخارجية أيضًا تطورت من أسلافها. لذا، فإن المجموعة الخارجية لا تظهر دومًا الحالة السلفية.

إن تخصيص الاستقطاب أكثر مصداقية عندما تُظهر مجموعات عدة خارجية مختلفة حالة الصفة نفسها. وفي حالة المثال السابق، فإن الأسنان موجودة في المجموعات الخارجية الأقرب للرهليات - البرمائيات والأسماك- إضافة إلى كثير من أنواع الرهليات نفسها. نتيجة لذلك، فإن صفة وجود الأسنان في الثدييات والزواحف صفة سلفية، وغيابها في الطيور والسلاحف صفة مشتقة.

بناء مخطط التفرع التطوري

عندما يتم استقطاب الصفات جميعها وبلورتها، يستخدم علماء التصنيف هذه المعلومات لبناء **مخطط التفرع التطوري Cladogram** الذي يصف فرضية للعلاقات التطورية. فالأنواع التي تشترك في سلف مشترك، كما يشير امتلاكها لصفات مشتقة مشتركة، يقال: إنها تنتمي **للفرع أو السلالة Clade** نفسها. فالأفرع هي وحدات تطورية، وتشير إلى سلف مشترك، وإلى جميع ما ينحدر منه. الصفة المشتقة التي يشترك بها أفراد الفرع جميعهم، أو السلالة تدعى **تشابك الشكل Synapomorphy** لتلك السلالة. يبين (الشكل 23-2) أن المخطط التطوري البسيط هو مجموعة من الأفرع أو السلالات المتداخلة، يتميز كل منها بتشابك شكلي خاص به. فمثلًا، الرهليات هي فرع يعد تطور غشاء الرهل لها تشابكًا شكليًا. وضمن هذه السلالة أو الفرع تعد الثدييات سلالة، حيث الشعر هو التشابك الشكلي لها، وهكذا. تدعى الحالات السلفية **تشابهًا شكليًا Plesiomorphy**، والحالات السلفية المشتركة تدعى **اتحاد التشابه الشكلي Symplesiomrphy**، واتحاد التشابه الشكلي لا يقدم معلومات عن العلاقات حول نشوء الأنواع مقارنة بالتشابك الشكلي.

خذ مثلًا حالة الصفة «وجود الذيل» التي تظهر في: اللامبري، والقرش، والسلمندر، والزواحف، والنمور. فهل يعني هذا أن النمور أشد قرابة -وتشترك في سلف مشترك أحدث- مع العظايا والقرش أكثر من القردة والإنسان، وهما من الثدييات القريبة للنمور؟ إن الجواب بالطبع هو لا؛ لأن اتحاد التشابه الشكلي يعكس حالة للصفات، وصلت بالوراثة من سلف بعيد، وهي لا توحي بأن الأنواع التي تظهر هذه الحالة هي شديدة القرابة.

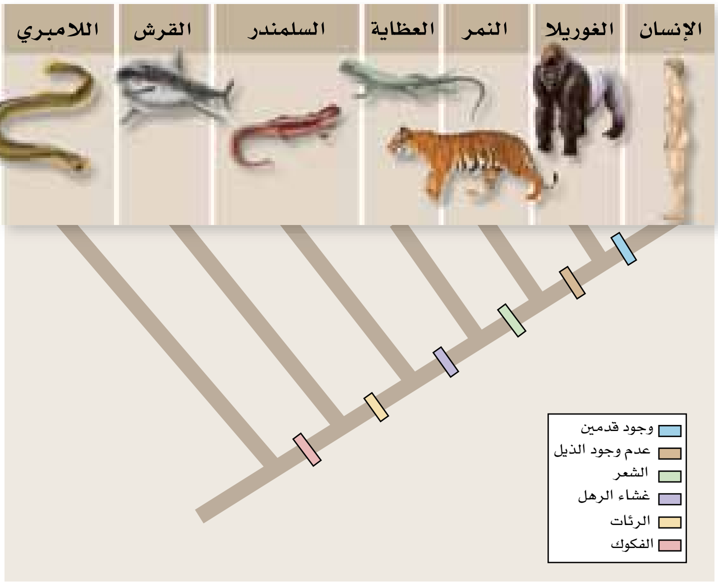
تجانس التقويم والشكل يزيد تحليل التفرع التطوري تعقيدًا

في العالم الحقيقي، نادرًا ما تكون دراسات نشوء الأنواع ببساطة الأمثلة التي سقناها. يعود السبب في ذلك إلى أنه في بعض الحالات تتطور الصفة نفسها باستقلال في أنواع عدة. وعلى الرغم من أن هذه الصفات تصنف على أنها صفات مشتقة مشتركة، فإنها تعطي إشارات خادعة لوجود علاقة تطورية حميمة. إضافة إلى ذلك، فإن الصفات المشتقة قد تفقد أحيانًا، عندما يتطور النوع ثانية ضمن الفرع إلى الحالة السلفية.

يشير مصطلح **تجانس التقويم والشكل Homoplasy** إلى حالة صفة مشتركة، لم تكن قد ورثت من سلف مشترك يظهر حالة تلك الصفة. قد ينشأ تجانس التقويم من التطور الالتقائي، أو من انعكاس التطور. فمثلًا، ليس للضفادع البالغة ذيل. وهكذا، فغياب الذيل هو تشابك شكلي يوجد ليس فقط الغوريلا

الصفات: المخلوق	الفكوك	الرئات	غشاء الرهل	الشعر	فقدان الذيل	وجود قدمين
اللامبري	0	0	0	0	0	0
القرش	1	0	0	0	0	0
السلمندر	1	1	0	0	0	0
العظاية	1	1	1	0	0	0
النمر	1	1	1	1	0	0
الغوريلا	1	1	1	1	1	0
الإنسان	1	1	1	1	1	1

أ.

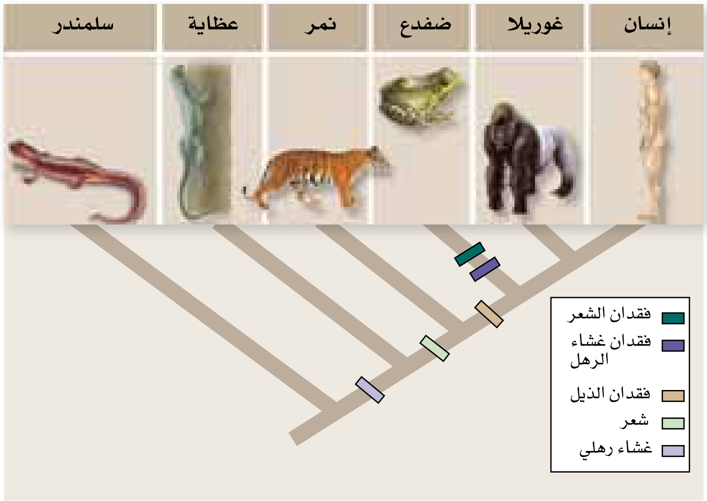


ب.

الشكل 23-2

مخطط تفرع تطوري. أ. البيانات الشكلية لمجموعة من سبع فقريات مرتبة في جدول. الرقم 1 يشير إلى امتلاك صفة مشتقة، والرقم صفر يعكس امتلاك صفة سلفية (لاحظ أن الصفة المشتقة لفقدان الذيل هي عدم وجود ذيل، وفي الصفات الأخرى جميعها، فإن غياب الصفة هي حالة صفة سلفية) **ب**. شجرة تفرع تطوري توضح العلاقات بين المخلوقات بناءً على وجود الصفات المشتقة. إن الصفات المشتقة بين نقاط تفرع المخطط تتشاطرها المخلوقات جميعها فوق نقطة التفرع، وهي ليست موجودة في أي من تلك التي تحتها. المجموعة الخارجية (في هذه الحالة اللامبري) لا تمتلك أيًّا من الصفات المشتقة.

أ.



ب.

الشكل 23-3

مبدأ التقتير، والاقتصاد، وتجانس الأشكال. أ. إن وضع الضفادع بوصفها قريبًا حميمًا للسلمندرات يتطلب أن فقدان الذيل قد تطور مرتين، وهذا مثال لتجانس الأشكال. ب. إذا كانت الضفادع قريبًا حميمًا للغوريلا والإنسان، فإن فقدان الذيل تطور مرة واحدة فقط. مع ذلك، يتطلب هذا الترتيب تغيرين تطوريين إضافيين. فالضفادع يجب أن تكون قد فقدت غشاء الرهل والشعر (البديل لذلك هو أن الشعر قد تطور بشكل مستقل في النمور وفي سلالات الإنسان والغوريلا، هذا التفسير يتطلب حدوث تغيرين تطوريين في صفة الشعر، كما هو التفسير المبين في الشكل، الذي تطور به الشعر مرة واحدة، ثم فقد بعد ذلك في الضفادع)، وبناء على مبدأ التقتير والاقتصاد، فإننا نحبذ المخطط التفرعي الذي يتطلب العدد الأقل من التغيرات التطورية، وهو في هذه الحالة المخطط التطوري في (أ) الذي يتطلب أربعة تغيرات، في حين يتطلب المخطط (ب) خمسة. وهكذا، فإن (أ) يعدّ الفرضية المفضلة للعلاقات التطورية.

والإنسان، وإنما الضفادع أيضًا. مع ذلك، فإن الضفادع ليس لديها غشاء رهلي أو شعر، وكلتاهما صفة تشابك شكلي للسلالات التي تضم الغوريلا والإنسان.

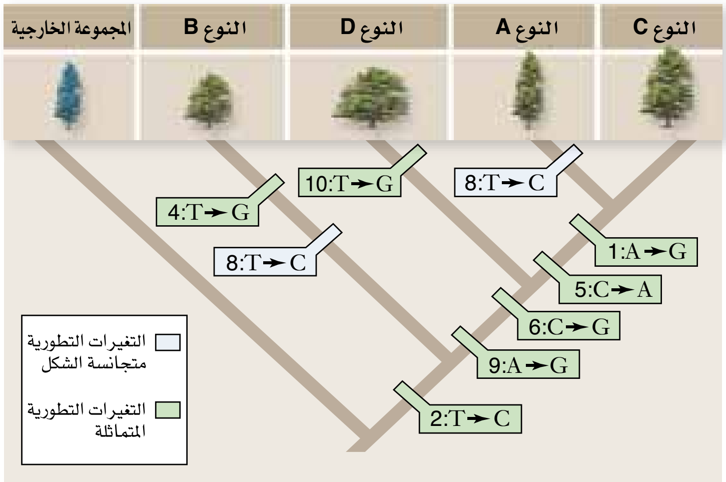
في حالات كهذه، وعندما يكون هناك تضارب في الصفات، يلجأ العلماء إلى **مبدأ التقتير أو الاقتصاد Principle of parsimony** الذي يحابي الفرضية التي تتطلب أقل عدد من الافتراضات.

نتيجة لذلك، فإن شجرة نشوء الأنواع التي تتطلب أقل عدد من الأحداث التطورية تعدُّ الفرضية الأفضل للعلاقات التطورية (الشكل 23-3). ففي المثال الذي ذكر توًّا يفضل أن تجمع الضفادع مع السلمندرات؛ لأن ذلك يتطلب فقط حالة واحدة من تجانس التقويم (الأصول المتعددة لغياب الذيل)، في حين تتطلب شجرة التطور التي تضع الضفادع في قرابة شديدة بالإنسان والغوريلا حدثين تطوريين من تجانس الشكل (فقد الأغشية الرهلية والشعر في الضفدع).

تتضمن الأمثلة التي قدمناها حتى الآن جميعها صفات شكلية، لكن علماء التصنيف يستخدمون بشكل متزايد بيانات من تتابع DNA لبناء شجرة نشوء الأنواع. في التفرع التطوري، تحلل بيانات التتابع بالطريقة نفسها كأي نوع آخر من البيانات. يجري استقطاب حالات الصفات وبلورتها بالعودة إلى التتابع في مجموعة خارجية، ثم يبنى مخطط التفرع التطوري الذي يحتمل المقدار الأدنى المطلوب من تطور الصفات (الشكل 23-4).

الموقع	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
النوع A	G	C	A	T	A	G	G	C	G	T
النوع B	A	C	A	G	C	C	G	C	A	T
النوع C	G	C	A	T	A	G	G	T	G	T
النوع D	A	C	A	T	C	G	G	T	G	G
المجموعة الخارجية	A	T	A	T	C	C	G	T	A	T

(تتابع DNA)



الشكل 23-4

تحليل التفرع التطوري لبيانات تتابع DNA. تحلل بيانات التتابع كما تحلل أي بيانات أخرى. إن التفسير الذي يفترض أقل قدر من الافتراضات حول بيانات تتابع DNA، يتطلب ثمانية تغيرات تطورية. كل من هذه التغيرات مشار إليه على شجرة النشوء. إن التغير في الموقع 8 هو تجانس في الشكل. النوع A، B تطورا بشكل مستقل من القاعدة ثايمين إلى القاعدة سايتوسين في هذا الموقع.

تعمل طرق أخرى لنشوء الأنواع بصورة أفضل من مخطط التفرع التطوري في بعض الأوضاع

إذا تطورت الصفات من حالة إلى أخرى بمعدل بطيء مقارنة بتكرار أحداث التنوع، فإن مبدأ التقتير والاقتصاد يعمل جيدًا في إعادة بناء العلاقات التطورية. في مثل هذه الأوضاع يكون الافتراض الذي يعتمد عليه المبدأ- افتراض أن التشابه المشتق المشترك هو مؤشر لوجود سلف مشترك حديث- يكون صحيحًا عادة. في السنوات الحديثة، أدرك علماء التطور أن بعض الصفات تطورت بسرعة كبيرة لدرجة أن مبدأ التقتير قد يقود إلى فهم غير صحيح.

المعدلات السريعة للتغير التطوري وتجانس التقويم والشكل

إحدى الحالات المثيرة للاهتمام بشكل خاص هي المعدل الذي تتطور به بعض أجزاء DNA والمحتوى الوراثي. فكما ناقشنا في (الفصل الـ 18)، تبدو بعض قطع DNA ليست ذات وظيفة. نتيجة لذلك، فإن الطفرات التي تحدث في هذه الأجزاء لا يحذفها الانتخاب الطبيعي. ولهذا، فإن معدل تطور حالات صفة جديدة يمكن أن يكون مرتفعًا جدًا في هذه المناطق نتيجة للانجراف الوراثي.

فضلًا على ذلك، ولأن هناك أربع حالات محتملة للصفة فقط لأي قاعدة في النيوكليوتايد (A، C، G، T)، فإن هناك احتمالًا مرتفعًا لأي نوعين أن يطورا حالة الصفة المشتقة نفسها عند وضع أي قاعدة معينة. فإذا ساد مثل هذا التجانس في التقويم والشكل في مجموعة بيانات الصفة، فإن افتراضات مبدأ التقتير والاقتصاد لم تراعَ. ونتيجة لذلك، فإن شجرة التطور للنوع التي استنتجت باستخدام هذه الطريقة يحتمل ألّا تكون دقيقة.

استقصاء

لماذا تسبب المعدلات المرتفعة للتغير التطوري والعدد المحدود لحالات الصفات مشكلات للتحليل المعتمد على مبدأ التقتير أو الاقتصاد؟

المقاربة الإحصائية

لهذا السبب، بدأ علماء التصنيف في السنوات الحديثة باختبار طرق أخرى تعتمد على التحليل الإحصائي، مثل الاحتمالية القصوى لاستنتاج شجرة نشوء الأنواع. تبدأ هذه الطرق بافتراض المعدل الذي تتطور به الصفات، ثم مواءمة البيانات لهذه النماذج لاشتقاق شجرة التطور التي تتوافق بأفضل صورة مع هذه الافتراضات.

إحدى فوائد هذه الطرق هي إمكانية استخدام افتراضات مختلفة لمعدل التطور للصفات المختلفة. فإذا كانت بعض صفات DNA تتطور ببطء أكبر من أجزاء أخرى من DNA مثلًا- لأنها تعاني ضغطًا بسبب الانتخاب الطبيعي- فإن الطرق يمكن أن تستخدم نماذج مختلفة من التطور للصفات المختلفة. إن هذه المقاربة تعد أكثر فعالية من مبدأ التقتير والاقتصاد في معالجة تجانس التقويم والشكل، عندما يكون معدل التغير التطوري مرتفعًا.

الساعة الجزيئية *The molecular clock*

بشكل عام، تشير مخططات التفرع التطوري كذلك المبين في (الشكل23- 2) إلى ترتيب أحداث التفرع التطوري فقط، فهي لا تحتوي معلومات عن توقيت هذه الأحداث. في بعض الحالات، يمكن توقيت أحداث التفرع بالرجوع إلى المتحجرات، أو إلى بضعة افتراضات حول المعدل الذي تتغير به الصفات. إحدى الطرق الأوسع استخدامًا والأكثر إثارة للجدل هي الساعة الجزيئية التي تنص على أنَّ المعدلَ الذي يتطور به جزيء ما ثابتٌ عبر الزمن.

في هذا النموذج، يمكن استخدام الانشقاق في DNA لحساب الأوقات التي حدث بها التشعب. لإجراء هذه التقديرات، يجب تقدير زمن واحد أو أكثر من هذه الانشقاقات بشكل موثق. فمثلًا، قد يشير سجل الأحافير إلى أن سلالتين انشقتا من أصل مشترك في وقت محدد. وبالتناوب، فقد يقدر زمن انشقاق سلالتين من الأحداث الجيولوجية التي يحتمل أنها قادت إلى ذلك الانشقاق كظهور جبلٍ مثلًا يفصل هاتين السلالتين الآن. بتوافر هذه المعلومات، يمكن أن يقسم مقدار الانشقاق على طول الوقت الذي يفصل السلالتين، ما يعطي تقديرًا لمعدل انشقاق DNA في وحدة الزمن (عادة لكل مليون سنة). وبافتراض وجود ساعة جزيئية، فإن هذا المعدل يمكن استخدامه لمعرفة تاريخ أحداث الانشقاق في مخطط التفرع التطوري.

وعلى الرغم من أن الساعة الجزيئية تبدو واقعية في بعض الحالات، فإنه في حالات عدة أخرى أشارت البيانات إلى أن معدل التطور لم يكن ثابتًا عبر الزمن عند جميع أفرع شجرة التطور. ولهذا السبب، يجب معالجة التواريخ التطورية المشتقة من البيانات الجزيئية بحذر شديد. وقد أمكن حديثًا تطوير طرق لتاريخ الأحداث التطورية دون افتراض أن التطور الجزيئي شبيه بالساعة. وتعطي هذه الطرق أملًا كبيرًا في تزويدنا بتقديرات أكثر مصداقية لتوقيت التطور.

في تحليل التفرع التطوري، يتم تمييز حالات الصفات المشتقة من حالات الصفات السلفية وتجمع الأنواع بناء على حالات الصفات المشتقة المشتركة. كل المخلوقات المتحدرة من سلف مشترك توصف بأنها تنتمي للسلالة أو الفرع نفسه. تجانس التقويم والشكل، وهو حالات الصفات المشتركة نتيجة للتطور الالتقائي أو الانعكاس التطوري، قد يعطي صورة زائفة للعلاقات. هناك طرق أخرى لديها ميزات أفضل من تحليل التفرع التطوري عندما لا تتحقق الافتراضات حول معدلات التطور.

3-23 التصنيفان: التطوري والتقليدي

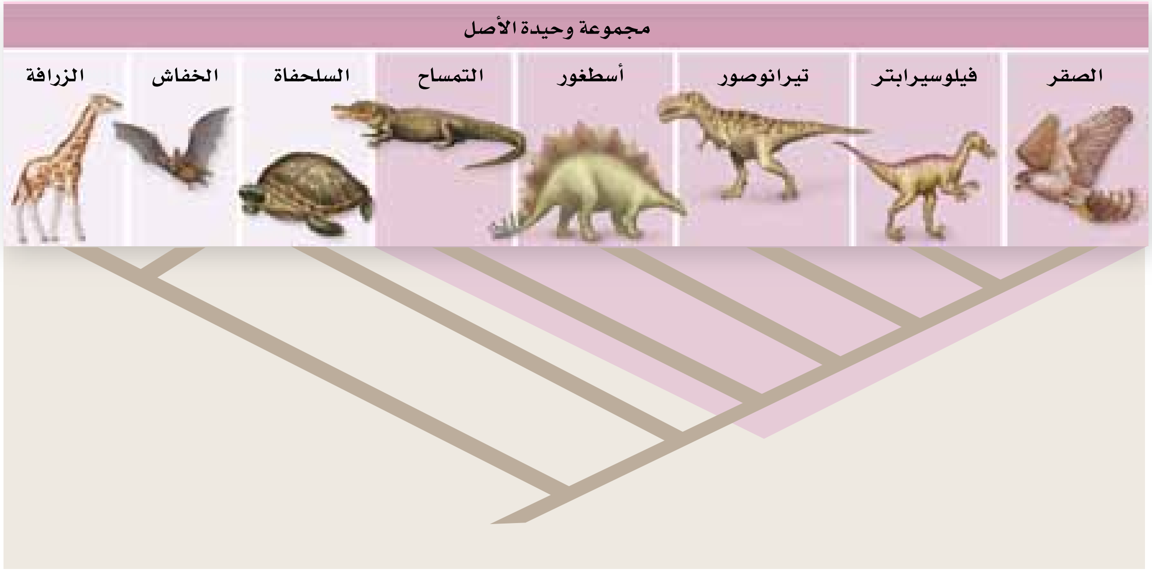
بينما يعد التصنيف التطوري إعادة بناء ودراسة للعلاقات التطورية، فإن **التصنيف Classification** يشير إلى كيفية وضع النوع والمجموعات الأعلى -الجنس والعائلة والطائفة، وغيرها- في ترتيبها التصنيفي (وهو موضوع سنناقشه بتفصيل أكبر في الفصل الـ 26).

إن التصنيفين التطوري والتقليدي لا يتطابقان دومًا، ولفهم السبب، نحتاج إلى الأخذ في الحسبان كيف يتم وضع الأنواع في مجموعات بناء على علاقاتها النشوئية. فالمجموعة **وحيدة الأصل Monophyletic** تضم السلف المشترك الأحدث للمجموعة وكل ما تحدر منه. وبحسب التعريف، فإن الفرع أو السلالة هو مجموعة وحيدة الأصل. المجموعة **متوازية الأصل Paraphyletic** تضم السلف المشترك الأحدث، ولكن ليس جميع ما تحدر منه، أما المجموعة **متعددة الأصول Polyphyletic** فلا تضم السلف المشترك الأحدث لكل الأفراد في المجموعة (الشكل 23-5).

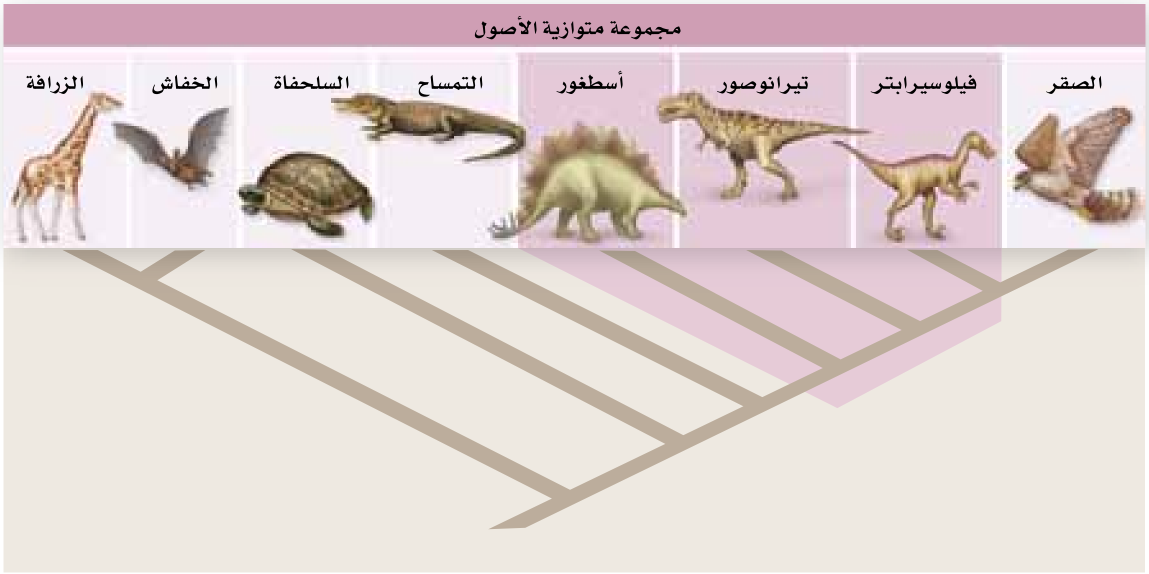
يعتمد التصنيف التراتبي على الصفات المشتركة، وهو بصورة مثالية يجب أن يعكس العلاقات التطورية. إن مجموعات التصنيف التقليدية لا تتلاءم دومًا بصورة جيدة مع الفهم الجديد للعلاقات النشوئية. فمثلًا، وضعت الطيور تاريخيًّا في طائفة الطيور، ووضعت الديناصورات بوصفها جزءًا من طائفة الزواحف. لكن التقدم

الشكل 23–5

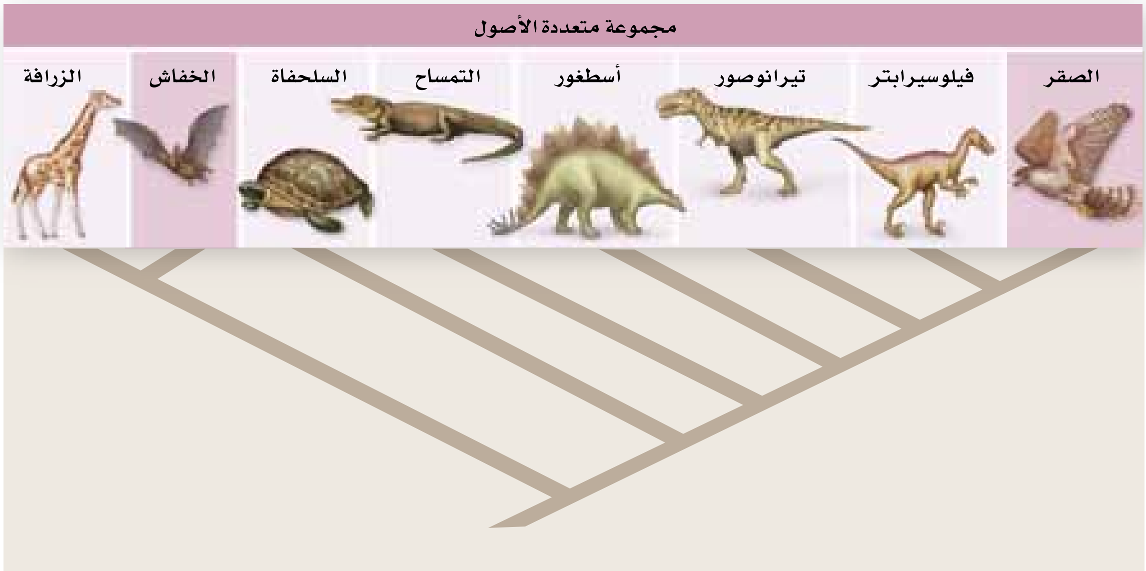
المجموعات وحيدة الأصل، ومتوازية الأصول، ومتعددة الأصول. أ. تتألف المجموعة وحيدة الأصل من السلف المشترك الأحدث، وكل ما تحدر عنه. فمثلًا، أعطي الاسم «آركوصور» للمجموعة وحيدة الأصل التي تضم: التمساح، والأسطغور، والتيرانوصور، والفيلوسيرابتر، والصقر. ب. تتألف المجموعة متوازية الأصول؛ من السلف المشترك الأحدث، وبعض ما تحدر منه. فمثلًا، بعض علماء التصنيف وليس جميعهم يطلقون اسم الديناصورات على المجموعة متوازية الأصول التي تضم الأسطغور، والتيرانوصور، والفيلوسيرابتر. هذه المجموعة متوازية الأصول؛ لأن واحدًا من أحفاد السلف المشترك الأحدث لهذه الأنواع، وهو الطائر، ليس داخلًا في هذه المجموعة. بعض علماء التصنيف يدخلون الطيور ضمن الديناصورات؛ لأن التيرانوصور والفيلوسيرابتر هما أشد قرابة بالطيور منهما بالديناصورات. جـ. لا تحتوي المجموعة متعددة الأصول السلف المشترك الأحدث للمجموعة، فمثلًا يمكن تصنيف الطيور والخفاش في المجموعة نفسها؛ لأن لهما شكلًا، وملامح تشريحية، وبيئات متشابهة. لكن تشابههما يعكس تطورًا التقائيًا، وليس سلفًا مشتركًا.



أ.



ب.



جـ.

الحديث في علم نشوء الأنواع يبين بوضوح أن الطيور اشتقت من الديناصورات، وأن السلف المشترك الأخير لكل الطيور والديناصورات هو ديناصور آكل للحوم (انظر الشكل 23-5).

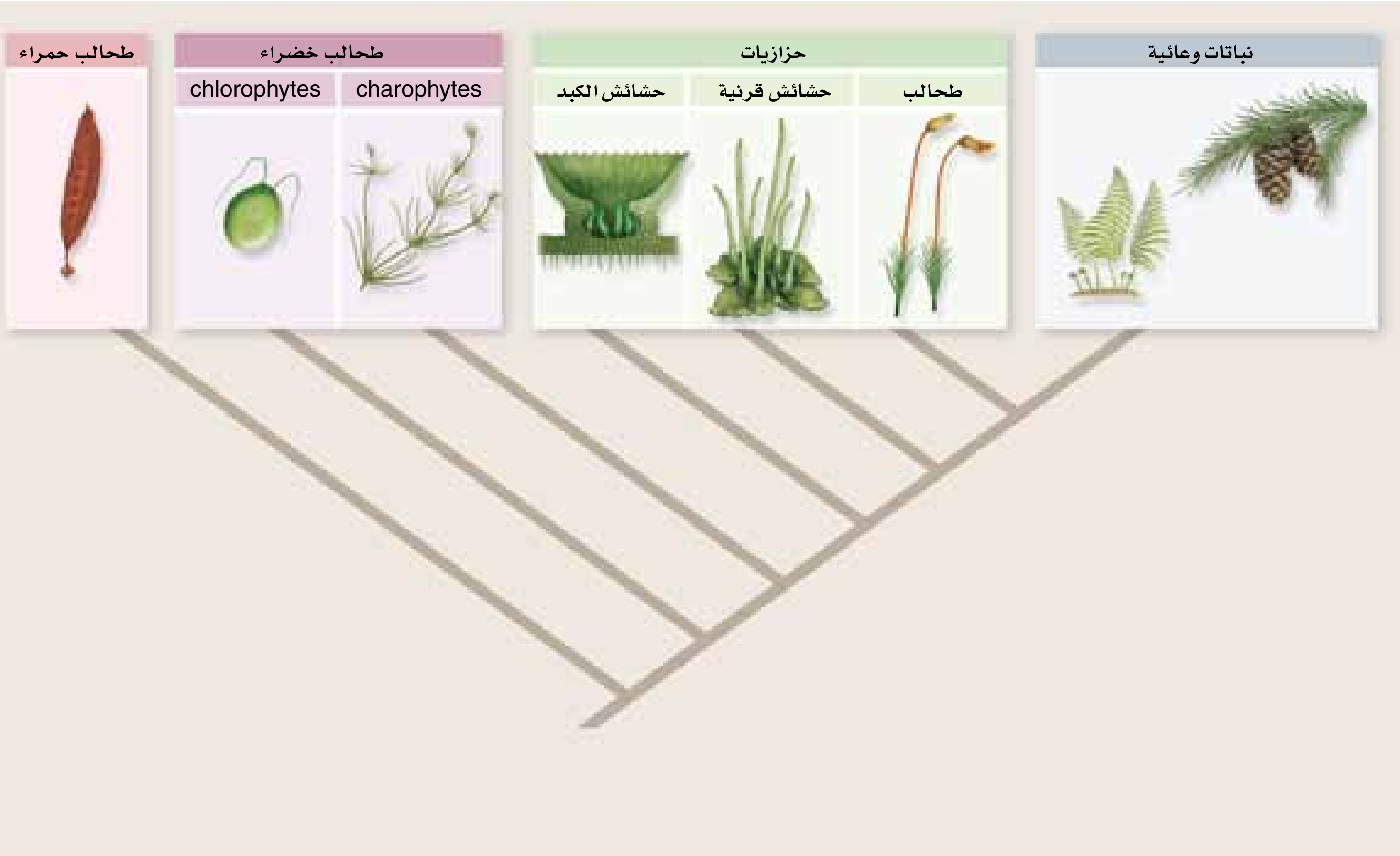
إن وجود مجموعتين وحيدتي الأصل منفصلتين، واحدة للطيور والأخرى للزواحف (بما في ذلك الديناصورات، والتماسيح، إضافة إلى العظايا، والأفاعي، والسلاحف) أمر غير ممكن بناء على شجرة نشوء الأنواع. وحيث إن مصطلحي الطيور والزواحف شائعان ومعروفان لدى الجميع، فإن الإشارة فجأة للطيور على أنها نوع من الديناصورات، ومن ثم من الزواحف يبدو أمرًا صعبًا لدى بعضهم. ومع ذلك، فإن علماء الأحياء يشيرون بصورة متزايدة إلى الطيور على أنها نوع من الديناصورات، ومن ثم من الزواحف.

إن أوضاعًا كهذه مألوفة. وهناك مثال آخر يتعلق بتصنيف النباتات. يمكن تمييز ثلاث مجموعات رئيسة بصورة تقليدية: الطحالب الخضراء، والحزازيات، والنباتات الوعائية (الشكل 23-6). ومع ذلك، فإن الأبحاث الحديثة تشير إلى أن الطحالب الخضراء والحزازيات ليستا مجموعات وحيدة الأصل. بل وجد أن بعض مجموعات الحزازيات أشد قربًا إلى النباتات الوعائية منها لبعض الحزازيات الأخرى، وأن بعض الطحالب الخضراء أشد قربًا للحزازيات وللنباتات الوعائية منها لبعض الطحالب الخضراء الأخرى. ولهذا، فإن علماء التصنيف التطوري لم يعودوا يرون الطحالب الخضراء أو الحزازيات على أنهما مجموعات تطورية، وأن نظام التصنيف قد تم تغييره ليعكس العلاقات التطورية.

مفهوم النوع المعتمد على تاريخ نشوء الأنواع يهتم بالصفات المشتقة المشتركة

في الفصل السابق، قرأت عددًا من الأفكار المختلفة المتعلقة بكيفية تحديد ما إذا كانت مجموعتان تنتميان للنوع نفسه. يعرف مفهوم النوع البيولوجي الأنواع على أنها مجموعات من السكان قادرة على التزاوج فيما بينها، وهي معزولة تكاثريًا عن مجموعات أخرى. في السنوات الأخيرة، تطور منظور يعتمد على تاريخ النشوء، وطبق على مسألة مفاهيم النوع. إن المدافعين عن مفهوم النوع المعتمد على تاريخ النشوء يقترحون أن مصطلح النوع يجب أن يطبق على مجموعات تطورت باستقلال عن مجموعات سكانية أخرى. فضلًا على ذلك، فهم يقترحون أن تحليل تاريخ النشوء هو الطريقة لتحديد هوية الأنواع. بهذه الطريقة، يكون النوع مجموعة سكانية أو مجموعات عدة تتميز بوجود صفة واحدة أو أكثر من الصفات المشتقة المشتركة.

إن هذه المقاربة تحل مشكلتين من مشكلات مفهوم النوع البيولوجي، ناقشناهما في (الفصل الـ 22): الأولى، أن مفهوم النوع البيولوجي لا يمكن تطبيقه على المجموعات السكانية مختلفة الموطن؛ لأن العلماء لا يستطيعون تقرير ما إذا كان أفراد المجموعات قادرين على التزاوج فيما بينهم، وإنتاج نسل خصب إذا ما التقوا معًا. ويحل مفهوم النوع المعتمد على تاريخ النشوء هذه المشكلة؛ فبدلًا من محاولة التكهن بما سيحدث في المستقبل لو التقت المجموعات السكانية مختلفة الموطن،



الشكل 23-6

تغير المعلومات عن تاريخ نشوء الأنواع من تصنيف النبات. يشمل التصنيف التقليدي مجموعتين، ندرك الآن أنهما ليستا وحيدتي الأصل: الطحالب الخضراء والحزازيات. لهذا السبب، فإن علماء التصنيف التطوري للنبات طوروا تصنيفًا جديدًا للنباتات لا يتضمن هاتين المجموعتين (موصوف في الفصل الـ 30).

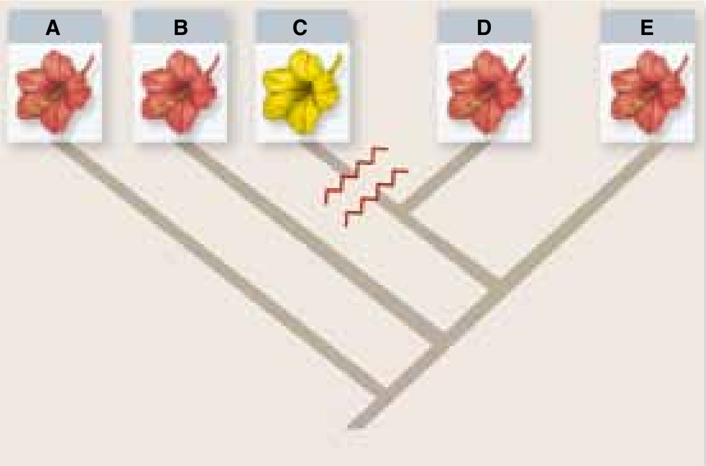
ينظر هذا المفهوم إلى الماضي ليقرر ما إذا كانت المجموعة (أو مجموعات عدة) قد تطورت باستقلال مدة طويلة وكافية لتطوير صفاتها المشتقة الخاصة بها. والثانية، أن مفهوم النوع المعتمد على تاريخ النشوء يمكن تطبيقه بالتساوي على الأنواع الجنسية واللاجنسية التكاثر مقارنة بمفهوم النوع البيولوجي الذي يعالج الأشكال الجنسية فقط.

مفهوم النوع المعتمد على تاريخ النشوء له عيوبه أيضًا

هذا المفهوم مثير للجدل أيضًا لأسباب عدة: الأول، يؤكد بعض النقاد أنه سيقود إلى الاعتراف بأن أي مجموعة سكانية متمايزة قليلًا ستشكل نوعًا متميزًا. ففي ميسوري مثلًا، تتوزع فسح من بقع الأرض المفتوحة الشبيهة بالصحراء خلال كامل الولاية. تحتوي هذه الفسح أنواعًا محبة للدفء من النباتات والحيوانات التي لا توجد في الغابات التي تفصل هذه الفسح. وقد عزلت هذه الفسح عن بعضها منذ آلاف عدة من السنوات، ما يعطي وقتًا كافيًا للمجموعات في هذه الفسح أن تطور فروقا في الأجزاء سريعة التطور في محتواها الجيني. فهل يعني هذا أن مئات، بل آلاف الفسح في ميسوري ستحتوي أنواعها الخاصة بها من العظايا والنطاط والعقارب، يجادل بعض العلماء بأنه إذا طبق مفهوم النوع المعتمد على تاريخ النشوء بمداه المنطقي، فإن هذا ما سيحصل فعلًا.

السبب الثاني، أن الأنواع قد لا تكون دومًا وحيدة الأصل، خلافًا لبعض أشكال تعريف النوع المعتمد على تاريخ النشوء. خذ مثلًا نوعًا مكونًا من خمس مجموعات ذات علاقات تطورية كتلك الموضحة في (الشكل 23-7). افترض أن المجموعة C أصبحت معزولة، وطورت فروقًا تؤهلها لأن تصبح نوعًا بأي مفهوم (مثلًا، معزولة تكاثريًّا، متمايزة بيئيًّا). إن هذا التميز يعني أن المجموعات المتبقية التي قد لا تزال قادرة على تبادل الجينات، ستصبح متوازية الأصل بدلًا من وحيدة الأصل. ويحتمل أن تحدث هذه الأوضاع بصورة متكررة في العالم الطبيعي.

إن مفاهيم النوع المعتمد على تاريخ النشوء، التي يوجد منها تشكيلات عدة هي متزايدة الاستعمال، ولكنها مثيرة للمتاعب للأسباب التي ناقشناها توًّا. ويحاول علماء الأحياء التطوري إيجاد طرق للتوفيق بين المنظور التاريخي لهذا المفهوم والمنظور الموجه لمفهوم النوع البيولوجي ومفاهيم أخرى للنوع.



الشكل 23-7

توازي الأصول ومفهوم النوع المعتمد على تاريخ النشوء. المجموعات الخمس كانت في الأصل أفرادًا للنوع نفسه، وكانت علاقاتها التاريخية كما هو مشار إليه في مخطط التفرع. تطورت المجموعة C بعد ذلك بطريقة لتصبح متمايزة بيئيًّا وتكاثريًّا بشكل كبير عن بقية المجموعات. وبحسب مفهوم أي نوع، فإن هذه المجموعة مؤهلة لكي تصبح نوعًا مختلفًا. المجموعات المتبقية الأربع لا تشكل سلالة؛ فأصولها متوازية؛ لأن المجموعة C أزيلت ووضعت في نوع مختلف. وعلى الرغم من أن مفهوم النوع المعتمد على تاريخ النشوء لا يعترف بالأنواع متوازية الأصول، فإن هذا ما يحدث كثيرًا في الطبيعة.

يتعارض أحيانًا التصنيفان التطوري والتقليدي عندما تصبح المعلومات عن العلاقات التطورية متوافرة.

يؤكد مفهوم النوع المعتمد على تاريخ النشوء على امتلاك الصفات المشتقة المشتركة، مقارنة بمفهوم النوع البيولوجي الذي يهتم بالعزل التكاثري. يحل مفهوم النوع المعتمد على تاريخ النشوء بعض مشكلات مفهوم النوع البيولوجي، ولكن له مصاعبه الخاصة به.

4-23 تاريخ نشوء الأنواع وعلم الأحياء المقارن

لا تزودنا شجرة تطور الأنواع بمعلومات عن العلاقات التطورية بين الأنواع فحسب، بل لا يمكن الاستغناء عنها من أجل فهم كيفية حدوث التطور. وبفحصنا لتوزيع الصفات بين الأنواع من القرائن حول العلاقات التطورية، يمكن فهم الكثير عن كيفية حدوث التطور وسببه. بهذه الطريقة، فإن شجرة تطور الأنواع تشكل أساسًا لكل علم الأحياء التطوري.

الصفات المتماثلة مشتقة من المصدر السلفي نفسه أما صفات تجانس التقويم والشكل فليست كذلك.

في (الفصل الـ 21)، أشرنا إلى **التراكيب المتماثلة** بأنها تلك المشتقة من جزء الجسم نفسه في السلف المشترك. وعليه، فإن زعنفة الدلفين، ورجل الحصان متماثلتان؛ لأنهما مشتقتان من العظام نفسها في السلف الفقري. في المقابل، فإن أجنحة كل من الطيور والرعاش هي تراكيب متجانسة الشكل؛ لأنها مشتقة من تراكيب سلفية مختلفة. يمكن أن يساعد تحليل تاريخ النشوء على تحديد أي التراكيب متماثلة وأيها متجانس الشكل.

الرعاية الأبوية المتماثلة في الديناصورات والتماسيح والطيور

كشفت سجلات الأحافير الحديثة عن كثير من أنواع الديناصور كانت تظهر رعاية أبوية لصغارها. فقد كانت تحضن البيض الموضوع في الأعشاش، وتهتم بالصغار النامية التي لم تكن قادرة على الدفاع عن نفسها. وقد بينت المتحجرات الحديثة أن الديناصورات كانت تجلس في أعشاشها بالوضع نفسه الذي تجلس به الطيور اليوم (الشكل 23-8أ)، في البداية وُصفت هذه الاكتشافات بأنها مدهشة وغير متوقعة، فالديناصورات طورت سلوكًا بشكل مستقل مماثلًا للمخلوقات الحديثة. لكن فحص تاريخ نشوء أوضاع الديناصور (انظر الشكل 23-5) يبين

ب.

أ.

الشكل 23-8

الرعاية الأبوية في الديناصورات والتماسيح.
أ. ديناصور متحجر يحضن بيوضه. هذا المتحجر المدهش يبين أن الديناصور يجلس على بيوضه في العش، كما تفعل الدجاجة اليوم. فهو لا يحضن العش فقط بل يظللها بأطرافه الأمامية أيضًا. ب. التمساح مبديًا رعاية أبوية. تبني إناث التمساح أعشاشًا، وتبقى بقربها لحراستها، في حين تتطور البيوض. وعندما تصبح البيوض على وشك الفقس، تبدأ صغار التماسيح بإصدار صوت، حيث تستجيب الأنثى بالحفر لإخراج البيوض، وحمل الصغار نحو الماء.

أنها شديدة القرابة بمجموعتين من الحيوانات الحية: التماسيح والطيور، التي يظهر كل منها رعاية أبوية (الشكل 23-8ب).

وهكذا يبدو محتملًا أن التماسيح والديناصورات والطيور لم تتطور بشكل التقائي من أسلاف مختلفة لم تكن تظهر رعاية أبوية، بل إن السلوك كان متماثلًا ورثته كل من تلك المجموعات من سلفها المشترك الذي كان يرعى صغاره.

الالتقاء في تجانس الشكل: الأسنان المسيفة وأنابيب التوصيل في النبات

في حالات أخرى، يشير تحليل نشوء الأنواع إلى أن الصفات المتشابهة تطورت باستقلال في السلالات المختلفة. إن هذا التطور الالتقائي من مصادر سلفية مختلفة يشير إلى أن هذه الصفات تمثل تجانسًا في الشكل. مثال على ذلك، يبين سجل الأحافير أن أنياب الكلاب الطويلة جدًا (أسنان مسيفة) توجد في مجموعات مختلفة من الثدييات آكلة اللحوم المنقرضة. وعلى الرغم من أن كيفية استعمال هذه الأسنان موضع جدل، فإن آكلات اللحوم مسيفة الأسنان جميعها كانت لها نِسَبُ أجزاء جسم شبيهة بما للقطط، ما يشير إلى أن هذه الأنواع المختلفة من آكلات اللحوم تطورت جميعها إلى نمط حياة افتراسي متماثل. إن فحص حالات صفة الأسنان المسيفة في سياق نشوء الأنواع يكشف أنها تطورت على الأرجح بشكل مستقل ثلاث مرات (الشكل 23-9).

تزودنا أنابيب التوصيل في النباتات بمثال مشابه. فالنباتات الوعائية، وهي مجموعة كبيرة من نباتات اليابسة (سنناقشها في الفصل الـ 30) تنقل نواتج البناء الضوئي والهرمونات والجزيئات الأخرى مسافات طويلة عبر خلايا أنبوبية متطاولة ذات جدر مثقبة عند نهاياتها. وهذه التراكيب تتكدس فوق بعضها طوليًّا لإنشاء قناة تدعى الأنبوب الغربالي. تيسر الأنابيب الغربالية النقل مسافات طويلة، وهذا أمر مهم لبقاء النباتات الطويلة على اليابسة.

تحتوي معظم الطحالب البنية بما في ذلك عشب البحر عناصر غربالية (انظر الشكل 23-10 لمقارنة الصفائح الغربالية في الطحالب البنية ومغطاة البذور) تساعد على النقل السريع للمواد. إن نباتات اليابسة والطحالب البنية متباعدة القرابة (انظر الشكل 23-10) إذ إن آخر سلف مشترك لهما كان مخلوقًا وحيد الخلية، لم يتمكن من امتلاك نظام نقل متعدد الخلايا. يشير هذا إلى أن التماثلَ الوظيفي والتركيبي في العناصر الغربالية في هذه المجموعات النباتية مثالٌ على التطور الالتقائي.

الصفات المعقدة تتطور عبر تتابع من التغيرات التطورية

لا تتطور معظم الصفات المعقدة بشكلها الكامل في خطوة واحدة، بل في الأغلب تبنى خطوة فخطوة في سلسلة من التحولات التطورية. ويساعد تحليل نشوء الأنواع على اكتشاف هذا التسلسل التطوري.

تشكل طيور الوقت الحاضر بأجنحتها، وريشها، وعظامها الخفيفة، وعظام صدرها آلات للطيران رائعة التكيف. وتمكننا اكتشافات المتحجرات في السنوات الحديثة من إعادة بناء تطور هذه الصفات. فعندما ترتب المتحجرات بحسب تحليل نشوء الأنواع، يصبح من الواضح أن الصفات المميزة للطيور الحية لم تتطور في الوقت نفسه. ويبين (الشكل 23-11) كيف تطورت الخصائص المهمة للطيران بصورة تعاقبية ربما على مدة طويلة من الزمن في أسلاف الطيور الحديثة.

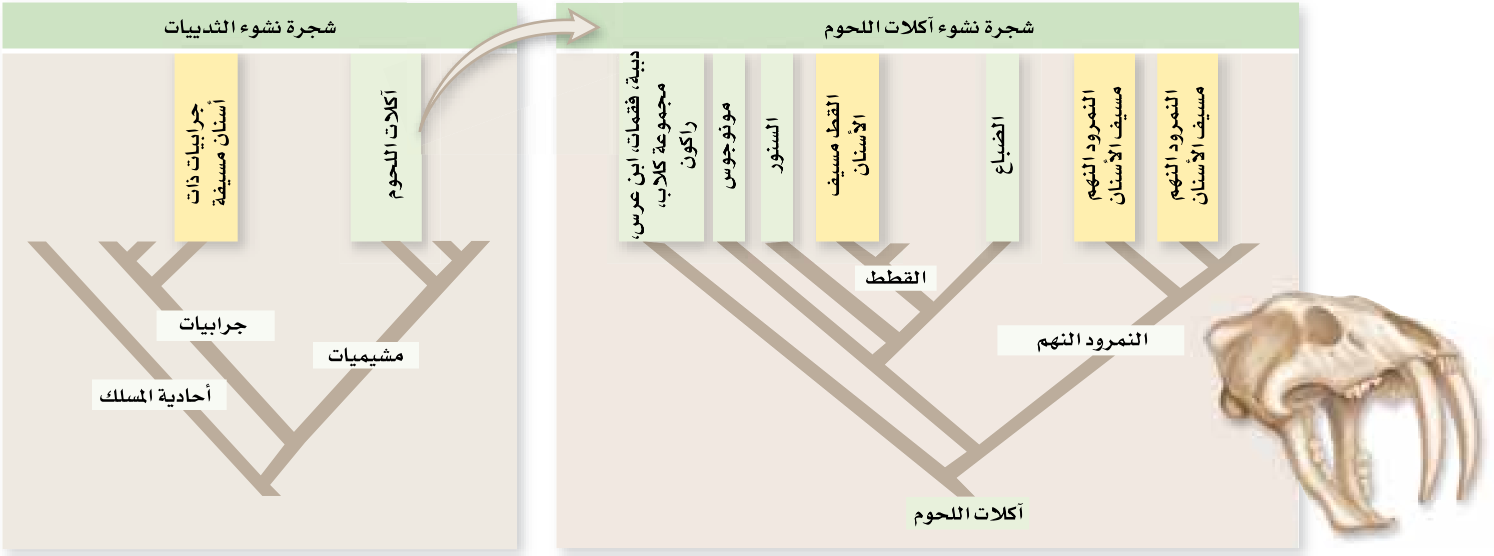
أحد الاكتشافات المهمة التي كشفتها دراسات تطور الصفات المعقدة تبين أن المراحل الأولى للصفة تطورت بوصفها تكيفًا لضغط انتخابي بيئي مختلف عن ذلك الذي تكيفت له الصفة في الوقت الراهن. إن فحص (الشكل 23-11) يكشف أن أول التراكيب الرئيسة تطور عميقًا في أصل الديناصورات وحشية القدم، في حيوانات لم تكن أطرافها الأمامية متحورة للطيران. ولهذا، فإن التراكيب الابتدائية ذات الريش كانت قد تطورت لسبب آخر، ربما للعزل الحراري، أو حتى للتزيين. ومع الزمن، أصبحت هذه التراكيب متحورة للدرجة التي يشكل معها الريش الحديث إنجازًا حركيًّا هوائيًّا رائعًا.

يمكن استخدام طرق تاريخ نشوء النوع للتمييز بين الفرضيات المتنافسة

إن فهم أسباب أنماط التنوع البيولوجي التي نلاحظها اليوم صعب؛ لأن نمطًا واحدًا قد يكون نتج عن عمليات عدة مختلفة. وفي كثير من الحالات، يستطيع العلماء استخدام شجرة النشوء للتمييز بين النظريات المتنافسة.

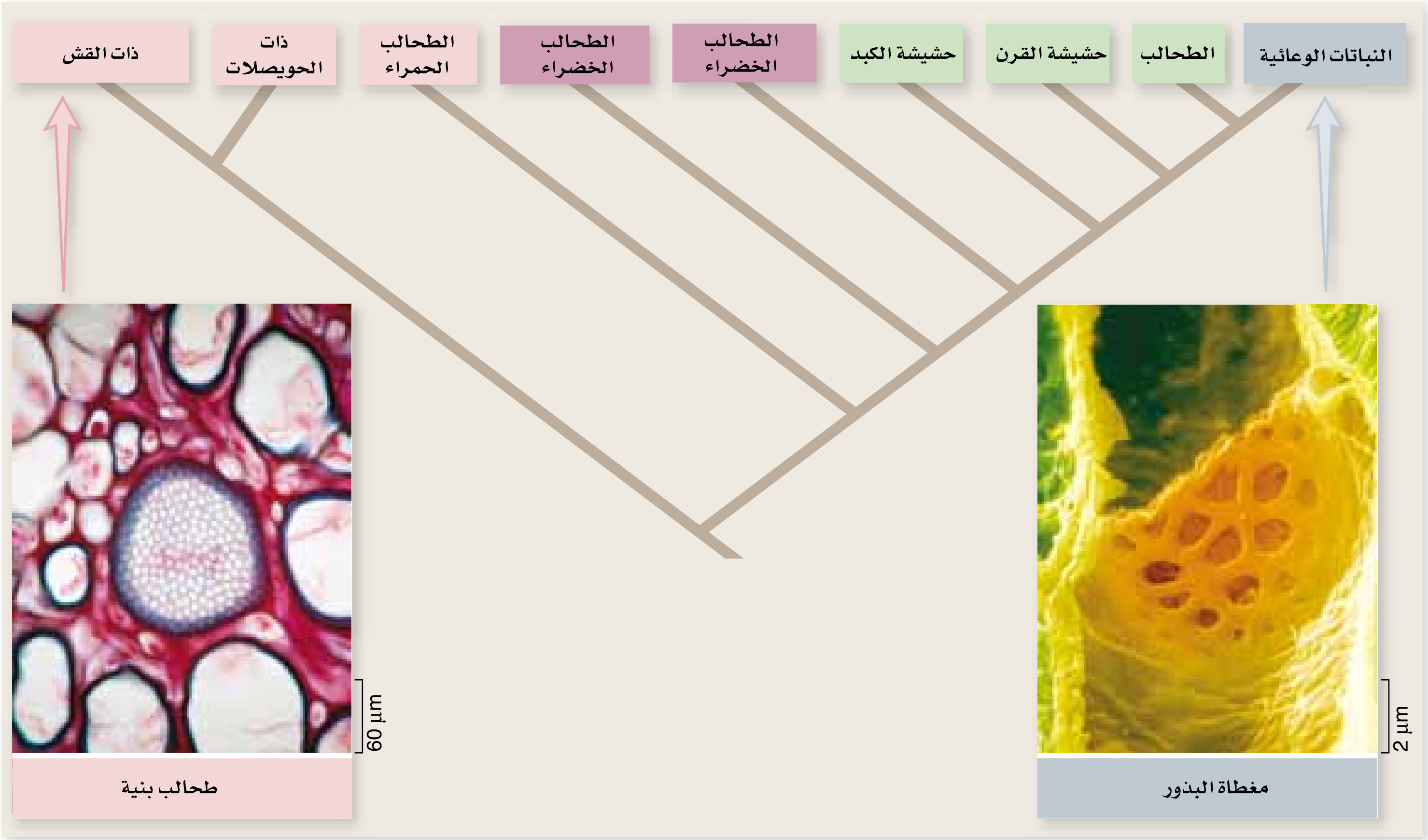
انتشار يرقات الحلزون البحري

أحد الأمثلة على استخدام تحليل نشوء الأنواع يتعلق بتطور الأشكال اليرقية في الحلزون البحري. تنتج معظم أنواع الحلزون يرقات مجهرية تجرفها التيارات في المحيط، فتسافر أحيانًا مئات، بل آلاف الأميال قبل أن تستقر، وتتحول إلى يافع. مع ذلك، طوّرت بعض الأنواع يرقات تستقر في قعر المحيط بسرعة كبيرة. لذا،



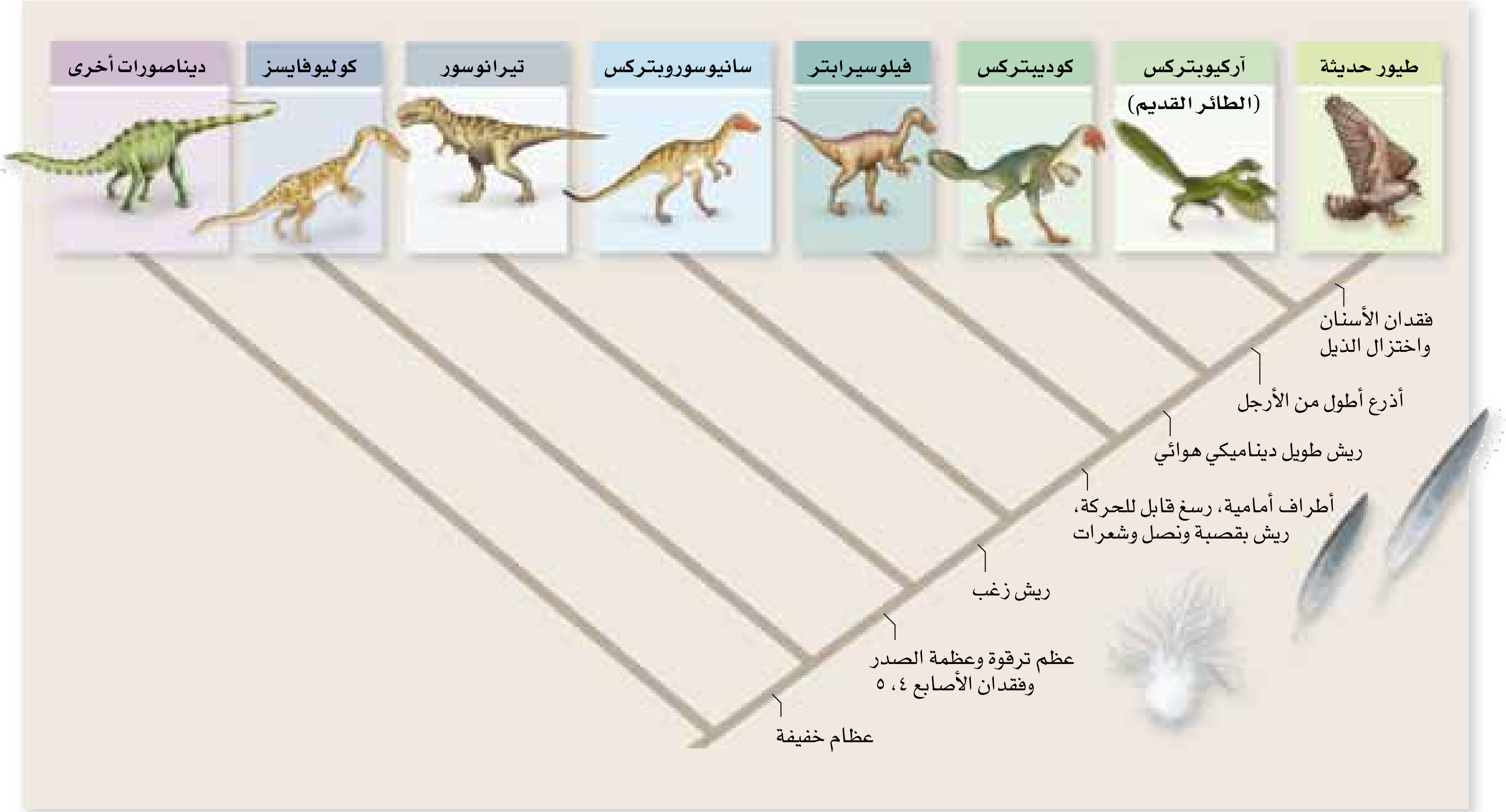
الشكل 23–9

توزيع الثدييات مسيفة الأسنان. تطورت الأسنان المسيفة ثلاث مرات على الأقل في الثدييات: الأولى، ضمن الجرابيات. والثانية، ضمن القطط، ومرة ثالثة واحدة على الأقل في مجموعة منقرضة الآن، وهي آكلة للحوم تشبه القطط، وتدعى النمرود النهم. من المحتمل أن الحالة تطورت مرتين في مجموعة النمرود النهم، لكن احتمالاً آخر يتطلب العدد نفسه في التغيرات التطورية (وهو مساوٍ في مبدأ التقتير) يشير إلى أن الأسنان المسيفة تطورت مرة واحدة فقط في أسلاف النمرود النهم، ثم فقدت لاحقًا في إحدى مجموعات النمرود النهم (ليست أغصان الجرابيات والمشيميات جميعها مبينة في الشكل).



الشكل 23–10

التطور الالتقائي للأنابيب الناقلة. الأنابيب الغربالية التي تنقل الهرمونات والمواد الأخرى داخل النبات تطورت في مجموعتين بعيدتي النسب من النباتات (الطحالب البنية هي من ذات القش، ومغطاة البذور هي من الوعائيات).



الشكل 23-11

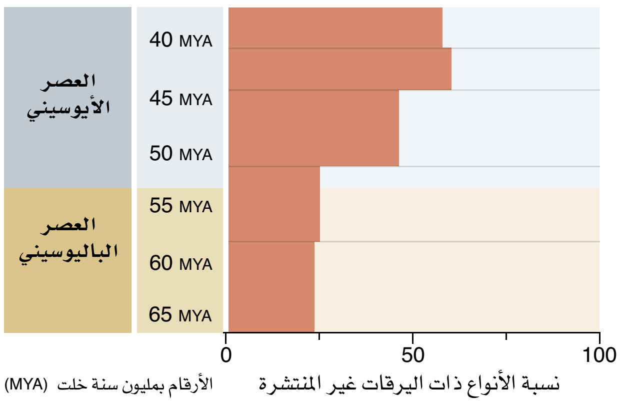
تطور الطيور. الصفات التي نعتقد أنها تميز الطيور الحديثة تطورت على مراحل على مدى ملايين عدة من السنين.

فإنها لا تنتشر بعيدًا عن المكان الأصل الذي ولدت به. تشير دراسات متحجرات الحلزون إلى أن نسب الأنواع التي تنتج يرقات مستقرة غير منتشرة ازدادت خلال العصور الجيولوجية (الشكل 23-12).

هناك عمليتان يمكن أن تنتجا زيادة في اليرقات غير المنتشرة عبر الزمن: الأولى، إذا كان التغير التطوري من منتشرة إلى مستقرة يحدث بصورة أكثر تكرارًا من التغير في الاتجاه المعاكس، فإن نسبة الأنواع غير المنتشرة ستزداد عبر الزمن. البديل لذلك، الثانية، إذا كانت الأنواع المستقرة تتنوع بشكل متكرر أكثر أو لا تنقرض بالتكرار نفسه كما الأنواع المنتشرة، فستزداد نسب الأنواع المستقرة على الأنواع المنتشرة عبر الزمن (بافتراض أن أحفاد الأنواع المستقرة ستكون مستقرة كذلك)، هذه الحالة الأخيرة هي فرضية معقولة؛ حيث إن الأنواع غير المنتشرة سيكون بها على الأرجح تدفق جينات أقل مما لدى الأنواع المنتشرة، ومن ثم ستصبح معزولة جغرافيًّا بسهولة، وهذا يزيد من احتمال التنوع مختلف الموطن (الفصل الـ 22).

هاتان العمليتان قد تنتجان أنماطًا نشوئية مختلفة. فإذا كان التطور من سلف منتشر إلى حفيد مستقر قد حدث بتكرار أكثر من الاتجاه المعاكس، فإن الزيادة في تغيرات كهذه ستكون واضحة في شجرة النشوء على هيئة زيادة في نقاط التفرع من منتشر D إلى مستقر N في (الشكل 23-13 أ). في المقابل، إذا دخلت الأنواع غير المنتشرة في تنوع أكبر، فإن سلالات الأنواع غير المنتشرة ستحتوي أنواعًا أكثر من سلالات الأنواع المنتشرة، كما يبين ذلك (الشكل 23-13ب).

جاء الدليل على كل من العمليتين، عندما فحصت شجرة تطور الحلزون البحري من الجنس *Conus* الذي يضم 30% من الأنواع غير المنتشرة (الشكل 23-13ج). تشير شجرة النشوء إلى أن امتلاك يرقات منتشرة تمثل الحالة السلفية، وقد استنتج أن اليرقات غير المنتشرة تطورت ثماني مرات، ولا يوجد دليل على حدوث انعكاس للتطور من أنواع مستقرة إلى أنواع منتشرة.



الشكل 23-12

زيادة عبر الزمن في نسب الأنواع التي لا تنتشر يرقاتها بعيدًا عن مكان ولادتها.

في الوقت نفسه، وجد أنّ السلالات ذات اليرقات غير المنتشرة تميل لأن يكون لها أنواع أكثر من اليرقات المنتشرة بنحو 3.5 مرة، ما يشير إلى أن الأنواع غير المنتشرة ذات معدل تنوع أعلى، أو معدل انقراض أقل، أو الأمرين معًا.

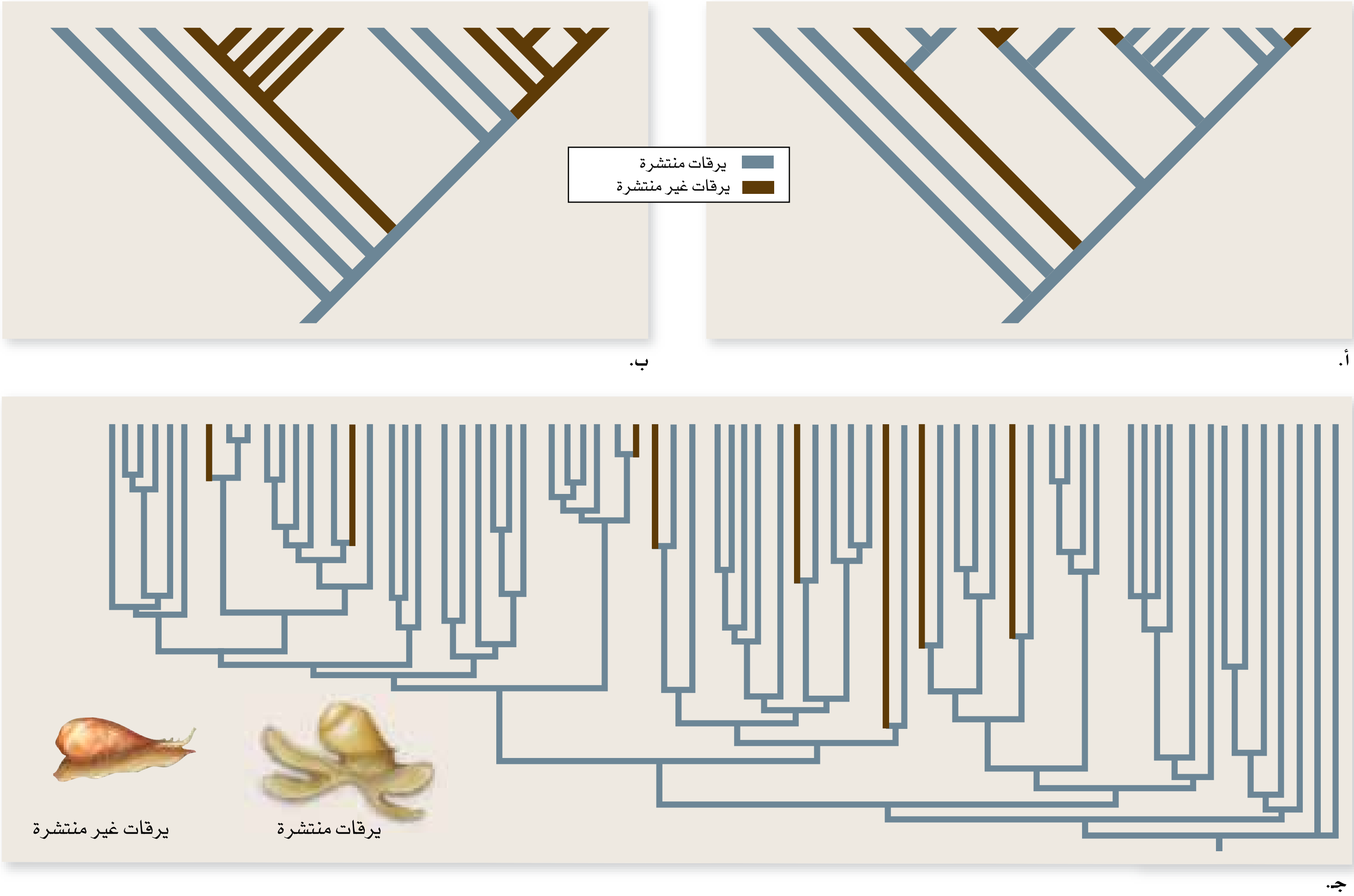
إذن، يشير هذا التحليل إلى أن الزيادة التطورية في اليرقات غير المنتشرة عبر الزمن قد تكون نتيجة التحيز في اتجاه يحدث به التطور وزيادة في معدل التنوع (أي معدل تنوع- معدل انقراض) في السلالات غير المنتشرة.

إن عدم حدوث انعكاس تطوري ليس أمرًا مستغربًا؛ لأن اليرقات التي تطورت لتصبح غير منتشرة، غالبًا ما تكون قد فقدت عددًا من التراكيب المستخدمة في التغذية في أثناء الانجراف مع تيارات المحيط. وفي معظم الحالات، عندما يفقد تركيب ما، فإنه لن يتطور ثانية. ولهذا، فإن الرأي السائد هو أن تطور اليرقات غير المنتشرة طريق في اتجاه واحد، مع وجود أمثلة قليلة على التطور ثانية نحو يرقات منتشرة.

فقدان المراحل اليرقية في اللافقاريات البحرية

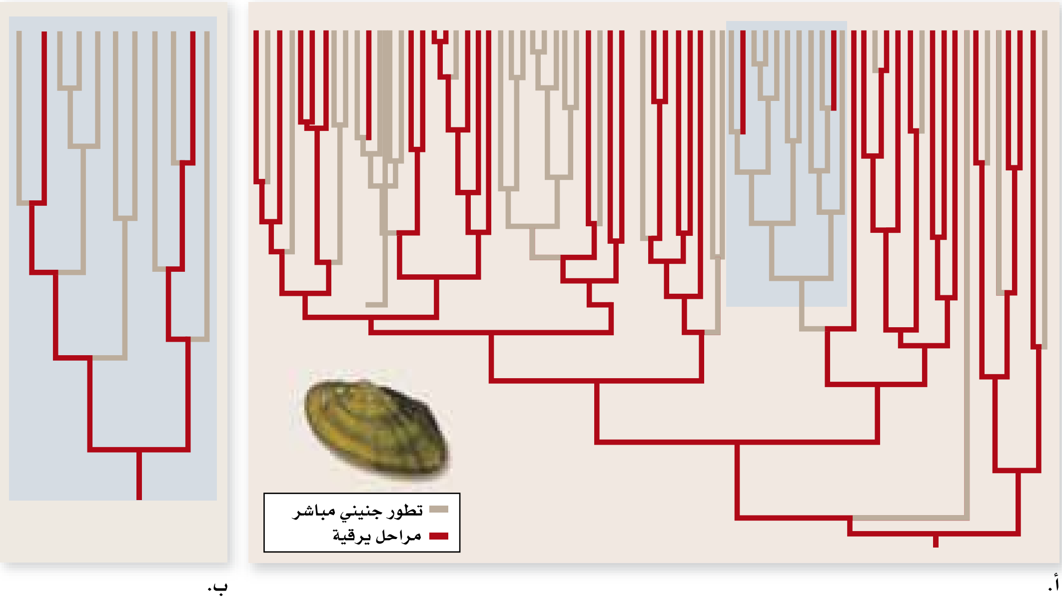
هناك ظاهرة ذات علاقة تظهر في كثير من اللافقاريات البحرية، ألا وهي فقدان الأطوار اليرقية تمامًا. تمر معظم اللافقاريات البحرية – في مجموعات متباينة كالحلزون، ونجم البحر، وشقائق النعمان- في مراحل يرقية في أثناء تطورها. ولكن في عدد من أنواع المخلوقات المختلفة، تحذف المراحل اليرقية، وتتطور البيوض مباشرة إلى يافع.

وقد اقترح أن الفقدان التطوري للمراحل اليرقية مثال آخر على تغير تطوري غير عكسي؛ لأنه ما إن تفقد المراحل اليرقية، فإن من الصعب تطورها ثانية، أو هكذا هي الحجة. تبين دراسة حديثة على مجموعة من البطلينوس البحري (مخلوقات بحرية ذات صدفة قريبة الارتباط بالحلزون) أن هذا ليس بالضرورة صحيحًا؛ حيث بين هذا البطلينوس ظهور التطور الجنيني المباشر مرات عدة، ومع ذلك فإن دراسة نشوء الأنواع تبين بقوة أن التطور انعكس، وأن المراحل اليرقية تطورت ثانية (الشكل 23-14 أ).



الشكل 23-13

استقصاء شجرة النشوء لتطور اليرقات غير المنتشرة. (أ) في هذه الشجرة، حدث الانتقال التطوري من يرقات منتشرة إلى يرقات غير منتشرة بتكرار أكبر (4 مرات) من حدوث العكس (مرة واحدة). في المقابل، في الشكل (ب) تتوعت السلالات غير المنتشرة إلى درجة كبيرة بسبب معدل أعلى من التنوع، أو معدل أقل من الانقراض (بافتراض أن الأشكال المنقرضة غير مبينة في الشكل) **جـ.** شجرة النشوء للجنس *Conus* وهو جنس من الحلزون البحري. اليرقات غير المنتشرة تطورت ثماني مرات منفصلة من يرقات منتشرة، ودون أي حالة في الاتجاه المعاكس. لا تبين شجرة التطور هذه كل الأنواع. ومع ذلك، فإن السلالات غير المنتشرة تضم أنواعًا أكثر بمقدار 3.5 مرة من السلالات غير المنتشرة.



الشكل 23–14

تطور التطور الجنيني في عائلة البطلينوس. أ. ظهر التطور الجنيني المباشر مرات عدة (مشار إليها باللون الأصفر الفاتح (البيج) المتفرع من السلف الأحمر) وثلاث حالات من التطور العكسي من تطور مباشر إلى مراحل يرقية (خطوط حمراء من سلف لونه بيج). **ب.** التفسير الأقل تقتيرًا واقتصادًا في تطور السلالات (المبين في الصندوق الأزرق الخفيف) هو أنه بدلًا من انعكاسين في التطور ظهرت ست حالات من التطور الجنيني دون أي انعكاس تطوري.

من المهم أن نتذكر أن أنماط التطور التي تقترحها دراسات النشوء لا تكون دائمًا صحيحة – أي إن التطور لا يخضع بالضرورة لمبدأ التقتير والاقتصاد- ففي دراسة البطلينوس مثلًا، يحتمل دومًا أنه ضمن السلالة المبينة في المربع ذي اللون الأزرق الفاتح، حافظت السلالة على وجود اليرقات بوصفها حالة سلفية، لكن التطور الجنيني المباشر تطور باستقلال ست مرات (الشكل 23-14ب).

فإذا كان تطور الصفات المفقودة ثانية غير محتمل، فإن النظرية البديلة، وهي أن التطور الجنيني المباشر تطور ست مرات بصورة مستقلة – بدلًا من الظهور مرة واحدة عند قاعدة السلالة وبظهور حالتين من الانعكاس التطوري- يجب أن تؤخذ في الحسبان. فمثلًا، يمكن أن تلقي الدراساتُ التفصيلية لعلم الشكل الخارجي أو لعلم الأجنة للأنواع التي تتطور تطورًا مباشرًا الضوءَ على كون هذه التراكيب متماثلة أم منشقة. في بعض الحالات، يمكن لتجارب الانتخاب الاصطناعي في المختبر أو المعالجة الوراثية اختبار الفرضية القائلة: التراكيب التي تفقد يصعب تطورها ثانية. فالاستنتاجات من تحليل شجرة النشوء يمكن إحكامها دائمًا، عندما تدعمها نتائج أنواع أخرى من الدراسات.

تاريخ نشوء النوع يفسر اختلاف الأنواع

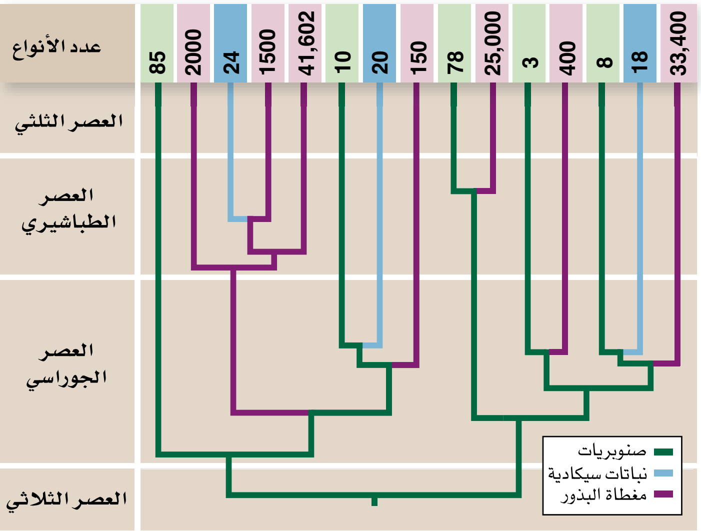
أحد الأهداف المركزية لعلم الأحياء التطوري هو تفسير أنماط اختلاف الأنواع وتنوعها: لماذا تظهر بعض أنواع النباتات والحيوانات **غنى في الأنواع Species richness** (عددًا أكبر من الأنواع في السلالة) أكبر من بعضها الآخر؟ يمكن استخدام تحليل نشوء الأنواع لاقتراح فرضيات واختبارها حول هذه الاختلافات.

غنى الأنواع في الخنافس

تعد الخنافس (رتبة غمدية الأجنحة) أعظم الحيوانات تنوعًا. 60% تقريبًا من أنواع الحيوانات جميعها حشرات، ونحو 80% من أنواع الحشرات جميعها خنافس. ومن بين الخنافس، تكون الخنافس التي تتغذى على النباتات أغنى من حيث عدد الأنواع بشكل خاص.

يزودنا فحص شجرة نشوء الأنواع بنظرة ثاقبة على التنوع التطوري للخنافس (الشكل 23-15) فمن بين سلالة آكلة النباتات Phytophaga وهي السلالة التي تضم معظم أنواع الخنافس النباتية، تمثل الأغصان الأعمق عائلات الخنافس المختصة بالتغذية على الصنوبريات. هذه الحقيقة تنسجم تمامًا مع سجل الأحافير، حيث تعدّ الصنوبريات من أوائل النباتات البذرية تطورا. بالمقابل، تطوّرت النباتات الزهرية (مغطاة البذور) لاحقا في العصر الطباشيري. ولهذا، فإن عائلات الخنافس المتخصصة في التغذية لها أفرع تطورية أقصر، مما يشير إلى ظهور تطوري أكثر حداثة.

إن التطابق بين الموضع في شجرة التطور وزمن أصول النباتات يبين لنا أن الخنافس كانت محافظة في تغذيتها بشكل مثير للإعجاب. فالعائلة Nemonychidae مثلًا يبدو أنها بقيت متخصصة في الصنوبريات منذ بدء العصر الجوراسي، نحو 210 ملايين سنة خلت.



الشكل 23–15

التنوع التطوري لآكلة النباتات، أكبر سلالة من الخنافس نباتية التغذية. السلالات التي نشأت عميقًا في شجرة التطور تتغذى على الصنوبريات، أما السلالات التي تتغذى على مغطاة البذور التي تطورت حديثًا، فقد تطورت حديثًا. وقدر عمر السلالات بفحص متحجرات الخنافس.

تفسير شجرة النشوء لتنوع الخنافس

يقترح المنظور النشوئي العوامل التي قد تكون مسؤولة عن التنوع الهائل في الخنافس. فشجرة النشوء لسلالة آكلة النباتات تشير إلى أن تطور التغذية النباتية ليست بذاتها مرتبطة بغنى الأنواع الهائل، بل إن التخصص في التغذية على مغطاة البذور يبدو سابقًا للتنوع الهائل. فالتخصص في مغطاة البذور يبدو أنه ظهر خمس مرات بصورة مستقلة بين الخنافس نباتية التغذية، وفي كل حالة، كانت السلالات المتخصصة بمغطاة البذور أغنى في عدد الأنواع بشكل واضح من السلالة شديدة القرابة بها (تسمى السلالة الشقيقة) التي تتغذى على نوع آخر من النبات.

أما لماذا قادت التغذية على مغطاة البذور إلى هذا التنوع الهائل في الخنافس، فالسبب لا يزال غير واضح، وهو محل تركيز الأبحاث الراهنة. أحد الاحتمالات هو أن التنوع مرتبط بغنى الأنواع في مغطاة البذور نفسها. فبوجود أكثر من 250,000 نوع من مغطاة البذور، قد تكون لدى سلالات الخنافس المتخصصة بها كثير من الفرص للتكيف للتغذية على أنواع محددة ما سمح للانشقاق والتنوع.

الصفات المتماثلة مشتقة من حالات الصفة السلفية نفسها، أما الصفات ذات الشكل المتجانس فليست كذلك، على الرغم من أنها قد تكون لها الوظائف نفسها. يمكن أن يساعد تحليل نشوء الأنواع على تحديد ما إذا كان تماثل الصفات، أم تجانس شكلها قد حدث في أثناء تطور الصفات. إن فحص شجرة نشوء الأنواع يمكن أن يستفاد منه في اختبار الفرضيات المتعلقة بتطور الصفات، وفي تنوع الأنواع واختلافها.

5-23 تاريخ نشوء الأنواع وتطور الأمراض

إن الأمثلة التي قدمناها توضح استخدام التحليل النشوئي لفحص العلاقات بين الأنواع. مثل هذا التحليل يمكن أن يطبق بصورة افتراضية على أي مجموعة من الوحدات البيولوجية، ما دام الانشقاق التطوري في هذه المجموعات يحدث بعملية تفرعية دون وجود تبادل وراثي بين المجموعات المختلفة، أو وجود القليل منه. ولا يوجد مثال يوضح هذا الأمر أفضل من المحاولات الحديثة لفهم تطور الفيروس المسبب لنقص المناعة الذاتية (الإيدز).

تطور فيروس نقص المناعة الإنساني من فيروس قردي مناظر

عُرف مرض الإيدز أول مرة في بداية الثمانينيات في القرن الماضي، وأصبح وباءً في المجموعات البشرية بسرعة. وتشير التقديرات الحديثة إلى أن هناك أكثر من 39 مليون شخص مصاب بفيروس نقص المناعة HIV، وأكثر من 3 ملايين شخص يموتون كل عام.

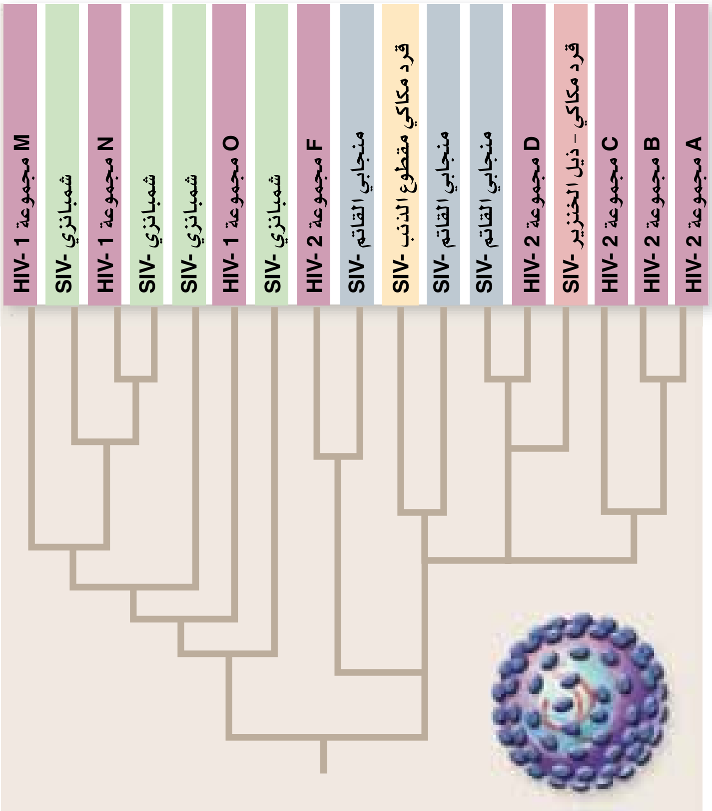
حار العلماء في البداية في تفسير من أين جاء الفيروس HIV، وكيف أصاب الإنسان. في منتصف الثمانينيات، اكتشف العلماء فيروسًا قريبًا في القردة المخبرية، وأسموه فيروس نقص المناعة القردي SIV، ومن وجهة نظر الكيمياء الحيوية، فإن كلا الفيروسين متشابهان على الرغم من وجود اختلافات وراثية. وفي إحصاء آخر، تبين وجود الفيروس القردي SIV في 36 نوعًا من الرئيسيات، ولكن في الأنواع الموجودة في إفريقيا شبه الصحراوية فقط. ومن المثير للدهشة أن الفيروس القردي – الذي يبدو أنه ينتقل عن طريق الجنس، لا يبدو أنه يسبب أي مرض في هذه الرئيسيات.

وبالاعتماد على درجة التمايز الوراثي بين سلالات الفيروس القردي، يقدر العلماء أن SIV ربما وجد منذ أكثر من مليون سنة في هذه الرئيسيات ما أعطى، على ما يبدو، وقتًا كافيًا للأنواع للتكيف لهذا الفيروس، وهكذا منع من أن يحدث آثارًا ضارة عليها.

تحليل تاريخ نشوء النوع يحدد مسار الانتشار

ظهرت ثلاثة اكتشافات باستخدام تحليل نشوء الأنواع لسلالات الفيروس الإنساني HIV والفيروس القردي SIV: أولها أن HIV تحدر بشكل واضح من SIV. فكل سلالات الفيروس الإنساني HIV متداخلة نشوئيًّا مع سلالات الفيروس القردي، ما يشير إلى أن الفيروس الإنساني مشتق من الفيروس القردي (الشكل 16-23).

ثانيها، وجود سلالات مختلفة من الفيروس الإنساني، ويبدو أنها تمثل انتقالات مستقلة من أنواع رئيسية مختلفة، فكل سلالة بشرية من الفيروس أشد ارتباطًا بالسلالات القردية منها بالسلالات البشرية الأخرى، ما يشير إلى أصول منفصلة



الشكل 23–16

تطور الفيروس HIV والفيروس SIV القردي. تطور الفيروس البشري HIV مرات عدة ومن سلالات قردية SIV موجودة في أنواع رئيسية مختلفة (كل نوع من الرئيسيات مشار إليه بلون مختلف). إن طريقة التفرع الثلاثية المبينة على يمين شجرة النشوء نتجت بسبب عدم إشارة البيانات بوضوح إلى العلاقات بين السلالات الثلاث.

لسلالات الفيروس البشري.

ثالثها، يبدو أن الإنسان اكتسب الفيروس البشري من أنواع مختلفة، فالنوع HIV-1 وهو الفيروس المسؤول عن التفشي العالمي للمرض له تحت أنواع ثلاثة. كل من تحت الأنواع الثلاثة أشد قرابة إلى سلالة مختلفة من الفيروس الموجود في الشمبانزي SIV، ما يشير إلى حدوث انتقال من الشمبانزي إلى الإنسان. في المقابل، فإن تحت أنواع HIV-2 الذي هو أقل انتشارًا (في بعض الحالات معروف من قرد مصاب واحد) مرتبطة بفيروس قردي موجود في قردة غرب إفريقيا، وبشكل أساسي في القرد المنغابي *Cercocebus atys*. فضلًا على ذلك، فإن تحت أنواع HIV-2 تبدو أنها تمثل عمليات انتقال عدة مستقلة بين الأنواع في اتجاه الإنسان.

الانتشار من رئيسيات أخرى إلى الإنسان

ظهرت فرضيات عدة لتفسير كيفية انتقال الفيروس القردي من الشمبانزي والقردة إلى الإنسان، الفكرة الأكثر احتمالًا هي أن الانتقال حدث نتيجة لاتصال الدم الذي ربما حدث عندما كان الإنسان يقتل القردة، ويسوّق لحمها، وقد شهدت السنوات الأخيرة زيادة هائلة في معدل اصطياد الرئيسيات، وتسويق لحمها خاصة في وسط غرب إفريقيا. حدثت هذه الزيادة من اتحاد عاملين؛ زيادة المجموعات السكانية البشرية التي تتطلب كميات أكبر من البروتين، وزيادة الوصول إلى البيئات التي تعيش بها هذه الحيوانات، بسبب بناء الطرق والنشاط الاقتصادي البشري. إن النتيجة السيئة لذلك هي انخفاض حجم مجموعات أنواع الرئيسيات، بما في ذلك أقرب أقربائنا، إلى درجة تقترب من الانقراض. النتيجة الثانية لهذا الاصطياد هي أن الإنسان أصبح على تماس بصورة متزايدة مع سوائل أجسام الحيوانات الأخرى، فمن اليسير تخيّل كيف يمكن أن يدخل دم القردة إلى تيار دم الإنسان من قرد ذبح حديثًا في أثناء عملية الذبح من خلال جروح الجلد التي ربما تكون قد حدثت عند الصيد أيضًا.

تحديد خط زمن العبور وموقعه

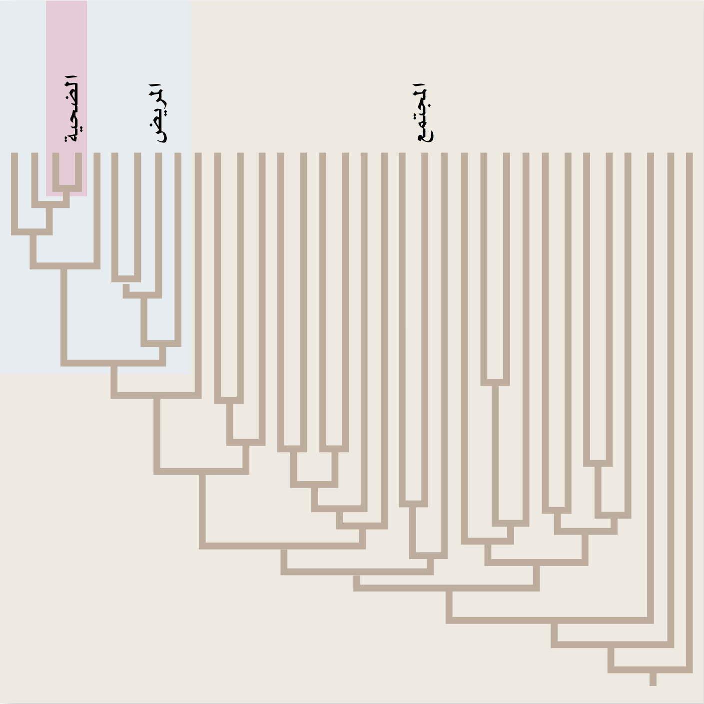
أين ومتى حدث الانتشار بين الأنواع؟ إن أنواع الفيروس البشري HIV أكثر تنوعًا في إفريقيا، ووقوعه في إفريقيا هو أعلى منه في أي مكان آخر. إن هذا الأمر، ووجود دليل على أن الفيروس البشري مرتبط بالفيروس القردي في رئيسيات إفريقيا، يجعل من المؤكد أن الإيدز ظهر بداية في إفريقيا.

أما متى حدث الانتقال إلى البشر من الرئيسيات الأخرى، فإن حقيقة التعرف إلى الإيدز في الثمانينيّات فقط، تقترح أن الفيروس البشري ربما ظهر حديثًا. فأحفاد العبيد الذين أحضروا إلى أمريكا الشمالية من غرب إفريقيا في القرن التاسع عشر لم يكن لديهم هذا المرض ما يشير إلى أن المرض لم يكن موجودًا في أثناء زمن تجارة الرقيق.

وعندما تم التعرف إلى المرض في الثمانينيات، فحص العلماء عينات الدم المخزونة من الماضي، لمعرفة ما إذا أمكن التحري عن الفيروس البشري فيها. لقد وجد أن أقدم عينة أعطت نتيجة إيجابية لوجود الفيروس البشري مأخوذة عام 1959، ما يدفع تاريخ الأصل عقدين من الزمان على الأقل نحو الوراء – واعتمادًا على كمية الفروق الوراثية بين سلالات HIV-1 ومن ضمنها عينة عام 1959، وبافتراض أن الساعة الجزيئية هي قيد العمل، فإن العلماء يقدرون أن السلالة المميتة من الفيروس البشري، ربما انتقلت إلى الإنسان قبل عام 1940.

يمكن استخدام تاريخ نشوء النوع لتتبع تطور مرض الإيدز بين الأفراد

يتطور فيروس الإيدز بسرعة بالغة، لدرجة أن السلالات المختلفة منه يمكن أن توجد ضمن الأفراد المختلفين في المجموعة السكانية نفسها. نتيجة لذلك، فإن



الشكل 23–17

تطور سلالات فيروس HIV يكشف مصدر العدوى. تحدث الطفرة في فيروس HIV بسرعة عالية، لدرجة أن الأشخاص المصابين به غالبًا ما يحتوون طرزًا جينية عدة في أجسامهم. نتيجة لذلك، من الممكن بناء شجرة تطور لسلالات HIV وأن يشخص مصدر العدوى في شخص معين. في هذه الحالة، فإن سلالة HIV لفرد ضحية مشتقة من سلالات في جسم فرد آخر؛ المريض. أما السلالات الأخرى للفيروس، فهي من أشخاص مصابين من المجتمع المحلي.

تحليل تاريخ النشوء يمكن استخدامه للإجابة عن أسئلة محددة، فكما أثبتت شجرة نشوء الأنواع أنها مفيدة في تحديد مصدر الفيروس البشري، فإنها يمكن أن تحدد بدقة مصدر العدوى لأشخاص معينين.

هذه القدرة ظهرت في قضية بإحدى محاكم لويزيانا عام 1998 حيث اتهم طبيب أسنان بحقن صديقته السابقة بدم مسحوب من مريض بالإيدز، وتبين سجلات الطبيب أنه كان قد سحب عينة من الدم من مريض بالإيدز وبطريقة تدعو إلى الشك. قام العلماء بدراسة تتابع المادة الوراثية لسلالات الفيروس من الضحية، ومن المريض الذي سحب منه الدم، ومن عدد كبير من الأشخاص المصابين بالفيروس في المنطقة. وقد بين تحليل تاريخ النشوء بوضوح أن سلالة فيروس المرأة الضحية كانت الأقرب ارتباطًا بتلك الموجودة في دم المريض (الشكل 23–17). إن هذا التحليل الذي سمح أول مرة باستخدام علم تاريخ نشوء الأنواع بوصفه شكلًا من أشكال الأدلة المقبولة في المحاكم في الولايات المتحدة، ساعد على إدانة طبيب الأسنان، وهو الآن يمضي حكمًا بالسجن مدة 50 عامًا لمحاولته اغتيال الضحية.

يمكن استخدام التقنيات الحديثة، وتحليل تاريخ نشوء الأنواع لتتبع تطور سلالات المرض، ما يكشف مصادر الأمراض وتقدمها. ويزودنا فيروس نقص المناعة الإنساني بمثال رئيس على تطبيق تحليل نشوء الأنواع على أمراض الإنسان.

مراجعة المفاهيم

1-23 التصنيف التطوري

أحد التحديات الكبرى لعلماء الأحياء هو فهم تاريخ العلاقات بين الأسلاف، وما يتحدر منها، الذي يوحد جميع أشكال الحياة على الأرض.

- التصنيف التطوري هو دراسة العلاقات التطورية.
- شجرة نشوء الأنواع هي فرضية حول العلاقات التطورية بين الأنواع.
- إن وجود تشابه قد لا يدل بدقة على العلاقات التطورية؛ لأن معدل التطور يتغير، والتطور ليس وحيد الاتجاه، ولا يكون دائما في اتجاه التفرع.
- التطور قد يكون التقائيًّا، وفي هذه الحالة، فإن وجود تشابه لا يعكس وجود سلف مشترك، لكنه يمثل تغيرات شكلية متماثلة.

2-23 التفرع التطوري

التفرع التطوري مقاربة لدراسة العلاقات التطورية، تؤكد تشاطراً في امتلاك الصفات المشتقة.

- التفرع التطوري يختبر توزيع حالات الصفات بين الأنواع.
- حالات الصفات المشتقة هي تلك التي تختلف عن حالات الصفات التي يمتلكها الأسلاف.
- حالات الصفات السلفية هي تلك التي تماثل حالات الصفات التي يمتلكها الأسلاف.
- يستخدم استقطاب الصفة مجموعة خارجية للمقارنة، بها تتم مقارنة حالات الصفة لنوع في المجموعة قيد الدراسة مع حالات الصفة لنوع أو مجموعة من الأنواع شديدة القرابة.
- حالات الصفة التي تبديها المجموعة الخارجية يفترض أنها سلفية، أما حالات الصفة الأخرى فتعد مشتقة.
- يصف مخطط التفرع التطوري فرضية للعلاقات التطورية (الشكل 23-2).
- الصفات المشتقة التي يشترك بها أفراد سلالة أو فرع، ولكن لا تشاركها بها أقاربها الحميمة تدعى تشابك الأشكال.
- يشير تجانس الأشكال والتقويم إلى حالات الصفة المشتركة التي لم تورث من سلف مشترك يظهر حالة الصفة تلك.
- مبدأ التقتير أو الاقتصاد يعمل بصورة جيدة، عندما يحدث التغير التطوري بشكل بطيء نسبيًّا، وينص المبدأ على أن شجرة نشوء الأنواع ذات الافتراضات الأقل، هي الأفضل لاعتمادها، عندما ينشأ خلاف حول الصفات.

3-23 التصنيفان: التطوري والتقليدي

التصنيف التطوري هو إعادة بناء العلاقات التطورية ودراستها، أما التصنيف التقليدي فهو كيفية تنظيم الأنواع في ترتيب تصنيفي.

- تتألف المجموعة وحيدة الأصل من الأصل أو السلف المشترك الأحدث، وكل ما تحدر عنه.
- تتألف المجموعة متوازية الأصل من السلف المشترك الأحدث وبعض من أحفاده.
- المجموعة متعددة الأصول لا تحتوي السلف المشترك الأحدث.
- مفهوم النوع المعتمد على تاريخ نشوء الأنواع يؤكد امتلاك الصفات المشتقة المشتركة، في حين يهتم مفهوم النوع البيولوجي بالعزل التكاثري.

4-23 تاريخ نشوء الأنواع وعلم الأحياء المقارن

شجرة تاريخ النشوء لا تزودنا بمعلومات حول العلاقات التطورية بين الأنواع فحسب، بل لا يمكن الاستغناء عنها لفهم كيفية حدوث التطور.

- التراكيب المتماثلة مشتقة من السلف نفسه، ولكن التراكيب متجانسة الشكل ليست كذلك.
- توضح شجرة نشوء الأنواع كيفية تطوّر الصفات المعقدة عن طريق سلسلة من المراحل الوسطية (الشكل 23-11).
- يمكن استخدام شجرة نشوء الأنواع لاختبار فرضيات حول تطور الصفات وتنوع الأنواع.

5-23 تاريخ نشوء الأنواع وتطور الأمراض

إن تطور سلالات الأمراض يمكن تتبعه باستخدام تقنيات حديثة في نشوء الأنواع؛ لأن الانشقاق التطوري يحدث دون حدوث تبادل وراثي (أو القليل منه) بين المجموعات المختلفة.

- بناءً على دراسات في تاريخ نشوء الأنواع، تحدر فيروس نقص المناعة البشري من الفيروس القردي، والسلالات المختلفة للفيروس البشري لها أصول مختلفة، وقد اكتسب الإنسان هذا الفيروس من عوائل رئيسة مختلفة (الشكل 23-16).
- يفترض أن المرض انتقل إلى الإنسان عند اتصاله بلحم الرئيسيات المذبوحة.
- يمكن استخدام تقنيات تاريخ نشوء الأنواع لتحديد المصدر الدقيق للعدوى بفيروس مرض نقص المناعة البشري وبدقة (الشكل 23-17).

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. التشابه الإجمالي في الطراز الشكلي قد لا يعكس دائمًا العلاقات التطورية بسبب:
   - أ. التطور الالتقائي.
   - ب. الاختلافات في معدل التغير التطوري للأنواع المختلفة الصفات.
   - ج. تجانس الشكل والتقويم.
   - د. كل ما ذكر.
2. التصنيف التطوري:
   - أ. يعتمد على التشابه الإجمالي في الطراز الشكلي.
   - ب. يتطلب تمييز التشابه بسبب الوراثة من سلف مشترك عن الأسباب الأخرى للتشابه.
   - ج. لا يتأثر بتجانس الشكل.
   - د. لا شيء مما ذكر.
3. مبدأ التقتير أو الاقتصاد:
   - أ. يساعد علماء الأحياء التطوري على التمييز بين الفرضيات المختلفة حول نشوء الأنواع.
   - ب. لا يتطلب أن يحدد استقطاب الصفات.
   - ج. طريقة لتجنب استخدام مجموعة خارجية في تحليل نشوء الأنواع.
   - د. لا يمكن استخدامه في الصفات الجزيئية.
4. مفهوم النوع المعتمد على تاريخ نشوء الأنواع:
   - أ. يعتمد على ما إذا كانت الأفراد من مجموعات مختلفة تتزاوج بنجاح.
   - ب. لا يمكن تمييزه عن مفهوم النوع البيولوجي.
   - ج. لا يمكن تطبيقه على المجموعات مختلفة الموطن.
   - د. يعتمد على الاستقلال التطوري بين المجموعات.
5. يقترح مبدأ التقتير أو الاقتصاد أن الرعاية الأبوية في الطيور والتماسيح وبعض الديناصورات:
   - أ. تطورت بشكل مستقل مرات عدة بالتطور الالتقائي.
   - ب. تطورت مرة واحدة في سلف مشترك لكل المجموعات الثلاث.
   - ج. صفة تجانس في الشكل.
   - د. ليست صفة متماثلة.
6. إعادة تطور الصفات المفقودة، خاصة إذا كانت معقدة:
   - أ. يمكن تحديد هويتها بالتحليل النشوئي.
   - ب. لا تحدث أبدًا.
   - ج. ليست مثالًا على انعكاس التطور.
   - د. لا تؤثر في تفسير العلاقات التطورية.
7. مصطلح الساعة الجزيئية في سياق علم الأحياء التطوري وعلم تاريخ نشوء الأنواع:
   - أ. يشير إلى مجموعة من البروتينات التي تحثّ الايقاع اليومي الداخلي في الحيوانات.
   - ب. افتراض لا يمكن التشكيك فيه، مفاده أن الجزيئات البيولوجية جميعها تتطور بمعدل ثابت.
   - ج. قد يساعد على تزويدنا بطريقة لتقدير التاريخ الزمني المطلق للأحداث التاريخية في التطور.
   - د. يطبق على المخلوقات التي تتكاثر جنسيًّا فقط.
8. المجموعة التصنيفية التي تحتوي سلفًا مشتركًا وتستثني مجموعة متحدرة منها هي:
   - أ. متوازية الأصول. ب. وحيدة الأصل.
   - ج. متعددة الأصول. د. مجموعة سلالية جيدة.
9. الأطراف الأمامية للطائر والأطراف الأمامية لوحيد القرن:
   - أ. متماثلة ومتحدة التشابه الشكلي.
   - ب. ليست متماثلة، ولكنها متحدة التشابه الشكلي.
   - ج. متماثلة ومتشابكة الشكل.
   - د. غير متماثلة، ولكنها متشابكة الشكل.
10. من أجل تحديد استقطاب الحالات المختلفة لصفة، يجب أن:
    - أ. يوجد سجل أحفوري للمجموعة قيد الدراسة.
    - ب. تتوافر بيانات عن التتابع الوراثي.
    - ج. يتم اختيار اسم مناسب للمجموعة التصنيفية.
    - د. تُحدد مجموعة خارجية.
11. تشمل المجموعة متوازية الأصول:
    - أ. السلف وكل ما تحدّر منه.
    - ب. السلف وبعض ما تحدر منه.
    - ج. أحفاد أكثر من سلف واحد مشترك.
    - د. كل ما ذكر.
12. الأنابيب الغربالية والعناصر الغربالية:
    - أ. متجانسة الشكل ؛ لأن لها وظائف مختلفة.
    - ب. متماثلة ؛ لأن لها الوظيفة نفسها.
    - ج. متجانسة الشكل ؛ لأن سلفها المشترك كان وحيد الخلية.
    - د. تراكيب ذات علاقة بالنقل في الحيوانات.
13. شجرة نشوء الديناصورات التي تقود إلى الطيور:
    - أ. تبين أن الوظيفة الأولى للريش كانت الطيران.
    - ب. تبين أن الريش والأجنحة تطورا في الوقت نفسه.
    - ج. تقترح أن التراكيب المعقدة تتطور بشكل سريع في خطوة واحدة.
    - د. تكشف وجود أشكال انتقالية عدة بين الطيور الحديثة وأسلافها.
14. تحليل تاريخ النشوء لفيروس مرض نقص المناعة الإنساني يقترح:
    - أ. أصلًا واحدًا للفيروس البشري من الرئيسيات.
    - ب. أصول عدة للفيروس البشري من أنواع رئيسية مختلفة.
    - ج. أصول عدة للفيروس البشري من أصل رئيسي مفرد.
    - د. أن الفيروس القردي نشأ من الفيروس الإنساني.

أسئلة تحدٍّ

1. أدرج تشابك الأشكال والفئات التصنيفية التي يعرفها ذلك التشابك في الأشكال للمجموعات المبينة في (الشكل 23-2). سمِّ كل مجموعة تعرفها بمجموعة من تشابكات الأشكال بطريقة قد تفسّر بأنها مفيدة لمعرفة نوع الصفات التي تعرف المجموعة.
2. إن تحديد «مجموعة خارجية» مكون أساسي لتحليل التفرع التطوري. وكما هو موصوف في صفحة 456، اختيرت مجموعة شديدة القرابة، ولكنها ليست جزءًا من المجموعة قيد الدراسة. فإذا كان المرء لا يعرف العلاقة بين الأفراد في المجموعة قيد الدراسة، فكيف له أن التأكد أنه اختار المجموعة الخارجية المناسبة؟ هل تستطيع التفكير في مقاربة قد تقلل أثر الاختيار السيئ للمجموعة الخارجية؟
3. كما لاحظت في أثناء قراءتك، التفرع التطوري طريقة واسعة الاستخدام في التصنيف التطوري، ونظامنا التصنيفي (علم التصنيف) يعكس بشكل متزايد معرفتنا بالعلاقات التطورية. باستخدام الطيور مثالاً، ناقش فوائد ومساوئ تعريفنا للطيور بوصفها زواحف، مقارنة بكونها مجموعة منفصلة ومساوية للزواحف.
4. في مجموعة أنواع من البطلينوس، يبدو أن فقد تطور اليرقات الجنيني وانعكاس التطور الجنيني المباشر حدث مرات عدة. وبالأخذ في الحسبان مبدأ التقتير أو الاقتصاد البسيط، هل ساهمت التغيرات في أي اتجاه بشكل متساوٍ في تقييم الفرضية الأكثر اقتصادًا؟ هل يمكن الأخذ في الحسبان ما إذا كان فقدان المراحل اليرقية هو أكثر احتمالًا من إعادة تطورها من التطور الجنيني المباشر؟ كيف؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™

24 الفصل

تطور المحتوى الجيني (الجينوم)

Genome Evolution

مقدّمة

يضم المحتوى الجيني المادة الخام للتطور، وكثيرًا من الأدلة على التطور، متضمنة في المحتوى الجيني ذي الطبيعة المتغيرة. وعندما تم الكشف عن التتابع في المحتوى الجيني بشكل متزايد، برز حقل علم المحتوى الجيني المقارن بوصفه حقلًا جديدًا ومثيرًا، وأعطى نتائج مدهشة، وطرح كثيرًا من الأسئلة. وبمقارنة المحتوى الجيني بكامله، وليس فقط مقارنة جينات مفردة، تحسنت قدرتنا على فهم كيفية عمل التطور، وعلى تحسين المحاصيل، وتحديد الأساس الوراثي للأمراض، ما قد يطور علاجات أكثر فعالية وذات أعراض جانبية أقل. يهتم هذا الفصل بعلم المحتوى الجيني المقارن ودوره في تحسين فهمنا لتطور المحتوى الجيني، وكيفية تطبيق المعرفة الجديدة لتحسين حياتنا.

موجز المفاهيم

1-24 علم المحتوى الجيني المقارن

- *تتراكم الاختلافات التطورية عبر مدة زمنية طويلة.*
- *يتطور المحتوى الجيني بمعدلات مختلفة.*
- *يمتلك المحتوى الجيني للنبات والفطريات والحيوان جينات متميزة وأخرى مشتركة.*

2-24 تطور كامل المحتوى الجيني

- *يوجّه تعدد المجموعة الكروموسومية القديم والحديث دراسات تطور المحتوى الجيني.*
- *تعدد المجموعة الكروموسومية في النبات واسع الانتشار، وله أصول مشتركة عدة.*
- *يحدث تعدد المجموعة الكروموسومية إزالة للجينات المتضاعفة.*
- *يمكن أن يغير تعدد المجموعة الكروموسومية من التعبير عن الجينات.*
- *الجينات القافزة تنتقل عقب حدوث تعدد المجموعة الكروموسومية.*

3-24 التطور ضمن المحتوى الجيني

- *قد تتضاعف الكروموسومات المفردة.*
- *قد تتضاعف قطع DNA.*
- *يمكن إعادة ترتيب المحتوى الجيني.*
- *ينتج عدم نشاط الجينات جينات كاذبة.*
- *انتقال الجينات الأفقي يعقد الوضع.*

4-24 وظيفة الجين وأنماط التعبير عنه

- *تختلف أنماط استنساخ الجينات بين الإنسان والشمبانزي.*
- *الكلام يتميز به الإنسان: مثال على التعبير المعقد.*

5-24 DNA غير المشفَّر لإنتاج البروتين والوظيفة التنظيمية

6-24 حجم المحتوى الجيني وعدد الجينات

- *يسبب DNA غير المشفَّر لإنتاج البروتين تضخمًا في حجم المحتوى الجيني.*
- *تتباين النباتات كثيرًا في حجم المحتوى الجيني.*

7-24 تحليل المحتوى الجيني والوقاية من الأمراض وعلاجها

- *المحتويات الجينية المتباعدة تقدم أدلة على أسباب الأمراض.*
- *المخلوقات شديدة القرابة تحسن البحث الطبي.*
- *تكشف الاختلافات في المحتوى الجيني للعائل ومسبب المرض أهداف العلاج.*

8-24 تحسين المحاصيل الزراعية عن طريق تحليل المحتوى الجيني

- *نماذج المحتوى الجيني للنبات تشكل حلقة الوصل نحو وراثة نباتات المحاصيل.*
- *يمكن تحديد جينات بكتيريا مفيدة والاستفادة منها.*

1-24 علم المحتوى الجيني المقارن

كان أحد التحديات الأساسية لعلم الأحياء التطوري الحديث إيجاد طريقة لربط التغيرات في تتابع DNA الذي نستطيع الآن دراسته بتفصيل كبير، مع تطور الصفات الشكلية المستخدمة لبناء شجرة النشوء التقليدية. يسهم كثير من الجينات المختلفة في الصفات المعقدة- كالريش الذي وصفناه في الفصل السابق. إن إيجاد صلة بين تغير محدد في الجين، وتحوير في الصفة الشكلية أمر صعب بشكل خاص.

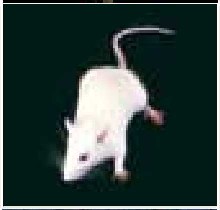
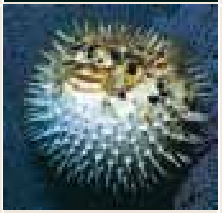
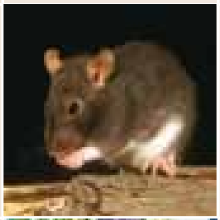
تشكل مقارنة المحتوى الجيني (كامل تتابعات DNA) للأنواع المختلفة أداة جديدة قوية لاستكشاف الانشقاق التطوري بين المخلوقات، في محاولتنا للربط بين التغيرات على مستوى DNA والاختلافات الشكلية. فالمحتوى الجيني ليس مجرد كتاب يحتوي التعليمات والإرشادات لبناء المخلوق والحفاظ عليه، بل إنه يحتوي كميات هائلة من المعلومات عن تاريخ الحياة. وكما عرفت في (الفصل الـ 18)، فإن العدد المتزايد من المحتوى الجيني الذي حُلِّل بشكل كامل في الممالك جميعها يقود إلى ثورة في علم الأحياء التطوري المقارن (الجدول 24-1). الآن، من الممكن استكشاف الفروق الوراثية بين الأنواع بطريقة مباشرة تمامًا، وبهذا نفحص آثار المسار التطوري للأنواع المختلفة.

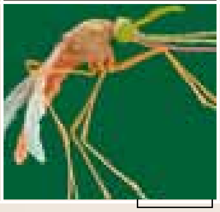
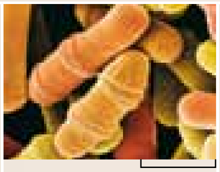
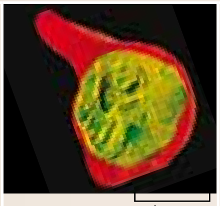
تراكم الاختلافات التطورية عبر مدة زمنية طويلة

يمكن أن يتطور المحتوى الجيني للفيروسات والبكتيريا في أيام عدة، في حين تتطور الأنواع حقيقية النوى المعقدة عبر ملايين السنين. لتوضيح هذه النقطة، سنقارن المحتوى الجيني لفقريات ثلاثة، هي: الإنسان، والسمكة المنتفخة *Fugu rubripes*، والفأر *Mus musculus*.

مقارنة بين المحتوى الجيني للإنسان والسمكة المنتفخة

استكملت النسخة الأولى (الابتدائية) من تتابع السمكة المنتفخة عام 2002، وكان ذلك المحتوى الجيني الثاني للفقريات يتم تحليل تتابعه. وأصبح ممكنًا للمرة الأولى مقارنة المحتوى الجيني للإنسان والسمكة المنتفخة، وكلاهما من الفقريات. ويبدو واضحًا أن هذين المخلوقين كان لهما سلف مشترك قبل 450 مليون سنة.

الجدول 24-1	مؤشرات علم المحتوى الجيني المقارن لحقيقية النوى			
المخلوق		حجم المحتوى الجيني تقديرًا (مليون زوج قاعدة)	عدد الجينات تقديرًا	السنة التي حُلِّل بها التتابع
الفقريات				
Homo sapiens (الإنسان)		2,900	25,000–20,000	2001
Mus musculus (الفأر)		2,600	30,000	2002
Fugu rubripes (السمكة المنتفخة)		365	33,609	2002
Rattus norvegicus (الجرذ)		2,750	20,973	2004
Pan troglodytes (الشمبانزي)		3,100	25,000–20,000	2005

الجدول 24-1	مؤشرات علم المحتوى الجيني المقارن لحقيقية النوى			
المخلوق		حجم المحتوى الجيني تقديرًا (مليون زوج قاعدة)	عدد الجينات تقديرًا	السنة التي حُلّل بها التتابع
الفقريات				
Gallus gallus (ديك الغابة)		1,000	23,000–20,000	2004
اللافقريات				
Drosophila melanogaster (ذبابة الفاكهة)		137	13,600	2000
Anopheles gambiae (البعوض)		278	56,000–46,000	2002
الفطريات				
Schizosaccharomyces pombe (خميرة الانشطار)		13,8	4,824	2002
Saccharomyces cerevisiae (خميرة الخبّاز)		12,7	5,805	1997
النباتات				
Arabidopsis thaliana (رشاد الجدران)		125	25,498	2000
Oryza sativa (الأرز)		430	41,000	2002
الطلائعيات				
Plasmodium falciparum (طفيل الملاريا)		23	5,300	2002

في أثناء التطور، بقيت بعض جينات الإنسان والسمكة المنتفخة دون تغيّر، ولكن بعضها الآخر مميِّز لكل نوع. 25% تقريبًا من جينات الإنسان ليس لها نظير يقابلها في السمكة المنتفخة *Fugu*. كذلك، فقد تمت إعادة ترتيب واسعة في المحتوى الجيني خلال مدة الـ 450 مليون سنة، ومنذ أن انشق خط الثدييات عن خط الأسماك العظمية، ما يشير إلى خلط هائل لترتيب الجينات. وأخيرًا، فإن المحتوى الجيني للإنسان هو 97% DNA مكرر (الفصل الـ 18) ولكن DNA المكرر في السمكة *Fugu* يشكل أقل من سُدُسِ التتابع.

مقارنة بين المحتوى الجيني للإنسان وللفأر

في نهاية عام 2002، استكمل تجمع دولي من الباحثين النسخة الأولى لتتابع المحتوى الجيني للفأر، وسمح بذلك لمقارنة المحتوى الجيني لمخلوقين ثديين لأول مرة. وعلى العكس من مقارنة السمكة المنتفخة بالإنسان، فإن الاختلافات في المحتوى الجيني لكلٍّ من الإنسان والفأر ضئيلة جدًا.

يمتلك المحتوى الجيني للإنسان 400 مليون نيوكليوتايد أكثر مما للفأر. وتكشف مقارنة المحتوى الجيني أن لكل منهما نحو 25,000 جين، وإنهما يتشاطران معظم هذه الجينات. في الحقيقة، فإن الإنسان يشارك الفأر في 99% من جيناته.

وقد انشق الإنسان والفأر تطوريًا منذ نحو 75 مليون سنة، وهذا يعادل سُدُسِ مقدار الوقت الذي فصل السمكة المنتفخة عن الإنسان تقريبًا. هناك فقط 300 جين يتميز بها كل من المخلوقين عن الآخر، وهذا يساوي 1% تقريبًا من المحتوى الجيني.

من منظور الإنسان، تمثل مدة 75 مليون سنة مدة كبيرة من الزمن. ومع ذلك، فإن هناك تشابهًا هائلًا بين المحتوى الجيني للإنسان والفأر. كذلك، وحتى بعد مرور مدة 450 مليون سنة على الاشتراك في سلف مشترك، فإن 75% من الجينات في الإنسان لها ما يناظرها في السمكة المنتفخة. وعلى الرغم من أن المحافظة على الجينات تعد مرتفعة عبر الزمن التطوري، فإن إعادة ترتيب المناطق الكروموسومية، كبيرها وصغيرها، لم تكن أمرًا غريبًا.

مقارنة المحتوى الجيني بين الإنسان والشمبانزي

انشق الإنسان والشمبانزي *Pan troglodytes* تطوريًا منذ نحو 3.5 مليون سنة فقط، ما ترك قليلًا من الوقت أمام المحتوى الجيني لأي منهما لأن يراكم فروقًا بالطفرة. حُلِّل تتابع المحتوى الجيني للشمبانزي عام 2005 ما زودنا بنافذة للمقارنة بيننا وبين الأنواع القريبة لنا. إن مقارنة استبدال نيوكليوتايد واحد تكشف أن 1.06% فقط من المحتويين الجينيين يمتلك فروقًا ثابتة (لا تتغير) في نيوكليوتايدات مفردة. وقد وجد اختلاف مقداره 1.5% في الإدخال والحذف بين الشمبانزي والإنسان. وتقود 53% من طفرات الإدخال والحذف الخاصة بالإنسان إلى تغير فقدان الوظيفة الذي يرجع إلى الصفات التي تميزنا عن الشمبانزي، بما في ذلك الجمجمة الأكبر، وفقدان الشعر على الجسم، وكما سنناقش لاحقًا في هذا الفصل، فإن الطفراتِ التي تقود إلى فروق في نمط التعبير عن الجينات مهمةٌ بشكل خاص لفهمنا لسبب الاختلاف الذي أصبح عليه كل من الشمبانزي والإنسان.

تصنف الطفرات في DNA المشفر إلى مجموعتين: تلك التي تغير الأحماض الأمينية المشفر لها في التتابع (تغيرات غير مترادفة) وتلك التي لا تغير الأحماض الأمينية المشفر لها (تغيرات مترادفة، عد إلى الجدول 15-1). تكشف مقارنة المحتوى الجيني للفأر والجرذ عن وجود نسبة أصغر من التغيرات غير المترادفة إلى التغيرات المترادفة من المقارنة بين الشمبانزي والإنسان. إن النسبة المرتفعة في الرئيسيات تشير إلى أن عددًا أقل من الطفرات غير المترادفة قد أزيل بفعل الانتخاب الطبيعي مما حدث في الفأر والجرذ. إن إزالة الجينات غير المترادفة في أثناء التطور يدعى الانتخاب المنقِّي؛ لأن الطفرات ذات تأثير ضار في الغالب، والانتخاب المنقِّي يزيل هذه الطفرات. تكمن الإجابة عن لغز وجود انتخاب منقي أقل في الرئيسيات في أن حجم المجموعات السكانية هنا هو أصغر، والانتخاب المنقي أقل فعالية في المجموعات الصغيرة.

يتطور المحتوى الجيني بمعدلات مختلفة

تكشف مقارنة المحتوى الجيني لكل من الفأر والإنسان، أنه، منذ أن اشتركا في سلف مشترك منذ نحو 75 مليون سنة، حدثت الطفرة في DNA الفأر بسرعة ضعفين أكثر مما حدثت في الإنسان. انفصلت ذبابة الفاكهة والبعوضة *Anopheles* تطوريًا منذ ما يقارب 250 مليون سنة من التطور، ويبدو أنهما تطورتا بشكل أكثر سرعة في تلك الفترة مما حدث للفقريات. فمدى التشابه بين هاتين الحشرتين يشابه الذي بين الإنسان والسمكة المنتفخة اللذين انفصلا منذ 450 مليون سنة.

تتطلب هذه الملاحظات المثيرة للاهتمام تفسيرًا: ترى إحدى الفرضيات التي تجد الكثير من الدعم الآن، أن الاختلاف في طول الجيل هو السبب في اختلاف معدلات تطور المحتوى الجيني. فمثلًا، الفأر القادر على التكاثر كل ستة أسابيع، لديه انقسامات في الخلايا الجرثومية المولدة، ولديه فرص لإعادة الاتحاد عبر أي مدة من الزمن أكبر مما لدى الإنسان. إن معدلات الطفرات في الخلايا المولدة لدى الفأر والإنسان سيكون هو نفسه في كل جيل، ولكن سيكون هناك عدد أكبر من الأجيال لدى الفأر.

يمتلك المحتوى الجيني للنبات والفطريات والحيوان جينات متميّزة، وأخرى مشتركة

نعود الآن خطوة إلى الوراء للنظر في اختلافات المحتوى الوراثي ضمن ممالك حقيقية النوى التي تشكلت تطوريًا قبل عهد طويل من الشواهد التي أوردناها. لقد شاهدت توًّا أن كثيرًا من الجينات تُعدّ محافظة جدًا في الحيوانات. فهل جينات النبات محافظة جدًا أيضًا؟ وإذا كان الأمر كذلك، فهل هي شبيهة بتلك التي في الحيوانات أو الفطريات؟

مقارنة بين المحتوى الجيني لنباتين

أول محتوى جيني لنبات تم تحليل تتابعه كان لنبات رشاد الجدران *Arabidopsis thaliana*، وهو عضو صغير في عائلة الخردل، غالبًا ما يستخدم نموذجًا لدراسة الوراثة الجزيئية والتطور الجنيني للنباتات الزهرية. اكتمل تحليل المحتوى الجيني لهذا النبات بشكل تام عام 2000، وكشف عن وجود 25,948 جينًا، وهو عدد قريب مما لدى الإنسان، ولكن في محتوى جيني حجمه 125 مليون زوج من القواعد فقط، وهو أقل بثلاثين ضعفًا من المحتوى الجيني للإنسان.

يعود نبات الأرز *Oryza sativa* لعائلة الحشائش التي تضم الذرة، والقمح، والشعير، والسورغوم (الذرة الرفيعة)، وقصب السكر. للأرز محتوى جيني صغير، خلافًا لمعظم الحشائش، يتكون من 430 مليون زوج قاعدة. وحتى في محتوى جيني صغير كهذا، فإنه يوجد41,000 جين.

وعلى الرغم من أن الأرز، ورشاد الجدران قريبان متباعدان، فإنهما يشتركان في كثير من الجينات. فأكثر من 80% من الجينات الموجودة في الأرز بما في ذلك المكررة، توجد أيضًا في رشاد الجدران. ويقع ضمن ما تبقى من 20% الجينات التي قد تكون مسؤولة عن بعض الفروق الوظيفية والشكلية بين الأرز (أحادي الفلقة) والرشاد (ثنائي الفلقة)، وهما مجموعتان مختلفتان من النباتات الزهرية. من المحتمل أن كثيرًا من الفروق الأخرى بين النوعين تعكس فروقًا في التعبير عن الجينات، وسنناقش ذلك لاحقًا في هذا الفصل (الاختلافات الشكلية والوظيفية موصوفة في الفصل الـ 30).

مقارنة النباتات بالحيوانات والفطريات

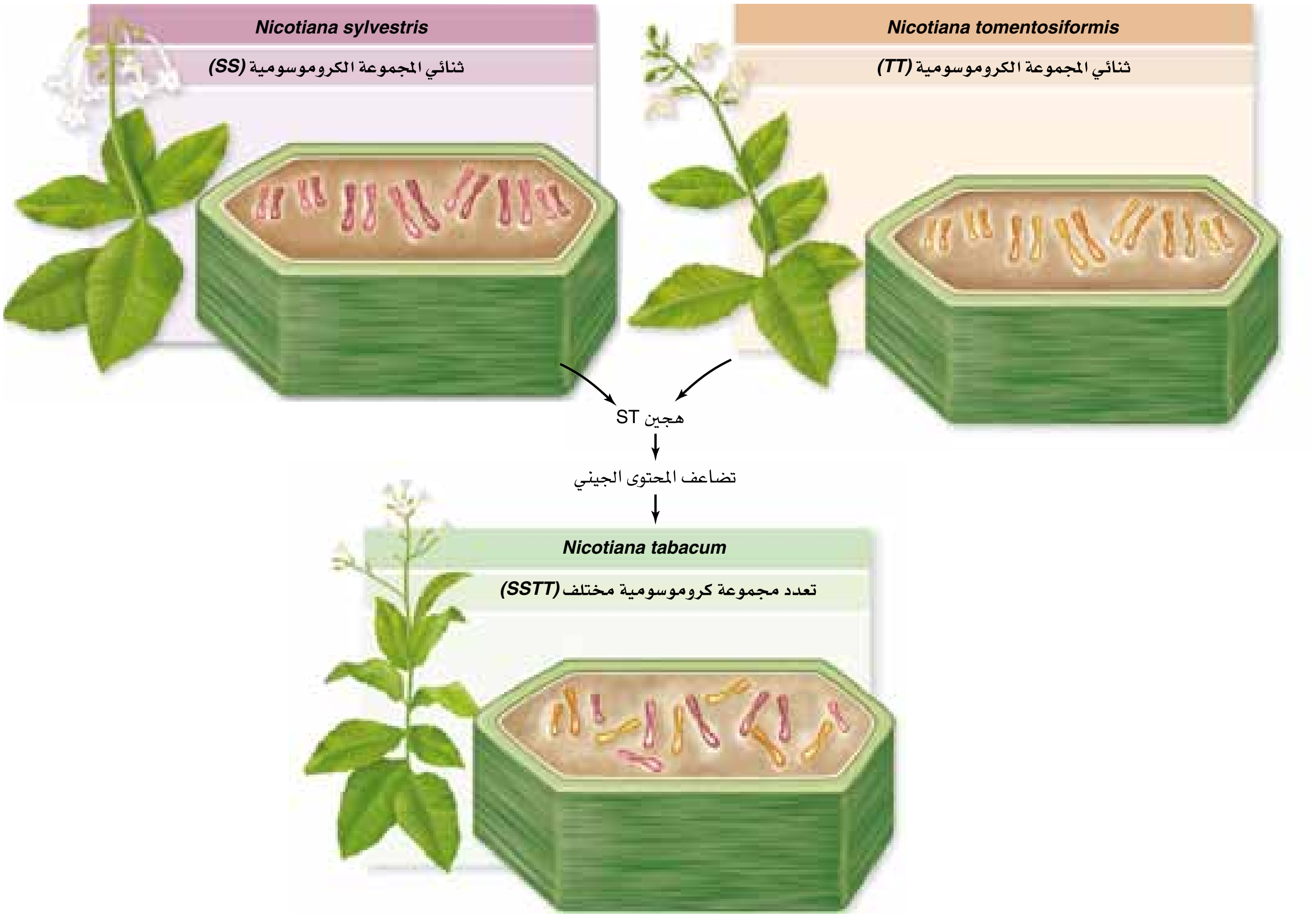
نحو ثلث الجينات في رشاد الجدران والأرز تبدو جينات نباتية بشيء من المنطق، أي جينات لا توجد في أي محتوى جيني للحيوانات أو الفطريات بحسب ما حُلِّل حتى الآن. وتضم هذه آلافًا عدة من الجينات ذات العلاقة بالبناء الضوئي والتشريح البنائي الضوئي. ومع ذلك، فإن عددًا قليلًا من المحتوى الجيني للنباتات قد تم تتبعه حتى الآن.

من بين الجينات المتبقية الموجودة في النباتات عدد كبير مشابه لتلك الموجودة في الحيوانات والفطريات، وبشكل خاص تلك الجينات المتعلقة بالأيض الوسيط الأساسي والمتعلقة بتضاعف المحتوى الجيني وإصلاحه، وفي استنساخ RNA، وبناء البروتين. وقبل توافر تحليل تتابع كامل المحتوى الجيني، كان تقييم درجة التشابه والاختلاف الوراثي بين المخلوقات المتباينة أمرًا صعبًا في أحسن الأحوال.

قد يحتاج تطور المحتوى الجيني إلى ملايين السنين، وفي بعض الحالات، إلى أيام عدة، وهو لا يحدث بمعدل ثابت في الأنواع جميعها. وعلى الرغم من أن كثيرًا من الجينات محافظ بشكل كبير عبر الممالك، فإن كثيرًا من الجينات، بما في ذلك ثلث المحتوى الجيني للنبات، يميز مملكة عن أخرى.

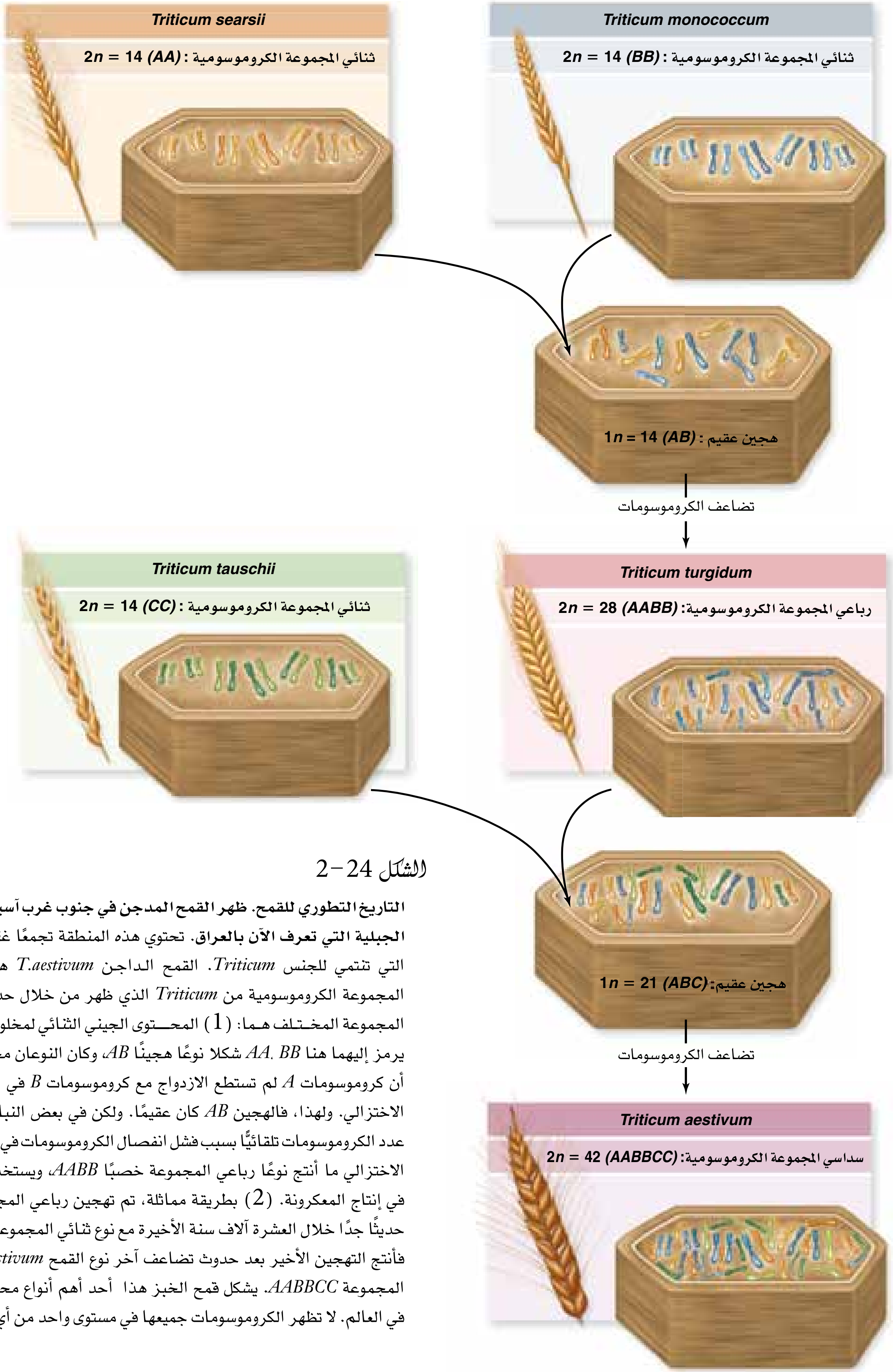
2-24 تطور كامل المحتوى الجيني

كما تعلمت في (الفصل الـ 22)، يمكن أن يؤدي تعدد المجموعة الكروموسومية (وجود ثلاث مجموعات كروموسومية أو أكثر) إلى ظهور أنواع جديدة. يمكن أن ينتج تعدد المجموعة الكروموسومية، إما من تضاعف المحتوى الجيني في نوع ما، أو من التهجين بين نوعين مختلفين. ففي حالة **تعدد المجموعة الكروموسومية الذاتي Autopolypolidy** يتضاعف المحتوى الجيني للنوع بسبب خطأ في الانقسام الاختزالي، ما يؤدي إلى إنتاج أربع نسخ من كل كروموسوم. أما **تعدد المجموعة الكروموسومية المختلف Allopolyploidy** فينتج من التهجين والتضاعف اللاحق للمحتوى الجيني لنوعين مختلفين (الشكل 24 -1). إن أصول القمح الموضحة في (الشكل 24 -2) تتضمن حدثين متعاقبين من تعدد المجموعة الكروموسومية المختلف.



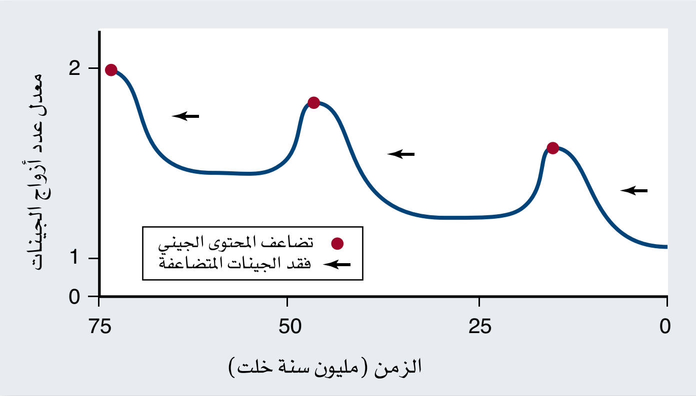
الشكل 24–1

تعدد المجموعة الكروموسومية المختلف. حدث تعدد مجموعة كروموسومية مختلف في التبغ منذ 5 ملايين سنة، ولكن يمكن تشبيهه بالتهجين بين الأنواع المولدة، وإحداث تضاعف في الكروموسومات، ويتم غالبًا من خلال المزارع النسيجية، ثم يتبع ذلك تكثير النبات، ما يقود إلى تضاعف الكروموسومات. أنواع التبغ بها كثير من الكروموسومات، ولكن ليست جميعها واضحة في الصورة، فلا تظهر جميعها في المستوى نفسه في الخلية.



الشكل 24–2

التاريخ التطوري للقمح. ظهر القمح المدجن في جنوب غرب آسيا في المناطق الجبلية التي تعرف الآن بالعراق. تحتوي هذه المنطقة تجمعًا غنيًّا بالحشائش التي تنتمي للجنس *Triticum*. القمح الداجن *T.aestivum* هو نوع متعدد المجموعة الكروموسومية من *Triticum* الذي ظهر من خلال حدثين من تعدد المجموعة المختلف هما: (1) المحتوى الجيني الثنائي لمخلوقين مختلفين، يرمز إليهما هنا *AA, BB* شكلا نوعًا هجينًا *AB*، وكان النوعان مختلفين لدرجة أن كروموسومات *A* لم تستطع الازدواج مع كروموسومات *B* في أثناء الانقسام الاختزالي. ولهذا، فالهجين *AB* كان عقيمًا. ولكن في بعض النباتات، تضاعف عدد الكروموسومات تلقائيًّا بسبب فشل انفصال الكروموسومات في أثناء الانقسام الاختزالي ما أنتج نوعًا رباعي المجموعة خصبًا *AABB*، ويستخدم هذا القمح في إنتاج المعكرونة. (2) بطريقة مماثلة، تم تهجين رباعي المجموعة *AABB* حديثًا جدًا خلال العشرة آلاف سنة الأخيرة مع نوع ثنائي المجموعة مختلف *CC*، فأنتج التهجين الأخير بعد حدوث تضاعف آخر نوع القمح *T.aestivum* سداسي المجموعة *AABBCC*. يشكل قمح الخبز هذا أحد أهم أنواع محاصيل الأغذية في العالم. لا تظهر الكروموسومات جميعها في مستوى واحد من أي خلية.



الشكل 24–3

مقارنة التتابع لجينات متعددة في المحتوى الجيني المتعدد تخبرنا عن طول الزمن الذي مر منذ حدوث تعدد المجموعة الكروموسومية الذاتي أو المختلف. التحليل المعقد لانشقاق التتابعات بين أزواج الجينات المتضاعفة، ووجود أزواج الجينات المتضاعفة أو غيابها يزودنا بمعلومات عن تاريخ حدوث تضاعف المحتوى الوراثي، وتاريخ حدوث فقد الجينات. يبين المنحنى أحداثًا عدة أدت إلى تضاعف المجموعة الكروموسومية عبر الزمن التطوري.

استقصاء

لماذا يحدث انخفاض في عدد الجينات المتضاعفة بعد جولات عدة من عمليات تعدد المجموعة الكروموسومية؟

يوجه تعدد المجموعة الكروموسومية القديم والحديث دراسات تطور المحتوى الجيني

أدت طريقتان بحثيتان إلى تبصر آخر في تغيير المحتوى الجيني عقب تعدد المجموعة الكروموسومية؛ الطريقة الأولى تدرس التعدد القديم، وتدعى **تعدد المجموعة الأثري (الأحاثي) Paleopolyploidy**. هنا تثبت مقارنة التتابع بين الكروموسومات المتماثلة والأدوات النشوئية زمن حدوث أنماط التعدد الكروموسومي. يمكن أن يستخدم انشقاق التتابعات إضافة إلى وجود أو غياب أزواج الجينات المتضاعفة من التهجين، في إعادة بناء تاريخ تطور المحتوى الجيني، والأمثلة المحددة موجودة في (الفصل الـ 25). كل نسخ أزواج الجينات المتضاعفة التي نشأت من خلال تعدد المجموعة، لا تكون بالضرورة موجودة بعد آلاف أو ملايين السنين بعد حدوث التعدد. وسنعود لمناقشة غياب الجينات المتضاعفة لاحقًا في هذا الجزء. الطريقة الثانية؛ خلق **تعدد مجموعة كروموسومية مخلق Synthetic polyploidy** بتهجين النباتات ذات القرابة الأكبر إلى النوع السلفي، ومن ثم حث التضاعف الكروموسومي كيميائيًّا. ما لم يتضاعف المحتوى الجيني للخليط، فإن النبات سيكون عقيمًا؛ لأنه لن يحتوي الكروموسومات المتماثلة التي نحتاج إليها للازدواج في أثناء الطور الاستوائي الأول من الانقسام الاختزالي.

وحيث إن الانقسام الاختزالي يتطلب عددًا زوجيًّا من المجموعات الكروموسومية، فإن الأنواع التي لها درجات تعدد من مضاعفات الرقم 2 يمكن أن تتكاثر جنسيًّا. وسيكون الانقسام الاختزالي كارثيًّا في مخلوقات ذات 3 مجموعات كروموسومية ($3n$) كالموز؛ لأن ثلاث مجموعات كروموسومية لا يمكن قسمتها بالتساوي بين خليتين. وقد استفاد المهجنون من هذا في الموز التجاري (ليس الموز البري) الذي لا بذور له. فالبويضات المجهضة تبدو كنقاط بنية صغيرة في أي مقطع عرضي لثمرة الموز.

استقصاء

ارسم ما قد يحصل في أثناء الانقسام الاختزالي في خلية موز ثلاثية المجموعة الكروموسومية. (بالعودة إلى الفصل الـ 11 إذا تطلب الأمر). نباتات الموز التجاري تعتمد على وسائل تكاثر لا جنسية.

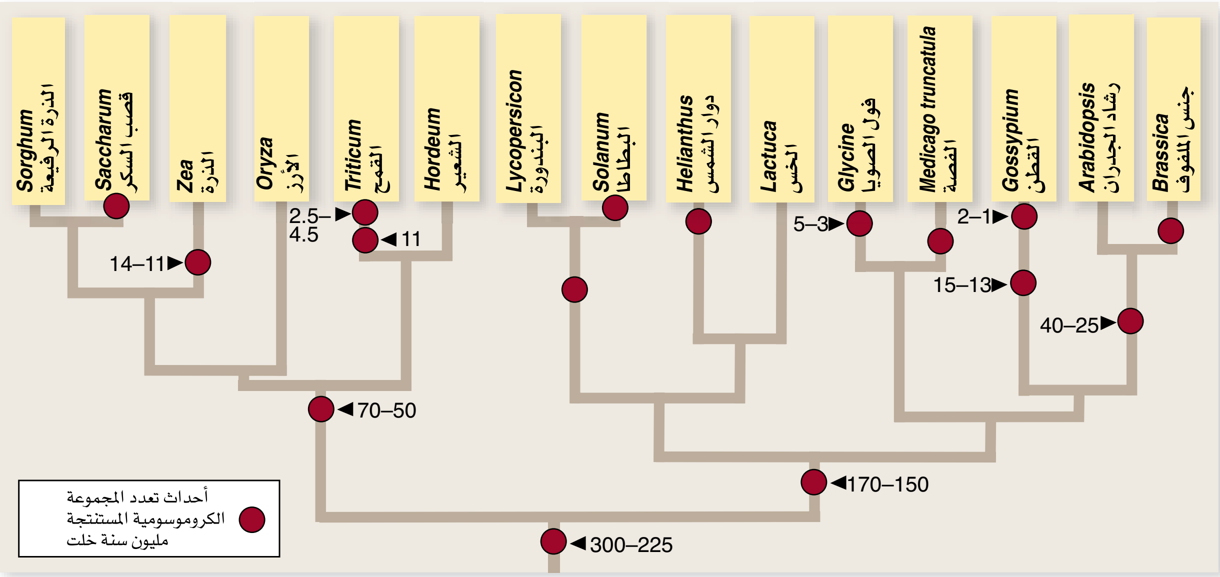
في الأجزاء الآتيه، سنتمعّن في أثر حدوث تعدد المجموعة الكروموسومية في المحتوى الجيني. فالأمثلة من النباتات اختيرت لتوضح نقاطًا أساسية في هذا الجزء؛ لأن التعدد أكثر حدوثًا في النباتات. لكن الحقائق المدهشة، مع ذلك ليست مقصورة على مملكة النبات.

تعدد المجموعة الكروموسومية في النبات واسع الانتشار وله أصول عدة مشتركة

حدث تعدد المجموعة الكروموسومية مرات عدة في تطور النباتات الزهرية (الشكل 24–4) فسلالة البقوليات التي تضم فول الصويا *Glycine max*، ونبات الفصة *Medicago truncatulata* وهو نبات علف بقولي يستخدم بكثرة في البحوث،

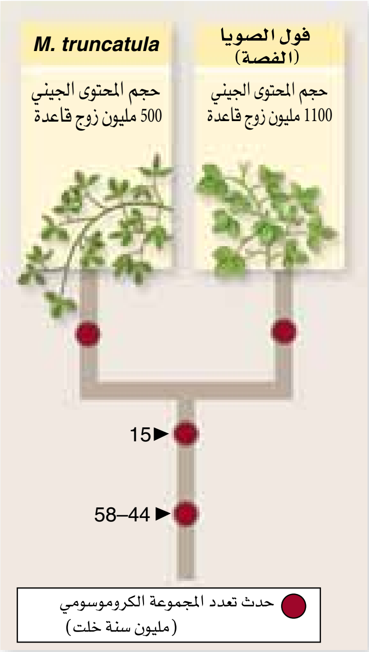
الشكل 24–4

حدث تعدد المجموعة الكروموسومية مرات عدة في أثناء تطور النباتات الزهرية



الشكل 24–5

انخفاض حجم المحتوى الجيني. لا بد أن انخفاض حجم المحتوى الجيني قد حدث في نبات الفصة.



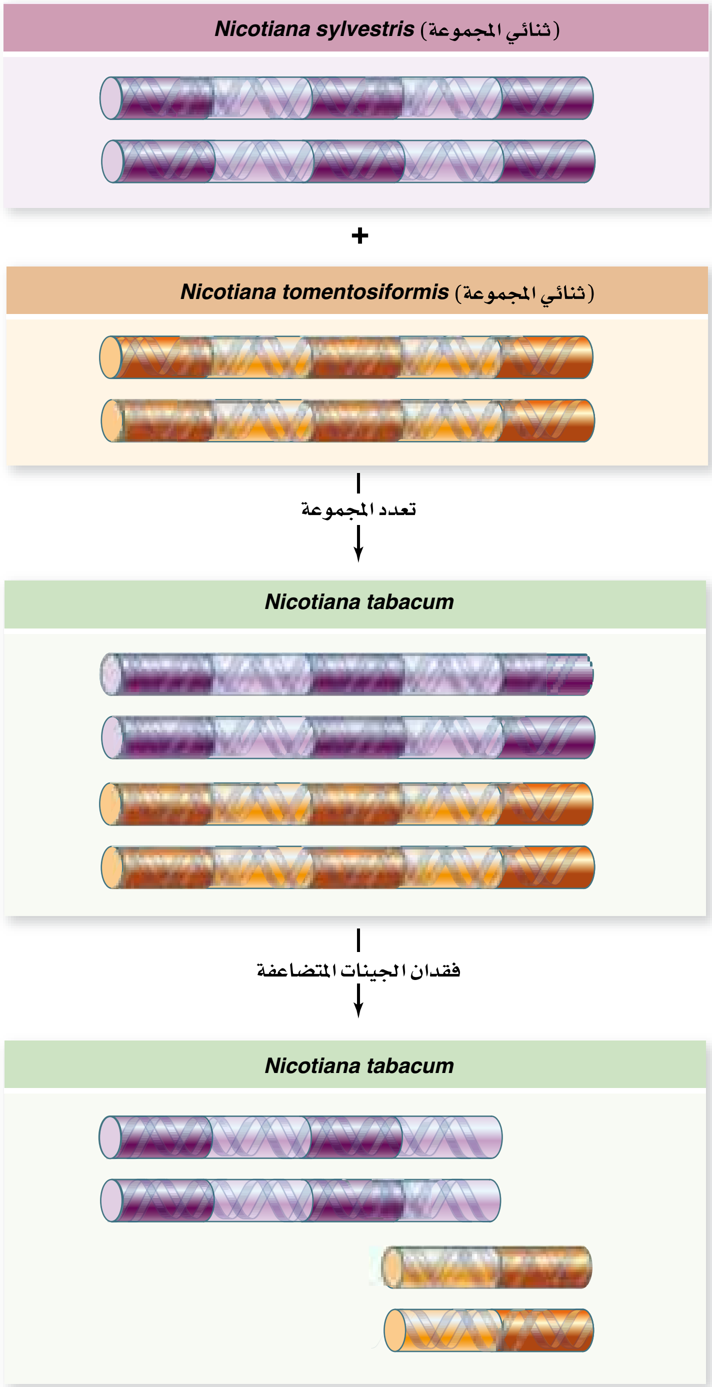
وبازيلا البساتين *Pisum sativum* كلها عايشت حدث تعدد كروموسومي كبيرًا منذ 44-58 مليون سنة تقريبًا، وحدثًا آخر منذ نحو 16 مليون سنة (الشكل 24-5).

تبين مقارنة سريعة للمحتوى الجيني لكل من فول الصويا ونبات الفصة فرقًا هائلًا في حجم المحتوى الجيني. إضافة إلى زيادة حجم هذا المحتوى من خلال تعدد المجموعة، فإن المحتوى الجيني للفصة عانى بالتأكيد تناقصًا في الحجم عبر الزمن التطوري كذلك. فالحجم الكلي للمحتوى الوراثي لا يمكن تفسيره على أساس تعدد المجموعة الكروموسومية وحده.

يحدث تعدد المجموعة الكروموسومية إزالة للجينات المتضاعفة

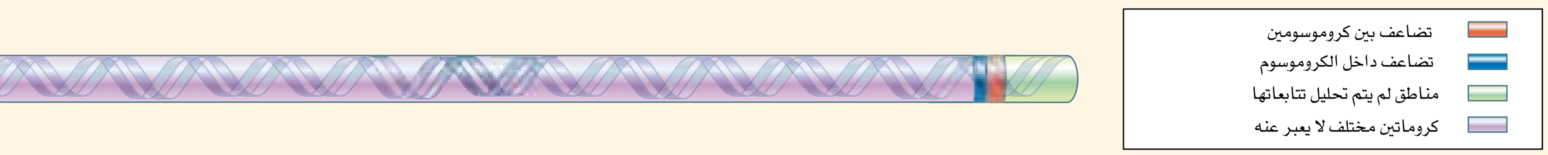
يكون تشكيل تعدد المجموعة المختلف بين نوعين مختلفين متبوعًا بخسارة سريعة للجينات غالبًا (الشكل 24-6) أو حتى لكروموسوم كامل، على الرغم من أنه في بعض متعددات المجموعة ينشأ فقد نسخة واحدة من كثير من الجينات المتضاعفة على مدة زمنية أطول. في بعض الأنواع، هناك خسارة لكمية كبيرة من الجينات في الأجيال الأولى التي تعقب حدوث التعدد.

نشأ التبغ الحديث *Nicotiana tabacum* من تهجين تبعه تضاعف المحتوى الجيني لتزاوج بين *Nicotiana sylvestris* (نبات أنثى) و *N.tomentosiformis* (نبات ذكر) (انظر الشكل 24-1). لاكتمال التحليل الذي بني على أساس تزاوج حدث منذ 5 ملايين سنة، قام الباحثون باستحداث تبغ حديث *N.tabacum* مخلق، ولاحظوا خسارة الكروموسومات التي أعقبت ذلك. ومن المثير للدهشة أن خسارة الكروموسومات لم تكن متساوية. فقد نبذت كروموسومات *N.tomentosiformis* أكثر من كروموسومات *N.sylvestris* وقد شوهد فقد غير متساوٍ للكروموسومات في هجين القمح المخلق، حيث فقد 13% من المحتوى الجيني لأحد الآباء مقارنة بـ 0.5% للمحتوى الجيني للأب الآخر. ويحتمل أن المعدلات المختلفة



الشكل 24–6

تعدد المجموعة قد يكون تبعه فقد غير متساوٍ للجينات المتضاعفة من المحتوى الجيني المشترك. في حالة *N.tabacum* فقدت أزواج جينات متضاعفة من الأب الذكر *N.tomentosiformis* أكثر مما فقدت من الأب الآخر *N.sylvestris*. هذا الاستنتاج ينطبق على تعدد المجموعة الطبيعي والمخلق كذلك.



لتضاعف المحتوى الجيني قد تفسر درجات الفقد المختلفة، كما هو صحيح في خليط خلايا الإنسان والفأر المزروعة المخلقة.

يمكن أن يغير تعدد المجموعة الكروموسومية من التعبير عن الجينات

أحد الاكتشافات الصارخة هو التغير في التعبير عن الجينات الذي يحدث في الأجيال الأولى عقب حدوث التعدد. بعض هذا التعبير قد يرتبط بإضافة مجموعة المثيل إلى قواعد سايتوسين في DNA. فالجينات الممثلة (التي ارتبط فيها مثيل بسايتوسين) لا يمكن استنساخها كما وصفنا في (الفصل الـ 16). وببساطة، فإن حدوث التضاعف يمكن أن يقود إلى إسكات قصير الأمد لبعض الجينات، وفي الأجيال اللاحقة، هناك انخفاض في المثلة.

الجينات القافزة تتنقل عقب حدوث تعدد المجموعة الكروموسومية

سمت العالمة باربرا ماك كلنتوك مناطق DNA القافزة العناصر الضابطة *Controlling elements* وذلك في عملها الذي استحق جائزة نوبل عن العناصر الجينية المتنقلة. لقد افترضت أن المناطق القافزة تستطيع الاستجابة لحدوث صدمة في المحتوى الجيني، فتقفز إلى موضع جديد في المحتوى الجيني. واعتمادًا على المكان الذي تنتقل إليه المنطقة القافزة، فقد تظهر طرز شكلية جديدة.

تدعم البحوث الحديثة حول نشاط المناطق القافزة عقب التهجين فرضية ماك كلنتوك. مرة أخرى، فإنه في أثناء الأجيال الأولى عقب حدوث التعدد يحدث إدخال للمناطق القافزة بسبب عملية القفز ذات النشاط غير الاعتيادي. هذه الإدخالات الجديدة قد تسبب طفرة في الجينات، أو تغيرًا في التعبير عن الجينات، أو إعادة ترتيب الكروموسومات، وكل هذه الأمور يسبب اختلافًا وراثيًّا إضافيًّا يمكن أن يعمل عليه التطور.

يمكن أن يقود حدوث تعدد المجموعة الكروموسومية إلى تغيرات كبرى في تركيب المحتوى الجيني. تتراوح هذه التغيرات بين نبذ الجينات إلى تغير التعبير عنها من خلال عملية مثلة DNA، وإلى زيادة قفز المناطق القافزة، وإعادة ترتيب الكروموسومات. ونظرًا لشيوع عملية التعدد الكروموسومي، خاصة في النباتات، فإنها تعدّ مهمة في إنشاء التنوع الحيوي والتكيف.

3-24 التطور ضمن المحتوى الجيني

يسهم تضاعف أجزاء من المحتوى الجيني في التطور، سواء أكانت جينات مفردة أم كروموسومات كاملة؛ إذ يقدم التضاعف فرصة للجينات التي لها الوظيفة نفسها لأن تنشق، وتختلف معتمدة على وجود زوج احتياطي من الجينات في مكانها يشكل دعمًا لها. وكما هو في حال الطفرات جميعها، فإن معظمها ضار أو محايد – نسبة صغيرة منها فقط تزيد التلاؤم في الأفراد وقت حدوث الطفرة وتديم المحتوى الجيني المحور.

قد تتضاعف الكروموسومات المفردة

كما قد تتذكر، يشير مصطلح **التعدد المفرد Aneuploidy** إلى تضاعف كروموسوم واحد أو فقده بدلًا من كامل المحتوى الجيني (انظر الفصل الـ 13). يشكل فشل انفصال الكروموسومات المتماثلة أو الكروماتيدات الشقيقة في أثناء الانقسام الاختزالي الطريقة الأكثر شيوعًا لحدوث التعدد المفرد.

وبشكل عام، فإن النباتات أكثر قدرة على تحمل التعدد المفرد من الحيوانات، ولكن تفسير هذا الاختلاف مخادع.

قد تتضاعف قطع DNA

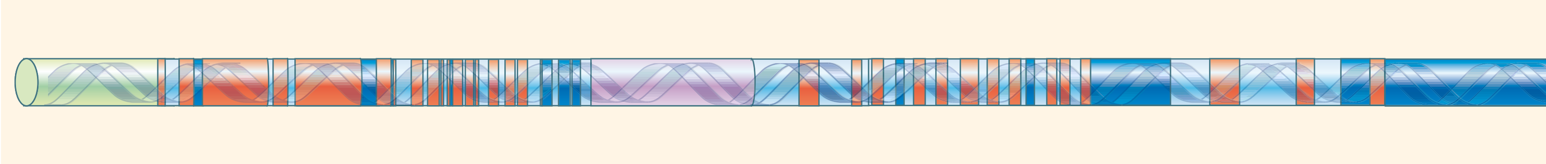
أحد أعظم مصادر الصفات الجديدة في علم المحتوى الجيني هو تضاعف قطع من DNA. عندما يتضاعف جين ما، فإن المصير الأكثر احتمالًا له هو: (1) يفقد الوظيفة خلال طفرة لاحقة. (2) يكتسب وظيفة جديدة خلال طفرة لاحقة. (3) توزع الوظيفة الإجمالية للجين السلفي على النسختين. وفي الحقيقة، فإن معظم الجينات المتضاعفة تفقد الوظيفة، وبعضها يُتّم ذلك بسرعة عقب تضاعف المحتوى الجيني، في حين يتم ذلك في بعضها الآخر ببطء عبر الزمن التطوري.

إذن، كيف يمكن للباحث الادّعاء بأن تضاعفَ الجينات قوةٌ تطورية دافعة للابتكار الجيني، أي لاكتساب الجينات وظيفة جديدة. يكمن جزء من الإجابة في ملاحظة أين يكون تضاعف الجين في المحتوى الجيني أكثر احتمالًا. في الإنسان تحدث أعلى معدلات التضاعف في الكروموسومات الثلاث الأغنى بالجينات، وإن الكروموسومات السبعة ذات الجينات الأقل عددًا تُظهر أقل قدر من التضاعف. (تذكر أن وجود عدد أقل من الجينات لا يعني أن كمية DNA الكلية أقل).

الأكثر إقناعًا، بعض أنواع جينات الإنسان تبدو أكثر احتمالًا للتضاعف: جينات النمو والتطور الجنيني، وجينات الجهاز المناعي، والمستقبلات الموجودة على سطح الخلايا. يتألف نحو 5% من المحتوى الجيني للإنسان من تضاعف في قطع DNA (الشكل 24-7). أخيرًا والأكثر أهمية، يُعتقد أن تضاعفَ الجينات قوةٌ تطورية رئيسة في الابتكار الجنيني؛ لأن الجينات المتضاعفة لها أنماط مختلفة من التعبير عن الجينات (انظر الفصل الـ 25 من أجل الأمثلة). فمثلًا، قد يعبر عن النسختين المتضاعفتين في مجموعات مختلفة أو متطابقة من الأنسجة أو الأعضاء في أثناء التطور الجنيني.

الشكل 24-7

تضاعف قطع DNA في كروموسوم Y في الإنسان. كل منطقة حمراء لديها 98% تتابع مشابه للتتابع على كروموسوم مختلف في الإنسان. كل منطقة زرقاء داكنة لديها 98% تشابه في التتابع مع تتابع في مكان آخر على كروموسوم Y.



وكلما قارنا مزيدًا من الأنواع، يمكن أن نرى أن معدل تضاعف الجينات يبدو أنه يتغير في المجموعات المختلفة من المخلوقات. فذبابة الفاكهة لديها 31 جينًا مضاعفًا جديدًا تقريبًا في المحتوى الجيني لكل مليون سنة، وهذا يعادل نحو 0.0023 تضاعف لكل جين لكل مليون سنة. وهذا المعدل يكون أسرع في الديدان الخيطية *Caenorhabditis elegans*. يدعى الجينان اللذان نشأا من جين مفرد في السلف **جينين متوازيين Paralogues**. في المقابل، يُدعى الجين الذي استمر محافظًا منذ السلف المشترك **الجين المستقيم Orthologue**.

يمكن إعادة ترتيب المحتوى الجيني

يملك الإنسان كروموسومًا واحدًا أقل مما لدى الشمبانزي، والغوريلا، وإنسان الغاب (الشكل 24-8). لم يفقد الإنسان كروموسومًا، بل إنه في زمن ما اتحد كروموسومان متوسطا الحجم في القردة ليشكلا كروموسوم الإنسان الحالي رقم 2، وهو ثاني أكبر كروموسوم في محتوانا الجيني.

إن الاتحاد المؤدي إلى كروموسوم الإنسان مثال على نوع إعادة تنظيم المحتوى الجيني الذي حدث في كثير من الأنواع. إن إعادة ترتيب كهذه يمكن أن تزودنا بأدلة تطورية، ولكنها لا تشكل دليلًا قاطعًا على درجة قرب نوعين من بعضهما دائمًا.

مثلًا، خذ تنظيم الجينات المستقيمة المحافظة المشتركة بين الإنسان، والدجاج، والفأر. تقدر إحدى الدراسات أن 72 عملية إعادة ترتيب كروموسومي حدثت منذ أن كان الإنسان والدجاج يتشاطران سلفًا مشتركًا آخر مرة. وهذا الرقم أقل بشكل واضح من الرقم المقدر 128 إعادة ترتيب بين الدجاج والفأر، أو الرقم 171 بين الفأر والإنسان.

لا يعني هذا أن الإنسان والدجاج هما أقرب لبعضهما من الفأر والإنسان، أو من الفأر والدجاج. ما تظهره هذه البيانات فعلًا، هو أن عملية إعادة ترتيب الكروموسومات قد حدثت بتكرار أقل بكثير في الخطوط التطورية التي قادت إلى الإنسان والدجاج، مقارنة مع تلك التي قادت إلى الفأر. إن إعادة الترتيب الكروموسومي في أسلاف الفأر يبدو أنها حدثت بمعدل ضعفين أكثر مما حدث في الإنسان. هذه المعدلات المختلفة في التغير تعارض الرأي القائل: إن الإنسان وجد منذ مئات الملايين من السنين.

إن المحتوى الجيني الذي عانى تغيرًا كروموسوميًّا بطيئًا نسبيًّا هو الأكثر فائدة في إعادة بناء المحتوى الجيني الافتراضي للفقريات السلفية. فإذا تغيرت مناطق كروموسومية تغيرًا قليلًا في فقريات متباعدة خلال مدة الثلاث مئة مليون سنة الأخيرة، فإننا نستطيع الاستنتاج بدرجة معقولة أن السلف المشترك لهذه الفقريات كان متشابهًا في محتواه الجيني.

إن الاختلاف في تنظيم المحتوى الجيني محير كالفروق في تتابع الجين. وعلى الرغم من أن إعادة ترتيب الكروموسوم أمر شائع، فإن الترتيب الطولي لجينات الفأر والإنسان على قطع طويلة من الكروموسومات هو نفسه- تم حفظ التتابع السلفي المشترك في كلا النوعين. هذه **المحافظة على الموقع Conservation of synteny** (انظر الفصل الـ 18)، توقعته دراسات الخرائط الجينية مبكرًا، وهي تزودنا بدليل على أن التطور يصوغ شكل تنظيم المحتوى الجيني لحقيقية النوى وبقوة. وكما هو مبين في (الشكل 24-9) فإن المحافظة على الموقع تسمح للباحثين بأن يجدوا بسهولة موقع الجين في نوع مختلف باستخدام معلومات المحافظة على الموقع، ما يؤكد قوة مقاربة دراسات المحتوى الجيني المقارن.

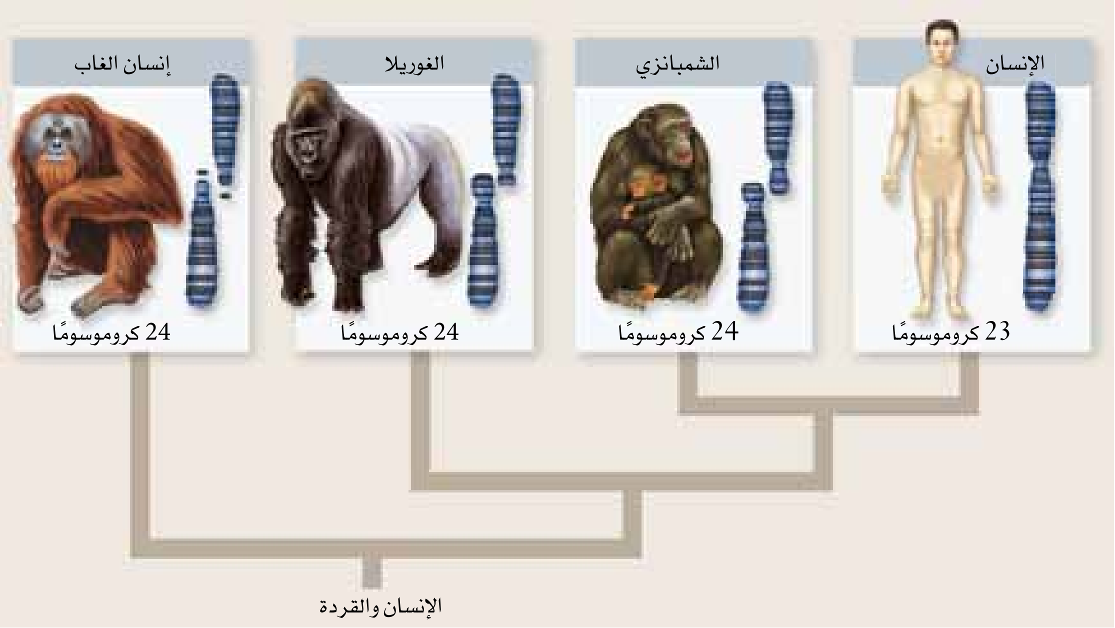
يُنتج عدم نشاط الجينات جينات كاذبة

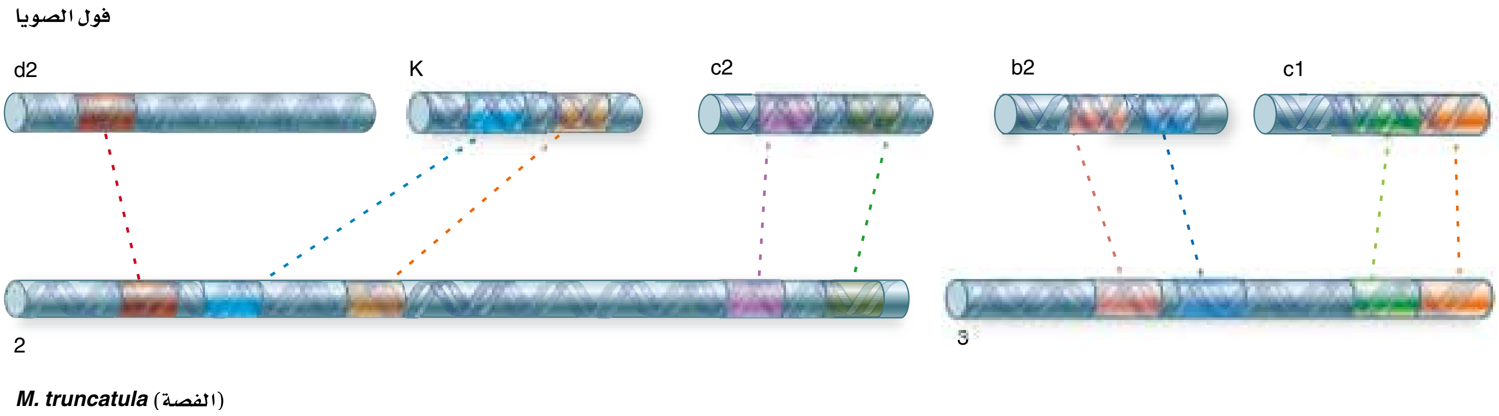
إن فقدَ وظيفة الجين طريقةٌ مهمة لتطور المحتوى الجيني. خذ في الحسبان جينات مستقبل الشم المسؤولة عن إحساسنا بالشم. فهذه الجينات مسؤولة عن إنتاج مستقبلات ترتبط بالمواد ذات الرائحة، ما يبدأ سلسلة من أحداث نقل الإشارات تؤدي في النهاية إلى إدراكنا للروائح.

إن عدم نشاط الجينات يبدو أنه التفسير الأفضل لإحساسنا المنخفض بالروائح نسبة إلى القردة العظيمة والثدييات الأخرى. فالمحتوى الجيني للرئيسيات لديه أكثر من 1000 نسخة من جينات مستقبل الشم (الشكل 24-10). ويقدر أن نحو 70% من جينات مستقبل الشم في الإنسان **جينات كاذبة Pseudogenes** غير كاملة (تتابعات DNA شبيهة بالجينات العاملة، ولكنها لا تنتج نواتج ذات وظيفة؛ لأن لديها كودونات إيقاف قبل الأوان، أو أن بها طفرات مشوهة المنطق، أو بها حذف

الشكل 24-8

القردة العظيمة الحية. كل القردة العظيمة الحية باستثناء الإنسان لها عدد مفرد من الكروموسومات مقداره 24. الإنسان لم يفقد كروموسومًا، بل إن كروموسومين صغيرين اتحدا معًا ليكونا كروموسومًا واحدًا.





الشكل 24–9

المحافظة على الموقع وتحديد هوية الجينات. الجينات التي تم تحليل تتابعها في نموذج البقوليات *Medicago truncatula* يمكن استخدامها لتحديد هوية الجينات المماثلة في فول الصويا *Glycine max*؛ لأن مناطق واسعة من المحتوى الجيني محافظة على مواقعها، كما هو مبين في بعض المجموعات الارتباطية (أي الكروموسومات) للنوعين. المناطق ذات اللون نفسه هي جينات متماثلة.

يمنع إنتاج بروتين فعال). في المقابل، نصف جينات مستقبل الشم في الشمبانزي والغوريلا لا تعمل بشكل فعال، 95% تقريبًا من جينات مستقبل الشم في قردة العالم الجديد وتقريبًا كل جينات مستقبل الشم في الفأر تعمل بشكل جيد جدًا. إن التفسير الأكثر احتمالًا لهذه الاختلافات هو أن الإنسان أصبح يعتمد على حواس أخرى، ما قلل الضغط الانتخابي ضد فقد وظيفة جينات المستقبل الشمي بالطفرة العشوائية.

لقد أجيب عن سؤال قديم حول إمكانية حدوث انتخاب إيجابي لجينات المستقبل الشمي في الشمبانزي، عندما اكتملت دراسة محتواه الجيني. فقد أشار التحليل الحذر إلى أن كلًّا من الإنسان والشمبانزي يفقدان تدريجيًّا جينات المستقبل الشمي لتصبح جينات كاذبة، وأنه لا يوجد دليل يدعم الانتخاب الإيجابي لأي من جينات المستقبل الشمي في الشمبانزي.

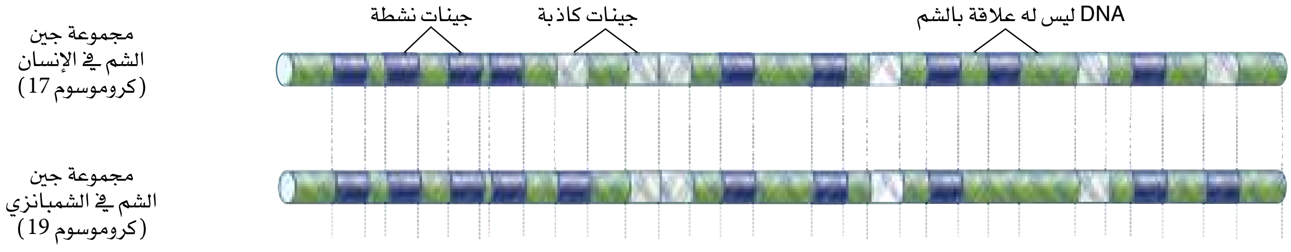
انتقال الجينات الأفقي يعقّد الوضع

يبني علماء الأحياء التطوري شجرة نشوء الأنواع بناءً على افتراض انتقال الجينات من جيل إلى آخر، وهي عملية تدعى **انتقال الجينات العمودي Vertical gene transfer**. هناك جينات تنتقل بشكل متطفل من أنواع أخرى. تدعى هذه العملية **انتقال الجينات الأفقي Horizontal gene transfer** وأحيانًا الانتقال الجانبي *Lateral*، ويمكن أن يقود ذلك إلى تعقيد الدراسات النشوئية. يبدو أن انتقال الجينات الأفقي كان أكثر احتمالًا في فجر نشوء الحياة، عندما كانت الحدود بين الخلايا المفردة والمتعددة أقل صرامة مما هي عليه الآن، وحيث كان DNA ينتقل بيسر أكثر بين المخلوقات المختلفة. وعلى الرغم من أنه في فجر الحياة كان انتقال الجينات بين الأنواع شائعًا، فإن انتقال الجينات الأفقي يستمر الآن في بدائية وحقيقية النوى. أحد الأمثلة المحيرة لانتقال الجينات الأفقي بين طحالب ونبات زهري موصوف (في الفصل الـ 26).

مقايضة الجينات في السلالات المبكرة

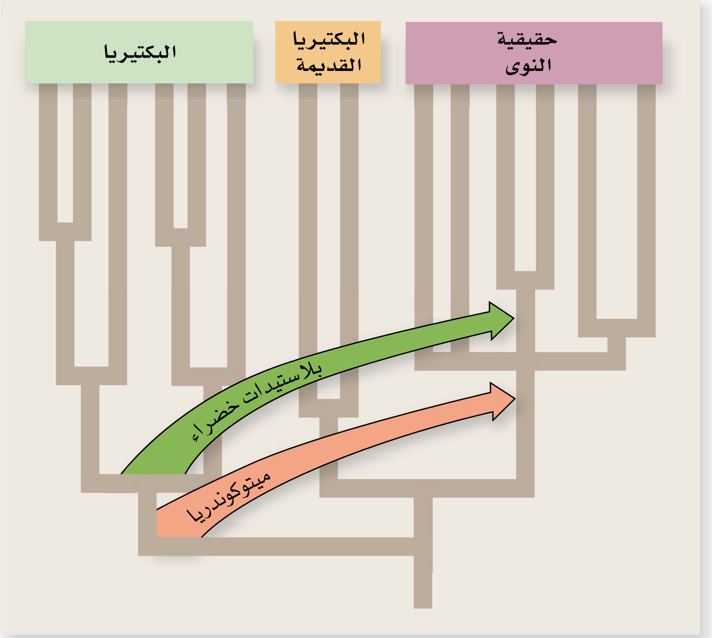
لقد دفعت مقايضة الجينات الواسعة التي حدثت بين المخلوقات المبكرة العلماء إلى إعادة اختبار قاعدة شجرة الحياة. فشجرة النشوء المبكرة اعتمدت على تتابع RNA الرايبوسومي، وقد أشارت إلى أن إحدى بدائيات النوى المبكرة أعطت فوق مملكتين رئيستين: البكتيريا والبكتيريا القديمة. من أحد هذين الخطين، نشأت فوق مملكة حقيقية النوى، حيث قامت عضياتها التي نشأت في الأصل بوصفها مخلوقات وحيدة الخلية بابتلاع بدائية نوى متخصصة (الشكل 24-11).

تتم إعادة مراجعة شجرة النشوء البسيطة هذه والمعتمدة على RNA، كلما حُلِّل



الشكل 24–10

إخماد نشاط الجينات. على الرغم من أن جينات مستقبل الشم في الفأر جميعها عاملة تقريبًا، فإن فقدًا لمستقبلات الشم قد حدث في الرئيسيات التي تعتمد على حاستها الشمية بدرجة أقل. إن مقارنة جينات مستقبل الشم في الإنسان والشمبانزي تكشف أن الإنسان لديه جينات كاذبة (جينات خامدة النشاط) أكثر مما لدى الشمبانزي.



الشكل 24–11

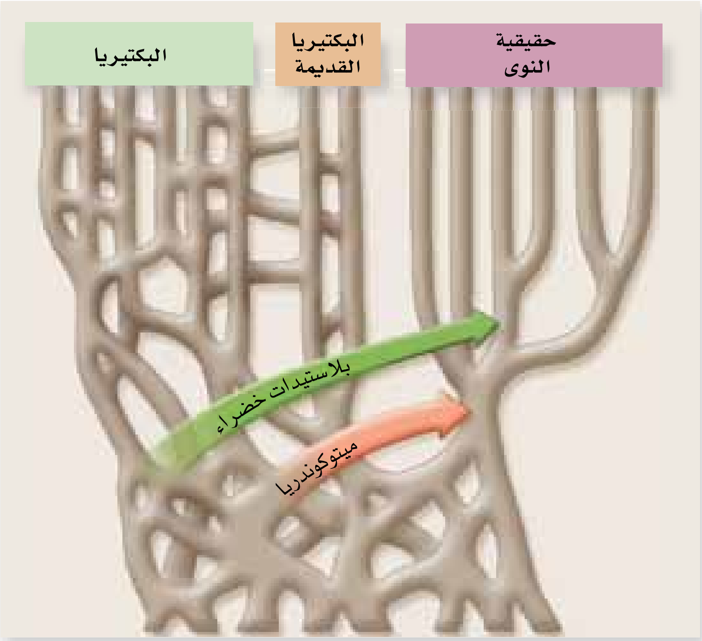
تعتمد شجرة النشوء على وجود سلف مشترك عام. تشترك فوق الممالك الثلاث في سلف مشترك، وشجرة الحياة ذات جذور واضحة ثابتة. لكن تبادل المعلومات الوراثية بين فوق الممالك حدث عن طريق أحداث تعايش داخلي عدة.

تتابع المحتوى الجيني لمزيد من المخلوقات الميكروبية. فعام 2005، كان قد تم تحليل تتابع 225 محتوى جينيًّا ميكروبيًّا. تبين شجرة النشوء بالاعتماد على RNA أن فوق مملكة البكتيريا القديمة هي أكثر قرابة لفوق مملكة حقيقية النوى منها للبكتيريا. ولكن كلما تم تحليل المحتوى الجيني لمزيد من الأحياء الدقيقة وجد العلماء أن جينات بكتيريا، وجينات بكتيريا قديمة توجد في المخلوق نفسه. إن الاستنتاج الأكثر احتمالاً هو أن المخلوقات تقايضت بعض الجينات، وربما امتصت DNA الذي حصلت عليه من مصادر الغذاء. وهكذا، فإن من الأفضل النظر إلى قاعدة شجرة الحياة على أنها شبكة، وليست جذعًا واحدًا (الشكل 24-12).

مقايضة الجينات في المحتوى الجيني للإنسان

دعنا نعود للنظر في المحتوى الجيني للإنسان، الذي تم تلغيزه بمادة DNA غريبة، في الغالب على شكل مناطق قافزة. تزودنا المناطق القافزة الكثيرة في المحتوى الجيني الإنساني بسجل أحفوري مئاتٍ عدة من ملايين السنين.

إن مقارنة نسخ المناطق القافزة التي تضاعفت مرات عدة تسمح للباحثين ببناء «شجرة عائلة» لتحديد هوية الشكل السلفي للمناطق القافزة. تسمح نسبة انشقاق التتابع الموجود في المادة المتضاعفة بتقدير الزمن الذي به غزت منطقة قافزة معينة المحتوى الجيني للإنسان في الأصل. وفي الإنسان، يبدو أن معظم DNA المنتقل المتطفل يحمل كثيرًا من المناطق القافزة القديمة ما يجعله مختلفًا



الشكل 24–12

انتقال الجينات الأفقي. قد تكون المخلوقات تبادلت بحرية بعض الجينات إضافة إلى أحداث التعايش الداخلي في مرحلة مبكرة من تاريخ الحياة. هذا الانتقال يستمر اليوم ولو بدرجة أقل، وشجرة الحياة قد تبدو كشبكة أكثر منها كشجرة ذات أصل واحد.

تمامًا عن أي محتوى جيني دُرِس، كمثل الذي لذبابة الفاكهة أو للديدان *C.elegans* أو للرشاد *Arabidopsis*.

أحد التفسيرات للمستوى المتدني من المناطق القافزة في ذبابة الفاكهة هو أن الأخيرة تزيل DNA غير الضروري من محتواها الجيني بمعدل 75 مرة أسرع مما يفعل الإنسان. وهكذا، فإن محتوانا الجيني اعتمد ببساطة على DNA المنتقل المتطفل بصورة أكثر تكرارًا.

لقد كان للمناطق القافزة في المحتوى الجيني الإنساني أقل درجة من النشاط خلال الخمسين مليون سنة الأخيرة، أما الفأر، للمقارنة، فإنه لا يزال مستمرًّا في اكتساب مناطق قافزة. إن هذه الفروق قد تفسر جزئيًّا التغير الأسرع في تنظيم الكروموسوم في الفأر عنه في الإنسان.

تضاعف قطع DNA، وإعادة ترتيب المحتوى الجيني، وفقدان وظائف الجينات،

ساهمت جميعها في تطور المحتوى الجيني. يقود انتقال الجينات الأفقي إلى مزج غير متوقع للجينات بين المخلوقات. تطرح هذه المقايضة الجينية كثيرًا من الأسئلة حول نشوء الأنواع، خاصة فيما يتعلق بأصل فوق الممالك الرئيسة الثلاث.

4-24 وظيفة الجين وأنماط التعبير عنه

يمكن استنتاج وظيفة الجين بمقارنة الجينات في الأنواع المختلفة. رأيت سابقًا أن وظيفة 1000 جين في الإنسان عرفت عندما حُلِّل تتابع المحتوى الوراثي للفأر. إن أحد الألغاز الكبيرة الناتجة عن دراسات مقارنة المحتوى الجيني، هو أن المخلوقات ذات الأشكال المختلفة يمكن أن تتشارك في كثير من الجينات المحافظة الموجودة في محتواها الجيني. مثال على ذلك، دعنا ننظر ثانية في الفأر والإنسان. إن معظم الـ 150 جينًا الموجودة في الفأر وغير الموجودة في

الإنسان ذات علاقة بوظيفة الشم المتطورة جيدًا عند القوارض وبوظيفة التكاثر. إن المحتوى الجيني للفأر والإنسان متشابهان جدًا لدرجة أن يتساءل المرء: لِمَ كل هذا الاختلاف بين الإنسان والفأر؟

إن أفضل تفسير لكيفية تطور الفأر ليصبح فأرًا، وليس إنسانًا هو أن جيناته يعبر عنها في أوقات مختلفة في الأنسجة المختلفة، وبكميات، وتشكيلات مختلفة. إن جين مرض التليف الكيسي الذي شخص في كلا النوعين، ويؤثر في قنوات الكلور يوضح هذه النقطة. إن اعتلال جين التليف الكيسي في الإنسان يسبب تأثيرًا قاتلًا في رئة الإنسان، ولكن الفئران التي لديها جين المرض الناتج بسبب الطفرة لا تُظهر أعراض المرض في الرئة. لكن طفرات في جين آخر للفأر يمكن أن تسبب أعراضًا فيها. فمن المحتمل إذن أن اختلاف التعبير عن تشكيلة في الجينات بين الفأر والإنسان يفسر الفرق في الأعراض التي تظهر في الرئة، عندما يصبح جين التليف الكيسي معتلًّا.

تختلف أنماط استنساخ الجينات بين الإنسان والشمبانزي

لقد انشق الإنسان والشمبانزي تطوريًّا من سلف مشترك منذ نحو 5 ملايين سنة فقط، وهو زمن قصير جدًا لكي يتطور هذا التمايز الوراثي بينهما، ولكنه كافٍ لكي تتطور فروق شكلية وسلوكية. إن مقارنة تتابع DNA تشير إلى أن DNA الشمبانزي مماثل بمقدار 98.7% لذلك في الإنسان. وإذا ما أخذنا في الحسبان الجينات التي تترجم إلى بروتينات فقط، فإن التشابه يزداد ليصل 99.2%. فكيف يختلف نوعان إذًا بهذه الدرجة من حيث الجسم والسلوك على الرغم من وجود تطابق شبه كامل في المجموعات الجينية لهما؟

أحد الأجوبة المحتملة لهذا السؤال يعتمد على ملاحظة مفادها أن المحتوى الجيني للإنسان والشمبانزي يبدي كل منهما نمطاً مختلفًا جدًا من نشاط استنساخ الجينات، في خلايا الدماغ على الأقل. يستخدم الباحثون نظامًا ترتيبيًّا خاصًّا يحتوي على الأقل على 18,000 جين إنساني لتحليل RNA المعزول من الخلايا في السوائل المستخلصة من مناطق مختلفة من أدمغة حية للشمبانزي والإنسان (انظر الشكل 18-10 من أجل ملخص لهذه التقنية). يُربط RNA بعلامة لامعة، ثم يحضن عن طريق هذا النظام في ظروف تسمح لكل من DNA و RNA أن يزدوجا إذا ما كانت تتابعاتهما مكملة لبعضها. فإذا كانت نسخة جين معين موجودة في الخلية، فإن بقعة في النظام مطابقة لذلك الجين تضيء عند النظر إليها عن طريق الأشعة فوق البنفسجية. وكلما كان عدد النسخ في RNA أكثر كانت الإشارة أشد كثافة.

ونظرًا لأن المحتوى الجيني للشمبانزي شبيه جدًا لما في الإنسان، فإن النظام الترتيبي يستطيع أن يتحرى نشاط جينات الشمبانزي بشكل جيد. وعلى الرغم من أن الجينات نفسها تستنسخ في خلايا دماغ الشمبانزي والإنسان، فإن نمط الاستنساخ ومستواه يختلف بشكل واسع. وهكذا يبدو أن معظم الفرق بين أدمغة الشمبانزي والإنسان يكمن في أي الجينات يتم استنساخه، وأين، ومتى يتم هذا الاستنساخ؟

استقصاء

أعطيتَ نظامًا لجينات القرد و RNA من خلايا دماغ القرد والإنسان. باستخدام التقنية التجريبية الموصوفة أعلاه لمقارنة الإنسان والقرد، ماذا تتوقع أن تجد فيما يتعلق بالجينات التي يجري استنساخها؟ وماذا عن مستوى الاستنساخ؟

إن فروقًا فيما يتم بعد الاستنساخ قد تؤدي دورًا هي الأخرى في بناء مخلوقات متميزة من محتويات جينية متماثلة. وباستمرار البحوث العلمية في دفع حدود تقدم علم تحليل البروتينات وتحليل وظيفة الجينات، فإن صورة أكثر وضوحًا ستكشف لنا الفروق الدقيقة في العمليات الوظيفية والتطورية لأنواع شديدة القرابة مع بعضها. وسنناقش في الفصل القادم التكامل بين التطور الجنيني، وتطور المحتوى الجيني بدرجة كبيرة من التعمق.

الكلام يتميز به الإنسان: مثال على التعبير المعقد

إن تطور الحضارة الإنسانية يرتبط بقوة بالقدرة على السيطرة على الحنجرة والفم لإنتاج الكلام. فالأفراد الذين لديهم طفرة نقطية واحدة في جين عامل الاستنساخ *FOXP2* يتعثر لديهم الكلام وقواعد اللغة، ولكنهم لا يعانون مشكلات في فهمها.

إن الجين *FOXP2* موجود أيضًا في الشمبانزي، والغوريلا، وإنسان الغاب، وقرد مكاكا الرايزيسي، وحتى الفأر، ولكن أيًّا من هذه المخلوقات لا يتكلم. يتم التعبير عن هذا الجين في مناطق الدماغ التي تؤثر في الوظيفة الحركية، بما في ذلك التناسق المعقد المطلوب لصناعة الكلمات.

يختلف بروتين FOXP2 بين الفأر والإنسان في ثلاثة أحماض أمينية فقط. وهناك فروق في حمض أميني واحد بين كلٍّ من الفأر، والشمبانزي، والغوريلا، وقرد مكاكا الرايزيسي، التي تمتلك جميعًا تتابعًا متطابقًا من الأحماض الأمينية في بروتين FOXP2، يوجد اختلاف إضافي في حمضين أمينيين بين الإنسان والتتابع المشترك بين الشمبانزي، والغوريلا، والقرد الرايزيسي. إن وجود فرق بحمضين أمينيين فقط بين الإنسان والرئيسيات الأخرى في البروتين FOXP2 يبدو أنه سمح بتطور اللغة. يشير الدليل إلى حدوث ضغط انتخابي قوي للطفرتين في *FOXP2* ليسمح للدماغ، والحنجرة، والفم لأن تتسق معًا لإنتاج الكلام. هل يمكن أن يقود تغير في حمضين أمينيين إلى تطور الكلام واللغة، وفي النهاية إلى الحضارة الإنسانية؟

إن هذا الصندوق المقفل من الألغاز لن تتم معرفة محتواه قبل مرور زمن طويل، ولكن الإشارات تدل على أن التغيرات مرتبطة بالرسائل والإشارات، وبالتعبير عن الجينات. فقد يغير الحمضان الأمينيان اللذان حدثت بهما الطفرة قدرة عامل الاستنساخ FOXP2 على أن تتم فسفرته. إن إحدى مسارات نقل الإشارات تعمل من خلال تنشيط عامل استنساخ موجود أو تثبيطه بعملية الفسفرة.

توسعت حدود دراسة علم المحتوى الجيني المقارن الآن إلى ما بعد الحيوانات الرئيسية، فقد اقترح دور للبروتين *FOXP2* في غناء الطيور وتعلم الأصوات. وتتواصل الفئران من خلال صرير قصير حاد، وصغير الفأر التائه يصدر صريرًا شديد الحدة، وحدوث طفرة في *FOXP2* يجعل الفئران غير قادرة على إصدار الصرير. فيمكن القول: إن *FOXP2* في الفأر والطيور المغردة هو جين اللغة، ولكن من المحتمل أنه مطلوب في المسارات العصبية العضلية لإخراج الأصوات.

الأشكال المتباينة للحياة انبثقت من محتوى جيني شديد التشابه. ولفهم الفروق الوظيفية فإن على المرء أن ينظر خلف تشابه التتابع، وأن يتساءل عن زمن حدوث التعبير عن الجينات ومكانه. فحدوث تغيرات صغيرة في البروتين قد تؤثر في وظيفة الجين، كما شاهدنا في عامل FOXP2 وعلاقته بالكلام في الإنسان.

5-24 DNA غير المشفَّر لإنتاج البروتين والوظيفة التنظيمية

لقد قارنا حتى الآن، وبشكل أساسي، بين الجينات المشفرة لإنتاج البروتين، ولكن مع ازدياد المحتويات الجينية التي عرف تتابعها، أصبحنا نعلم الآن أن معظم المحتوى الوراثي مكون من DNA غير مشفر (أي غير منتج للبروتينات).

إن DNA المتسم بالتكرار هو في الغالب DNA قافز عكسيًّا، وهو يسهم بما مقداره 30% في المحتوى الجيني للحيوان و 40 - 80% من المحتوى الجيني للنبات. (ارجع إلى الفصل الـ 18 لمزيد من المعلومات عن DNA المتسم بالتكرار في المحتوى الجيني).

ولعل أقل الأمور توقعًا عند مقارنة المحتوى الجيني للفأر والإنسان هو اكتشاف وجود تشابه بين DNA التكراري، وهو في الغالب على هيئة مناطق قافزة عكسية في النوعين. DNA هذا لا يشفر عن بروتينات، وقد بينت دراسة مسحية لموقع DNA القافز العكسي في النوعين، أنه استقر بشكل مستقل في مواقع متناظرة من المحتوى الجيني.

للوهلة الأولى، بدا أن DNA الزائد هذا هو «خردة» وهو موجود فقط لصحبة الطريق، ولكن بدأنا الآن ندرك أن DNA غير المشفَّر لإنتاج البروتين قد تكون له وظائف أكثر مما افترضنا سابقًا. وقد جرى استقصاء إمكانية أن DNA هذا غني بتتابعات RNA التنظيمي كتلك الموصوفة (في الفصل الـ 18). إن RNA غير المترجم إلى بروتين يمكن أن يؤدي أدوارًا عدة بما في ذلك إسكات جينات أخرى. فبعض RNA الصغير يمكن أن يشكل RNA مزدوج الأشرطة مع RNA رسول مكمل له، ما يسد طريق التحول إلى بروتينات. ويمكن أن يسهم في التحطيم الهادف لـ RNA.

ففي دراسة، جمع الباحثون نسخ RNA التي تصنعها خلايا الفأر المأخوذة من كل نسيج جميعها تقريبًا. وعلى الرغم من أن معظم النسخ شفرت إلى بروتينات للفأر، فإن 4280 لم يكن ممكنًا مواءمتها مع أي بروتين معروف للفأر. تقترح هذه الحقيقة أن جزءًا كبيرًا من المحتوى الجيني المستنسخ يتألف من جينات لا تنتج بروتينات – أي إنها نسخ تعمل كأنها RNA فقط. ولعل هذه الوظيفة يمكن أن تفسر لماذا يمكن أن تسبب منطقة قافزة عكسية واحدة فروقًا في لون الفراء في الفأر.

يمكن أن ينظم DNA غير المشفر إلى بروتينات التعبير عن الجينات، وغالبًا من خلال نسخ RNA الناتجة عنه. إن التتابعات غير المشفرة للبروتين يمكن أن توجد في مناطق غنية بالجينات القافزة العكسية من المحتوى الجيني.

6-24 حجم المحتوى الجيني وعدد الجينات

يعد حجم المحتوى الجيني عاملًا مهمًّا في اختيار أي محتوى جيني، يمكن تحليل تتابعه أولًا. وقد أدت الاعتبارات العملية إلى اختيار المخلوقات ذات المحتوى الجيني الصغير نسبيًّا. وباعتبار حجم المحتوى الجيني، فإن العدد الأساسي للجينات في هذا المحتوى للإنسان قدر بـ 100,000 جين.

وعندما بدأ تحليل بيانات التتابع، بدأ عدد الجينات بالتناقص، وقد ظهرت صورة مغايرة تمامًا. فالمحتوى الجيني لنا، لديه فقط 25% من الـ 100,000 جين المتوقعة، وهو رقم يشبه عدد الجينات في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* الصغير. فالإنسان يملك تسعة أضعاف كمية DNA الموجودة في السمكة المنتفخة ذات المحتوى المكون من 365 مليون زوج قاعدة، ولكن له العدد نفسه من الجينات كما للسمكة. تذكر أيضًا أن عدد الجينات قد لا يطابق عدد البروتينات. فمثلًا يمكن أن ينتج الاستنساخ المتبادل (انظر الفصول الـ 15، 16، 18) نسخًا متعددة متميزة من الجين نفسه.

يسبب DNA غير المشفَّر لإنتاج البروتين تضخمًا في حجم المحتوى الجيني

لماذا يوجد لدى الإنسان الكثير من DNA الفائض؟ إن معظمه يبدو بصورة مناطق متدخلة، وهي قطع غير منتجة للبروتين، توجد ضمن تتابع الجين، وهي أكبر بشكل واضح ما لدى السمكة المنتفخة. إن المحتوى الجيني للسمكة المنتفخة *Fugu* لديه حفنة من الجينات العملاقة التي تحتوي على مناطق متدخلة طويلة، وتشكل دراسة هذه الجينات نظرة ثاقبة نحو القوى التطورية التي دفعت إلى حدوث تغير في حجم المحتوى الجيني في أثناء تطور الفقريات (المناطق المتدخلة موصوفة في الفصل الـ 15).

وكما وصفنا سابقًا، فإن الامتداد الواسع للمناطق القافزة العكسية لـ DNA، يسهم في الفروق في حجم المحتوى الجيني من نوع إلى آخر. وعلى الرغم من أنه جزء من المحتوى الجيني، فإن DNA غير المشفَّر لإنتاج بروتينات لا يحتوي جينات بالمعنى المتداول. ومثال آخر يتعلق بذبابة الفاكهة، فهي تظهر DNA غير مشفر أقل مما تبديه البعوضة *Anopheles*، على الرغم من أن القوة التطورية التي تدفع هذا الانخفاض في المناطق غير المشفرة غير واضحة. إذن، لا يوجد ارتباط بين عدد الجينات وحجم المحتوى الجيني.

تتباين النباتات كثيرًا في حجم المحتوى الجيني

للنباتات مدى أوسع من حجم المحتوى الجيني: فعلى الرغم من تباين في حجم المحتوى يصل إلى نحو 200 ضعف، فإن النباتات جميعها تحتوي بين 30,000-40,000 جين. فأزهار التيولب (الخزامى) مثلًا لديها DNA أكثر بمقدار 170 مرة مما لدى رشاد الجدران.

لدى كل من الأرز، ورشاد الجدران عدد نسخ أكبر من عوائل جينية (نسخ من الجين منشقة قليلًا ومتعددة) مما نشاهد في الحيوانات أو الفطريات، ما يشير إلى أن هذه النباتات عانت نوبات من تعدد المجموعة الكروموسومية، وتضاعف القطع، أو كلا الأمرين خلال 150 - 200 مليون سنة، منذ أن انشق الأرز، ورشاد الجدران عن أصلهما المشترك.

إن تضاعف كامل المحتوى الجيني غير كافٍ لتفسير حجم بعض المحتويات الجينية. فالقمح والأرز شديدا القرابة، ولهما عدد جينات متشابه، ولكن المحتوى الجيني للقمح أكبر بمقدار 40 مرة من المحتوى الجيني للأرز. إن هذا الفرق لا يمكن تفسيره فقط بحقيقة أن القمح سداسي المجموعة الكروموسومية ($6n$) في حين الأرز ($2n$). عندما حل تتابع المحتوى الجيني لـلأرز، توجه انتباه الباحثين إلى تحليل تتابع أنواع الحبوب الأخرى، وخاصة القمح. فالمحتوى الجيني للقمح يحتوي الكثير من DNA التكراري، ما زاد محتواه من DNA، ولكن ليس بالضرورة من عدد جيناته. إن مقارنة المحتوى الجيني للقمح والأرز يجب أن يزودنا بدليل للمحتوى الجيني للسلف المشترك، وللتوازن التطوري الديناميكي بين القوى المتعارضة التي زادت من حجم المحتوى الجيني (تعدد المجموعة، تضاعف العناصر القافزة، تضاعف الجينات) وتلك التي تقلل حجم المحتوى الجيني (الفقدان بالفطرة).

تباين حجم المحتوى الجيني عبر الزمن التطوري، ولكن الزيادة أو النقص في الحجم لا ترتبط كما هو متوقع مع عدد الجينات. لا يفسر تعدد المجموعة الكروموسومية في النبات وحده وجود فروق في حجم المحتوى الجيني. إن الكميات الأكبر من DNA تفسر بوجود المناطق المتدخلة، وبالتتابعات التي لا تترجم إلى بروتينات أكثر مما تعود إلى تضاعف الجينات.

7-24 تحليل المحتوى الجيني والوقاية من الأمراض وعلاجها

إن مقارنة المحتوى الجيني بين أفراد البشر يزودنا بمعلومات مهمة عن تحري الأمراض الوراثية والطريق الصحيح لمعالجتها. وتظهر احتمالات أوسع عند مقارنة المحتوى الجيني لأنواع مختلفة. فهناك فوائد لمقارنة أزواج الأنواع شديدة القرابة، وأزواج الأنواع بعيدة القرابة، إضافة إلى مقارنة المحتوى الجيني للكائن الممرض وعائله. وفيما يأتي أمثلة عن فوائد كل نوع من هذه المقارنات.

المحتويات الجينية المتباعدة تقدم أدلة على أسباب الأمراض

يقدم تحليل التتابعات المحافظة بين الإنسان والسمكة المنتفخة أدلة قيمة على فهم الأساس الوراثي لكثير من أمراض الإنسان. فالأحماض الأمينية الحرجة لوظيفة البروتين، تميل لأن تبقى ثابتة عبر مجرى التطور، وحدوث تغيير في مواقع الجينات يسبب أمراضًا على الأرجح.

إن من الصعب تمييز المواقع المحافظة وظيفيًّا عند مقارنة بروتينات الإنسان مع الثدييات الأخرى بسبب عدم مرور وقت طويل بما فيه الكفاية لتراكم تغيرات كافية عند المواقع غير المحافظة. ولأن المحتوى الجيني للسمكة المنتفخة بعيد الارتباط عن ذلك الذي للإنسان، فإن من السهل تمييز التتابعات المحافظة.

المخلوقات شديدة القرابة تحسن البحث الطبي

يُعدّ تصميم تجربة لتحديد وظيفة الجين في نظام تجريبي كالفأر أسهل بكثير منه في الإنسان. إن مقارنة المحتوى الجيني للفأر والإنسان كشف بسرعة وظيفة 1000 من الجينات البشرية التي لم تكن معروفة الوظيفة سابقًا. إن تأثيرات هذه الجينات يمكن دراستها في الفئران، ويمكن استخدام النتائج في إمكانية معالجة الأمراض الإنسانية. لقد اكتملت النسخة الأولى لتحليل المحتوى الجيني للفأر. ومن المتوقع معرفة أنباء مثيرة عن تطور المحتوى الوراثي للثدييات من المقارنة بين الأنواع. برز أحد الجوانب الأكثر إثارة من مقارنة المحتوى الجيني للجرذ والفأر، ومن إمكانية استغلال البحث المكثف لفيزيولوجيا الجرذ، وخاصة فيما يتعلق بأمراض القلب والتاريخ الطويل للوراثة في الفأر، فالربط بين الجينات والأمراض أصبح أكثر سهولة.

وجد أن الإنسان لديه تضاعف في قطع DNA غير موجود في الشمبانزي. بعض هذه التضاعفات تطابق أمراض الإنسان. هذه الفروق يمكن أن تساعد البحث الطبي على تطوير معالجات للأمراض الوراثية، ولكن القضايا الأخلاقية التي تحيط بالبحث في الشمبانزي وحمايته يجب أن تؤخذ في الحسبان.

تكشف الاختلافات في المحتوى الجيني للعائل ومسبب المرض أهداف العلاج

عندما يكون تحليل المحتوى الوراثي متوافرًا، فإن البحوث الصيدلانية قد تجد أهدافًا مناسبة للأدوية تؤدي إلى التخلص من المخلوق الممرض دون أن تؤذي العائل. فالأمراض في كثير من الأقطار النامية-بما في ذلك الملاريا ومرض شاجاس- لديها عائلان: الإنسان وحشرة. كلا نوعي العدوى يسببه مخلوق طلائعي (الفصل الـ 29). إن قيمة علم المحتوى الجيني المقارن في اكتشاف العلاجات موضحة لكل من الملاريا ومرض شاجاس كالآتي:

الملاريا

البعوضة الحاملة للملاريا *Anopheles gambiae* والطفيل الطلائعي الذي تحمله *Plasmodium falciparum*، لهما تأثير هائل في صحة الإنسان، إذ سببا 1.7-2.5 مليون وفاة. وقد تم تحليل المحتوى الجيني لكل من البعوض وطفيل الملاريا عام 2002.

يمتلك المخلوق الطلائعي *P.falciparum* المسبب للملاريا محتوى جينيًّا صغيرًا نسبيًّا مكونًا من 24.6 مليون زوج من القواعد، وقد كان تحليل تتابعه صعبًا. فقد كان به نسبة عالية بشكل غير اعتيادي من القاعدتين: أدنين وثايمين، ما يجعل من الصعب تمييز جزء من المحتوى الجيني عن الآخر، وقد استغرق هذا المشروع خمس سنوات لكي يكتمل. يبدو أن الطفيل *P.falciparum* لديه 5300 جين، والجينات ذات الوظائف المرتبطة تتجمع معًا، ما يشير إلى أنها تشترك في DNA المنظم نفسه.

الطفيل *P.falciparum* مخلوق حاذق؛ فهو يختفي عن جهازنا المناعي داخل خلايا الدم الحمراء، ويغير بشكل مستمر البروتينات التي يعرضها على سطح هذه الخلايا. إن هذا «القناع» جعل من الصعب تطوير لقاح أو علاج للملاريا.

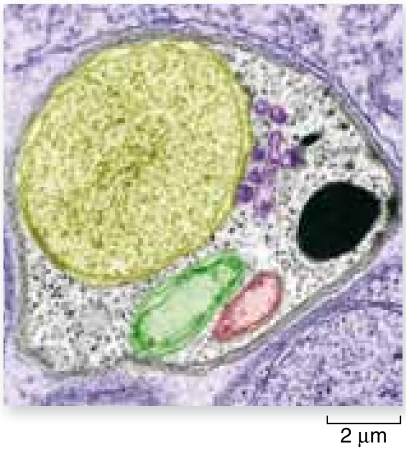
حديثًا، ساعد وجود صلة بين تراكيب تشبه البلاستيدات الخضراء في *P.falciparum* على رفع احتمالات العلاج. فهناك مكون تحت خلوي غريب يدعى البلاستيد القمي *Apicoplast* في البلازموديوم وأقاربه فقط (ويبدو مشتقًّا من البلاستيدات الخضراء) استولى عليه من الطحالب الخضراء وابتلعته أسلاف الطفيل (الشكل 24-13).

إن تحليل المحتوى الجيني للبلازموديوم يكشف أن نحو 12% من كامل بروتينات الطفيل، التي تشفرها الجينات النووية تتوجه نحو البلاستيد القمي، وهي تعمل هناك لإنتاج الأحماض الدهنية. إن البلاستيد القمي هو المكان الوحيد لصناعة هذه الأحماض في الطفيل. ولهذا، فإن الأدوية التي تهاجم هذا المسار الكيميائي الحيوي قد تكون فعالة ضد الملاريا.

إن أحد احتمالات الوقاية من الأمراض تكون بالنظر إلى مبيدات الأعشاب ذات النوعية للبلاستيدات الخضراء، التي قد تقتل طفيل البلازموديوم باستهدافها للبلاستيد القمي المشتق من البلاستيدات الخضراء.

مرض شاجاس

يقتل الكائن الأولي *Tryponosoma cruzi* الذي تحمله الحشرات 21,000 شخص في أمريكا الوسطى والجنوبية كل عام تقريبًا، وهناك نحو 18 مليون

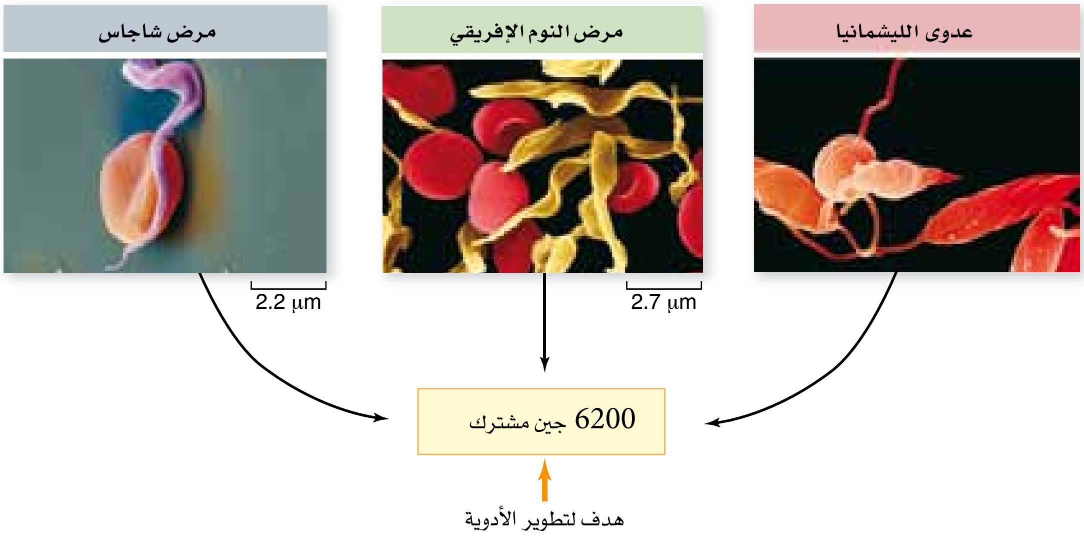


الشكل 24-13

البلاستيد القمي في البلازموديوم. تقدم لنا الأدوية التي تستهدف الأنزيمات المستخدمة في بناء الأحماض الدهنية ضمن البلاستيد القمي في البلازموديوم (لونه أخضر غامق) أملًا في معالجة الملاريا.

الشكل 24–14

قد يساعد تحليل المحتوى الجيني المقارن على تطوير الأدوية. تشترك مسببات مرض شاجاس ومرض النوم الإفريقي، وعدوى الليشمانيا، وهي أمراض تقتل ملايين الأرواح في الدول النامية سنويًّا، في 6200 جين أساسي. يمكن أن تعطي عمليات تطوير الأدوية الموجهة نحو البروتينات المشفرة بهذه الجينات المشتركة علاجًا واحدًا لهذه الأمراض جميعها.



شخص يعانون العدوى بأعراض قد تشمل عطبًا في القلب والأعضاء الداخلية الأخرى. اكتمل تحليل تتابعات *T.cruzi* عام 2005.

أحد الاكتشافات المدهشة والباعثة على الأمل وجود لب مشترك من 6200 جين مشترك بين *T.cruzi* ومخلوقين ممرضين آخرين تحملهما الحشرات، هما: *T.brucei* و *Leishmania major* الطفيل الأول: *T.brucei* يسبب مرض النوم الإفريقي، أما الثاني *L.major* فيسبب عدوى تنتج بقعًا على الأطراف والوجه. إن هذه الجينات المشتركة ينظر إليها الآن بوصفها هدفًا محتملًا للعلاج بالأدوية.

في الوقت الراهن، لايوجد لقاح فعال، وهناك علاجات قليلة ذات فعالية متدنية متوافرة لعلاج هذه الأمراض. إن وجود تشابه في المحتوى الجيني، قد لا يساعد فقط على تطوير أدوية هادفة، بل قد ينتج طريقة علاج أو لقاح فعالة ضد هذه الأمراض جميعها (الشكل 24-14).

تمكننا مقارنة المحتوى الجيني من تطوير علاجات موجهة نحو الأمراض ذات الأساس الوراثي، ونحو المخلوقات المسببة للعدوى والأمراض التي يصعب الوقاية منها أو علاجها.

8-24 تحسين المحاصيل الزراعية عن طريق تحليل المحتوى الجيني

اعتمد المزارعون والباحثون مدة طويلة على علم الوراثة لتحسين المحاصيل. إن تحليل كامل المحتوى الجيني يقدم معلومات أفضل للبحث عن الانتخاب الاصطناعي لتحسين المحاصيل. فالجينات شديدة المحافظة يمكن توصيفها في نظام مثالي، ويمكن استخدامها لتحديد هوية الجينات المستقيمة في نوع المحصول.

نماذج المحتوى الجيني للنبات تشكل حلقة الوصل نحو وراثة نباتات المحاصيل

نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* هو نبات زهري تجريبي ليس له أهمية تجارية. من جانب آخر، فإن النبات الثاني الذي تم تحليل تتابعه الجيني — وهو الأرز– ذو أهمية اقتصادية هائلة. فالأرز كما ذكرنا سابقًا ينتمي لعائلة الحشائش التي تضم عددًا من نباتات محاصيل الحبوب المهمة. هذه المحاصيل تشكل معًا أهم مصدر لغذاء العالم، ولعلف الحيوانات.

الأرز ليس كباقي الحشائش؛ لأن محتواه الجيني صغير نسبيًّا، حيث يتألف من 430 مليون زوج قاعدة مقارنة بالذرة التي يضم محتواها الجيني 2500 مليون زوج قاعدة، أما الشعير فله 4900 مليون زوج قاعدة. وقد تم تحليل تتابع تحت نوعين من الأرز، وكانت النتائج متماثلة. فنسبة المحتوى الجيني النووي في الأرز المخصصة لـ DNA التكراري مثلًا هي 42% في سلالة و 45% في السلالة الأخرى.

يتم الآن تحليل تتابع الذرة ونبات نموذجي آخر هو الفصة *Medicago truncatula*. للفصّة، محتوى جيني أصغر كثيرًا مما لأقاربه المقربة، مثل فول الصويا، ما يجعله أسهل تحليلًا. حافظت أجزاء كبيرة من DNA لنبات الفصة على مواقعها كما هي في فول الصويا، ما يرجح إيجاد جينات لفول الصويا مهمة زراعيًّا باستخدام المحتوى الوراثي للفصة (انظر الشكل 24-9).

يمكن تحديد جينات بكتيريا مفيدة والاستفادة منها

يمكن أن يحسن تحليل المحتوى الجيني للبكتيريا المفيدة من إنتاج المحاصيل، فالبكتيريا *Pseudomonas fluorescens* تحمي بشكل طبيعي جذور النباتات من الأمراض بإخراجها مركبات واقية. فعام 2005، تم تحليل تتابع *P.fluorescens* على أنه عامل المقاومة البيولوجية الأول. ويتقدم العمل في تحديد المسارات الكيميائية المنتجة لمركبات واقية بسرعة كبيرة نظرًا لصغر حجم المحتوى الجيني لهذه البكتيريا. إن فهم هذه المسارات يقود إلى طرق أكثر فاعلية في حماية المحاصيل من الأمراض؛ مثلًا، يمكن أن يقود عزل جينات الوقاية إلى إمكانية إدخال هذه الجينات المفيدة في المحتوى الجيني لنباتات المحاصيل، ما يمكّن النبات من وقاية نفسه بصورة مباشرة.

يوسع علم تحليل المحتوى الجيني المقارن الفوائد التي نجنيها من تحليل المحتوى الجيني في نباتات نموذجية، ويمد هذه الفوائد لأنواع أخرى مهمة كنباتات المحاصيل. إن فهمًا متزايدًا للمحتوى الجيني للميكروبات يمكن استخدامه لتحسين إنتاج المحاصيل.

مراجعة المفاهيم

1-24 علم المحتوى الجيني المقارن

تساعد مقارنة كامل المحتوى الجيني (تتابعات DNA) للأنواع المختلفة العلماء من استقصاء الانشقاق التطوري بين المخلوقات، وتحاول ربط التغيرات على مستوى DNA بالاختلافات الشكلية.

- بمقارنة المحتوى الجيني، يستنتج العلماء أن الاختلافات التطورية تتراكم على مدى فترات زمنية طويلة.
- الإنسان، والفأر، والإنسان، والشمبانزي يشتركان في نحو 99% من الجينات نفسها.
- الطفرات في DNA تقسم إلى طفرات غير مترادفة تغير شيفرة الأحماض الأمنية، وطفرات مترادفة أخرى لا تغير الأحماض الأمنية المشفرة.
- كلما قصر الوقت المتاح للتطور، وصغر حجم المجموعة السكانية كان معدل فقد الجينات غير المترادفة بطيئًا أكثر.
- يتطور المحتوى الجيني بمعدلات مختلفة، والتطور قد يحدث بسرعة أكبر في مخلوقات ذات جيل قصير.
- تشترك النباتات والحيوانات والفطريات في نحو 70% من جيناتها. والجينات المشتركة ذات علاقة بالأيض الوسيط، وبتضاعف المحتوى الجيني، وإصلاحه، وبناء البروتين.
- تتميز الممالك بوجود فروق بين ثلث محتواها الجيني تقريبًا.

2-24 تطور كامل المحتوى الجيني

تحدث التغيرات الكبيرة في تركيب المحتوى الجيني بسبب تعدد المجموعة الكروموسومية أو بتغير في مجموعات الكروموسومات.

- يمكن أن يحدث تعدد المجموعة الكروموسومية بتضاعف المحتوى الجيني ضمن النوع أو بالتلقيح الخلطي بين نوعين مختلفين.
- ينتج تعدد المجموعة الكروموسومية الذاتي من تضاعف المحتوى الجيني بسبب أخطاء في الانقسام الاختزالي.
- ينتج تعدد المجموعة الكروموسومية المختلف بسبب التهجين والتضاعف اللاحق للمحتوى الجيني الجديد (الشكل 24-1).
- تتضمن إعادة بناء تطور المحتوى الجيني تعدد المجموعة الأحادي الذي تمت به دراسة انشقاق التتابع ووجود أزواج الجينات أو غيابها، ويتضمن تعدد المجموعة المخلق الذي تلقح به النباتات خلطيًا مع أنواع سلفية شديدة القرابة.
- حدث تعدد المجموعة مرات عدة في تطور النباتات الزهرية. وانخفاض حجم المحتوى الجيني أمر شائع.
- يؤدي تعدد المجموعة المختلف إلى حذف الجينات المتضاعفة، والفقد لا يكون دائمًا متساويًا، فقد تفقد جينات من أحد الشريكين أكثر من الآخر (الشكل 24-6).
- يمكن أن يقود حدوث تعدد المجموعة إلى إسكات مؤقت للجينات بعملية مثللة القاعدة سايتوسين.
- حدوث تعدد المجموعة يؤدي إلى انتقال المناطق القافزة إلى مواضع جديدة في المحتوى الجيني، ما قد يقود إلى طرز شكلية جديدة.

3-24 التطور ضمن المحتوى الجيني

يقدم تضاعف أجزاء من المحتوى الجيني فرصًا ثمينة للجينات ذات الوظيفة الواحدة لأن تنشق.

- التعدد المفرد، وهو تضاعف كروموسوم مفرد، يثير المشكلات في أثناء تكوين الجاميتات، ويمكن تحمله جيدًا في النباتات أكثر من الحيوانات.
- قطع من DNA يمكن أن تتضاعف كذلك.
- تضاعف DNA شائع للجينات المرتبطة بالنمو، والتطور الجنيني، والمقاومة والمستقبلات على سطح الخلية.
- الجينات المتضاعفة قد يكون لديها مستويات مختلفة من التعبير عنها، بناء على موقعها وزمان نشاطها في أثناء التطور الجنيني.
- يشير مصطلح الجينات الموازية إلى جينات سلفية متضاعفة، في حين يشير الجينات المستقيمة إلى جينات سلفية محافظة.
- يمكن أن تتم إعادة ترتيب المحتوى الجيني بإزاحة موضع الجين ضمن الكروموسوم أو باتحاد كروموسومين.
- المحافظة على الموقع تشير إلى الحفاظ على قطع طويلة في تتابعات الكروموسوم السلفي (الشكل 24-9).
- يتضمن تطور المحتوى الجيني تكوين الجينات الكاذبة، وهي جينات تم تثبيط نشاطها، ربما بسبب انخفاض الضغط الانتخابي (الشكل 24-10).
- مقايضة الجينات الأفقية تصوغ كثيرًا من الأسئلة النشوئية، وخاصة أصل فوق الممالك الثلاث (الشكل 24-12).

4-24 وظيفة الجين وأنماط التعبير

على الرغم من أن وظيفة الجينات يمكن اشتقاقها بمقارنة الجينات في المخلوقات المختلفة، فإن المقارنة لا تعطي الصورة كاملة.

- الأنواع المختلفة قد يكون لديها الجينات نفسها، ولكن يعبر عنها في أوقات مختلفة، في الأنسجة المختلفة، وبكميات وتشكيلات مختلفة.
- قد تؤدي الاختلافات التي تتم بعد الاستنساخ دورًا في بناء مخلوقات متميزة من محتوى جيني متماثل.
- تغيرات صغيرة في البروتين قد تغير وظيفته.

5-24 DNA غير المشفَّر لإنتاج البروتين والوظيفة التنظيمية

الجزء الأكبر من المحتوى الوراثي يتكون من DNA غير مشفر إلى بروتين.

- DNA غير المشفر قد يكون غنيًا بتتابعات RNA التنظيمية التي تستطيع إسكات الجينات وإيقاف الترجمة.
- تتابعات DNA غير المشفرة، يمكن أن توجد في المناطق القافزة عكسيًا في المحتوى الجيني.

6-24 حجم المحتوى الجيني وعدد الجينات

يشكل الحجم الصغير للمحتوى الجيني عاملًا أساسيًا في تحديد أي المحتويات الجينية يمكن دراسة تتابعاته أولًا.

- لا يرتبط حجم المحتوى الجيني مع العدد المتوقع للجينات.
- لا يفسر تعدد المجموعة الكروموسومية وحده الاختلافات في حجم المحتوى الجيني.
- ينتج المحتوى الجيني الكبير غالبًا من وجود مناطق متدخلة، وتتابعات غير مشفرة أكثر مما هو نتيجة للجينات المتضاعفة.

7-24 تحليل المحتوى الجيني والوقاية من الأمراض وعلاجها

تتيح مقارنة المحتوى الجيني تطور الأدوية الهادفة ومعالجة الأمراض.

- تميل الأحماض الأمينية الضرورية لوظيفة البروتين، أن تكون محفوظة عبر مسار التطور، والتغير في تتابع هذه الأحماض غالبًا ما يسبب الأمراض.
- بمقارنة مخلوقات شديدة القرابة، يستطيع الباحثون تركيز جهودهم على الجينات التي تسبب الأمراض في الإنسان.
- مقارنة المحتوى الجيني تمكننا من تطوير أدوية هادفة ضد مخلوقات تسبب العدوى والأمراض التي يصعب منعها أو علاجها.

8-24 تحسين المحاصيل عن طريق تحليل المحتوى الجيني

يقدم تحليل كامل المحتوى الجيني معلومات أكثر للبحث حول الانتخاب الاصطناعي من أجل تحسين المحاصيل.

- المحتوى الجيني لنباتات نموذجية يشكل صلة الوصل مع وراثة نباتات المحاصيل.
- تحليل المحتوى الجيني لميكروبات مفيدة أو ممرضة قد يزودنا بمعلومات يمكن استخدامها في تحسين إنتاج المحاصيل.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. الإنسان والسمكة المنتفخة انشقا من سلف مشترك منذ نحو 450 مليون سنة والمحتوى الجيني لهما لديه:
   أ. القليل من الجينات نفسها المشتركة.
   ب. كل الجينات نفسها.
   جـ. يشتركان في 75% تقريبًا من الجينات في المحتوى الجيني.
   د. لا يوجد انشقاق في النيوكليوتايدات.
2. مقارنة المحتوى الجيني تشير إلى أن DNA الفأر حدثت به طفرة بمعدل مرتين أسرع مما في DNA للإنسان. التفسير المحتمل لهذا التناقض هو:
   أ. الفأر أصغر بكثير من الإنسان.
   ب. يعيش الفأر في ظروف صحية أقل مما لدى الإنسان، ولهذا قد يكون معرضًا لمدى أكبر من المواد المسببة للطفرة.
   جـ. للفأر حجم محتوى جيني أصغر.
   د. للفأر مدة جيل أقصر.
3. تعدد المجموعة الكروموسومية في النبات:
   أ. ظهر مرة واحدة فقط ولهذا فهو نادر.
   ب. يحدث بشكل طبيعي فقط عندما يكون هناك تهجين بين نوعين.
   جـ. شائع، ولكنه لا يحدث في الحيوانات.
   د. شائع، وهو يحدث في بعض الحيوانات.
4. الجينات المتماثلة في مخلوقات متباعدة القرابة يمكن إيجاد موقعها على الكروموسوم بسهولة في الغالب بسبب:
   أ. انتقال الجينات الأفقي.
   ب. الحفاظ على الموقع.
   جـ. إخماد نشاط الجينات.
   د. الجينات الكاذبة.
5. كل الآتية يُعتقد أنها تسهم في تنوع المحتوى الجيني بين الأنواع المختلفة باستثناء:
   أ. تضاعف الجينات.
   ب. استنساخ الجينات.
   جـ. انتقال الجينات الجانبي.
   د. إعادة ترتيب الكروموسومات.
6. مصير معظم الجينات المضاعفة هو:
   أ. إخماد نشاطها.
   ب. اكتساب وظيفة مبتكرة خلال طفرات لاحقة.
   جـ. الانتقال إلى مخلوق جديد باستخدام انتقال الجينات الجانبي.
   د. تصبح جينات مستقيمة.
7. DNA الإنسان والشمبانزي متشابه بنسبة 99% تقريبًا، والاختلافات الشكلية:
   أ. قد تعود بشكل كبير للتعبير عن الجينات.
   ب. قد تعود بشكل مطلق لاختلافات بيئية.
   جـ. لا يمكن تفسيرها بحسب النظرية الوراثية الراهنة.
   د. سببها تأثيرات عشوائية في أثناء التطور الجنيني.
8. DNA التكراري غير المشفر شائع في النباتات والحيوانات:
   أ. هو على الأرجح DNA «خردة».
   ب. ينتج بروتينات مباشرة بطريقة غير الاستنساخ.
   جـ. لا يزال يترجم عادة.
   د. قد ينتج غالبًا نسخ RNA لديها وظائف تنظيمية.
9. بشكل عام، عندما يزداد حجم المحتوى الجيني، فإن هناك:
   أ. زيادة متناسبة في عدد الجينات.
   ب. نقصًا متناسبًا في عدد الجينات.
   جـ. زيادة في كمية DNA.
   د. نقصًا في كمية DNA.
10. المبيد العشبي الذي يستهدف البلاستيدات الخضراء قد يكون فعالًا ضد الملاريا؛ لأن:
   أ. البلازموديوم يحتاج إلى بلاستيد قمّيّ فعال وظيفيّ.
   ب. الناقل الأساسي للملاريا نبات.
   جـ. الملاريا تحتاج إلى أوراق النباتات بوصفها غذاءً.
   د. لا شيء مما ذكر.

أسئلة تحدٍّ

1. قد يُفسّر فقدان جين المستقبل الشمي في الإنسان مقارنة بالشمبانزي بالاعتماد على أنظمة حسية أخرى، ولهذا يضعف الانتخاب ضد أفراد يفقدون قدراتهم الشمية. هل يمكن للانتخاب الطبيعي أن يعمل بأي طريق آخر لكي يقلل عدد جينات المستقبل الشمي في الإنسان دون انتخاب لوظيفة المستقبل الشمي في الشمبانزي؟
2. إحدى نقاط سوء الفهم الشائعة حول مشروعات تحليل التتابعات (خاصة مشروع المحتوى الجيني للإنسان) أن بناء خريطة طريق كاملة لـ DNA ستقود مباشرة إلى علاج الأمراض ذات الأساس الوراثي، آخذًا في الحسبان نسبة التشابه بين DNA الإنسان والشمبانزي، فهل هذا الرأي المبسط له ما يبرره؟ اشرح.
3. كيف يزيد انتقال الجينات الأفقي تعقيد التحليل النشوئي؟
4. ما عواقب تعدد المجموعة الكروموسومية على معدلات التنوع؟ اشرح.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع .www.ravenbiology.com لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

25 الفصل

تطور التكوين الجنيني

Evolution of Development

مقدّمة

كيف يمكن لأنواع شديدة القرابة من الضفادع أن يكون لها أنماط مختلفة تمامًا من التكوين الجنيني؟ أحد الأنواع يتحول من بيضة مخصبة إلى ضفدع بالغ دون مرحلة أبي ذنيبة الوسطية. النوع الشقيق له مرحلة تطورية إضافية تنزلق بعناية بين مراحل التطور المبكرة، ومرحلة تكوين الأطراف- مرحلة أبي ذنيبة. إن الإجابة عن هذا السؤال وغيره من الاختلافات التطورية في عمليات التطور الجنيني لتعطي طرزًا شكلية جديدة هي الآن قيد البحث والاستقصاء باستخدام أدوات الوراثة الحديثة وتحليل المحتوى الجيني. وقد أبرزت الاكتشافات البحثية التناقض البيولوجي المتمثل في أن كثيرًا من الجينات المسؤولة عن التطور الجنيني هي محافظة. ومع ذلك، فإن درجة كبيرة من التنوع في أشكال الحياة تشترك في هذه الجينات المسؤولة عن التطور. في هذا الفصل، سوف نستكشف حقل تطور تكوين الجنين، وهو الحقل الذي يجمع معًا حقولًا في علوم الحياة كانت منفصلة سابقًا.

موجز المفاهيم

25-1 التناقض التطوري في التكوين الجنيني

- *تُنتج جينات محافظة جدًا أشكالًا بالغة التنوع.*
- *آليات التطور الجنيني تظهر تغيرًا تطوريًا.*

25-2 طفرة أو طفرتان في الجين وشكل جديد

- *نبات القرنبيط والبروكلي بدأا بكودون إيقاف.*
- *تظهر فكوك سمك البلطي تنوعًا شكليًا.*

25-3 الجين نفسه ووظيفة جديدة

- *قد تُختار الجينات السلفية لوظائف جديدة.*
- *تطورت الأطراف من خلال تحوير لتنظيم الاستنساخ.*

25-4 جينات مختلفة ووظائف التقائية

- *تُظهر أنماط أجنحة الحشرات التقاءً في تجانس الشكل.*
- تغيرت أشكال الأزهار بطريقة التقائية أيضًا.

25-5 تضاعف الجينات والانشقاق

- *تضاعف الجينات paleoAP3 أدى إلى شكل النباتات الزهرية.*
- *انشقاق الجين AP3 غيَّر وظيفة السيطرة على تطور البتلات.*

25-6 التحليل الوظيفي للجينات بين الأنواع

25-7 تنوع العيون في العالم الطبيعي: دراسة حالة

- *يشير الدليل الشكلي إلى أن العيون تطورت عشرين مرة على الأقل.*
- *الجين Pax6 نفسه يسبب بدء تطور عين الذبابة والفأر.*
- *الديدان الشريطية، لا البلاناريا، تستخدم الجين Pax6 لتطور العين.*
- *بدء تكوين العين الجنيني قد يكون تطور مرة واحدة فقط.*

1-25 التناقض التطوري في التكوين الجنيني

لتفسير الفروق التي تحدث بين الأنواع، نحتاج في النهاية إلى أن ننظر إلى التغيرات في عمليات التكوين الجنيني. بمعنى آخر، أن التغيرات في الجينات تُحدث تأثيراتها بتغيير التطور الجنيني، وتنتج من ثم طرزًا شكلية مختلفة.

إن التنوع في الطراز الشكلي قد ينتج إما عن جينات مختلفة كثيرة، أو أن الفروق يمكن تفسيرها بحدوث عمليات إعادة انتشار وتنظيم لمجموعة قليلة من الجينات. واعتمادًا على فهمنا الراهن لتطور الطرز الشكلية الجديدة، فإن التفسير الأخير هو الأكثر احتمالًا.

لقد وجد أن أنواع قنفذ البحر شديدة القرابة لها أنماط تطور جنيني شديدة التباين (الشكل 25-1) فالقنفذ مباشر التطور لا ينتج يرقة الحامل (تشبه حامل لوحة الرسام) -فهي تقفز مباشرة إلى شكلها البالغ. نستطيع أن نتكهن بأن الشكلين لهما جينات مختلفة للتكوين الجنيني، ولكن تبين أن هذا الأمر ليس كذلك. بدلًا من ذلك، فإن الشكلين عايشا تغيرات جذرية في أنماط التعبير عن جينات التطور الجنيني، حتى إن كان الشكل البالغ لهما هو نفسه تقريبًا. وهنا يكمن التناقض التطوري: الجينات لم تتغير، ولكن نمط التعبير عنها هو الذي تغير.

تُنتج جينات محافظة جدًا أشكالًا بالغة التنوع

ينظم عدد قليل نسبيًّا من عوائل الجينات، نحو دزينتين (24) من الجينات، التطور الجنيني في النبات والحيوان. والأدوار التطورية لكثير من هذه العوائل، بما في ذلك عوامل استنساخ الجين *Hox* موصوفة في (الفصل الـ 19).

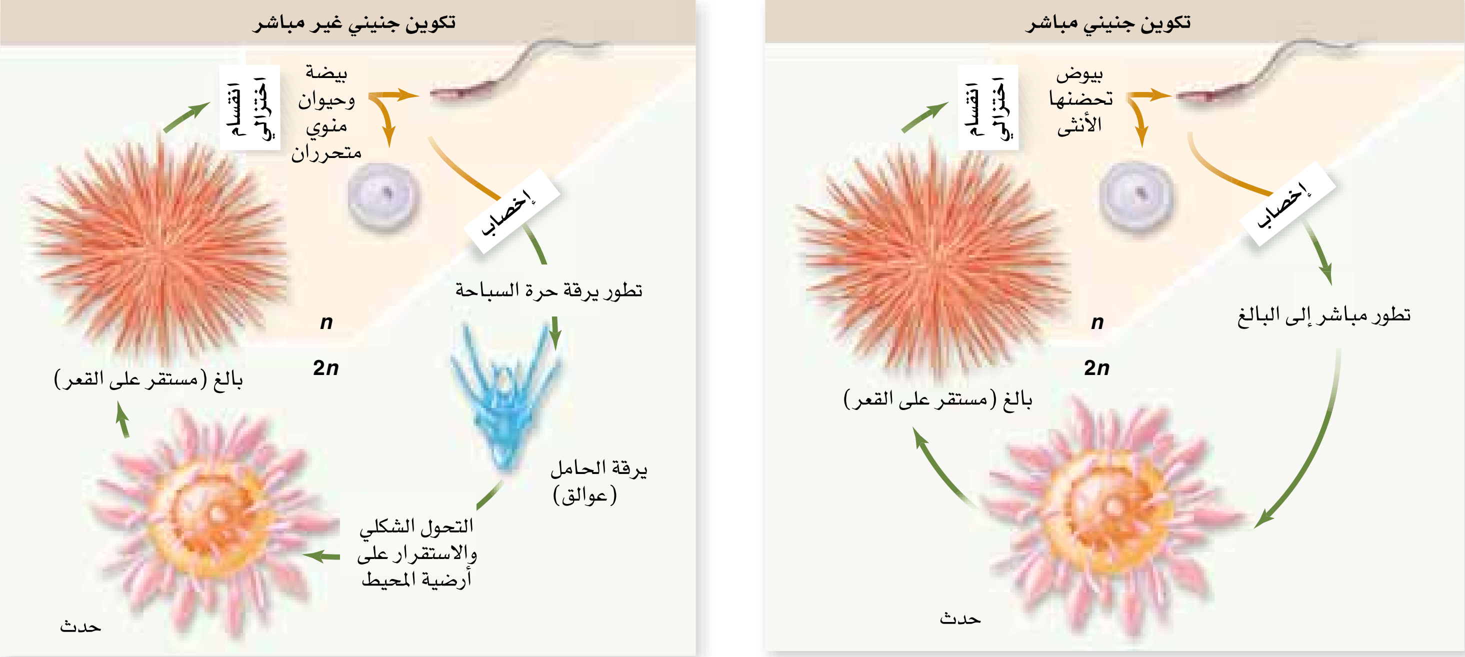
تُحدد جينات *Hox* (مأخوذة من كلمة Homeobox) خطة بناء الجسم في الحيوانات بتحديدها، متى وأين يعبر عن الجينات. هذه الجينات تحمل شيفرة لبروتينات ذات منطقة داخلية محافظة جدًا ترتبط بالمناطق التنظيمية للجينات الأخرى لتنشيط أو لتثبيط التعبير عن هذه الجينات. ظهرت جينات *Hox* قبل انشقاق النباتات والحيوانات، ففي النباتات لها دور في نمو الساق وتطور الورقة، وفي الحيوانات تحدد خطة بناء الجسم.

توجد مجموعة من عوامل الاستنساخ، تدعى صندوق جينات *MADS* في حقيقية النوى. يحمل صندوق *MADS* شيفرة منطقة الارتباط لـ DNA. تقرر أعداد كبيرة من جينات صندوق *MADS* خطة بناء النباتات وخاصة الأزهار. وعلى الرغم من أن منطقة صندوق *MADS* بالغة المحافظة، فإن الاختلافات توجد في مناطق أخرى من التتابع المشفر. لاحقًا في هذا الفصل، سنرى، كيف حدث وجود عدد كبير من جينات صندوق *MADS* في النباتات، وكيف أن هذه الجينات المتشابهة ذات وظائف مختلفة.

إن عوامل الاستنساخ والجينات ذات العلاقة بمسار نقل الإشارات مسؤولة عن تنسيق عمليات التطور الجنيني. فكما رأيت في (الفصل الـ 9)، فإن عناصر أساسية من أنزيم كاينيز (المفسفِر) ومسارات نقل الإشارات المعتمدة على بروتينات G، هي أيضًا بالغة المحافظة بين المخلوقات، بحيث إن تغيرات دقيقة في مسارات نقل الإشارات يمكن أن تغير الأنزيم الذي نشط أو ثُبط، أو عامل الاستنساخ الذي نُشط أو ثبط، أو تنشيط أو تثبيط التعبير عن الجينات. وأي من هذه التغيرات لها تأثيرات جذرية في التطور الجنيني لأي مخلوق.

آليات التطور الجنيني تظهر تغيرًا تطوريًا

إن فهم كيفية تطور التكوين الجنيني يتطلب تكاملًا في المعرفة عن الجينات، والتعبير عنها، والتطور الجنيني والتطور. وكما ذكرنا توًّا، فإن عوامل الاستنساخ أو جزيئات نقل الإشارات يمكن أن تتحور في أثناء التطور. وفي كلتا الحالتين، يمكن



الشكل 25-1

التكوين الجنيني المباشر وغير المباشر في قنفذ البحر. يبين التحليل النشوئي أن التكوين الجنيني غير المباشر هو الحالة السلفية. قنافذ البحر ذات التكوين الجنيني المباشر فقدت المراحل الوسطى.

تغيير توقيت أو مكان التعبير عن الجينات، وتبعًا لذلك وظيفة الجين في المخلوق قيد التطور الجنيني.

اختلاف التزامن

يدعى تغيير توقيت أحداث التكوين الجنيني بسبب تغير وراثي **اختلاف التزامن Heterochrony**، فالطفرة مختلفة التزامن يمكن أن تؤثر في جين يسيطر على موعد انتقال النبات من مرحلة البادرة (الطفولة) إلى مرحلة اليافع، حيث يصبح قادرًا على إنتاج أعضاء التكاثر. فلقد حُددت طفرة في جين يرجئ الإزهار في النباتات، حيث يمكن إنتاج نبات صغير يزهر مبكرًا بدلًا من أن يتطلب أشهرًا أو سنوات للنمو.

معظم الطفرات التي تؤثر في جينات تنظيم التكوين الجنيني قاتلة، ولكن بين حين وآخر يبرز طراز شكلي جديد يستطيع البقاء بسبب زيادة تلاؤمه. فإذا زادت الطفرة المؤدية للإزهار المبكر من تلاؤم النبات، فإن طرازًا شكليًا جديدًا سيبقى. فمثلًا، نبات التندرا الذي يزهر مبكرًا، قد يزيد تلاؤم ذلك النبات فوق الأفراد من النوع نفسه التي تزهر متأخرًا، عندما يقترب انقضاء الصيف.

تأثر المكان

تنتج التغيرات في النمط المكاني للتعبير عن الجينات **تأثرًا مكانيًا Homeosis**، فالذبابة *Drosophila bithorax* التي تعرفت إليها في (الفصل الـ 19) هي مثال لطفرة تأثر مكاني، يحدث بها إزاحة لنمط التعبير عن الجين ما يُنتج زوجين، لا زوجًا واحدًا، من الأجنحة.

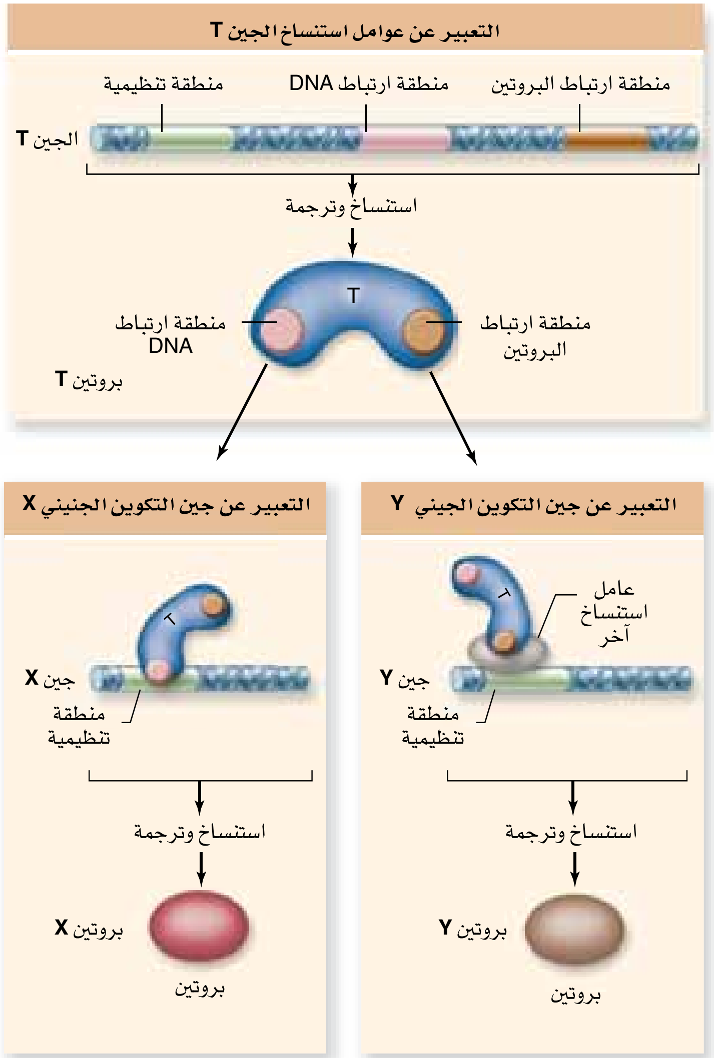
هناك مثال آخر لطفرة التأثر المكاني، فالذبابة *Drosophila antennapedia* التي نتجت بسبب طفرة لها رِجْل في الموضع الذي يفترض أن يتكون به قرن الاستشعار. إن الطفرات في الجينات كتلك التي شاهدناها في نوعي الذباب أعلاه، يمكن أن تنشأ بشكل تلقائي في العالم الطبيعي، وقد تنشأ باستخدام مواد مسببة للطفرة في المختبر، ولكن الطراز الشكلي الغريب لها ليس له قيمة تذكر في البقاء في الطبيعة.

تغيرات في المناطق المترجمة لعوامل الاستنساخ

قد يحتوي التتابع المشفر للجين مناطق متعددة ذات وظائف مختلفة (الشكل 25-2). فالجزء الذي يرتبط بـ DNA وتمثله الجينات *MADS*، *Hox* يمكن أن يتغير لدرجة عدم قدرته على الارتباط بالجينات الهدف؛ نتيجة لذلك، فإن ذلك المسار في التكوين الجنيني سيتوقف عن العمل. وبصورة بديلة، فإن تحوير عامل الاستنساخ قد يؤدي إلى الارتباط بهدف مختلف، ويبدأ سلسلة جديدة من أحداث التكوين الجنيني. يجب كذلك الأخذ في الحسبان المنطقة التنظيمية من عامل الاستنساخ، عند دراسة تطور آليات التكوين الجنيني. فحدوث تغير في التتابع قد يغير مركب الاستنساخ الذي يتشكل عند المنطقة التنظيمية، ما ينتج أنماطًا جديدة للتعبير عن الجينات، فقد يتأثر إما زمان أو مكان التعبير عن الجينات، ما يعطي اختلاف تزامن، أو تأثرًا مكانيًا. في هذه الحالة، فإن الأهداف الواقعة دون هذا المستوى قد تبقى نفسها، ولكن الخلية التي تعبر عن الجينات الهدف، أو الزمن الذي يتم به التعبير عن هذه الجينات يمكن أن يتغيرا.

تغيرات في مسارات نقل الإشارات

يعد تنسيق المعلومات عن الخلايا المجاورة وعن البيئة الخارجية ضروريًا للتكوين الجنيني الناجح. فمسارات نقل الإشارات ضرورية للاتصال بين خلية وأخرى. فإذا تغير تركيب المادة الرسول، فقد لا تعود قادرة على الارتباط بالمستقبل الهدف، أو قد تصبح قادرة على الارتباط بمستقبل مختلف، أو لا ترتبط بمستقبل



الشكل 25-2

عوامل الاستنساخ لها دور في تطور التكوين الجنيني. يمكن أن يؤدي تغيير مناطق مختلفة من التتابع المشفر والتنظيمي لعامل استنساخ إلى تغيير التكوين الجنيني والطراز الشكلي للمخلوق. فالجين الواحد قد يشفر إلى بروتين له مواقع ارتباط متعددة.

أبداً. وإذا حدث نتيجة لتغير وراثي أن أُنتج مستقبل في نوع مختلف من الخلايا، فإن طرازًا شكليًا متأثرًا مكانيًا قد يظهر. وهكذا، فإن تغيرات صغيرة في جزيئات نقل الإشارات يمكن أن تغير أهدافها.

ستستخدم الأجزاء اللاحقة من هذا الفصل أمثلة محددة لتطور طرز شكلية متباينة. في كل مثال، تمعن في كيفية تغير آلية التكوين الجنيني، وفي نتيجة هذا التغير. تذكر أن هذه هي الأمثلة الناجحة الآن؛ فمعظم التغيرات الجديدة في الشكل التي تظهر بسرعة، ولا تحسن التلاؤم وفرص البقاء، يكون مصيرها الانقراض.

الجينات المحافظة جدًا يمكن أن تعاني تغيرات صغيرة في تشفيرها، أو في مناطقها التنظيمية، بحيث يتغير مكان أو زمان التعبير عن الجينات ووظائفها، ما ينتج خططًا جديدة لبناء الجسم. والتغيرات في عوامل الاستنساخ ومسارات نقل الإشارات، هي المصدر الأكثر شيوعًا لتكوين طرز شكلية جديدة.

2-25 طفرة أو طفرتان في الجين وشكل جديد

في هذا الجزء، سنأخذ في الحسبان مثالين على الطفرات التي تحدث في الجين الواحد، وتؤدي إلى تغير في الطراز الشكلي: المثال الأول عن الملفوف البري، والثاني عن شكل الفك في سمكة البلطي. في كلتا الحالتين، أحدث التغير زيادة في التلاؤم في بيئة معينة في وقت محدد، ما حسن فرص انتخاب طرز شكلية جديدة.

نبات القرنبيط والبروكلي بدأا بكودون إيقاف

يعد النوع *Brassica oleracea* مثيرًا للاهتمام بشكل خاص؛ لأن أفراده يمكن أن يكون لهم طرز شكلية بالغة التباين. إن اختلاف الشكل كبير جدًا لدرجة أن أفراد النوع *B.oleracea* مقسمون إلى تحت أنواع (الشكل 25-3).

فالملفوف البري، واللفت، واللفت الشجري، والملفوف الأحمر، والملفوف الأخضر، والكُرُنب المسوَّق، والبروكلي، والقرنبيط (الزهرة) كلها أفراد للنوع نفسه. بعضها يزهر مبكرًا وبعضها الآخر متأخرًا، وبعضها ذو ساق طويلة، وآخر ذو ساق قصيرة. بعضها يكون أزهارًا قليلة، وبعضها الآخر مثل البروكلي والزهرة ينشئ أزهارًا عدة، ولكن التطور الجنيني للزهرة قد يتوقف. والتناقض هنا هو أن هذه النباتات ذات المظاهر المختلفة شديدة القرابة ببعضها. يكمن جزء من اللغز في الجين المسمى *CAL* (من *Cauliflower*) الذي تم عزله في نبات قريب من الملفوف *Brassica* وهو رشاد الجدران *Arabidopsis*. عند الاتحاد مع طفرة أخرى تدعى *Apetala1*، يمكن تحويل رشاد الجدران من نبات ذي عدد قليل من الأزهار البسيطة إلى نباتات بروكلي، أو قرنبيط ذات كتل كبيرة من مرستيم الأزهار المعاقة النمو، أو البراعم الزهرية. هذان الجينان مطلوبان إذن لحدوث التحول في صناعة الأزهار، وهما ينتجان من تضاعف جين سلفي مفرد ضمن عائلة الملفوف. وعندما يختفيان، فإن المرستيم يستمر في تكوين الأغصان، ويتأخر في إنتاج الأزهار.

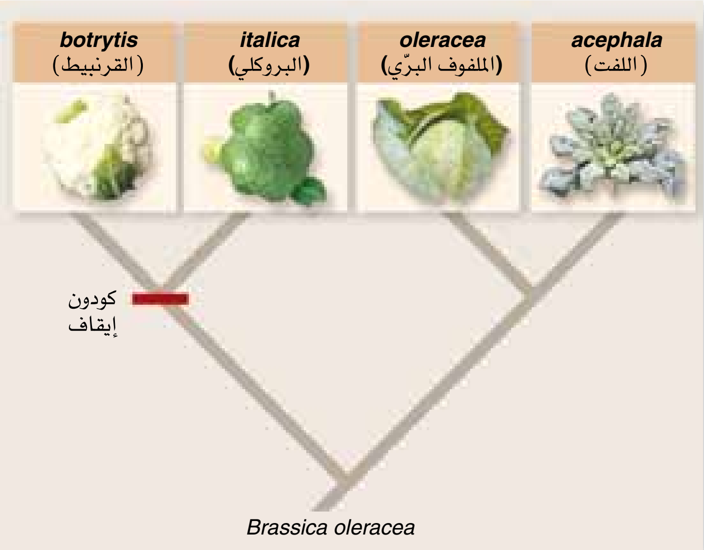
تم عزل الجين *CAL* من أعداد كبيرة من تحت أنواع *B.oleracea*، وقد وجد كودون إيقاف *TAG* في منتصف التتابعات المشَفَّرة للجين *CAL* في البروكلي والقرنبيط. وقد قاد تحليل نشوء الأنواع للملفوف *B.oleracea* وتحليل تتابع الجين *CAL* إلى استنتاج أن كودون الإيقاف ظهر بعد انشقاق أسلاف البروكلي والقرنبيط عن تحت الأنواع الأخرى، ولكن قبل أن ينشق القرنبيط والبروكلي عن بعضهما (انظر الشكل 25-3).

تشير هذه الدراسة إلى أهمية وجود شجرة نشوء موثقة عند إجراء تحليل لتطور

استقصاء

عندما تعلم أن لكل من القرنبيط والبروكلي كودون إيقاف في منتصف الجزء المشفَّر للجين CAL، تنبأ بما ستكون عليه وظيفة CAL في النوع البري. ما الأحداث التطورية الإضافية التي وقعت منذ أن انشق البروكلي والقرنبيط عن بعضهما؟

أنماط التكوين الجنيني. والصفة الثانية لهذا المثال، وهي غير عادية إلى حد ما، هي أن القوة الدافعة الانتخابية لتحت الأنواع هذه اصطناعية. فالأقارب البرية لا تزال موجودة مبعثرة على السواحل الصخرية لإسبانيا ومناطق البحر المتوسط. إن الافتراض الأكثر احتمالًا، هو أن الإنسان وجد النبات ذا الطفرة *cal*، وانتخب ذلك الطراز الشكلي من خلال الزراعة. فالرأس الكبير لكل من القرنبيط



الشكل 25-3

تطور القرنبيط والبروكلي. لقد أدت طفرة نُقْطية حولت منطقة، تشفر حمضًا أمينيًّا إلى كودون إيقاف، إلى أنماط التشعب الواسعة في التراكيب التكاثرية، التي تم انتخابها اصطناعيًّا في هذين المحصولين اللذين هما تحت أنواع للنوع *Brassica oleracea*.

والبروكلي يقدم مادة غذائية نباتية أكثر مما تقدمه نباتات اللفت البري، وتقدم بديلًا أفضل طعمًا من أوراق الملفوف البري *Brassica*.

تظهر فكوك سمكة البلطي تنوعًا شكليًّا

يأتي المثال الثاني، الذي يوضح كيف يمكن أن يغير جين واحد الشكل والوظيفة، من الانتخاب الطبيعي في سمكة البُلطي في بحيرة مالاوي في شرق إفريقيا. ففي أقل من بضعة ملايين من السنين تطورت مئات الأنواع في البحيرة من سلف مشترك. إن التنوع السريع لأسماك البلطي. (نوقش في الفصل الـ 22).

أحد التفسيرات للتنوع الناجح، هو أن الأنواع المختلفة اكتسبت بيئات صغيرة ملائمة مختلفة، بناءً على العادات الغذائية. فهناك متغذيات تعيش على القعر وهناك قواضم وأخرى نواطح مهاجمة. فالأسماك المهاجمة لها بشكل خاص خطم طويل تنطح به فريستها، أما القواضم فمعظمها متوسط، في حين أن المتغذيات على القعر لها خطم قصير متكيف للبحث عن الغذاء عند قاعدة البحيرة (الشكل 25-4).

كيف اكتسبت هذه الأسماك أشكالًا مختلفة من الخطم؟ يبين التحليل الوراثي الموسع أن هناك جينين لم تعرف وظيفتهما بعد، من المحتمل أن يكونا مسؤولين عن شكل الفك وحجمه. إن نتائج تهجين أسماك البلطي ذات الخطم الطويل وذات الخطم القصير، تشير إلى أهمية جين واحد في تقرير طول الفك وارتفاعه.

قد يكون تنظيم طول الفك مقارنة بارتفاعه حدثًا مبكرًا مهمًّا في أثناء التكوين الجنيني. فالحجم الكلي للسمكة ومدى تطور عضلاتها، كلاهما يرتبط بشكل الفك. ويبدو أن مدى أشكال الفك استمر في البقاء؛ لأننا نجد أن أسماك البلطي أقامت كل منها بيئة صغيرة لها من أجل التغذية في البحيرة الواحدة.

الشكل 25–4

تنوع فكوك أسماك البلطي. إن وجود فرق في جين واحد مسؤول عن الخطم القصير في *L.fuelleborni* والخطم طويل في *M.zebra*. الجينات التي تؤثر في طول الخطم، يمكن أن تؤثر في شكل الجسم بسبب الضوابط المقيدة التي يضعها حجم الفك على التكوين الجنيني للعضلات.

لقد انصبت أمثلتنا على جينات قليلة تسبب التغير التطوري، لكن الأكثر شيوعًا هو وجود عدد كبير من الجينات ذات تأثيرات تراكمية تسيطر على الفروق الكبيرة في الطراز الشكلي.

يمكن أن تغير طفرة واحدة أو عدد قليل من الطفرات خطة بناء الجسم بشكل جذري. وعلى الرغم من أن معظم الطفرات قاتلة، فإن بعضها ينقل ميزة تلاؤم للمخلوق تحت ظروف الانتخاب الطبيعي أو الاصطناعي.

3-25 الجين نفسه ووظيفة جديدة

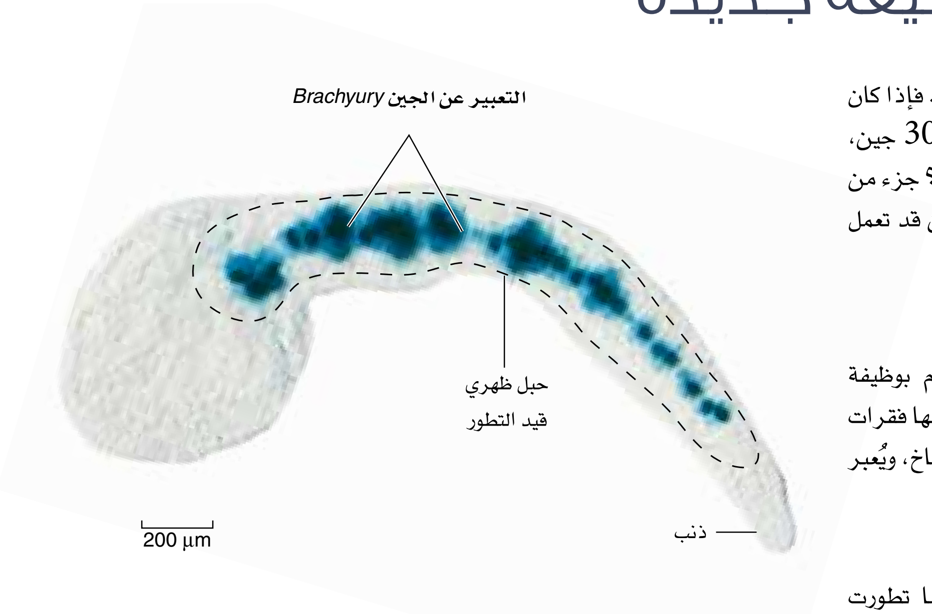
في الفصل السابق، ناقشنا التشابه بين المحتوى الجيني للإنسان والفأر. فإذا كان كل جينات الإنسان التي تتراوح بين 20,000-25,000، باستثناء 300 جين، مشتركة مع الفأر، فما الذي يجعل الإنسان والفأر مختلفين إلى هذا الحد؟ جزء من الإجابة يكمن في أن الجينات ذات التتابع المتشابه في نوعين مختلفين قد تعمل بطرق مختلفة قليلًا أو جذريًّا أحيانًا.

قد تُختار الجينات السلفية لوظائف جديدة

يمكن تفسير تطور الحبليات بالاختيار التعاوني لجين موجود للقيام بوظيفة جديدة. فالحيوانات الزقية هي حبليات أساسية، لها حبل ظهري، وليس لها فقرات (الفصل الـ 35). والجين *Brachyury* في الزقيات يشفر عامل استنساخ، ويُعبر عنه في الحبل الظهري في أثناء التطور (الشكل 25-5).

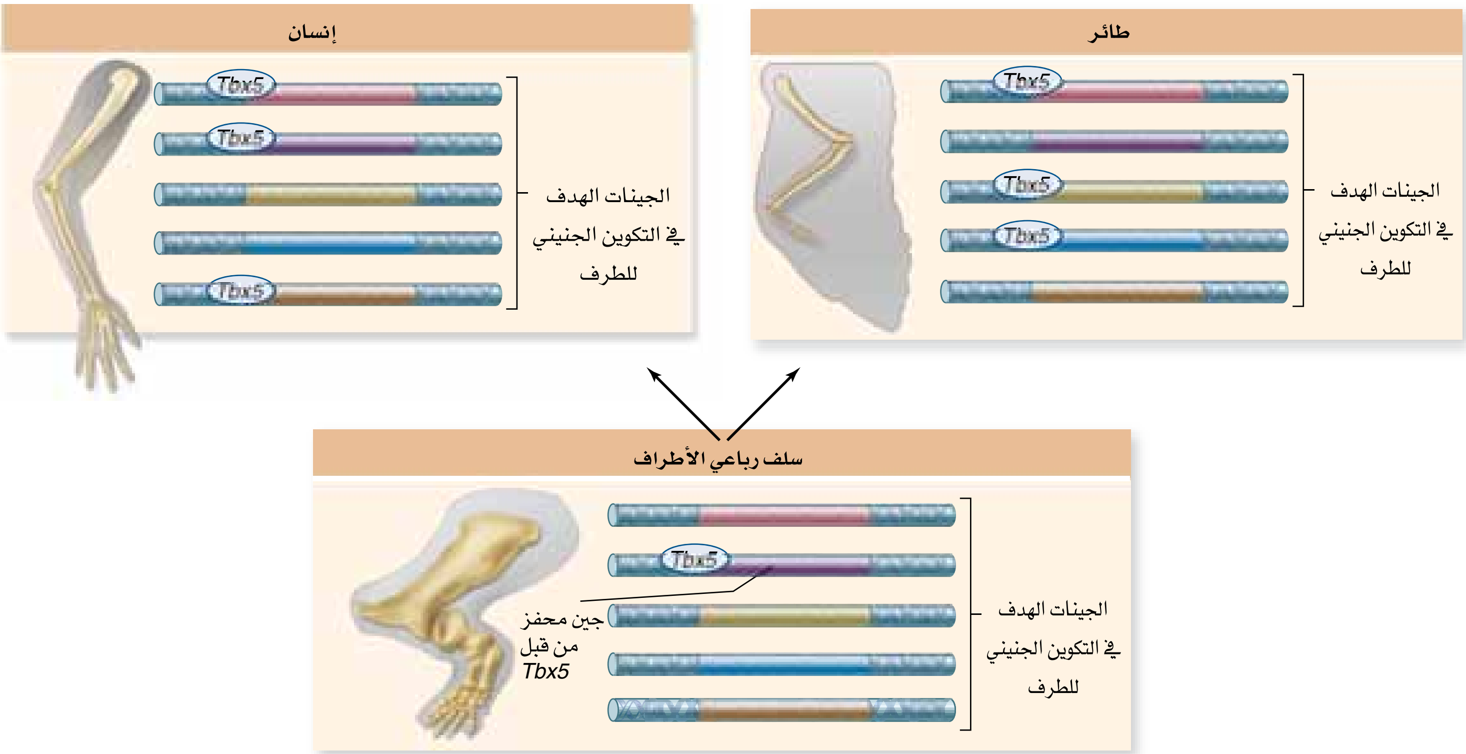
الصورة صفحة 494

إن الجين *Brachyury* ليس جينًا جديدًا ظهر في الحيوانات، عندما تطورت الفقريات، فهو موجود في اللافقريات أيضًا. هناك جين مماثل لجين *Brachyury* في الرخويات مرتبط بتحديد المحور الأمامي الخلفي للحيوان. والأكثر احتمالًا هو أن جينًا سلفيًّا قد تم اختياره لأداء دور جديد في التطور الجنيني للحبل الظهري. فالجين *Brachyury* فرد من عائلة جينية ذات منطقة محددة، أي إن هناك تتابعًا محافظًا من أزواج القواعد ضمن الجين، فهناك منطقة من *Brachyury* تشفِّر منطقة من البروتين تدعى صندوق T **(T box)** وهو عامل استنساخ. وهكذا، فإن البروتين الذي يشفِّر *Brachyury* ينشط جينًا أو جينات. أما تفاصيل أي الجينات ينظمها *Brachyury* فيجري الكشف عنها في الوقت الراهن.



الشكل 25–5

انتخاب جين لوظيفة جديدة. *Brachyury* جين موجود في الفقريات، وقد اُستخدم في التكوين الجنيني للحبل الظهري في الحيوانات الزقية، وهي حبليات أساسية. وبربط مثير *Brachyury* إلى جين ينتج بروتينًا يصطبغ باللون الأزرق، يمكن رؤية أن التعبير عن الجين *Brachyury* في الحيوانات الزقية مرتبط بالتكوين الجنيني للحبل الظهري، وهي وظيفة جديدة مقارنة بوظيفته في مخلوقات ليس لديها حبل ظهري. فالجين المستقيم المناظر في الديدان الخيطية من نوع *Caenorhabditis* مهم في التكوين الجنيني للمعى الخلفي والذيل في الذكر، ولكن لا يوجد دليل على وجود بشير للحبل الظهري.



الشكل 25–6

ينظم الجين *Tbx5* التكوين الجنيني للجناح وللذراع الأمامي. الأجنحة والأذرع مختلفة جدًا، لكن التكوين الجنيني لكل منها يعتمد على *Tbx5*. لماذا الفرق إذن؟ ينشط الجين *Tbx5* جينات مختلفة في الطيور والإنسان.

في الفئران والكلاب، تسبب طفرة في الجين *Brachyury* تطور ذيل قصير، والإنسان ليس لديه ذيل، ولكن لديه نسخ برية من الجين *Brachyury*. إذن، يبدو أننا نحتاج إلى جينات أخرى إضافة إلى *Brachyury* لإنتاج الذيل.

إن التناقض الذي يحير علماء التكوين الجنيني التطوري، كما ذكرنا آنفًا، هو كيف يمكن للمادة الوراثية نفسها أن تستخدم لبناء حشرة، أو خفاش، أو حوت، أو إنسان. إن هذا التناقض يوضحه الجين *Brachyury*. أحد التفسيرات يقول: إن الجين *Brachyury* ينشط جينات مختلفة أو تشكيلات من الجينات في الحيوانات المختلفة. وعلى الرغم من عدم توافر بيانات كافية للتبصر في تفاصيل *Brachyury*، فإننا يمكن أن ننظر إلى تكوين الأطراف في محاولةٍ لتفسير كيف يمكن لهذا التغير أن يتطور.

تطورت الأطراف من خلال تحوير لتنظيم الاستنساخ

تمتلك كل رباعية الأقدام أربعة أطراف: طرفين خلفيين، وطرفين أمامين. والأطراف الأمامية في الطيور هي الأجنحة، أما أطرافنا الأمامية فهما الذراعان، ومن الواضح أن هذين هما تركيبان مختلفان جدًا، ولكن لهما أصل تطوري مشترك. وكما عرفت في (الفصل الـ 23)، تدعى هذه التراكيب تراكيب متماثلة.

على المستوى الوراثي يعبر كل من الإنسان والطائر عن الجين *Tbx5* في براعم الأطراف الأمامية قيد التطور. وكما هو الجين *Brachyury* فإن الجين *Tbx5* هو فرد في عائلة جين عامل استنساخ، وله منطقة تدعى صندوق *T*، التي هي تتابع محافظ من أزواج القواعد ضمن الجين. وعليه، فإن البروتين المشفَّر بالجين *Tbx5* ينشط جينًا أو أكثر مطلوبًا لصناعة الطرف الأمامي. إن حدوث طفرة في جين *Tbx5* في الإنسان يسبب حدوث تناذر Holt-Oram، الذي ينتج اختلالًا في الأطراف الأمامية والقلب.

ما يبدو أنه تغير، عندما تطورت الطيور والإنسان هو الجينات، التي استنسخت بفعل بروتين *Tbx5* (الشكل25–6). ففي رباعية الأقدام السلفية، يحتمل أن يكون بروتين *Tbx5* قد ارتبط بجين واحد فقط، وسبَّب استنساخه. في الطيور والبشر استنسخت الجينات استجابة للبروتين *Tbx5*، ولكنها كانت جينات مختلفة.

إن قصة تطور التكوين الجنيني للطرف أكثر تعقيدًا من الجين *Tbx5* الذي يبدأ عملية التكوين الجنيني للطرف. فالجينات التي ينظمها *Tbx5* تؤثّر بدورها في التعبير عن جينات أخرى. فالتقاط كامل المعلومات عن تتابعات المحتوى الجيني للمخلوقات المختلفة سيكون ضروريًّا في تحديد هوية الجينات ذات العلاقة جميعها. لاحظ أيضًا أن التكوين الجنيني يحدث في أربعة أبعاد، هي: الأبعاد الثلاثية المكانية، وبعد الزمن. فتغيير توقيت التعبير عن الجينات، إضافة إلى الجينات التي يجري التعبير عنها، يمكن أن تنتج تغيرًا دراميًّا في الشكل.

في أثناء التطور، يتم اختيار الجينات للقيام بوظائف جديدة، وأحد الأمثلة على ذلك هو استخدام الجين *Brachyury* للتكوين الجنيني للحبل الظهري. في تطور الأطراف يرتبط بروتين الجين *Tbx5* إلى جينات مختلفة في الطيور والإنسان، ما يسبب تكوينًا جنينيًا لأطراف مختلفة. إن تغيير الجينات التي يجري التعبير عنها، وتغيير توقيت التعبير عنها يمكن أن ينتج اختلافات شكلية درامية.

4-25 جينات مختلفة ووظيفة التقائية

التراكيب متجانسة القوام، وتدعى أيضًا التراكيب المتناظرة، لها وظائف متشابهة أو الوظيفة نفسها، ولكنها تنشأ باستقلال- وليس كما هو حال التراكيب المتماثلة التي تنشأ مرة واحدة من سلف مشترك. تكشف شجرة النشوء عن وجود أحداث التقائية، ولكن أصل الالتقاء قد لا يفهم بسهولة. ففي كثير من الحالات، تحورت مسارات التكوين الجنيني المختلفة، كما هي حالة البقع الموجودة على أجنحة الفراشات. في حالات أخرى، كما هو في شكل الأزهار، لم يكن دومًا واضحًا ما إذا كان الجين نفسه، أو جينات مختلفة، مسؤولًا عن التطور الالتقائي.

تظهر أنماط أجنحة الحشرات التقاءً في تجانس الشكل

أجنحة الحشرات، وبشكل خاص أجنحة العث والفراش، لها أنماط جميلة، ويمكن أن تقيها من المفترسات، وتسمح لها بتنظيم درجة الحرارة (الشكل 25-7). إن أصل هذه الأنماط يمكن تفسيره باستنفار برامج تنظيمية موجودة أصلًا للقيام بوظائف جديدة.

تُنظِّم الأهلاب الحسية في حراشف أجنحة ذبابة الفاكهة والفراش التي تنتج ألوانًا مدهشة بالآلية نفسها. فالحراشف يعتقد أنها مشتقة تطوريًّا من الأهلاب. إن سبب تطور كل من الأهلاب والحراشف هو عامل الاستنساخ *achaete–scute*. في التطور الجنيني للحراشف، قُلبت التراكيب التي كان أصلها في الأهلاب، والخلية الابنة، التي كانت في السابق تشكل رابطًا مع العصبونات ماتت بفعل موت خلايا مبرمج، أما ظهور الصبغة فقد تطور لاحقًا. لم يتم اختيار مجموعات الجينات نفسها للوظائف الجديدة في الحشرات جميعها، ولكن المسارات التطورية جميعها التقت حول إنتاج هذه الأجنحة الجديدة ذات النمط المميز.

تغيرت أشكال الأزهار بطريقة التقائية أيضًا

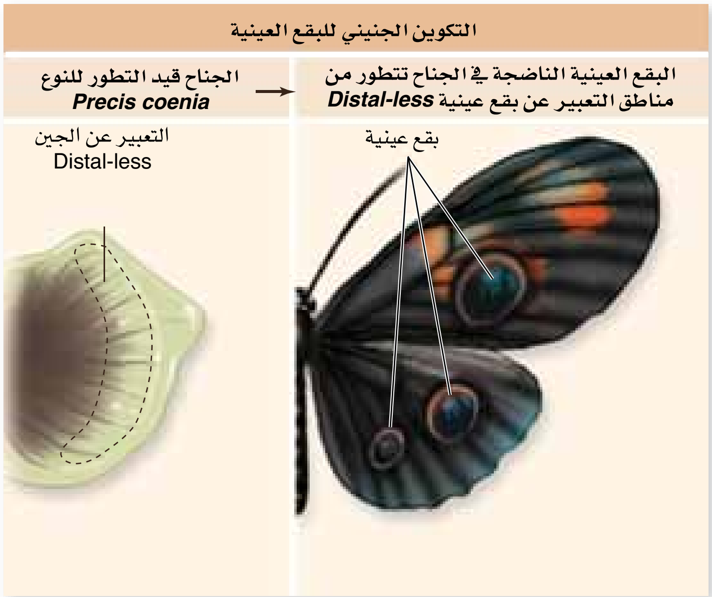
تبدي الأزهار نوعين من التماثل، فبالنظر من الأعلى إلى زهرة **شعاعية التماثل Radially symmetrical** يمكن أن ترى دائرة. وبأي شكل تقطع هذه الزهرة، طالما أنت تقطعها بخط مستقيم يمر بمركز الدائرة، فإن الأمر ينتهي بك، ولديك جزءان متطابقان. أمثلة ذلك هي أزهار الربيع، والورد، والتيولب، وأزهار أخرى كثيرة.

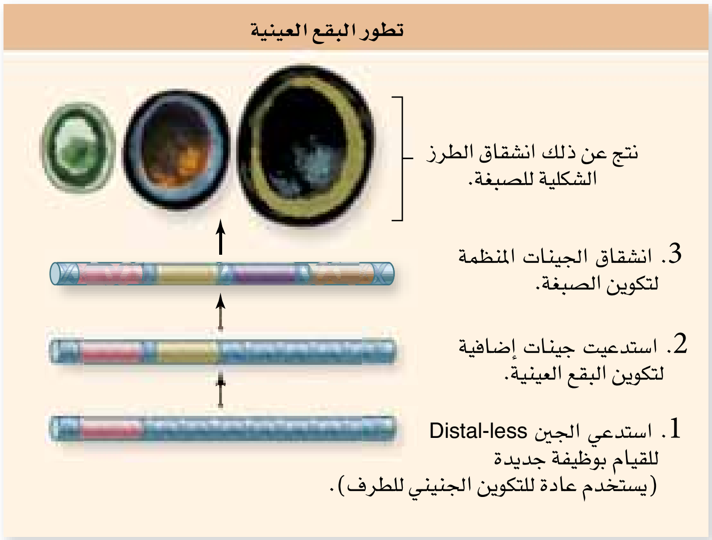
الأزهار **ثنائية التماثل الجانبي Bilaterally symmetrical**، لها نصفان هما صورتا مرآة على كل جانب من محور مركزي واحد. فإذا ما قُطعت بأي اتجاه آخر سينتج شكلان غير متشابهين. من أمثلة الأزهار ذات التماثل الجانبي الثنائي زهرة فم السمكة، والنعنع، والبازيلاء.

الأزهار ذات التماثل الجانبي تجذب المخلوقات التي تلقحها، والشكل ربما كان عاملًا مهمًّا في نجاحها التطوري. فعند التقاء طرق التطور والتكوين الجنيني، فإن الأسئلة التي تنشأ هي(1) ما الجينات ذات العلاقة بالتماثل الجانبي؟ (2) هل الجينات نفسها منخرطة في الأصول المستقلة المتعددة للأزهار عديمة التماثل؟

الجين *Cycloidia* (*CYC*) مسؤول عن التماثل الجانبي في زهرة فم السمكة. فأزهار فم السمكة التي ظهرت بها طفرة في الجين *CYC* ذات تماثل شعاعي (انظر الشكل 42-17 ب) وبدءًا من شجرة تطور موثوقة، اختار الباحثون أزهارًا طورت تماثلًا جانبيًّا ثنائيًّا باستقلال عن أزهار فم السمكة، واستنسخ الجين *CYC*. وتم تحليل تتابعات الجين نفسه من أزهار متماثلة شديدة القرابة.

إن مقارنة تتابعات الجين *CYC* بين أزهار متباينة من حيث النشوء، تشير إلى أن التماثل الشعاعي والتماثل الجانبي تطورا بطرق عدة في الأزهار. وعلى الرغم من أن التماثل الشعاعي هو الحالة السلفية، فإن بعض الأزهار ذات التماثل الشعاعي





الشكل 25-7

تطور البقعة العينية في الفراشة. استدعي الجين *Distal-less* الذي يستخدم عادة في التكوين الجنيني للطرف لتكوين البقعة العينية من أجنحة الفراش. يبدأ الجين *Distal-less* التكوين الجنيني لبقع ملونة مختلفة في أنواع الفراش المختلفة، بتنظيمه لجينات الصبغة المختلفة في الأنواع المختلفة. يمكن للبقع الملونة أن تسهم في حماية الفراشات بإخافتها للمفترس.

لها أسلاف ذات تماثل جانبي ثنائي. وقد يكون فقدان وظيفة *CYC* مسؤولًا عن فقد التماثل الجانبي في بعض هذه النباتات.

إن اكتساب التماثل الجانبي الثنائي ظهر بصورة مستقلة بين بعض الأنواع، بسبب الجين *CYC*. إن هذا التغير هو تطور التقائي من خلال طفرات في الجين نفسه. في حالات أخرى، لا يبدو أن الجين *CYC* مسؤول بشكل واضح عن التماثل الجانبي الثنائي، فهناك جينات أخرى ربما أدت دورًا في التطور الالتقائي للأزهار ذات التماثل الجانبي الثنائي.

يمكن أن تنتج طرز شكلية متشابهة باستخدام مسارات تكوين جنيني مختلفة من خلال التطور الالتقائي.

5-25 تضاعف الجينات والانشقاق

لقد تعرضتَ لموضوع تضاعف الجينات في تطور المحتوى الجيني في (الفصل الـ 24). في هذا الجزء، سنستقصي مثالًا محددًا لتطور التكوين الجنيني من خلال تضاعف الجينات والانشقاق في شكل الزهرة.

تضاعف الجينات *paleoAP3* أدى إلى شكل النباتات الزهرية

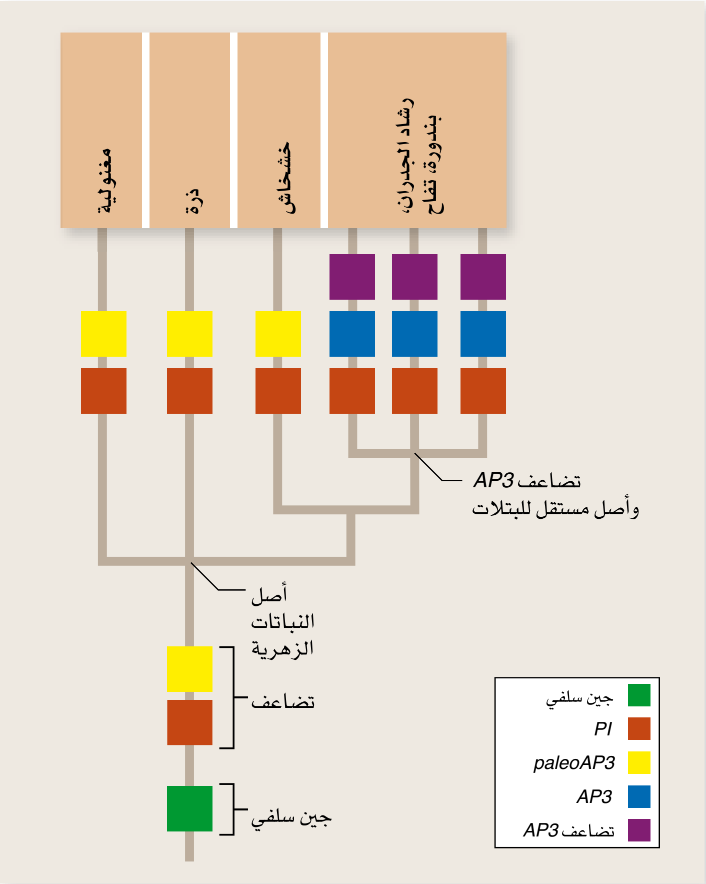
قبل أن تنشأ النباتات الزهرية تضاعف صندوق الجين *MADS*، وأعطى جينات تدعى *paleoAP3* و *PI*. في النباتات الزهرية السلفية، كان هذان الجينان يؤثران في التطور الجنيني للمتوك، وقد تم الاحتفاظ بهذه الوظيفة (المتوك كما تعرف هي التراكيب التكاثرية الذكرية للنباتات المزهرة).

تضاعف الجين *paleoAP3* ليُنتج *AP3* ورديفًا لهذا الأخير في وقت ما بعد آخر مرة اشتركت فيها عائلة الخشخاش بأسلاف مشتركة مع الفرع السلالي، الذي يدعى ثنائية الفلقتين الحقيقية (يضم نباتات كالتفاح، والبندورة، ورشاد الجدران). هذه السلالة من ثنائية الفلقتين تتميز على مستوى المحتوى الجيني بتضاعف *paleoAP3*، وبوجود أصول لنمط محدد للتكوين الجنيني للبتلات في سلفها المشترك الأخير (الشكل 25-8). إن الاستنساخ المتعلق بالنشوء هنا، هو أن *AP3* اكتسب دورًا في تطور البتلات.

انشقاق الجين *AP3* غيّر وظيفة السيطرة على تطوّر البتلات

على الرغم من أن وجود *AP3* من خلال عملية تضاعف يتطابق مع عملية تكوين جنيني منتظمة لتحديد التكوين الجنيني للبتلات، فإن الارتباط قد يكون مجرد حادث عرضي. لكن التجارب التي تم بها مزج ثم مواءمة بين أجزاء من *PI* و*AP3*، ثم إدخالها معًا إلى نبات طفرة هو *ap3*، تؤكد أن التطابق النشوئي لم يكن مجرد مصادفة. فالنباتات *ap3* لم تنتج بتلات ولا متوكًا. ويبين (الشكل 25-9) ملخصًا لهذه التجارب.

في بداية هذا الفصل، قدمنا لعائلة جين عامل الاستنساخ المسمى *MADS*، وقلنا: إن منطقة من الجين *MADS* تشفِّر منطقة ارتباط DNA، في حين يكون للمناطق الأخرى من البروتين وظائف أخرى، بما في ذلك ارتباط البروتين-بروتين. يمكن أن يرتبط كل من البروتين PI والبروتين *AP3* ببعضهما، ونتيجة لذلك يمكن تنظيم استنساخ الجينات المطلوب لتكوين المتوك والبتلات.



الشكل 25-8

تطور البتلات من خلال تضاعف الجينات. سببت عمليتا تضاعف ظهور الجين *AP3* في ذوات الفلقتين الحقيقية، الذي اكتسب دورًا في التطور الجنيني للبتلات.

النهاية *C* للبروتين *AP3*

لكل من PI وAP3 تتابعات متميزة عند النهاية C (الكربوكسيلية) للبروتين (الذي تشفره النهاية `3 للجين) إن تتابع النهاية C للبروتين AP3 ضرورية جدًا لتحديد وظيفة البتلات، وهي تحتوي تتابعًا محافظًا تشترك به ثنائية الفلقتين

متوك موجودة	بتلات موجودة	جين مُنشئ مضاف إلى جين **AP3** طفرة في رشاد الجدران	
نعم	نعم	MADS — نهاية C للجين AP3	جين **AP3** كامل
لا	لا	MADS	لا توجد نهاية C للجين **AP3**
بعض المتوك	لا	MADS — نهاية C للجين PI	نهاية C للجين PI حلت محل نهاية C للجين **AP3**

الشكل 25-9

اكتسب الجين *AP3* منطقة ضرورية للتكوين الجنيني للبتلات. يتضمن الجين *AP3* صندوق *MADS*، الذي يشفِّر منطقة لارتباط DNA، وتتابعًا ذا نوعية عالية بالقرب من النهاية C. ودون المنطقة 3` من الجين *AP3*، فإن نبات رشاد الجدران *Arabidopsis*، لن يكون البتلات.

الحقيقية. إن تتابع DNA في النهاية C للبروتين *AP3* حُذِف من الجين البري، والتركيب الجديد تم إقحامه في نباتات *ap3* لإنشاء نبات محور جينيًّا. وقد أُنشئت نباتات أخرى محورة جينيًّا بإدخال كامل تتابع *AP3* في نبات *ap3*. وأنقذ التتابع *AP3* الكامل الطفرة، حيث أنتجت البتلات. ولم تتطور بتلات عندما غابت منطقة النهاية C.

كذلك، فالجين *AP3* مطلوب لتطور المتوك (أعضاء الزهرة الذكرية)، وهي صفة سلفية موجودة في *paleoAP3* والنباتات التي تفقد *AP3* تفشل في تكوين المتوك أو البتلات، أما النباتات المحورة جينيًّا بحدوث حذف في النهاية C، فقد فشلت أيضًا في تكوين المتوك.

النهاية *C* للجين *PI*

الطراز الشكلي للنبات الطفرة *pi* تنقصه أيضًا المتوك والبتلات. ولكي تختبر الفرضية القائلة: إن النهاية C للجين *PI* قد تعوض عن النهاية C للجين *AP3* في تحديد تكوين البتلات، أضيفت النهاية C للجين *PI* إلى جين *AP3* مجزوء. لم تتكون البتلات، ولكن تم إنقاذ تطور المتوك جزئيًّا. إن هذه التجارب تبين أن *AP3* اكتسب دورًا ضروريًّا في التكوين الجنيني للبتلات، وهو مشفر في النهاية 3' للجين.

اكتسب الجين *AP3* دورًا في التكوين الجنيني للبتلات في ثنائية الفلقتين الحقيقية من النباتات الزهرية من خلال تضاعف الجين والانشقاق.

6-25 التحليل الوظيفي للجينات بين الأنواع

يعد تحليل المحتوى الجيني المقارن مفيدًا بشكل مدهش في فهم التباين في الطرز الشكلية. لكن هناك بعض نواحي القصور في الاستنتاجات التي نصل إليها حول تطور التكوين الجنيني من خلال مقارنة التتابعات فقط. يتضمن التحليل الوظيفي تشكيلة من التجارب المصممة لاختبار الوظيفة الفعلية للجين في الأنواع المختلفة.

إن مقارنة التتابعات بين المخلوقات أمر ضروري لكل من دراسات النشوء، ودراسات التكوين الجنيني المقارن. فالتحليل المتأني الحذر مطلوب لتمييز الجينات المتوازية من الجينات المستقيمة. ويقود البحث المتقدم بشكل متسارع الذي يستخدم المعلوماتية الحياتية، التي تستخدم البرامج الحاسوبية لتحليل DNA والبروتين، إلى فرضيات يمكن اختبارها تجريبيًّا.

وقد رأيت توًّا كيف يمكن لهذا أن يعمل في حالة الجينات المحافظة مثل *Tbx5*. مع ذلك، فإن طفرة في قاعدة واحدة قد تغير جينًا نشطًا إلى جين كاذب خامل. ولهذا، وعلى الرغم من أنه يمكن اشتقاق الوظيفة من بيانات التتابع، فإن التجارب ضرورية لإثبات الوظيفة الحقيقية للجين. ويسمى هذا النوع من العمل علم المحتوى الجيني الوظيفي، وهو مشروح (في الفصل الـ 17).

إن أدوات التحليل الوظيفي موجودة في أنظمة نموذجية، ولكن يجب تطويرها في مخلوقات أخرى على شجرة الحياة إذا أردنا أن نجمع أجزاء التاريخ التطوري معًا. تم اختيار الأنظمة النموذجية مثل الخميرة، والنبات الزهري، ورشاد الجدران، والدودة الخيطية *Caenorhabditis elegans*، وذبابة الفاكهة، والفأر؛ لأن من السهل التعامل معها في المختبر، ولها دورة حياة قصيرة، ولها محتوى جيني محدد بشكل جيد. كذلك فإن من الضروري أن نتخيل التعبير عن الجينات في أجزاء من المخلوق باستخدام دلائل معلمة، ولإنشاء مخلوقات محورة جينيًّا تحتوي، وتعبر عن جينات غريبة.

استقصاء

اشرح كيف استخدم التحليل الوظيفي لتدعيم الادعاء القائل إن التكوين الجنيني للبتلات تطور من خلال اكتساب وظيفة البتلات في الجين AP3 في رشاد الجدران Arabidopsis.

يعد التحليل الوظيفي ضروريًّا لتحديد الوظيفة الحقيقية للجينات المتشابهة في الأنواع المختلفة.

7-25 تنوع العيون في العالم الطبيعي: دراسة حالة

تعد العين من أكثر الأعضاء تعقيدًا، وقد درسها علماء الأحياء قرونًا عدة. وفي الحقيقة، فإن تفسير كيفية تطور مثل هذا التركيب المعقد كان واحدًا من أهم التحديات التي واجهت داروين. فإذا كانت جميع أجزاء تركيب ما كالعين مطلوبة لإتمام الوظيفة، فكيف أسهم الانتخاب الطبيعي إذن في بناء هذا التركيب؟

كانت استجابة داروين أنه حتى التراكيب الوسطية – التي تمنح المخلوق مثلًا قدرة فقط على تمييز الضوء من الظلام – ستعطي هذا المخلوق ميزة مقارنة بالحالة السلفية التي تتمثل في عدم القدرة على أي شكل من أشكال الرؤية. ولهذا، فإن هذه التراكيب سيحابيها الانتخاب الطبيعي. بهذه الطريقة، فإنه بهذه التحسينات الصغيرة المتراكمة في الوظيفة يستطيع الانتخاب الطبيعي بناء تراكيب معقدة.

يشير الدليل الشكلي إلى أن العين تطورت عشرين مرة على الأقل

لقد لاحظ علماء التشريح المقارن منذ أمد طويل أن تراكيب عيون الأنواع المختلفة من الحيوانات شديدة التباين. خذ مثلًا الفروق في عيون حيوان فقري، وحشرة وإحدى الرخويات (الأخطبوط)، ودودة البلاناريا (الشكل 25-10). إن عيون هذه الحيوانات شديدة الاختلاف من نواحٍ عدة، وهي تتراوح بين العيون المركبة، والعيون البسيطة، وحتى مجرد بقع عينية.

نتيجة لذلك، فإن هذه العيون أمثلة للتطور الالتقائي، وهي من ثم متجانسة الشكل (متناظرة)، وليست متماثلة.

لهذا السبب، نظر علماء الأحياء التطوري إلى عيون المخلوقات المختلفة بصورة تقليدية، على أنها تطورت بصورة مستقلة، وربما نحو 20 مرة. فضلًا على ذلك، فإن وجهة النظر هذه تشير إلى أن السلف المشترك الأكثر حداثة لهذه الأشكال جميعها كان حيوانًا بدائيًّا، لم تكن له القدرة على تحري وجود الضوء.

الجين *Pax6* يسبب بدء تطوّر عين الذبابة والفأر

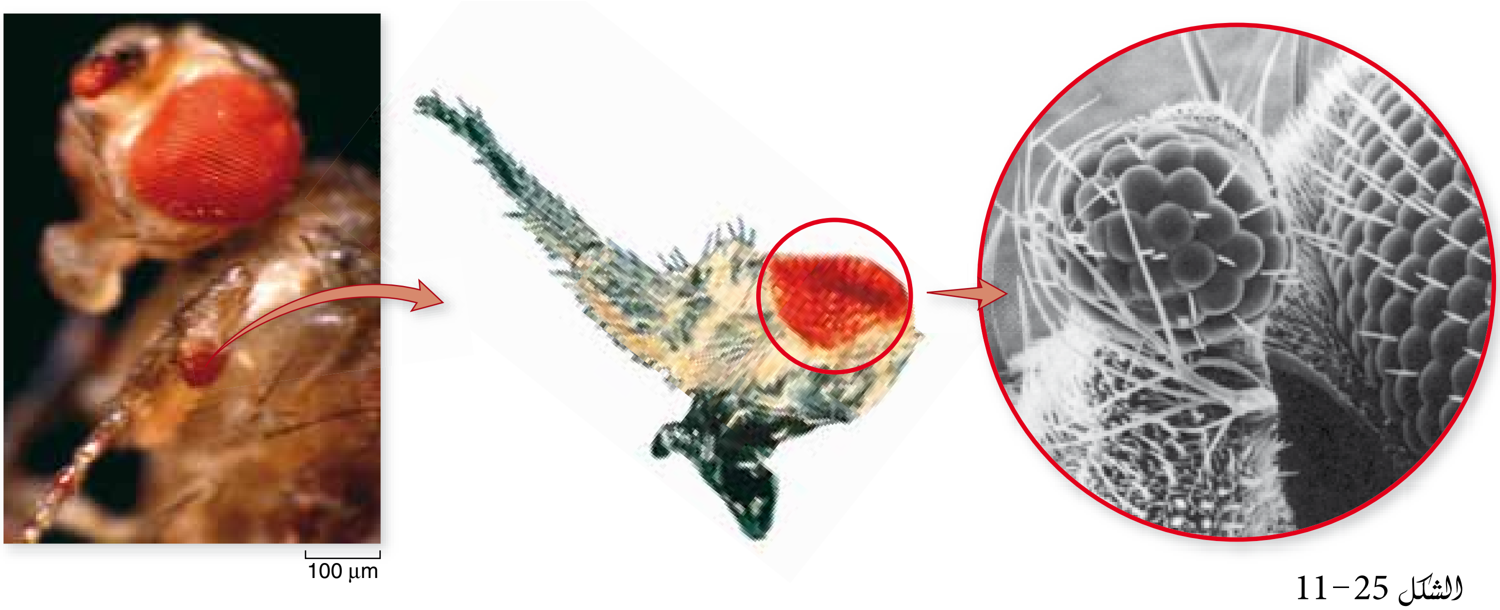
درس علماء الأحياء في التسعينيات من القرن العشرين التكوين الجنيني للعين في كل من الفقريات والحشرات. وقد اكتشف في كل حالة وجود جين يشفِّر تكوين عامل استنساخ مهم في تكوين العدسة، وقد أعطي جين الفأر اسم *Pax6*، في حين سمي جين الحشرة «لا عين» eyeless. إن حدوث طفرة في جين eyeless يؤدي إلى عدم إنتاج عامل الاستنساخ، ومن ثم غياب كامل للتطور الجنيني للعين، ما يعطي الجين اسمه.

عندما تم تحليل تتابع هذه الجينات، بدا واضحًا أنها شديدة التشابه، ففي الجوهر، كان الجين المماثل *Pax6* مسؤولًا عن تحفيز تكوين العدسة في كل من الحشرات والفقريات. ففي عرض مثير لهذا التماثل الجيني، أجرى عالم الأحياء السويسري والتر جيهرنج W.Gehring تجربة أدخل فيها نسخة من الجين *Pax6* الخاص بالفأر إلى المحتوى الجيني لذبابة الفاكهة وإنشاء ذبابة محورة جينيًّا. في هذه الذبابة تم تنشيط الجين *Pax6* باستخدام عوامل منظمة من رجل الحشرة. عندما تم التعبير عن الجين *Pax6* تشكلت عين للحشرة على رجلها (الشكل25-11).

شكلت هذه النتائج صدمة حقيقية لمجتمع علم الأحياء التطوري. فالحشرات والفقريات انشقت من سلف مشترك منذ أكثر من 500 مليون سنة. فضلًا على ذلك، ومع الأخذ في الحسبان الفروق الواسعة في تركيب عين كل من الفقريات والحشرات، فإن الافتراض المعياري هو أن العيون تطورت بصورة مستقلة. ولهذا، فإن تطورها سيكون محكومًا بجينات مختلفة تمامًا. إن حقيقة كون التكوين الجنيني للعين تأثر بالجينات المتماثلة نفسها، وأن هذه الجينات متماثلة، حيث يعمل جين عين الفقريات بطريقة طبيعية في الحشرات، هي أمر غير متوقع إطلاقًا.

الشكل 25-10

تنوع العيون. إن المقارنة التشريحية والشكلية للعيون تنسجم مع فرضية تطور التقائي مستقل للعيون في أنواع متباينة جدًا كالذباب والإنسان.



الشكل 25–11

جين الفأر *Pax6* يصنع عيونًا في رجل الذبابة. الجينان *eyeless*، *Pax6* متماثلان وظيفيًّا. يمكن لجين *Pax6* المنظم الرئيس أن يبدأ التكوين الجنيني للعين المركبة في ذبابة الفاكهة، أو العين البسيطة في الفأر.

إن قصة الجين *Pax6* تمتد إلى الأسماك التي لا عيون لها في الكهوف (الشكل 25-12)، فالأسماك التي تعيش في كهوف مظلمة، تحتاج إلى الاعتماد على حواس أخرى غير البصر. ففي سمكة الكهوف، يكون التعبير عن *Pax6* مختزلًا بشكل كبير، فالعيون تبدأ بالتطور، ولكنها تضمحل ثانية.

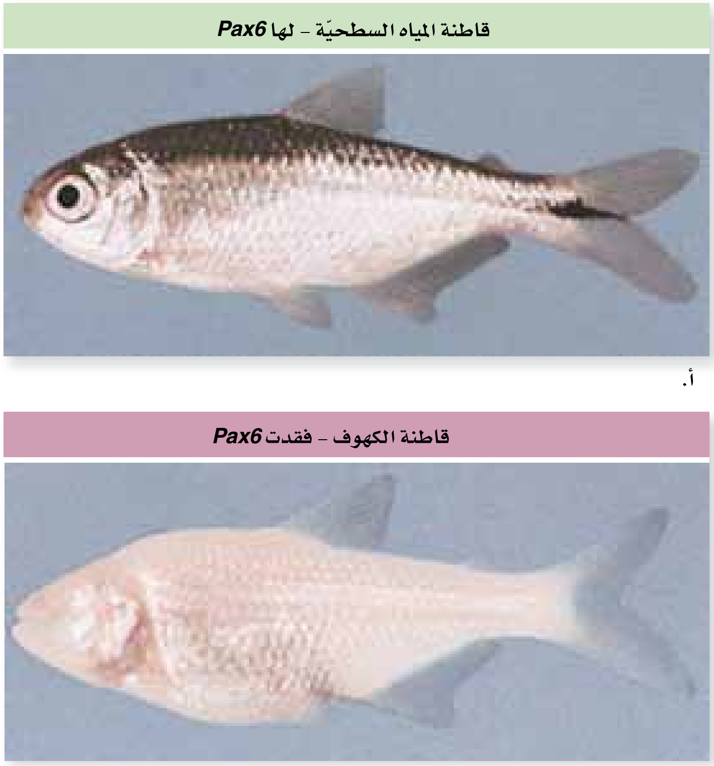
الديدان الشريطية، لا البلاناريا، تستخدم الجين *Pax6* لتطور العين

قدمت لنا الاكتشافات الحديثة مزيدًا من المفاجآت حول الجين *Pax6*. فحتى أبسط الديدان الشريطية التي تنتمي للنوع *Lineus sanguineus* تعتمد على الجين *Pax6* للتكوين الجنيني لبقعتها العينية. فقد عزل الجين المماثل لجين *Pax6*، وبينت التجارب أنه يعبر عنه، حيث تتطور البقع العينية. في المقابل، فإن دودة البلاناريا لا تعتمد على *Pax6* للتكوين الجنيني للبقعة العينية.

تجديد البقعة العينية في الديدان الشريطية

تطورت الديدان الشريطية البحرية البسيطة في فترة متأخرة بالنسبة إلى دودة البلاناريا الشريطية. وكما هو حال البلاناريا، فإن الديدان الشريطية قادرة على تجديد منطقة الرأس، إذا ما أزيلت. في تجربة رائعة، أزيل رأس دودة شريطية، وتتبع علماء الأحياء تجديد البقع العينية. في الوقت نفسه، تمت ملاحظة التعبير عن الجين المماثل *Pax6* باستخدام طريقة التهجين في الموقع.

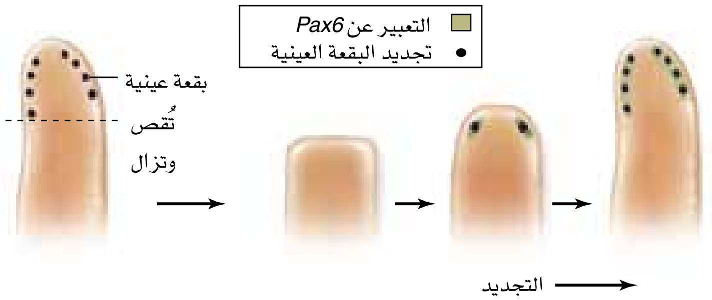
لملاحظة التعبير عن جين *Pax6*، تمت صناعة تتابع RNA المقابل غير المنطقي للجين *Pax6*، وجرى تعليمه بعلامة ملونة. وعندما عُرِّضت الدودة الشريطية المتجددة لمجس *Pax6* المقابل غير المنطقي، وجد أن RNA المقابل غير المنطقي يزدوج مع نسخ RNA للجين *Pax6* المعبر عنه، ويمكن أن يرى كبقع ملونة تحت المجهر (الشكل 25-13).



ب.

الشكل 25–12

أسماك الكهوف فقدت بصرها. سمكة التترة الاستوائية المكسيكية *Astyanax mexicanus*. لها (أ) أفراد تقطن المياه السطحية، (ب) أفراد تقطن الكهوف من النوع نفسه. النوع القاطن في الكهوف له عيون صغيرة جدًا جزئيًّا بسبب اختزال التعبير عن الجين *Pax6*.



الشكل 25–13

يترابط التعبير عن *Pax6* مع تجديد البقعة العينية في الديدان الشريطية. يعبر عن *Pax6* في الوقت نفسه والمكان نفسه الذي للبقع العينية في ديدان شريطية قيد التجديد. لقد شُوهدت نسخ *Pax6* من خلال التهجين في ذات الموقع باستخدام مجس مقابل غير منطقي.

تجديد البقعة العينية في البلاناريا

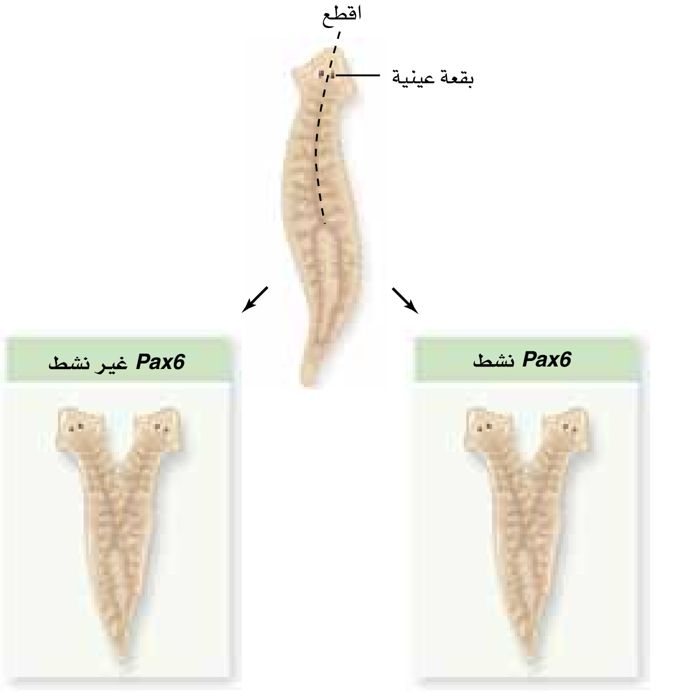
أجريت تجارب مماثلة على أنواع البلاناريا التي ترتبط نشوئيًّا مع الديدان الشريطية، ولكن الاستنتاج كان مختلفًا تمامًا عن حالة الديدان الشريطية الأخرى. فإذا قطعت البلاناريا طوليًّا إلى نصفين، فإنها تستطيع تجديد نصفها المفقود، بما في ذلك إنتاج بقعة عينية ثانية، ولكن لم يلاحظ تعبير عن الجين *Pax6* في أثناء تجديد البقعة العينية.

تمتلك البلاناريا جينات ذات علاقة بالجين *Pax6*، ولكن إخماد نشاط هذه الجينات لا يوقف تجديد البقعة العينية (الشكل 25-14). ومع ذلك، فالجينات ذات العلاقة بالجين *Pax6* يعبر عنها في الجهاز العصبي المركزي. كذلك تم تشخيص عنصر استجابة للجين *Pax6*، ويدعى مُحَسِّن P3، وبين البحث أنه نشط في البلاناريا، وربما سيكشف بعض الدليل على أصل دور الجين *Pax6* في التكوين الجنيني للعين مع استمرار الدراسة المقارنة بين البقع العينية للديدان الشريطية والبلاناريا.

بدء تكوين العين الجنيني قد يكون تطور مرة واحدة فقط

هناك تفسيرات عدة محتملة لهذه الاكتشافات، أحدها أن العيون في الأنواع المختلفة من الحيوانات تطورت حقًّا بصورة مستقلة، كما كان الاعتقاد الأصلي. فإذا كانت الحالة كذلك، فلماذا إذن هذا التماثل التركيبي في الجين *Pax6*؟ ولماذا لديه القدرة على أن يؤدي دورًا متماثلًا في كثير من المجموعات المختلفة؟ إن أنصار هذا الاتجاه يشيرون إلى أن *Pax6*، له علاقة ليس بالتكوين الجنيني للعين فحسب، بل في تطور منطقة مقدمة الرأس كاملة في كثير من المخلوقات كذلك. نتيجة لذلك، إذا كان من المحتمل أن يكون للجين *Pax6* دور تنظيمي في تكوين مقدمة الرأس في الحيوانات المبكرة، فإن من المحتمل أيضًا أن يكون قد انتخب بصورة مستقلة مرة بعد أخرى، ليقوم بدور في تطور العين. وهذا الدور سيكون منسجمًا مع البيانات المتعلقة بالبلاناريا (انظر الشكل 25-14).

يجد عدد آخر من العلماء هذا التفسير غير محتمل؛ فالاستخدام المنتظم للجين *Pax6* في تطور العين في كثير من المخلوقات، وحقيقة كونه يقوم بالدور نفسه في كل حالة، والتشابه الكبير في تتابع DNA وحتى إمكانية إحلاله وظيفيًّا، كلها تقترح للكثيرين أن *Pax6* اكتسب دوره التطوري في التكوين الجنيني للعين مرة واحدة فقط، في السلف المشترك لكل المخلوقات الحية التي تستخدم *Pax6* في تكوين العين الجنيني.



الشكل 25–14

الجين *Pax6* غير مطلوب لتجديد البقعة العينية في البلاناريا. البلاناريا يمكن أن تجدد رأسها وبقعها العينية، إذا ما قطعت طوليًّا عند خط المنتصف. ليس كما هو الحال في الديدان الشريطية الأخرى، فالجين *Pax6* لا يبدو أنه يؤدي دورًا في تجديد البقعة العينية في البلاناريا. فعندما منعت كل الجينات ذات العلاقة بالجين *Pax6* من إنتاج النواتج البروتينية الخاصة بها، بقيت البقعة العينية قادرة على التشكل.

كيف يمكن أن يتم ذلك، عند الأخذ في الحسبان عدم التشابه الكبير بين عيون المخلوقات المختلفة؟ إحدى الفرضيات تقول: إن السلف المشترك لهذه المجموعات لم يكن أعمى تمامًا، كما افترض تقليديًّا. فالأحرى أن ذلك المخلوق كان له نوع ما من جهاز بصري أثري- ربما لم يكن أكثر من خلية صبغية مستقبلة للضوء، أو ربما تركيب أعقد بقليل من عضو قادر على تمييز الضوء من الظلام.

ومهما كان الطراز الشكلي بالضبط، فإن الأمر المهم، هو أنه كان هناك نظام للرؤية أساسي، استخدم الجين *Pax6* في أثناء تكوينه الجنيني. لاحقًا لذلك، تنوعت أحفاد هذا السلف بصورة مستقلة، وطورت عيونًا مركبة وشديدة التعقيد قادرة على تكوين صور للأشياء، كما هو ملاحظ في مجموعات الحيوانات المختلفة اليوم.

يدعم معظم علماء التكوين الجنيني وعلماء التطور اليوم شكلًا من أشكال هذه الفرضية. ومع ذلك، لا يوجد دليل واحد مستقل يشير إلى أن السلف المشترك لمعظم المجموعات الحيوانية اليوم، وهو شكل بدائي عاش قبل أكثر من 500 مليون سنة، كان لديه أي قدرة على تحري الضوء. إن السبب في هذا الاعتقاد لا ينبع من سجل الأحافير، بل من تكاثف البيانات القادمة من النشوء ومن التطور الجنيني الجزيئي.

إن فهم تطور العيون يوضح لنا مدى قوة المقاربات متعددة التخصصات في توضيح التاريخ التطوري للتنوع البيولوجي في العالم. يشير الجين *Pax6* وأشكاله المماثلة الكثيرة إلى أن التكوين الجنيني للعين قد يكون له أصل تطوري واحد على الرغم من التباين الشديد في مظاهره.

مراجعة المفاهيم

1-25 التناقض التطوري في التكوين الجنيني

الجينات بالغة المحافظة، يمكن أن تعاني تغيرات صغيرة تؤثر في زمان ومكان التعبير عن الجينات ووظيفتها.

- فهم التكوين الجنيني يتطلب فهم الجينات، والتعبير عنها، والتطور الجنيني، والتطور أو الانتخاب الطبيعي.
- التغيرات في عوامل استنساخ الجين *Hox* والجينات ذات العلاقة بمسارات نقل الإشارات مسؤولة عن ظهور طرز شكلية جديدة.
- اختلاف التزامن يشير إلى التغيرات في توقيت أحداث التكوين الجنيني بسبب تغيرات وراثية.
- اختلاف المكان يشير إلى التغيرات في النمط المكاني للتعبير عن الجينات.
- تحوير أجزاء مختلفة من التتابعات المشفرة والتنظيمية لعامل استنساخ، قد تغير التكوين الجنيني والتعبير عن الطرز الشكلية (الشكل 25-2).

2-25 طفرة أو طفرتان في الجين وشكل جديد

قد تسبب طفرة واحدة أو طفرات عدة في الجين زيادة في التلاؤم، وقد ينتج عنها بقاء طراز شكلي جديد.

- التنوع الواسع في تحت أنواع الملفوف هو نتيجة طفرة بسيطة في جين واحد (الشكل 25-3).
- على الرغم من أن معظم الطفرات قاتل، فإن بعضها يعطي ميزة تلاؤمية تحت ظروف الانتخاب الطبيعي والاصطناعي.

3-25 الجين نفسه ووظيفة جديدة (الشكل 25-6)

قد تعمل الجينات ذات التتابعات المتشابهة بطرق مختلفة.

- قد تنتخب الجينات السلفية لوظيفة جديدة، والجين نفسه قد ينشط جينات أخرى، أو تشكيلات أخرى من الجينات في الأنواع المختلفة.
- التغير في موقع التعبير عن الجينات أو زمانها يمكن أن ينتج فروقًا شكلية درامية.

4-25 جينات مختلفة ووظائف التقائية

التراكيب المتجانسة الشكل أو المتناظرة لها الوظيفة نفسها، أو لها وظائف متماثلة، ولكنها لم تنشأ من سلف مشترك.

- يمكن أن تنتج الطرز الشكلية المختلفة باستخدام مسارات تكوين جنيني مختلفة عن طريق التطور الالتقائي.

5-25 تضاعف الجينات والانشقاق

تكتسب الجينات السلفية وظائف جديدة عن طريق تضاعف الجينات والانشقاق.

- تضاعف الجين *paleoAP3* كان مهمًّا في تطور الأزهار. (الشكل 25-8).
- غيّر انشقاق الجين *AP3* وظيفته للسيطرة على التكوين الجنيني للبتلات (الشكل 25-9).

6-25 التحليل الوظيفي للجينات عبر الأنواع

التحليل الوظيفي ضروري لتحديد الوظيفة الحقيقية للجينات المتشابهة في الأنواع المختلفة.

- مقارنة التتابع ضرورية للدراسات النشوئية ولدراسات التكوين الجنيني المقارن، ولكننا لا نستطيع استنتاج الوظيفة إلا من خلال هذه المعلومات.
- بعض الأدوات المستخدمة لدراسة الوظيفة تتضمن الشواهد المعلمة للجينات والبروتينات، والمخلوقات المحورة جينيًّا.
- التحليل النشوئي الحصيف مطلوب لتمييز الجينات المتوازية من الجينات المستقيمة.

7-25 تنوع العيون في العالم الطبيعي: دراسة حالة

تُعدّ العين واحدًا من أكثر الأعضاء تعقيدًا، وقد تحسنت وظيفتها بشكل متزايد عبر الزمن.

- يُعدّ تنوع العيون مثالًا على تجانس الشكل والتطور الالتقائي.
- يبدأ الجين *Pax6* نفسه التكوين الجنيني للعدسة في الحشرات وفي الفقريات، حتى إن كانت أشكال العين مختلفة.
- في الديدان الشريطية، ينظم الجين *Pax6* تجديد البقعة العينية، ولكن في البلاناريا، فإن هذا الجين يعبر عنه في الجهاز العصبي المركزي.
- يشير الجين *Pax6* ومماثلاته إلى أن التكوين الجنيني للعين قد يكون له أصل تطوري واحد.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. اختلاف التزامن هو تغير في:
   أ. النمط المكاني للتعبير عن الجين.
   ب. الموضع النسبي لجزء من الجسم.
   جـ. التوقيت النسبي لأحداث التكوين الجنيني.
   د. مسار نقل الإشارات.
2. الفروق الواسعة في الطراز الشكلي للمخلوقات كالتباين بين ذبابة الفاكهة والإنسان:
   أ. يجب أن تنتج من فروق بين آلاف عدة من الجينات التي تسيطر على التكوين الجنيني.
   ب. يبدو أنها ظهرت بشكل أساسي من خلال معالجة تنظيم، وتوقيت التعبير عن أقل من 100 جين شديد المحافظة.
   جـ. يمكن أن تفسر بشكل كامل باختلاف التزامن.
   د. يمكن أن تفسر تمامًا بعوامل اختلاف المكان.
3. التراكيب متجانسة التقويم:
   أ. يمكن أن تتضمن التقاء مسارات تكوين جنيني غير متقاربة على الإطلاق.
   ب. متمايزة من ناحية شكلية دائمًا.
   جـ. تنتج من التقاء تطوري للتراكيب المتماثلة.
   د. مشتقة من التركيب نفسه في سلف مشترك.
4. خَلْق نبات محور جينيًّا لتحديد دور *AP3* في تكوين البتلات مهم؛ لأنه:
   أ. يزودنا باختبار وظيفي لدور *AP3* في تكوين البتلات.
   ب. لم يكن ممكنًا حل تضاعف *AP3* على أساس شجرة النشوء.
   جـ. يؤكد ما إذا كان الموضع النشوئي للجين *AP3* مشتقًّا فعلًا.
   د. تم إثبات دور *paleoAP3* في التكوين الجنيني للمتوك عن طريق الاختبارات.
5. عينا الفقريات واللافقريات:
   أ. أمثلة لتركيب ربما تطور بصورة مستقلة أكثر من 10 مرات.
   ب. متشابهان في التركيب نتيجة للالتقاء.
   جـ. لا يشتركان في أي وجه شبه في نمط تكوينهما الجنيني.
   د. قد يكونان متماثلين على مستوى بدء عملية التكوين الجنيني للمستقبل البصري.
6. توجد جينات *Hox*:
   أ. في النباتات والحيوانات.
   ب. في الحيوانات فقط.
   جـ. في النباتات فقط.
   د. مرتبطة فقط بجينات في المركب *MADS*.
7. جين *Brachyury* في الفقريات وجين *AP3* في النباتات الزهرية:
   أ. أمثلة لجينات *Hox*.
   ب. أمثلة لجين انتخب لوظيفة جديدة.
   جـ. متماثلان ويقرران خطة بناء الجسم في حقيقية النوى.
   د. يساعدان على تنظيم تكوين عضو استقبال الضوء.
8. واحد مما يأتي لا يُعدّ نظامًا وراثيًّا نموذجيًّا:
   أ. الفأر. ب. ذبابة الفاكهة.
   جـ. الإنسان. د. الخميرة.
9. في الجمل الآتية جملة واحدة غير صحيحة فيما يتعلق بالجين *Pax6*:
   أ. له وظيفة متشابهة في الفأر والذباب.
   ب. له علاقة بتكوين البقعة العينية في الديدان الشريطية.
   جـ. مطلوب لتكوين العيون في ذبابة الفاكهة.
   د. مطلوب لتكوين البقعة العينية في البلاناريا
10. الجملة الصحيحة فيما يتعلق بالجين *Tbx5* هي:
   أ. موجود في رباعية الأقدام فقط.
   ب. له علاقة بالتكوين الجنيني للطرف في الفقريات.
   جـ. موجود في أسلاف رباعية الأقدام فقط.
   د. يتفاعل مع المجموعة من الجينات نفسها عبر الأنواع المختلفة من رباعية الأقدام.
11. اختلاف المكان:
   أ. يشير إلى بيئة وراثية محافظ عليها وغير متغيرة.
   ب. تغير زماني في التعبير عن الجينات.
   جـ. تغير مكاني في التعبير عن الجينات.
   د. ليس آلية وراثية مهمة في التكوين الجنيني.
12. عوامل الاستنساخ:
   أ. جينات.
   ب. تتابعات من RNA.
   جـ. بروتينات تؤثر في التعبير عن الجينات.
   د. لا شيء مما ذكر.
13. الطفرات المشتقة بصورة مستقلة للجين *CYC* في النباتات:
   أ. تقترح أن وجود تماثل جانبي ثنائي في الزهرة بين كل النباتات هو متماثل.
   ب. يؤكد أن التماثل الشعاعي في الزهرة هو المفضل من قبل الكائنات الملقِّحة.
   جـ. يؤكد أن التماثل الشعاعي في الزهرة مشتق للنباتات جميعها.
   د. لا شيء مما ذكر.

أسئلة تحدٍّ

1. أعطيت أمثلة عدة لجينات اختيرت لوظائف جديدة في هذا الفصل. اذكر مثالين منها، وما المقصود بالتعبير «اختيرت»؟
2. من الفصل المتعلق بتطور التكوين الجنيني، يبدو أن توليد أنماط تكوين جنيني جديدة سيكون سهلًا وسريعًا نسبيًّا، ما يقود إلى قدرة المخلوقات على التكيف بسرعة للظروف البيئية. فلماذا إذن تحتاج كثير من الصفات التي درسناها إلى ملايين السنين لكي تتطور؟
3. هناك طرق متعددة يمكن بها تفسير التنوع في الطرز الشكلية بين المجموعات المختلفة من المخلوقات. ففي أحد طرفي الطيف، قد تنشأ هذه الفروق من فروق في الجينات الكثيرة التي تسيطر على التكوين الجنيني. وفي الطرف الآخر، قد تختلف مجموعات صغيرة من الجينات في كيفية تنظيمها للتعبير عن الأجزاء المختلفة للمحتوى الجيني. ما وجهة النظر التي تمثل فهمنا الراهن للأمر؟ اشرح.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

26 الفصل

شجرة الْحيــاة

The Tree of Life

مقدّمة

في الفصول السابقة لاحظتم أنّ هناك خصائص مشتركة بين المخلوقات الْحَيَّة. ولذكر بعض هذه السّمات، فهي إما وحيدة الْخليّة أو متعددة الخلايا، وتقوم بعمليات الأيض، إضافة إلى نقل الطّاقة عن طريق مركب ثلاثي فوسفات الأدينوسين (ATP). وكذلك تخزين المعلومات الوراثية في DNA. على الرّغم من وجود هذه السّمات المشتركة، فإننا نجد تنوعًا حيويًّا هائلًا بين هذه المخلوقات يتراوح بين البكتيريا، والأميبا، إلى أنْ نصل إلى الحيتان الزرق وأشجار السرو العملاقة.

الشّعاب المرجانية التي تظهر في الصّورة الجانبيّة، تمثّل عالمًا صغيرًا من التّنوع، فهي تشمل كثيرًا من أشكال الحياة، وتؤوي بداخلها تشعبات حياتية ضخمة. منذ أجيال، حاول علماء الأحياء أنْ يضعوا المخلوقات الْحَيَّة في مجموعات معتمدين على الصِّفات المشتركة بينها، ولقد كان لهذه المحاولات نتائج ذات معنى، عندما اعتمد العلماء في دراستهم على درجة القرابة والصّلة التّطوريّة بينها. لقد أدى المنهج المعتمد على الوراثة النّشوئيّة، وبحر المعلومات الهائل عن التعاقبات الجزيئية إلى ظهور فرضيات جديدة في علم التّطور لتفسير التّنوع الْحيويّ. في هذا الفصل والفصول اللاحقة من هذا الجزء سوف نقوم بالتّعرّف إلى التّنوع الْحيويّ في هذا العالم من الأحياء.

موجز المفاهيم

1–26 نشأة الحياة

- *تشترك المخلوقات الْحَيَّة جميعها في الخصائص الحيوية الأساسية.*
- *قد يكون لدى الحياة أصول من خارج الكرة الأرضيّة.*
- *يُحتمل أنْ تكون الحياة قد نشأت على الأرض البدائية.*
- *تطورت الخلايا من تجمُّع وظيفي للمركّبات الْعضويّة.*

2-26 تصنيف المخلوقات الْحَيَّة

- *التّصنيف هو البحث عن كلٍّ من الهوية والعلاقات.*
- *أسس لينَيوس قواعد التسمية الثنائية.*
- *لدى التّصنيف التراتبي بعض نواحي الْقُصور.*

3–26 تصنيف المخلوقات الْحَيَّة في مجموعات

- *الممالك السِّتّ ليست بالضرورة أحادية النشأة.*
- *قد تكون فوق الممالك الثلاث أحاديّة الأصل.*
- *البكتيريا أكثر المخلوقات الْحَيَّة عددًا.*
- *قد تعيش البكتيريا القديمة في بيئات متطرِّفة.*
- *لدى حقيقيات النّوى خلايا ذات حجرات.*
- *الفيروسات حالة خاصة.*

26 - 4 فَهْم الطّلائعيات

26 - 5 نشوء النباتات

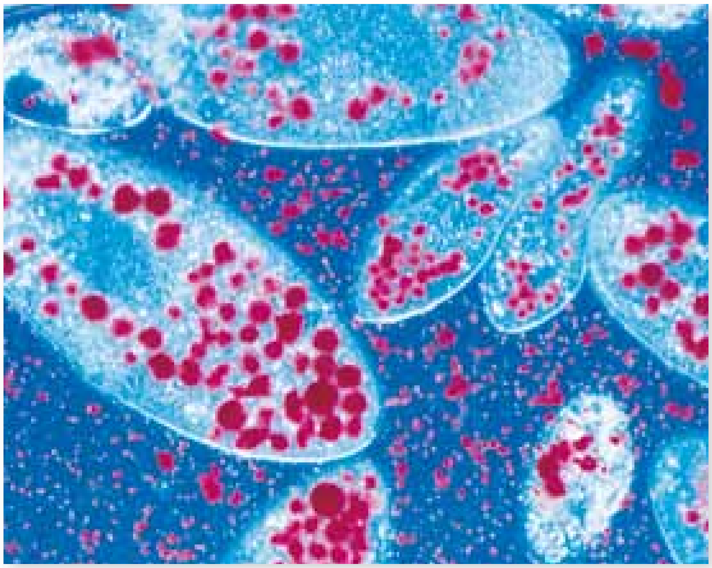
- *عَرّفت الوراثةُ النّشوئيّة الجزيئية الأقاربَ الحميمة لنباتات اليابسة.*
- *حدث انتقال أفقي للجينات في نباتات اليابسة.*

26 - 6 تصنيف الحيوانات

- *نشأة التقسيم محيِّرة.*
- *الحشرات والْقشريّات مجموعتان شقيقتان.*
- *ظهور شجرة عائلة الثّدييّات.*

1-26 نشــأة الحيــاة

تُعَدُّ الْخليّة الوحدةَ الأساسيةَ في تركيب المخلوقات الْحَيَّة، وإنّ الخلايا الموجودة اليوم جميعها نشأت من خلايا كانت موجودة سابقًا. إذن، كيف نفسّر نشأة التّنوع في المخلوقات الْحَيَّة الموجودة اليوم على سطح الأرض؟ في بداية مراحل تكوينها قبل 4.5 بلايين سنة خلت، كانت الأرض كتلة من الصخر المصهور، وعندما بردت، تحوّل بخارُ الماء المنبعث منها والموجود في غلافها الجوي إلى ماء كوّن البحارَ والمحيطات. أولى الفرضيات التي حاولت تفسير نشأة الحياة تنص على أنّ الحياة بدأت مزيجًا من الأمونيا، والفورمالدهايد، وحمض الفورميك، والسيانيد، وغاز الميثان، وكبريتيد الهيدروجين، ومركبات هيدروكربونية عضوية. وقد أجمع الباحثون على أنّ الحياة نشأت تلقائيًّا من هذا الخليط من المواد، ولكن دون تحديد لموقع النشأة، سواء أكانت قد حدثت في الثغرات الحرارية لقاع المحيطات، أم على حوافها، أو في مكان آخر. على الرّغم من أنّ حقيقة ما جرى لا يزال لغزًا محيرًا، فإننا لا نستطيع تجاهل الفضول الذي يتملّكنا لمعرفة حقيقة ما حدث عندما بدأ ظهور المخلوقات الْحَيَّة، ومن ضمنها الإنسان. كيف نشأت المخلوقات من الجزيئات المعقدة التي كانت تدور في المحيطات البدائية؟



الشكل 26 – 1

تقسيم الْخليّة إلى حجرات. تُصَنَّفُ هذه المخلوقاتُ الْحَيَّة وحيدة الْخليّة التي تدعى البراميسيوم بوصفها طلائعيات. تظهر خلايا الخميرة مصبوغة باللون الأحمر وقد تَمَّ التهامها من قبل البراميسيوم، ووضعها في عضيّات محاطة بأغشية تُسمّى الفجوات الهاضمة.

تشترك المخلوقات جميعها في الخصائص الحيويّة الأساسيّة

قبل أنْ نطرح موضوع نشأة الحياة، علينا أولًا أنْ نحدد صفات المخلوقات الْحَيَّة. لقد اتفق علماء الأحياء على أنّ الصِّفات الآتية مشتركةٌ بين المخلوقات الْحَيَّة على الكرة الأرضيّة، وإنْ كانت الوراثة تؤدي دورًا رئيسًا.

التّنظيم الخلوي. تتكون المخلوقات الْحَيَّة جميعها من خلية واحدة أو أكثر، وجميعها تتكوّن من جزيئات مجمّعة، ومرتّبة، ومحاطة بغشاء (الشكل 26 – 1).

الإحساس. تستجيب المخلوقات جميعها للمؤثرات الخارجية ولكن ليس بالطريقة نفسها للمنبه نفسه.

النّموّ. المخلوقات الْحَيَّة جميعها لها القدرة على إنتاج الطّاقة التي تحتاج إليها لكي تحافظ على حياتها، ولكي تنمو. هذه العملية تُسمّى **الأيض Metabolism**. تستغل النباتات، والطحالب، وبعض أنواع البكتيريا ضَوْءَ الشّمس لصناعة روابط بين الكربون والكربون من ثاني أكسيد الكربون والماء بعملية البناء الضّوئيّ. تحويل الطّاقة الضّوئيّة إلى روابط تشاركية ضرورية للحياة على الأرض.

التّكوين الْجنيني. المخلوقات الْحَيَّة جميعها سواءً كانت وحيدة الْخليّة أو متعددة الْخليّة تدخل في عملية تكوين جنيني منظمة، تتحكم فيها الجينات في أثناء عملية النّموّ والنضج.

التّكاثر. تتكاثر المخلوقات الْحَيَّة، وتنقل الجينات من جيل إلى آخر.

التّنظيم. المخلوقات الْحَيَّة جميعها لديها آليات تنظيم تُنسّق عملياتها الداخلية.

الاتّزان الداخليّ. تحافظ المخلوقات الْحَيَّة جميعها بشكل نسبي على ظروف داخلية ثابتة مختلفة عن البيئة المحيطة بها.

الوراثة. تحتوي المخلوقات الْحَيَّة على الأرض جميعها نظامًا وراثيًّا *Genetic system* يستند إلى تضاعف جزيء معقد طويل هو DNA. تساعد هذه الآلية المخلوقات الْحَيَّة على التّكيف والتّطور مع الزّمن، وهي صفة مميزة للمخلوقات الْحَيَّة.

منذ بلايين السنين وقبل أنْ تتكون الْخليّة بخصائصها الحيوية، كانت هناك مركبات غير عضوية، كوّنت بدورها المركّبات الْعضويّة. إن تكوين البروتينات، والأحماض النووية، والكربوهيدرات، والدهون كان ضروريًّا، غير أنها لم تكن كافية لتكوين الحياة. تطلّب تطور الخلايا جزيئات عضوية مبكرة لتتجمع في منظومة معقدة ومعتمدة على بعضها بشكل تبادلي.

قد يكون لدى الحياة أصول من خارج الكرة الأرضيّة

قد لا تكون الحياة نشأت على الكرة الأرضيّة، وإنما جاءت من مصادر أخرى كونية خارج نطاق الأرض. هذه الفرضية التي تدعى تعدد **بذور الحياة Panspermia** والتي تنص على أنّ النيازك، أو الغبار الكوني قد اصطدمت بالأرض حاملة معها مركبات عضوية مبتدئة نشأة الحياة. هناك مئات الألوف من المذنّبات والنيازك التي اصطدمت بالأرض البدائية عند تكونها. وتشير اكتشافات حديثة إلى أن من المحتمل أنْ يكون بعضها على الأقل قد حمل معه مركبات عضوية. ولم يستثنِ وجود حياة على الكواكب الأخرى. فمثلًا، اكتشاف الماء السائل تحت طبقة الجليد التي تغطي القمر (أوروبا) وهو أحد أقمار كوكب المشتري، إضافة إلى أنّ اقتراح وجود الأحافير في صخور المريخ قد دعم هذه الفكرة. وفوهة التحمل البركانية على المريخ كانت تحتوي يومًا على الماء الملحي. ومنذ شهر يونيو 2006 والجوّالة Spirit الموجودة على المريخ تواجه صعوبة في إحدى عجلاتها، ولكن الجوالة الأخرى Opportunity مازالت تجمع معلومات عن البيئة المائية التي يمكن أن تكون قد آوت نشوء الحياة (الشكل 26 – 2).

يُحتمل أنْ تكون الحياة قد نشأت على الأرض البدائية

الشكل 26 – 2

المركبة الفضائية "الروح Spirit" التي أرسلت عشرات الآلاف من الصور لسطح المريخ، وزودت العلماء بمؤشرات على احتمالات وجود آثار لحياة قديمة على المريخ.

الظروف على الأرض المبكرة

كلما تعمقنا في دراسة المراحل البدائية لتكوّن الأرض زادت الأدلة التي تشير إلى أن المخلوقات البدائية التي برزت على الأرض كانت تعيش في ظروف حرارية عالية. فقد كان الحصى الملتهب المصاحب لتكوين المجموعة الشمسية منذ 4.6 بلايين سنة هو المسؤول عن إبقاء سطح الأرض ملتهبًا، نتيجة اصطدامه بها، وبعد أنْ قلّ الاصطدام، بدأت درجة حرارة الأرض بالانخفاض. وبعد مرور 800 مليون عام على هذا الحدث، بدأت درجة حرارة المحيطات بالانخفاض إلى أنْ وصلت إلى 49 – 88 س أي (ما يعادل 120 - 190 درجة فهرنهايتية). وفي الفترة ما بين 2.5 بليون و 3.8 بلايين سنة خلت، بدأت مظاهر الحياة في البزوغ على سطح الأرض، ولهذا، يمكننا القول: إن الظروف الحرارية العالية جدًا وغير المحتملة بمقاييس درجة الحرارة الآن، في تلك الفترة قد شكلت نشاة الحياة.

يتفق عدد قليل جدًا من علماء الجيولوجيا الكيميائية على التركيب الكيميائي للغلاف الجوي المبكر. فمن الآراء الشائعة أنّ الغلاف الجوي احتوى على ثاني أكسيد الكربون (CO_2)، وغاز النيتروجين (N_2)، وبخار الماء (H_2O). ومن المحتمل أنّ الغلاف الجوي البدائي كان محتويًا على غاز الهيدروجين (H_2)، ومركبات ارتبط فيها الهيدروجين مع عناصر خفيفة (الكبريت، والنيتروجين، والكربون) منتجًا كبريتيد الهيدروجين (H_2S)، والأمونيا (NH_3)، وغاز الميثان (CH_4).

يعرف هذا الغلاف الجوي بأنه "مختزل" *Reducing atmosphere* لوجود كميات كبيرة من ذرات الهيدروجين القادرة على فقد الإلكترون التابع لها. وبوجود الغلاف الجوي المختزل، فإننا لا نحتاج من الطّاقة اللازمة لتكوين المركبات الْعضويّة بقدر ما نحتاج إليه اليوم لتكوين المركبات الغنية بالكربون التي نشأت منها الحياة.

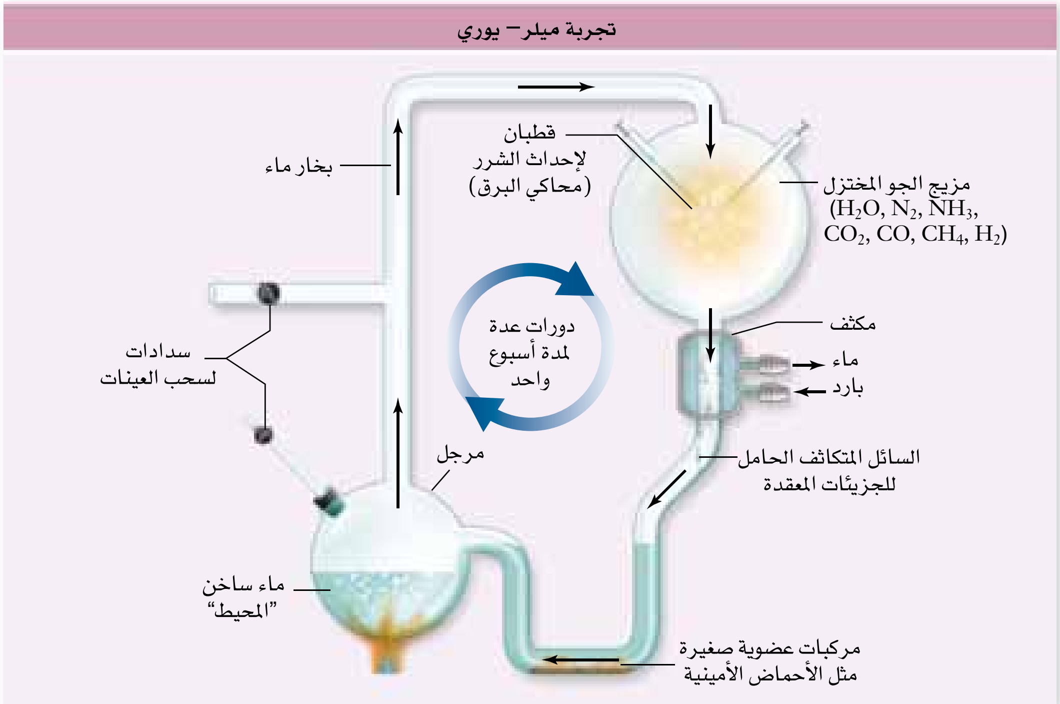
ما زال موقع نشأة الحياة على سطح الأرض سؤالًا مفتوحًا. فمن المحتمل أن تكون قد بدأت على حواف المحيطات، أو تحت المحيطات المتجمدة، أو في قاع قشرة الأرض، أو في الطين، أو في الثغرات الحرارية الموجودة في قيعان البحار.

المركبات الْعضويّة على الأرض البدائيّة

إن أولى المحاولات تَمَّ القيام بها للتعرف إلى نوعية المركبات الْعضويّة التي كانت موجودة في أثناء نشأة الحياة، هي ما قام به العالِمان ستانلي ل. ميلر وهارولد سي. يوري عام 1953. عندما صمّما تجربة كلاسيكية، تحاول توفير ظروف مشابهة لما كان موجودًا في محيطات الأرض البدائية والغلاف الجوي المختزل. حتى لو تبين أنّ هذه الفرضية غير صحيحة، فالحكم لم يصدر بعد فيها، فإنّ تجربتهما كانت مهمة جدًا؛ لأنها أدت إلى ظهور حقل جديد من العلم يُسمّى كيمياء ما قبل الحياة.

وللقيام بهذه التجربة، قام العالِمان ميلر ويوري بـ: (1) تجميع الجو المختزل الغني بالهيدروجين وغير المحتوي على غاز الأكسجين. (2) وضع الجو المختزل فوق الماء السائل. (3) الإبقاء على هذا الخليط في درجة حرارة دون المئة درجة سلسيوس. (4) محاكاة البرق، وذلك بإطلاق شرارات (الشكل 26 – 3).

لقد وجد العالِمان أنه وخلال أسبوع تَمَّ تحوّل 15% من الكربون الموجود أصلًا على هيئة غاز الميثان (CH_4) إلى مركبات كربون بسيطة. من بين هذه المركبات الفورمالدهايد (CH_2O) وسيانيد الهيدروجين (HCN). تفاعلات

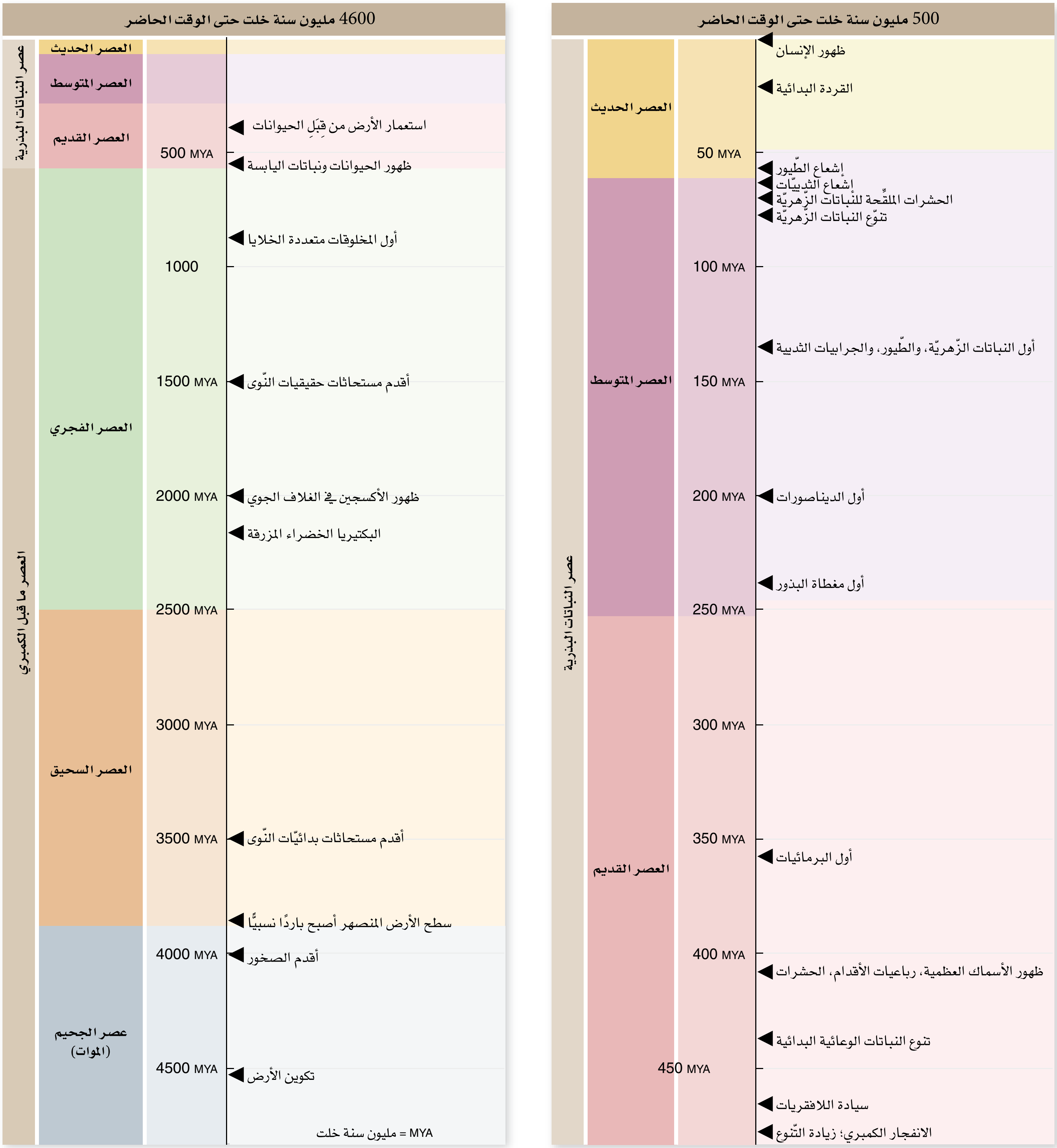


الشكل 26 – 3

تجربة ميلر – يوري. يتكون الجهاز من أنبوب مغلق يصل بين حجرتين زجاجيتين: العليا، تحتوي على مزيج من الغازات التي تمثل الغلاف الجوي للكرة الأرضيّة البدائية. وهناك قطبان لإحداث شرارة كهربائية لمحاكاة البرق. ويساعد مكثّف لتبريد الغاز على تكوين قطرات الماء التي تمر إلى الحجرة السفلى التي تحتوي على ماء مسخن "المحيط". عندما تتكوّن أي جزيئات في "حجرة الغلاف الجوي" فإنها سوف تذوب في قطرات الماء، ومن ثَمَّ تُحْمَلُ إلى الحجرة السفلى الممثلة للمحيط التي يتم سحب العينات منها لفحصها.

هذه المركبات البسيطة لاحقًا لتكون حمض الفورميك (HCOOH) واليوريا (NH_2CONH_2) إضافة إلى كثير من المركبات الكربونية مثل الأحماض الأمينية جلايسين وألانين.

في تجربة مماثلة قام بها عالمان آخران، تَمَّ التّعرّف إلى 30 مركّبًا كربونيًّا من ضمنها الأحماض الأمينية جلايسين، وفالين، وبرولين، وحمض الأسبارتيك. وكما رأينا في الفصل الثالث، فإنّ الأحماض الأمينية مكوّن أساسيّ للبروتينات التي تعدّ أحد المكونات الرّئيسة في تركيب المخلوقات الْحَيَّة. إضافة إلى البروتينات، فقد تَمَّ من خلال هذه التجارب تكوين مركبات أخرى مهمة. فمثلًا، يدخل سيانيد



الشكل 26 – 4

جدول الزمن الجيولوجي وتطوّر الحياة على الأرض

الهيدروجين في تركيب جزيء حلقي هو الأدينين، وهو إحدى القواعد التي تدخل في تركيب الأحماض النووية DNA و RNA. وبناء على هذا، يمكن القول: إن مركبات الحياة الأساسية ربما تكونت في جو الأرض البدائي.

تطوّرت الخلايا من تجمّع وظيفيّ للمركّبات الْعضويّة

بصورة عامة، المركبات الْعضويّة قادرة على نقل المعلومات، أو على توفير الطّاقة اللازمة للحياة من خلال عملية الأيض. وعلى الرّغم من أنّ DNA هو جزيء المعلومات الوراثية اليوم، فإنّ RNA الذي له القدرة على العمل بوصفه أنزيمًا (رايبوزايم) يستخدم في أثناء عملية التضاعف الذاتي، وقد يكون هو المادة الوراثية البدائية التي تكوّنت قبل ظهور الْخليّة. تبلمرت الأحماض الأمينية لتكون البروتينات، وظهرت مسارات الأيض.

وإذا ما تَمَّ حصر هذه المكونات داخل فقاعة دهنية أو بروتينية، فإننا ندفع في اتجاه زيادة تركيز جزيئات معينة، وهذا بدوره يرفع من احتمال حدوث تفاعلات الأيض. في نقطة ما، تَمَّ إحاطة هذه الفقاعات بغشاء الْخليّة، وأصبحت خلية لها صفات المخلوقات الْحَيَّة جميعها التي ذكرناها سابقًا. في الفصل 27 سنذكر تفاصيل كيفيّة العثور على أحافير لخلايا بكتيرية عمرها 3.5 بلايين سنة. لوقت طويل من تاريخ الحياة على الأرض، كانت هذه الخلايا البكتيرية المظهرَ الوحيدَ من مظاهر الحياة. ساهمت مستجدات تطورية عدة-الخلايا حقيقية النّوى، والتّكاثر الجنسي، والتعدد الخلوي- في ظهور التّنوع الْحيويّ الكبير الذي نراه اليوم على الأرض (الشكل 26 – 4). سوف نستمر في المراجعة الشاملة لتنوع الحياة المذهل على الأرض، والعلاقات التّطوريّة بين المخلوقات الْحَيَّة.

بدأت الحياة عندما بدأت المركبات الْعضويّة في التجمع بشكل متناسق داخل حَيّز محاط بغشاء الْخليّة، ثم بدأت بالتّكاثر. يبقى السؤال مفتوحًا حول ما إذا كانت هذه المركّبات الْعضويّة قد تكوّنت على سطح الأرض، أو جاءت مَعَ النيازك التي اصطدمت بها. ومع أن من المستحيل إعادة تشكيل الظروف التي كانت موجودة على الأرض البدائية تمامًا، فمن الأرجح أنّ درجات الحرارة كانت متطرِّفة جدًا، وأنّ مكونات الغلاف الجوي الغازية كانت تختلف عما هي عليه الآن.

2-26 تصنيف المخلوقات الْحَيَّة

لقد أدرك الإنسان منذ أقدم الأزمنة أنّ هناك اختلافًا بين المخلوقات الْحَيَّة. تعلم الإنسان البدائي أنّ هناك نباتات تؤكل، وأخرى سامة. وهناك حيوانات يمكن أنْ تُصطاد أو تدجّن؛ وحيوانات أخرى من الواضح أنها خطرة ومفترسة. في هذا الجزء، سوف نتطرق إلى المراحل التي مرّ بها التّصنيف العلمي الذي نستخدمه في يومنا هذا.

التّصنيف هو البحث عن كلٍّ من الهوية والعلاقات

قبل ما يزيد على ألفي عام، صَنَّف الفيلسوف اليوناني أرسطو المخلوقاتِ الْحَيَّة إلى نباتات وحيوانات. ثم توسّع بعد ذلك اليونان والرومان في هذا النظام البسيط، فصنفوا الحيوانات والنباتات إلى مجموعات أصغر، مثل مجموعة القطط، أو الخيول، أو نبات البلوط. في النهاية سميت هذه الوحدات باسم الأجناس (مفردها، جنس) وهي كلمة يونانية الأصل تعني «مجموعات». مع بداية العصور الوسطى، بدأت كتابة هذه الأسماء باللغة اللاتينية، وهي لغة العلماء في ذلك الوقت، بشكل منظم. وبذا وضعت مجموعة القطط في الجنس *Felis*، والخيول في *Equus*، والبلوط في *Quercus*.

أسس لينَيوس قواعد التسمية الثنائية

ظل علماء الأحياء، وحتى منتصف القرن الثامن عشر الميلادي، كلما أرادوا تعريف نوع من المخلوقات الْحَيَّة، الذي سمَّوه النوع، أضافوا سلسلة من المصطلحات الوصفية إلى اسم الجنس؛ وهذا هو نظام التسمية المتعددة، أو نظام «الأسماء المتعددة».

بعد ذلك، ظهر نظام أبسط لتسمية المخلوقات، وضعه عالم الأحياء السويدي كارولس لينَيوس (1707 – 1778). فعام 1750 وما بعده بقليل، استخدم لينَيوس نظام التسمية المتعددة، *Apis pubescens, thorace subgriseo, abdomine fusco, pedibus posticis glabris utrinque margine ciliates* ليشير إلى نحلة العسل الأوروبية. وكنوع من الاختصار، ضمّن اسمًا مكوّنًا من جزأين لنحلة العسل؛ فسماها *Apis mellifera*. هذه الأسماء ثنائية الأجزاء، أو **التسمية الثنائية Binomial** أصبحت الطريقة النموذجية لتعيين الأنواع. ولقد رأينا كثيرًا من أسماء التسمية الثنائية في الفصول السابقة.

التّصنيف Taxonomy علمٌ مختص بترتيب المخلوقات الْحَيَّة ضمن مجموعات محددة تُسمّى مصنَّف *Taxon* (جمعها، مصنفات *Taxa*). وباتفاق علماء التّصنيف جميعهم في العالم، لا يوجد نوعان من المخلوقات الْحَيَّة يحملان الاسم نفسه. إن التسمية العلمية للمخلوقات هي نفسها في أي مكان في العالم، وتتجنب الإرباك الذي تسببه الأسماء الشائعة.

وبالاتفاق أيضًا، يشير الاسم الأول في التسمية الثنائية إلى الجنس الذي ينتمي إليه المخلوق. تخضع الأسماء العلمية لأحكام محددة لطريقة الكتابة، فمثلًا، الاسم الأول يكون للجنس، ويبدأ بحرف كبير. وتعرف الكلمة الثانية نوعًا معينًا، ولا تكون بدايتها حرفًا كبيرًا. تُسمّى الكلمتان معًا، اسم النوع (أو الاسم العلمي) ويُكتب بنمط مائل- مثلًا *Homo sapiens*. وعند استخدام الجنس في الشّرح، فغالبًا ما يختصر عند استخدامه لاحقًا. مثلًا الديناصور *Tyrannosaurus rex* يختصر *T. rex*.

الشكل 26 – 5

الأسماء الشائعة لا تفي بالغرض المطلوب. في أمريكا الشمالية، الدبّ والذّرة تحمل صورًا محددة في أذهاننا، ولكنها لا تحمل الصورة نفسها بالنسبة إلى الأشخاص المقيمين في أوروبا أو أستراليا.

الشكل 26 – 6

النظام التراتبي لتصنيف المخلوقات الْحَيَّة. المخلوق الحي في هذه الحالة هو السنجاب الرمادي الشرقي. يتبع السنجاب فوق مملكة حقيقية النّوى. داخل فوق المملكة هذه هو حيوان (من مملكة الحيوانات). وضمن القبائل المتعددة للحيوانات يُعَدُّ فقريًّا (شعبة الحبليات، تحت شعبة الفقريات). ولكونه مخلوقًا ذا فرو، فإن ذلك يؤهله لأن يكون من الثّدييّات (طائفة الثّدييّات). ضمن هذه الطائفة يتميز بكونه ذا أسنان قارضة، فهو يتبع رتبة القوارض. ولأن له أربعة أطراف، والخلفي منها له خمس أصابع، فإنه سنجاب (عائلة السنجابيات Sciuridae). ضمن هذه العائلة، فلأنه سنجاب شجري، فهو يتبع جنس *Sciurus*، ولأن له فروًا رماديًّا وأطراف شعر، وذيله أبيض فهو نوع *Sciurus carolinesis*، أو السنجاب الرمادي الشرقي.

لدى التّصنيف التراتبي بعض نواحي القصور

نُظِّمت الأنواع المعروفة من المخلوقات في مجاميع بناءً على الصِّفات المشتركة بينها. وبناءً على ما تَمَّ مناقشته في الفصل الـ 23، فإنّ من الممكن بناء نظرية التّطور الصّحيح استنادًا إلى الصِّفات المشتقة بين المخلوقات، لا على الصِّفات السلفية. لم يميِّز علماء التّصنيف الأوائل بين الصِّفات المشتقة والصِّفات السلفية. ولهذا، فإنّ الكثير من التصنيفات التراتبية يُعاد النظر فيها الآن. ومع استمرار حدوث ثورة في علم نشوء الأنواع والتّصنيف، ظهرت نقاط قصور أخرى في مستويات نظام التّصنيف الأصلية، التي تُسمّى تصنيف لينيوس *Linnaean taxonomy*.

نظام لينَيوس التراتبي

في العقود التي أعقبت لينَيوس، بدأ علماء التّصنيف بتجميع المخلوقات في مجاميع أكبر وأكثر شمولية. فالأجناس التي لديها صفات مشتركة تَمَّ تجميعها في **عائلة Family**، والعائلات المتشابهة تَمَّ تجميعها ووضعها في **رتبة Order** (الشكل 26-6). والرتب التي تشترك في صفات متشابهة وضعت في **الطائفة Class** نفسها. والطوائف ذات الصِّفات المتشابهة جمعت في **القبيلة Phylum** نفسها. وأخيرًا، فإنّ القبائل التي تشترك في الصِّفات نفسها تَمَّ ضمها في واحدة من مجموعات كبيرة هي **الممالك Kingdoms**. تضم هذه الممالك نوعين من المخلوقات بدائيّات النّوى (البكتيريا والبكتيريا القديمة)، ومجموعة من حقيقية النّوى غالبًا ما تكون وحيدة الْخليّة، وهي الطّلائعيات، وأخيرًا تضم ثلاث ممالك للمخلوقات متعددة الخلايا، مثل الفطريات، والنباتات، والحيوانات.

إضافة إلى ذلك، ظهر مستوى ثامن من التّصنيف يُدعى **فوق المملكة Domain**. يميز علماء الأحياء ثلاث فوق ممالك رئيسة. وسوف نناقشها في الجزء الثاني 26–3.

إن التقسيمات السابقة في مستوياتها المختلفة قد تضم الكثير أو القليل، أو حتى مُصَنَّف واحد من المخلوقات. فمثلًا، هناك جنس واحد حيٌّ فقط في عائلة الإنسان Hominidae (تحديدًا *Homo*)، ولكن توجد هناك أجناس عدة في عائلة البتولا. Fagacea ويرى الشخص الذي له دراية في علم التّصنيف، أو يستطيع الوصول إلى المراجع المناسبة، أن كل مُصَنَّف يشير ضمنيًّا إلى مجموعة من الصِّفات ومجموعة من المخلوقات التي تنتمي لذلك المُصَنَّف.

وللرجوع إلى مثال نحلة العسل الأوروبية، يمكننا أن نحلل ترتيب تصنيفها كالآتي:

1. **مستوى النّوع**: *Apis mellifera* وتعني النحلة حاملة العسل.
2. **مستوى الْجنس**: *Apis* وهو جنس النحل.
3. **مستوى الْعائلة**: عائلة النحل Apidae وكلّ أعضاء هذه العائلة من النحل، ومنه ما يعيش وحيدًا، ومنه ما يعيش في مستعمرة مثل *A. mellifera*.
4. **مستوى الرّتبة**: غشائية الأجنحة Hymenoptera وهي مجموعة تتضمن النحل واليعسوب، والنّمل، وذبابة المنشار.
5. **مستوى الطّائفة**: الحشرات، وهي طائفة كبيرة تتضمن الحيوانات التي تقسم أجسامها إلى ثلاثة أقسام، ولها ثلاثة أزواج من الأقدام متصلة بالقطع الوسطى من الجسم، وأجنحة.
6. **مستوى القبيلة**: المفصليات: حيوانات لها هيكل خارجي من مادة الكايتين، ولها زوائد متمفصلة.
7. **مستوى المملكة**: مملكة الحيوانات، وهي مخلوقات متعددة الخلايا، غير ذاتية التغذية، وخلاياها تفتقر إلى جدار الْخليّة.

نواحي قصور النظام التراتبي

ناقشنا في الفصل الـ 23 المنهجية الحديثة لمعرفة نشوء الأنواع التي تميز العلاقات بين الأنواع المختلفة بناءً على تاريخها التطوري. أظهرت المعلومات المتعلقة بنشوء الأنواع، التي تعتمد في الغالب على البيانات الجزيئية، أن نظام لينَيوس التراتبي غير كافٍ للتعرف إلى العلاقات التراتبية بين المُصنَّفات التي تنتج طبيعيًّا من تاريخ من السّلف والتحدّر المشترك. ولهذا، فقد ظهرت فرضيات تطورية جديدة.

إن إحدى المشكلات في نظام لينَيوس التصنيفي أن كثيرًا من الرتب التصنيفية العليا ليست أحادية النشأة، مثلًا، (الزواحف) ولهذا فهي لا تُمثل مجموعات طبيعية. فالسّلفُ المشتركُ وسلالاته جميعها هي مجموعةٌ طبيعيةٌ تنتج عن الانحدار من سلف مشترك، ولكن نوعًا آخر من المجموعات (متوازية النشأة أو متعددة النشأة) هي مجموعة زائفة وُضِعَتْ من قِبَل المُصنِّفين.

إضافة إلى ذلك، فإنّ رتب لينَيوس كما هي معروفة الآن، ليست متساوية بطريقة ذات معنى. فمثلًا، قد لا تُمثل عائلتان فروعًا نشأت في الوقت نفسه. فقد تكون إحدى العائلات قد تفرعت قبل 70 مليون سنة من تفرّع العائلة الأخرى. لذا، فإنّ هذه العائلات قد كان لها متسع شاسع من الوقت لكي تتفرع، وتشكّل، وتكوّن تكيُّفات تطورية. وقد تُعطى مجموعتان مرتبتين مختلفتين على الرّغم من تفرعهما من سلف مشترك في الوقت نفسه. لذا، فإنّ المقارنة باستخدام فئات لينَيوس قد تكون مُضَلِّلة. ومن الأفضل بكثير استخدام فرضيات لعلاقات نشوئية في مثل هذه الحالات.

إحدى نتائج هذه الاختلافات هي أنّ العائلات تُظْهِرُ درجات مختلفة من التّنوع الْحيويّ. فمثلًا، من الصعب القول: إن عائلة البقوليّات التي تضم 16,000 نوع تمثل المستوى نفسه من التّنظيم التصنيفي، مثل عائلة القطط التي تضم 36 نوعًا. تحدّ هذه الاختلافات الموجودة في الرتبة نفسها، سواء أكانت عائلة، أم رتبة، أم فصيلة، من فائدة نظام التّصنيف التراتبي في التنبؤات التّطوريّة.

تُعطى الأنواع تسمية ثنائية بناء على اتفاق العلماء. يُعرِّف الجزءُ الأولُ من الاسم الجنسَ، ويعرِّف الجزءُ الثاني نوعَ الفرد. يجمع نظام لينَيوس التصنيفي التراتبي المخلوقات في مجموعات، مثل الأجناس، ثم العائلات، ثم الرتب، ثم الطوائف، ثم القبائل، ثم الممالك. تعتمد الطريقة التقليدية في التّصنيف على الصِّفات المتشابهة. ولأنها تمثل خليطًا من صفات مُشتقَّة وصفات سلفية، فإنّ هذا النظام لا يأخذ في الحسبان العلاقات التّطوريّة.

3-26 تصنيف المخلوقات الْحَيَّة في مجموعات

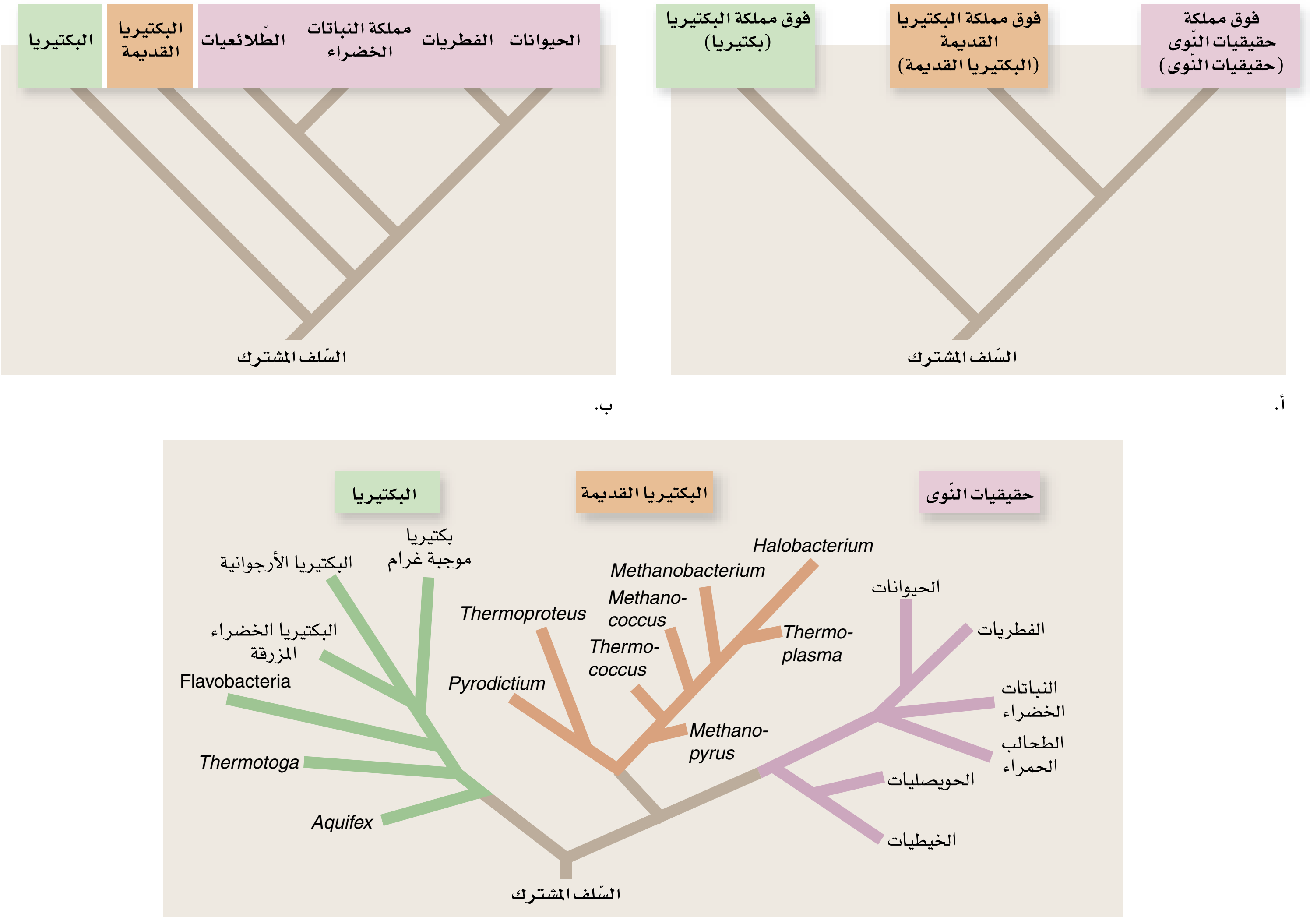
سوف نتناول في هذا الجزء أكبر تصنيف للمخلوقات إلى مجموعات: الممالك وفوق الممالك. لقد عرفت أنظمة التّصنيف البدائية مملكتين من المخلوقات، وهما: الحيوانات والنباتات. وبعد أنْ اكتشف العلماء المخلوقات الْحَيَّة الدقيقة، وتعرفوا إلى أنواع مختلفة من المخلوقات متعددة الخلايا، أضافوا ممالك جديدة آخذين بالفروق الأساسية. كان أول من اقترح إيجاد ستّ ممالك هو العالِم كارل ووس من جامعة إلينوي (الشكل 26–7ب).

الممالك السّتّ ليست بالضرورة أحادية النشأة

في نظام الممالك الست، توجد أربع منها تنتمي إليها المخلوقات حقيقيات النّوى. أشهر مملكتين هما **مملكة الحيوان Animalia ومملكة النبات Plantae**. تضم هاتان المملكتان المخلوقات الْحَيَّة متعددة الخلايا التي كانت كذلك في معظم مراحل حياتها. وتضم **مملكة الفطريات Fungi** مخلوقات متعددة الخلايا، والخميرة وحيدة الْخليّة. ويُعتقد أن نشأتهما كانت من أسلاف متعددة الخلايا.

هناك فروق جوهرية بين هذه الممالك الثلاث. فالنباتات ثابتة وغير قادرة على الحركة، مع أنّ بعضها ينتج جاميتات متحركة. وتفتقر معظم الفطريات إلى الخلايا المتحركة. في حين أنّ الحيوانات مخلوقات متحركة، وتلتهم طعامها، على حين تقوم النباتات بالتغذية الذاتية، أما الفطريات، فتقوم بإفراز أنزيمات هاضمة خارج أجسامها، وتحلل الطعام، ثم تمتصه. ويعتقد أنّ كلًّا من هذه الممالك نشأ من سلف وحيد الْخليّة.

لقد تَمَّ تجميع -وبشكل عشوائي- أكبر عدد من المخلوقات الْحَيَّة حقيقية النّوى، التي لا تتلاءم مع أيّ من الممالك الثلاث السابقة في مملكة تُسمّى **الطّلائعيات Protista** (انظر الفصل الـ 29). معظم الطّلائعيات وحيدة الْخليّة، وفي حالة بعض الطحالب، فإنها تكون وحيدة الْخليّة في أحد أطوار حياتها. تعكس هذه المملكة الخلاف الحاصل بين منحى التّصنيف التقليدي ومنحى التحليل النشوئي. تُعَدُّ الطّلائعيات مجموعة متوازية النشأة Paraphyletic، إذ تحتوي على عدد من السلالات أحادية النشأة التكيفية، التي تطورت ونشأت من أصول مختلفة.



الشكل 26-7

المقاربات المختلفة لتصنيف المخلوقات الْحَيَّة. أ. البكتيريا والبكتيريا القديمة مميزتان؛ ولذلك توضعان في فوق ممالك منفصلة عن حقيقيات النّوى. يُظن أنّ فوق مملكة البكتيريا انشقت في فترة مبكرة من خط التّطور الذي أعطى البكتيريا القديمة والبكتيريا. ب. تقسم حقيقيات النّوى إلى أربع ممالك، ولكنها ليست بالضرورة أحادية النشأة وخصوصًا الطّلائعيات. جـ. عُمِلت شجرة النشوء (النسب) هذه بناءً على تحليل RNA الرايبوسومي. حُددت قاعدة الشجرة بناء على فحص الجينات التي تضاعفت في فوق الممالك الثلاث. هذا التضاعف من المفترض أن يكون قد حدث في السّلف المشترك. لقد تفرعت حقيقيات النّوى والبكتيريا القديمة في وقت متأخر عن البكتيريا، وهما أقرب إلى بعضهما، بشكل أكبر من قرب كل منهما إلى البكتيريا. تكون القواعد الأساسية التي تُبنى عليها الأشجار المبنية على صفات أخرى في الأغلب غير واضحة بسبب الانتقال الجيني الجانبي (انظر الفصل الـ 24).

المملكتان الباقيتان: **البكتيريا القديمة Archea والبكتيريا Bacteria** تتكونان من كلّ المخلوقات بدائيّات النّوى المختلفة بشكل كبير عن باقي المخلوقات الْحَيَّة (انظر الفصل الـ 28). البكتيريا القديمة مجموعة متنوعة تضم منتجات الميثان، ومحبة الحرارة العالية، وهي تختلف أيضًا عن بدائيّات النّوى الأخرى، أي البكتيريا.

قد تكون فوق الممالك الثلاث أحادية الأصل

بعد أن ازدادت معرفة علماء الأحياء بمملكة البكتيريا القديمة، أصبح من المؤكد لديهم أنّ هذه المجموعة تختلف عن باقي المجموعات. وعندما قورنت تحديد تعاقبDNA كاملة لجينوم البكتيريا القديمة مع جينوم البكتيريا أول مرة عام 1996، ظهر الفرق مذهلًا؛ تختلف البكتيريا القديمة عن البكتيريا كاختلاف حقيقيات النّوى عن البكتيريا.

وبأخذ هذا في الحسبان، فقد ازدادت قوة تبنّي علماء الأحياء للتصنيف الذي يقسم المخلوقات الْحَيَّة إلى ثلاث **فوق ممالك Domains** –وهو مصنف أعلى من المملكة (الشكل 26-7أ)– وهي **البكتيريا القديمة (Domain Archaea)**، **والبكتيريا (Domain Bacteria) وحقيقيات النّوى (Domain Eukarya)**. وبحسب الدراسات النّشوئيّة، فإنّ كلّ فوق مملكة منها هي سلالة أو فرع حيوي Clade.

استقصاء

لماذا تُعَدُّ البكتيريا القديمة سلالة؟

فيما تبقى من هذا الجزء، سنستذكر أهم الصِّفات الموجودة في فوق الممالك الثلاث، مع استعراض مختصر للفيروسات. بالنظر إلى الفهم الراهن لشجرة الحياة المبينة في الشكل 26–7ب، فإنّ أول تفرع يمثل الأفرع الأعمق في الشجرة. البكتيريا القديمة وحقيقيات النّوى هي أقرب إلى بعضها من البكتيريا. وتوجد على فرع تطوري مستقل من الشجرة، على الرّغم من أنّ كلًّا من البكتيريا القديمة والبكتيريا تنتمي إلى مجموعة بدائيّات النّوى.

البكتيريا أكثر المخلوقات الْحَيَّة عددًا

البكتيريا من أكثر المخلوقات انتشارًا على سطح الأرض من حيث العدد. هناك أعداد من البكتيريا في فمك أكثر من عدد الثّدييّات على الأرض.

وعلى الرغم من أنها أصغر من أنْ تُرى بالعين المجردة، فلها دور مهم في المحيط الْحيويّ، حيث تستخلص جميع ما تحتاج إليه المخلوقات الْحَيَّة من نيتروجين. وتؤدي دورًا مهمًّا في دورتي الكربون والكبريت. وتقوم بجزء كبير من عملية البناء الضوئي. في المقابل، كثير منها مسؤول عن أشكال مختلفة من الأمراض. ولهذا، فإنّ فهمَ الناحية الوراثية وعمليات الأيض التي تقوم بها البكتيريا هما جزءٌ مهم في الطّب الحديث.

البكتيريا متنوعة بشكل كبير، والعلاقات التّطوريّة بين أنواعها ما زالت غير مفهومة كليًّا وبشكل جيد. وعلى الرّغم من اختلاف علماء التّصنيف في كثير من التفاصيل المتعلقة بتصنيف البكتيريا، فإن معظمهم يقرّ بوجود 12 – 15 مجموعة رئيسة منها. إن مقارنات تعاقب قواعد RNA الرايبوسومي (rRNA) بدأت تظهر لنا مدى القرابة بين بعضها من جهة، وبينها وبين تحت المملكتين الأخريين من جهة أخرى.

قد تعيش البكتيريا القديمة في بيئات متطرِّفة

يبدو أنّ البكتيريا القديمة قد انشقت في وقت أبكر من البكتيريا، وهي أقرب إلى حقيقيات النّوى منها إلى البكتيريا (الشكل 26 – 7جـ). تَمَّ التوصل إلى هذا الاستنتاج بعد مقارنة الجينات المُشَفِّرة لـ RNA الرايبوسومي.

الانتقال الجيني الأفقي بين المخلوقات الدقيقة

إن مقارنة تعاقبات الجينوم الكامل للمخلوقات الدقيقة قادت علماء الأحياء التطوري لوضع أشجار نشوء مختلفة، وبعضها يناقض الآخر. ولقد ظهر أنه في مراحل التّطور المبكر حدث تبادل للمادة الوراثية بين المخلوقات الدقيقة عن طريق الانتقال الوراثي الأفقي (HGT)، كما تعلمنا في الفصل الـ 24. إن إمكانية حدوث مثل هذا التبادل للجينات يجعل من وضع أشجار النشوء (النسب) للمخلوقات الدقيقة عملية صعبة جدًا.

خذ مثلًا الجنس *Thermotoga*، وهو من البكتيريا القديمة المحبة للحرارة، ويعيش في جزيرة البركان على سواحل إيطاليا. أظهر تحديد تعاقب أحد جزيئات RNA أنها قريبة من البكتيريا، وعلى وجه التحديد مخلوق دقيق قديم يُسمّى *Aquifex*. غير أن تحديد تعاقب DNA الذي تَمَّ الحصول عليه أخيرًا فشل في إظهار علاقة ثابتة بين المخلوقين.

بإمكاننا أن نتوقع، وفي السنوات القادمة، أن تُظهر لنا نتائج التعاقب أمورًا جديدة قد تؤدي إلى تغيير في وجهات النظر التي كانت مقبولة سابقًا.

صفات البكتيريا القديمة

على الرّغم من أنها مجموعة متنوعة، فإن البكتيريا القديمة جميعها تتضمن صفات رئيسة (الجدول 26-1)، فجدار الْخليّة لا يحوي مادة الببتيدوجلايكان (وهو مكون رئيس لجدار الْخليّة في البكتيريا)، إضافة إلى أنّ الدهون الموجودة في غشاء الْخليّة تختلف عن تلك الموجودة في باقي الأحياء الدقيقة؛ ولدى البكتيريا القديمة RNA رايبوسومي مميز. وإنّ بعض الجينـات تحتوي على مناطق معترضة، وهذا ما لا يوجد في البكتيريا. تفتقر البكتيريا القديمة وحقيقيات النّوى إلى مادة الببتيدوجلايكان الموجودة في جدار خلية البكتيريا.

تقسم البكتيريا القديمة إلى ثلاث مجموعات، هي: منتجات الميثان، والْمتطرِّفة، وغير الْمتطرِّفة، وذلك بناءً، بشكل رئيس، على البيئة التي تعيش فيها ومسارات الأيض المتخصصة بها.

الجدول 26-1 صفات فوق ممالك الحياة

الصفـة	فوق مملكة		
الأحماض الأمينية التي تبدأ بها عملية الترجمة	البكتيريا القديمة ميثيونين	البكتيريا فورميل ميثايونين	حقيقيات النّوى ميثيونين
المناطق المعترضة	موجودة في بعض الجينات	غائبة	موجودة
العضيات المحددة بالغشاء	غائبة	غائبة	موجودة
شكل دهون الغشاء	متفرعة	غير متفرعة	غير متفرعة
غلاف النواة	غائب	غائب	موجود
أعداد مبلمر RNA المختلفة	متعدد	واحد	متعدد
الببتيدوجلايكان في جدار الْخليّة	غائب	موجود	غائب
الاستجابة للمضادات الحيوية streptomycin و chloramphenicol	لايمنع النّموّ	يمنع النّموّ	لا يمنع النّموّ

إن كلمة التّطرّف *Extreme* المستخدمة هنا تُنسب إلى البيئة الموجودة حاليًا. فعندما ظهرت البكتيريا القديمة على الساحة، كانت البيئة المُتطرّفة هي الطبيعية والسائدة على الأرض.

تحصل **منتجات الميثان Methanogens** على الطّاقة اللازمة باستخدام غاز الهيدروجين (H_2) الذي يختزل ثاني أكسيد الكربون (CO_2) إلى غاز الميثان (CH_4). تُعَدُّ منتجات الميثان لاهوائية إجبارية، وتتسمم عند تعرضها لأقل كمية من الأكسجين (O_2). تعيش منتجات الميثان في المستنقعات والسبخات، وتعيش في أمعاء الثّدييّات، وتطلق نحو بليون طن من غاز الميثان في الهواء الجوي كلّ سنة.

تستطيع البكتيريا **المحبة للتّطرّف Extremophiles** أن تعيش تحت ظروف تُعَدُّ قاسية جدًا لنا. هناك أنواع عدة من المحبة للتطرف.

- **المحبة للحرارة**، تعيش في درجات حرارة بين 60° – 80°س. كثير منها ذاتية التغذية، وتعتمد على الكبريت في عمليات الأيض.
- **متكيفات البرودة**، تعيش في الجبال الجليدية، وفي البحيرات المتجمدة على جبال الألب.
- **المحبة للملوحة**، تعيش في البيئة عالية الملوحة، مثل البحيرات الملحية الكبرى، والبحر الميت. تتطلب هذه المخلوقات مياهًا ذات ملوحة تتراوح بين 15% إلى20%.
- **البكتيريا القديمة المتحملة للتغير في الأس الهيدروجيني**، تعيش في بيئة لها درجة حموضة عالية (pH=0.7) أو قاعدية عالية (pH=11).
- **البكتيريا القديمة المتحملة للضغط**، موجودة في قعر المحيط، وتحتاج إلى ضغط جوي يقدر بـ 300 ضغط جوي، بل، تستطيع تحمل ما يقارب 800 ضغط جوي. ولكي تتخيل هذه القدرة، فهي تحتاج إلى ضغط جوي أكبر مما نعيش فيه بمقدار 300 مرة، أي كأنما يطلب إليك أنْ تغوص في البحر مسافة 3000 م دون غواصة، علمًا بأنّ الرقم القياسي للإنسان في الغوص دون غواصة عاريًا هو 127 مترًا ولغواصي سكوبا هو 145 مترًا.

البكتيريا القديمة غير المُتطرّفة Nonextreme archaea، تعيش في البيئة نفسها التي تعيش فيها البكتيريا. ولقد أصبح علماء الأحياء الدقيقة قادرين على التّعرّف بدقة إلى البكتيريا القديمة من خلال تحديد تعاقبات مميزة لها في DNA. وقد تَمَّ حديثًا اكتشاف المخلوق الدقيق *Nanoarchaeum equitens* والتّعرّف إليه بوصفه نوعًا من البكتيريا القديمة. هذا المخلوق الآيسلندي الدقيق يحمل أصغر كمية من المادة الوراثية (جينوم) تَمَّ التّعرّف إليها وهي 500 قاعدة نيتروجينية.

لدى حقيقيات النّوى خلايا ذات حجرات

لمدة لا تقل عن بليون سنة، سيطرت بدائيّات النّوى على الأرض. لم يكن هناك أيُّ نوع من المخلوقات ينافسها أو يفترسها. وقد كونت أقدم متحجرات على وجه الأرض. أما حقيقيات النّوى، فلم تظهر إلا متأخرة، أي قبل 2.5 بليون سنة خلت، كما تشير الأحافير. وعلى الرّغم من التشابه بين بدائيّات النّوى وحقيقيات النّوى من حيث عمليات الأيض، فإنّ حقيقيات النّوى استطاعت من خلال شكلها ووظيفتها أنْ تكبر، وتصبح قادرة على التّطور لمخلوقات متعددة الخلايا.

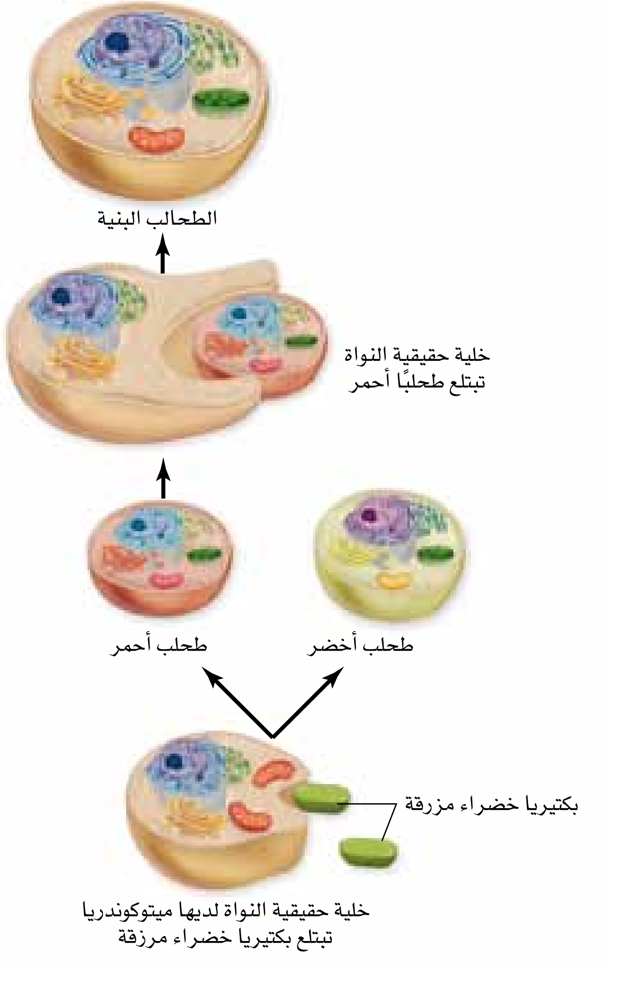
التّعايش الداخلي ونشوء حقيقيات النّوى

إن العلامة الفارقة في حقيقيات النّوى تكمن في التّنظيم الخلوي المعقد الذي يتمثل في نظام أغشية داخلي واسع يقسم الخَليّة حقيقية النواة إلى غرف صغيرة قادرة على أداء وظائف معينة (الفصل الـ 4). ولكن يجدر بنا القول: إنه ليس كلّ حجرة داخل الخَليّة نشأت من نظام الغشاء الخلوي الداخلي.

مع وجود بعض الاستثناءات، تحتوي حقيقيات النّوى الحديثة على عضيّات لإنتاج الطّاقة تُسمّى الميتوكوندريا، وإن بعض حقيقيات النّوى تحتوي على عضيّات تُسمّى البلاستيدات الخضراء القادرة على تجميع الطّاقة، ويُعْتَقَدُ أنّ الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء قد دخلتا إلى حقيقيات النّوى في مرحلة مبكرة عن طريق عملية التعايش الداخلي التي وُصِفَتْ في (الفصل الـ 4)، وسنتحدث عنها بشكل مفصل في الفصل الـ 29 (الشكل 26-8).

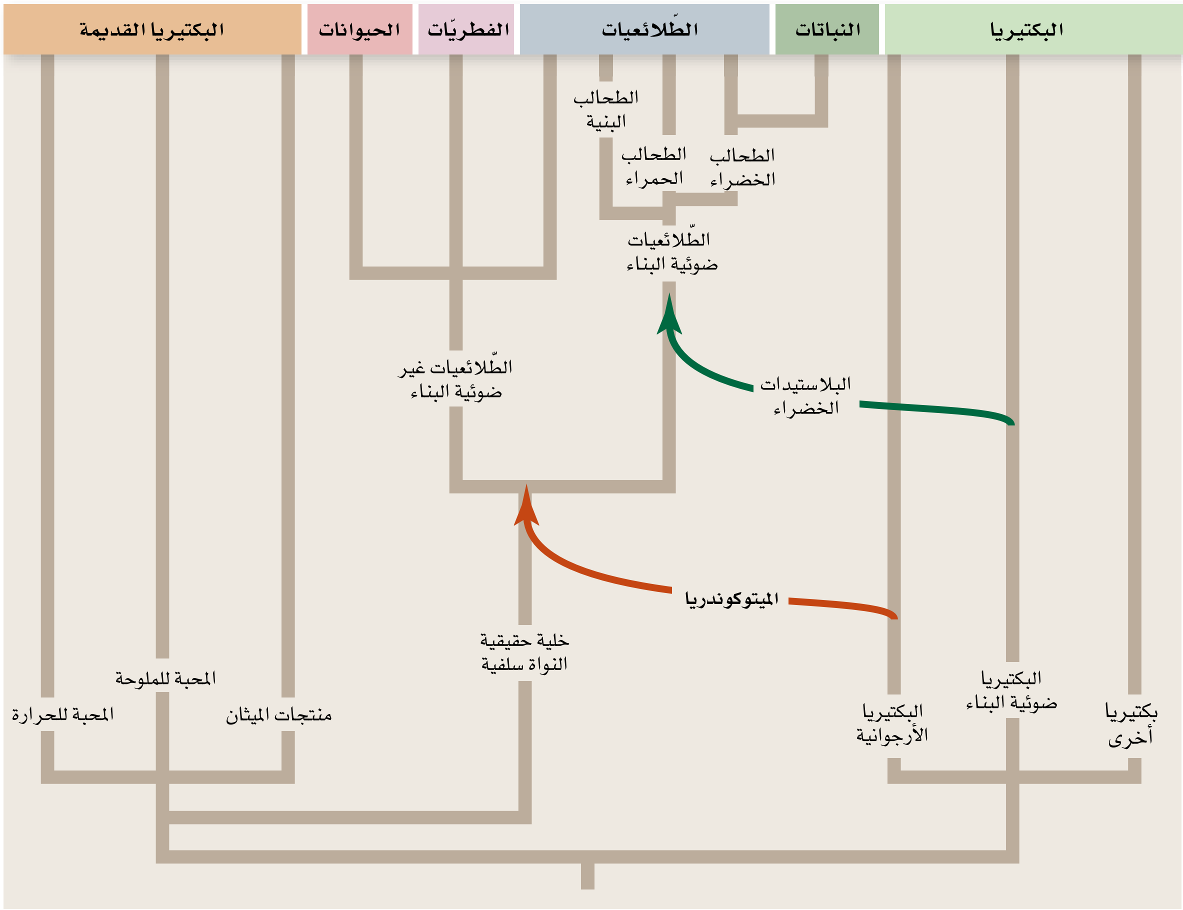
تُعَدُّ الميتوكوندريا متحدرة من البكتيريا الأرجوانية غير الكبريتية التي اندمجت مع حقيقيات النّوى في مرحلة مبكرة، أما البلاستيدات الخضراء، فهي مشتقة من البكتيريا الخضراء المزرقة (الشكل 26–9).

وكما هو ظاهر في الشكلين 26–8 و 26–9، فإنّ الطحالب الحمراء والخضراء اكتسبت البلاستيدات الخضراء عن طريق الابتلاع المباشر للبكتيريا الخضراء المزرقة، أما الطحالب البنية فيرجح أنها قامت بالابتلاع المباشر للطحالب الحمراء للحصول على البلاستيدات.



الشكل 26–8

البلاستيدات الخضراء جميعها أحادية الأصل. قامت أسلاف الطحالب الحمراء والخضراء بابتلاع البكتيريا الخضراء المزرقة. تشترك الطحالب البنية في سَلَف DNA البلاستيدات الخضراء نفسه، وأغلب الظن أنها اكتسبتها بابتلاع الطحالب الحمراء.



الشكل 26–9

الفرضية المتعلقة بالعلاقات التّطوريّة بين مخلوقات الممالك الست. الخطوط الملونة تمثل أحداث التعايش.

الممالك الأربع لحقيقيات النّوى

كانت حقيقياتُ النّوى البدائية وحيدةَ الْخليّة. أما اليوم، فقد جمعت أنواعًا كثيرة من حقيقيات النّوى وحيدات الْخليّة في مملكة واحدة تُسمّى الطّلائعيات (إضافة إلى بعض الحدفة متعددة الْخليّة) على أساس أنه لا يمكن وضعها في ممالك حقيقيات النّوى الثلاث الأخرى. تُعَدُّ الفطريات والنباتات والحيوانات ممالك كبيرة لمخلوقات متعددة الخلايا، يشكل كلّ منها خطًّا تطوريًّا متميزًا، وكلّ واحدة من هذه الممالك انحدرت من سلف وحيد الْخليّة ينتمي إلى مملكة الطّلائعيات.

بسبب الحجم الكبير لهذه الممالك الثلاث، ولسيادتها البيئية، ولأنها متعددة الْخليّة، فإننا نميزها على أنها ممالك مستقلة على الرّغم من أنّ التّنوع في مملكة الطّلائعيات أكبرُ من تنوّع الفطريات والنباتات والحيوانات.

الصّفات الرّئيسة لحقيقيات النّوى

على الرغم من أنّ المخلوقات حقيقية النّوى متنوعة بشكل فائق، فإنها تشترك في صفات أساسية تميزها عن بدائيّات النّوى: التقسيم إلى حجرات داخلية، وتعدد الخلايا في معظمها، والتّكاثر الجنسي.

التقسيم إلى حجرات: إن التقسيم إلى حجرات داخلية يزيد من فرصة ظهور التخصص الوظيفي في داخل الْخليّة، ويمكن رؤية ذلك في الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء. ويُعدّ تطور غشاء النواة وظهوره من الأمور التي ساعدت على بروز التعقيد في حقيقيات النّوى، وهو أمر غير موجود في بدائيّات النّوى. في حقيقات النّوى، إنتاج RNA من DNA الموجود في النواة يُعالَج ويُنقل عبر غشاء النواة إلى السائل البلازمي، حيث تحدث عملية الترجمة. وقد أضاف الفصلُ الطبيعيّ بين عمليتي النسخ والترجمة مستوى للتحكم في عملية التعبير الجيني.

تعدد الخلايا: لقد كانت خطة الجسم للمخلوقات وحيدة الْخليّة ناجحة جدًا، بدليل أنّ بدائيّات النّوى وحقيقيات النّوى وحيدة الْخليّة شكلتا نصف الكتلة الحيوية على سطح الأرض. ولكن الْخليّة الوحيدة لها حدودها. ولقد كان للتطور نحو تعدد الْخليّة دور كبير في جعل المخلوقات أكثر قدرة على التكيف مع الظروف البيئية من خلال عمليات التمايز التي أفرزت أنسجة وأعضاء.

إن تعدد الخلايا الحقيقي، الذي فيه اتصال مباشر بين الخلايا، ووجود تنسيق وظيفي بينها، يحدث في حقيقيات النّوى فقط، وهو أحد أهم خصائصها. ومع أنّ البكتيريا وبعض الطّلائعيات تكوّن مستعمرات خلوية، فإنّ هذا التجمع يُظهر القليل من التمايز والتكامل الوظيفي.

هناك طلائعيات أخرى مثل الطحالب الحمراء، والبنية، والخضراء استطاعت أن تحقق التعدد الخلوي بشكل مستقل. إن إحدى السلالات التابعة للطحالب الخضراء متعددة الخلايا كان السلف للنباتات، ويضع معظمُ علماءِ التّصنيف أعضاءها في مملكة **النباتات الخضراء Viridiplantae**.

إن تعدد أصول تعددية الخلايا يمكن رؤيته في الفطريات والحيوانات التي نشأت من طلائعيات وحيدة الْخليّة ذات صفات مختلفة. وكما سترون في الفصول القادمة، فإنّ هذه المجموعات الطلائعية التي ظهرت منها ممالك حقيقيات النّوى ما زالت تعيش إلى زماننا هذا.

التّكاثر الجنسي: هناك صفة رئيسة أخرى تتمتع بها المخلوقات حقيقية النواة، وهي التّكاثر الجنسي. مع أنّ تبادل المادة الوراثية يحصل في البكتيريا، إلا أنه لا يحدث بانتظام، ولا يمكن توقعه بالمعنى نفسه الذي يحدث به في العملية الجنسية في حقيقيات النّوى. يسمح التّكاثر الجنسي بحدوث التّنوع الوراثي بشكل كبير من خلال عمليتي الانقسام؛ والاختزال والعبور. كما درسنا في (الفصل الـ 13).

تحدث عمليات التّكاثر الجنسي أحيانًا في الكثير من قبائل الطّلائعيات. ومن المحتمل أنّ أول خلية حقيقية النواة كانت أحادية الكروموسومات، وربما ظهرت ثنائية الكروموسومات في مناسبات منفصلة، باندماج خليتين أحاديتي الكروموسومات تبعه انقسام متساوٍ.

مميزات الممالك الست ملخصة في الجدول 26-2. لاحظ أن البكتيريا القديمة والبكتيريا جُمعتا في العمود نفسه.

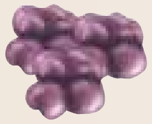
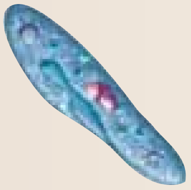
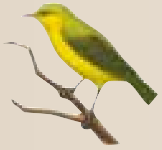
الفيروسات حالة خاصة

تمتلك الفيروسات بعض الخصائص التي يحملها المخلوق الحي. تُعَدُّ الفيروسات كيميائيات «طفيلية» تتكون من قطعة من DNA أو RNA مغلفة بغلاف بروتيني. لا تستطيع الفيروسات أنْ تتكاثر بمفردها، ولهذا فهي لا تُعدّ حية عند علماء الأحياء، ولكنها تستطيع أنْ تتكاثر داخل خلية العائل، وتسبب له نتائج كارثية.

يُنظر إلى الفيروسات في الوقت الحالي على أنها أجزاء من المادة الوراثية للمخلوقات الْحَيَّة انفصلت عنها، وذلك للشبه الكبير بين المادة الوراثية للفيروسات وبعض جينات حقيقيات النّوى. تشكل الفيروسات مشكلة تصنيفية خاصة؛ لأنّ الفيروسات ليست مخلوقات حية، فلا يمكن وضعها ضمن أيٍّ من الممالك المذكورة آنفًا.

تختلف الفيروسات بين بعضها في الحجم والشكل الخارجي. ويُقَدَّرُ قُطْر أصغرها 17 نانومترًا، أما أكبرها فيقدر قطره بـ 1000 نانومترٍ (10 ميكرومترات) في

الجدول 26-2 **صفات الممالك الستة وفوق الممالك الثلاثة**

	 البكتيريا القديمة والبكتيريا	 الطّلائعيات	النباتات	الفطريات	 الحيوانات
نوع الْخليّة	بدائية النواة	حقيقية النواة	حقيقية النواة	حقيقية النواة	حقيقية النواة
غلاف النواة	غائب	موجود	موجود	موجود	موجود
الاستنساخ والترجمة	يحدث في الحجرة نفسها	يحدث في غرف مختلفة	يحدث في غرف مختلفة	يحدث في غرف مختلفة	يحدث في غرف مختلفة
بروتينات الهستون المرتبطة مع DNA	غائب	موجود	موجود	موجود	موجود
الهيكل الخلوي	غائب	موجود	موجود	موجود	موجود
الميتوكوندريا	غائب	موجود (أو غائب)	موجود	موجود	موجود
البلاستيدات الخضراء	لاتوجد (أغشية بناء ضوئي في بعض الأنواع)	موجود (بعض الأشكال)	موجود	غائب	غائب
جدار الْخليّة	غير سيليلوزي (سكريات متعددة وأحماض أمينية)	موجود في بعض الأنواع بأشكال متنوعة	سيليلوز وسكريات متعددة	الكايتين وسكريات متعددة غير سيليلوزية	غائب
طرق إعادة الاتحاد إن وجدت	الاقتران وأشكال التحول	التخصيب والانقسام الاختزالي	التخصيب والانقسام الاختزالي	التخصيب والانقسام الاختزالي	التخصيب والانقسام الاختزالي
طرق التغذية	ذاتية (ضوئية البناء، كيمائية البناء) أو عضوية	ذاتية التغذية عضوية التغذية أو كلاهما	ضوئية البناء كلورفيل أ و ب	الامتصاص	الابتلاع
الحركة	أسواط بكتيرية حركة انسيابية أو غير متحركة	٢+٩ أهداب وأسواط، حركة أميبية، خيوط متقبضة	غير موجود عند الأغلبية، ٢+٩ أهداب وأسواط في جاميتات بعض الأشكال	متحركة وغير متحركة	٢+٩ أهداب وأسواط، لييفات متقبضة
التعدد الخلوي	غائب	غائب عند الأغلبية	موجود لدى الجميع	موجود عند الأغلبية	موجود لدى الجميع
الجهاز العصبي	لا يوجد	آلية بدائية لإيصال المنبهات عند بعضها	آلية بدائية لإيصال المنبهات عند بعضها	غير موجود	موجود (ماعدا الإسفنجيات) غالبًا معقد

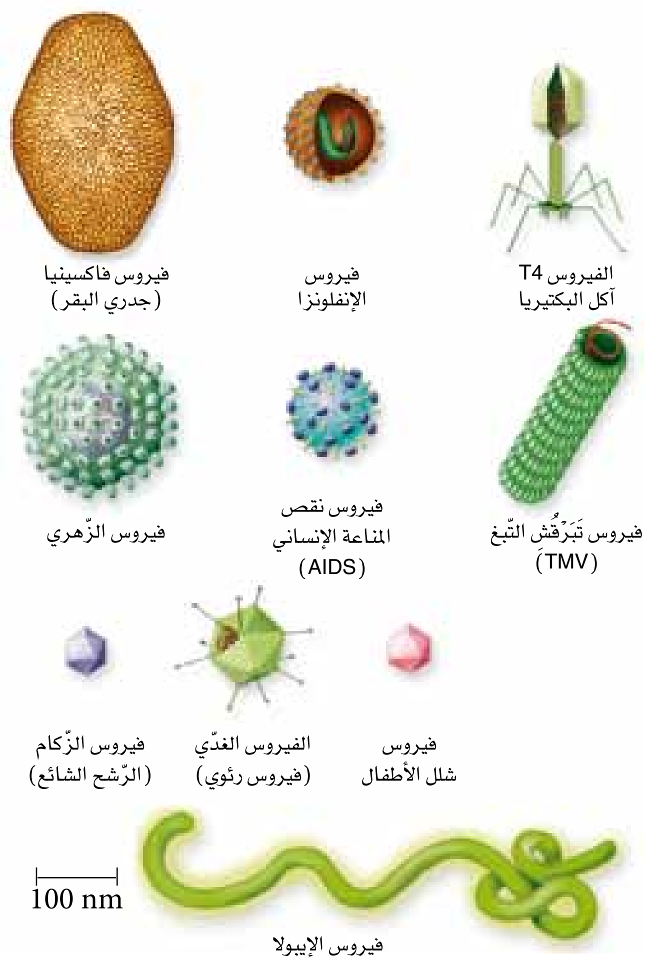
أكبر أحجامها (الشكل 26 – 10). يمكن رؤية أكبر الفيروسات بصعوبة في المجهر الضوئي، ويمكن رؤية أشكالها عن طريق المجهر الإلكتروني.

في نهاية القرن التاسع عشر، بدأ العلماء يشتبهون في وجود الفيروسات، حيث كان العلماء الأوروبيون يحاولون عزل العامل المرضي المسبب لمرض «الحافر والفم» الذي يصيب الماشية. وقد استنتج العلماء أنّ سببَ المرض أصغرُ من البكتيريا. أما طبيعة الفيروسات الحقيقية فقد تَمَّ اكتشافها عام 1933، عندما حضَّر عالم الأحياء ويندل ستانلي مستخلَصًا من نبات الدخان المحتوي على فيروس تَبَرْقُش التّبغ (TMV) وتنقيته. ولقد استغرب ستانلي عندما ظهر له أنّ المستخلص يترسب بشكل بلوري؛ إذ كان الفيروس يتصرف بوصفه مادة كيميائية وليس بوصفه مخلوقًا حيًّا. وقد استنتج ستانلي أنّ هذا الفيروس مادة كيميائية، وليس مخلوقا حيًّا.

بعد بضع سنوات، قام العلماء بتفكيك فيروس تَبَرْقُشِ التّبَغ إلى أجزاء، ووجدوا أن ما وصفه العالِمُ ستانلي كان صحيحًا. لم يكن فيروس تبرقش التبغ خلويًّا بل كيميائيًّا. وكلّ دقيقة من فيروس تبرقش التبغ تتكون من مزيج من مادتين كيميائيتين: RNA والبروتين. ويتألف فيروس تبرقش التبغ من أنبوب من البروتين ولبّ من RNA. إذا تَمَّ تفكيك هذين المكوّنين، ثم جُمِعا مرة أخرى، فإنّ دقائق فيروس تبرقش التبغ المعاد بناؤها قادرة على إصابة نبات التبع بالمرض بشكل كامل.

لأن تنوع المخلوقات حقيقية النواة كبير، فسوف ندرس الممالك الثلاثة التابعة لفوق مملكة حقيقيات النّوى بصورة مختصرة.

البكتيريا والبكتيريا القديمة مخلوقات وحيدة الْخليّة، وتفتقر إلى التقسيم الحُجَري الداخلي. تنقسم الخلايا حقيقية النّوى من الداخل إلى حجرات صغيرة تمثل العضيات، وقد اكتسبت الخلايا حقيقية النواة الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء عن طريق التعايش الداخلي. يعتمد التمايز المعقد الذي يرتبط مع كثير من أشكال الحياة على التعدد الخلوي والتّكاثر الجنسي. الفيروسات ليست مخلوقات حية لكي تصنّف ضمن الممالك الحياتية، وإنما هي تجمعات لمواد كيميائية تستطيع أنْ تصيب الخلايا الأخرى، وتتضاعف داخلها.



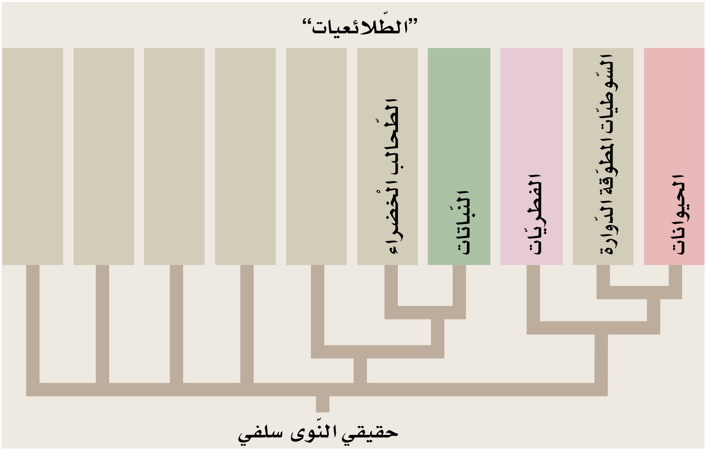
الشكل 26–10

تنوع الفيروسات: تبدي الفيروسات تنوعًا شاملًا في الشكل والحجم. بناءً على المقياس الظاهر في الشكل لهذه الفيروسات، فإن شعرة الإنسان يكون سمكها 8 ميكرومترات تقريبًا.

4-26 فهم الطّلائعيات

بعد أن قرأت هذا الفصل والفصل الـ 23، قد يبدو لك أنّ هناك خلافًا بين أنظمة التّصنيف التقليدية وأنظمة التّصنيف المبنية على العلاقات التّطوريّة، مثل التحليل السلالي والتحليل المبني على النشوء (النسب). توضح لنا مملكة الطّلائعيات بشكل جيد جانبًا من هذا الخلاف. وتُعدّ هذه المملكة الأضعف في نظام التّصنيف سداسي الممالك الظاهر في (الشكل 26-7).

تفرعت حقيقيات النّوى بشكل سريع في العالم الذي كان يشهد انتقالًا من الظروف اللاهوائية إلى الظروف الهوائية. ولهذا، فقد لا نتمكن من أن نفهم بشكل جيد العلاقات بين السلالات المختلفة التي نتجت عن هذا الانتقال التطوري. يُظهر التّصنيف الجزيئي وبشكل واضح أن الطّلائعيات مجموعة متوازية النشأة (الشكل 26 - 11). وعلى الرغم من أنّ علماء الأحياء مستمرون في استخدام كلمة طلائعي لتسمية حقيقيات النّوى التي لا تنتمي إلى الفطريات، أو الحيوانات، أو النباتات، فإنه يجدر بنا القول: إن هذا التقسيم غير مبني على العلاقات التّطوريّة. تظْهَرُ الفروع الستة لمملكة الطّلائعيات في (الشكل 26-11)، وتمثل الفرضية المعمول بها حاليًا، على الرغم من أن هناك 60 طلائعيًّا على الأقل لا يمكن وضعها في أيٍّ من التقسيمات الستة. وتعد السوطيات المطوقة الدوارة أقرب ما تكون إلى



الشكل 26–11

موقع مملكة الطّلائعيات. أظهر علماءُ التّصنيف التطوري أنّ مجموعة الطّلائعيات ليست أحادية النشأة. لاحظ أن بعض السلالات أقرب إلى النباتات والحيوانات منها للطلائعيات الأخرى.

الإسفنجيات، وبالتأكيد، أقرب إلى كل الحيوانات. أما الطحالب الخضراء فيمكن تقسيمها إلى مجموعتين أحاديتي النشأة: إحداهما أعطت نباتات اليابسة. يدعو كثير من المصنفين إلى إنشاء مملكة جديدة تُسمّى مملكة النباتات الخضراء، التي تتضمن الطحالب الخضراء (لا البنية ولا الحمراء) ونباتات اليابسة. ولهذا، فإنّ تعريف النباتات قد تَمَّ توسعته لأبعد من الأنواع التي انتقلت إلى اليابسة.

على الرغم من أن مملكة الطّلائعيات قد بدأت بالتلاشي، فإن فهمنا للعلاقات التّطوريّة بين حقيقيات النّوى المبكرة هذه ينمو بنمط أُسّيّ.

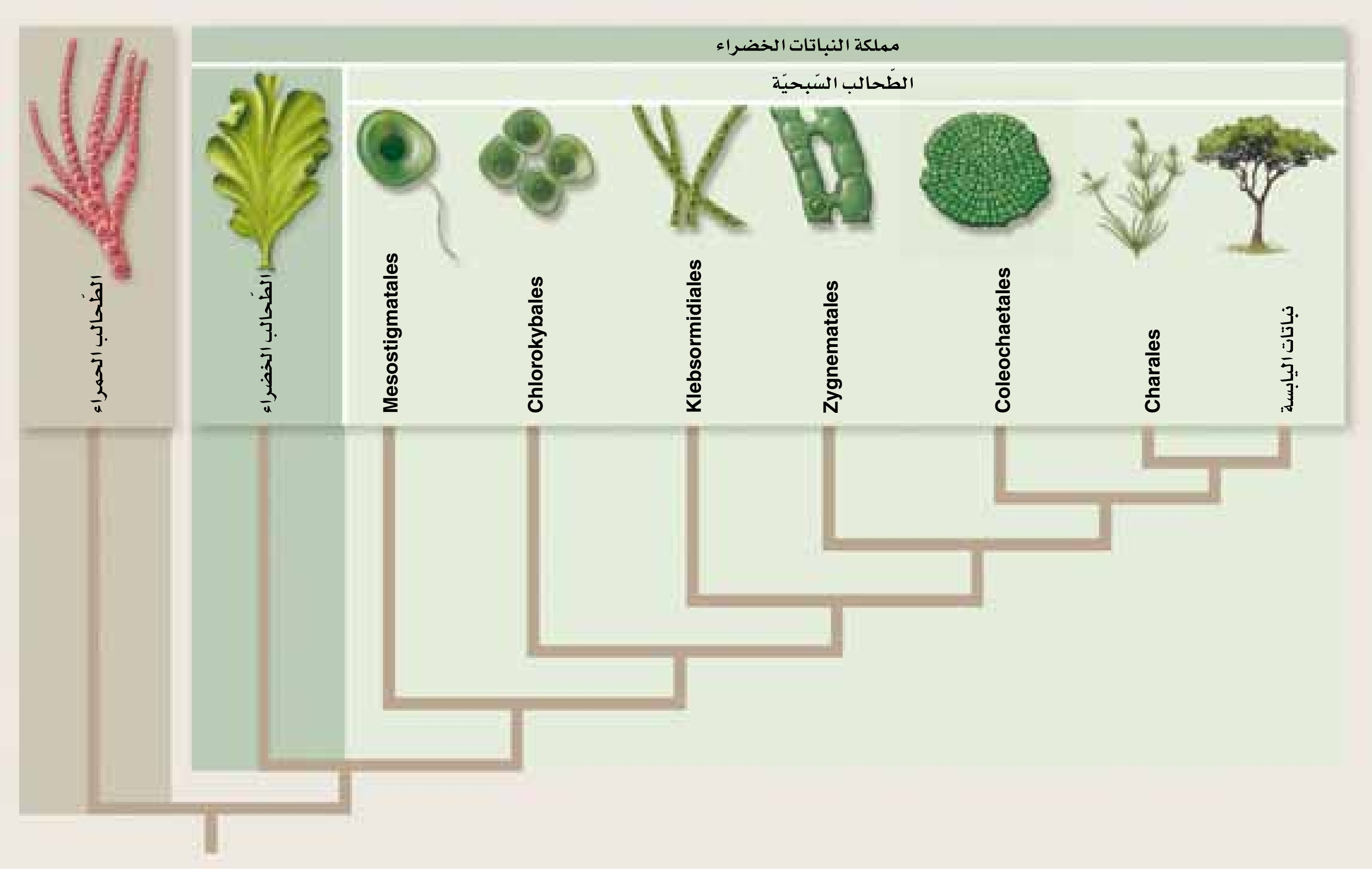
أدى التّصنيف الجزيئي والسلالي إلى فهم جديد للعلاقات بين المخلوقات الْحَيَّة التي صُنِّفَتْ سابقًا بوصفها أعضاء في مملكة الطّلائعيات.

5-26 نشوء النباتات

عُدَّ نشوء نباتات اليابسة من أسلافها الطحالب الخضراء مدة طويلة حدثًا رئيسًا في التّطور. وقد أظهر تحليل النشوء الجزيئي أن نباتات اليابسة قد برزت من أسلاف من الطحالب الخضراء، وإن تطور نباتات اليابسة قد حدث دفعة واحدة، ما يظهر التحديات الهائلة المرتبطة بالانتقال إلى اليابسة.

عرَّفت الوراثة النّشوئيّة الجزيئية الأقارب الحميمة لنباتات اليابسة

لطالما كانت علاقات النشؤ بين الطحالب ونباتات اليابسة البدائية غير واضحة، ولطالما دار نقاش طويل حولها. ولقد زودنا علم الْخليّة، والكيمياء الحيوية، والتّصنيف بنظريات تطورية جديدة.



الشكل 26–12

فرضية جديدة لتطور نباتات اليابسة. اقتُرِح خفض مملكة النباتات (نباتات اليابسة) إلى مستوى سلالة ضمن الطّحالب الْخضراء، فرع الطّحالب السبحية، وفوق مملكة جديدة تُسمّى مملكة النّباتات الخضراء التي تضم الطحالب الخضراء بفرعيها: الخضراء والسّبحيّة. ويعتقد أنّ Charales وهي مجموعة معقدة نسبيًا، ضمن المجموعة السبحية، سلالةٌ شقيقة لنباتات اليابسة. قارن شجرة النشوء هذه مع نظام الممالك الست في الشكل 26 –7.

تتكون الطحالب الخضراء من مجموعتين أحاديتي النشأة: **الطحالب الخضراء Chlorophyta والطحالب السبحية Streptophyta** (الفصل الـ 29).

تُعَدُّ نباتات اليابسة عضوًا في مجموعة الطحالب السبحية أكثر من كونها مملكة منفصلة. وبالرجوع إلى تصنيف لينَيوس التراتبي، فإنّ هذه المعلومات المبنية على النشوء (النسب) قد قللت من تصنيف نباتات اليابسة، فأصبحت فرعًا ضمن مجموعة الطحالب السبحية، وليست مملكة مستقلة. ويرى الكثيرون الآن أنّ الطحالب السبحية مع الفرع الشقيق، الطحالب الخضراء، هما اللتان كونتا مملكة النباتات الخضراء التي تحدثنا عنها سابقًا.

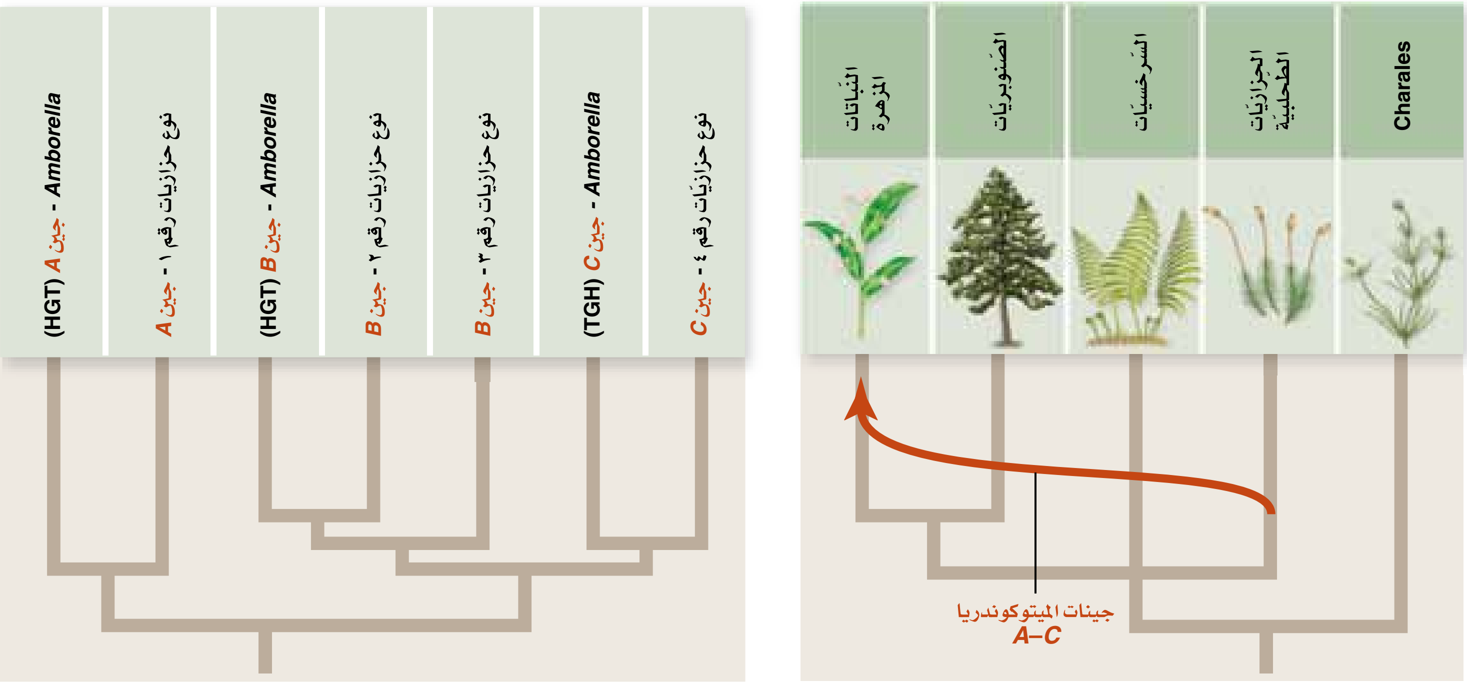
في العقود الماضية نظريات، ظهرت جديدة تتعلق بالعلاقات ضمن مجموعة الطحالب السبحية، إذ يُظهر الشكل 26-12 أنّ هناك سبع سلالات. ما كان أول الطحالب السبحية؟ أجوبة متناقضة تَمَّ الحصول عليها، وذلك لاختلاف طرق التحليل النشوئي، ولكن هناك أدلة متنامية تعزز الفرضية القائلة: إن المخلوقات السّوطيّة الحرشفيّة، وحيدة الْخليّة (رتبة Mesostegmatales) تمثل مصدر الفرع الأول من الطحالب السبحية.

أيّ سلالات الطحالب السبحية تضم أقرب المخلوقات المعاصرة لنباتات اليابسة؟ المتنافستان هما Charales التي تضم 300 نوع، و Choleochaetales التي تضم 30 نوعًا. كلتا السلالتين طحالب مائية عذبة، ولكن Charales ضخمة الحجم بالمقارنة مع Choleochaetales الدقيقة. يظهر حاليًا أنّ Charales هي الفرع الشقيق لنباتات اليابسة، في حين أن Choleochaetales هي ثاني أقرب فرع لنباتات اليابسة. وتشير الأحافير التي يعود عمرها إلى 420 مليون سنة خلت إلى أنّ السلف المشترك لنباتات اليابسة هو طحلب معقد نسبيًّا كان يعيش في المياه العذبة.

حَدَثَ انتقال أفقي للجينات في نباتات اليابسة

إن الشجيرة *Amborella trichopoda* هي أقرب الأنساب الْحَيَّة للنباتات الزّهريّة البدائية (مغطاة البذور). وتُعَدُّ سلالتُها السلالةَ الشقيقةَ للنباتات الزّهريّة جميعها، ومع ذلك، فإنّ نسخة واحدة من 20 جينًا من أصل 31 جينًا لبروتينات الميتوكوندريا المعروفة انتقلت إلى جينوم الميتوكوندريا من نباتات يابسة أخرى عبر الانتقال الأفقي للجينات (HGT). إضافة إلى ذلك، شاركت ثلاثة أنواع من الحزازيّات في هذا الخليط (الشكل 26 – 13).

ليست *Amborella* نموذجًا لمعظم النباتات الزّهريّة المعاصرة. فهي الوحيدة بين جنسها التي ما زالت موجودة، وموطنها هو الغابات المدارية الماطرة في كالدونيا الجديدة، وهي مجموعة جزر شرق أستراليا انعزلت منذ 70 مليون سنة تقريبًا، وتحتوي على الكثير من الأنواع المستوطنة القديمة. هنا، أحد أنواع النباتات المتطفلة *Epiphytes* (التي تتغذى بالتطفل على نباتات أخرى) شائع الوجود. قد يكون التلامس القريب مع النباتات المتطفلة إحدى وسائل انتقال الجينات الأفقي (الشكل 26 – 14).



أ. ب.

الشكل 26–13

اكتسبت النبتة المزهرة *Amborella* ثلاثة جينات من الحزازيّات الطّحلبيّة عن طريق انتقال الجينات الأفقي (*TGH*).

أ. العلاقة النّشوئيّة بين *Amborella* ونباتات اليابسة الأخرى. كما يبين السهم الذي يصل بين الحزازيّات الطّحلبيّة والنباتات الزّهريّة، فإنّ انتقال الجينات الأفقي هو الطريقة المقبولة لتفسير وجود جينات الميتوكوندريا الحزازية في *Amborella*.

ب. العلاقة النّشوئيّة بين الجينات المنتقلة أفقيًّا.

استقصاء

اشرح لماذا قد تنتج شجرة نشوء تعتمد على مقارنة جين واحد فرضية تطورية غير دقيقة؟

الشكل 26–14

الاتصال القريب بين الأنواع يمكن أن يؤدي إلى انتقال الجينات الأفقي. تنمو الحزازيّات الطّحلبيّة على الجزء العلوي لورقة *Amborella* مع وجود الأشنات مبعثرة على باقي الورقة.

ويبقى السؤال المطروح هو ما إذا كان للجينات الغريبة في *Amborella* وظائف. نصف هذه الجينات سليمة، وبالإمكان استنساخها وترجمتها إلى بروتينات. وستكون البروتينات شبيهة بالبروتينات الموجودة في النباتات الموجودة الآن، لكن وظيفتها، إن وجدت، فتبقى برسم التحديد.

؟ استقصاء

كيف يمكن تحديد ما إذا كانت جينات الحزازيّات التي انتقلت إلى Amborella تقوم بوظيفة؟ (تنويه: راجع فصل الـ 25).

غيرت دراسة النشوء (النسب) الجزيئية تصنيف النباتات والطحالب. يجب أنْ يُؤخذ في الحسبان الدليلُ على انتقال الجينات الأفقي عند استخدام تعاقبات الجينات في بناء شجرة السلالات العرقية.

6-26 تصنيف الحيوانات

يقود التّصنيف الجزيئي إلى إعادة النظر في فهمنا للتاريخ التطوري للممالك جميعها، ومن ضمنها الحيوانات. هناك بعض أشجار لنشوء قيد التغيير، وبعضها الآخر، الخاص بتاريخ النشوء للثدييات يكتب أول مرة. سوف ندرس في هذا الجزء ثلاثة أمثلة، هي: العلاقة بين الحلقيات والمفصليات، والعلاقة بين المفصليات نفسها، واكتشاف علاقات النشوء (النسب) بين الثّدييّات.

نشأة التقسيم محيرة

تُعَدُّ قبيلة المفصليات من أكبر المجموعات اللافقرية، وتضم الحشرات والقشريّات؛ وتضم قبيلة الحلقيات، وهي مجموعة أخرى من اللافقريات، الديدان المقسمة مثل دودة الأرض. استخدمت في السابق صفات الشكل الخارجية، كالتقسيم، وسيلة لضم مجموعتي المفصليات والحلقيات، بحيث تكونان قريبتين من بعضهما، ولكن الفروق في تعاقب rRNA، أبرزت أسئلة جديدة بخصوص تلك العلاقة. لقد أظهرت هذه النتائج أنّ المفصليات والحلقيات أبعد ما تكون عما كان يُعْتَقَدُ سابقًا.

الحدوث التطوري للتقسيم

يمكن وضع فروق بين حيوانات حقيقيات النّوى بناءً على وقت حدوث التّكوين الجيني لفتحتي الفم والشرج. فالحلقيات والمفصليات تنتمي لمجموعة **أوليات الفم Protostome**، وفيها يتشكل الفم قبل الشرج. تقع الحبليات، ومن ضمنها الإنسان، في مجموعة تاليات (ثانوية) **الفم Deuterostome** وفيها تتشكل فتحة الشرج أولًا. (وسوف ندرس هذه الأقسام بالتفصيل في الفصل الـ 32).

بعد إضافة المعلومات المتعلقة بالصّفات الجزيئية، ضُمت مجموعتا الحلقيات والمفصليات إلى فرعين متميزين من أوليات الفم (الشكل 26 – 15) وهما الحيوانات **عجلية الخطم Lophotrochozoans** و**الحيوانات الانسلاخية Ecdysozoans**. تطور هذان الفرعان بشكل مستقل منذ العصور القديمة. تضم الحيوانات عجلية الخطم الديدان المفلطحة والرّخويات، والحلقيات. ونجحت طائفتان من الحيوانات الانسلاخية هما الديدان الأسطوانية (الديدان الخيطية، والمفصليات).

وفي الأصل النشوئي لأوليات الفم، لا تشكل الحلقيات والمفصليات مجموعات أحادية النشأة كما كان يُعتقد سابقًا، ويشير ذلك ضمنيًّا إلى أنّ التقسيم الجسمي ظهر تطوريًّا مرتين في أوليات الفم وليس مرة واحدة كما كان يُعتقد سابقًا. وقد ظهر التقسيم بعد ذلك بشكل مستقل في تاليات الفم، وبالتحديد في الحبليات.

التفاصيل الجزيئية للتقسيم

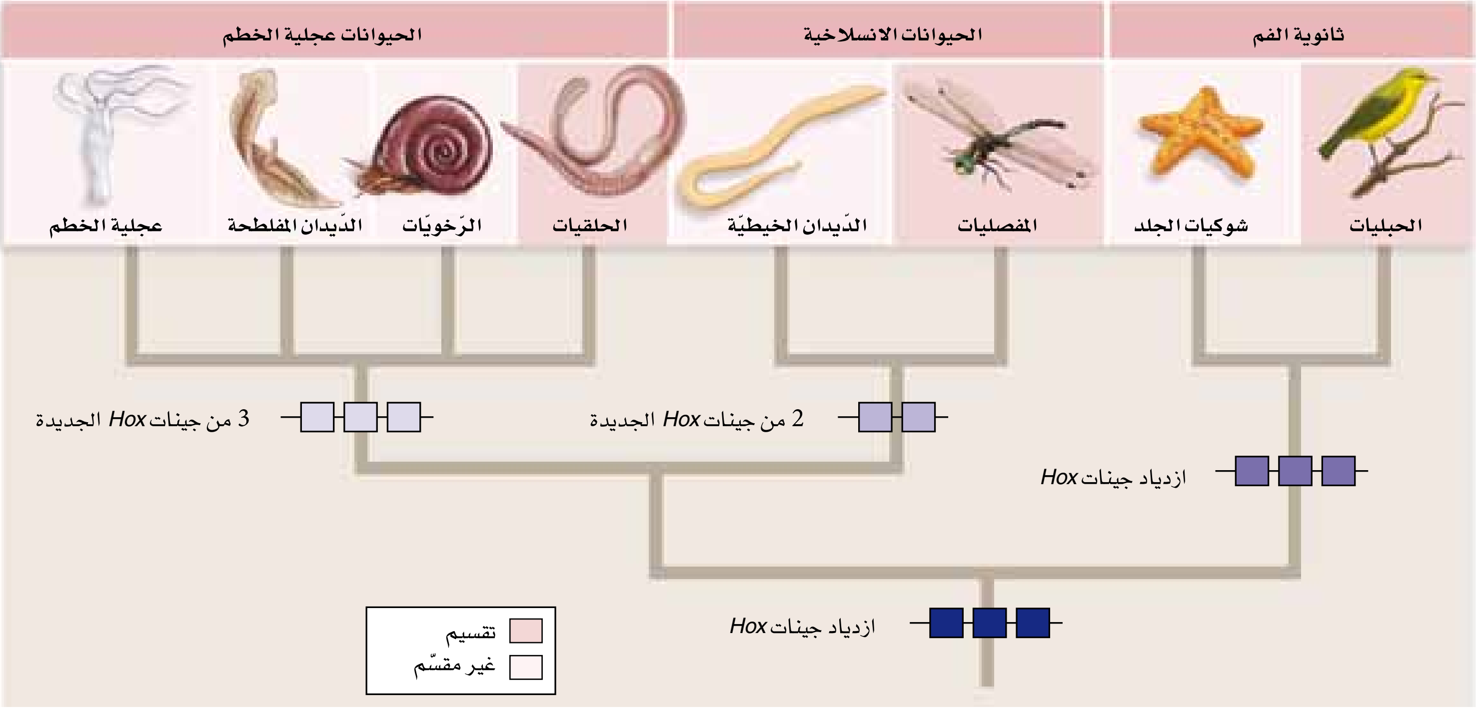
إن التفسير الأرجح للظهور المستقل للتقسيم هو انتقاءٌ لأفراد من العائلة نفسها من الجينات ثلاث مرات. تتم عملية التقسيم بتنظيم من جينات *Hox* التي تحتوي على المنطقة المتجانسة (انظر الفصل الـ 29). إن سلف جين *Hox* كان مفترسًا للحيوانات عجلية الخطم والحيوانات الانسلاخية، ويرجح أنّ السّلف القديم لحيوانات عجلية الخطم الحيوانات الانسلاخية وتاليات الفم كان محتويًا على جينات *Hox*. ويبدو أن بعضًا من هذه الجينات طَوَّر دورًا في عملية التقسيم (الشكل 26-15).

الحشرات والقشريّات مجموعتان شقيقتان

تُعَدُّ المفصليات من أكثر القبائل الحيوانية تنوعًا، فلها أنواع بعدد يفوق العدد الموجود في قبائل الحيوانات جميعها مجتمعة. ضمن المفصليات، فُصلت الحشرات تقليديًّا عن القشريّات (مثل الجمبري، والسلطعون، وجراد البحر) وضُمّت إلى مخلبية الأقدام (ذوات المئة قدم وذوات الألف قدم).

تعود شجرة النشوء (النسب) هذه المستخدمة بشكل واسع، إلى العالِم روبرت سوند جراس في الثّلاثينيّات من القرن الماضي. وقد أشار إلى أن الحشراتِ وذوات المئة قدم وذوات الألف قدم تَجمع فيما بينها صفة مهمة، وهي أن زوائدها **فردية الشعب Uniramous**. في حين زوائد القشريّات **ثنائية الشعب Biramous** (الشكل 26 – 16)، على الرغم من أنّ بعض هذه الأطراف قد أصبحت أحادية الشعب خلال عملية التّطوّر.

لقد افترض علماء التّصنيف بشكل تقليدي أنّ صفة تشعب الأطراف يمكن الاعتماد عليها بوصفها صفة أساسية في تصنيفات مميزة؛ لأنه تمت المحافظة عليها خلال عملية التّطوّر. ولكن طرق التحليل الجزيئي جعلت من هذا الافتراض مشكوكًا فيه.



الشكل 26–15

تعدد نشوء التقسيم. تُظهر أشجار النشوء الجديدة التي تعتمد على RNA الرايبوسومي أن التقسيم في المفصليات والحلقيات نشأ بشكل مستقل، ويظهر في كليهما أن عملية التقسيم منظمة من قبل بعض جينات *HOX*.

الشكل 26–16

الأطراف المتفرّعة والفرديّة. بدأ تطوُّر الأطراف ثنائية التفرع عند القشريّات (القريدس) والأطراف غير المتفرعة عند الحشرات عن طريق جينات *Distal-less* مع أن تركيب الشكل الخارجي للبالغ مختلف فيما بينها.

جينات هوكس (*Hox*) والزوائد

تَمَّ تنسيق نمط الزوائد الموجودة بين المفصليات عن طريق جينات *Hox*. أحد جينات *Hox* وهو *Distal-less* ظهر أنه المسؤول عن استهلال تشكيل الأطراف عديمة التفرع في الحشرات ومزدوجة الشعب في القشريّات. ويوجد الجين *Distal-less* نفسه في كثير من قبائل الحيوانات، ومن ضمنها الفقريات.

ويظهر أنّ جين *Distal-less* ضروري لعملية تشكل الأطراف، فهو يُشَغِّل كثيرًا من الجينات التي تعمل بشكل مباشر في هذه العملية. ولهذا، فإنّ التغيرات التّطوريّة في الجينات التي يعمل عليها *Distal-less* ساهمت في الاختلافات بين أشكال الأطراف.

تَغَيُّر في العلاقة التّصنيفيّة؟

في السنوات الأخيرة، أسهم تراكم كمية كبيرة من البيانات المتعلقة بالأشكال وبالنتائج الجزيئية في جعل علماء التّصنيف يقترحون تاريخ نشوء جديد للمفصليات. ولعل أكثر من أحدث ثورة في هذا المجال ما قام به العالِمُ ريتشارد بروسكا من جامعة كولومبيا، عندما عَدَّ القشريّات مجموعة قاعدية للمفصليات، وأنّ الحشرات مجموعة شقيقة لها. تشير بيانات النشوء الجزيئية إلى أنّ الحشرات مجموعةٌ شقيقةٌ للقشريات، وليس لمخلبية الأقدام. وبناء على هذا، فإنّ هذه العلاقة تشير إلى أنّ الحشرات «قشرياتٌ طائرة».

تولد هذه الاستنتاجات وبشكل مؤكد نقاشات ساخنة إذا عرفنا أنها تتضارب مع دلالات النشوء التي تستند إلى الشكل الخارجي، والتي بنيت على مدى 150 عامًا.

ظهور شجرة عائلة الثِّدييّات

بناء على المثال السابق عن المفصليات، فإنّ تفسيرنا لتاريخ التّطور تَمَّ إعادة كتابته. أما الثِّدييّات، فإنّ جزءًا من تاريخها النشوئي المعتمد على المعلومات الجزيئية قد بدأ في الظهور.

المجموعات الأربع للثدييات المشيمية

تُعَدُّ طائفة الثِّدييّات مميزة بين طوائف الفقريات؛ لأنّ لها أثداء تغذي عن طريقها صغارها.

إن أغلبية الثِّدييّات – 90% هي **ثدييات حقيقية Eutherians** أو **مشيمية Placental** (الفصل الـ 35). وعلى أقل التقديرات، فإنّ هناك 18 رتبة ما زالت تعيش إلى وقتنا هذا، وهي مقسمة إلى أربع مجموعات.

إنَّ أولَ انشقاق رئيس حدث بين السلالة الإفريقية وباقي الثِّدييّات المشيمية كان عندما انفصلت إفريقيا عن أمريكا الجنوبية، 100 مليون سنة خلت. الفيلةُ وآكلاتُ النّمل جزءٌ من السلالة الإفريقية، وتُسمّى وحوش إفريقيا، وهي سلالة لم يكن معترفًا بها قبل عقد من الزمن.

بعد ذلك بقليل، ظهرت في أمريكا الجنوبية آكلات النّمل، والحيوان المدرّع. ثم تبعهما ظهور فرعين–أحدهما يضم ذوات الحوافر التي لها عدد زوجي من أصابع القدم (الجمل واللاما، وغيرها من زوجيات الأصابع)، والآخر له عدد فردي من الأصابع، كالحصان. ووحيد القرن إضافة إلى آكلات اللحوم، والرئيسيات الأخرى مثل القرود والقوارض. إن فرز العلاقات وترتيبها بين هذه الفروع مازال يُعَدُّ تحديًا صعبًا.

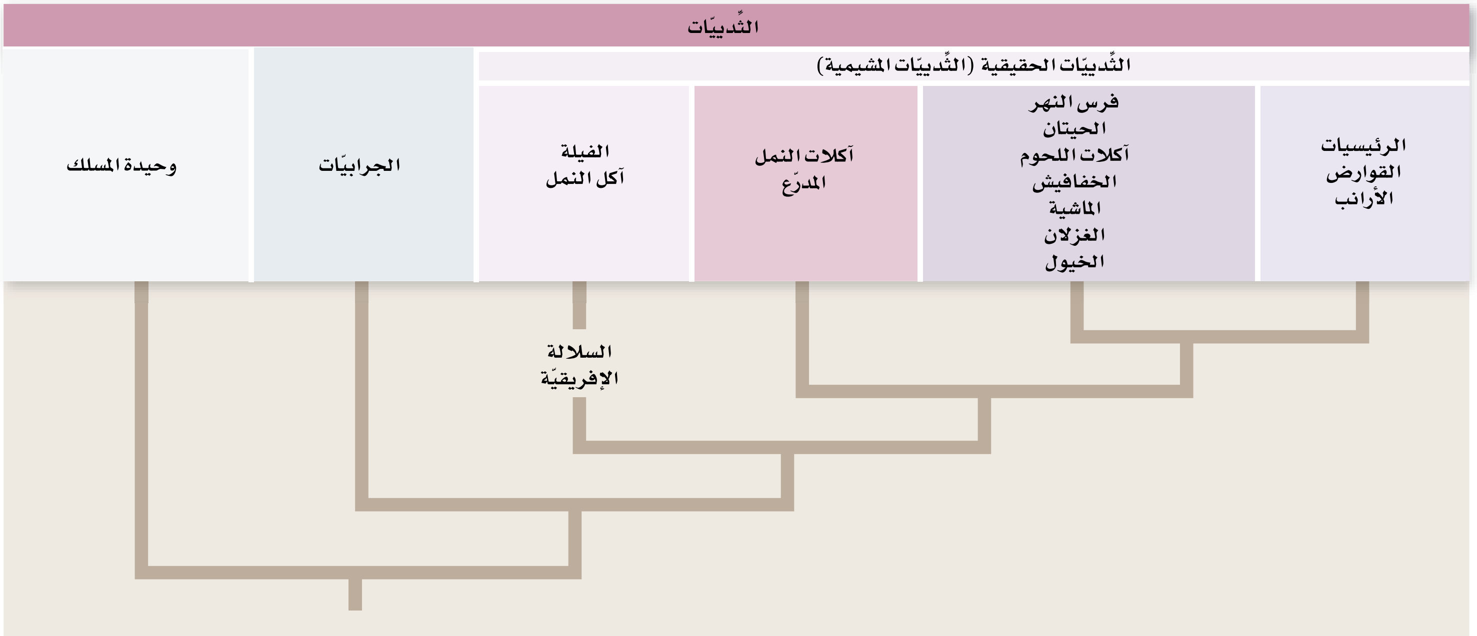
الحيتان وفرس النهر

نشأة الحيتان وعلاقاتها مثال جيّد يمكن الاعتماد عليه. فلقد كانت الحيتان تُعَدُّ أحد أقرباء الحيوانات المفترسة آكلة اللحوم، بناء على تركيب الشكل الخارجي الذي أخذ من الأحافير، ومن الحيوانات المعاصرة، وبشكل أساسي شكلَ عظام الجمجمة والأسنانَ.

أما تحليل تحديد تعاقب DNA فقد أظهر، مع ذلك، أنّ الحيتان لها علاقة قريبة مع فرس النهر ما يوحي بأنها قد اشتقت من مجموعة مزدوجة الحافر. فالحيتان وفرس النهر أقرب إلى بعضهما من فرس النهر والأبقار مثلًا. وبوجود هذه المعلومات عن تاريخ النشوء (النسب) فإنّ هناك احتمالًا أنّ التكيفات للبيئة المائية في كلا النوعين لها أصل مشترك. ويؤكد اكتشاف متحجرات حيتان لها أقدم خلفية أنّ الحيتان نشأت من مزدوجة الحافر. قبل هذا الاكتشاف لم تكن هناك معلومات عن متحجرات حيتان لها أطراف خلفية، ولهذا، فإنّ الصفة الرّئيسة التي توحد الحيتان مع مزدوجة الحافر، وهي شكل عظم الكاحل، لم تكن معروفة. وبناء على ما تقدم، فإنّ المعلومات الجزيئية زودتنا بفهم عميق لنشأة الحيتان. وقد تأكد ذلك من خلال الأحافير.

يعطي فهم العلاقات التّطوريّة بين المخلوقات الْحَيَّة علماء الأحياء أكثر من مجرد إحساس ترتيبي ومنطقي لتسمية المخلوقات الْحَيَّة. فالتّصنيف المبني على النشوء يسمح للعلماء بأن يسألوا أسئلة مهمة عن الفسيولوجيا، والسلوك، والتّكوين الْجنينيّ، باستخدام المعلومات المتعلقة بالأنواع ذات القرابة. لا تثري هذه المعلومات فهمنا عن تطور التعقيدات الحيوية فحسب، ولكنها تزودنا بفهم جديد يؤدي إلى تَقَدُّم في فهمنا لتاريخ نشوء الصِّفات والوظائف المهمة كذلك.

يزودنا منحى التّصنيف الجزيئيّ والسّلاليّ بمعلومات عن العلاقات التّطوريّة بين الحيوانات، بما في ذلك أعضاء طائفتنا؛ أي الثّدييّات.



الشّكل 26–17

المجموعات الرّئيسة للثدييات

مراجعة المفاهيم

26–1 نشأة الحياة

تعتقد الأغلبية أنّ الحياة نشأت تلقائيًّا من تجمعات مائية غنية بالجزيئات.

- تشترك المخلوقات الْحَيَّة بصفات عامة، هي: الخلايا، والاستجابة، والنّموّ، والتشكل، والتّكاثر، والتّنظيم، والاتزان، والوراثة.
- تقترح فرضية تعدد بذور الحياة أنّ المركبات الْعضويّة المعقدة قد جاءت من مصادر خارج الكرة الأرضيّة، وابتدأ تطور الحياة على الأرض.
- يتفق الكثير من العلماء على أن الغلاف الجوي الأول كان مختزِلًا، واحتوى على ذرات أساسية لخلق الحياة.
- تجربة ميلر- يوري عرَّضت غلافًا جويًّا شبيهًا بالغلاف الجوي الاختزالي الأول إلى حرارة وبرق مستحدث، ونجم عنه جزيئات عضوية أساسية (الشكل 26 - 3).
- بدأت الحياة عندما تجمعت الجزيئات الْعضويّة بشكل متناسق داخل حدود غشاء الْخليّة، وبدأت التّكاثر.

26–2 تصنيف المخلوقات الْحَيَّة

صَنَّفَ الإنسان منذ زمن مبكر المخلوقات الْحَيَّة من أجل فهمها بشكل أفضل، ودراستها، واستخدامها.

- التّصنيف علمٌ يُعنى بوضع المخلوقات الْحَيَّة في مستوى تصنيفي معين يُسمّى مُصَنَّف.
- اقترح لينَيوس نظام التسمية الثنائية لتسمية الأنواع.
- التسمية الثنائية تبدأ باسم الجنس، ويُكتب أول حرف فيه كبيرًا، في حين الاسم الثاني هو اسم النوع، ويكتب كلاهما بالخط المائل.
- التصنيفات التراتبية مبنية على الصِّفات المشتركة.
- يبدأ التّصنيف التراتبي بأكثر الصِّفات المشتركة، وينتهي بالأقل: تحت المملكة، والمملكة، والقبيلة، والطائفة، والرتبة، والعائلة، والجنس، والنوع (الشكل 26–6).
- التصنيفات التقليدية محدودة؛ لأنها مبنية على الصِّفات المتشابهة، ولا تأخذ في الحسبان العلاقات التّطوريّة.

26–3 تصنيف المخلوقات الْحَيَّة في مجموعات

بدأت عملية وضع المخلوقات الْحَيَّة في مجموعات في التغير بناء على تقنيات جديدة، منها التقنية الجزيئية.

- إن الممالك الست المقترحة من قِبَلِ العالِم ووس ليست بالضرورة أحادية النشأة، ولكن فوق الممالك الثلاث قد تكون أحادية النشأة (الشكل 26–7 و 26–9).
- تحتوي أربع من الممالك الست على حقيقيات نوى، وهي موجودة في فوق مملكة واحدة. في حين تحتوي كلٌ من فوق المملكتين الأخريين على بدائيّات النّوى.
- البكتيريا هي الأكثر انتشارًا وتنوعًا بين المخلوقات الْحَيَّة على الكرة الأرضيّة، ويمكن أنْ تكون مفيدة أو ممرضة.
- البكتيريا القديمة هي بدائيّات نوى قريبة من حقيقيات النّوى، وهي في الأغلب متطرِّفة.
- من صفات البكتيريا القديمة: عدم وجود الببتيدوجلايكان في جدار الْخليّة، RNA رايبوسومي مميز، وتختلف دهنيات غشاء الْخليّة عما هو موجود عند المخلوقات الْحَيَّة الأخرى.
- تحتوي خلايا حقيقيات النّوى على حجرات عدة، ولكن بدائيّات النّوى ليست كذلك. وقد اكتسبت حقيقيات النّوى الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء عن طريق التعايش الداخلي (الشكل 26-8).
- قد تكون حقيقيات النّوى متعددة الخلايا، ومعظمها يتكاثر جنسيًّا.
- الفيروسات تجمعات كيميائية، ولا تستطيع التّكاثر بمفردها (شكل26-10).

26–4 فهم الطّلائعيات

قادت أنظمة التّصنيف الجزيئية والسّلالية إلى فهم جديد للعلاقات بين المخلوقات الْحَيَّة التي كانت تصنف سابقًا على أنها طلائعيات (الشكل 26 - 11).

- أظهرت أنظمة التّصنيف الجزيئية أنّ الطّلائعيات مجموعةٌ متوازية النشأة.
- تنقسم الطّلائعيات إلى ست مجموعات، ولكن هناك 60 حيوانًا طلائعيًّا لا يمكن وضعه في أيٍّ من هذه المجموعات.
- تَمَّ اقتراح وضع مملكة تُسمّى مملكة النباتات الخضراء لتضم الطحالب الخضراء، وكلّ نباتات اليابسة.

26–5 نشوء النباتات

نشأت نباتات اليابسة من أسلاف من الطحالب الخضراء (الشكل 26–12).

- تتكون الطحالب الخضراء من مجموعتين: الطحالب الخضراء والطحالب السبحية. ولقد نشأت نباتات اليابسة من المجموعة الأخيرة.
- بعض نباتات اليابسة تحمل دليلًا على حدوث الانتقال الأفقي للجينات (الشكل26-13).

26–6 تصنيف الحيوانات

أدت أنظمة التّصنيف الجزيئية إلى إعادة النظر في العلاقات التّطوريّة بين الحيوانات.

- أظهر تاريخ النشوء المبني على RNA الرايبوسومي أنّ التقسيم الجسمي ظهر في المفصليات، والحلقيات، والحبليات بشكل مستقل في ثلاثة أوقات على الأقل خلال التّطور (الشكل 26–15).
- يُنَظِّمُ التّقسيمُ الْجسميّ في الحيوانات عن طريق عائلة جينات *Hox*.
- بناء على المعلومات الجزيئية، تستمر شجرة النشوء (النسب) للثدييات في الظهور. فالحيتان أكثر قربًا لفرس النهر منها للأسلاف المفترضة لآكلات اللحوم.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. أوضحت تجربة ميلر-يوري أنّ:
أ. الحياة نشأت على الأرض.
ب. الجزيئات العضويّة ربما نشأت من الغلاف الجوي البدائي.
جـ. المادة الوراثية البدائية على الكوكب هي DNA.
د. الغلاف الجوي البدائي احتوى على كميات كبيرة من الأكسجين.

2. واحدة من خصائص الحياة الآتية سوف تكون مختلفة تمامًا لو أن المخلوق الحي تطور على سطح كوكب بعيد عن الشمس:
أ. الاتّزان. ب. التّكاثر.
جـ. النّموّ. د. الإحساس.

3. الأمر الذي يُمثِّل قصورًا في نظام لينَيوس التصنيفي هو:
أ. درجة التّنوع الحيويّ قد تختلف بشكل كبير بين عائلتين مختلفتين تطوريًّا.
ب. بعض المجاميع المصنفة ليست أحادية النشأة.
جـ. المراتب المستخدمة في نظام لينَيوس ليست متساوية تطوريًّا.
د. كلّ ما ذُكر.

4. واحدٌ مما يأتي لا ينتمي لفوق مملكة حقيقيات النّوى:
أ. النباتات التي تقوم بالبناء الضّوئيّ.
ب. الفطريّات متعددة الخلايا.
جـ. البكتيريا القديمة الحراريّة.
د. الحيوانات متعددة الخلايا.

5. واحدة من الممالك الآتية أظهرت تحديًا كبيرًا لقبول نظام الممالك السّتّ:
أ. النباتات. ب. الحيوانات.
جـ. الطّلائعيات. د. البكتيريا القديمة.

6. واحدة من العبارات الآتية غير صحيحة:
أ. الطحالب البنية والحمراء ليستا قريبتين من حيث النشوء (النسب).
ب. البلاستيدات الخضراء في الطحالب البنية والحمراء أحادية النشأة.
جـ. اكتسبت الطحالب البنية البلاستيدات الخضراء بابتلاعها للطحالب الخضراء.
د. لا شيء مما ذكر.

7. الحدث الذي وقع أولًا خلال تطور حقيقيات النّوى هو:
أ. التعايش الداخلي وتطور الميتوكوندريا.
ب. التعايش الداخلي وتطور البلاستيدات الخضراء.
جـ. التقسيم الغُرَفي داخل الخليّة وتكوُّن النواة.
د. تكوُّن المخلوقات متعددة الخلايا.

8. يضم علماء الأحياء الفيروسات إلى مملكة:
أ. البكتيريا القديمة. ب. الفطريات.
جـ. البكتيريا. د. لا شيء مما ذكر.

9. إذا كنت باحثًا، واكتشفت نوعًا جديدًا له الصّفات الآتية: حقيقي النواة، متحرك، له جدار خلية يحتوي على الكايتين، ولكن يفتقر إلى الجهاز العصبي. فإنك ستضعه في مملكة:
أ. الطّلائعيات. ب. الحيوانات.
جـ. الفطريات. د. النباتات.

10. يتم وضع مملكة النباتات في مملكة جديدة تُسمّى مملكة النباتات الخضراء بناء على دليل أخذ من:
أ. بيانات النشوء الجزيئية. ب. الأحافير المكتشفة حديثًا.
جـ. الاختلافات الكيميائية الحيوية. د. جميع ما ذكر.

11. الحالة التي يكون البحث فيها ذا إمكانيات كبيرة لتعميق فهمنا لتطور نباتات اليابسة هي:
أ. صبغات البناء الضوئي.
ب. التعايش الداخلي للبلاستيدات الخضراء.
جـ. الانتقال الأفقي للجينات.
د. التغير في تركيب جدار الخليّة.

12. تتحكم جينات Hox في الحيوانات في عملية:
أ. تعدد الخلايا. ب. التّكاثر الجنسي.
جـ. التقسيم الغرفي للخلية. د. التقسيم الجسمي.

13. بناء على RNA الرايبوسومي، أقرب مجموعة للمفصليات هي:
أ. شوكيات الجلد. ب. الديدان الخيطية.
جـ. الرخويات. د. الحلقيات.

14. الدراسة المتعلقة بجين *Distal-less* ودحضت الدليل المتعلق بالشكل الخارجي التركيبي لتطور المفصليات هي:
أ. تصنيف أوليات الفم وتاليات الفم.
ب. التّطور التركيبي والشكل الخارجي للأطراف.
جـ. التحول.
د. تشكل العيون.

15. الصّفة التي تَمَّ الاعتماد عليها في إعادة تصنيف الحيتان ضمن مجموعة الثّدييّات الحقيقية هي:
أ. المعلومات عن الشكل الخارجي المأخوذة من الأحافير.
ب. المعلومات عن الشكل الخارجي لفرس النهر.
جـ. الدليل من الشكل الخارجي لآكلات اللحوم.
د. تعاقب DNA.

أسئلة تحدٍّ

1. الظروف السائدة على كوكب المريخ، وقمر المشتري أوروبا، وقمر زحل تيتان، تحاكي الظروف التي سادت الأرض البدائية. وعلى الرغم من ذلك، فإنّ تلك الأماكن تختلف عن الأرض. فمثلًا، أوروبا وتيتان يقعان بعيدًا عن الشمس. لنفترض في يوم ما في المستقبل، اكتشف العلماء بكتيريا على هذه الأقمار تشبه إلى حد كبير البكتيريا التي كانت موجودة على سطح الأرض البدائية. وضح كيف سيدعم هذا الاكتشاف نظرية تعدد بذور الحياة. وماذا لو أن الحياة كانت مختلفة من ناحية الكيمياء الحيوية؟

2. هب أنك عضو في فريق بحث اكتشف- حديثًا- دليلًا على وجود خلية أحادية حقيقية النواة على سطح المريخ. وعندما بدأتَ دراسة المخلوق الحي، أردتَ أنْ تستخدم مخلوقًا من الأرض للمقارنة. من أيِّ فوق الممالك سوف تختار هذا المخلوق مرجعًا لك؟

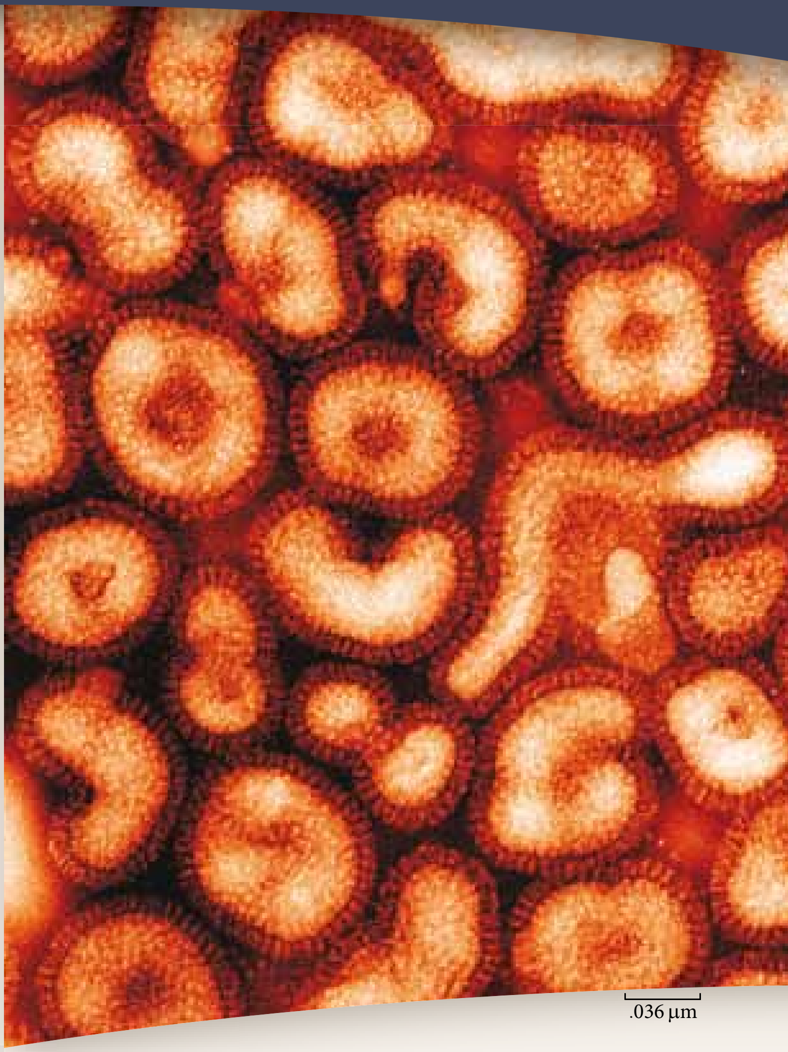
3. اعتمد التّصنيف في السابق وبشكل أساسي على تطور صفات الشكل الخارجي، أمّا الطرق الحديثة فإنها تعتمد على التحليل الجزيئي. لماذا كان التوجه الجزيئي مهمًّا جدًا في تكوين نظريات تطورية؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 27

الفيروسات

Viruses



مقدّمة

لنبدأ استكشاف تنوع الحياة مع الفيروسات. الفيروسات عناصر وراثية داخل بروتين، ولا يمكن تصنيفها ضمن المخلوقات؛ لأنها تفتقر إلى كثير من الصفات المرتبطة بالحياة، مثل التركيب الخلوي والأيض، أو التكاثر المستقل. لهذا السّبب، فإنّ جسيمات الفيروسات لا تُسمّى خلايا فيروسية، وإنما **نظائر فيروسية Virions**، ولا يُطلق عليها الجسيمات الحية أو الميتة، بل الجسيمات النّشطة وغير النّشطة، إلا أنها نتيجة قدراتها على إحداث المرض فهي مكونات ذات أهمية حيوية.

إن الصورة هنا لدقائق فيروس الإنفلونزا، ففي موسم الإنفلونزا لعام 1918–1919 أدى هذا الوباء واسع الانتشار– إلى قتل نحو 20–50 مليون شخص على نطاق عالمي، وهذا ما يعادل ضعف تلك الأعداد التي قُتلت خلال مواجهات الحرب العالمية الأولى. هناك فيروسات تسبب أمراضًا أخرى مثل نقص المناعة المكتسبة الإنساني AIDS وإنفلونزا الطّيور، والمرض التنفسي الحاد SARS، والحمّى النزفية، وبعضها الآخر قادر على إحداث بعض السّرطانات. لقد تداخلت دراسات الفيروسات أكثر من أربعة عقود مضت مع الدراسات الوراثيّة والبيولوجيا الجزئية، وقد أدت الدراسات التقليدية على الفيروسات التي تصيب البكتيريا المعروفة بآكلات البكتيريا أو **الفيروسات البكتيرية Bacteriophages** إلى اكتشاف الأنزيمات القاطعة المحدِّدة، والتعرف إلى الحمض النووي، وليس البروتينات، كمادة الوراثة. تُعَدُّ الفيروسات حاليًا إحدى الأدوات الأساسية المستعملة في نقل الجينات من مخلوق إلى آخر. إنّ تطبيقات هذه التقنية يمكن أنْ تؤدي إلى معالجة الأمراض الوراثيّة، وربما إلى مقاومة السّرطان.

موجز المفاهيم

1-27 طبيعة الفيروسات

- *الفيروسات أشرطة من الأحماض النووية المغلفة بغلاف بروتيني.*
- *تشمل عوائل الفيروسات أنواع المخلوقات جميعها.*
- *تتضاعف الفيروسات من خلال السيطرة على الأجهزة الحيوية للعائل.*
- *تتخذ غالبية الفيروسات شكلين بسيطين.*
- *تشكل المادة الوراثيّة للفيروسات تنوعًا كبيرًا.*

2-27 آكلة البكتيريا: الفيروسات البكتيرية

- *تتكاثر الفيروسات البكتيرية بدورتين.*
- *تقوم الفيروسات البكتيرية بإضافة جينات للمادة الوراثيّة للعائل.*

3-27 فيروس نقص المناعة المكتسبة الإنساني *HIV*

- *يُسبِّب فيروس نقص المناعة المكتسبة الإنساني مرضَ الإيدز.*
- *الإصابة بفيروس نقص المناعة المكتسبة يعيق عمل جهاز المناعة لدى المصاب.*
- *يصيب فيروس نقص المناعة المكتسبة خلايا أساسية في جهاز المناعة.*
- *يشكل البحث عن سبل معالجة نقص المناعة المكتسبة أولوية عالية.*

4-27 أمراض فيروسية أخرى

- *يسبب الإنفلونزا فيروس الإنفلونزا.*
- *تظهر فيروسات جديدة نتيجة إصابة عوائل جديدة.*
- *يمكن أنْ تسبِّب الفيروسات السّرطان.*

5–27 البريونات ونظيرات الفيروس: جسيمات تحت فيروسية

- *كان تضاعف البريونات مقترحًا راديكاليًا.*
- *تراكم الأدلة على أن البريونات تسبب اعتلال الدمّاغ الإسفنجي.*
- *الفيروسات العارية Viroids حمض نووي رايبوزي RNA* دون غلاف بروتيني.

1-27 طبيعة الفيروسات

تمتلك الفيروسات جميعها التركيبَ الأساسيّ نفسه؛ وهو محور من الحمض النووي محاط بالبروتين. يفتقر هذا التركيب للمادة السيتوبلازمية، وهو ليس خلية. ويحتوي الفيروس الواحد نوعًا واحدًا من الحمض النووي، فإما أنْ يكون الحمض النووي منقوص الأكسجين DNA أو الحمض النووي الرايبوزي RNA. وتكون المادة الوِراثيّة سواء أكانت DNA أم RNA خطية أو دائرية، وحيدة الشّريط أو ثنائية الشّريط.

ويمكن أنْ تكون فيروسات RNA مقطعة، حيث كثير من جزيئات RNA في الفيروس، أو غير مقطعة، وذات جزيء واحد من الحمض النووي الرايبوزي. وتُصَنَّفُ الفيروسات بشكل جزئي استنادًا إلى طبيعة مادتها الوِراثيّة؛ فهي فيروسات RNA، وفيروسات DNA، أو فيروسات راجعة.

الفيروسات أشرطة من الأحماض النووية المغلفة بغلاف بروتيني

على وجه التقريب، يمكن القول: إنّ الفيروسات جميعها تكوّن غلافًا بروتينيًا أو محيفظة حول لُبٍّ من الحمض النووي (الشكل 27–1). يتكون الغلاف البروتيني من جزيء من البروتينات إلى جزيئات عدة من البروتينات المختلفة أو المتكررة مرات عدة.

في كثير من الفيروسات، تكون الأنزيماتُ المتخصصة مخزنةً مع الحمض النووي بداخل الغلاف البروتيني. وأحد هذه الأنزيمات هو الأنزيم الناسخ العكسي الذي يلزم لاستكمال دورة الفيروسات الراجعة، ولا يوجد في العائل. ويلزم هذا الأنزيم في المراحل الأولى من الإصابة، ويستمر محمولًا في كل جسيم فيروسي.

إن كثيرًا من الفيروسات الحيوانية يمتلك غلافًا حول المحيفظة غنيٌّ بالبروتينات والدهون والبروتينات السّكريّة. إن الدهون الموجودة في هذا الغلاف مشتقة أصلًا من خليّة العائل، ومع هذا، فإنّ البروتينات الموجودة في غلاف الفيروس تُصنع عادة اعتمادًا على شيفرة الفيروس.

تشمل عوائل الفيروسات أنواع المخلوقات جميعها

توجد الفيروسات بوصفها طفيليات إجبارية داخل الخلايا في كلّ نوع من أنواع المخلوقات التي تمت دراستها بحثًا عن هذه الفيروسات. وتصيب الفيروسات خلايا الفطريات والبكتيريا والأوليات، وكذلك النباتات والحيوانات. ومع ذلك، فإنّ كلّ نوع من هذه الفيروسات يتضاعف في عدد محدد من أنواع الخلايا. فالفيروس الذي يصيب البكتيريا لن يكون قادرًا على إصابة الإنسان أو النبات.

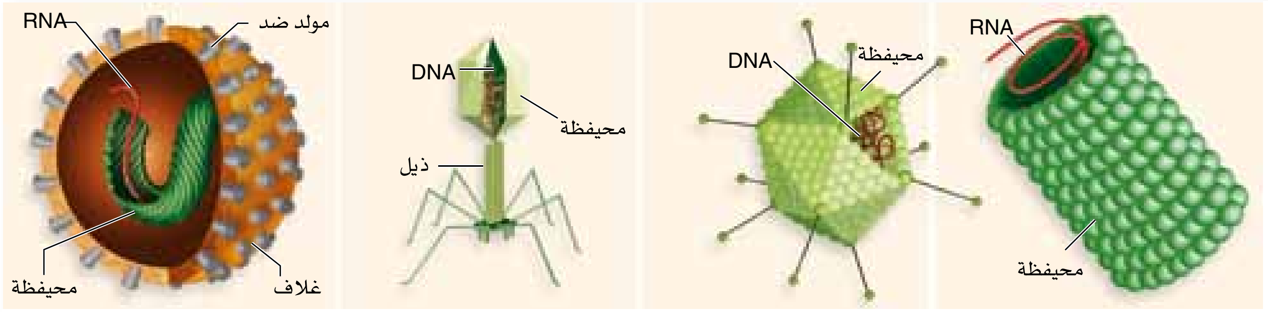
ويشار كليًّا إلى مجموعة الخلايا المناسبة لفيروس معين **بمدى العائل Host range**. فعند دخول الفيروس في عائل عديد الخلايا، فإنّ الكثير من هذه الفيروسات يمتلك ما يُسمّى **الانتحاء النسيجي Tissue tropism**، حيث يكون هدفُه مجموعةً محددةً من الخلايا.

فعلى سبيل المثال، ينمو فيروس داء الكَلَب في الخلايا العصبية، ويتضاعف فيروس الكبد الوبائي في خلايا الكبد. وحال دخول بعض الفيروسات خلايا العائل، كما هي الحال في فيروس الإيبولا الخطر، فإنها تُحْدِثُ دمارًا شاملًا للخليّة. في حين أنّ بعضها الآخر قد يُحْدِثُ أذى قليلًا أو لا يُحْدِثُ أيّ أذى. ويبقى هناك بعض الفيروسات كامن إلى أنْ تحدث إشارة أو حدث يؤدي لاستثارة نشاطه. وعلى سبيل المثال، فإنه يمكن للإنسان أن يصاب بجدري الماء، وهو طفل، ويتعافى منه لاحقًا، ومن ثم يصاب بداء المَنْطِقَة بعد عقود عدة، وكلا المرضين جُدري الماء وداء المَنْطِقَة يسببهما فيروس واحد، وهو فيروس جُدري الماء Varicella zoster.

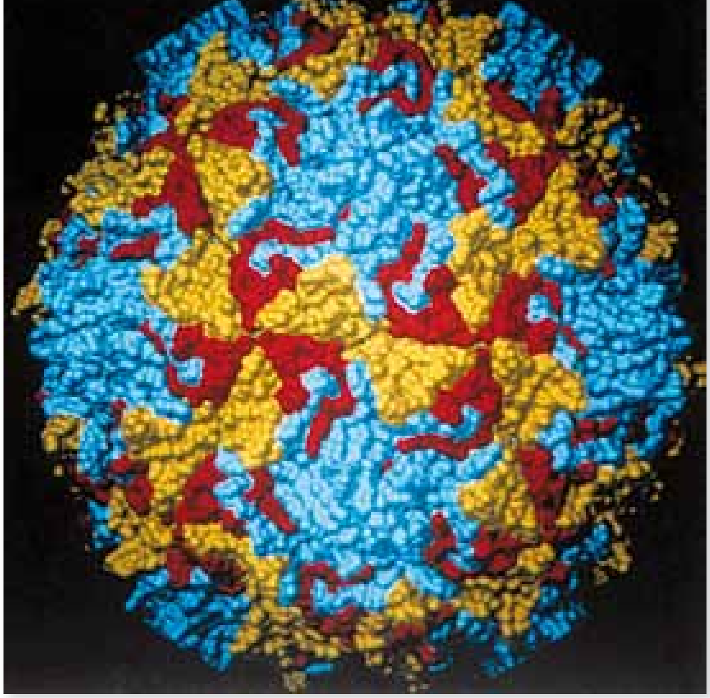
ويمكن لهذا الفيروس أنْ يبقى **كامنًا latent** سنوات عدة. قد يؤدي إجهاد الجهاز المناعي إلى استثارة فيروس جُدري الماء وإصابة أشخاص بداء المَنْطِقَة كانوا قد تعرضوا لفيروس جُدري الماء في الماضي. إنّ هذا يسببه عادة الفيروس نفسه، إلا أنّ الإصابة تُسمّى القوباء الجلدية؛ لأن الفيروس في واقع الحال هو فيروس القوباء Herpes.

الشكل 27–1

تركيب الفيروس. تُوصف الفيروسات بأنها حلزونية، أو ذات شكل بعشرين وجهًا، أو ثنائيًّا، أو متعدد الإشكال اعتمادًا على تناظر الفيروس. **أ.** يمكن أنْ يكون الغلاف البروتيني حلزونيًّا متناظرًا كما هي حال فيرس تَبَرْقُش التّبغ المبين هنا، والذي يصيب النباتات، ويتكون من 2130 جزيئًا بروتينيًّا متماثلًا (الأخضر) مكونة غلافًا أسطوانيًّا حول شريط واحد من RNA (الأحمر). **ب.** إنّ الغلاف البروتيني للفيروسات ذات العشرين وجهًا يتكون من عشرين وجهًا من مثلثات متساوية الأضلاع. وتأتي هذه الفيروسات بأحجام مختلفة مبنية جميعها على الشكل الأساسي. **جـ.** توجد الفيروسات البكتيرية بكثير من الأشكال، إلا أنّ التناظر الثنائي ملحوظ في فيروسات مثل T4 الخاص ببكتيريا القولون – *E.coli*. ويمتاز هذا التناظر برأس ذي عشرين وجهًا يحتوي المادة الوِراثيّة للفيروس، وبذيل حلزوني كذلك. يمكن أنْ تكون بعض الفيروسات مغلفة بغلاف آخر يحيط بالمحيفظة كما في فيروس الإنفلونزا، حيث يتكوّن هذا الفيروس من ثماني قطع من RNA، وكلّ منها في محيفظة حلزونية ما يعطي هذا الفيروس تعددًا في الأشكال.



	أ.	ب.	جـ.	د.
الفيروس	فيروس نباتي (TMV)	فيروس حيواني (الفيروس الغدي)	فيروس بكتيري	فيروس حيواني (الإنفلونزا)
شكل الفيروس	محيفظة حلزونية	محيفظة عشرينية الأوجه	رأس عشريني الأوجه، وذيل حلزوني	محيفظة حلزونية داخل غلاف



الشكل 27–2

الفيروس ذو العشرين وجهًا. إنّ فيروس الشلل هذا له تناظر عشرينيٌّ. فالمحيفظة مكونة من نسخ كثيرة من أربعة بروتينات مختلفة مبينة بألوان مختلفة. (أحد هذه البروتينات داخلي، ولا يمكن رؤيته).

إنّ أيّ مخلوق غالبًا ما يكون قابلًا للإصابة بأكثر من نوع من الفيروسات. ويمكن لهذه الملاحظة أنْ تشير إلى وجود أنواع من الفيروسات أكبر بكثير من أنواع المخلوقات- ربما آلاف البلايين من الفيروسات المختلفة. وتجدر الإشارة هنا إلى أننا تعرّفنا إلى آلاف قليلة فقط من هذه الفيروسات لغاية الآن.

تتضاعف الفيروسات من خلال السيطرة على الأجهزة الحيوية للعائل

يمكننا أنْ ننظر إلى الفيروس الذي يهاجم خليّة، وكأنه مجموعة من الأوامر أو التعليمات التي لا تختلف عن تلك التي في برنامج للحاسوب. وفي العادة، فإنّ الْخليّة تُدار بتعليمات مثبتة في DNA في الكروموسوم، كما هي الحال في تشغيل الحاسوب الذي يُدار بتعليمات مثبتة في نظام التشغيل. وببساطة، فإنّ الفيروس مجموعة من التعليمات هي المادة الْوراثيّة للفيروس التي تخدع الْخليّة، لتقوم بإنتاج نسخ من الفيروس نفسه. ومن هذا المفهوم، أُطلق مسمى الفيروس على فيروسات الحاسوب؛ لأنها تقوم بالسيطرة على الجهاز وتدير أنشطته. وكما هي الحال بالحاسوب المعطّل بفيروس حاسوبي، فإنّ الْخليّة يتمّ تعطيلها غالبًا بسبب الإصابة الفيروسية.

تتضاعف الفيروسات فقط بعد دخولها الخلايا، وعادة ما يُطْلَقُ على الفيروس، وهو خارج الْخليّة فيروس خامل أو نظير الفيروس *virion* لأنه غير نشط أيضيًّا. تفتقر الفيروسات للرايبوسومات وللأنزيمات اللازمة لتصنيع البروتينات، وربما لكل الأنزيمات اللازمة لتضاعف الأحماض النووية. وفي داخل الْخليّة، يسيطر الفيروس على أنظمة نقل المعلومات وترجمتها لإنتاج بروتينات فيروسية من جينات فيروسية مبكرة، وهي تلك الجينات في مادة الفيروس الْوراثيّة التي يتمّ ترجمتها أولًا. يتبع ذلك ترجمة الجينات الوسيطة، ومن ثَمَّ الجينات المتأخرة. إنّ هذا الترتيب في ترجمة الجينات يؤدي إلى مضاعفة الأحماض النووية، وإنتاج بروتينات محيفظة الفيروس. وفي العادة، فإنّ الجينات المتأخرة تقدّم معلومات لإنتاج بروتينات ذات أهمية أساسية في تجميع جسيمات الفيروس وإطلاقها من الْخليّة العائل.

تتخذ غالبية الفيروسات شكلين بسيطين

تتخذ معظم الفيروسات تركيبًا إجماليًّا يكون **حلزونيًّا Helical** أو **عشرينيّ الأوجه Icosahedron**. فالفيروسات الحلزونية مثل فيروس تَبَرْقُش التّبغ في (الشكل 27-1أ) تمتلك شكلًا عصويًّا وخيطيًّا. أما الفيروسات عشرينيَّة الأوجه فتشبه كرة القدم، حيث يمكن التعرف إلى شكلها الهندسي تحت أعلى درجات التكبير باستعمال المجهر الإلكتروني. فالشكل العشريني الأوجه Icosahedron مكوّن من عشرين وجهًا، كلّ منها مثلث متساوي الأضلاع. معظم الفيروسات الحيوانية هي من هذا النوع في تركيبها الأساسي (الشكل 27 –1ب). إنّ الشّكل العشرينيّ المثلّث يشكّل التّصميم الأساسيّ للقبّة الجيوديزية، وهو أفضل وأجود ترتيب متناظر يمكن لوحدات صغيرة أنْ تتخذه لتكوّن غلافًا بأكبر سعة داخلية ممكنة (الشكل 27–2).

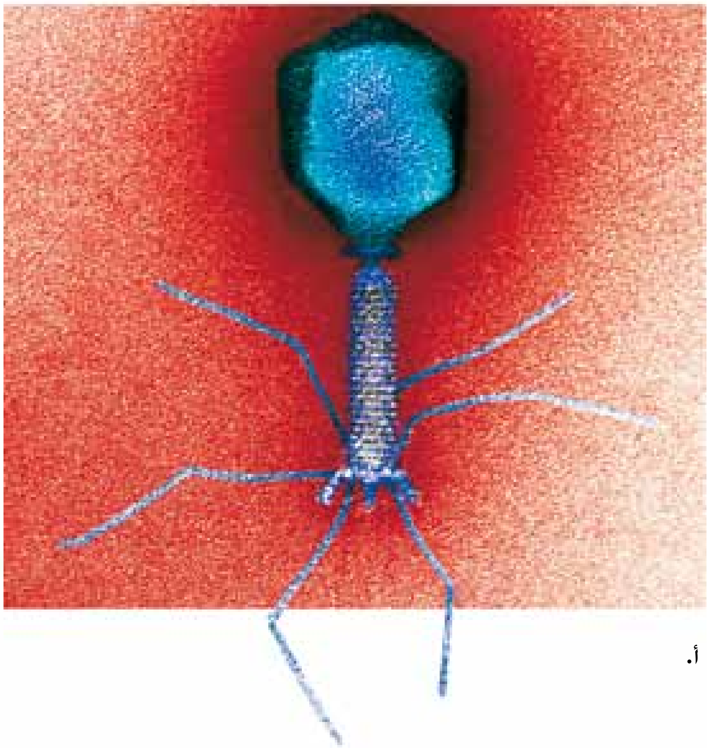
هناك بعض الفيروسات المعقدة كما في فيروس T البكتيري الزوجي المبين في (الشكل 27–3). لهذه الفيروسات المعقدة تناظر ثنائيٌّ، أو تناظر مزدوج، أيّ إنه غير حلزونيّ، وليس شكلًا عشريني الأوجه مثلثًا. وفي حالة الفيروس البكتيري T الزوجي المبين، فإنّ هناك الرأس الذي هو عبارة عن عشرين مثلثًا متطاولًا، وهناك

الشكل 27–3

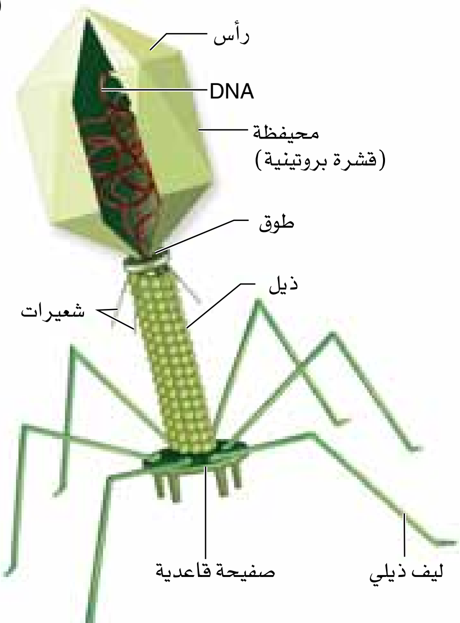
الفيروس البكتيري. يبدي الفيروس البكتيريّ تركيبًا معقدًا.

أ. صورة بالمجهر الإلكتروني.

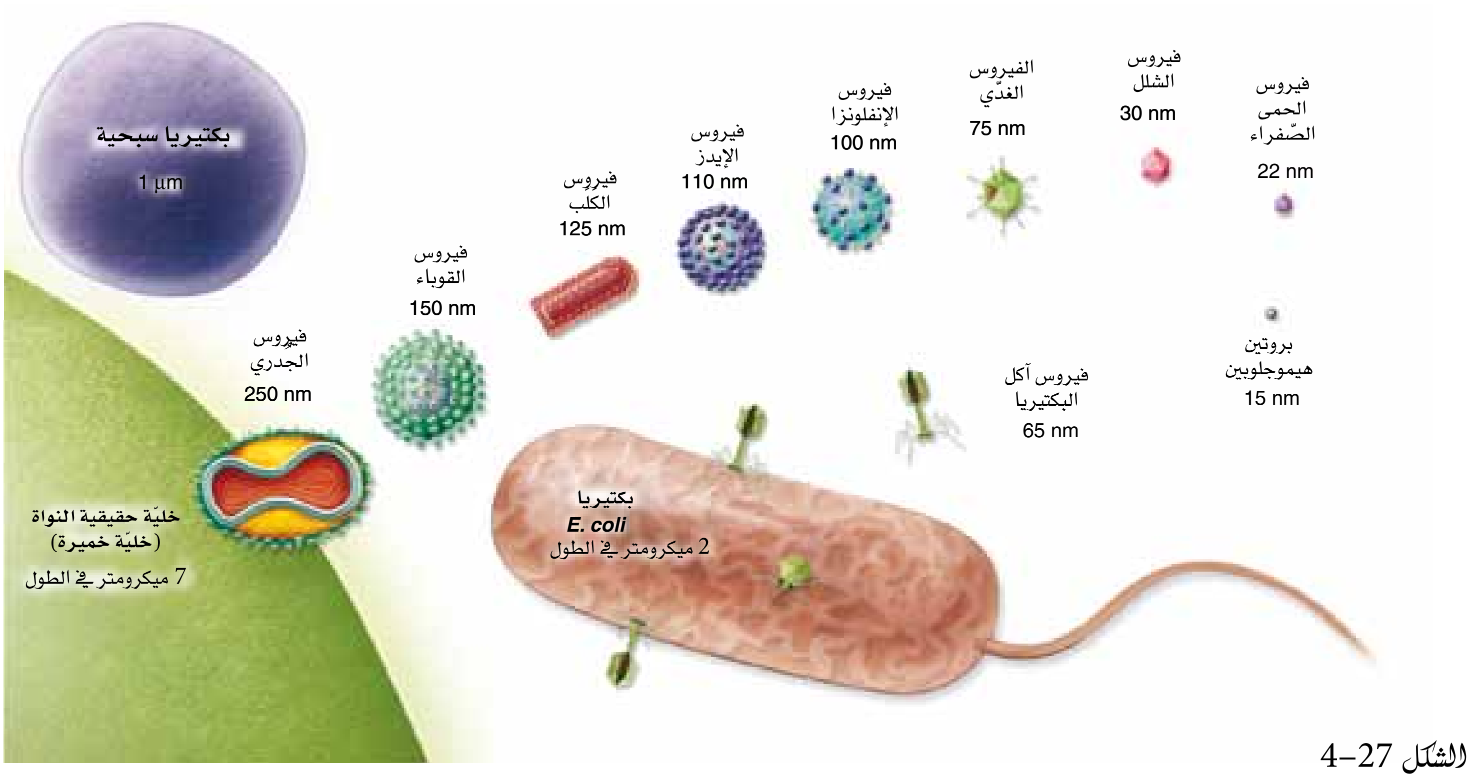
ب. مخطط لتركيب الفيروس البكتيريّ T4 (تم إزالة بعض الوجوه لتبيان التركيب الداخلي).



أ.



ب.



الشكل 27–4

تتباين الفيروسات في الحجم والشكل. لاحظ التباين الدرامي في حجم خليّة حقيقية النواة كالخميرة وخليّة بدائية النوى كالبكتيريا وكثير من الفيروسات المختلفة.

طوق يربط الرأس بأنبوب أجوف ذي تناظر حلزوني ينتهي إلى قاعدة بألياف ذيلية. ومع أنّ الفيروسات الحيوانية ليس لها هذا التناظر الثنائي، فإنّ بعضها كما في فيروس الجُدري له محيفظة متعددة الطبقات معقدة التركيب. أما بعض الفيروسات المغلفة مثل فيروس الإنفلونزا، فهو متعدد الأشكال، وليس له أيّ تناظر مميّز.

تختلف حجوم الفيروسات أيضًا بدرجة كبيرة. وكما هو مبين في الشكل 27–4 فإنّ الفيروسات الصغيرة جدًا مثل فيروس الشلل، أمكن إنتاجه في المختبر باستعمال معلومات التعاقب، وآلة قادرة على إنتاج الأحماض النووية من النيوكليوتيدات. الفيروسات الكبيرة مثل فيروس الجدري تحمل جينات أكثر عادة، وهي ذات تركيب أكثر تعقيدًا، وتميل لامتلاك دورة قصيرة بين دخول جسيمات الفيروس للعائل. ومن ثم إنتاج الفيروسات الجديدة الخاملة وإطلاقها.

تظهر المادة الْوراثيّة للفيروسات تنوعًا كبيرًا

تتنوع المادة الْوراثيّة الفيروسية كثيرًا في نوع الحمض النووي، وفي عدد الأشرطة المكونة له (جدول 27–1). فبعض الفيروسات مثل تلك المسببة للإنفلونزا والحصبة، ونقص المناعة المكتسبة، تمتلك مادة وراثية من RNA. معظم هذه الفيروسات أحادية الشّريط وتتضاعف، ويتمّ تجميعها في سيتوبلازم الخلايا حقيقية النوى المصابة. ويُلاحظ أنّ تضاعف فيروسات RNA محفوف بالأخطاء، ما يؤدي لظهور نسبة عالية من الطفرات، وهذا ما يجعلها هدفًا صعبًا لجهاز المناعة في العائل، وكذلك الحال للمطاعيم والعقاقير المضادة للفيروسات.

ففي فيروسات RNA وحيدة الشّريط، إذا تكون محتواها الجيني من ترتيب قواعد mRNA الرسول نفسه الذي يستعمل لإنتاج بروتينات الفيروس، فإنّ هذا المحتوى الجيني يمكنه أنْ يقوم بعمل RNA الرسول. مثل هذه الفيروسات يُطْلَقُ عليها الفيروسات موجبة الشّريط *Positive-strand viruses*. في المقابل، إذا كان المحتوى الجيني مكملًا لـ RNA الرسول للفيروس، فيطلق عليه الفيروس سالب الشّريط *Negative-strand virus*.

هناك صنف خاص من فيروسات RNA يُطلق عليها **الفيروسات الراجعة Retroviruses** ولها محتوى جيني يمكن قراءته عكسيًّا وصولًا لـ DNA وذلك باستعمال أنزيم **الناسخ العكسي Reverse transcriptase**، وغالبًا ما يتمّ ربط قطع DNA المنتجة بهذه الطريقة وتكاملها مع كروموسوم الْخليّة العائلة. وفيروس **نقص المناعة المكتسبة في الإنسان Human immunodeficiency virus (HIV)** والمسبب **لنقص المناعة المكتسبة Acquired immune deficiency syndrome (AIDS)** هو من الفيروسات الراجعة (سيتم وصف هذا الفيروس لاحقًا).

تمتلك بعض الفيروسات مثل فيروس الجُدري والقوباء محتوى وراثيًّا مكونًا من DNA. معظم فيروسات DNA مزدوجة الشّريط، ويتضاعف DNA لها في نواة خلايا عوائل حقيقية النوى.

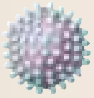
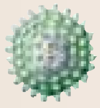
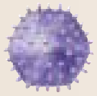
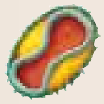
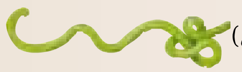
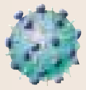
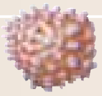
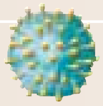
تمتلك الفيروسات تركيبًا بسيطًا جدًا يحتوي تركيبًا جينيًّا من الحمض النووي في غلاف بروتيني. وتتضاعف هذه الفيروسات من خلال سيطرتها على أجهزة خليّة العائل؛ ولهذا فهي طفيليات إجبارية داخل الْخليّة. لهذه الفيروسات تنوع كبير في محتواها الجيني المكون من DNA وRNA وقد يكون وحيدًا أو ثنائي الشّريط.

2-27 آكلة البكتيريا: الفيروسات البكتيرية

آكلة البكتيريا Bacteriophage (للمفرد والجمع) فيروسات تصيب البكتيريا، وهي متنوعة في التركيب والوظيفة، وتلتقي جميعها بوجودها في عوائل بكتيرية. وكثير من هذه الأنواع، التي يطلق عليها اختصارًا الآكل *Phage*، كبيرة ومعقدة وبها كمية كبيرة نسبيًّا من DNA والبروتين.

لوحظ وجود فيروسات في البكتيريا القديمة Archaea تشبه فيروسات التناظر الثنائي الآكلات وبرأس عشريني الوجه مثلث وذيل حلزوني. بعض فيروسات

الجدول 27-1 بعض الأمراض الفيروسية الهامة التي تصيب الإنسان

المرض	المسبب	التركيب الجيني	الحامل/الوبائية
جُدري الماء Chicken pox	فيروس جُدري الماء Varicella zoster 	DNA ثنائي الشّريط	ينتشر عن طريق الاختلاط بأفراد مصابين، لا علاج له، ونادرًا ما يقتل. له لقاح أقرّ في أميركا منذ عام 1995.
التهاب الكبد الوبائي B Hepatitis B (viral)	فيرس الكبد الوبائي Hepadnavirus 	DNA ثنائي الشّريط	عدوى عالية من خلال سوائل جسم المصاب. 1% من الأميركيين مصابون به. يتوافر لقاح له، لا علاج له. يمكن أن يكون قاتلًا.
القوباء Herpes	فيرس القوباء Herpes simplex virus 	DNA ثنائي الشّريط	بثرات تنتشر من خلال اتصال جسمي أو حيث تظهر بثرات البرد ويلاحظ سعة انتشاره عالميًا، لا علاج له، ويمكن أن تبقى الإصابة كامنة لعدة سنوات.
التوحد النووي Mononucleosis	فيرس إيبستاين – بار Epstein–Barr virus 	DNA ثنائي الشّريط	ينتشر من خلال الاتصال بلعاب مصاب. يمكن أنْ يستمر لعدة أسابيع. واسع الانتشار في الشباب صغار السن، ولا علاج له. نادرًا ما يكون قاتلًا.
الجُدري Smallpox	فيروس فاريولا (الجُدري) Variola virus 	DNA ثنائي الشّريط	تاريخيًا، قاتل رئيس. آخر حالة تم تسجيلها عام 1977 وحملات التطعيم العالمية أدت إلى التخلص منه بصورة كاملة.
نقص المناعة المكتسبة (الإيدز) AIDS	فيروس نقص المناعة الإنساني HIV 	RNA أحادي الشّريط موجب (نسختان)	يدمّر الجهاز المناعي مؤديًا للموت بسبب العدوى أو السّرطان. قدرت منظمة الصحة العالمية في عام 2005 أن هناك نحو 40 مليون شخص يحملون المرض و 4.1 مليون حالة إصابة متوقعة و 2.8 مليون حالة وفاة. توفي أكثر من 25 مليون منذ عام 1981.
الشلل Polio	فيروس معوي Enterovirus 	RNA أحادي الشّريط موجب	إصابة حادة في الجهاز العصبي المركزي تؤدي للشلل وغالبًا مميتة. وقبل إنتاج لقاح سالك عام 1954 كان عدد الإصابات في أمريكا يصل إلى 60,000 سنويًا.
الحمى الصّفراء Yellow fever	فيروس الحمى الصفراء Flavivirus 	RNA أحادي الشّريط موجب	ينتقل من فرد إلى آخر من خلال البعوض. كان سببًا للوفيات خلال بناء قناة بنما. إذا لم تتم المعالجة فقد تصل نسبة الوفيات إلى 60%.
إيبولا Ebola	فيروس الإيبولا (الفيروس الخيطي) Filoviruses 	RNA أحادي الشّريط سالب	حمى نزفية حادة، حيث يهاجم الفيروس الأنسجة الضامة مؤديًا لنزف عارم وإلى الوفاة. وتصل نسبة الوفيات إلى 50 –90% إن لم تتم المعالجة، والإصابات محددة في مناطق محلية من وسط إفريقيا.
الإنفلونزا Influenza	فيروس الإنفلونزا Influenza viruses 	RNA أحادي الشّريط سالب (٨ قطع)	قاتل رئيس تاريخيًا (حيث توفي 20–50 مليون شخص خلال 18 شهرًا في 1918– 1919. من عوائلها، البط الآسيوي والدجاج، والخنازير. ولا تتأثر طيور البط بهذا الفيروس الذي يعيد ترتيب جينات مولدات ضده خلال تكاثره في البط مؤديًا لظهور سلاسلات فيروسية جديدة.
الحصبة Measles	فيروس الحصبة Paramyxoviruses 	RNA أحادي الشّريط سالبًا	معد بدرجة عالية عن طريق الاتصال بمصابين. يتوافر له لقاحات وغالبًا ما تتم الإصابة خلال الطفولة حيث لا خطورة عالية كما هي الحال عند إصابة الكبار.
الالتهاب التنفسي الحاد (سارس) SARS	فيروس SARS التويجي Coronavirus 	RNA أحادي الشّريط سالب	إصابة تنفسية حادة ومرض صاعد. ويمكن أنْ يكون مميتًا خصوصًا عند كبار السن. ومن الحيوانات المعرضة للإصابة عامة؛ الخفاش والثعالب، والظّربان والراكون، كما أنّ الحيوانات المنزلية مرشحة للإصابة أيضًا.
الكَلَب Rabies	فيروس داء الكلَب Rhabdovirus 	RNA أحادي الشّريط سالب	إصابة حادة تصل للدماغ، وتنتقل بالتعرض للعض من حيوان مصاب. قاتل إنْ لم يُعالج. ومن الحيوانات المعرضة للإصابة به عامة؛ الخفاش والثعالب، والظّربان والراكون. كما أنّ الحيوانات المنزلية مرشحة للإصابة به.

البكتيريا القديمة لها تناظر أكثر تعقيدًا، ولا تشبه أيًا من الفيروسات المعروفة، ولا يُعرف عنها الكثير، ولذلك لن نناقشها أكثر من ذلك.

إنّ الفيروسات التي تصيب بكتيريا القولون *E.coli* كانت من أوائل الفيروسات التي اكتشفت ومازالت الأكثر دراسة. وقد تمت تسمية الفيروسات التي تصيب بكتيريا القولون بوصفها أعضاء في سلسلة T (T1، T2 وهكذا). في حين أُعطيت فيروسات أخرى أسماء مختلفة أخرى. ولتوضيح تنوع هذه الفيروسات، فإنّ T3 و T7 فيروسات عشرينية الوجه مثلثة ولها ذيول قصيرة. في المقابل، فإنّ فيروسات T – الزوجية (T2، T4 و T6) لها رأس عشريني الوجه مثلث، ومحيفظة مكونة مبدئيًا من 3 بروتينات، وعنق رابط بياقة (طوق) وشعيرات طويلة، وذيل طويل، وصفيحة قاعدة مركبة (انظر الشكل 27–3).

تتكاثر الفيروسات البكتيرية بدورتين

عند إصابة خليّة البكتيريا بالفيروس البكتيري T4 فإنّ واحدة على الأقل من الزوائد الذيلية للفيروس تلامس بروتينات الجدار الخلوي في خليّة البكتيريا. تكون هذه الزوائد الذيلية محمولة عادة بالقرب من رأس الفيروس البكتيري عن طريق الشعيرات. تقوم الزوائد الذيلية الأخرى بوضع الفيروس البكتيري عموديًّا مع سطح خليّة البكتيريا ما يجعل الصفيحة القاعدية تلامس سطح خليّة البكتيريا.

الاتصال بالعائل

تحدّد فيروسات مختلفة أهدافًا لها على أجزاء مختلفة من السطح الخارجي لخليّة البكتيريا، وتُسمّى الخطوةُ الأولى هذه **الارتباطَ Attachment** أو **الالتصاقَ Adsorption**. الخطوة اللاحقة هي، إدخال المحتوى الجيني للفيروس إلى داخل الْخليّة، وتبدو هذه أكثر فهمًا في الفيروس الثائي T4. عند اكتمال الالتصاق، ينقبض ذيل الفيروس، وتمرّ أنبوبة الذّيل عبر فتحة تظهر في الصفيحة القاعدية مؤدية لثقب جدار خليّة البكتيريا، ومدخلة محتويات رأس الفيروس من المحتوى الجيني إلى سيتوبلازم خليّة العائل. تُسمّى هذه الخطوة عمليةَ **الاختراق Penetration** أو **الحقن Injection**.

عند دخول الفيروس إلى الخلية البكتيرية، يسيطر حالًا على أنزيمات تكاثر الْخليّة وإنتاج البروتينات من أجل إنتاج مكونات الْفيروس، وهذه هي **مرحلة البناء Synthesis phase**، وبعد بناء هذه المكونات الفيروسية يتمّ **تجميعها Assembly** ومن ثم يتمّ **إطلاق Release** أو تحرير الجسيمات الفيروسية من خلال عمل أنزيمات قادرة على تفجير خليّة العائل، أو من خلال التّبرعم عبر الجدار الخلوي لخلية العائل. ويشار إلى الفترة الزمنية التي بين الالتصاق وتكون الجسيمات الفيروسية بفترة الانكساف *Eclipse period*. حيث لو تَمَّ تحلل الْخليّة العائل في هذه المرحلة، فلن يتمّ إطلاق أيّ فيروسات نشطة أو القليل منها.

الدّورة التحللية *Lytic cycle*

عندما يقوم الفيروس المتضاعف داخل الْخليّة بتحليلها، يُشار إلى ذلك بدورة التحلل (الشكل 27-5 يسارًا). تشبه المراحل الأساسية للدورة التحللية في فيروسات البكتيريا تلك التي للفيروسات الحيوانية غير المغلّفة. ومعروف أنّ سلسلة فيروسات البكتيريا من سلالة T **ممرضة Virulent** أو **فيروسات محللة Lytic phages** إذ تتضاعف في الخلايا المصابة ما يؤدي لتحليلها وتمزقها.

الدّورة المعتدلة (المولدة للتحلل)

مقارنة بالدورات التحللية البسيطة، لا تقتل بعض الفيروسات البكتيرية الخلايا التي تصيبها مباشرة، وإنما تربط حمضها النووي مع المحتوى الجيني لخلية العائل المصابة. ويعطي هذا الارتباطُ الفيروساتِ فائدةً مميزةً، حيث إن الفيروسات جميعها تحتاج إلى خليّة عائل حية لتتضاعف داخلها. فعملية التكامل هذه توفر للفيروس إمكانية البقاء داخل الْخليّة العائل والتضاعف مع المادة الْوراثيّة DNA للخليّة العائل عند تضاعفها. تُسمّى هذه **الفيروسات بالمعتدلة Temperate** أو **المولدة للتحلل Lysogenic phage**، وتُسمّى قطعة المادة الْوراثيّة المرتبطة بالمادة الْوراثيّة للخليّة العائل **الفيروس الأولي Prophage** والْخليّة الحامل لهذا الفيروس الْخليّة **المولدة للتحلل Lysogen**.

من هذه الفيروسات البكتيرية المولدة للتحلل، الفيروسُ البكتيريّ الخاص ببكتيريا القولون *E.coli*. ونعرف عن هذا الفيروس البكتيري بمقدار ما نعرف عن أيّ جسيم حيوي، حيث إن تسلسله الكامل المكون من 48,502 من القواعد قد تم تحديدها. ومعروف أن 23 بروتينًا على الأقل ذات علاقة بتكوّن الفيروس البكتيري ونضجه. وإن أنزيمات أخرى تؤدي دورًا في عملية تكامل هذا الفيروس مع المحتوى الجيني للعائل.

عندما يصيب فيروس أيّ خليّة، تشكل الأحداث المبكرة المفتاح الجيني الذي سيقرر فيما إذا كان الفيروس سيتضاعف، ويدمر الْخليّة أو يلتحق بالمادة الْوراثيّة للعائل، ويتضاعف بصورة سلبية مع تضاعف المحتوى الجيني لها. إنّ تقرير أيّ الحالتين التحللية أو الاعتداليّة سيسلك يعتمد على تفعيل الجينات المبكرة. يتمّ إنتاج اثنين من البروتينات المنظمة في مرحلة مبكرة يتنافسان على الارتباط بمواقع على DNA الفيروس البكتيري. واعتمادًا على أيّ البروتينات سيكون "رابحًا" فإنه سيتم تفعيل الجينات الضرورية لتضاعف المحتوى الجيني لبدء الدّورة التحللية، أو تفعيل الجينات اللازمة لإنتاج أنزيمات ضرورية لتكامل المحتوى الجيني للفيروس البكتيري وارتباطه مع كروموسوم العائل، ومن ثَمَّ ابتداء **الدّورة المعتدلة Lysogenic cycle** (الشكل 27-5 اليمين).

إن تكامل الفيروس البكتيري بالمحتوى الجيني للخلية يشار إليه بالاعتدال، أو **توليد التحلل Lysogeny**. يعاني الفيروس البكتيري المعتدل قمع تفعيل المحتوى الجيني (انظر الفصل الـ 16) عن طريق أحد البروتينات الفيروسية المنظمة المذكورة آنفًا. وهذه ليست حالة دائمة مع ذلك، ففي أوقات إجهاد الْخليّة، يمكن إزالة القمع عن الفيروس الأولي، ويتمّ تفعيل الأنزيمات اللازمة وإنتاجها لفصل المحتوى الجيني للفيروس وتحريره. عندئذ، تشبه حالةُ المحتوى الجيني للفيروس حالتَه عند مرحلة بدء الإصابة. ويمكن للدورة التحللية أنْ تبدأ مع تفعيل مبكر للجينات، وتضاعف للمادة الْوراثيّة، وبعدها تفعيل الجينات المتأخرة ما يؤدي لتكوّن جسيمات فيروسية، مؤدية لتحلل الْخليّة.

يُسمّى التّحول من حالة الاعتدال للفيروس الأولي إلى حالة التحلل **عمليةَ الحثّ Induction**. يمكن تنشيط هذه الحالة في المختبر من خلال عوامل الإجهاد، مثل تجويع الخلايا، أو تعريضها للأشعة فوق البنفسجية. وتستفيد العمليات الجزيئية لعملية الحثّ من بروتينات العائل التي تستجيب للإجهاد لإنتاج أنزيم محلل للبروتين، يمكنه تعطيل بروتين مثبط للمحتوى الجيني للفيروس ليبقيه صامتًا. إنّ الوظيفةَ العادية لهذا الأنزيم المحلل للبروتين هي تكسيرُ بروتين العائل المثبط الذي يتحكم في جينات إصلاح المادة الْوراثيّة. ويبدو أنّ كلا البروتينين المثبطين متشابهان، لدرجة يمكن تحطيمهما بهذا الأنزيم المحلل للبروتين.

تقوم الفيروسات البكتيرية بإضافة جينات للمادة الوراثية للعائل

يمكن لبعض الجينات الفيروسية القليلة أنْ تفعَّل في الوقت نفسه الذي تفعَّل فيه جينات العائل خلال مرحلة التكامل في دورة التضاعف المعتدلة. وفي بعض الأحيان، يكون تفعيل هذه الجينات ذا تأثير مهم في الْخليّة العائل، إذ يغيرها لتأخذ صورة جديدة تمامًا. وعند تغير الشكل الخارجي، أو تغير صفات البكتيريا في حالة الاعتدال نتيجة وجود الفيروس الأولي، فإنّ هذا التغير يُدعى **التحوّلَ الْفيروسيَّ البكتيريَّ Phage conversion**.

التّحول الْفيروسيّ للبكتيريا المسببة للكوليرا

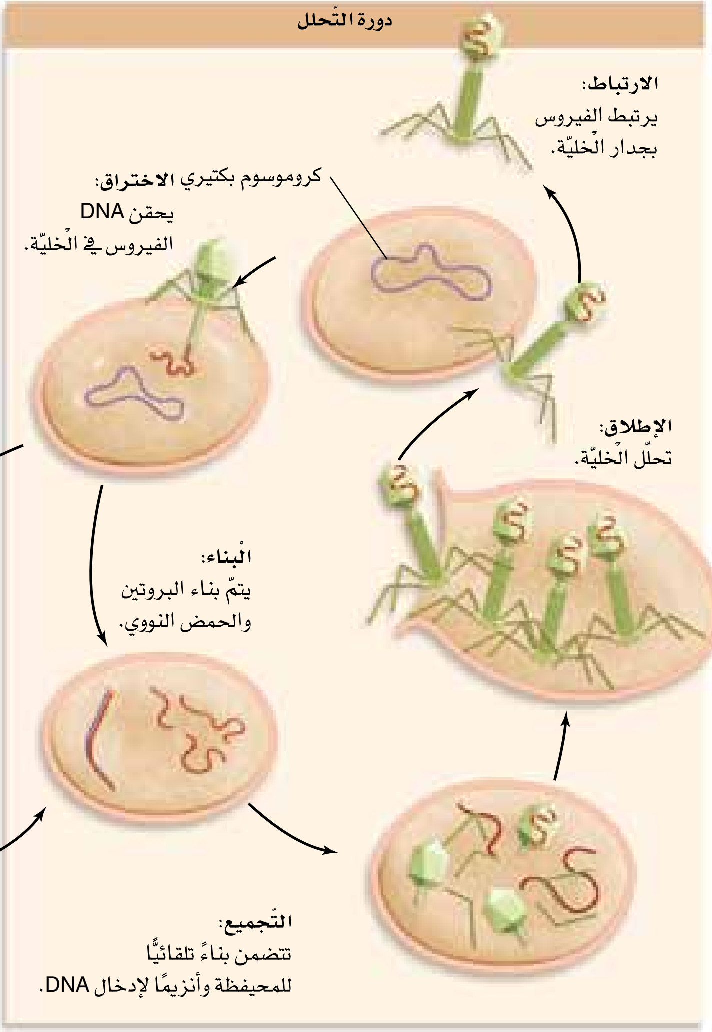
توجد بكتيريا *Vibrio cholerae* عادة بصورة غير مؤذية، إلا أنّ هناك نمطًا آخر ممرضًا. في هذا النمط، تُعَدُّ البكتيريا مسؤولةً عن مرض الكوليرا المميت. إلا أنّ سبب تحول هذه البكتيريا من الحالة غير الممرضة إلى الحالة الممرضة لم يتمّ التّعرّف إليه إلا حديثًا.

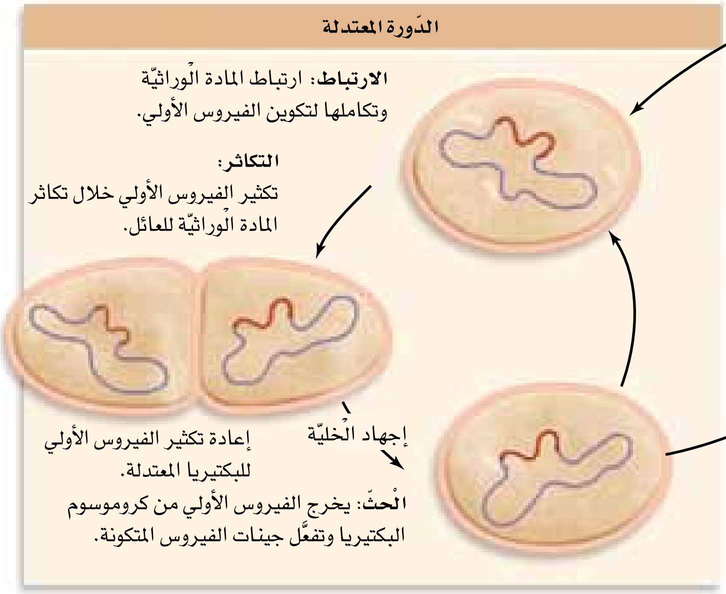
الآن، تبين البحوث أنّ فيروسًا بكتيريًّا يصيب بكتيريا *V. cholerae* يدخل لها جين لإنتاج سُمّ الكوليرا. يتمّ تكامل هذا الجين، إضافة إلى جينات الفيروس الأخرى، بالمادة الْوراثيّة للبكتيريا ويتمّ تفعيل جين السّمّ هذا مع جينات العائل الأخرى، وبذلك تتحول البكتيريا الحميدة إلى بكتيريا ممرضة.

إنّ المستقبلات التي يستخدمها هذا الفيروس البكتيري الحامل لمعلومات السمية تتمثل في زوائد تشبه الشعر موجودة على السطح الخارجي لبكتيريا *V. cholerae* (الفصل الـ 28). وفي تجارب حديثة، أمكن تحديد أنّ طفرات بكتيرية فيها تفتقر لهذه الزوائد كانت مقاومة للإصابة بذلك الفيروس البكتيري. يتضمن هذا الاكتشاف أثرًا مهمًّا في الجهود المبذولة لتطوير مطاعيم ضد مرض الكوليرا، التي لم تفلح حتى الآن. ويمكن للتحول الْفيروسيّ أنْ يغير أيّ بكتيريا تمتلك الزوائد وغير منتجة للسّمّ من *V. cholerae* لتصبح بكتيريا منتجة للسّمّ من النمط المميت.

الشكل 27–5

الدورات التحللية والمعتدلة للفيروس البكتيري. في الدّورة التحلليّة، يوجد الفيروس البكتيري على شكل DNA حرّ في سيتوبلازم الْخليّة البكتيرية العائل، ويقوم DNA الفيروس بتوجيه إنتاج جسيمات فيروسية جديدة عن طريق الْخليّة العائل، إلى أنْ يتمّ قتل هذه الْخليّة بالتحلل عن طريق الفيروس. وفي الدّورة المعتدلة، يتكامل DNA للفيروس البكتيري مع المادة الْوراثيّة الدائرية الكبيرة للبكتيريا على شكل فيروس أولي، ويتمّ تضاعفه مع تضاعف المادة الْوراثيّة للبكتيريا. ويمكنها الاستمرار في التضاعف وإنتاج بكتيريا بحالة الاعتدال، كما يمكنها الدخول في الدّورة التحللية، وقتل الْخليّة. إن الفيروسات البكتيرية أصغر من عائلها بشكل أكبر، يوضحه هذا الشكل.





ومع أنّ التّحول الْفيروسيّ في بكتيريا الكوليرا *V. cholerae* يشكل مثالًا تقليديًّا، فإنه ليس المثال الوحيد في التّحول الْفيروسيّ المسبب للأمراض الإنسانية. فالسّمّ الموجود في بكتيريا الخناق (الدفتيريا) *Corynebacterium diphtheriae* المسببة لهذا المرض هو نتاج لعملية التّحول الْفيروسيّ، وكذلك الحال للتغيرات التي تحدث في السطوح الخارجية لبعض أنواع السالمونيلا الممرضة *Salmonella*.

الفيروسات البكتيرية تصيب البكتيريا، ولها نوعان رئيسان من دورات الحياة: الدّورة التحللية التي تؤدي لموت مباشر للعائل، والدّورة الاعتداليّة، حيث يصبح الفيروس جزءًا من المادة الْوراثيّة للعائل، ويتمّ انتقاله عموديًا بانقسام الْخليّة. يمكن للظروف أنْ تتسبب في تحول الفيروس البكتيري من دورة الاعتدال إلى الدّورة التحللية. يمكن أنْ تسهم الفيروسات البكتيرية بجينات العائل كما هي الحال في بكتيريا الكوليرا *V. cholerae* حيث إنّ سمّ الكوليرا نابعٌ من الفيروس البكتيري.

3-27 فيروس نقص المناعة المكتسبة الإنساني HIV

يتوزع كَمٌّ متنوعٌ من الفيروسات بين الحيوانات. والطريقة الجيدة للحصول على فكرة عامة عن مميزات هذه الفيروسات هو بالنظر إلى أحد هذه الفيروسات الحيوانية بصورة مفصلة. وسنتناول هنا الفيروس الجديد نسبيًّا، والمسؤول عن مرض فيروسي قاتل؛ إنه مرض نقص المناعة المكتسبة *AIDS*.

يسبب فيروس نقص المناعة المكتسبة الإنساني مرض الإيدز

تم الإعلان أول مرة عن هذا المرض المعروف الآن بمرض الإيدز AIDS عام 1982 في الولايات المتحدة، مع أن من المحتمل وفاة العشرات من الناس بسببه قبل هذا التاريخ، ولم يتمّ تشخيص حالاتهم. إنّ المعلومات المتوافرة من عينات البلازما المجمدة، والتقديرات المبنية على سرعة تطوره، والتّنوّع الحديث لسلالات هذا الفيروس في المجتمعات البشرية، تضع أصل هذا الفيروس الإنساني في إفريقيا، ومنذ خمسينيّات القرن الماضي. ولم يمضِ وقت طويل حتى تم التعرّف إلى هذا العامل المعدي، وهو فيروس عكسي، مخبريًّا في فرنسا. لقد بينت دراسة فيروس نقص المناعة المكتسبة الإنساني ارتباطه القوي بفيروس الشمبانزي، ما يدل على تمدّد حديث في عائل هذا الفيروس من الشمبانزي في أواسط إفريقيا إلى الإنسان.

وتتباين درجات مقاومة الإنسان المصاب بهذا الفيروس؛ لأن بعض النّاس لديه مقاومة منخفضة تجاه الإصابة. ولذا، ينتقل المرض من حالة التشخيص الموجب بالمرض إلى الحالة المرضية الحقيقية من الإيدز، التي تنتهي حتمًا بالموت.

في حين أنّ آخرين، وحتى بعد التعرض المتكرر، لا يتمّ تشخيصهم بموجبي الفيروس، وإذا تم ذلك، لا تظهر عليهم أعراض الإصابة به.

ومن الافتراضات الحديثة نسبيًّا لتفسير التباين في درجة الخضوع للإصابة، وجودُ التباين الجيني بين هذه المجموعات نتيجة ضغوط الانتخاب الواقعة على المجتمعات البشرية بسبب فيروسات مثل فيروس الجُدري، وفيروس الفاريولا الأكبر خلال القرون. ونتيجة لحملات التطعيم والمناعة، فقد تم التخلص والقضاء على مرض الجُدري في المجتمعات الإنسانية، على الرغم من أنه قد تسبب قبل ذلك في موت البلايين عبر العالم.

وكي يتمكن فيروس الجُدري من إصابة الْخليّة، لا بدّ من وجود مستقبلات بروتينية في غشائها الخلوي، حيث يرتبط به الفيروس، أما الأفراد الذين تحمل خلاياهم مستقبلات طافرة فسيكونون أكثر مقاومة للجُدري، وبالطبع تكون قد نقلت هذه الصفات الجينية لأبنائهم. وقد اقترح أنّ أحد هذه المستقبلات التي يستعملها فيروس نقص المناعة المكتسبة، وهو CCR5 هو نفسه مستقبل لفيروس الجُدري. ومعروف أنّ الأشخاص المقاومين لفيروس نقص المناعة المكتسبة لديهم الجين الطافر CCR5. إنّ الظهور التاريخي وتوزيع هذه الطفرة في المجتمعات البشرية يتماهى مع التوزيع التاريخي لفيروس الجُدري. وستتمّ مناقشة وباء الإيدز لاحقًا في الفصل 51.

الإصابة بفيروس نقص المناعة المكتسبة يعيق عمل جهاز المناعة لدى المصاب

يهاجم فيروس نقص المناعة المكتسبة، في حالات مرضى الإيدز، وبشكل أساسي **خلايا $CD4^+$** وخصوصًا خلايا T المساعدة. **وخلايا T المساعدة Helper T cells** هذه هي المسؤولة عن الإعداد للاستجابة المناعية ضد الغزاة الأجانب وعملها موضح بشكل كامل في (الفصل الـ 51).

يصيب فيروس نقص المناعة المكتسبة الإنساني خلايا $CD4^+$ ويقتلها، مبقيًا على عدد ضئيل منها. ودون هذه الخلايا الأساسية للجهاز المناعي، فإنّ الجسم لا يمكنه الإعداد للدفاع ضد البكتيريا أو الفيروسات الغازية، ولذلك يموت مرضى الإيدز عادة من إصابات يمكن للأشخاص الأصحاء التغلب عليها. عادة، هذه الأمراض التي تُسمّى العدوى الانتهازية *Opportunistic infections*، لا تسبب أمراضًا، إلا أنها تشكل جزءًا من التقدم في حالة الإصابة بفيروس نقص المناعة الإنساني نحو حالة الإيدز المرضية.

بصورة عامة، الأعراض السريرية لا تبدأ في التقدم إلا بعد فترة كمون طويلة، عادة ما تستمر بين 8–10 سنوات منذ بدء التعرض للإصابة بالفيروس. لكن بعض الأفراد يمكن أن يعانوا الأعراض في فترات قليلة قد تصل إلى سنين. وخلال فترة الكمون، فإنّ جسيمات الفيروس لا تنتشر. إلا أنّ الفيروس قد يوجد متكاملًا مع المادة الْوراثيّة للمبلعمات الكبيرة Macrophages وخلايا $CD4^+$ على شكل فيروس أولي بشكل مشابه للفيروس البكتيري الأولي في البكتيري.

الكشف عن فيروس نقص المناعة الإنساني

إن الكشف عن فيروس نقص المناعة الإنساني لا يعتمد على وجود الفيروس في الدّورة الدموية، بل يعتمد على وجود الأجسام المضادة لهذا الفيروس. ويعود ذلك إلى أنّ الأشخاص الذين يحملون في دمهم جسيمات هذا الفيروس هم وحدهم الذين سيحملون الأجسام المضادة لهذا الفيروس من فترة إلى أخرى. توفر عملية المسح هذه طريقة فعالة لتحديد ما إذا كانت هناك ضرورة لفحوص أخرى لتأكيد حالة وجود الفيروس الإنساني.

انتشار مرض نقص المناعة المكتسبة الإنساني

على الرّغم من أنّ حاملي فيروس نقص المناعة الإنساني لا يحملون أيّ أعراض خلال فترة الكمون، فإنهم قادرون تمامًا على نقل العدوى؛ ما يجعل السّيطرة على انتشار فيروس نقص المناعة الإنساني صعب المنال. ويبدو أنّ سبب بقاء هذا الفيروس مختفيًا مددًا طويلة هو أنّ دورة الإصابة تستمر بين 8–10 سنوات دون أيّ أذى ملاحظ على المصاب، وهذا عائد لفعالية الجهاز المناعي خلال هذه الفترة. ومع ذلك، يسمح حدوث الطفرات العشوائية في الفيروس، أو فشل الاستجابة المناعية للفيروس بالتغلب بسرعة على الدفاعات المناعية ما يؤدي لبداية ظهور الإصابة بالإيدز.

يصيب فيروس نقص المناعة المكتسبة خلايا أساسية في جهاز المناعة

تقدم الطريقة التي يصيب بها فيروس نقص المناعة الإنساني مثالًا جيدًا لكيفية تضاعف الفيروسات الحيوانية (الشكل 27–6). تتبع معظم أنواع العدوى الفيروسية مسارًا مشابهًا، غير أنّ تفاصيل الدخول والتضاعف تختلف في الحالات الفردية.

الالتصاق

عند دخول الفيروس في مجرى الدم الإنساني، تنتشر جسيمات الفيروس في عموم أنحاء الجسم، إلا أنها تصيب خلايا $CD4^+$ فقط. تحتاج معظم الفيروسات الحيوانية الأخرى كذلك إلى متطلبات ضيقة. فمثلًا، يذهب فيروس التهاب الكبد إلى الكبد فقط. في حين يذهب فيروس داء الكلَب إلى الدّماغ. ويتحدد الانتحاء النسيجي بالبروتينات الموجودة على سطوح الخلايا والفيروسات. فعلى سبيل المثال، يستعمل فيروس الرشح (الزكام) البروتين الغشائي ICAM-1 بوصفه مستقبلًا للدخول للخلايا. تتم زيادة إنتاج هذا البروتين في حالة التنشيط المناعي والإجهاد. وهكذا مع ازدياد الالتهاب والإجهاد في أيّ منطقة، فإنّ المزيد من المستقبلات تتاح للفيروس للدخول إلى الخلية، ولاستمرار العملية المرضية.

كيف يمكن لفيروس مثل فيروس نقص المناعة الإنساني أن يتعرف إلى الْخليّة المستهدفة؟ تذكر في الفصل الـ 9، أنّ كلّ نوع من الخلايا في جسم الإنسان، يمتلك تنوعًا متخصصًا من مؤشرات الْخليّة السطحية من البروتينات السكرية التي تمكّن هذه الخلايا من التعريف بنفسها للخلايا الأخرى المشابهة لها. تقوم الفيروسات الغازية باستغلال هذه الظاهرة للارتباط ببعض أنواع الخلايا، ويمتلك كلّ جسيم من فيروس نقص المناعة الإنساني بروتينًا سكريًّا، اسمه gp120، متلائم تمامًا للارتباط مع مؤشر سطح خليّة CD4 البروتيني على سطوح المبلعمات الكبيرة للجهاز المناعي وخلايا T. تُصاب المبلعمات الكبيرة أولًا، وهي نوع آخر من خلايا الدم البيضاء. بسبب تفاعل المبلعمات الكبيرة بصورة عامة مع خلايا $CD4^+$ التائية، فإن ذلك قد يكون إحدى طرق إصابة خلايا T. وهناك كثير من مرافقات المستقبلات التي تؤثر وبشكل مهم في إمكانية دخول الفيروس إلى الخلايا. وهذا يشمل مستقبلات CCR5 الطافرة في الأفراد المقاومين لفيروس نقص المناعة الإنساني.

دخول الفيروس

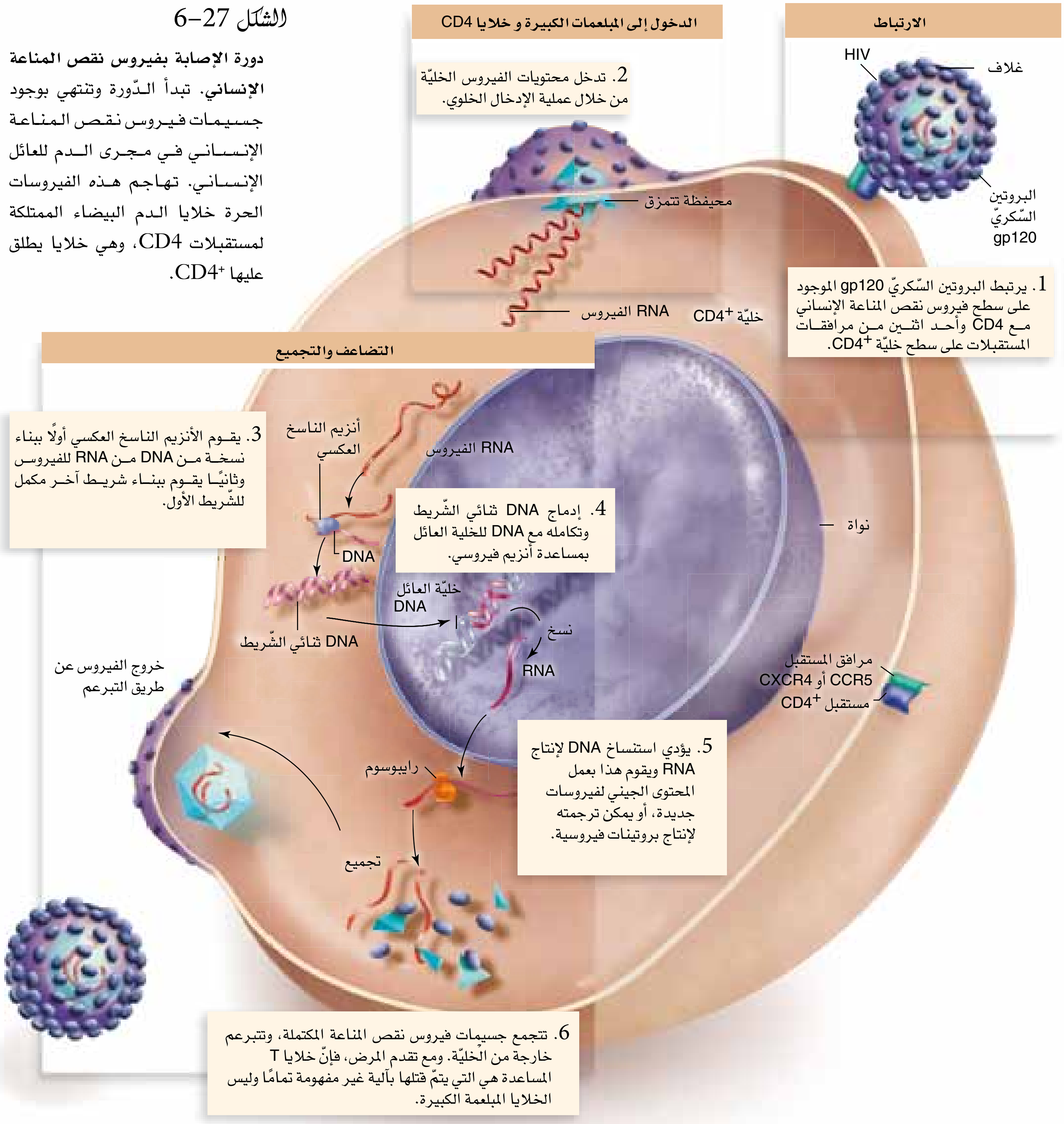
بعد رسو الفيروس على مستقبل CD4 للخلية، يحتاج إلى مرافق مستقبل مثل CCR5 لدفع نفسه عبر الغشاء الخلوي. وبعد ارتباط gp120 مع مستقبل $CD4^+$ يعاني تحولًا شكليًّا يؤهله عندها للارتباط لمرافق المستقبل. ويُعتقد أنّ ارتباط المستقبل يؤدي لاندماج الفيروس مع الأغشية الخلوية للخلية، ودخول الفيروس من خلال ثقب الاندماج. هناك افتراض هو أن مرافق المستقبل CCR5 تم استعماله من قِبل فيروس الجُدري كما أشرنا سابقًا.

التضاعف

حال دخول فيروس نقص المناعة الإنساني خليّة العائل، يتخلص من غلافه الواقي، وهذا يؤدي لطفو RNA الفيروس في السيتوبلازم، إضافة لأنزيم الناسخ العكسي الذي كان موجودًا في الفيروس الكامن. ويقوم أنزيم الناسخ العكسي ببناء شريط مزدوج من DNA مكمل لـ RNA للفيروس، وغالبًا ما يرافق هذه العملية أخطاء مؤدية لطفرات جديدة. عندئذ، يدخل DNA ثنائي الشّريط إلى النواة برفقة أنزيم الفيروس اللازم لربط DNA فيروسي الأصل مع DNA للخلية العائل. وبعد فترة متفاوتة من الكمون، يوجه فيروس نقص المناعة الإنساني الأولي آليات الْخليّة العائل لإنتاج كثير من نسخ الفيروس.

الشكل 27-6

دورة الإصابة بفيروس نقص المناعة الإنساني. تبدأ الدّورة وتنتهي بوجود جسيمات فيروس نقص المناعة الإنساني في مجرى الدم للعائل الإنساني. تهاجم هذه الفيروسات الحرة خلايا الدم البيضاء الممتلكة لمستقبلات CD4، وهي خلايا يطلق عليها $CD4^{+}$.



وكما هو الحال مع معظم الفيروسات المغلّفة، فإنّ فيروس نقص المناعة الإنساني لا يدمّر الخليّة التي يهاجمها مباشرة ويقتلها، بل يتمّ إطلاق الفيروسات الجديدة من الخليّة عن طريق التبرعم، وهي العملية المشابهة إلى حد كبير لعملية الإخراج الخلوي. يقوم فيروس نقص المناعة الإنساني بإنتاج أعداد كبيرة من الفيروسات بهذه الطريقة متحديًا بذلك الجهاز المناعي على مدى سنوات. في المقابل، فإنّ الفيروسات العارية، التي تفتقر للغلاف، غالبًا ما تقوم بتحليل الخليّة العائل لتتمكن من الخروج. ويمكن لبعض الفيروسات المغلفة أنّ تنتج أنزيمات تؤدي لإحداث تلف في الخليّة يكفي لقتلها، أو يمكنها إنتاج أنزيمات محللة أيضًا.

تطور فيروس نقص المناعة الإنساني خلال الإصابة

يتضاعف فيروس نقص المناعة الإنساني، ويتعرض لطفرات بشكل مستمر خلال الإصابة. إن أنزيم الناسخ العكسي أقل دقة من الأنزيم المبلمر لـ DNA، ما يؤدي لارتفاع نسبة الطفرات. وفي النهاية، وعن طريق المصادفة، فإنّ أنماطًا متغيرة من جين gp120 تظهر ما يؤدي لأن يغير بروتين gp120 شريك مستقبله الثاني. وسيرتبط هذا النمط الجديد من بروتين gp120 إلى مستقبل آخر مختلف، فيرتبط مثلًا بـ CXCR4 بدلًا من CCR5. يستهدف الفيروس خلال المرحلة المبكرة من الإصابة الخلايا المناعية ذات المستقبل CCR5، وهذا يؤدي في النهاية لحدوث طفرة في الفيروس، حيث يصبح قادرًا على إصابة مدى أوسع من

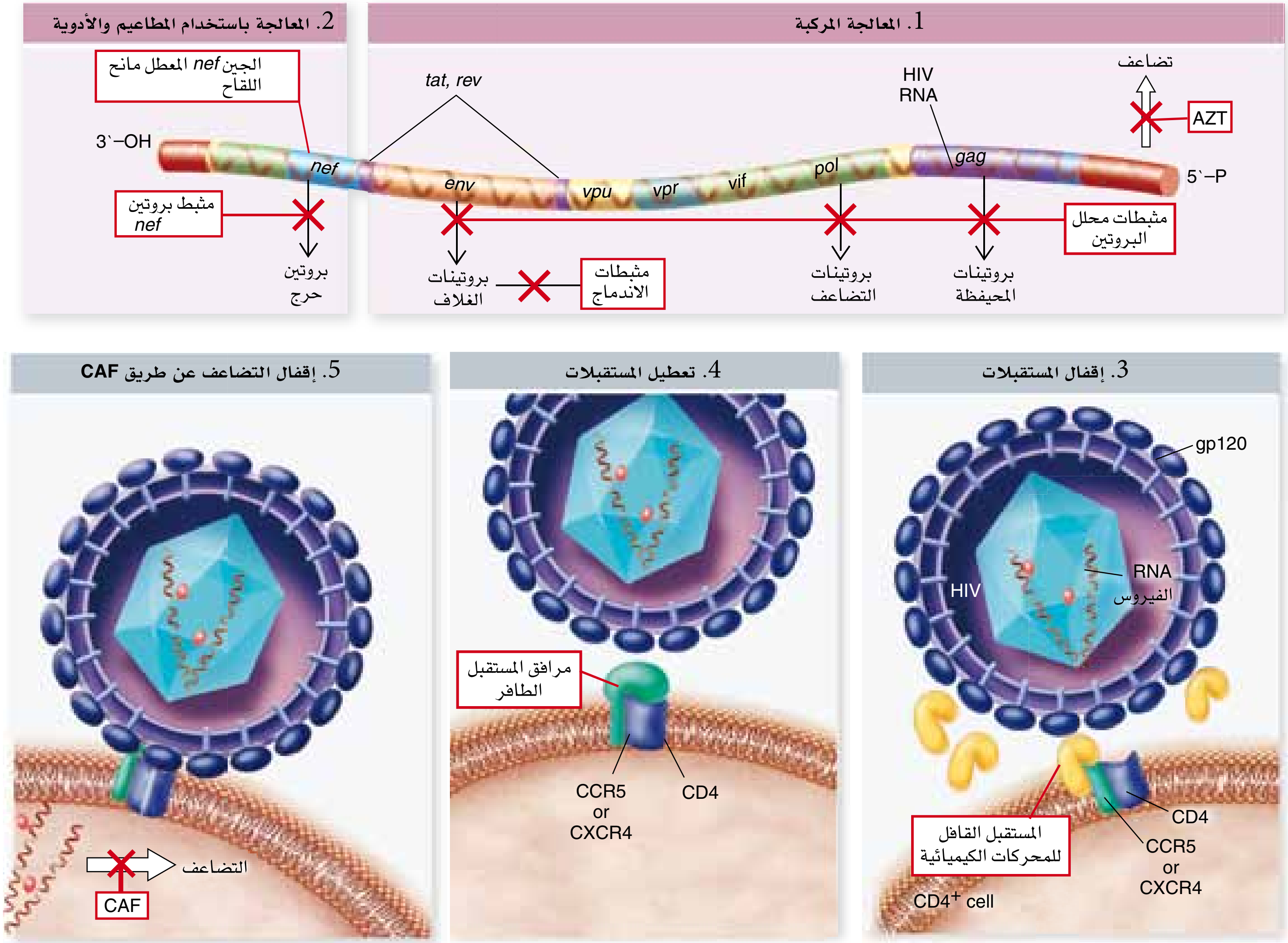
الخلايا. تؤدي الإصابة في النهاية لتدمير خلايا T المساعدة وفقدانها ما يؤدي لتعطيل استجابة الجسم المناعية، ويؤدي مباشرة لظهور مرض الإيدز، ويعطي الحرية الكاملة للسرطانات وللعدوى الانتهازية للفتك بالضحية التي لا تمتلك أيّ دفاعات مناعية. ولا تعود معظم حالات الوفاة من مرضى الإيدز لفيروس نقص المناعة الإنساني، وإنما إلى أمراض لا تؤذي عوائل تتمتع بجهاز مناعي عادي.

يشكل البحث عن سبل معالجة نقص المناعة المكتسبة أولوية عالية

إن الاكتشافات الجديدة حول كيفية عمل فيروس نقص المناعة الإنساني تستمر في دفع البحث لكيفية التعرّف إلى طرق التغلب عليه. ويقوم الباحثون، على سبيل المثال، بفحص عقاقير ومطاعيم تعمل على مستقبلات فيروس نقص المناعة الإنساني متفحصين إمكانية إيقاف بروتين CCR5، والبحث عن تغيرات في تركيب مستقبلات هذا الفيروس في أفراد أصيبوا به، إلا أنهم لم يطوروا أعراض الإيدز. ويبين (الشكل 27–7) ملخصًا لبعض التطورات والاستكشافات الحديثة.

المعالجة المركبة بالعقارات

يمكن لنوعين من العقاقير أنْ توقف فيروس نقص المناعة الإنساني في أنابيب الاختبار: وهذه نظائر النيوكليوسيدات مثل AZT، ومثبطات الأنزيم المحلل للبروتين. تشبه الأولى النيوكليوتيدات العادية، إلا أنها تعمل على إيقاف السلسلة لإيقاف عملية التضاعف. أما الثانية، فتوقف عمل الأنزيم المحلل للبروتينات اللازمة لشق بروتينات متعددة كبيرة الحجم إلى وحدات من المحافظ، وكذلك عمل أنزيم وبروتينات غلافية خلال دورة الحياة العادية.



الشكل 27–7

المعالجة الواعدة لفيروس نقص المناعة الإنساني. يبين الجزء العلوي من الشكل أعلاه الخريطة الجينية لفيروس نقص المناعة الإنساني، في حين يبين الجزء السفلي عملية الالتصاق بخلية العائل. والبحث الآن جارٍ في الحقول الخمسة الآتية: 1) المعالجة المركبة الحالية تشمل نوعين من العقاقير: عقار AZT لإيقاف تضاعف الفيروس ومنعه، ومثبطات الأنزيم محلل البروتين لمنع إنتاج بروتينات الفيروس الضرورية وإيقافها. أمكن حديثًا تطوير بعض البروتينات الصناعية التي تمكن من منع اندماج غشاء فيروس نقص المناعة الإنساني مع غشاء الْخليّة العائل. 2) يمكن للعلماء أنْ ينتجوا لقاحًا باستعمال شكل معطل من جين الفيروس *nef*. وإن المعالجة بعقار يمكن أن يمنع إنتاج بروتين الجين nef هي قيد الاختبار الآن. 3) تركز بحوث أخرى على استعمال المحركات الكيميائية لإيقاف مرافقات المستقبلات (CCR5 و CXCR4) ما سيؤدي لإعاقة الآلية التي يستعملها فيروس نقص المناعة الإنساني لدخول خلايا $CD4^+$. 4) يمكن أيضًا إنتاج طفرات تعوق عمل المستقبلات. 5) وأخيرًا، يمكن أنْ يمنع العامل CAF المضاد للفيروس الذي يعمل داخل خليّة $CD4^+$ تضاعف فيروس نقص المناعة الإنساني.

وعند استعمال خليط من هذه العقاقير وإعطائها لمصابين بفيروس نقص المناعة الإنساني، وتحت ظروف بحثية محكمة، فإنّ حالتهم تتحسن لفترات زمنية متباينة. لقد أدت بعض هذه الدراسات التي شملت استعمال مثبط البروتين ونوعين من عقاقير AZT إلى التّخلّص كليًّا من فيروس نقص المناعة الإنساني في مجرى دم كثير من المرضى. بدأ كل من هؤلاء المرضى بالحصول على المعالجة المركبة خلال الثلاثة الأشهر الأولى لحملهم المرض وقبل أن تطور أجسامهم تحملًا (نقص في الحساسية نحو العلاج) لأيّ عقار منفرد. وأدى الاستعمال الواسع لهذه **المعالجة المركبة Combination therapy** أو **المعالجة عالية الفعالية ضد الفيروس الراجع (HAART) Highly active antiretroviral therapy** لانخفاض نسبة الوفيات بين المرضى بما يعادل ثلاثة أرباع منذ بدء استعمالها في منتصف التسعينيات.

ولسوء الحظ، فإنّ هذا النوع من المعالجة المركبة لا يؤدي فعلًا للتخلص من الفيروس في الجسم، مع أنّ الفيروس يختفي من مجرى الدم. ويمكن ملاحظة وجود بقايا له في أنسجة المرضى اللمفاوية، وعند توقف المعالجة المركبة، فإنّ مستويات الفيروس في مجرى الدم ترتفع ثانية.

وبسبب التكلفة، وبرامج المعالجة المرهقة، وكثير من الأعراض الجانبية، فإنّ المعالجة المركبة على المدى الطويل لا تبدو واعدة، إضافة إلى أنّ مرض نقص المناعة الإنساني يعدّ مشكلة خطيرة في الولايات المتحدة، ووصل في إفريقيا إلى مرحلة حرجة أكبر مما يمكن تصوره. إنّ أكثر من 95% من الناس المصابين بهذا الفيروس في مختلف أنحاء العالم يقطنون في البلدان النامية. وإن المعالجة عالية الفعالية تجاه الفيروس الراجع HAART مع خليط من العقارات المتخصصة عالية التكلفة لا تشكل خطة فعالة قابلة للحياة لأناس يعيشون في مثل هذه البلدان.

المعالجة باللقاحات: استعمال الجين المعطل لفيروس نقص المناعة الإنساني للتغلب على الإيدز

لوحظ حديثًا أن خمسة أشخاص في أستراليا حاملين لفيروس نقص المناعة الإنساني لم يظهروا الإصابة بمرض نقص المناعة المكتسبة الإنساني (الإيدز) خلال أربعة عشر عامًا. وقد لوحظ أنّه نقل إليهم الدّم من شخص واحد يحمل فيروس نقص المناعة الإنساني، ولم تظهر عليه أعراض مرض الإيدز أيضًا. وقد أدت هذه الملاحظة إلى اعتقاد الباحثين أن السّلالة الفيروسية المنتقلة للمصابين هؤلاء تعاني خللًا وراثيًّا أدى إلى عدم مقدرتها على تعطيل جهاز المناعة الإنساني. لهذا، فإنهم جميعهم يحملون كمًّا قليلًا من الفيروس ما أدى إلى عدم ظهور هذا المرض.

في دراسة لاحقة، وُجِدَ خلل في واحد من الجينات التسعة الموجودة في هذه السّلالة من فيروس نقص المناعة الإنساني. وقد سمي هذا الجين *nef* إشارة إلى العامل السلبيNegative factor. إن هذا الصنف المعطل من جين *nef* في فيروس نقص المناعة الإنساني الذي أصاب الأستراليين الستة، على ما يبدو، يعاني فقدان بعض أجزائه. إن الفيروسات التي تمتلك هذا الجين المعطل يمكن أنْ تكون قدرتها على التضاعف قد تقلصت، ما يؤدي للسيطرة عليها من قبل جهاز المناعة.

تقدم هذه المعلومات مفاهيم مثيرة للاهتمام فيما يتعلق بتطوير مطاعيم ضد مرض الإيدز. وقبل هذا، لم يتمكن الباحثون من النجاح في محاولات إنتاج سلالة فيروسية من فيروس الإيدز يمكنها إحداث استجابة مناعية فاعلة. إن السّلالة الأسترالية التي تعاني خللًا في جين *nef* يمكن أنْ تكون مفيدة في إنتاج مثل هذا اللقاح. من التطبيقات الواعدة لهذه الحالة هو إمكانية تطوير عقاقير لمنع إنتاج بروتينات الفيروس التي تُسَرِّعُ تضاعفه. وعلى ما يبدو، فإنّ البروتين المنتج من قبل جين *nef* هذا هو أحد هذه البروتينات الضرورية لفيروس نقص المناعة الإنساني، حيث إنّ الفيروسات التي تحمل أنماطًا معطلة من هذا الجين لا تتمكن من التضاعف بصورة فعالة كما في حالات الأستراليين الستة. ومازال البحث مستمرًّا لتطوير عقار يستهدف بروتينات *nef* هذه.

إيقاف التضاعف: المحركات الكيميائية وعامل *CAF*

يبدو أن منظمات الْخليّة المناعية الطبيعية (المحركات الكيميائية) تمنع الإصابة بفيروس نقص المناعة الإنساني من خلال ارتباطها ومنعها للمستقبلات المشاركة CCR5 وCXCR4. إنّ CCR في كلّ من CCR5 وCXCR4 تشير إلى مرافقات مستقبلات المحركات الكيميائية Chemokine coreceptors وهذه مستقبلات طبيعية للمحركات الكيميائية. ويمكن للإنسان أنْ يتوقع أنّ الأشخاص المصابين بفيروس نقص المناعة الإنساني يمتلكون مستوى مرتفعًا من هذه المنظمات في دمهم، أو أنهم يمتلكون مستويات منخفضة من مرافقات المستقبلات CCR5 وCXCR4. لهذا، فإنّ البحث عن المنظمات الطبيعية المثبطة لفيروس نقص المناعة أصبح حثيثًا، وليست النتائج جميعها واعدة. يشير الباحثون إلى أن مستوى هذه المنظمات الطبيعية لا يختلف بين المرضى الذين يعانون إصابات غير نشطة، وأولئك الذين يعانون الإصابة سريعة التقدم. الحالة الواعدة أن مستويات عامل آخر يُسمّى العامل المضاد للفيروس CAF العامل المضاد للخلية $CD8^+$ ($CD8^+$cell antiviral factor) مختلفة في هاتين المجموعتين. لم يتمكن الباحثون بعد من النجاح في عزل عامل CAF الذي يبدو أنه لا يقفل المستقبلات التي يستعملها فيروس نقص المناعة للدخول للخلايا، وإنما يمنع تضاعف الفيروس بعد إصابته للخلايا.

ثمة مشكلة أخرى في استعمال هذه المنظمات الطبيعية بوصفها عقاقير تتمثل في أنها تؤدي دورًا في استجابات الجهاز المناعي، حيث تقوم المنظمات الطبيعية باستقطاب خلايا الدم البيضاء لمناطق الإصابة. تعمل هذه المنظمات الكيماوية بكميات قليلة في مناطق موضعية، ولكنها يمكن أن تسبب استجابة التهابية أسوأ من الإصابة الأصلية عندما تكون بأعداد كبيرة، إضافة إلى أن تجنيد أعداد متزايدة من المبلعمات الكبيرة وخلايا T المساعدة، سوف يوفر المزيد من الأهداف للإصابة بفيروس نقص المناعة الإنساني. لهذا، فإنّ الباحثين يحذرون بأنّ حقن هذه المنظمات الطبيعية قد يؤدي لجعل المريض أكثر عرضة للعدوى.

إقفال المستقبلات أو تعطيلها

لقد تم التعرّف إلى أنماط من الجينات المنتجة لمستقبل CCR5. ووجد أن أحد هذه الأليلات يعاني فقد 32 زوجًا من القواعد، ويؤدي لإنتاج خلايا أقل عرضة للإصابة. إنّ الأفراد المعرضين بدرجة عالية للإصابة بفيروس نقص المناعة الإنساني، الذين هم متماثلو الجينات لهذه الطفرة في الأليل نادرًا ما يصابون بمرض نقص المناعة المكتسبة. وفي إحدى الدراسات التي شملت 1955 شخصًا، لم يجد الباحثون أيّ إصابة في الأفراد متماثلي الجينات للأليل الطافر، وإنّ الأفراد مختلفي الجينات لديهم بعض الوقاية من حيث إبطاء تقدم المرض.

وعلى ما يبدو، فإنّ هذا الأليل أكثر انتشارًا (10–11%) في المجتمعات القوقازية البيضاء منه في المجتمعات الأمريكية الإفريقية (2%) وهو غائب تمامًا في المجتمعات الإفريقية والآسيوية. إن معالجة مرض نقص المناعة المكتسبة الإنساني المتضمن تعطيل CCR5 تبدو عملية واعدة؛ لأنّ البحث في هذا المجال يشير إلى أنّ الأشخاص يعيشون بصورة جيدة دون الحاجة إلى عامل CCR5. وتحاول كثير من مختبرات البحث العمل على إقفال CCR5 أو تعطيله.

يسبب فيروسُ نقص المناعة الإنساني مرضَ نقص المناعة المكتسبة (الإيدز). يصيب الفيروس مبدئيًّا خلايا $CD4^+$ T ما يؤدي لإعاقة عمل جهاز المناعة. فيروس نقص المناعة الإنساني هو فيروس راجع يدخل الْخليّة خلال عملية اندماج. وتؤدي الإصابة بفيروس نقص المناعة في النهاية لموت خلايا $CD4^+$ T بصورة كبيرة. في الدول المتطورة، يعتمد نمط المعالجة على المعالجة المركبة بالعقاقير، وتُجرى كثير من الدراسات لتطوير لقاحات، أو إيجاد عوامل تمنع الإصابة به.

4-27 أمراض فيروسية أخرى

لقد عرف الإنسان الأمراض الفيروسية، وتخوّف منها منذ آلاف السنين. ومن بين الأمراض التي تسببها الفيروسات (انظر الجدول 27–1) الإنفلونزا، والجُدري، والتهاب الكبد، والحمى الصفراء، والشلل، ومرض نقص المناعة المكتسبة الإنساني، ومرض الالتهاب التنفسي الحاد SARS. إضافة لذلك، لبعض الفيروسات دور في إحداث بعض السّرطانات بما في ذلك اللوكيميا (سرطان الدم الأبيض). ولا تسبب الفيروسات الإنسانية المرض فحسب، بل إنّ بعضها يسبب خسائر فادحة في الزراعة والغابات، وإنتاج الأنظمة البيئية الطبيعية.

يسبب الإنفلونزا فيروس الإنفلونزا

يمكننا القول: إن فيروس الإنفلونزا هو الفيروس الأكثر فتكًا في التاريخ الإنساني. وكما أشرنا، فإنّ 20–50 مليون شخص في العالم قد قضوا بسبب الإنفلونزا خلال 18 شهرًا في عامي 1918 و 1919.

الأنواع وتحت الأنواع

إن فيروسات الإنفلونزا من فيروسات RNA المغلفة المقطعة التي تصيب الحيوانات. والفيروس الواحد من فيروسات الإنفلونزا يشبه العصا المرصّعة بأشواك مكونة من نوعين من البروتينات. ويمكن تمييز الأنواع الثلاثة العامة لفيروس الإنفلونزا من خلال بروتينات المحيفظة التي تحيط بقطع فيروس RNA المختلفة لكلّ نوع: ففيروس الإنفلونزا من **نوع Type A flu virus A** يسبب معظم أوبئة الإنفلونزا في الإنسان، التي تحدث أيضًا في الحيوانات الثدية والطّيور. وأما الفيروسات من نوعي B و C فهي خاصة بالإنسان، ونادرًا ما تشكل خطورة صحية.

تختلف بعض سلالات فيروس الإنفلونزا في أشواكها البروتينية، ولهذا يُطْلَقُ عليها تحت الأنواع. وأحد هذه البروتينات هو بروتين المخثر الدموي (H) الذي يساعد الفيروس على الوصول إلى داخل الْخليّة. البروتين الآخر هو أنزيم (N) Neuramidinase الذي يساعد جسيمات الفيروس الجديدة على التحرر من داخل الْخليّة العائل عند اكتمال تضاعف هذه الفيروسات. وتحوي أجزاء من جزيء H بقعًا نشطة تمتلك ميولًا غير عادية للتغير نتيجة حدوث طفرة في فيروس RNA خلال عملية التضاعف غير الدقيقة. تسبب الطفرات النقطية تغيرات في البروتينات الشوكية في 1 من كلّ 100,000 فيروس خلال كلّ دورة للتضاعف. إنّ هذه القطع المتغيرة من جزيء H تشكل أهدافًا للأجسام المضادة التي ينتجها الجسم. وإن هذه المناطق المتغيرة باستمرار من جزيء H تحسن إمكانية تضاعف الفيروس، وتعرقل إمكاناتنا بإنتاج مطاعيم فاعلة.

وبسبب تراكم التغيرات في جزيئات H و N هذه، تبرز الحاجة إلى مطاعيم تقي من تحت الأنواع المختلفة من هذه الفيروسات. فنوع A من فيروس الإنفلونزا يصنّف الآن إلى 13 تحت نوع مميز من نوع H، و 9 تحت أنواع مميزة من نوع N، وكلّ منها يحتاج إلى لقاح يقي من الإصابة. وعليه، فإنّ فيروس نوع A الذي أدى لوباء إنفلونزا عام 1918 يمتلك نوع H1، ونوع N1، وتم وصفه كنوع A (H1N1).

أهمية التّهجين (إعادة الاتحاد الوراثي)

تكمن المشكلة الرّئيسة في التغلب على فيروس الإنفلونزا في عملية التّهجين الجيني، وليس في عملية حدوث الطفرات. يُعاد ترتيب القطع الفيروسية لـ RNA من خلال عملية التّهجين الجيني، عندما يقوم تحت نوعين من الفيروس بإصابة الْخليّة نفسها، وربما يؤدي هذا لصنع خليط وراثي جديد من أشواك H و N لا يمكن تمييزه والتعرّف إليه من قِبَلِ الأجسام المضادة الإنسانية المخصصة للتعرف إلى الشكل القديم للفيروس.

ويبدو أنّ عمليات التّهجين الْفيروسيّ من النوع أعلاه هي المسؤولة عن تفشي الأوبئة الثلاثة للإنفلونزا التي حدثت في القرن العشرين، من خلال حدوث تغييرات في عمليات تهجين N–H وخلطها. فالإنفلونزا الإسبانية عام 1918 A (H1N1) قتلت نحو 20–50 مليون شخص. والإنفلونزا الآسيوية (H2N2) A عام 1957 قتلت ما يزيد على 100.000 أمريكي، وإنفلونزا هونج كونج عام 1968 A (H23N) أصابت 50 مليون شخص في الولايات المتحدة وحدها، حيث قضى منهم 70.000 شخص.

أصل السّلالات الجديدة

ليس من قبيل المصادفة أنْ يكون أصلُ السّلالات الجديدة لفيروسي الإنفلونزا من الشرق الأقصى. فالعوائل الأكثر شيوعًا لفيروسات الإنفلونزا تتمثل في البطّ، والدّجاج، والخنازير التي تعيش في آسيا قريبة من بعضها ومن الإنسان. وتصاب الخنازير بسلالات فيروسات من الطّيور والإنسان، وإنّ الحيوان الواحد غالبًا ما يُصاب تلقائيًّا بأكثر من سلالة واحدة من الفيروس. يؤدي هذا للحالة التي تصبح فيها الظروف مناسبة للخلط الجيني بين السّلالات، ما يؤدي كذلك لخليط جديد من تحت أنواع H و N. وعلى سبيل المثال، فإنّ فيروس إنفلونزا هونج كونج نتج من خليط بين فيروس البط A (H3N8) وفيروس A (H2N2) من الإنسان. إن السّلالة الجديدة من الإنفلونزا، في هذه الحالة A (H3N2) تنتقل للإنسان مجددًا مؤدية لوباء؛ لأن المجتمع الإنساني لم يتعرض سابقًا لهذا الخليط من H–N.

عام 1997، تم اكتشاف شكل من إنفلونزا الطّيور A (H5N1) يمكنه أن يصيب الإنسان. إن إنفلونزا الطّيور مرض معدٍ جدًا، ومميت بين أسراب الطّيور، وواضح الآن أن سلالة H5N1 تنتقل بين الطّيور الدّاجنة التي تعيش بتماس مع الإنسان، والطّيور البريّة المهاجرة عبر العالم. وتسبب إنفلونزا الطّيور حاليًا حالات وفاة بين البشر، حيث سجلت أكثر من 100 حالة وفاة، ولكن لا يبدو أنها تنتشر بين البشر، وبسبب درجة التغير الواسعة في جينات فيروس الإنفلونزا تبقى إمكانية انتقال إنفلونزا الطّيور من شخص إلى آخر قائمة. ومع سهولة سبل السفر والانتقال للبشر والمواشي يمكن حدوث وباء على نطاق عالمي. نتيجة لذلك، فإنّ انتقال سلالة H5N1 مراقبة بدقة من قبل علماء الوبائيات. إضافة إلى هذا، يعمل العلماء على تطوير لقاحات، في حين تخزّن الحكومات كميات وافرة من مضادات الفيروسات تحسبًا لحدوث ذلك.

تظهر فيروسات جديدة نتيجة إصابة عوائل جديدة

تنتقل بعض الفيروسات المتأصلة في مخلوق معين أحيانًا إلى مخلوق آخر ما يؤدي لتوسيع مدى عوائلها. سيكون هذا التمدد في العوائل في الغالب مميتًا للعائل الجديد. فعلى سبيل المثال، كان يُعتقد أنّ فيروس نقص المناعة الإنساني بدأ ظهوره في الشمبانزي، ومن ثم انتقل حديثًا للإنسان. وفيروس الإنفلونزا هو فيروس طيور أصلًا. يُطلق على الفيروسات المتأصلة في مخلوق بعينه، ثم تنتقل إلى آخر، وتسبب له المرض **الفيروسات الناشئة Emerging viruses** وهي تشكل تهديدًا كبيرًا في عصر يمكن فيه لأشخاص مصابين السفر جوًّا، والتحرك بسرعة عبر العالم لنشر الإصابة.

الشكل 27–8

فيروس الإيبولا. يظهر هذا الفيروس بمعدلات قاتلة بصورة متقطعة في غرب إفريقيا، ويؤدي لمعدلات وفاة تفوق 90%. أما عائله الطبيعي فهو غير معروف حتى الآن.

فيروس هَنْتا *Hantavirus*

وهو فيروس ناشئ تسبب في إصابات مفاجئة مميتة بذات الرئة في جنوب غرب الولايات المتحدة عام 1993. وتم تعقب هذا المرض وإرجاعه لنوع من فيروس هنتا، وأطلق عليه رقم الخطيئة *Sin nombre* أو الفيروس عديم الاسم *No-name virus*. وفيروس الهنتا هذا فيروس من RNA وحيد الشّريط يرتبط بالقوارض، وتم تعقبه في النهاية وإرجاعه لفأر الغزال. ينتقل هذا الفيروس إلى الإنسان من خلال التلوث بالإفرازات البرازية والبولية في مناطق وجود الإنسان، وقد تم الحد من المرض من خلال السيطرة على فأر الغزال.

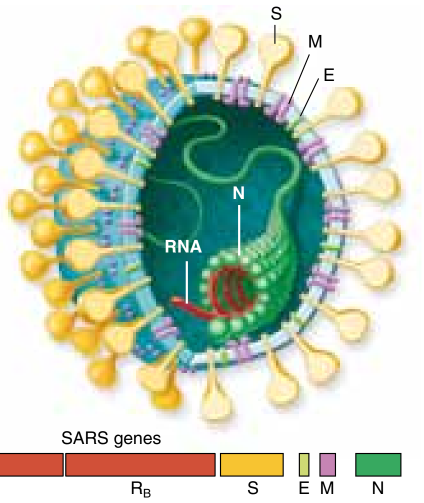
الحمى النزفية: الإيبولا *Ebola virus*

يكون أصل الفيروس الناشئ أحيانًا غير معروف، وهذا يجعل من حدوث الإصابات أمرًا تصعب السيطرة عليه. من بين الفيروسات الناشئة الأكثر فتكًا، مجموعة من الفيروسات الخيطية التي ظهرت في وسط إفريقيا، وسببت حمى نزفية حادة، وبدرجة فتك مميتة تصل إلى 50%. إن هذه الفيروسات المسماة **الفيروسات الخيطية Filoviruses** تصنف من بين أكثر الفيروسات المعروفة المعدية فتكًا. أحد هذه الفيروسات هو فيروس الإيبولا (الشكل 27–8) الذي تسبب في نسبة وفيات تصل إلى 90% في أوبئة معزولة وسط إفريقيا. لقد قتلت عدوى فيروس الإيبولا في زائير عام 1995، 245 شخصًا من بين 316 شخصًا أصيبوا بالفيروس، أي بنسبة وفيات وصلت إلى 78%.

وفي حالة انتشار حديثة عام 2004 لفيروس الإيبولا في مدينة يامبيو بجنوب السودان أصابت 17 شخصًا توفي 7 منهم. وقد أمكن السيطرة على هذه الحالة بسرعة من خلال عزل المصابين عن عائلاتهم حال ظهور الأعراض، وما زال العائل الطبيعي لفيروس الإيبولا مجهولًا.

المرض التنفسي الحاد؛ سارس
Severe Acute Respiratory Syndrome (SARS)

عام 2003، تسبب فيروس حديث الظهور من الفيروسات التويجية (الشكل 27–9) في ظهور حالات إصابة واسعة الانتشار بمرض سارس. مرض سارس هو إصابة تنفسية بأعراض شبيهة بذات الرئة. وكان مميتًا بنسبة تفوق 8% من الحالات. وعند تحديد تسلسل RNA للفيروس المسبب للسارس والمكون من 29,751 نيوكليوتيد تبين أنه شكل جديد من الفيروس التويجي، ولا يشبه أيًّا من الأنماط الثلاثة المعروفة سابقًا. يرى علماء الفيروسات أن فيروس سارس التويجي هذا قد أتى في الغالب من بعض الحيوانات الثديية الشبيهة بابن عرس، وحيوانات برية أخرى تعيش في الصين، يتمّ تناولها بوصفها أغذية شهية للمترفين. وإذا وجد هذا الفيروس بالتأكيد في الجماعات الطبيعية، فإنه سيكون من الصعب منع حدوث الإصابات المستقبلية دون لقاح فعال. تشير بعض المعلومات الحديثة إلى أنّ الخفّاش هو الخزّان الطبيعي لفيروس سارس. إلا أن أهمية هذه المعلومة في السيطرة على هذا الفيروس ما زالت غير واضحة الآن.



الشكل 27–9

فيروس سارس SARS التويجي. يتكون فيروس سارس من 29,751 نيوكليوتيد من RNA ويحوي ستة جينات أساسية: R_A و R_B الأنزيمات المضاعفة، و S البروتينات الشوكية، و E بروتينات الغلاف السكرية، و M بروتينات الغشاء السكرية، و N الغلاف النووي.

عند دراسة تسلسل المادة الوّراثيّة لفيروس سارس من مرضى في مراحل مختلفة من الإصابة، تبين أنّ معدلَ ظهور الطفرات فيه منخفضٌ بالمقارنة مع فيروس نقص المناعة الإنساني، وهو أيضًا فيروس آخر من فيروسات RNA. إن ثبات المحتوى الوراثي لفيروس سارس يجعل إمكانية تطوير لقاح له قابلًا للتطبيق. وقد ساعدت الخبرات المكتسبة من خلال تطوير مواد ضد فيروسات RNA الأخرى مثل فيروس نقص المناعة الإنساني، وفيروس الإنفلونزا على تطوير عقاقير لمعالجة سارس. وهناك كثير من مضادات هذا المرض واللقاحات التي يجري تجريبها حاليًا في مختبرات في مختلف أنحاء العالم.

يمكن أنْ تُسبِّبَ الفيروساتُ السّرطانَ

تمكن العلماء والباحثون من خلال الدراسات الاستقصائية الوبائية والبحثيّة من تكوين علاقة بين بعض الإصابات الفيروسية، وما يتبعها لاحقًا من تطور الإصابة بالسّرطان. تشمل الأمثلة هنا الارتباط بين الالتهاب الكبدي B المزمن، وظهور سرطان الكبد، وكذلك ظهور سرطان عنق الرحم بعد التعرض للإصابة ببعض سلالات فيروس البابيلوما.

يمكن أنْ تسهم الفيروسات بما نسبته 15% من حالات السّرطان في أنحاء العالم كلّه. وهي قادرة على تغيير صفات النمو لخلايا الإنسان المصابة من خلال تنشيط تفعيل الجينات المسببة للسرطان المسماة الجينات الْمُسَرْطِنَة (انظر الفصل الـ 10). إنّ تغير الوظيفة الطبيعية لهذه الجينات يؤدّي إلى السّرطان.

ويمكن أن تَحدث هذه التغيرات؛ لأن بروتينات فيروسية تتدخل في عملية تنظيم تفعيل هذه الجينات الْمُسَرْطِنَة، أو أنّ تكامل المادة الوّراثيّة للفيروس مع كروموسوم الْخليّة العائل قد يعطل جينًا يلزم للسيطرة على دورة الْخليّة. ويمكن للفيروسات نفسها أنْ تشفِّر هذه الجينات الْمُسَرْطِنَة أيضًا. تشمل السّرطانات التي تسببها الفيروسات علاقات معقدة مع جينات الخلايا، وتتطلّب سلسلة من الأحداث لتتمكّن من الظّهور. وقد أدى الترابط بين الفيروسات وبعض أشكال السّرطان إلى البحث في تطوير لقاح لمنع مثل هذه السّرطانات. ففي حزيران من عام 2006 وافقت وكالة الغذاء والدواء الأمريكية على استعمال لقاح HPV في النساء وصغار الإناث من عمر 11 سنة للوقاية من سرطان عنق الرحم.

تتسبب كثير من أنواع الفيروسات في أمراض إنسانية منذ بداية التاريخ الْمُدَوَّن. بعض هذه الفيروسات مثل الإنفلونزا تسبب وفاة الملايين خلال حالات وبائية في مختلف أنحاء العالم. إن عملية الخلط الجيني الشائعة في فيروس الإنفلونزا، تجعل عملية المناعة الطبيعية وتطوير اللقاحات شاقة. تعزى الأمراض الطارئة إلى أن الفيروسات تغير عوائلها، أيّ إنها تقفز من أنواع أخرى إلى الإنسان. ففيروس؛ هنتا، وإيبولا، وسارس كلها تندرج في هذه القائمة. وإن العدوى الفيروسية قد تم التأكد من ارتباطها بتطور سرطانات معينة.

البريونات ونظيرات الفيروس: جسيمات تحت فيروسية

لقد افتتن العلماء عقودًا طويلة بمجموعة من أمراض الدماغ المميتة. تتميز هذه الأمراض بصفة غير عادية: حيث تمر سنون وأحيانًا عقود على الإصابة قبل أن يتمّ اكتشاف الأفراد المصابين. وفي الحقيقة، عندما اكتُشِفَتْ هذه الأمراض أول مرة، كان يظن أن مسبباتها فيروسات بطيئة.

يطوّر دماغ الأفراد المصابين تجاويف صغيرة متعددة بسبب موت العصبونات ما يعطي الدماغ مظهرًا إسفنجيًّا مميزًا. وهذه الأمراض المسماة **اعتلال الدماغ الإسفنجي القابل للانتشار Transmissible spongy encephalopathies (TSEs)** تشمل مرض الداء العصبي في الخراف، واعتلال الدماغ الإسفنجي في البقر أو جنون البقر في المواشي، والهزال المزمن في الغزلان والأيائل، ومرض الكورو أو مرض كروتزفيلدت- جاكوب CJD، ونمطًا آخر منه، وهو vCJD في الإنسان.

يمكن لمرض اعتلال الدماغ الإسفنجي الانتشار من خلال الحقن التجريبي لحيوانات سليمة بأنسجة من دماغ مصاب. ويمكن انتشاره من خلال عملية زرع الأعضاء، أو عن طريق الغذاء. فمرض كورو كان شائعًا بين سكان غينيا الجديدة الأوائل بسبب ممارستهم لعادات وشعائر أكل بعضهم بعضًا، وبالذات أكل أدمغة أفراد مصابين.

انتشر مرض جنون البقر في القطعان في بريطانيا في تسعينيات القرن الماضي؛ لأن هذه الأبقار تمت تغذيتها على وجبات عظام تم تحضيرها من جثث وبقايا خراف وقطعان ماشية لزيادة المحتوى البروتيني في وجباتها الغذائية. وكما هو حال سكان غينيا، فإنّ المواشي البريطانية كانت تتغذى على أنسجة قطعان قد نفقت بسبب إصابتها بالمرض.

وفي السنوات التي أعقبت الإصابة بجنون البقر، كانت هناك زيادة واضحة في حالات مرض كروتزفيلدت- جاكوب في إنجلترا، ويبدو أن بعض هذه الحالات وراثية. ومن الغريب أنّه تم تشخيص بعض المرضى الذين ليس لهم تاريخ عائلي بالإصابة بمرض كروتزفيلدت- جاكوب. لقد أدى هذا إلى اكتشاف شكل جديد من المرض سمي مُغاير CJD أو vCJD الذي تمت الإصابة به نتيجة أكل لحوم حيوانات مصابة بمرض جنون البقر. وهناك حذر من أنّ مرض كروتزفيلدت- جاكوب المغاير vCJD يمكن انتقاله من شخص إلى آخر من خلال منتجات الدم، بصورة مشابهة لانتشار فيروس نقص المناعة الإنساني خلال الدم ومنتجاته.

كان تضاعف البريونات مقترحًا راديكاليًا

في ستينيات القرن الماضي، لاحظ الباحثان البريطانيان آلبر وجريفث أنّ مواد معدية من أنسجة مرض اعتلال الدماغ الإسفنجي القابل للانتشار TSE استمرت معدية حتى بعد تعريضها للإشعاع الذي يتلف DNA أو RNA. وقد اقترحا أنّ المادةَ المُعدية مادةٌ بروتينية. وقد تكهنا بأن البروتين الذي يفضل نمطًا واحدًا من الالتفاف في العادة يلتف بصورة مغلوطة في بعض الأحيان. عندئذ، فإنّ هذا البروتين يحفز بروتينات أخرى لعمل الشيء نفسه، وينتشر الالتفاف المغلوط هذا بشكل تفاعل متسلسل.

إلا أن هذا المقترح الراديكالي لم يقبله المجتمع العلمي؛ لأنه مخالف لأساسيات البيولوجيا الجزيئية، حيث إن DNA و RNA هي الوحيدة التي تعمل بوصفها مادة وراثية، وتنقل المعلومات من جيل إلى الجيل الذي يليه.

تراكم الأدلة على أن البريونات تسبب اعتلال الدماغ الإسفنجي

بدأ الطبيب ستانلي بروزاينر بدراسة اعتلال الدماغ الإسفنجي القابل للانتشار في بدايات السّبعينيّات من القرن الماضي. وعلى الرغم من محاولاته الجادة، لم يتمكن من إيجاد أيّ أحماض نووية أو فيروسات في مواد معدة من إصابات بالمرض. وقد استنتج كما استنتج آلبر وجريفث أن المادة المعدية كانت بروتينية، وسماها في نشرة له عام 1982 **البريون Prion** إشارة "لدقائق بروتينية معدية". استمر بروزاينر في البحث حتى تمكن من عزل بروتين بريوني مميز ومن تقديم دليل كافٍ على أن البريونات تؤدي دورًا أساسيًّا في بدء الإصابة بمرض اعتلال الدماغ الإسفنجي القابل للانتشار. وتبين أنّ كل عائل تم فحصه حتى الآن يحمل بروتين بريون عادي هو PrP^c في خلاياه، وأن البريونات المسببة للمرض هي البروتينات نفسها، إلا أنها التفت بطريقة مختلفة يشار إليها P_rP^{sc}.

عند فحص هذه البروتينات الملتفة بطريقة مغلوطة في المختبر، تبين أنها تعمل بوصفها قالبًا للبريون العادي PrP^c ليلتف بطريقة مغلوطة (الشكل 27–10). وتقاوم البريونات لدرجة كبيرة عملية تكسيرها ما يجعلها قادرة على المرور خلال القناة الهضمية الحمضية سليمة كما هي. ولهذا، فإنها تنتقل عن طريق تناول الطعام.

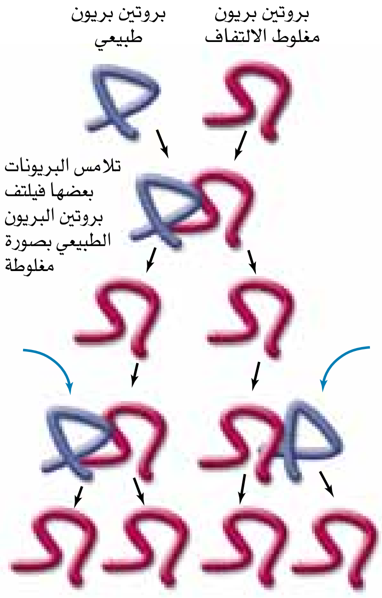
لقد تراكمت أدلة تجريبية تدعم هذه الفكرة. فعند حقن البريونات وبتراكيب مختلفة وغير عادية في عوائل، فإنها تؤدي إلى التراكيب غير العادية التي لتلك البريونات الأم. وقد تم هندسة الفئران وراثيًّا، بحيث إن فقدها لبريون PrP^c أدى لمناعتها للإصابة بمرض اعتلال الدماغ الإسفنجي القابل للانتشار. وإذا زُرع نسيج الدماغ الحامل لبروتين البريون في الفأر، فإنّ النسيج المزروع فقط هو الذي سيصاب بالمرض، وليس بقية الدماغ. ومع ذلك، فإنّ العبث بالنواة، أو الالتفاف المغلوط لبروتين PrP^c عن طريق بروتين PrP^{sc} لم يكن ممكنًا إظهاره في الأنظمة الحية *In vivo*. وإن آلية حدوث المرض مختلف عليها.

الفيروساتُ العاريةُ Viroids حمضٌ نوويٌّ رايبوزيّ RNA دون غلاف بروتيني

الفيروساتُ العاريةُ جزيئاتٌ دائريةٌ صغيرةٌ من RNA يبلغ طولها مئات قليلة من النيوكليوتيدات، وتعد عوامل ممرضة مهمة في النباتات. وقد تسبب وباء حديث منها في القضاء على أكثر من 10 ملايين شجرة من أشجار جوز الهند في الفلبين.

ليس معروفًا كيف تتسبب هذه في إحداث المرض. أحد الأدلة يتمثل في أنّ تسلسل نيوكليوتيدات هذه الفيروسات العارية يشبه تسلسل الجينات غير الفاعلة Introns في جينات RNA الرايبوسومي. إن هذه التسلسلات قادرة على تحفيز الخلاص من DNA- وربما أن الفيروسات العارية تُحفز تدمير تكامل الكروموسوم، ما يؤدي لموت الكثير من الخلايا. وتشير نظرية أخرى إلى أن هذه الفيروسات العارية تتدخل في تفعيل الجينات من خلال التفاعل مع RNA الرسول. وهكذا، تستهدف تحطيم RNA الرسول قبل ترجمته.

البريونات والفيروسات العارية أصغر وأبسط تركيبًا من الفيروسات الحقيقية. فالبريونات جسيمات معدية، ولا يبدو أنها تحوي أي حمض نووي. والبريونات بروتينات مغلوطة الالتفاف، ويُعتقد أنها تتسبب في جعل بعض البروتينات الخلوية الأخرى المشابهة مغلوطة الالتفاف. تُعدُّ البريونات العامل المسبب لمرض اعتلال الدماغ الإسفنجي القابل للانتشار. الفيروساتُ العاريةُ جزيئاتٌ معديةٌ من RNA تتسبب في بعض الأمراض النباتية.



الشكل 27–10

كيف تسبب البريونات المرض. البروتينات مغلوطة الالتفاف تسبب التفاف البروتينات الطبيعية، بصورة مغلوطة. عندما تلامس البريونات مغلوطة الالتفاف بطرق مختلفة (الأحمر) بروتين بريونات طبيعية (الأزرق) فإنّ بروتين البريونات الطبيعية يلتف خطأً بالطريقة نفسها.

مراجعة المفاهيم

27-1 طبيعة الفيروسات

للفيروسات كلها التركيب الأساسي نفسه: لبّ من الحمض النووي محاط بالبروتين.

- يمكن أن تتكون المادة الوراثيّة الفيروسية من RNA أو DNA ويمكن تصنيفها إلى: فيروسات DNA، أو RNA، أو فيروسات راجعة.
- لمعظم الفيروسات غطاء أو محيفظة بروتينية حول لبّ من الحمض النووي.
- تمتلك بعض الفيروسات أنزيمات داخل غلافها البروتيني، وهذه ذات أهمية في مراحل الإصابة الأولى.
- يمتلك كثير من الفيروسات الحيوانية غلافًا حول المحيفظة البروتينية. يتكون هذا الغلاف من بروتينات فيروسية الأصل، ودهون من الخليّة العائل وبروتينات سكّريّة.
- لكل فيروس مدى محدد من العوائل. وبعضها يمتلك خاصية الانتحاء النسيجي.
- الفيروسات متطفلات إجبارية داخل خلوية؛ لأنها تفتقر للرايبوسومات والبروتينات اللازمة للتضاعف.
- تتضاعف الفيروسات من خلال السيطرة على آليات الخليّة العائل، وتوجيهها لمضاعفة حمضها النووي وإنتاج بروتيناتها.
- تتباين الفيروسات في أحجامها، وتتشكل بشكلين بسيطين: حلزوني (عصوي) أو عشريني الأوجه المثلثة (كروي) (الأشكال 27–1 و 27–4).
- تتباين المادة الوراثيّة للفيروسات بشكل كبير. فالمحتوى الوراثي الفيروسيّ من DNA أو RNA يمكن أن يكون خيطيًّا، أو دائريًّا وحيدًا، أو ثنائي الشّريط.
- يمكن أن تكون فيروسات RNA مقطعةً، حيث كثير من جزيئات RNA أو غير مقطعة من جزيء واحد من RNA.
- تحوي الفيروسات الراجعة RNA يمكن استنساخه إلى DNA باستعمال أنزيم الناسخ العكسي.

27-2 آكلة البكتيريا: الفيروسات البكتيرية (الشكل 27–3)

آكلات البكتيريا (الفيروسات البكتيرية) فيروسات عالية التباين، وتصيب البكتيريا فقط.

- تظهر الفيروسات البكتيرية دورتين للتضاعف: الدّورة التحللية التي تقتل الخليّة العائل، والدّورة الاعتداليّة، حيث يتمّ تكامل الفيروس مع المحتوى الوراثي للعائل على شكل فيروس أولي (الشكل 27–5).
- تُسمّى الخليّةُ الحاملة للفيروس الأولي الخليّةَ المعتدلةَ.
- يمكن حثّ الفيروس الأولي بإحداث خلل في DNA أو بأيّ عوامل بيئية، ما يؤدي إلى دخول الفيروس الأولي في الدّورة التحللية.
- تشمل خطوات الإصابة في غالبية الفيروسات البكتيرية الالتصاق، وحقن المادة الوراثيّة، وتصنيع الجزيئات الكبيرة، وتجميع الفيروس البكتيري الجديد، ومن ثم إطلاق الفيروسات الناتجة.
- يحدث تحول الفيروس البكتيري، عندما يتمّ التبرع بـ DNA الغريب من الفيروس البكتيري للخلية العائل.

27–3 فيروس نقص المناعة المكتسبة الإنساني HIV

يتسبب فيروس نقص المناعة الإنساني في مرض نقص المناعة المكتسبة الإيدز. وهو مثال جيد لكيفية عمل فيروس حيواني (الشكل 27–6).

- يستهدف فيروس نقص المناعة الإنساني بشكل خاص المبلعمات الكبيرة وخلايا CD4 وهي نوع من خلايا T الليمفاوية. عند فقد هذه الخلايا لا يتمكن جسم الإنسان من مقاومة العدوى الانتهازية التي ستودي بحياة العائل نهائيًّا.
- يتلاءم البروتين السّكريّ Gp120 بالضبط تمامًا مع المؤشر البروتيني لسطح الخليّة CD4 على المبلعمات الكبيرة وخلايا T.
- تشتمل الإصابة بفيروس نقص المناعة الإنساني على مستقبلين: CD4 و CCR5. عند تعلق الفيروس بهذين المستقبلين يتمّ تحفيز عملية إدخال خلوي يتوسطها هذان المستقبلان، ما يؤدي لإدخال الفيروس إلى الخلية.
- عند دخول الفيروس إلى الخلية، يتمّ التخلص من الغلاف البروتيني، فينطلق RNA الفيروسيّ، وأنزيم الناسخ العكسي للسيتوبلازم.
- يقوم أنزيم الناسخ العكسي بتصنيع DNA ثنائي الشّريط والمكمل لـ RNA الفيروسيّ. ويمكن إدماج DNA مع DNA للعائل.
- تتبرعم الفيروسات المتضاعفة خارجة من الخليّة العائل من خلال الإخراج الخلوي.
- لفيروس نقص المناعة الإنساني معدل عالٍ من الطفرات؛ لأن أنزيم الناسخ العكسي أقل دقة في عمله من الأنزيم المبلمر لـ DNA.
- تؤدي الطفرات لتعديل البروتين السّكريّ Gp120 الذي يرتبط الآن، بدلًا من ذلك، مع المستقبل CXCR4 الموجود فقط على سطح خلايا CD4. ويؤدي إدماج جسيم فيروس نقص المناعة الإنساني المعدل إلى تراجع سريع في الاستجابة المناعية وفي خلايا T.
- تؤدي المعالجة المركبة باستعمال شبيهات النيوكليوسيدات، ومثبطات الأنزيم المحلل للبروتينات إلى إزالة فيروس نقص المناعة من مجرى الدم، ولكن ليس من الجسم بالكامل.
- تشمل المعالجات الواعدة للعدوى المطاعيم المصنعة من جينات فيروس نقص المناعة المعطلة، والكيماويات المقفلة أو المعطلة لمستقبلات سطح الخليّة، التي ترتبط بجسيم فيروس نقص المناعة الإنساني.

27–4 أمراض فيروسية أخرى

منذ زمن طويل، عرف الإنسان الأمراضَ الفيروسية، وتخوف منها.

- أحد الفيروسات الأكثر قتلًا في التاريخ الإنساني هو فيروس الإنفلونزا من نوع A، ويمكن لهذه الفيروسات أيضًا أن تصيب بعض الحيوانات الثديية والطّيور.
- إن جينات فيروس الإنفلونزا قابلة للخلط بسرعة؛ لذا لا يمكن التعرّف إليها من قبل الأجسام المضادة المنتجة من إصابات سابقة. ولهذا، فإنّ لدينا لقاحات سنوية للإنفلونزا، وليس لقاحًا واحدًا.
- يمكن للفيروسات أن توسع مدى عوائلها عن طريق الانتقال إلى أنواع أخرى، وأمثلة ذلك فيروس هَنْتا، والحمى النزفية، وسارس (الشكل 27–9).
- وُجدت علاقة بين الفيروسات والسّرطان، بما في ذلك سرطان الكبد وسرطان عنق الرحم.

27–5 البريونات ونظيرات الفيروسات العارية: جسيمات تحت فيروسية

يمكن حدوث الأمراض المعدية عن طريق البروتينات وجزيئات RNA العارية.

- البريونات جسيمات معدية من البروتينات مغلوطة الالتفاف تعمل بوصفها قوالب (نماذج) للبروتينات العادية لتلتف بشكل مغلوط.
- البريونات مسؤولة عن اعتلال الدماغ الإسفنجي القابل للانتشار (الشكل 27-10).
- الفيروسات العارية جزيئات دائرية عارية من RNA تصيب النباتات. وهي تشبه تسلسلات الجينات غير الفاعلة في RNA الرايبوسومي التي تحفّز عملية الانفصال من DNA.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. صِنفُ الفيروس الذي يكون فيه الأنزيم الناسخ العكسي فاعلًا هو:
   أ. فيروسات RNA موجبة الشّريط.
   ب. فيروسات DNA ثنائية الشّريط.
   جـ. الفيروسات العكسية.
   د. فيروسات RNA سالبة الشّريط.
2. واحدٌ مما يأتي ليس جزءًا من الفيروس:
   أ. المحيفظة. ب. الرايبوسومات.
   جـ. المادة الوراثيّة. د. كلّ ما ذُكر موجود في الفيروس.
3. واحدٌ مما يأتي موجود بشكل عام في الفيروسات الحيوانية، وليس في الفيروسات البكتيرية:
   أ. DNA. ب. المحيفظة البروتينية.
   جـ. الغلاف. د. الشكل العشريني مثلث الأوجه.
4. واحدٌ مما يأتي لا يشكل جزءًا من دورة حياة الفيروس لفيروس تحللي:
   أ. إنتاج الجزيئات الكبيرة.
   ب. الالتصاق بالخليّة العائل.
   جـ. تجميع الفيروسات الناتجة.
   د. الالتحاق بالمادة الوراثيّة للخلية العائل.
5. العملية التي يتمّ من خلالها تحويل خلية بكتيرية حميدة لسلالة ممرضة تسمى:
   أ. الحثّ. ب. التّحول الفيروسيّ للبكتيريا.
   جـ. الحالة الاعتداليّة. د. التضاعف.
6. قبل دخول الفيروس إلى الخلية العائل، فإنّ ________________ البروتين السّكريّ لفيروس نقص المناعة المكتسبة يتعرف إلى ________________ المستقبل على سطح الخليّة المبلعمة الكبيرة.
   أ. CCR5 و gp120. ب. CXCR4 و CCR5.
   جـ. CD4 و CCR5. د. gp120 و CD4.
7. إن تباين درجات المقاومة لفيروس نقص المناعة في المجتمعات يمكن النظر إليه على أنه ذو صلة بنمط ظهور إصابات الجُدري في التاريخ الإنساني، ويشير هذا التفسير إلى:
   أ. درجة التشابه في المادة الوراثيّة للفيروسين.
   ب. حقيقة أن كلا الفيروسين يستخدمان أنزيم النسخ العكسي.
   جـ. أنّ كلا الفيروسين يستخدمان المستقبل نفسه للارتباط بالخلية العائل.
   د. أنّ كلا الفيروسين يُضعفان الجهاز المناعي.
8. واحدٌ من المستقبلات على خلية T الليمفاوية الآتية حظي بتركيز أكبر في البحوث الحالية لإقفاله أملًا في حمايتها من الإصابة بفيروس نقص المناعة الإنساني:
   أ . gp120. ب. CD4.
   جـ. CCR5. د . CD5.
9. واحدةٌ من المعاملات الآتية لفيروس نقص المناعة الإنساني تمنع تكون محيفظة بروتينية فعالة:
   أ. المعالجة باللقاحات أو المطاعيم.
   ب. استعمال المنظمات الطبيعية (المحركات الكيميائية).
   جـ. شبيهات النيوكلوسيدات.
   د. مثبطات الأنزيم المحلل للبروتينات.
10. واحدٌ من الفيروسات الآتية يظهر بشكل روتيني تغيرات في مولدات ضده ما يجعل برامج التلقيح صعبة:
    أ. فيروس نقص المناعة الإنساني. ب. فيروس الإنفلونزا.
    جـ. فيروس هَنْتا. د. الفيروسات الخيطية.
11. يتمّ تنشيط الجينات المسرطنة لإحداث السّرطان بفعل:
    أ. الفيروسات. ب. الفيروس العاري.
    جـ. البريون. د. البكتيريا.
12. تُسبِّبُ البريونات:
    أ. مرض جنون البقر.
    ب. الداء العصبي.
    جـ. متغاير مرض كروتزفيلدت – جاكوب.
    د. كلّ ما ذكر.
13. يُسمّى جسيم RNA المعدي والمفتقر للغلاف البروتيني أو الغلاف عمومًا:
    أ. البريون. ب. الفيروس البكتيري.
    جـ. الفيروس العاري. د. الفيروس العادي.
14. أحد الفيروسات الآتية يرتبط بمرض سارس (المرض التنفسي الحاد):
    أ. فيروس هنتا. ب. الفيروس التويجي.
    جـ. الفيروس الخيطي. د. فيروس الإنفلونزا.
15. يمكن تصنيف جسيم غير حي على أنه مُعْدٍ، ويفتقر إلى أيّ حمض نووي أو غلاف، ويحوي أحماضًا أمينية فقط، مع:
    أ . البريونات. ب. الفيروسات العادية.
    جـ. الفيروسات العارية. د. البكتيريا.

أسئلة تحدٍّ

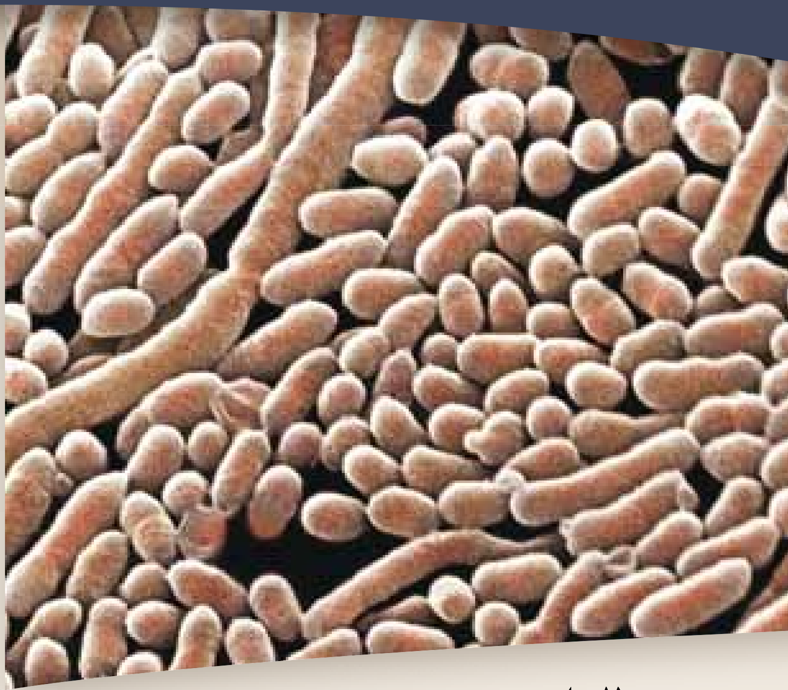
1. يمكن للخلايا من بكتيريا القولون *E. coli* في الحالة الاعتداليّة المشتقة من الإصابة بفيروس أن تُستحث لإنتاج جسيمات فيروسية بتعريضها للأشعة فوق البنفسجية. وتشمل عملية الحث هذه تعطيل مثبط بروتيني يبقي جينات الفيروس الأولي غير مفعلة. ما الدور الذي يمكن أن يقوم به البروتين الذي يتعرف إلى مثبط الفيروس، ويعطله؟
2. يعتقد معظم علماء الحياة أن الفيروسات تطورت باتباع أصل الخلايا الأولية، لماذا تعتقد أن هذا هو ما تم فعلًا؟
3. عام 1972، أعلن الرئيس الأمريكي نيكسون الحرب على مرض السّرطان. وعلى الرغم من تحقيق تقدم كبير ومهم في هذا المجال خلال العقود الثلاثة الماضية، فإنّ الحرب لم تنتهِ بعد. إنّ اكتشاف دور بعض الفيروسات، والاعتقاد أنها سبب لبعض أنواع السّرطان ساعد على تعثر هذه الحرب، بل أدى إليها. لماذا؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 28

البدائيات

Prokaryotes



مقدّمة

يعدّ التنظيم الخلوي إحدى السمات المميزة للمخلوقات الحية. لقد علمت مسبقًا أن الأشياء الحية توجد على هيئة نوعين من الخلايا: **البدائيات Prokaryotes وحقيقية النوى Eukaryotes**. وللتذكير، فإن البدائيات تفتقر للغشاء المحيط بالنواة الموجود في الخلايا حقيقية النوى جميعها، وكذلك فإنها تمتاز بتركيب خلوي أقل تعقيدًا، بحيث لا تمتلك كثير من العضيات الموجودة في الخلايا حقيقية النوى (الفصل الـ 4). فالبدائيات أصغر وأكثر تعددًا من نظيراتها حقيقية النوى. فلو تفحصنا الإنسان، فإننا سنكتشف أن هناك 10 خلايا بدائية تقريبًا تعيش في كل خلية من خلايا جسمه أو عليها، علمًا بأن هناك الآف البلايين من خلايا الإنسان.

تؤدي المخلوقات الدقيقة البدائية دورًا مهمًا في البيئة بصورة عامة أيضًا. ويعتقد معظم علماء الحياة أن البدائيات كانت أول المخلوقات ظهورًا. وما كان لهذا التنوع في المخلوقات حقيقية النوى الموجود حاليًا على الأرض من أن يوجد دون البدائيات التي جعلت من الممكن إنجاز كثير من وظائف النظام البيئي. ويعتقد أن عملية التمثيل الضوئي، على سبيل المثال، كانت المصدر للأكسجين في جو الأرض قديمًا، وما زالت تسهم بدرجة كبيرة بإنتاج الأكسجين إلى يومنا هذا. إن فهم البدائيات أساسي وضروري لفهم الحياة على الأرض كلها؛ ماضيها وحاضرها.

موجز المفاهيم

1-28 الخلايا الأولى

- *تشير الأحافير الدقيقة إلى أن الخلايا الأولى ربما كانت بدائية.*
- *تشير معلومات النظائر الإشعاعية إلى أن عملية تثبيت الكربون قديمة.*
- *يمكن أن تكون بعض المواد الهيدروكربونية الموجودة في صخور قديمة ذات أصل حيوي (بيولوجي).*

2-28 تنوع البدائيات

- *تختلف بدائية النوى عن حقيقية النوى بصورة جوهرية.*
- *البكتيريا الحقيقية والبكتيريا القديمة مختلفتان جوهريًّا على الرغم من تشابههما.*
- *لم تُعرف صفات معظم البدائيات بعد.*

3-28 تركيب الخلية البدائية

- *توجد البدائيات بأشكال أساسية ثلاثة: العصوية، والكروية، والحلزونية.*
- *للبدائيات جدار خلوي متين وأجزاء خارجية أخرى.*
- *داخل خلايا البدائيات منظم.*

4-28 وراثة البدائيات

- *يعتمد الاقتران على وجود بلازميدة اقتران.*
- *الفيروسات تنقل (DNA) عن طريق التحول (التأبير Transduction).*
- *التحول هو أخذ DNA من البيئة مباشرة.*
- *مقاومة المضادات الحيوية وإمكانية انتقالها ببلازميدة المقاومة.*
- *يمكن حدوث التنوع من خلال الطفرات أيضًا.*

5-28 أيض البدائيات

- *تحصل البدائيات على الكربون والطاقة بأربع طرق أساسية.*
- *يمكن لبعض البكتيريا إصابة خلايا أخرى مباشرة.*
- *البكتيريا ممرض نباتي عالي التكلفة.*

6-28 أمراض البكتيريا الإنسانية

- *أصاب السّل الرئوي الإنسان منذ بداية التاريخ.*
- *دور الرقائق الحيوية البكتيرية في تسوس الأسنان.*
- *يمكن للبكتيريا أن تسبب القرحات.*
- *كثير من الأمراض المنقولة جنسيًّا بكتيرية.*
- *طُوِّرت البكتيريا لتصبح أسلحة بيولوجية.*

7-28 بدائيات مفيدة

- *للبدائيات دور في تدوير عناصر مهمة.*
- *يمكن للبدائيات العيش بصورة تكافلية مع حقيقية النوى.*
- *تستعمل البكتيريا في الهندسة الوراثية.*
- *تستعمل البكتيريا في المعالجة الحيوية للتلوث.*

1-28 الخلايا الأولى

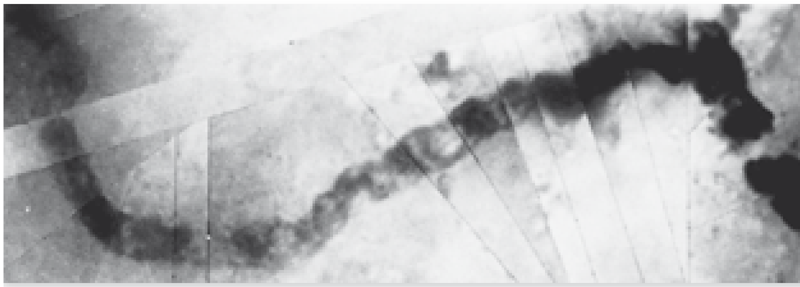
حيث لم يشهد الإنسان تكون الحياة، فقد تُركنا مع دليل غير مباشر لأشكال الحياة المبكرة جدًا. تعدّ الأحافير الإثبات الأكثر مباشرة، إلا أنه يصعب أحيانًا تفسيرها خصوصًا ونحن نبحث عن إثبات لحياة مجهرية. ويمكننا تحليل تركيب الصخور المحتوية على الكربون للبحث عن آثار للحياة تؤثر في المواد العضوية كما يشير إليها تغير نسب النظائر المشعة. وأخيرًا، يمكننا النظر إلى وجود مواد كيماوية عضوية ذات أصل حيوي.

تشير الأحافير الدقيقة إلى أن الخلايا الأولى ربما كانت بدائية

إن إيجاد دليل على الحياة بصورة أحافير دقيقة وتفسيره عملية صعبة. فالصخور ذات الأعمار التي تفوق 3 بلايين سنة نادرًا ما تبقى دون تغير بتأثير الفعل الجيولوجي على مدى الزمن. لقد وجد تكوينان رئيسان عمرهما يتراوح بين 3.5–3.8 بلايين سنة كما هما دون أي تغيير هما: نواة القشرة القارية *Craton* لكابافال Kaapvaal في جنوب إفريقيا ونواة القشرة القارية لبلبارا Pilbara في غرب أستراليا (نواة القشرة هي طبقة من قشرة القارة لم يحدث بها اضطراب). لقد وجدت تراكيب في هذه التكوينات وغيرها، وتم تفسيرها على أنها حيوية الأصل. ومع أن هذا التفسير مختلف عليه، إلا أن تجمع الأدلة مع الزمن يدعم فكرة أن هذه التراكيب هي متحجرات خلايا في الحقيقة.

إن الأحافير الدقيقة Microfossils في الواقع أنماط متحجرات لحياة مجهرية. كثير من هذه الأحافير الدقيقة صغيرة (1–2 مايكرومتر قطرًا) وتبدو كخلية مفردة تفتقر للتفاصيل الخارجية، ولديها القليل من معطيات التركيب الداخلي (الشكل 28–1) وهكذا، فإن الأحافير الدقيقة وعلى ما يبدو تشبه بدائيات يومنا هذا.

يعود أقدم هذه الأحافير الدقيقة حاليًا إلى 3.5 بلايين سنة، والادعاء بأنها أحافير دقيقة، وبقايا مخلوقات حية مدعوم بدراسات النظائر الإشعاعية (سيتم وصفها قريبًا) وكذلك بتحليلات الطيف التي تشير إلى احتوائها على جزيئات معقدة من الكربون. وفيما إذا كانت هذه التركيبات المجهرية هي أحافير حقيقية أم لا، فالأمر مختلف عليه، وما زالت هوية المجموعات البدائية التي تمثلها هذه الأحافير الدقيقة غير واضحة. وقد قدمت حجج لمصلحة كثير من البكتيريا، ومنها البكتيريا الخضراء المزرقة (ستوصف لاحقًا) إلا أن تفسيرها وتعليلها بشكل دقيق ونهائي ما زال صعبًا.



الشكل 28–1

دليل على الأحافير البكتيرية. صخور يتراوح عمرها بين 1 - 3.5 بليون سنة وبداخلها متحجرات صغيرة جدًا تشبه الخلايا البكتيرية.

الشكل 28–2

أشباه الأنسجة Stromatolites. طبقات من خلايا البكتيريا التي تحوي ترسبات معدنية، وتشكل أشكال القبة المميزة التي تشاهد هنا.

إضافة إلى هذه الأحافير الدقيقية، فإن دليلًا غير مباشر على الحياة القديمة يمكن وجوده على شكل رسوبيات تسمى **أشباه الأنسجة Stromatolites**. ينظر عادة إلى هذه التراكيب على أنها خليط من الرسوبيات والمواد المترسبة حفظت في مكانها عن طريق طبقات من خلايا الأحياء الدقيقة. ويعتقد أن المخلوقات الدقيقة المكونة لها هي من البكتيريا الخضراء المزرقة. والتكوينات من أشباه الأنسجة هذه تعود في عمرها إلى 2.7 بليون سنة. وحيث إن بعض أشباه الأنسجة الحديثة نسبيًّا معروفة أيضًا، فإن التكوين والطبيعة الحيوية لهذه التراكيب يبقى أقل إقناعًا (الشكل 28–2).

تشير معلومات النظائر الإشعاعية إلى أن عملية تثبيت الكربون قديمة

طريقة أخرى للتساؤل حول زمن بدء الحياة يكمن في البحث عن بصمات الأنظمة الحية في السجل الجيولوجي. تغير الأنظمة الحية بيئاتها، وأحيانًا يمكن رصد هذا التغيير. والتغير الأكثر وضوحًا يكمن في أن الأنظمة الحية انتقائية فيما يخص النظائر المشعة للكربون في المركبات التي تستعملها. تقوم المخلوقات الحية بدمج الكربون 12- في خلاياها قبل أي نظير كربون آخر، وهكذا تتمكن من تغيير نسب هذه النظائر في الجو. وتحوي مستوى أعلى من الكربون 12- في أجسامها المتحجرة أعلى من ذلك الموجودة في الصخور غير العضوية المحيطة بها.

ولقد أنجز كم كبير من العمل في تحديد الأعمار، وتحليل المركبات الكربونية في أقدم الصخور بحثًا عن آثار مميزة للحياة. ومع أن هذه الأعمال مختلف عليها الآن، فهناك من يقول: إن الآثار الكربونية المميزة تشير إلى أن تثبيت الكربون، ودمج الكربون غير العضوي بشكل عضوي كان نشطًا، وتم قبل 3.8 بلايين سنة.

هناك ثلاث طرق ممكنة للتثبيت القديم للكربون. والطريقة الأكثر شيوعًا لتثبيت الكربون هي من خلال دورة كالفن (الفصل الثامن). هذه الدورة هي التي تستعملها البكتيريا الخضراء المزرقة، والطحالب، ونباتات الأرض الحديثة التي تقوم بعملية البناء الضوئي الأكسجيني باستعمال النظامين الضوئيين. وإن دورة كالفن هذه نشطة في البكتيريا الخضراء والأرجوانية الكبريتية التي تقوم بعملية البناء الضوئي اللاهوائي، باستعمال نظام ضوئي واحد. ويمكن لهذا البناء الضوئي اللاهوائي أن يمثل تثبيت الكربون القديم.

حتى الآن، لم يتم إثبات وجود دورة كالفن في البكتيريا القديمةِ مع أن الأنزيمات الأساسية لها تم تعرفها في بعض عزلات البكتيريا القديمة. وبدلًا من ذلك، فإن بعض البكتيريا القديمة تستعمل نمطًا من دورة كربس (الفصل الـ 7). وتتم هذه الدورة من تثبيت الكربون في بعض أنواع البكتيريا غير عضوية التغذية Lithotrophic التي تشتق طاقتها من أكسدة مركبات غير عضوية، وكذلك البكتيريا الكبريتية الخضراء. ويمكن حدوث مسلكين آخرين في البكتيريا غير عضوية التغذية القديمة، والبكتيريا الخضراء غير الكبريتية. وتشير الدلائل إلى أن القدرة على تثبيت الكربون قد تطورت مرات عدة عبر مسيرة التطور.

يمكن أن تكون بعض المواد الهيدروكربونية الموجودة في صخور قديمة ذات أصل حيوي (بيولوجي)

طريقة أخرى للنظر إلى الأدلة على الحياة القديمة تكمن في البحث عن جزيئات عضوية، التي هي من أصل حيوي واضح، وتسمى هذه الجزيئات المؤشرات الحيوية *Biomarkers*. ومع أن العملية تبدو سهلة، إلا أنه ثبت صعوبة إيجاد هذه المؤشرات. واحد من هذه الجزيئات التي استعملت بهذا الاتجاه هو المركبات الهيدروكربونية التي يمكن تحليلها للتعرف إلى نسب نظائر الكربون المشعة لتؤشر إلى أصلها الحيوي. فتحليل المركبات الهيدروكربونية المستخلصة من تكوينات بلبارا في غرب أستراليا بينت وجود دهنيات بوصفها مؤشر للبكتيريا الخضراء المزرقة في فترة تعود إلى 2.7 بليون سنة. إن البحث عن مؤشرات كيماوية مؤكدة للأنظمة الحية في أقدم الصخور، وفي الشهب تشكل ميدانًا يثير الاهتمام بدرجة عالية جدًا.

لقد تم دعم الحجج المقدمة لمصلحة أقدم الأحافير الدقيقة بتحليل نسب نظائر الكربون المشعة في مواد كربونية من التكوينات نفسها. فإذا كانت هذه الأحافير في الحقيقة تمثل خلايا حية، فهذا يعني ضمنًا أن الحياة كانت أكثر انتشارًا قبل 3.5 بلايين سنة مما كان يظن سابقًا، ومع أن كمًّا كبيرًا من هذه الأعمال مازال قابلًا للنقاش، فإنه يرفع إمكانية أصل الحياة إلى أكثر من 3.5 بلايين سنة.

يكمن الدليل على أقدم الخلايا في الأحافير الدقيقة. وهناك اختلاف حول أقدم الأحافير الدقيقة إلا أن عمرها على الأقل 3.5 بلايين سنة. والدليل الآخر على الحياة القديمة يشمل نسب النظائر المشعة المتغيرة مع النشاط الحيوي، الذي يمكن أن يشير إلى أن تثبيت الكربون عملية قديمة. ويبدو أن بعض المواد الهيدروكربونية تعمل بوصفها مؤشرات حيوية، ويمكن أن تشير إلى أصل قديم للحياة.

2-28 تنوع البدائيـــــات

على الرغم من أنه تم التعرف إلى آلاف الأنواع من البدائيات حاليًا، فإن آلافًا عدة أخرى تحتاج إلى تعرفها بصورة جادة. وقد مكنت تقنيات جزيئية العلماء من تعريف مخلوقات دقيقة ودراستها دون زراعتها. نتيجة لهذا، تمكن علماء الأحياء الدقيقة من اكتشاف الآلاف من الأنواع التي لم تكتشف أبدًا من قبل، أو تدرس صفاتها بسبب عدم إمكانية الاحتفاظ بها على شكل مزارع جرثومية. ويقدر ما هو معروف من كل أنواع البدائيات ما نسبته 1 – 10% فقط، وتم تحديد صفاتها، تاركًا ما نسبته 90 – 99% منها غير معروف أو موصوف. حيثما ينظر علماء الأحياء الدقيقة يكتشفون أنواعًا من البدائيات. عند تحليلها، تم تقسيم البدائيات إلى مجموعتين: **البكتيريا القديمة (المتطرفة) Archaea** والمسماة سابقًا البكتيرية القديمة، **والبكتيريا Bacteria** المسماة أحيانًا البكتيريا الحقيقية.

إن البكتيريا القديمة والبكتيريا الحقيقية هما الأقدم والأبسط تركيبًا، والأكثر انتشارًا من أنماط الحياة، وهما المخلوقات البدائية الوحيدة ذات التنظيم الخلوي البدائي. كانت البدائيات الأكثر انتشارًا مدة تزيد على بليون سنة قبل ظهور المخلوقات حقيقية النوى في العالم، حيث قامت البكتيريا الخضراء المزرقة القادرة على التمثيل الضوئي المبكر بتغيير جو الأرض من خلال إنتاج الأكسجين، ما أدى إلى ظهور تنوع كبير في كل من البكتيريا والمخلوقات حقيقية النوى.

تعيش البدائيات في كل مكان توجد فيه المخلوقات حقيقية النوى. ويمكنها أن تزدهر في أماكن لا يمكن للمخلوقات حقيقية النوى العيش بها، فقد وجدت البكتيريا الحقيقية والمتطرفة في كهوف في أعماق المحيطات، وأطراف البراكين، وأعماق الجبال الجليدية، وإن بعض البيئات المتطرفة المحتوية على هذه البدائيات يمكن أن تكون مميتة لأي نمط آخر من الحياة.

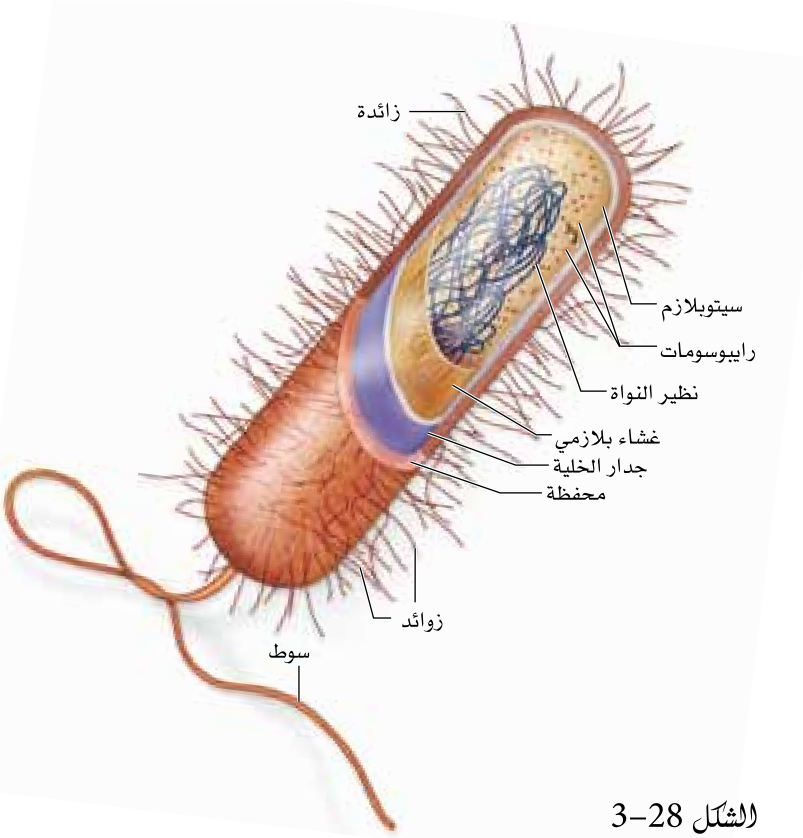
إن كثيرًا من البكتيريا القديمة **متطرفة Extremophiles** حيث تعيش في الينابيع الحارة التي يمكنها طبخ مخلوقات أخرى، وفي بيئات ذات ملوحة عالية يمكنها أن تؤدي لفقد الماء لخلايا أخرى، وفي أجواء غنية بالغازات السامة مثل الميثان، أو كبريتيد الهيدروجين. وأمكن استعادتها وعزلها حية من أعماق تصل إلى 435 مترًا من الجليد في المنطقة المتجمدة الجنوبية.

ويمكن أن تشبه هذه البيئات القاسية الظروف التي سادت على الأرض عند بداية الحياة. وقد تكون هذه البدائيات قد ظهرت، وبقيت في تلك الظروف آنذاك، واحتفظت بقدرتها على استغلال هذه المناطق إلى أن تغير الجو عمومًا.

تختلف بدائية النوى عن حقيقية النوى بصورة جوهرية

تختلف البدائيات عن حقيقية النوى في كثير من الصفات المهمة. وتمثل هذه الاختلافات بعض أهم المميزات التي تفرق مجموعات المخلوقات عن بعضها.

أحادية الخلية. البدائيات، وباستثناءات قليلة، وحيدة الخلية (الشكل 28–3) وفي بعض الأنواع نجد أن الخلايا المفردة تلتصق مع بعضها في وسط معين مشكلة خيوطًا، إلا أن هذه الخلايا تحتفظ باستقلاليتها. فالبكتيريا الخضراء المزرقة بشكل خاص، يمكنها تكوين هذه الخيوط، إلا أن مادتها السيتوبلازمية لا تتصل



الشكل 28–3

تركيب خلية بدائية. الخلايا البدائية كما في هذه البكتيريا صغيرة، وتفتقر للعضيات المحاطة بالغشاء. ويحاط الغشاء البلازمي بجدار خلوي متين، أما DNA فليس محاطًا بغشاء نووي. ويمكن للبدائيات أن تحمل إضافة للسوط نتوءات تسمى الزوائد التي تساعد على الالتصاق بالسطوح أو بالخلايا الأخرى. ويمكن أن تمتلك محفظة مكوّنة مبدئيًا من الكربوهيدرات وتحيط بالخلية. تساعد هذه المحفظة الخلايا على الالتصاق، كما وتجعل الخلية صعبة المنال للتعرف إليها من قبل الخلايا المناعية.

مع بعضها بشكل مباشر، كما هي الحال عادة في المخلوقات حقيقية النوى متعددة الخلايا.

تشير أدلة حديثة إلى أن البكتيريا، وفي بيئاتها الطبيعية، قادرة على تكوين مجتمعات معقدة من أنواع مختلفة تسمى **الرقائق الحيوية Biofilms**. وعلى الرغم من أن هذه الرقائق الحيوية لا تشكل كائنًا متعدد الخلايا، فإنها شديدة المقاومة للمضادات الحيوية، والجفاف، وبعض الإجهادات البيئية مقارنة بمستعمرة منفردة من نوع واحد من الأحياء الدقيقة، كما هي الحال في مزرعة مخبرية.

حجم الخلية. مع اكتشاف أنواع جديدة من البدائيات، يجد الباحثون أن حجم خلايا البدائيات يتباين بشكل هائل، فقد يصل إلى خمسة مستويات. فأكبر خلايا بكتيريا معروفة الآن هي من نوع *Thiomargarita namibia* حيث يصل قطر هذه الخلية إلى 750 ميكرومترًا، ما يجعلها مرئية بالعين المجردة، وحجمها يشبه حجم عين النحلة تقريبًا. إلا أن حجم معظم خلايا البدائيات نحو 1 ميكرومتر أو أقل قطرًا، في حين أن خلايا حقيقية النوى أكبر بعشر مرات أو أكثر بكثير. إن هذا التعميم خادع؛ لأن هناك خلايا حقيقية النوى صغيرة، وإن هناك بدائيات كبيرة.

الكروموسومات. تحوي الخلايا حقيقية النوى نواة ذات غشاء نووي، وتحتوي هذه النوى على كروموسومات خيطية مكونة من الأحماض النووية والبروتينات الهستونية. في حين أن المخلوقات البدائية لا تحوي نواة بغشاء نووي، إلا أنها في العادة تحوي كروموسومًا واحدًا دائري الشكل مكوّنًا من DNA وبروتينات شبيهة بالهستونات في منطقة **نظير النواة Nucleoid** في الخلية. واستثناء لوجود كروموسوم واحد، نجد أن بكتيريا الكوليرا *Vibrio cholerae* تمتلك اثنين من الكروموسومات الدائرية. وغالبًا ما تحوي خلايا البدائيات جزيئات إضافية من DNA تسمى **البلازميدات Plasmids**، وهذه البلازميدات عناصر وراثية يمكنها أحيانًا الانتقال بين خلايا البدائيات.

انقسام الخلية والخلط الوراثي (الجيني). يحدث انقسام الخلية في المخلوقات حقيقية النوى من خلال الانقسام المتساوي، ويتضمن خيوطًا مغزلية من الأنابيب الدقيقة. أما انقسام الخلية في المخلوقات البدائية فيتم بالانشطار الثنائي (الفصل الـ 10) الذي هو نمط من التكاثر اللاجنسي. أما التكاثر الجنسي الحقيقي فيحدث فقط في المخلوقات حقيقية النوى، ويتضمن إنتاج جاميتات مفردة العدد الكروموسومي تتحد لتكون زيجوتًا ثنائي العدد الكروموسومي، لينمو ويصل حالة النضج منتجًا بذلك المزيد من الجاميتات، والبدء بدورة حياة جديدة (الفصل الـ 11).

وعلى الرغم من نمط التكاثر غير الجنسي في البدائيات، فإنها تمتلك آليات تؤدي لانتقال المادة الوراثية، وزيادة التنوع الوراثي. وتسمى كل هذه العمليات بصورة عامة **الانتقال الأفقي للمادة الوراثية Horizontal gene transfer** وهي ليست نمطًا من التكاثر.

التقسيم الداخلي. في المخلوقات حقيقية النوى، نجد أن الأنزيمات اللازمة لتنفس الخلية محشوة في الميتوكوندريا، أما في البدائيات، فإن الأنزيمات هذه ليست محشوة بشكل منفصل، بل مرتبطة مع الغشاء الخلوي، أو أنها موجودة في السيتوبلازم. إن سيتوبلازم البدائيات، بخلاف ذلك للمخلوقات حقيقية النواة، لا يحتوي حجيرات داخلية، ولا عضيات محاطة بغشاء خلوي، وتوجد الرايبوسومات في كل من البدائيات وحقيقية النوى، إلا أنها تختلف بدرجة كبيرة في تركيبها (انظر الفصل الـ 4 لمراجعة تركيب الخلية وبنيتها).

الأسواط. الأسواط في البدائيات بسيطة التركيب، وتتكون من ليفة واحدة من البروتين المسمى فلاجِلين. أما أسواط المخلوقات حقيقية النوى وأهدابها فمعقدة وذات بنية 9 + 2 من الأنيبيبات الدقيقة (انظر الشكل 4–23). تقوم أسواط البكتيريا بوظيفتها بطريقة مختلفة؛ كونها ثابتة وتدور كالمروحة، في حين أن أسواط المخلوقات حقيقية النوى تتحرك بحركة شبه سوطية (سيتم وصفها بتفصيل أكثر لاحقًا في الشكل 28–9).

التنوع الأيضي. تقوم المخلوقات حقيقية النوى بنوع واحد من البناء الضوئي يشمل تحرر الأكسجين. أما البكتيريا ذات البناء الضوئي، فتقوم بنمطين أساسيين من البناء الضوئي: أحدهما **أكسجيني Oxygenic** حيث ينتج الأكسجين، والآخر **لا أكسجيني Anoxygenic** غير منتج للأكسجين. ويشمل البناء الضوئي اللاأكسجيني منتجات مثل الكبريت والكبريتات بدلًا من الأكسجين.

ويمكن للبدائيات أن تكون **ذات تغذية غير عضوية Chemolithotrophic** أي إنها تستعمل الطاقة المخزونة في روابط كيماوية لجزيئات غير عضوية لبناء مواد كربوهيدراتية، في حين أن المخلوقات حقيقية النوى غير قادرة على القيام بهذه العملية الأيضية.

البكتيريا الحقيقية والبكتيريا القديمة مختلفتان جوهريًا على الرغم من تشابهما

تتشابه البكتيريا الحقيقية والبكتيريا القديمة في كونهما ذواتا بنية خلوية بدائية، إلا أنهما تتباينان بدرجة عالية على المستوى الكيموحيوي والجزيئي، وتختلفان في أربعة محاور أساسية، هي: الغشاء الخلوي، والجدار الخلوي، وتضاعف DNA، والتعبير عن الجينات.

الأغشية البلازمية. تمتلك كل البدائيات أغشية بلازمية ذات تركيب بنائي فسيفسائي سائل (الفصل الـ 5). ويختلف الغشاء البلازمي للبكتيريا القديمة عن ذلك الذي للبكتيريا الحقيقية والمخلوقات حقيقية النوى.

دهنيات الغشاء في البكتيريا القديمة مكونة من الجليسرول المرتبط بسلاسل هيدروكربونية من خلال روابط الإيثر المختلفة عن روابط الإيستر الملاحظة في البكتيرية الحقيقية والمخلوقات حقيقية النوى (الشكل 28–4أ). ويمكن لهذه الهيدروكربونات أن تكون متفرعة، ويمكنها الانتظام في إيثرات رباعية مكونة طبقة واحدة بدلًا من طبقتين (الشكل 28–4 ب).

وفي حالة بعض البكتيريا المحبة للحرارة العالية جدًا، فإن غالبية الغشاء الخلوي يمكن أن يتكون من هذه الإيثرات الرباعية ذات الطبقة الواحدة. وتعد هذه السمة التركيبية جزءًا مما يمكّن البكتيريا القديمة من مقاومة درجات الحرارة العالية.

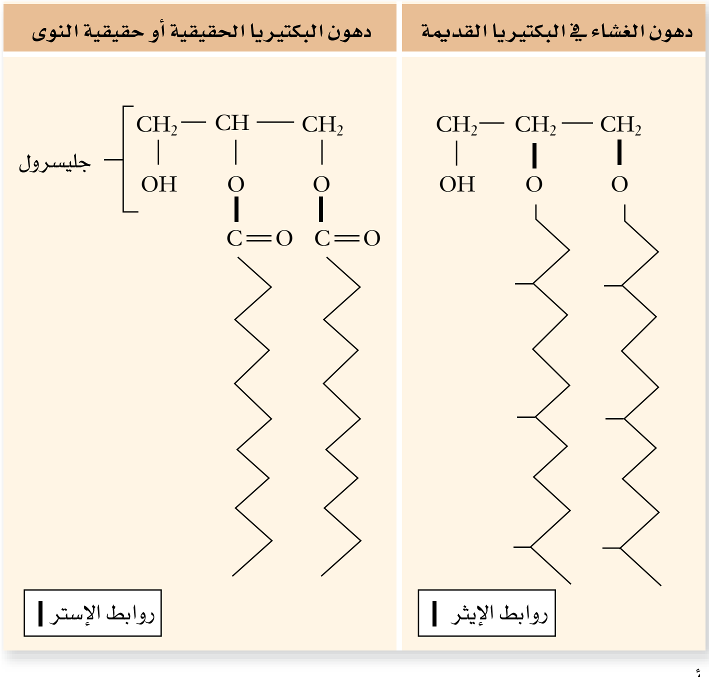
الجدار الخلوي. إن كلا النوعين من البدائيات يمتلك بشكل نموذجي جدرًا خلوية تغطي الغشاء الخلوي، وتدعم الخلية. تتركب الجدر الخلوية للبكتيريا الحقيقية على الأقل من سكر بروتيني هو **الببتيدوجلايكان Peptidoglycan** المكون من مبلمرات كربوهيدراتية مرتبطة مع بعضها بجسور ببتيدية عرضية. وتحوي هذه الجسور العرضية أحماضًا أمينية من فئة D التي لا توجد إطلاقًا في البروتينات الخلوية. وتفتقر جدر البكتيريا القديمة للببتيدوجلايكان مع أن بعضها يحتوي **الميورين الكاذب Pseudomurein** الذي يشبه الببتيدوجلايكان في التركيب والوظيفة. وطبقة الجدر هذه مبلمر كربوهيدراتي أيضًا مع جسور ببتيدية عرضية إلا أن هذه الكربوهيدرات مختلفة، وكذلك تركيب الجسور الببتيدية العرضية. وما يجعل التعميم حول التركيب صعبًا هو وجود جدر خلوية في البكتيريا القديمة مكونة من كثير من البروتينات والكربوهيدرات.

تضاعف DNA. مع أن لكل من البكتيريا والبكتيريا القديمة أصل تضاعف منفردًا إلا أن طبيعة هذا الأصل وبروتيناته الفعالة مختلفة تمامًا. إن بداية تضاعف DNA في البكتيريا القديمة مشابه لذلك في المخلوقات حقيقية النوى (انظر الشكل 14).

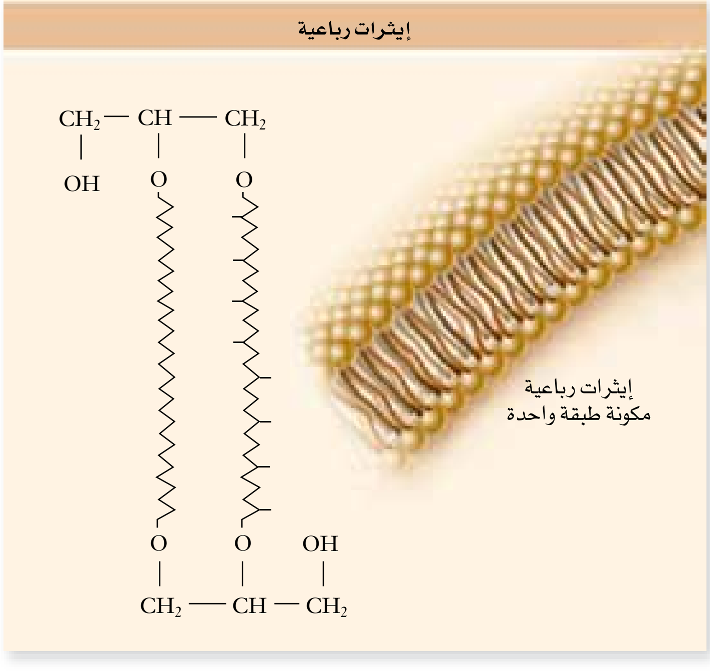
التعبير عن الجينات Gene. expression إن الآليات المستعملة في التعبير عن الجينات مختلفة أيضًا، حيث إن البكتيريا القديمة تمتلك أكثر من واحد من الأنزيمات المبلمرة للحمض النووي الرايبوزي، وتشبه هذه الأنزيمات بدرجة أكبر تلك التي في خلايا المخلوقات حقيقية النوى أكثر مما تشبه الأنزيم المبلمر للحمض النووي الرايبوزي في البكتيريا الحقيقية. وإن آليات الترجمة أيضًا أكثر شبهًا بتلك التي في المخلوقات حقيقية النوى (انظر الفصل الـ 16).

لم تُعرف صفات معظم البدائيات بَعْد

لا يمكن تصنف البدائيات بسهولة اعتمادًا على هيئتها أو شكلها، وقد أمكن حديثًا فقط التعرف بصورة كافية إلى مميزاتها الكيموحيوية والأيضية لتطوير ووضع تصنيف متكامل ومقنع يمكن مقارنته مع ذلك المتبع في المخلوقات الأخرى.



أ.



ب.

الشكل 28–4

دهون الغشاء في البكتيريا القديمة. أ. تتكون دهون الغشاء في البكتيريا على هيكل من الجليسرول شبيه بذلك الذي لدهون البكتيريا الحقيقية والمخلوقات حقيقية النوى، إلا أن سلاسل الهيدروكربون مرتبطة مع الجليسرول بروابط إيثرية، وليس إيسترية. ويمكن للهيدروكربونات أن تتشعب، وأن تحتوي على حلقات. ب. يمكن لهذه الدهون أن تكوّن إيثرات رباعية بدلًا من الإيثرات الثنائية. وتكوّن الإيثرات الرباعية طبقة واحدة؛ لأنها قد تتضمن منطقتين قطبيتين مرتبطتين بمركبات هيدروكربونية غير محبة للماء.

الصفات التصنيفية الأولية

اعتمدت أنظمة تصنيف البدائيات على صفات تفاضلية مثل صبغة جرام، وكذلك على فروق يمكن ملاحظتها في الشكل الخارجي للمخلوق. ومن الصفات الأساسية التي استعملت في مرحلة ما لتصنيف البدائيات ما يأتي:

1. ذات بناء ضوئي، أم لا يتم بها بناء ضوئي.
2. متحركة، أم غير متحركة.
3. وحيدة الخلية، أم قادرة على تكوين مستعمرات، أم خيطية.
4. قادرة على تكوين الأبواغ، أم تنقسم بالانشطار الثنائي.
5. أهميتها في كونها ممرضة، أم غير ممرضة للإنسان.

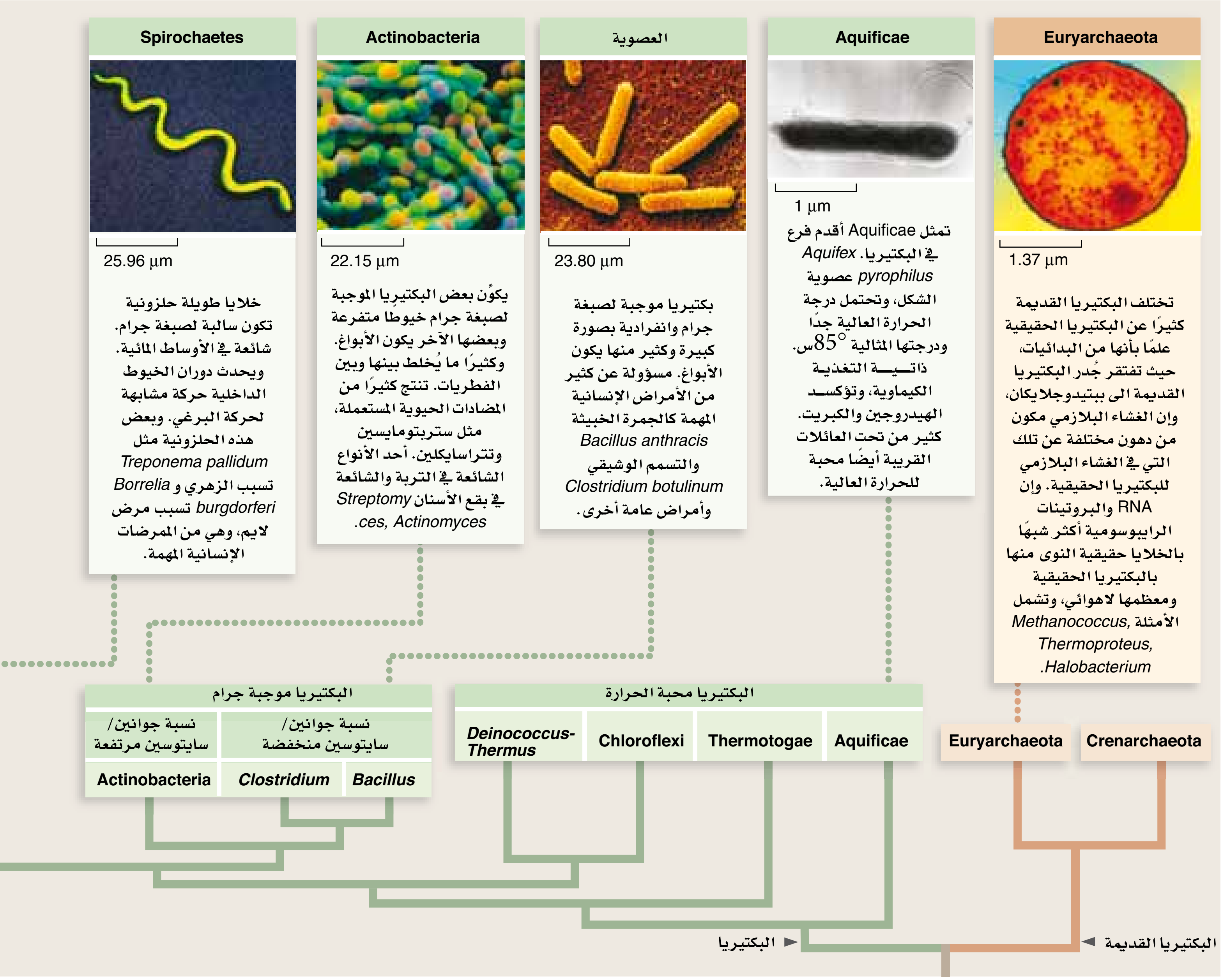
مقاربات جزيئية للتصنيف

مع تطوير مقاربات وراثية وجزيئية، أصبح ممكنًا أخيرًا لتصنيف البدائيات أن يعكس درجة القرابة التطورية الحقيقية، وتشمل المقاربات الجزيئية:

1. تحليل تسلسل (تعاقب) الأحماض الأمينية في بروتينات أساسية.
2. تحليل تسلسل قواعد الأحماض النووية لتحديد النسب المئوية لقواعد الجوانين (G) والسايتوسين (C).
3. تهجين الحمض النووي الذي هو في الأساس خلط DNA أحادي الشريط من نوعين من المخلوقات، وتحديد كمية الازدواج بين القواعد (حيث إن الأنواع القريبة سوف تعكس نسبة ازدواج أكبر في القواعد).
4. تحديد التسلسل الجيني، وتسلسل RNA، وخصوصًا الاهتمام بـ RNA الرايبوسومي.
5. تحليل تسلسل كامل المحتوى الجيني للمخلوق.

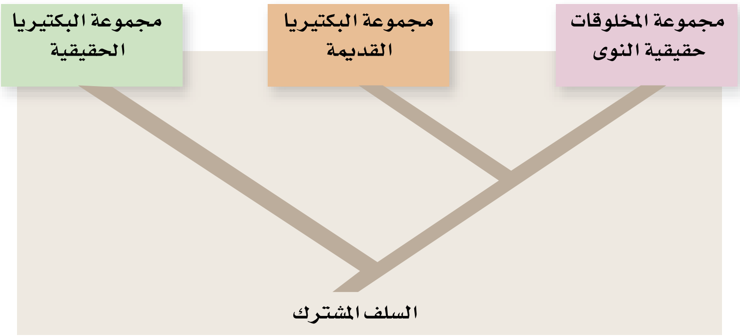
إن نظام فوق الممالك الثلاث Domains أو نظام ووز Woese للنشوء النوعي (الشكل 28–5) يعتمد على كل هذه الأسس الجزيئية، إلا أنه يؤكد على مقارنة تسلسل RNA الرايبوسومي للتأسيس لعلاقات القرابة التطورية للمخلوقات كلها.

وبناءً على هذه الأنواع من المعلومات الجزيئية، فقد تم اقتراح مجموعات عدة من



البدائيات. إن التصنيف الأكثر قبولًا هو ذلك الذي يقدمه دليل بيرجي لتصنيف البكتيريا، الطبعة الثانية، المجلد الأول المنشور عام 2001 (الشكل 28–6). ومنذ عام 2005 فإن العدد الكلي لأنواع البكتيريا الحقيقية والبكتيريا القديمة قد بلغ 7000 نوع تقريبًا. وحيث إن نسبة كبيرة من هذه البكتيريا لا يمكن تكثيرها، إلا أن الرقم الحقيقي لهذه الأنواع أكثر بكثير، ويصل إلى حدود 100,000 نوع مختلف.

تتميز البدائيات باختلافها المميز عن حقيقية النوى، حيث تفتقر للغلاف النووي للنواة، وكذلك للعضيات المتنوعة. وإنها تتكاثر أيضًا بآلية مختلفة أساسًا، وهي الانشطار الثنائي. البكتيريا الحقيقية، والبكتيريا القديمة مختلفتان عن بعضهما اعتمادًا على تركيب كل منهما وأيضه. وقد ساعد تحليل DNA في تصنيف البدائيات، إلا أن عددًا كبيرًا من هذه البدائيات لم يتم تعريفه بسبب عدم قدرتنا على تكثيرها.

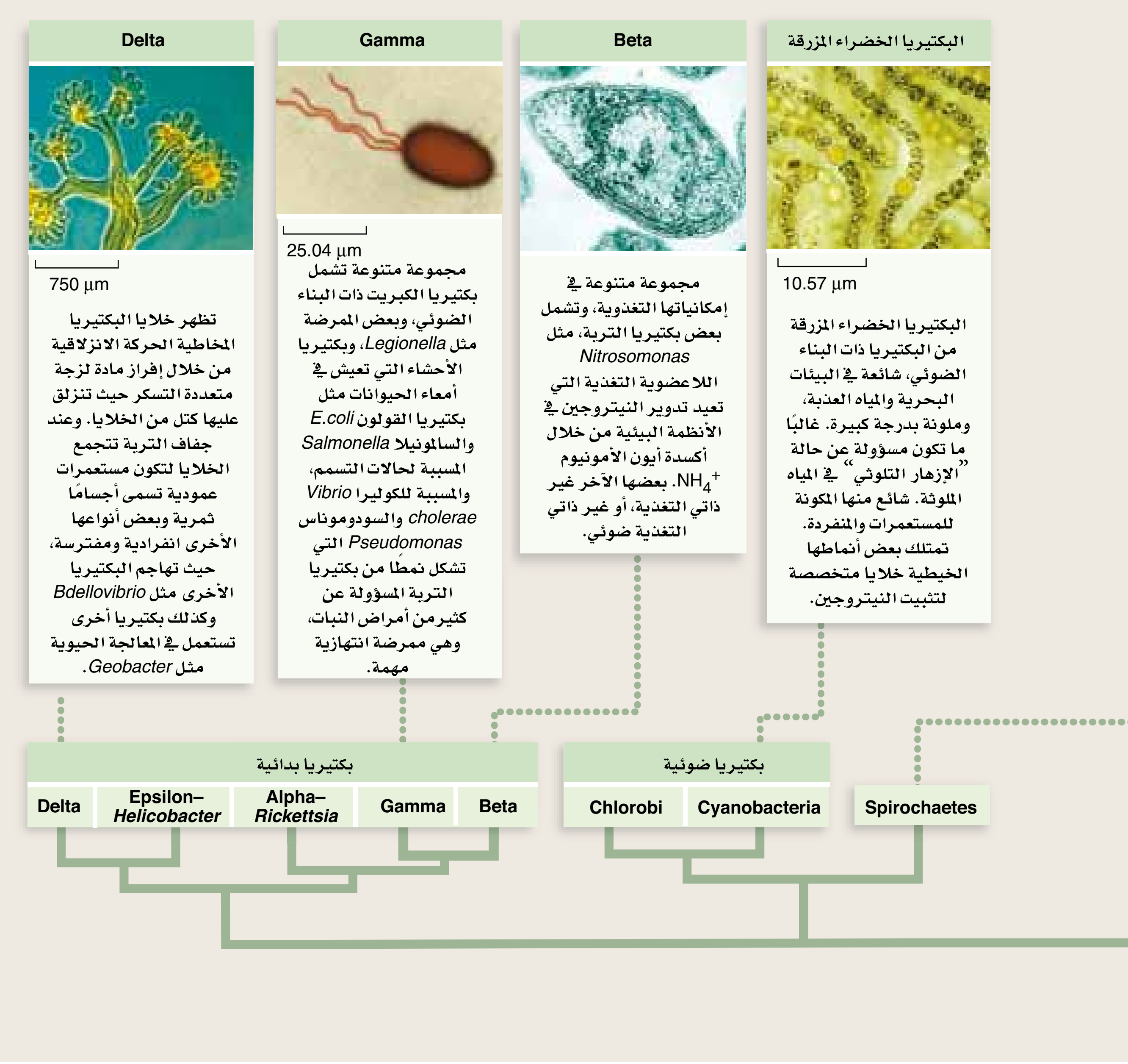


الشكل 28– 5

فوق الممالك الثلاث للمخلوقات الحية. مع أن مجموعتي البكتيريا والبكتيريا القديمة غير متقاربتين جدًا، إلا أنهما من البدائيات. وفي كثير من الوجوه، فإن (انظر النص) البكتيريا القديمة أكثر شبهًا بالمخلوقات حقيقية النوى منها بالبكتيريا الحقيقية. بنيت هذه الشجرة بناء على تسلسل (تعاقب) RNA الرايبوسومي.

الشكل 28 – 6

بعض الفئات التصنيفية (Clades) الرئيسة للبدائيات. إن التصنيف المتبع هنا هو ذلك المنشور في دليل بيرجي لتصنيف البكتيريا، الطبعة الثانية، 2001.

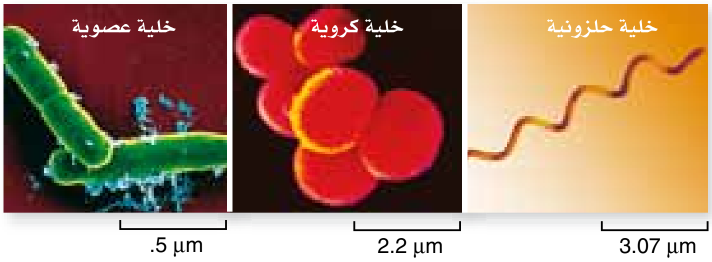


3-28 تركيب الخلية البدائية

الخلايا البدائية بسيطة نسبيًّا، إلا أنه يمكن تصنيفها بناءً على شكلها. ويلاحظ أيضًا تباين في تركيبها ما يعطيها صفات اصطباغ مختلفة تجاه بعض الصبغات. وهناك صفات أخرى يمكن ملاحظتها في بعض أنواع الخلايا، وليس في الأخرى.

توجد البدائيات بأشكال أساسية ثلاثة: العصوية، والكروية، والحلزونية

تظهر معظم البدائيات في واحد من ثلاثة أشكال أساسية: عصوية الشكل، وتسمى **العصوية Bacillus** (العصويات للجمع) **وكروية Coccus** (كرويات للجمع) وتكون كروية أو بيضوية الشكل **وحلزونية Spirillum** (حلزونيات للجمع)، ولكونها طويلة ولولبية الشكل، فإن هذه البكتيريا تسمى أيضًا **السبيروكيت Spirochetes** (الشوكية الحلزونية).



ويعد الجدار الخلوي وحده أهم مسهم في تحديد شكل الخلية. فالبكتيريا التي تفتقر لوجود جدار خلوي كما هي الحال في المايكوبلازما ليس لها شكل محدد.

وبقدر ما هناك تنوع في أشكالها، فإن الخلايا البدائية تتحرك في بيئاتها بطرق متعددة مختلفة. يوجد **سوط Flagellum** أو أسواط عدة على السطح الخارجي لكثير من الخلايا البدائية. وتساعد هذه المكونات على دفع المخلوقات في البيئة السائلة. تقوم بعض الخلايا العصوية والكروية بالحفاظ على التصاقها جنبًا إلى جنب بعد انقسامها مكونة بذلك سلاسل من الخلايا. وتقوم بعض الخلايا بالتغير إلى تراكيب ذات سويقات، أو أنها تنمو طوليًّا مكونة خيوطًا متفرعة. وإن بعض أنواع البكتيريا الخيطية قادرة على التحرك انزلاقيًّا على سطوح صلبة، وغالبًا ما تتم العملية مصحوبة بالدوران حول محور طولي.

للبدائيات جدار خلوي متين وأجزاء خارجية أخرى

غالبًا ما يكون **الجدار الخلوي Cell wall** في البدائيات معقدًا ومكونًا من طبقات عدة. وفي حده الأدنى يتكون من الببتيدوجلايكان، وهو مبلمر خاص بالبكتيريا. يكوِّن هذا المبلمر شبكة متينة من جدائل متعددة التسكر المرتبطة عرضيًّا بسلاسل ببتيدية جانبية. وهذا التركيب مهم؛ لأنه يبنى على شكل الخلية، ويحميها من الانتفاخ والتمزق في حالة وجودها في محاليل أقل تركيزًا، وهي الموجودة عمومًا في البيئة. تفتقر البكتيريا القديمة لمادة الببتيدوجلايكان إلا أن بعضها يمتلك تركيبًا مشابهًا يسمى الميورين الكاذب، أو ببتيدوجلايكان الكاذب.

البكتيريا الموجبة والسالبة لصبغة جرام

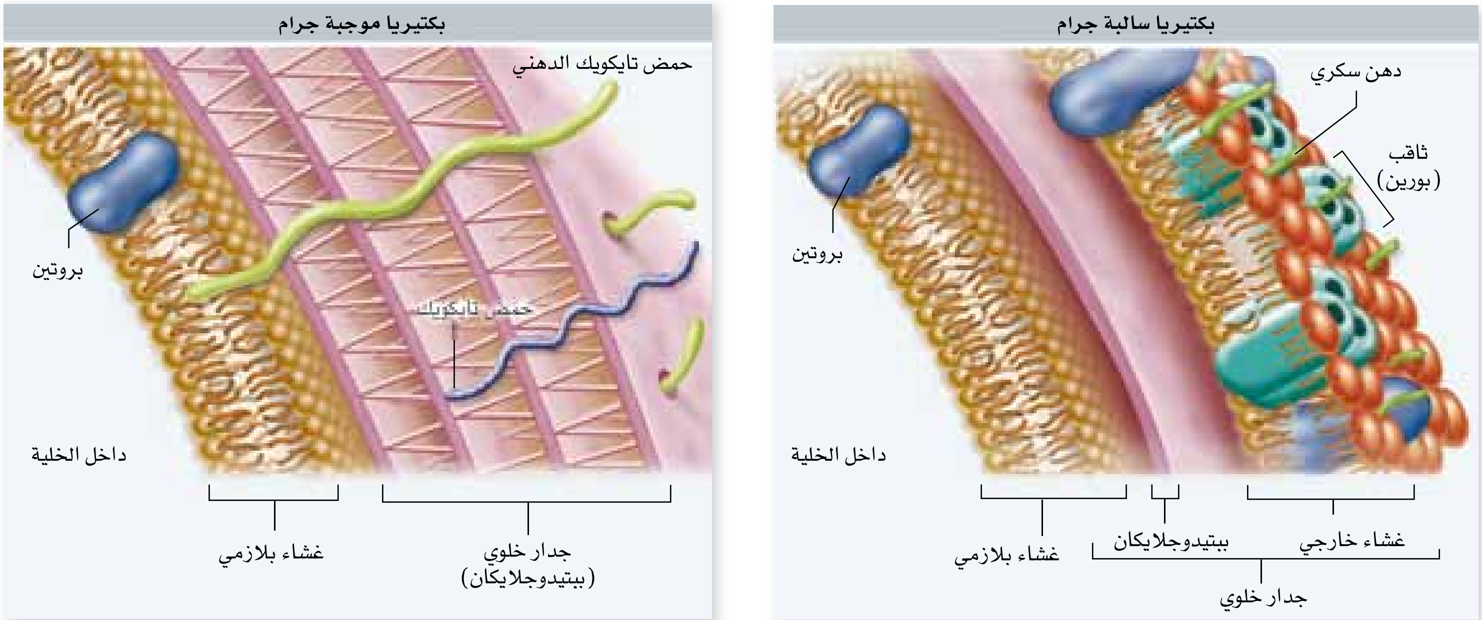
يمكن تعرف نوعين من البكتيريا باستعمال طريقة صبغ تدعى **صبغة جرام Gram stain** الدالة على اسمها. فالبكتيريا **الموجبة لصبغة جرام Gram-positive** تتميز بوجود جدار خلوي سميك، وتأخذ لونًا أرجوانيًّا في حين أن البكتيريا **السالبة لصبغة جرام Gram-negative**، والأكثر شيوعًا، تحوي

أ.

ب.

الشكل 28-7

صبغة جرام. أ. تقوم طبقة الببتيدوجلايكان المغلفة للبكتيريا الموجبة لصبغة جرام باقتناص صبغة البنفسجي البلّوري، حيث تظهر البكتيريا أرجوانية عند صبغها بهذه الصبغة (سميت هكذا تقديرًا للعالم هانس كريستيان جرام الذي طور هذه الصبغة ابتداءً). وحيث إن البكتيريا السالبة لصبغة جرام لديها كمية أقل من الببتيدوجلايكان (الموجود بين الغشاءين الخلوي والخارجي) فإنها لا تحتفظ بصبغة البنفسجي البلّوري. وهكذا، فإنها تظهر لون الصبغة المناظرة ذات اللون الأحمر (غالبًا ما تكون صبغة السفرانين). **ب.** صورة مجهرية تبين نتائج صبغة جرام مع الخلايا الموجبة لصبغة جرام، وتلك السالبة لصبغة جرام.



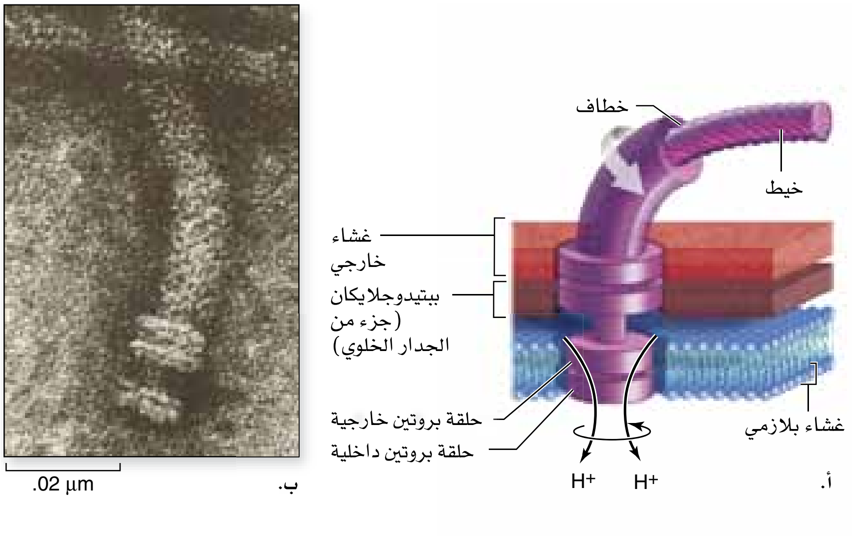
الشكل 28–8

تركيب الجدار الخلوي للبكتيريا الموجبة والسالبة لصبغة جرام. إن الجدار الخلوي لموجبة جرام أبسط تركيبًا، ويتكون من طبقة سميكة من سلاسل الببتيدوجلايكان المرتبطة عرضيًّا. جزيئات حمض التيكويك الدهنية، وحمض التيكويك مغمورة في الجدار، ومعراة على سطح الخلية. أما الجدار الخلوي لسالبة جرام فيتكون من طبقات عدة. وطبقة الببتيدوجلايكان أقل سمكًا منها في حالة البكتيريا موجبة جرام، ومحاطة بغشاء إضافي مكون من متعدد التسكر الدهني. تكوِّن بروتينات البورين ثقوبًا في الغشاء الخارجي، ويسمى الفراغ بين الغشاء الخارجي والببتيدوجلايكان الفراغ حول البلازمي.

كمية أقل من الببتيدوجلايكان، ولا تحتفظ باللون الأرجواني عند الصبغ. ويمكن صبغ هذه البكتيريا السالبة لصبغة جرام بصبغة حمراء معاكسة، وعندها تبدو زهرية داكنة (الشكل 28–7). يكوِّن الببتيدوجلايكان شبكة سميكة معقدة حول السطح الخارجي للخلية. وتحوي هذه الشبكة أيضًا أحماض التايكويك الدهنية والتايكويك، البارزة من الجدار الخلوي. أما في البكتيريا السالبة لصبغة جرام، فإن طبقة رقيقة من الببتيدوجلايكان تتموضع بين الغشاء البلازمي، وطبقة غشائية خارجية أخرى (الشكل 28–8). ويحتوي الغشاء الخارجي جزيئات كبيرة من **متعددة التسكر الدهنية Lipopolysaccharides** ودهونًا مع سلاسل متعدد التسكر مرتبطة بها. وتعمل هذه الطبقة الغشائية الخارجية على جعل البكتيريا السالبة لصبغة جرام مقاومة لكثير من المضادات الحيوية التي تتدخل في بناء الجدار الخلوي في البكتيريا الموجبة لصبغة جرام. فعلى سبيل المثال، يعمل المضاد الحيوي البنسلين على منع الارتباط العرضي لببتيدوجلايكان في الجدار الخلوي للبكتيريا موجبة جرام، ما يؤدي إلى قتل تجمعات البكتيريا خلال عملية تكاثرها.

طبقة *S*

تتكون طبقة إضافية في بعض أنواع البكتيريا الحقيقية والقديمة مكونة من البروتين أو البروتين السكري، ما يكوِّن سطحًا متينًا شبه بلّوري، يسمى **طبقة S S-layer**، وتتموضع خارج طبقة ببتيدوجلايكان أو طبقات الغشاء الخارجي في البكتيريا الموجبة لصبغة جرام، وتلك السالبة لصبغة جرام على التوالي. في البكتيريا القديمة، تكون طبقة S هذه سائدة، ويمكن أن توجد خارج طبقة ببتيدوجلايكان الكاذب، وبالمقارنة مع البكتيريا الحقيقية، فقد تكون الطبقة الوحيدة المتينة التي تحيط بالخلية. تتباين وتتعدد وظائف هذه الطبقة، إلا أنها غالبًا ما تكون ذات علاقة بالتصاق الخلايا بالسطوح، وحماية هذه الخلايا.



الشكل 28–9

المحرك السوطي للبكتيريا السالبة لصبغة جرام. أ. خيط بروتيني مكون من بروتين فلاجلين، يرتبط بقضيب بروتيني يمر في أنبوب في الغشاء الخارجي وعبر ثقب في طبقة الببتيدوجلايكان وصولًا إلى حلقات من البروتين المثبت في الجدار والغشاء الخلوي، كما في حلقات سطح ارتكاز الكرة. يدور القضيب عندما تدور حلقة البروتين الداخلي المرتبطة بالقضيب، حيث تدور نسبة للحلقة الخارجية المثبتة بجدار الخلية. الحلقة الداخلية عبارة عن قناة لأيون الهيدروجين، وهي مضخة بروتونية تستغل عبور البروتونات للخلية لضمان تحرك الحلقة الداخلية خلف الحلقة الخارجية. ويسمى جدار الغشاء المثبت للسوط الجسم القاعدي. ب. صورة بالمجهر الإلكتروني لسوط البكتيريا.

المحفظة

تحاط طبقات الجدار الخلوي لبعض أنواع البكتيريا بطبقة جيلاتينية إضافية تسمى **المحفظة Capsule**. تمكن هذه المحفظة الخلايا البدائية من الالتصاق بالسطوح والخلايا الأخرى، والأهم من ذلك أنها تساعد على تجنب الاستجابة المناعية، ولذلك فإن المحفظة تسهم في قدرة البكتيريا على إحداث المرض.

الأسواط البكتيرية والأهداب

يمتلك كثير من أنواع البدائيات أسواطًا متينة ورفيعة حلزونية مكونة من بروتين **فلاجلين Flagellin** (الشكل 28-9). يتراوح طول هذه الأسواط 3–12 ميكرومترًا، وهي رفيعة جدًا، بحيث لا تتجاوز 10–20 نانومترًا في سمكها. وهي مثبتة في الجدار الخلوي، وتدور كالمحرك، دافعة الخلية في البيئة السائلة. وخلايا البكتيريا التي فقدت الجينات اللازمة لبروتين فلاجلين لا تتمكن من السباحة.

الأهداب Pili. أجزاء تشبه الشعر، وتوجد على بعض الخلايا سالبة جرام في البدائيات (انظر الشكل 28–3). وهي أقصر من الأسواط في البدائيات، إذ يبلغ سمكها ما بين 7.5–10 نانومترات. والأهداب هذه أكثر أهمية في عملية التصاق الخلايا منها في الحركة ولها دور أيضًا في عملية تبادل المادة الوراثية (سيتم مناقشتها لاحقًا).

تكوين الأبواغ الداخلية

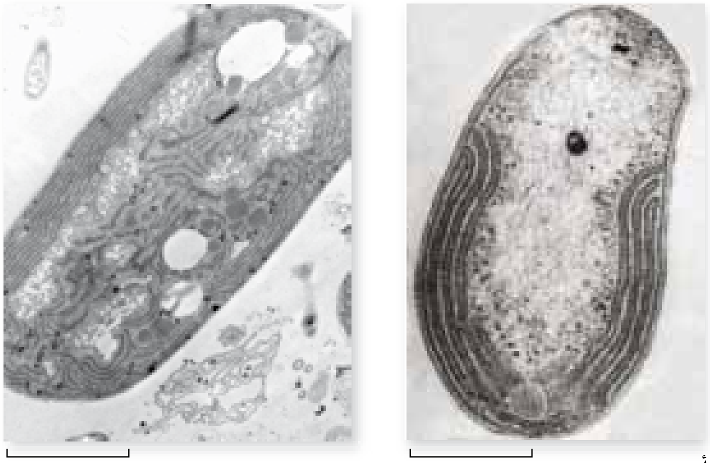
إن بعض البدائيات قادرة على تكوين **الأبواغ الداخلية Endospores**. حيث تطور جدارًا سميكًا حول مادتها الوراثية، وجزءًا قليلًا من السيتوبلازم عند تعرضها لظروف بيئية ضاغطة. وتكون هذه الأبواغ مقاومة بدرجة عالية للضغوط البيئية، خصوصًا الحرارة. وعند تحسن هذه الظروف، يمكن أن تنمو، وتعود لعملية انقسام الخلية العادية مكونةً خلايا جديدة بعد عقود، أو حتى قرون.

فالبكتيريا المكونة لمرض التيتانوس والتسمم الوشيقي والجمرة الخبيثة كلها قادرة على تكوين الأبواغ الداخلية. وفي حالة الجروح، فإن أبواغ التيتانوس تتمكن من الوصول إلى داخل الجلد، حيث الظروف الملائمة لنمو هذه الأبواغ، وإحداث المرض، أو حتى الموت.

داخل خلايا البدائيات منظم

إن الميزة الأساسية للخلايا البدائية هو تنظيمها الداخلي البسيط. تفتقر خلايا البدائيات للتقسيم الوظيفي الموسع الذي يمكن مشاهدته في الخلايا حقيقية النوى، إلا أنها تحوي التراكيب الآتية:

الأغشية الداخلية. يمتلك كثير من البدائيات مناطق منبعجة من الغشاء البلازمي، حيث تقوم بوظيفة تنفسية، أو بالبناء الضوئي (الشكل 28–10).



الشكل 28–10

الخلايا البدائية تمتلك أغشية داخلية معقدة غالبًا. أ. تظهر هذه البكتيريا أغشية تنفسية كثيرة في السيتوبلازم لا تختلف عن تلك الموجودة في الميتوكوندريا. ب. تمتلك هذه البكتيريا الخضراء المزرقة رزمًا شبيهة بالأغشية، توفر مكانًا لعملية البناء الضوئي.

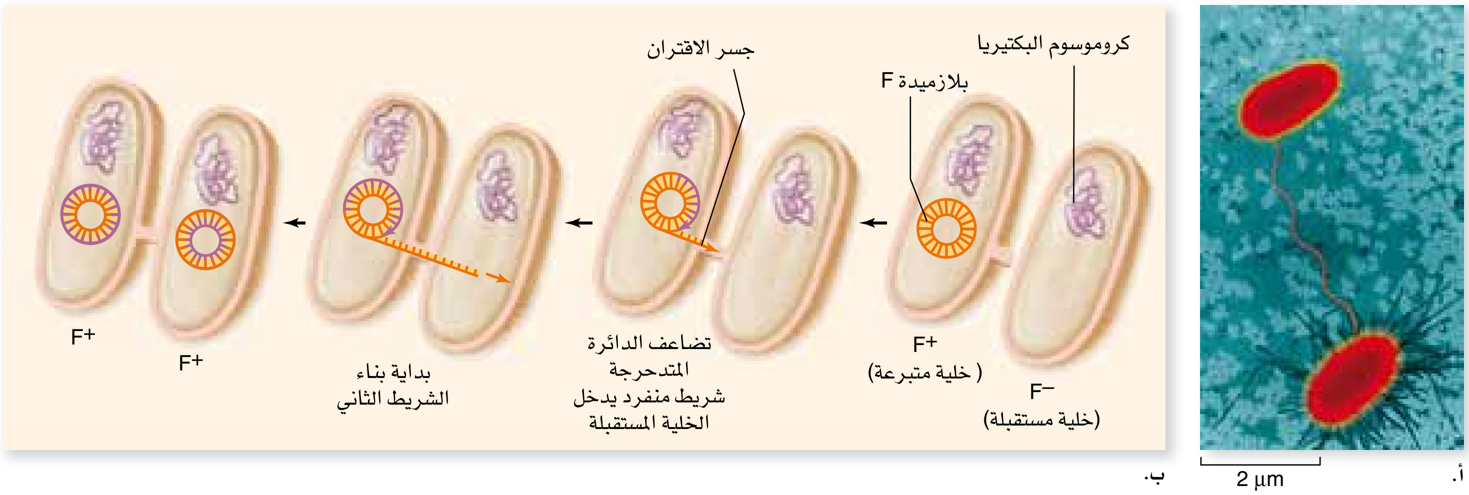
منطقة نظير النواة. تفتقر البدائيات للنواة، فليس لديها كروموسومات خيطية، وبدلًا من ذلك، فإن جيناتها موجودة في حلقة واحدة من DNA المكثف بدرجة عالية مكونًا منطقة مرئية من الخلية تعرف **بمنطقة نظير النواة Nucleoid region**. ويمتلك كثير من الخلايا البدائية البلازميدات التي وُصفت سابقًا، وهي حلقات صغيرة من DNA تتضاعف بصورة مستقلة. تحوي البلازميدات عددًا قليلًا من الجينات، ومع أن هذه الجينات قد تعطي الخلايا فائدة انتقائية إلا أنها ليست ضرورية لمعيشة الخلية.

الرايبوسومات. إن رايبوسومات الخلايا البدائية أصغر من تلك التي في الخلايا حقيقية النوى، وإنها تختلف في محتواها البروتيني وRNA. ويمكن لمضادات حيوية مثل تتراسايكلين وكلورأمفينيكول أن تفرق بينها، حيث ترتبط هذه المضادات مع رايبوسومات البدائيات، وتوقف بناء البروتينات في حين أنها لا ترتبط مع رايبوسومات الخلايا حقيقية النوى.

إن الأشكال الثلاثة الأساسية للبدائيات تتمثل في: العصوية، والكروية، والحلزونية. ومع أن البدائيات لا تحوي عضيات محاطة بأغشية إلا أن داخلها منظم، ويمكن أن تحوي انبعاجات داخلية كثيرة في الغشاء البلازمي. وإن RNA منظم أيضًا على شكل منطقة نظير النواة على الرغم من غياب أي غشاء حولها.

4-28 وراثة البدائيات

تنتقل الصفات عموديًّا من الآباء إلى الأبناء في المجتمعات التي تتكاثر جنسيًّا. والبدائيات لا تتكاثر جنسيًّا، إلا أنها تستطيع تبادل المادة الوراثية بين الخلايا المختلفة. وتتم عملية انتقال الجينات الأفقية هذه عندما تتحرك الجينات من خلية إلى أخرى بعملية **الاقتران Conjugation** التي تتطلّب اتصالًا بين خلية وأخرى أو **بعملية التحول (التأبير) عن طريق الفيروسات Transduction**. وإن بعض أنواع البكتيريا تستطيع التقاط المادة الوراثية مباشرة من البيئة من خلال عملية **التحول Transformation**. وقد لوحظ حدوث هذه العمليات في البكتيريا القديمة، إلا أن دراسة وراثة البكتيريا القديمة لا تزال في مراحلها الأولى بسبب صعوبة تنمية معظم أنواعها واستزراعه. ونركز هنا على أنظمة البكتيريا الحقيقية وبصورة أولية على بكتيريا القولون *E. coli* التي تمت دراستها بصورة موسعة.



الشكل 28 – 11

جسر الاقتران وانتقال البلازميدة بين خلايا تحمل عامل الخصوبة F^+ وأخرى تفتقر لهذا العامل F^-.

أ . صورة بالمجهر الإلكتروني تبين بكتيريا القولون *E. coli* خلال قيامها بعملية الاقتران. يتم الاتصال بين الخلايا من خلال أهداب، أو زوائد *F* الممتدة.

ب. تتحول الخلايا التي تفتقر لعامل F^- إلى خلايا حاملة لعامل الخصوبة F^+ من خلال انتقال بلازميدة F. تتحد الخلايا عن طريق جسر الاقتران، وتتضاعف البلازميدة في الخلية المتبرعة، فتزيح أحد الأشرطة الأبوية، ومن ثم فإن الشريط المزاح ينتقل إلى الخلية المستقبلة، ثم يتضاعف. بعد نجاح عملية الانتقال، تصبح الخلية المستقبلة حاملة لعامل الخصوبة F^+ وقادرة على تفعيل جينات خاصة بهدب F، وتصبح خلية متبرعة.

يعتمد الاقتران على وجود بلازميدة اقتران

يمكن للبلازميدة تشفير صفات توفر امتيازًا للخلية، مثل مقاومة المضادات الحيوية–التي تعمل بها عملية الانتخاب الطبيعي– إلا أن البلازميدات هذه غير ضرورية للأداء الوظيفي العادي، وفي بعض الحالات، يمكن للبلازميدات الانتقال من خلية إلى أخرى من خلال عملية الاقتران. وأفضل هذه البلازميدات المعروفة والقادرة على الانتقال تدعى **بلازميدة الخصوبة F plasmid**. الخلايا المحتوية على بلازميدات الخصوبة F تسمى الخلايا الموجبة لعامل الخصوبة F^+ cells والخلايا الفاقدة لهذا العامل خلايا **سالبة لعامل الخصوبة F^- cells**. يوجد عامل الخصوبة هذا في بكتيريا القولون *E.coli*، وهي مثل كل البلازميدات تعمل بوصفها كيانًا جينيًّا مستقلًّا، ومع ذلك، فهي تعتمد على الخلية لتضاعفها. كانت الدراسات حول بلازميدة الخصوبة ذات أهمية كبيرة لفهمنا الحالي للوراثة في البكتيريا، وكذلك لتنظيم كروموسوم بكتيريا القولون *E.coli*.

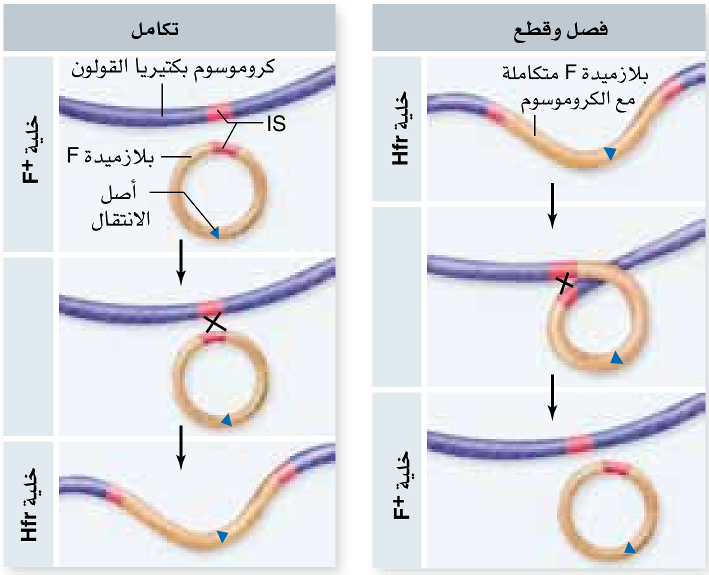
انتقال عامل الخصوبة *F*

يحتوي عامل الخصوبة F على أصل لتضاعف DNA وجينات عدة أخرى تشجع وتسهل انتقاله إلى خلايا أخرى. تقوم هذه الجينات بتشفير وحدات بروتينية صغيرة تجتمع على سطح الخلية البكتيرية مكونة هدبة جوفاء (أنبوبية) ضرورية لعملية الانتقال (الشكل 28–11أ).

في البداية، ترتبط بلازميدة الخصوبة بموقع في داخل الخلية الموجبة F^+ موجود تحت الهدب، ويطلق عليه جسر الاقتران *Conjugation bridge*. بعد ذلك، ومن خلال عملية تدعى عملية الدائرة المتدحرجة للتضاعف *Rolling –circle replication* فإن بلازميدة الخصوبة تبدأ باستنساخ DNA الخاص بها عند نقطة الارتباط. ومع عملية التضاعف، فإن الشريط المنفرد من البلازميدة المزاح يمر إلى الخلية الأخرى. وهناك يتم بناء الشريط المكمل للبلازميدة، وبذلك تكون قد بُنيت بلازميدة F جديدة ثابتة (الشكل 28–11ب).

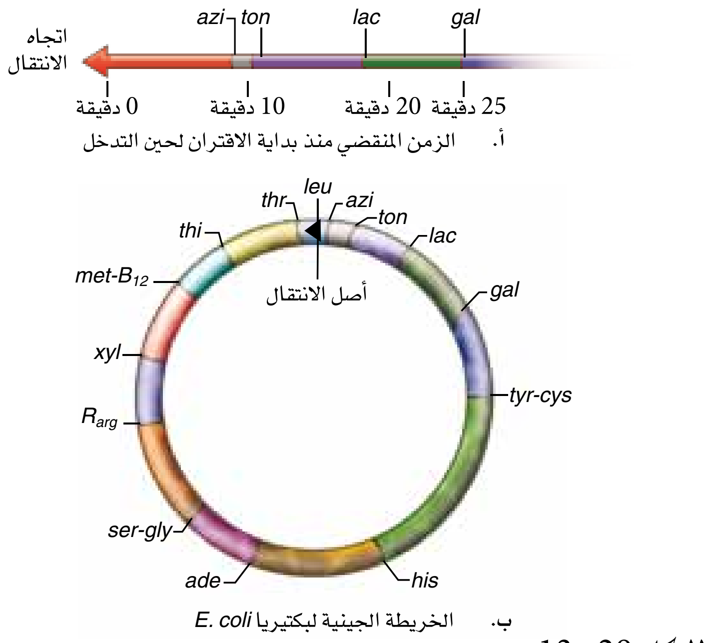
الخلط الوراثي بين بلازميدة *F* وكروموسوم الخلية العائل

يمكن لبلازميدة الخصوبة التكامل مع كروموسوم الخلية العائل من خلال عملية الخلط (الفصل الـ 13). إن الأحداث الجزيئية في هذه العملية شبيهة بتلك الحاصلة خلال عملية الانقسام الاختزالي في المخلوقات حقيقية النوى عند حدوث عملية العبور (الخلط الوراثي)، حيث يتم تبادل المواد الوراثية بين الكروموسومات. وتسمى هذه العملية الخلط المتجانس. وفي حالة بلازميدة الخصوبة وكروموسوم بكتيريا القولون، فإن عملية خلط واحدة بين اثنتين من البلازميدات الدائرية تؤدي



الشكل 28–12

تكامل (التحاق) البلازميدة وانفصالها. تحوي بلازميدة F أنماط تسلسل إدخال قصيرة موجودة أيضًا في الكروموسوم. يمكّن هذا البلازميدة للازدواج مع الكروموسوم، حيث تقود عملية خلط واحدة بين حلقتين إلى حلقة أكبر. يؤدي هذا لتكامل البلازميدة في الكروموسوم، وهذا بدوره يؤدي إلى إنشاء خلية ذات قدرة خلط عالية Hfr كما هو مبين إلى اليسار. هذه العملية عكسية؛ لأن أنماط تسلسل الإدخال في البلازميدة المتكاملة يمكنها الازدواج، حيث ستؤدي عملية خلط الآن إلى إعادة الحلقتين، وتحويل الخلية ذات قدرة الخلط العالية Hfr إلى خلية F^+ كما هو مبين إلى اليمين.



الشكل 28–13

خريطة المحتوى الجيني لبكتيريا القولون *E.coli*. لقد تم إنتاج الخريطة الجينية لبكتيريا القولون أصلًا عن طريق تجارب تزاوج تمت مقاطعتها مرارًا، تقوم خلية ذات نسبة خلط عالية Hfr بنقل جينات كروموسومية للخلية المستقبلة. **أ.** منطقة من الكروموسوم تبدأ بأصل الانتقال، ويبين الزمن بالدقائق لنقل سلسلة من المؤشرات الجينية. **ب.** نموذج مبسط من الخريطة الجينية لبكتيريا القولون *E.coli*.

إلى تكوين حلقة كبيرة مكونة من الكروموسوم والبلازميدة المرتبطة به. وتتم عملية التكامل هذه بمساعدة بروتينات من الخلية العائل، إلا أنها تستفيد من مناطق في بلازميدة الخصوبة F تسمى تعاقبات الإدخال التي توجد في كروموسوم بكتيريا القولون *E.coli*. وفي الحقيقة، فإن تعاقبات الإدخال هذه عبارة عن عناصر قافزة، يمكن أن تكون قد تحركت من الكروموسوم إلى بلازميدة الخصوبة F.

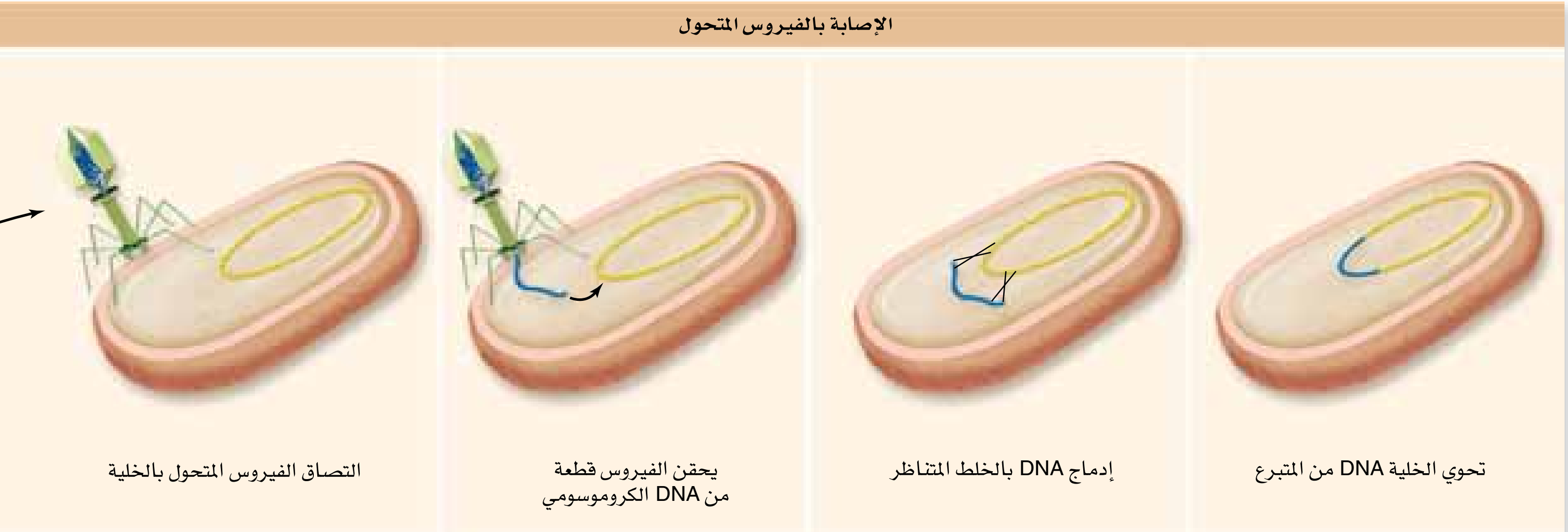
عند اندماج بلازميدة الخصوبة F في الكروموسوم، فإن هذه الخلية تسمى **الخلية ذات درجة الخلط العالية (Hfr cell)** (الشكل 28–12). يعود سبب ذلك إلى أن انتقال المادة الوراثية عن طريق بلازميدة الخصوبة F يشمل انتقال مادة وراثية من الكروموسوم. والموقع الذي تبدأ منه عملية الانتقال يكون في منتصف البلازميدة المتكاملة، بحيث إن كامل الكروموسوم عليه الانتقال لينقل أيضًا كل البلازميدة المرتبطة أو المتكاملة. يحتاج انتقال الكروموسوم كله إلى ما يقارب 100 دقيقة، وعادة ما يتحطم جسر الاقتران قبل هذا الوقت، وهذا يؤدي لانتقال أجزاء من كروموسوم الخلية المتبرعة لتحل محل أجزاء في كروموسوم الخلية المستقبلة خلال عملية الخلط المتجانس. ويتم ذلك كعمليتي خلط بين القطعة المستقيمة والكروموسوم الدائري بصورة مشابهة لعملية عبور مزدوجة في حالة الانقسام الاختزالي في الخلايا حقيقية النوى.

وقد استفاد علماء الوراثة من هذا لوضع خريطة لترتيب الجينات في كروموسوم بكتيريا القولون. تنتقل الجينات القريبة من أصل الانتقال مبكرًا، في حين تنتقل الجينات البعيدة عن الأصل متأخرة. ولو تم مقاطعة عملية الاقتران بأوقات مختلفة، فعندها يمكن تحديد مواقع الجينات اعتمادًا على زمن دخول كل واحد من هذه الجينات (الشكل 28-13). ويمكن تتبع دخول الجينات باستعمال متبرع يحمل أليلات الصفة الأصلية (يدعى الطراز البري) التي يمكنها أن تحل محل الأليلات الطافرة في الخلايا المستقبلة من خلال الخلط المتجانس كما تم وصفه. لقد بينت هذه التجارب أن كروموسوم بكتيريا القولون *E.coli* في الحقيقة دائري، وأن الخريطة الوراثية (الجينية) بناءً عليه دائرية أيضًا. إن وحدات الخريطة هي الدقائق، وإن طول الخريطة كاملًا يساوي 100 دقيقة.

يمكن لبلازميدة الخصوبة F أن تفصل نفسها بأن تعكس عملية التكامل مع كروموسوم الخلية العائل. في هذه الحالة، فإن عناصر تعاقب الإدخال الرابطة للبلازميدة تكون ازدواجًا، وعليه، إذا حدث خلط واحد فسيؤدي ذلك إلى تكوين دائرتين (انظر الشكل 28–12). وإذا كانت عملية الانفصال غير دقيقة، فإن بلازميدة الخصوبة F يمكنها التقاط بعض DNA من كروموسوم الخلية، وهذا يؤدي لإيجاد ما يسمى البلازميدة **F.** التي يمكنها فيما بعد أن تنتقل، وبصورة كاملة، وبسرعة إلى خلية أخرى. وفي هذه الحالة، فإن الخلية سوف تكون حاملة في كروموسومها للمادة الوراثية نفسها المحمولة ببلازميدة F.. يجعل هذا الخلية ثنائية التركيب **الجيني جزئيًا Partial diploid** بمفهوم وراثي (2n) ويطلق عليها أحيانًا **ثنائي التركيب الجيني الجزئي Merodiploid**. ويمكن استعمال ثنائي التركيب الجيني الجزئي لتحديد ما إذا كانت الطفرات الجديدة المعزولة هي أليلات لجينات معروفة. يتم ذلك باستخدام أنواع برية ذات أليلات لجينات معروفة لبلازميدة F. لتوفير خلايا غير متماثلة جينيًّا، طبيعية الوظيفة، لأليلات طافرة غير معروفة في الكروموسوم.

الفيروسات تنقل DNA عن طريق التحول (Transformation)

يمكن أيضًا تسهيل عملية الانتقال الأفقي لمادة DNA عن طريق الفيروس البكتيري. وفي عملية **التأبير العامة Generalized transduction** يمكن في الواقع انتقال أي جين بين الخلايا. أما في عملية **التأبير المتخصص Specialized transduction**، فإن القليل من الجينات يتم انتقالها.



التأبير العام

يمكن النظر إلى عملية التأبير العام، وكأنها حادث عرضي في بيولوجية بعض الفيروسات البكتيرية المحللة (الفصل الـ 27). ففي هذه الفيروسات، وبعد تضاعف المادة الوراثية، وبناء رأس الفيروس البكتيري، تقوم آلية تغليف DNA بوضعه في رأس الفيروس إلى ألا يصبح بالإمكان إضافة المزيد، حيث يشار إلى ذلك بعملية تغليف ملء الرأس. وفي بعض الأحيان، يبدأ الفيروس البكتيري باستعمال DNA البكتيريا بدلًا من DNA الفيروس، ويغلف DNA البكتيري هذا في رأس الفيروس (الشكل 28-14). وعندما تقوم هذه الفيروسات بإصابة خلية أخرى، فإنها تحقن DNA البكتيريا في الخلية المصابة بدلًا من DNA الفيروسي. ومن ثم يتم إدماج DNA هذا بكروموسوم المستقبل عن طريق الخلط المتجانس. وكما هو الحال في الانتقال عن طريق الخلايا ذات الخلط العالي التكرار Hfr التي تم وصفها سابقًا، فإن عمليتي خلط ضروريتان لتكامل القطعة الخطية من DNA مع الكروموسوم الحلقي (انظر الشكل 28-14).

استعمل التأبير العام لأغراض الخرائط في *E.coli*، مع أن المنطق مختلف عما هو في حالة الاقتران. ففي التأبير، كلما كانت الجينات أقرب لبعضها، كانت إمكانية انتقالها في عملية تأبير واحدة أكثر احتمالًا. ويمكن التعبير عن هذا رياضيًّا بتكرار التأبير المرافق *Cotransduction frequency*. إن مقارنة الخرائط من هاتين الطريقتين يوفر تحويلًا تجريبيًّا بين تكرار التأبير المرافق والدقائق في الخرائط الجينية.

التحول الفيروسي (التأبير) المتخصص

إن عملية التحول المتخصص مقتصرة على فيروسات بكتيريا تظهر دورة حياة غير تحللية (الفصل الـ 27). النموذج الأولي لهذا هو فيروس λ من بكتيريا القولون *E.coli*. فعندما يصيب فيروس λ هذا الخلية، وترتبط مادته الوراثية مع كروموسوم الخلية العائل، فإنه لا يقوم بتخريب الخلية، لكنه يُمرر مع انقسامها. عملية الارتباط هذه شبيهة بارتباط بلازميدة الخصوبة F فيما عدا أنه في حالة فيروس λ تكون عملية الخلط حدثًا ذا خصوصية للموقع، ويتم بمساعدة بروتينات فيروسية الأصل.

في هذه الحالة غير التحللية، فإن الفيروس يدعى الفيروس البدائي، وهو كامن (غير نشط). يقوم الفيروس البدائي بالوظائف الضرورية لفصل نفسه، والدخول في النمو التحللي مؤديًا لموت الخلية. وإذا لم يتم ذلك الانفصال بصورة دقيقة، فمن المحتمل أن يأخذ معه بعض DNA الكروموسومي ما يؤدي لبناء فيروس قادر على التحول المتخصص. وتحمل هذه الفيروسات جينات من كل من الفيروس، وكروموسوم الخلية العائل، خلافًا للفيروس ذي التحول العام الذي يحمل DNA كروموسومي فقط.

وبسبب أن رأس الفيروس يمكنه حمل كمية من DNA معادلة لتلك الموجودة في مادته الوراثية، فإن الانفصال غير الدقيق يؤدي لإزالة بعض جينات الفيروس؛ ولذلك فإن الفيروسات ذات التحول المتخصص يمكن أن تكون ذات عيبٍ إذا كانت الجينات الضرورية لنمو الفيروس قد فقدت في العملية.

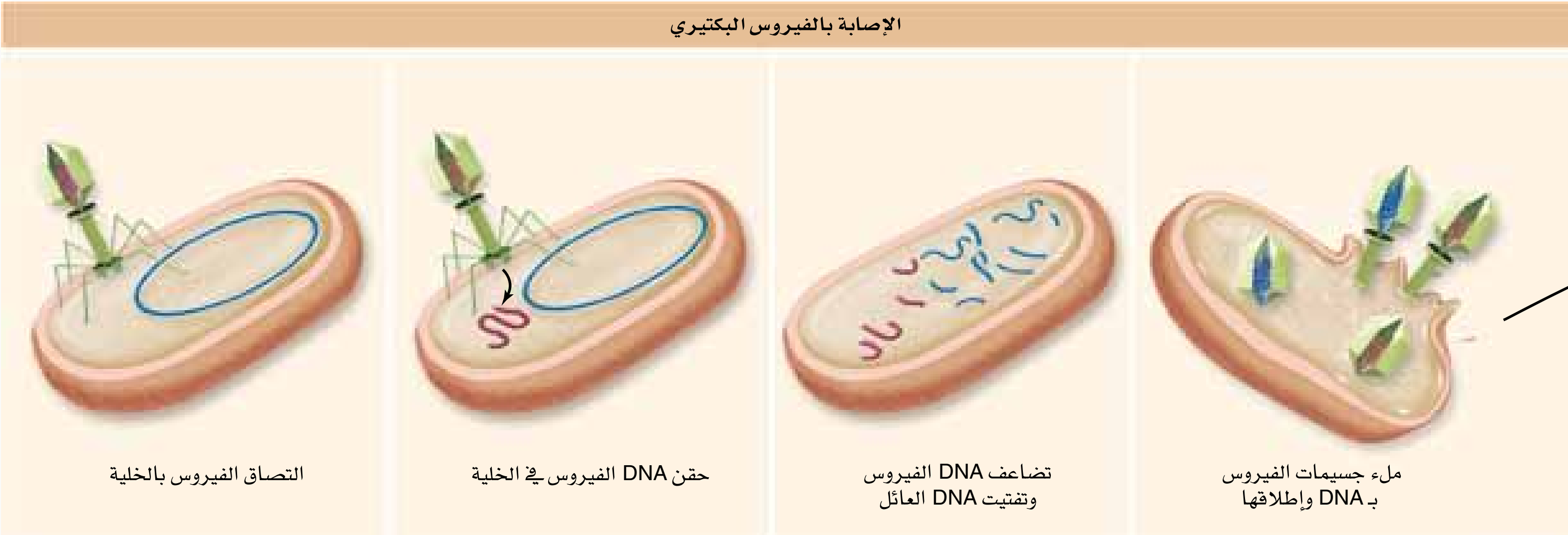
فيما بعد، يمكن لجسيمات الفيروسات ذات التحول المتخصص من الارتباط في الكروموسوم تمامًا كما هي الحال في الفيروسات البرية، ويمكنها أيضًا أن تجعل الخلية ثنائية التركيب الجيني فيما يتعلق بالجينات التي يحملها الفيروس. أما الفيروسات التي يمكنها الارتباط بوصفها فيروسات بدائية، فمن الممكن أن تصبح محصورة في المادة الوراثية للعائل إذا كانت الجينات الضرورية للانفصال قد تعطلت من خلال طفرة، أو أنها فقدت. يحتوي كروموسوم بكتيريا القولون *E.coli* كثيرًا من هذه الفيروسات البدائية المعطلة أو المعطوبة، وبعضها يقوم بوظائف مهمة للخلية، ويجب اعتبارها في حينها جزءًا من المادة الوراثية للعائل.

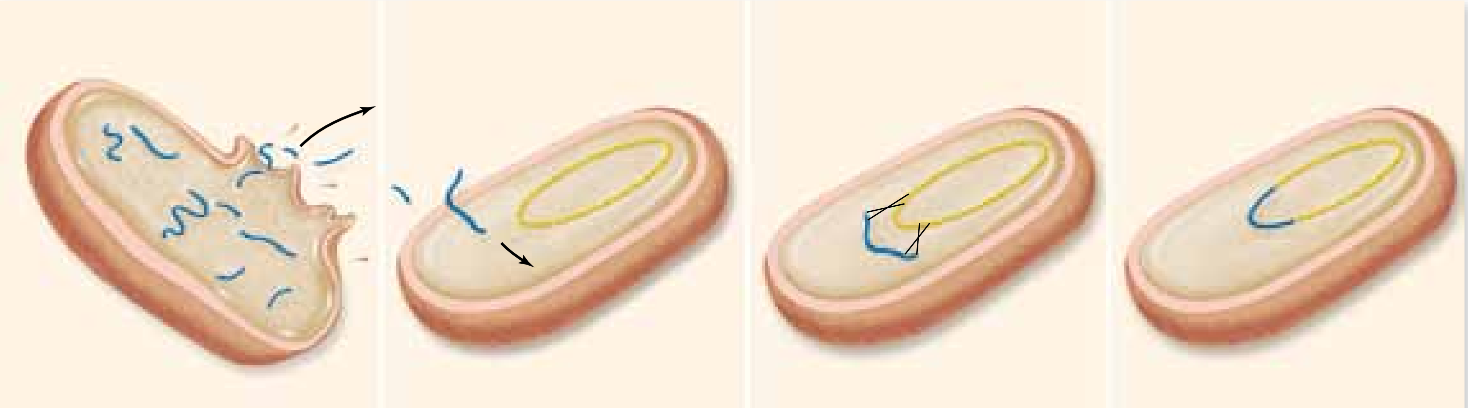
التحول هو أخذ DNA مباشرة من البيئة مباشرة

عملية التحول تحدث بشكل طبيعي في بعض الأنواع، مثل البكتيريا التي تمت دراستها من قبل فردريك جريفث (انظر الفصل الـ 14). اكتشف جريفث هذه العملية على الرغم من عدم معرفته بأي مادة كيماوية تم انتقالها. تتم عملية التحول هذه عند موت الخلية البكتيرية وانفجارها، ونشر المادة الوراثية المفتتة في البيئة المحيطة. ويمكن أن يتم أخذ هذه المادة من قبل خلايا أخرى لتربطها مع مادتها

الشكل 28-14

التحول باستعمال فيروس تحول عام. عند إصابة بعض الفيروسات للخلايا، فإنها تكسر DNA للعائل إلى قطع. وعندما يقوم الفيروس بتغليف DNA فيمكنه تغليف بعض مادة العائل الوراثية بدلًا من DNA الفيروس منتجًا بذلك فيروسًا قادرًا على إحداث التحول الفيروسي كما هو مبين على يسار الشكل. وعند إصابة الخلية بفيروس تحولي، فإنه يحقن DNA العائل الذي يمكنه فيما بعد الارتباط بـ DNA العائل من خلال الخلط المتجانس. وتحتاج قطعة مستقيمة من DNA إلى حدثين من الخلط، حيث يتم استبدال DNA الكروموسومي بـ DNA محول كما هو مبين على اليمين. وإذا كان الأليل الجديد مختلفًا عن القديم، فإن الصفات الشكلية للخلية سوف تتغير.





الشكل 28–15

التحول الطبيعي. تتم عملية التحول الطبيعي عند موت خلية، وإطلاق محتوياتها في البيئة المحيطة، وعادة ما يكون DNA مفتتًا. يمكن لبعض الخلايا الحية أخذ قطع صغيرة من هذه المادة، ويمكن لهذه المادة المأخوذة أن تحل محل DNA للكروموسوم من خلال الخلط المتجانس كما هي الحال في الاقتران والتحول الفيروسي. وإذا احتوى DNA الجديد أليلات مختلفة عن تلك التي في الكروموسوم، فإن الشكل الخارجي للخلية سيختلف مع إمكانية إعطائها ميزة انتخابية.

الوراثية، وبذلك تصبح متحولة (الشكل 28–15). وعندما تتم عملية أخذ المادة الوراثية تحت ظروف طبيعية، فتسمى حينها بالتحول الطبيعي، وتتم هذه العملية في بعض أنواع البكتيريا السالبة والموجبة لصبغة جرام على الرغم من أن آلية حدوثها تبدو مختلفة بين المجموعات البكتيرية.

إن البروتينات الفاعلة في عملية التحول الطبيعي مشفَّرة بكروموسوم الخلية البكتيرية. هذا يعني ضمنًا أن التحول الطبيعي يمكن أن يكون الآلية الوحيدة بين آليات تبادل المادة الوراثية التي ظهرت بوصفها جزءًا من الآليات الخلوية. يمكن النظر لانتقال المادة الوراثية الكروموسومية من خلال الاقتران أو التحول الفيروسي، وكأنها أخطاء في بيولوجية البلازميدة أو الفيروس على التوالي.

لعملية التحول أهمية في عملية الاستنسال الجزيئي Cloning، إلا أن بكتيريا القولون *E.coli* لا تظهر قدرة على التحول الطبيعي. وعند إنجاز عملية التحول مخبريًّا يشار إليها بأنها تحول اصطناعي مفيد لعملية الاستنسال وتحوير DNA (انظر الشكل 17).

مقاومة المضادات الحيوية

وإمكانية انتقالها ببلازميدة المقاومة

يمكن لبعض بلازميدات الاقتران أن تلتقط جينات مقاومة للمضادات الحيوية، بحيث تصبح **بلازميدات مقاومة R plasmids**. وقد أصبح الانتقال السريع لجينات مقاومة المضادات الحيوية المكتسبة حديثًا من قبل البلازميدات عاملًا مهمًّا في ظهور عزلات مقاومة من بكتيريا المكورات العنقودية الذهبية الممرضة التي ستناقش في القسم الآتي.

إن سبل اكتساب جينات مقاومة المضادات الحيوية من قبل بلازميدات المقاومة غالبًا ما تتم من خلال العناصر القافزة التي تم وصفها في الفصل الـ 18. تتحرك هذه العناصر من كروموسوم إلى آخر، أو من بلازميدة لكروموسوم والعودة، ويمكنها أن تنقل جينات المقاومة للمضادات الحيوية خلال العملية. وإذا التقطت بلازميدة اقتران هذه الجينات، فإن البكتيريا بعدئذ ستمتلك ميزة انتخابية بوجود هذه المضادات.

من الأمثلة المهمة المتعلقة بصحة الإنسان عائلة البكتيريا المعوية التي تنتمي إليها بكتيريا القولون المعوية العامة *E.coli*. هذه العائلة تشمل كثيرًا من البكتيريا الممرضة بما فيها البكتيريا المسببة للدوسنتاريا (الزحار) والتيفوئيد، وأمراض رئيسة أخرى. يتم أحيانًا تبادل بعض المادة الوراثية من هذه الأنواع من البكتيريا الممرضة أو انتقالها إلى بكتيريا القولون عن طريق بلازميدة قابلة للانتقال، أو عن طريق الفيروسات البكتيرية. وبسبب وجود بكتيريا القولون الكثيف في القناة الهضمية للإنسان، فإنها تشكل تهديدًا إذا امتلكت صفات ضارة، كما تم ملاحظته بحدوث إصابات بعزلة بكتيريا القولون O157:H7 المحمولة عن طريق الأغذية. إن الإصابة بهذه العزلة يمكن أن تؤدي لحالة مرضية خطيرة، وهذه عزلة جديدة ظهرت من خلال اكتسابها جينات لصفات إمراضية. وتشير الدلائل إلى أن هذا قد حدث عن طريق كل من التحول الفيروسي، واكتساب بلازميدة إمراضية كبيرة خلال عملية الاقتران.

يمكن حدوث التنوع من خلال الطفرات أيضًا

كما هو الحال في أي مخلوق، يمكن للطفرات أن تظهر تلقائيًّا في البكتيريا. وتزيد بعض العوامل إمكانية حدوث مثل هذه الطفرات خصوصًا تلك التي تؤدي لخلل في المادة الوراثية مثل الإشعاع، والأشعة فوق البنفسجية، ومواد كيماوية أخرى.

إن بكتيريا نموذجية مثل بكتيريا القولون *E.coli* تحتوي نحو 5000 جين وإمكانية حدوث طفرة عشوائية تقارب 1 بالمليون من نسخ جين معين. وبوجود 5000 جين في الخلية البكتيرية، فيمكننا أن نتوقع أن واحدة من كل 200 بكتيريا تقريبًا يمكن أن تحدث بها طفرة. وبتوافر الغذاء، فإن أعداد البكتيريا في مجتمع بكتيري يمكن أن تتضاعف في عشرين دقيقة. وحيث إن البكتيريا تتكاثر بسرعة كبيرة، فإن الطفرات يمكن أن تنتشر بسرعة في ذلك المجتمع، ويمكن أن تغير ميزات ذلك المجتمع خلال مدة قصيرة نسبيًّا.

تنمو البكتيريا مخبريًّا على أوساط غذائية مختلفة تسمى الأوساط الغذائية *Growth media* التي تعكس الاحتياجات الغذائية لها. وبالنسبة إلى نوع معين، فإن الوسط الغذائي الذي يحوي فقط تلك المواد الغذائية اللازمة للطراز البري سمي وسط الحد الأدنى للغذاء *Minimal medium*. تسمى الطفرةُ التي لا

تستطيع الاستمرار في المعيشة على وسط الحد الأدنى، وتحتاج إلى إضافات غذائية خاصة مثل الأحماض الأمينية **الطفرةَ الغذائية Auxotroph**. ويمكن لطريقة **الزرع النسخي Replica plating** التعرف إلى طفرات البكتيريا هذه من خلال استعمال طبق رئيس من البيئة الغذائية للزراعة، ومن ثم عزل مستعمرات منفردة ومتابعة نموها (أو عدم نموها) على أوساط مختلفة بها مُضافات غذائية. تشبه هذه الطريقة استعمال الخاتم المطاطي، حيث تؤخذ طبعة من المستعمرات النامية في طبق بتري على سطح مخملي، ومن ثم يتم طبع أو نقل هذه الطبعة على أطباق تحوي أوساطًا غذائيةً مختلفة. وتحوي هذه الطبعة آلاف الخلايا إن لم تكن ملايين الخلايا من كل مستعمرة. وكل مستعمرة نمت أصلًا من خلية واحدة. وبهذه الطريقة، فإن أي بكتيريا تحمل طفرة مميزة جدًا يمكن عزلها، وتعريفها وتنميتها.

إن قدرة البدائيات على التغير السريع استجابة لتحديات جديدة غالبًا ما يكون له آثار كبيرة على الإنسان. ظهرت حديثًا عزلات من المكورات العنقودية الذهبية *S. aureus* مقاومة للمضادات تسمى المقاومة لمضاد الميثيسيلين (MRSA)، وقد ظهر بعضها بتكرار ونسب مخيفة. ترتبط هذه البكتيريا بإصابات خطرة من ضمنها أحيانًا الوفيات بين المرضى المقيمين في المستشفيات، وهي غالبًا ما تكون مقاومة لأكثر من مضاد حيوي واحد. الأكثر أهمية بين هذه السلالات هي تلك **المكورات العنقودية الذهبية المقاومة لمضاد الفانكومايسين (VRSA) Vancomycin-resistant *Staphylococcus aureus***. وعلى ما يبدو، فإن هذه السلالات قد ظهرت بسرعة، ومن خلال طفرة. وهي مثيرة للقلق؛ لأن مضاد الفانكومايسين هو الخيار الأخير ما يجعل من هذه العزلات وإصاباتها عملية من الصعب إيقافها. إن إصابات المكورات العنقودية توفر مثالًا ممتازًا للطريقة التي من خلالها يمكن للطفرة أو الانتخاب المكثف أن يؤدي إلى تغير سريع في المجتمعات البكتيرية.

على الرغم من عدم وجود التكاثر الجنسي، فإن البدائيات ما زالت قادرة على تبادل DNA، وهذا التبادل أفقي من خلية متبرعة إلى أخرى مستقبلة. ويمكن تبادل DNA من خلال الاقتران بمساعدة البلازميدات، أو التحول الفيروسي بمساعدة الفيروسات، وعن طريق التحول من خلال التقاط وأخذ DNA من البيئة. ويمكن ظهور الاختلاف في البدائيات من خلال الطفرات. إن انتقال الجينات الحاملة للمقاومة تجاه المضادات الحيوية يمكن أن يكون له آثار سلبية على الإنسان والمخلوقات الأخرى.

5-28 أيض البدائيات

يعبِّر التنوع المرئي في البدائيات عن نفسه في تنوع كيميائي حيوي أكثر منه تنوعًا في الشكل الخارجي. لقد وجد تنوع واسع في أنواع الأيض التي تقوم بها هذه البدائيات خصوصًا في سبل الحصول على الطاقة والكربون.

تحصل البدائيات على الكربون والطاقة بأربع طرق أساسية

لقد طورت البدائيات كثيرًا من الآليات للحصول على الكربون والطاقة التي تحتاج إليها للنمو والتكاثر. فكثير منها **ذاتي التغذية Autotrophs** حيث تحصل على الكربون من ثاني أكسيد الكربون غير العضوي. تحصل بدائيات أخرى **غير ذاتية التغذية Heterotrophs** على الأقل على بعض الكربون من مركبات عضوية مثل الجلوكوز. واعتمادًا على الطريقة التي تحصل بها على الطاقة، يمكن تصنيف كل من ذاتية التغذية وغير ذاتية التغذية إلى ما يأتي:

ذاتية التغذية الضوئية Photoautotrophs. تقوم كثير من البكتيريا بعملية البناء الضوئي مستعملة ضوء الشمس لبناء جزيئات عضوية من ثاني أكسيد الكربون. فتقوم البكتيريا الخضراء المزرقة باستعمال كلوروفيل a بوصفه صبغة ملتقطة للضوء والماء بوصفه متبرعًا للإلكترونات، وتطلق غاز الأكسجين بوصفه مُنْتَجًا ثانويًا. ولذلك، فهي هوائية (أكسجينية) وعملية البناء الضوئي بها شبيهة جدًا بتلك الموجودة في الطحالب والنباتات، ويعطيها كلوروفيل a اللون الأزرق المخضر.

وهناك بكتيريا أخرى تستعمل الكلوروفيل البكتيري بوصفه صبغة لالتقاط الضوء، وتستعمل كبريتيد الهيدروجين بوصفه متبرعًا للإلكترونات، مخلفة الكبريت بوصفه منتجًا ثانويًا. لا تنتج هذه البكتيريا الأكسجين (لاهوائية) وعملية بنائها الضوئي أقل تعقيدًا، وهذه تشمل البكتيريا الأرجوانية والخضراء الكبريتية.

ذاتية التغذية اللاعضوية Chemolithoautotrophs. تحصل بعض البدائيات على الطاقة بأكسدة مواد غير عضوية. فعلى سبيل المثال، تقوم البكتيريا المنتجة للنيترات بأكسدة الأمونيا أو النيتريت للحصول على الطاقة منتجة النيترات التي تستعملها النباتات، وتسمى العملية **إنتاج النيترات Nitrification**، وهي أساسية في الأنظمة البيئية في اليابسة؛ لأن النباتات تستطيع امتصاص النيتروجين على شكل نيترات.

تقوم بعض ذاتية التغذية غير العضوية بأكسدة الكبريت، وغاز الهيدروجين، وجزيئات غير عضوية أخرى. وفي قعر المحيط المظلم، وعلى أعماق 2500 متر، فإن النظام البيئي كله يعتمد على البدائيات التي تؤكسد ثاني أكسيد الكبريت حال خروجه من الثغرات الحرارية.

المخلوقات الضوئية غير ذاتية التغذية Photoheterotrophs. تستعمل ما اصطلح على تسميتها البكتيريا الأرجوانية والخضراء غير الكبريتية الضوءَ مصدرًا للطاقة، إلا أنها تحصل على الكربون من جزيئات عضوية، مثل الكربوهيدرات والكحوليات التي أنتجتها مخلوقات أخرى.

المخلوقات غير ذاتية التغذية الكيماوية Chemoheterotrophs. تحصل معظم البدائيات على ذرات الكربون والطاقة من جزيئات عضوية، وتشمل هذه المحللات، ومعظم البدائيات الممرضة. وإن الإنسان وكل حقيقية النوى غير القادرة على البناء الضوئي أيضًا غير ذاتية التغذية الكيماوية.

يمكن لبعض البكتيريا إصابة خلايا أخرى مباشرة

وجد باحثون في الثمانينيات من القرن الماضي أن بعض الخلايا لأنواع من بكتيريا يرسينيا *Yersinia* أنتجت وأفرزت كميات كبيرة من البروتينات. فبكتيريا *Yersinia pestis* هي المسؤولة عن إصابات الطاعون. تحمل معظم البروتينات التي تفرزها البكتيريا السالبة لصبغة جرام تعاقبات إشارة تمكِّن هذه البروتينات من المرور عبر غشاء البكتيريا المزدوج. ويفتقر البروتين الذي تنتجه يرسينيا لتعاقب الإشارة الرئيس الذي تحتاج إليه آليتان من آليات الإفراز للنقل. ولهذا، فقد كان لزامًا أن يُفرز البروتين عن طريق نوع ثالث أطلق عليه الباحثون نظام النوع الثالث *Type III system*.

ومع دراسة المزيد من الأنواع، لوحظ وجود الجينات المسؤولة عن نظام النوع الثالث في البكتيريا السالبة لصبغة جرام، والممرضة للحيوانات، وحتى في ممرضات نباتية بعيدة. وتبدو الجينات قريبة لبعضها أكثر من تقارب الأنواع البكتيرية. إضافة إلى ذلك، فإن الجينات مشابهة لتلك المسؤولة عن الأسواط البكتيرية.

تقوم هذه البروتينات بنقل بعض البروتينات الإمراضية مثل السموم إلى الخلايا حقيقية النوى المجاورة. وبالنظر إلى درجة التشابه بين جينات النوع الثالث والجينات المسؤولة عن الأسواط، يمكن أن تشكل بروتينات النقل ما يشبه السوط الذي يطلق بروتينات إمراضية إلى خلايا العائل، وعند وصولها إلى الخلية حقيقية النواة، فإن البروتينات الإمراضية هذه تؤثر في استجابة العائل للممرض.

في بكتيريا يرسينيا، تُحقن البروتينات المفرزة لنظام النوع الثالث في المبلعمات الكبيرة، وتقوم البروتينات بتخريب الإشارة التي تطلب من المبلعمات التهام البكتيريا. وتقوم بكتيريا السالمونيلا، والشجلا باستعمال بروتينات النوع الثالث للدخول إلى السيتوبلازم في الخلايا حقيقية النوى، وهكذا تصبح محمية من الجهاز المناعي للعائل. ويمكن للبروتينات المفرزة من بعض أنواع بكتيريا القولون *E.coli* أن تغير الهيكل الخلوي لخلايا الأمعاء حقيقية النواة المجاورة، ما يؤدي لانبعاج، حيث ترتبط به وبقوة خلايا البكتيريا.

البكتيريا ممرض نباتي عالي التكلفة

على الرغم من أن غالبية الممرضات النباتية ذات الأهمية التجارية هي من الفطريات، فإن كثيرًا من النباتات مرتبطة ببكتيريا خاصة غير ذاتية التغذية. وغالبًا ما نجد أن نوعًا من النباتات قابل للإصابة بنوع أو أكثر من الأمراض البكتيرية بما في ذلك اللفحة، والتعفن الطري والذبول. فاللفحة النارية التي تدمر أشجار الإجاص، والتفاح، والنباتات المشابهة مثال جيد ومعروف عن الأمراض البكتيرية.

تختلف أعراض هذه الأمراض النباتية، إلا أنها عمومًا تبدو كبقع بأحجام مختلفة على الساق، والأوراق، والزهور، والثمار. تنتمي معظم البكتيريا المسببة لأمراض النبات لأفراد من مجموعة العصويات السالبة لصبغة جرام والمعروفة بمجموعة السودوموناس.

تظهر البدائيات تنوعًا مدهشًا في أيضها، حيث توجد أنواع من كلٍّ من ذاتية التغذية وغير ذاتية التغذية. فذاتية التغذية الضوئية تستعمل الضوء مصدرًا للطاقة، وذاتية التغذية غير العضوية تؤكسد المركبات غير العضوية. وتقوم غير ذاتية التغذية الضوئية باستعمال الضوء مصدرًا للطاقة، ومركبات عضوية مصدرًا للكربون، أما غير ذاتية التغذية الكيماوية فتستعمل مركبات عضوية مصدرًا للطاقة والكربون. وتقوم بعض البكتيريا بالمعيشة بوصفها ممرضات تصيب مخلوقات أخرى.

6-28 أمراض البكتيريا في الإنسان

في السنوات المبكرة من القرن العشرين، وقبل اكتشاف المضادات الحيوية والانتشار الواسع لاستعمالها، كانت الأمراض المعدية تقتل 20% من كل أطفال الولايات المتحدة تقريبًا قبل بلوغهم سن الخامسة. وقد تحسن الحال مع ارتفاع المستوى الصحي وتوفر المضادات الحيوية. إلا أنه في السنوات الأخيرة لوحظ ظهور كثير من الأمراض البكتيرية، بل وعودتها بما فيها الكوليرا، والجذام والتيتانوس، وذات الرئة البكتيرية، والسعال الديكي، والدفتيريا، ومرض لايم (الجدول 28–1). إن بعض البكتيريا من نوع السبحيات *Streptococcus* تؤدي دورًا في الحمى القرمزية، وحمى الروماتيزم، وذات الرئة، (مرض التغذي على الجسد)، وأمراض أخرى، ومرض التدرن الرئوي (السل)، وهو مرض بكتيري آخر، ما زال عالميًّا سببًا أساسيًّا لموت الإنسان.

تنتشر البكتيريا بكثير من الطرق في أي مجتمع قابل للإصابة. فينتشر مرض السل الرئوي وكثير من الأمراض البكتيرية للقناة التنفسية غالبًا عن طريق الهواء الحامل لقطيرات اللعاب والمادة المخاطية. وتنتشر بعض الأمراض مثل التيفوئيد، وشبيه التيفوئيد، والزحار البكتيري من خلال تلوث الماء، والغذاء بالبراز. أما مرض لايم، وحمى جبال روكي المبقعة فتنتشر بين الناس من خلال القراد بوصفه ناقلًا.

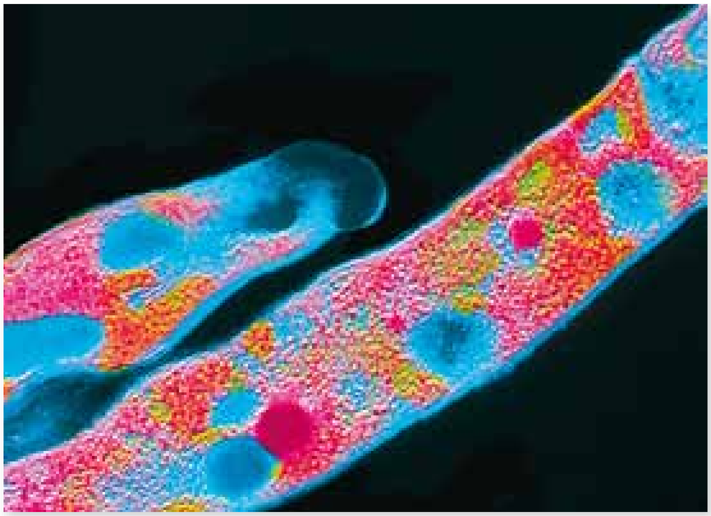
أصاب السل الرئوي الإنسان منذ بداية التاريخ

لقد ابتليت الإنسانية بمرض السل الرئوي لآلاف السنين. فهناك أدلة تشير إلى إصابة الناس وموتهم في مصر القديمة، وفي أمريكا الجنوبية قبل كولومبوس نتيجة إصابتهم بهذا المرض. وتم التعرف إلى عصيات السل الرئوي في مومياوات ما قبل التاريخ. تصيب بكتيريا السل الرئوي الجهاز التنفسي، وتعيق جهاز المناعة، وتنتقل بسهولة في الهواء من شخص إلى آخر.

انتشار السل الرئوي

ثلث سكان العالم تقريبًا يتعرضون حاليًا وبصورة منتظمة لبكتيريا السل الرئوي *Mycobacterium tuberculosis* (الشكل 28–16). يتم تشخيص ما يقدر بتسعة ملايين حالة جديدة كل عام، وقد حدث 1.7 مليون حالة عام 2004. عام 2006، أشارت تقارير منظمة الصحة العالمية إلى هبوط حالات السل الرئوي في خمس من مناطق منظمة الصحة العالمية. إلا أن الأعداد مازالت بارتفاع في إفريقيا، وقد ساعد على ذلك انتشار فيروس نقص المناعة الإنساني.

ومنذ منتصف الثمانينيات من القرن الماضي، تمر الولايات المتحدة بحالة من عودة درامية لمرض السل الرئوي. وسبب ذلك عوامل اجتماعية؛ كالفقر والازدحام، والتشرد، وهي العوامل نفسها التي أسهمت دائمًا في انتشار مرض السل. ويمكن انتقال السل من شخص إلى آخر بسهولة مدهشة، حيث إن كل ما يتطلبه



الشكل 28 – 16

بكتيريا التدرن (السل) الرئوي *Mycobacterium tuberculosis*. تبين هذه الصورة المحسنة لونيًّا البكتيريا العصوية المسببة لمرض السل الرئوي في الإنسان.

الجدول 28-1 بعض الأمراض البكتيرية المهمة في الإنسان

المرض	المسبب	الحامل / المستودع	وبائية المرض
الجمرة	*Bacillus anthracis*	الحيوانات بما فيها الجلود المعالجة	إصابة بكتيرية يمكن انتقالها بالملامسة أو بالابتلاع. وهي نادرة الحدوث فيما عدا الإصابات المفاجئة ويمكن أن تكون الإصابة قاتلة.
التسمم الوشيقي	*Clostridium botulinum*	الأغذية المحضرة بطريقة غير سليمة	تحدث الإصابة خلال تناول الأغذية أو ملامستها للجروح. ينتج سم حاد عالي الفعالية، ويمكن أن تكون الإصابة قاتلة.
الكلاميديا	*Chlamiydia trachamatis*	الإنسان والأمراض المنقولة جنسيًّا	إصابات القناة البولية التناسلية مع احتمال الانتشار للعيون والجهاز التنفسي. وقد ازداد شيوعها في العشرين سنة الماضية.
الكوليرا	*Vibrio cholerae*	براز الإنسان والعوالق	تسبب إسهالًا حادًّا قد يؤدي إلى الموت بسبب الجفاف. وتصل نسبة الموت إلى 50 % إن لم تعالج. وتكون سببًا رئيسًا للموت في حالات الاكتظاظ السكاني والمستوى المتدني من النظافة. وقد توفي أكثر من 100,000 شخص في الوباء الذي أصاب رواندا عام 1994.
تسوس الأسنان	*Streptococcus mutans* *Streptoccus sabrinus*	الإنسان	تقوم مجموعة منوعة من البكتيريا على سطح الأسنان بإفراز أحماض تؤدي إلى تخريب المعادن في العاج السني. ويشار هنا إلى أن السكريات وحدها لن تؤدي إلى تسوس الأسنان.
الدفتيريا (الخناق)	*Corynebacterium diphtheriae*	الإنسان	التهاب حاد، وبقع في الأغشية المخاطية التنفسية. تنتقل من خلال الرذاذ التنفسي. ويتوافر مطاعيم لهذا المرض.
السيلان	*Neisseria gonorrhoeae*	الإنسان فقط	الأمراض المنقولة جنسيًّا وتزداد انتشارًا عبر العالم، إلا أنها ليست قاتلة عادة.
مرض هانسن (الجذام)	*Mycobacterium leprae*	الإنسان والمدرع	إصابة مزمنة في الجلد وتحدث بين 10–12 مليون حالة عالميًّا خصوصًا في جنوب شرق آسيا. ينتشر عن طريق الملامسة أو الاتصال بأشخاص مصابين.
مرض لايم	*Borrelia burgdorferi*	القرود والغزلان والقوارض الصغيرة	ينتقل من خلال عضة القراد المصاب، وتظهر بقع مصحوبة بضعف، وحمى وإجهاد، وألم، وتشنج الرقبة، وصداع.
القرحة المعدية	*Helicobacter pylori*	الإنسان	كان يعتقد أنها تحدث بسبب الإجهاد والغذاء، ومعظم القرحات الآن على ما يبدو ناجمة عن الإصابة بهذه البكتيريا. ومن الأخبار السارة للمرضى أنها تعالج بالمضادات الحيوية.
الطاعون	*Yersinia pestis*	براغيث القوارض البرية مثل الجرابيع والسناجب	أدى هذا الوباء لقتل ربع سكان أوروبا في القرن الرابع عشر. وهو منتشر في القوارض البرية في غرب الولايات المتحدة.
ذات الرئة	*Streptococcus, Mycoplasma, Chlamydia haemophilus*	الإنسان	إصابة حادة للرئتين وغالبًا ما تكون مميتة إذا لم تعالج. يتوافر مطعوم لإصابات ذات الرئة التي تسببها السبحيات.
السل الرئوي	*Mycobacterium tuberculosis*	الإنسان	إصابة بكتيرية حادة للرئتين والأغشية الدماغية، ويلاحظ ازدياد مدى الإصابة بها. ما يزيد الأمر تعقيدًا تطور عزلات جديدة من البكتيريا المقاومة للمضادات الحيوية.
حمى التيفوئيد	*Salmonella typhi*	الإنسان	إصابة بكتيرية واسعة الانتشار، حيث تشكِّل أقل بقليل من 500 إصابة سنويًّا في الولايات المتحدة. تنتقل من خلال الماء والغذاء الملوث مثل الفواكه والخضراوات غير المغسولة جيدًا، ويتوافر مطاعيم للمسافرين.
التيفوس	*Rickettsia typhi*	القمل، وبراغيث القوارض، والإنسان	مرض تاريخي قاتل في حالات الاكتظاظ السكاني وتدني المستوى الصحي. ينتقل من شخص إلى آخر من خلال العض من قبل القمل والبراغيث المصابة، وفي حالة عدم المعالجة تصل نسبة الوفيات أعلاها، وبحدود 70%.

حدوث العدوى في شخص سليم لا يتجاوز 10 خلايا من عصويات السل. إن ازدياد ظهور حالات فيروس نقص المناعة الإنساني تشكل أيضًا عاملًا مهمًّا مساعدًا؛ لأن الأشخاص المصابين بمرض نقص المناعة المكتسبة معرضون بدرجة للإصابة بمرض السل أكثر من غيرهم من ذوي الأجهزة المناعية السليمة.

معالجة السل الرئوي

يوضع معظم مرضى السل الرئوي على نظام مضادات حيوية متعدد وعالي التكلفة مدة تصل إلى 6 أشهر. ومع ذلك، فقد حدثت انفجارات وبائية خطيرة من سلالات مقاومة لكثير من المضادات في الولايات المتحدة والعالم، وكانت هذه السلالات مقاومة لمعظم أفضل المضادات الحيوية المضادة للسل. هذه السلالات ذات أهمية خاصة؛ لأنها تحتاج إلى وقت أطول للمعالجة، وهي أكثر تكلفة علاجية، ويمكن أن تؤدي إلى الموت.

ويمكن القول: إن انتشار هذه السلالات المقاومة مرتبط بطول مدة تناول المضادات الحيوية اللازمة للمعالجة. ففي الغالب، نجد أن المرضى يتوقفون عن تناول المضادات قبل إتمام دورة المعالجة، ما يهيئ الظروف في أجسامهم لتسمح للبكتيريا المقاومة بالازدهار.

إن المبادئ الأساسية لمعالجة السل الرئوي والسيطرة عليه تكمن في التأكد من أن كل المرضى يكملون دورة المعالجة، بحيث يتم التأكد من موت كل البكتيريا المسببة للمرض والعمل على منع ظهور سلالات مضادة. وتبذل جهود عظيمة للتأكد من أن الأشخاص المعرضين أكثر من غيرهم للإصابة، والمصابين دون ظهور الأعراض يتم الاعتناء بهم وقائيًّا، وتتم متابعتهم. ومثل هذه البرامج فعالة فيما يصل إلى 90% في تخفيض احتمال ظهور حالة مرضية فعلية، ونقلها لآخرين. وتبدو هذه الجهود فعالة، حيث إن السل الرئوي يتراجع في الولايات المتحدة، وقد انخفض بما يعادل 3.3% ما بين 2003–2004.

دور الرقائق الحيوية البكتيرية في تسوس الأسنان

يمكن أن تكوِّن البكتيريا وبعض المخلوقات الأخرى على سطوح معينة مزارع مختلطة تكون معالجتها صعبة جدًا. فعلى الأسنان، تتكون الرقائق الحيوية أو الطبقة البكتيرية أساسًا من خلايا بكتيرية محاطة بوسط متعدد التسكر (كربوهيدرات). تكوّن معظم البكتيريا في هذه الرقائق الحيوية خيوطًا من خلايا عصوية تصنف في كثير من أنواع البكتيريا الخيطية *Actinomyces* التي تبرز عمودية على سطح السن، وتوجد أنواع بكتيرية أخرى في هذه الرقائق الحيوية.

إن سبب **تسوس الأسنان Dental caries** يعود لوجود البكتيريا في الرقائق الحيوية الموجودة بشكل خاص في أماكن لا يمكن الوصول إليها باستعمال فرشاة الأسنان. إن الأغذية المحتوية على سكريات بسيطة بنسب عالية ضارة، وبشكل خاص للأسنان؛ لأن بعض أنواع البكتيريا خصوصًا السبحيات من نوعي *Streptococus sobrinus* و *Streptococcus mutans* تخمر هذه السكريات منتجة حمض اللبنيك. يؤدي هذا إلى انخفاض درجة الحموضة في المنطقة حول الرقائق الحيوية مؤديًا لتحطيم بنية هيدروكسي أباتيت الذي يعطي صلابة لعاج الأسنان. عندما يضعف العاج، فإن ما تبقى من الوسط اللين للسن يصبح معرضًا لفعل البكتيريا.

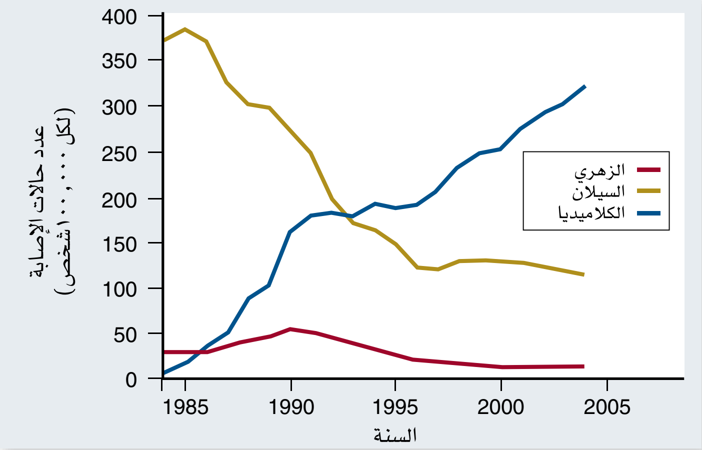
يمكن للبكتيريا أن تسبب القرحات

يمكن للبكتيريا أن تسبب حالات مرضية لا يبدو أنها مرتبطة بإصابات بكتيرية دون النظر إليها بعمق. فمرض القرحة يعود لوجود تقرحات تشبه فوهات البراكين في القناة الهضمية المعرضة لأحماض المعدة. يمكن أن تتسبب الأدوية بالقرحات كما هي الحال في الأدوية غير الستيرويدية المضادة للالتهاب، وكذلك بسبب سرطانات البنكرياس المسببة للإفراز المفرط لأحماض المعدة. وعام 1982 تم عزل بكتيريا أطلق عليها *Campylobacter pylori* واسمها الآن *Helicobacter pylori* من العصير المعدي. وقد تجمعت أدلة على مر السنين تشير إلى أن هذه البكتيريا في الواقع السبب في غالبية إصابات مرض القرحة المعدية.

يمكن للمعالجة بالمضادات الحيوية الآن التغلب على البكتيريا *H. pylori* المسببة للمرض، وليس فقط إيقاف الأعراض. ويوضح اكتشاف دور هذه البكتيريا في الإصابة كيف أن بعض الحالات المرضية التي تبدو، وكأنها غير مرتبطة بأمراض معدية يمكن في الواقع أن تكون قد نتجت عن إصابة غير معروفة.

كثير من الأمراض المنقولة جنسيًّا بكتيرية

إن كثيرًا من البكتيريا تسبب أمراضًا منقولة جنسيًّا، وثلاثة منها ذات أهمية خاصة، هي: السيلان، والزهري، والكلاميديا (الشكل 28–17).



الشكل 28–17

اتجاهات الإصابات بالأمراض المنقولة جنسيًّا في الولايات المتحدة.

استقصاء

كيف يمكن أن يرتفع مدى حدوث أحد الأمراض المنقولة جنسيًّا (الكلاميديا) وفي الوقت نفسه ينخفض مرض آخر (السيلان)؟

السيلان *Gonorrhea*

يعدّ **مرض السيلان** من أكثر الأمراض السارية ظهورًا في شمال أمريكا. والسيلان الذي تسببه بكتيريا *Neisseria gonohorrhoeae* يمكن أن ينقل من خلال الاتصال الجنسي، أو أي اتصالات جنسية تؤدي لتبادل سوائل الجسم كما هي الحال في الممارسة الجنسية الشفوية أو الشرجية. ويمكن أن ينتقل أيضًا من الأم إلى الطفل خلال عملية الولادة وعند المرور بقناة الولادة. ويمكن للسيلان الانتشار ليصيب العيون والأعضاء الداخلية مسببًا التهاب الملتحمة (التهاب حاد في العيون) والتهاب المفاصل. وحاليًا، فإن التهاب الملتحمة يمكن التغلب عليه بشكل عادي في حديثي الولادة باستعمال قطرة عيون بها مضادات للبكتيريا.

وإذا أهملت الحالة دون علاج في النساء، فإن السيلان يمكن أن يؤدي لالتهاب الحوض، وهي حالة تؤدي لندب في قناة فالوب، ومن ثم إغلاقها، ويمكن أن تؤدي هذه الحالة مع الزمن للعقم.

ومع أن حالات السيلان في انخفاض في الولايات المتحدة، إلا أنها تبقى خطرًا داهمًا عالميًّا. وما يثير الاهتمام هو بداية ظهور سلالات من بكتيريا *N. gonorrhoeae* مقاومة للمضادات الحيوية.

الزهري *Syphilis*

الزهري أحد الأمراض المنقولة جنسيًّا المدمرة جدًا، كان شائعًا في مرحلة ما وقاتلًا، إلا أنه الآن أقل شيوعًا بسبب اكتشاف طرق لفحوص الدم، وكذلك لتوافر المضادات الحيوية. ويتسبب الحلزون البكتيري *Treponema pallidum* في مرض الزهري، حيث ينتقل خلال الممارسة الجنسية، أو خلال اتصال أو ملامسة قروح مفتوحة لمصاب بالزهري. يمكن أن تنتقل البكتيريا من الأم إلى جنينها ما يسبب تلفًا في الغالب لقلب الجنين وعيونه وللجهاز العصبي له. عند دخول الممرض للجسم يتقدم المرض في مراحل أربع محددة. المرحلة الأولى أو الأولية متميزة بظهور تقرّح صغير *Chancre* غير مؤلم وغالبًا لا يمكن ملاحظته. ويشبه هذا التقرّح (نفط البَرْد) ويحدث بعد نحو 3 أسابيع في مكان دخول البكتيريا المسببة للمرض. تتميز هذه المرحلة بأنها معدية جدًا، ويمكن لشخص مصاب أن ينقل هذا المرض إلى آخرين ربما دون قصد منه، وخلال أربعة أسابيع منذ بدء الإصابة تشفى هذه التقرحات دون معالجة ما يعطي انطباعًا غير صحيح بشفاء المريض علمًا بأن البكتيريا ما زالت في الجسم.

أما المرحلة الثانية من الزهري أو الزهري الثانوي فتكون مصحوبة بحكة وألم في الحلق والفم، ويمكن للبكتيريا في هذه المرحلة أن تنتقل من خلال التقبيل أو ملامسة تقرّح مفتوح، وفي هذه الحالة عادة ما يدخل الزهري المرحلة الثالثة، وهي مرحلة الكمون. تكون مرحلة الكمون هذه غير مصحوبة بأي أعراض، ويمكن أن تستمر سنوات عدة، في هذه المرحلة، لا يعود الشخص قادرًا على نقل العدوى، إلا أن البكتيريا ما زالت في الجسم، وتهاجم الأعضاء الداخلية.

إن المرحلة النهائية من الزهري هي المرحلة الموهنة، حيث يصبح فعل البكتيريا المدمر في المرحلة الثالثة واضحًا. ويعاني المصاب بالزهري في هذه المرحلة أمراض القلب، والوهن العقلي، وتلف الأعصاب الذي يمكن أن يؤدي لفقد وظائف عصبية أو للعمى.

الكلاميديا *Chlamydia*

تسبب بكتيريا *Chlamydia trachomatis* غير العادية مرض الكلاميديا، وهي تنتمي وراثيًّا للبكتيريا إلا أنها متطفلة إجبارية داخلية، وتشبه إلى حد ما الفيروس في هذه الصفة. تتأثر الكلاميديا بالمضادات الحيوية، إلا أنها تعتمد على عائلها في مضاعفة مادتها الوراثية، وتنتقل هذه البكتيريا عبر المهبل، والشرج، أو الممارسة الجنسية الشفوية مع شخص مصاب.

تسمى الكلاميديا المرض الصامت المنقول جنسيًّا، إذ إن النساء المصابات لا يظهرن أي أعراض إلى ما بعد تموضع الإصابة. يعود ارتفاع معدل الإصابة بهذا المرض بشكل جزئي لطبيعة الإصابة الصامتة غير المصحوبة بالأعراض، حيث ارتفعت نسبة الإصابة بمعدل سبع مرات منذ عام 1984.

إن تأثيرات حالة الإصابة المؤكدة للكلاميديا، على جسم المرأة خطيرة جدًا؛ لأن الكلاميديا تسبب التهاب الحوض الذي يمكن أن يؤدي إلى العقم.

وقد أُثبت حديثًا أن إصابة القناة التناسلية للأنثى أو الذكر بالكلاميديا يمكن أن يؤدي لأمراض القلب، حيث إن الكلاميديا تنتج ببتيدًا شبيهًا ببتيد تنتجه العضلة القلبية، وعند قيام الجهاز المناعي بمقاومة الإصابة الكلاميدية، فإنه يستجيب أيضًا للببتيد الذي تنتجه عضلة القلب، ويؤدي هذا التشابه لإرباك الجهاز المناعي، حيث تقوم خلايا T بمهاجمة ألياف العضلة القلبية مؤدية بذلك لالتهاب القلب ومشكلات أخرى.

لقد تم خلال السنوات القليلة الماضية تطوير طريقتين للكشف عن الكلاميديا. تتم معالجة الكلاميديا باستعمال المضادات الحيوية، التتراسايكلين عادة، الذي يمكنه اختراق الغشاء البلازمي للخلايا حقيقية النوى، حيث يؤثر عندها في البكتيريا الموجودة داخلها. يجب فحص كل النساء اللواتي يعانين أعراضًا مرتبطة بالأمراض المنقولة جنسيًّا أو المعرضات لخطر الإصابة بها، للتأكد من وجود بكتيريا الكلاميديا، وإلاّ فإن قدرتهن على الإنجاب ستكون معرضة للخطر.

إن هذا النقاش حول الأمراض البكتيرية المنقولة جنسيًّا، وكذلك فيروس نقص المناعة في الفصل السابق يمكن أن يعطي انطباعًا بأن ممارسة النشاط الجنسي محفوفة بالأخطار- ومن حيث انتقال المرض، فهذا صحيح. وهنا يجب القول: إن اتخاذ الاحتياطات ضد انتشار الأمراض المنقولة جنسيًّا يعد عملًا مسؤولًا من قبل كل شخص.

طُوِّرت البكتيريا لتصبح أسلحة بيولوجية

مع التقدم الحاصل في استعمال المضادات الحيوية في معالجة الأمراض البكتيرية الفتاكة مثل التيفوس، والكوليرا، اعتُقد أن المعركة ضد عدوى البكتيريا الممرضة قد تم كسبها. إلا أنه وللتغلب على الأمراض، عليك السيطرة على انتقالها. ولسوء الحظ، فإن القرن الجديد قد أدخل طرقًا جديدة مميتة لنشر المرض من خلال الاستعمال المقصود للأمراض بوصفها سلاحًا. فعام 2001، قام إرهابيون حيويون بضرب الولايات المتحدة باستعمال الأبواغ الداخلية لبكتيريا الجمرة الخبيثة، حيث أضافوها لرسائل أرسلت عبر البريد، وأدى ذلك لإصابة 22 شخصًا، توفي خمسة منهم. وعلى الرغم من أن هذا العدد صغير، فإنه يشكل 20% من المصابين و50% ممن استنشقوا جراثيم العدوى.

ويشير هذا الهجوم إلى الخطر الكبير للأسلحة الحيوية. ويعتقد أن كلًّا من الجمرة الخبيثة وفيروس الجدري هما الأكثر خطورة في الوقت الراهن. وقد تمت مناقشة مطولة للأسلحة الحيوية في فصل إثرائي عنوانه الأمراض المعدية والإرهاب البيولوجي، يمكنك دراسته في الموقع www.ravenbiology.com

تتسبب البكتيريا في كثير من الأمراض الإنسانية، وكثير منها مثل السل الرئوي موجود بين ظهرانينا منذ بدء التاريخ. وإن البكتيريا أيضًا فاعلة في تسوس الأسنان، وهي سبب رئيس للأمراض المنقولة جنسيًّا، وقد تم تحويل البكتيريا إلى أسلحة محتملة.

7-28 بدائيات مفيـدة

كانت البدائيات مسؤولة وبدرجة رئيسة عن صفات الجو والأرض لبلايين السنين، وتؤثر اليوم في الأرض والحياة الإنسانية في كثير من السبل المهمة.

للبدائيات دور في تدوير عناصر مهمة

تعتمد الحياة على الأرض على تدوير العناصر الكيماوية بين المخلوقات والبيئة الفيزيائية التي تعيش فيها- أي بين المكونات الحية وغير الحية في الأنظمة البيئية. وتؤدي البدائيات، والطحالب، والفطريات دورًا أساسيًّا في هذا التدوير الكيماوي الذي سيناقش بتفصيل في (الفصل الـ 57)

التحلل

تعود عناصر الكربون، والفوسفور، والكبريت، وذرات الأنظمة الحيوية الأخرى في أصلها إلى البيئة الفيزيائية. وعند موت المخلوقات وتعفنها، تعود هذه العناصر لهذه البيئة. وتقوم البدائيات والفطريات بعملية التحلل التي هي جزء من دورات العناصر، مؤدية لإطلاق ذرات المخلوقات الميتة هذه للبيئة، وتسمى عندها **المحللات Decomposers**.

التثبيت

تؤدي بعض الأوليات الأخرى دورًا مهمًّا في عملية التثبيت، وهي النصف الآخر من دورات العناصر، حيث تساعد على إعادة العناصر من الشكل غير العضوي إلى الشكل العضوي الذي تستعمله المخلوقات غير ذاتية التغذية.

الكربون: إن دور البدائيات ذات البناء الضوئي في تثبيت الكربون واضح. فالمركبات العضوية التي تنتجها النباتات، والطحالب، والبدائيات ذات البناء الضوئي من ثاني أكسيد الكربون تمر في حلقات الغذاء لتكوّن أجسام المخلوقات غير ذاتية التغذية في النظام البيئي. ويعتقد أن البكتيريا الخضراء المزرقة قد أضافت الأكسجين إلى جو الأرض بوصفه منتجًا ثانويًّا لعملية البناء الضوئي، وما زالت البدائيات الحديثة ذات البناء الضوئي تسهم في إنتاج الأكسجين.

النيتروجين: على الرغم من أن دور البدائيات في تدوير النيتروجين أقل وضوحًا إلا أنه بنفس أهميتها في دورة الكربون. يوجد النيتروجين في الجو على شكل غاز النيتروجين، حيث تربط رابطة ثلاثية تشاركية ذرتي النيتروجين وهي لا يمكن كسرها بسهولة. فقليل من أنواع البدائيات من بين المخلوقات على الأرض قادرة على عمل ذلك، أي تختزل النيتروجين إلى الأمونيا التي تستعمل لبناء الأحماض الأمينية وجزيئات حيوية أخرى محتوية على النيتروجين. وعندما تموت المخلوقات المحتوية على هذه الجزيئات فإن بدائيات أخرى تدعى المطلقة للنيتروجين *Denitrifiers* تعيده للجو مكملة بذلك الدورة. ولتثبيت النيتروجين الجوي، فإن البدائيات تستخدم معقدًا أنزيميًّا يسمى محلل النيتروجين، تسيطر عليه مجموعة من الجينات تسمى جينات تثبيت النيتروجين *nif*. هذا المعقد الأنزيمي حساس جدًا للأكسجين، وموجود في مدى واسع من البدائيات الحرة.

وفي البيئة المائية، يُثبّت النيتروجين أساسًا من قبل البكتيريا الخضراء المزرقة مثل أنابينا *Anabaena* التي تشكل سلاسل من الخلايا. وحيث إن عملية تثبيت النيتروجين عملية لاهوائية إجبارية، فإن خلايا مفردة من البكتيريا الخضراء المزرقة يمكن أن تتطور مكونة **خلية الكيس المختلف Heterocyst** وهي متخصصة في تثبيت النيتروجين وغير نفاذة للأكسجين.

يحدث تثبيت النيتروجين في التربة في جذور النباتات الحاملة لمستعمرات من البكتيريا التكافلية المثبتة له، ويشمل هذا التكافل الجنس رايزوبيوم *Rhizobium* وهو جنس من البكتيريا الأولية *Proteobactria* مع البقوليات (انظر الشكل 28–6)، والجنس *Frankia* (بكتيريا خيطية) مع كثير من الشجيرات، وأنابينا *Anabaena* مع الخنشار المائي.

يمكن للبدائيات العيش بصورة تكافلية مع حقيقية النوى

يعيش كثير من البدائيات **معيشة تكافلية Symbiosis** مع مخلوقات حقيقية النوى. ويشير التكافل إلى علاقة بيئية بين أنواع مختلفة تعيش باتصال مباشر مع بعضها. يمثل هذا النوع من التكافل بين البكتيريا المثبتة للنيتروجين مع جذور النبات عملية تكافؤ *Mutualism* حيث إن كلا الطرفين مستفيد؛ لأن البكتيريا تزود النبات بالنيتروجين، والنبات يزود البكتيريا بالسكريات ومواد غذائية عضوية أخرى (الفصل الـ 39).

يعيش كثير من البكتيريا تكافليًا في القناة الهضمية للحيوانات مزودة إياها ببعض المغذيات. فالمواشي والثدييات الرعوية غير قادرة على هضم السيلولوز في النباتات والأعشاب التي تتغذى عليها؛ كونها لا تنتج الأنزيم محلل السليولوز اللازم. تقوم مستعمرات البكتيريا المنتجة للأنزيم والقاطنة في أمعاء الحيوان بجعل الحيوان قادرًا على هضم غذائه (انظر الفصل الـ 48 لسرد مكتمل). وبصورة مشابهة، يحتفظ الإنسان بمستعمرات كبيرة من البكتيريا في الأمعاء الغليظة، وهذه قادرة على إنتاج الفيتامينات، خصوصًا فيتامين B_{12} وفيتامين K اللذين لا يمكن للجسم إنتاجهما.

يعيش كثير من أنواع البكتيريا على السطح الخارجي للحيوانات والنباتات دون إحداث أي أذى، وتمثل هذه العلاقة أمثلة على الترمم أو المؤاكلة *Commensalism* حيث يستفيد أحدهـا (البكتيريا هنا) في حين لا يتأثر الآخر، سواء أكان نباتًا أم حيوانًا، سلبًا أو إيجابًا.

هناك نوع آخر من هذه العلاقة ألا وهو التطفل *Parasitism*؛ حيث إن أحد المخلوقات (وفي هذه الحالة البكتيريا) هو المستفيد، والآخر (وهو الحيوان أو النبات المصاب) يصيبه الأذى، ويمكن اعتبار الإصابة نوعًا من التطفل.

تستعمل البكتيريا في الهندسة الوراثية

لأن الشيفرة الوراثية شمولية، فإن جينًا من الإنسان يمكن إدخاله في خلية بكتيريا يجعل البكتيريا قادرة على إنتاج بروتين إنساني. وقد تم مناقشة استعمال البكتيريا في الهندسة الوراثية في الفصل الـ 17، ويشكل هذا جزءًا كبيرًا من البيولوجيا الجزيئية الحديثة.

إضافة إلى إنتاج مواد صيدلانية مثل الأنسولين الذي نوقش في (الفصل الـ 17)، فإن استعمال طرق الهندسة الوراثية لإنتاج سلالات بكتيرية محسنة لأغراض تجارية يحمل أملًا كبيرًا للمستقبل. وتستعمل البكتيريا حاليًا بصورة واسعة بوصفها معامل حيوية في الإنتاج التجاري لكثير من الأنزيمات، والفيتامينات، والمضادات الحيوية. وقد تم استعمال عدد كبير من المزارع البكتيرية، التي غالبًا ما تم تعديلها وراثيًا لتحسين إمكاناتها، لإنتاج الأسيتون بصورة تجارية، وكذلك إنتاج مركبات صناعية مهمة أخرى.

تستعمل البكتيريا في المعالجة الحيوية للتلوث

إن استعمال المخلوقات في إزالة التلوث من الماء والهواء والتربة يدعى المعالجة الحيوية للتلوث *Bioremediation*، إذ إن فعالية محطات تنقية المياه العادمة يعتمد على نشاط المخلوقات الدقيقة. ففي محطات التنقية يتم تكسير المادة الصلبة من المياه العادمة الخام عن طريق البكتيريا والبكتيريا القديمة الموجودة بصورة طبيعية في المياه العادمة. والناتج النهائي هو غاز الميثان (CH_4) الذي غالبًا ما يستعمل مصدرًا للطاقة لتشغيل محطة التنقية نفسها.

إن عمليـة التنبيه الحيوي، أي إضافـة مغذيات مثل مصادر النيتروجين والفوسفور قـد استُعملت لتشجيع نمـو المخلوقات الدقيقة الطبيعية القـادرة على تحطيم بقع النفـط الخام. وقد تم استعمال هذه المقاربة بنجـاح لتنظيف شواطئ ألاسكا بعد تسرب بقعة الزيت الخام للناقلة إكسون فالديز عام 1998 (الشكل 28–18). وبالصورة نفسها، استُعمل التنبيه الحيوي لتشجيع نمو المخلوقات الدقيقة الطبيعية في المياه الجوفية الملوثة.

وتشمل الجهود الحالية تلك التي تتركز على استعمال المخلوقات الدقيقة، مثل الجيوباكتر *Geobacter* (الشكل 28–6) للتخلص من اليورانيوم المشع في المياه الجوفية الملوثة خلال فترة الحرب الباردة.

إن المركبات المكلورة التي تُطلق في البيئة من مصادر عدة هي أيضًا ملوثات خطرة. ويمكن لبعض أنواع البكتيريا الحقيقية استعمال هذه المركبات مصادر للطاقة من خلال تفاعلات الهالوجينات المختزلة، والمرتبطة بعملية انتقال الإلكترونات المعروفة بعملية التنفس الهالوجيني *Halorespiration*. إن استعمال مثل هذه البكتيريا لإزالة المركبات الهالوجينية من النفايات السامة يحمل وعدًا كبيرًا، على الرغم من أنها ما زالت في مراحل التطوير.

الشكل 28–18

استعمال البكتيريا لإزالة بقع النفط. يمكن استعمال البكتيريا في الغالب لإزالة الملوثات البيئية، مثل الهيدروكربون النفطي والمركبات المكلورة. وفي المناطق الصخرية التي تلوثت ببقعة نفط الناقلة إكسون فالديز (اليسار) قامت البكتيريا المحطمة للنفط بعمل ذي نتائج درامية (اليمين).

إن البدائيات حيوية لكل من تدوير العناصر وتثبيتها، أو جعل العناصر متاحة في شكلها العضوي. والبكتيريا ذات دور في عملية تثبيت الكربون والنيتروجين، وهي الوحيدة فقط القادرة على تثبيت النيتروجين. يمكن للبكتيريا المثبتة للنيتروجين أن تعيش تكافليًا مع النباتات. تشكل البكتيريا مكونًا أساسيًا في معالجة النفايات، وتُستعمل أيضًا في المعالجة الحيوية للتلوث من أجل إزالة المركبات السامة المدخلة إلى البيئة.

مراجعة المفاهيم

28–1 الخلايا الأولى

يشمل دليل الخلايا الأولى الأحافير الدقيقة، وترسباتها، والتغيرات في نسب النظائر المشعة، ووجود الكيماويات العضوية.

- تعود أقدم الأحافير الدقيقة إلى 3.5 بلايين سنة.
- أشباه الأنسجة خليط من الرسوبيات، والمواد المترسبة، ويعود عمرها إلى نحو 2.7 بليون سنة.
- ارتفاع مستويات الكربون 12- الموجود في الأحافير نسبيًّا بالمقارنة مع الصخور المجاورة يشير إلى عملية تثبيت الكربون قديمًا.
- تشير المؤشرات الحيوية مثل الدهون إلى أن البكتيريا الخضراء المزرقة تعود إلى 2.7 بليون سنة على الأقل.

28–2 تنوع البدائيات

البدائيات مجموعة ذات تنوع كبير ومختلفة بشكل مميز عن المخلوقات حقيقية النوى.

- من صفات البدائيات أنها وحيدة الخلية، ولها DNA دائري صغير، والانشطار الثنائي، وافتقارها للتجزئة التنظيمية الداخلية، والسوط الواحد، وتنوع الأيض.
- على الرغم من وجود بعض أوجه الشبه، فإن البكتيريا تختلف عن البكتيريا القديمة في أربعة أمور أساسية، هي: الأغشية البلازمية، والجدر الخلوية، وتضاعف DNA، والتعبير عن الجينات.
- تحتوي دهون البكتيريا القديمة على روابط الإيثر بدلًا من الإستر، ويمكن أن تكوِّن طبقة مفردة رباعية الإيثر.
- تحتوي جدر البكتيريا على ببتيدوجلايكان إلا أن البكتيريا القديمة تفتقر له، وبعضها يحوي الميورين الكاذب في جدرها الخلوية.
- تمتلك كل من البكتيريا والبكتيريا القديمة أصل تضاعف منفردًا، إلا أن الأصل وبروتينات التضاعف مختلفة.
- إن بدء تضاعف DNA في البكتيريا القديمة مشابه لما في المخلوقات حقيقية النوى.
- الأنزيم المبلمر للحمض النووي الرايبوزي RNA في البكتيريا القديمة يشبه الأنزيم المبلمر لـ RNA للمخلوقات حقيقية النوى أكثر مما يشبه الأنزيم المناظر المنفرد في البكتيريا.
- تم التعرف الآن إلى تسع مجموعات من الأنواع في البدائيات إلاّ أن كثيرًا من البكتيريا لم يدرس بعد (الشكل 28–4).

28–3 تركيب الخلية البدائية

الخلايا البدائية بسيطة التركيب نسبيًّا، إلا أنها تصنف من خلال شكل الخلية والاختلافات التركيبية.

- توجد البدائيات في ثلاثة أشكال أساسية، هي: عصوية، ودائرية أو بيضوية، وحلزونية (على شكل حلزون طويل).
- تصنف البكتيريا؛ إما موجبة لصبغة جرام، أو سالبة لصبغة جرام اعتمادًا على صبغة جرام (الشكل 28–8).
- تحوي البكتيريا الموجبة لصبغة جرام طبقة سميكة من ببتيدوجلايكان في الجدار الخلوي الذي يحتوي حمض التايكويك (الشكل 28–8).
- تحوي البكتيريا السالبة لصبغة جرام طبقة رقيقة من ببتيدوجلايكان وغشاء خارجيًّا يحتوي سكريات دهنية في جدارها الخلوي (الشكل 28–8).
- تحوي بعض البكتيريا طبقية جيلاتينية، المحفظة، تمكن البكتيريا من الالتصاق بالسطوح، وتجنب الاستجابة المناعية.
- تمتلك كثير من البكتيريا سوطًا دقيقًا متينًا حلزونيًّا مكونًا من فلاجلين، ويمكنه الدوران لإتمام الحركة (الشكل 28–9).
- تمتلك بعض البكتيريا زوائد تشبه الشعر ذات أهمية في الالتصاق وفي تبادل المعلومات الوراثية.
- تمتلك بعض البكتيريا أبواغًا داخلية عالية المقاومة للإجهاد البيئي.
- تقوم الانبعاجات في الغشاء البلازمي في البدائيات بدور في التنفس والبناء الضوئي.
- تحوي منطقة نظير النواة DNA الدائري المضغوط دون غشاء يحيط به.
- رايبوسومات البكتيريا أصغر من تلك في الخلايا حقيقية النوى.
- تقوم بعض المضادات الحيوية بعملها من خلال الارتباط مع رايبوسومات البدائيات معطلة بناء البروتينات.

28–4 وراثة البدائيات

لا تتكاثر البدائيات جنسيًّا إلا أنها تتبادل DNA بين الخلايا المختلفة.

- يمكن أن يتم تبادل DNA عن طريق الاقتران، أو الاتصال الخلوي، أو التحول الفيروسي (التأبير) وعن طريق الفيروسات، أو من خلال التقاط DNA، أو أخذه من البيئة عن طريق التحول (الشكل 28–11، 28–12، 28–14).
- يعتمد الاقتران على وجود بلازميدات الاقتران مثل بلازميدة الخصوبة F في بكتيريا القولون *E.coli*.
- تدخل بلازميدة الخصوبة F^+ من خلية متبرعة إلى خلية مستقبلة من خلال جسر الاقتران بعملية تسمى تضاعف الحلقة المتدحرجة.
- يمكن للبلازميدة F الالتحاق أو الارتباط مع المادة الوراثية للبكتيريا. ويمكن أن تكون عملية الانفصال غير دقيقة، بحيث تحمل بلازميدة الخصوبة معها بعض الجينات من العائل.
- يحدث التحول العام عندما تضم الفيروسات DNA العائل، وتنقله في أثناء عدوى لاحقة.
- تقتصر عملية التحول الفيروسي (التأبير) فقط على الفيروسات ذات الدورة غير التحللية.
- يمكن لمقاومة المضادات الحيوية الانتقال عن طريق بلازميدات المقاومة.
- يمكن أن تحدث الطفرات في البكتيريا تلقائيًّا، أو بفعل الإشعاع والأشعة فوق البنفسجية وكيماويات أخرى.

28–5 أيض البدائيات

تحصل البدائيات على الكربون والطاقة باستعمال الأشعة الضوئية، أو التفاعلات الكيماوية عن طريق تفاعلات ذاتية التغذية، أو غير ذاتية التغذية.

- تقوم ذاتية التغذية الضوئية بعملية البناء الضوئي، وتحصل على الكربون من ثاني أكسيد الكربون.
- تقوم ذاتية التغذية الكيماوية بالحصول على الطاقة بأكسدة مواد غير عضوية.
- تستعمل غير ذاتية التغذية العضوية الضوء للطاقة إلا أنها تحصل على الكربون من جزيئات عضوية.
- معظم البكتيريا غير ذاتية التغذية كيماوية، وتحصل على الكربون والطاقة من الجزيئات العضوية.
- تفرز بعض البكتيريا بروتينات عبر جدرها الخلوية، ويمكن لهذه البروتينات نقل بروتينات ممرضة إلى خلايا حقيقية النوى.
- البكتيريا السالبة لصبغة جرام والمعروفة من الجنس سودوموناس مسؤولة عن معظم أمراض النباتات.

28–6 أمراض البكتيريا الإنسانية

لقد ظهر، وعاد للظهور مجددًا كثير من الأمراض البكتيرية في المجتمعات الإنسانية في السنوات الأخيرة (الجدول 28–1).

- تنتشر الأمراض البكتيرية من خلال رذاذ المخاط، أو اللعاب، والمواد الغذائية الملوثة والماء، والعوامل الحشرية الناقلة.
- أصابت بكتيريا السل الرئوي الإنسان على مدى التاريخ، وتعد الآن سببًا رئيسًا للوفيات.
- تؤدي الرقائق الحيوية البكتيرية دورًا في تسوس الأسنان.
- تتسبب إصابات بكتيريا هيلكوباكتر بايلوري *H. pylori* في معظم القرحات.
- الأمراض المنقولة جنسيًّا مثل السيلان، والزهري، والكلاميديا بكتيرية الأصل.

28–7 بدائيات مفيدة

تؤدي البدائيات دورًا رئيسًا في تكوين الجو العلوي والتربة على الأرض.

- تدوِّر البدائيات عناصر مهمة مثل الكربون والنيتروجين.
- تكوِّن البدائيات علاقات تكافلية مع مخلوقات حقيقية النوى.
- يمكن استعمال البدائيات المحورة وراثيًّا لإنتاج مواد صيدلانية وأخرى مفيدة للإنسان.
- يمكن استعمال البكتيريا في عملية المعالجة الحيوية للنفايات، وإزالة المركبات السامة المدخلة إلى البيئة.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. واحد مما يأتي يعد مثالًا لمؤشر حيوي:
   أ. متحجرة دقيقة موجودة في نيزك.
   ب. هيدروكربون وُجد في طبقة صخرية قديمة.
   ج. منطقة تحوي طبقة صخرية محتوية على نسبة عالية من الكربون-12.
   د. تكوينات أشباه أنسجة تم اكتشافها حديثًا.
2. تقدير العمر اعتمادًا على النظائر تقنية تستعمل في:
   أ. دراسات تثبيت الكربون.
   ب. تحديد عمر الأحافير الدقيقة.
   ج. دراسة المؤشرات الحيوية.
   د. كل ما ذكر.
3. في فتحة بركانية غنية بكبريتيد الهيدروجين اكتشف كائن جديد وحيد الخلية غير قادر على البناء الضوئي، ويفتقر للنواة. اعتمادًا على هذه الصفات تقرر تعريفه مبدئيًّا بأنه:
   أ. بكتيريا خضراء مزرقة. ب. بكتيريا.
   ج. كائن حقيقي النواة. د. بكتيريا قديمة.
4. واحد مما يأتي غير متعلق عادة بالبدائيات:
   أ. الانتقال الأفقي للمادة الوراثية.
   ب. الافتقار للتنظيم الحجيري الداخلي.
   ج. كروموسومات خيطية عدة.
   د. حجم خلية بحدود 1 ميكرومتر.
5. الصفة التي تميز البكتيريا القديمة هي:
   أ. نموذج غشاء بلازمي فسيفسائي سائل.
   ب. استعمال أنزيم المبلمر للحمض الرايبوزي خلال تفعيل الجينات.
   ج. الدهون المفسفرة المرتبطة بروابط الإيثر.
   د. أصل منفرد لتضاعف الحمض الرايبوزي منقوص الأكسجين (DNA).
6. واحد مما يأتي موجود في البكتيريا الموجبة لصبغة جرام:
   أ. ببتيدوجلايكان. ب. حمض التايكويك.
   ج. متعددة التسكر الدهنية. د. الغشاء البلازمي.
7. التي تحتوي على المادة الوراثية في الخلية البدائية هي:
   أ. منطقة نظير النواة. ب. الزوائد (الأهداب).
   ج. المحفظة. د. النواة.
8. ينتج التحول الفيروسي العام عن:
   أ. RNA الذي أطلقته الخلايا الميتة.
   ب. الإصابة بفيروس الدورة غير التحللية.
   ج. فيروس بكتيري يحمل مادة وراثية من العائل بدلًا من مادته الوراثية.
   د. انتقال المادة الوراثية للعائل عن طريق بلازميدة الخصوبة F.
9. انتقال المادة الوراثية أفقيًّا باستعمال البلازميدة مثال على:
   أ. التحول الفيروسي العام. ب. الانشطار الثنائي.
   ج. التحول. د. الاقتران.
10. تحصل البكتيريا ذاتية التغذية الكيماوية على الكربون من ________________ و الطاقة من ________________
   أ. ثاني أكسيد الكربون وضوء الشمس.
   ب. جزيئات عضوية وجزيئات لاعضوية.
   ج. ثاني أكسيد الكربون وجزيئات غير عضوية.
   د. جزيئات عضوية وضوء الشمس.
11. البكتيريا التي تنتقل عبر الممارسة الجنسية هي:
   أ. *Yersinia pestis*. ب. *Salmonella typhi*.
   ج. *Clostridium botulinum*. د. *Chlamydia trachomatis*.
12. المرض الذي لا تسببه البكتيريا هو:
   أ. القرحة المعدية. ب. الإنفلونزا.
   ج. السل الرئوي. د. تسوس الأسنان.
13. البكتيريا تفتقر لأنظمة أغشية داخلية مستقلة إلا أنها قادرة على البناء الضوئي والتنفس اللذين يستعملان الأغشية، سبب قدرتها على القيام بذلك أنها:
   أ. تحتوي فعلًا على أغشية داخلية فقط لهذه الأغراض.
   ب. انبعاجات الغشاء البلازمي توفر سطحًا لغشاء داخلي.
   ج. تحدث خارج الخلية وبين الغشاء والجدار الخلوي.
   د. تستعمل تراكيب بروتينية لتحل محل الأغشية الداخلية.
14. لا تستطع النباتات أن تثبت النيتروجين إلا أن بعضها لا يحتاج إليه من التربة بسبب:
   أ. تكافلها أو ارتباطها مع بكتيريا تقوم بتثبيت النيتروجين.
   ب. أن هذه النباتات هي الاستثناء الذي يثبت النيتروجين.
   ج. إصابتها بفيروس طفيلي قادر على تثبيت النيتروجين.
   د. قدرتها على الحصول على النيتروجين من الجو.
15. واحدة من العمليات الآتية تشمل إزالة المركبات السامة من البيئة باستعمال بعض أنواع البكتيريا:
   أ. الترمم. ب. تحليل المواد العضوية.
   ج. تثبيت النيتروجين. د. المعالجة الحيوية.

أسئلة تحدٍّ

1. إذا اكتُشف نمط جديد من تثبيت الكربون لا يحابي الكربون 12 فهل سيؤثر ذلك في تحليلنا لدلائل الحياة البدائية الأولى؟
2. أدت تجربة فريدرك جريفث (الفصل الـ 14) دورًا مهمًّا في التأكد من أن DNA هو المادة الوراثية. فقد بين جريفث أن البكتيريا الملساء (الممرضة) والمقتولة بالحرارة عند خلطها مع بكتيريا حية خشنة (غير ممرضة) فإنها تسبب الإصابة بذات الرئة عند حقنها في الفئران. إضافة إلى ذلك، يمكن استزراع البكتيريا الخشنة الحية من الفئران المصابة. والفرق بين هاتين السلالتين هو وجود محفظة من الكربوهيدرات على سلالات البكتيريا الملساء. اعتمادًا على ما تعلمته في هذا الفصل، كيف يمكنك تفسير هذه الملاحظات؟
3. في الستينيات من القرن الماضي كان شائعًا وصف مضادات حيوية عدة لمقاومة العدوى البكتيرية، وإن المرضى أيضًا غالبًا لا يكملون دورة العلاج بالمضادات الموصوفة. وحيث إن جينات مقاومة المضادات الحيوية غالبًا ما تكون موجودة على بلازميدات الاقتران، فكيف تؤثر هذه العوامل في تطور المقاومة للمضادات، وكذلك المقاومة لمضادات عدة بشكل خاص؟
4. يبدو أن البكتيريا المثبتة للنيتروجين والمعزولة من التربة تتأثر بدرجة عالية عند تعرضها للأشعة فوق البنفسجية، ولو افترضنا استمرار نضوب مستوى الأوزون، فماذا سيكون التأثير طويل المدى في كوكب الأرض؟

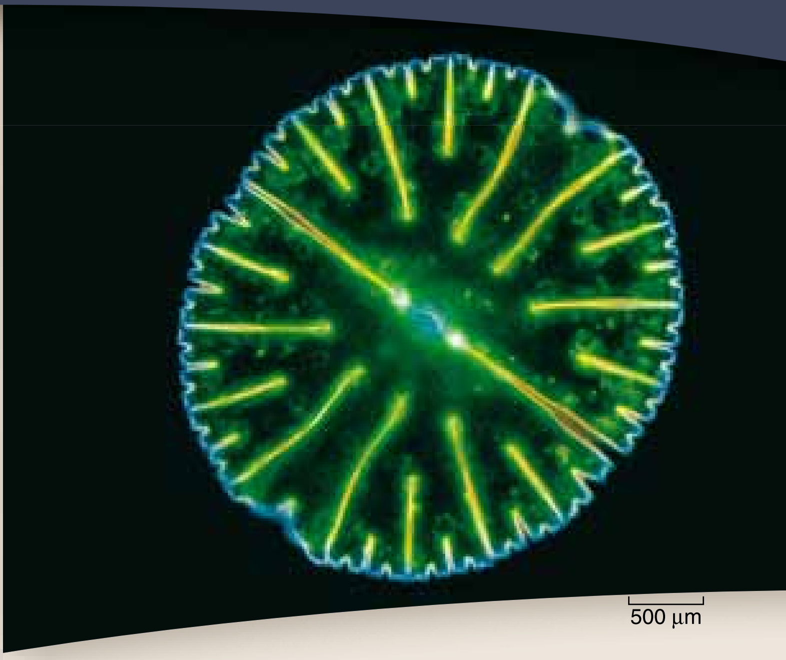
هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™

الفصل 29

الطلائعيات

Protists



مقدّمة

منذ أكثر من نصف تاريخ الحياة على الأرض، كانت الحياة كلّها لا تُرى بالعين المجردة. أكبر المخلوقات الحية التي وُجدت قبل أكثر من بليوني سنة كانت بكتيريا وحيدة الخلية لا يزيد طولها على 6 ميكرومترات. لم تكن بدائيات النوى هذه تمتلك أغشية داخلية، باستثناء انطواءات غشائية سطحية في بكتيريا التمثيل الضوئي.

أول دليل على نوع من المخلوقات المختلفة ظهر في أحفورة صغيرة عمرها 1.5 بليون سنة. هذه الخلايا الأحفورية أكبر بكثير من البكتيريا (أكبر بعشر مرات تقريبًا) وتحتوي على أغشية داخلية، وعلى ما ظهر، وكأنه تراكيب صغيرة محاطة بغشاء. تعقيد الشكل وتنوعه بين وحيدات الخلية هذه مذهلٌ. تُميز هذه القفزة بين الخلايا البسيطة نسبيًّا والأكثر تعقيدًا أكثر الأحداث أهمية في تطور الحياة، بظهور نوع جديد من المخلوقات هو **حقيقية النوى Eukaryotes**. إن حقيقيّات النوى ليست حيوانات، أو نباتات، أو فطريات واضحة. لذا، تم جمعُها معًا تحت اسم واحد هو الطلائعيات.

موجز المفاهيم

1-29 تعريف الطلائعيات

- *الطلائعيات ليست أحادية الأصل.*
- *عُرفت مجموعات أحادية الأصل بين الطلائعيات.*

2-29 أصول حقيقية النوى والتكافل الداخلي

- *دليل من الأحافير يؤرخ لأصول حقيقية النوى.*
- *نشأت النواة والشبكة الإندوبلازمية من انثناءات غشائيّة.*
- *نشأت الميتوكندريا من بكتيريا هوائية مبتلعة.*
- *نشأت البلاستيدات الخضراء من بكتيريا مبتلعة تقوم بعملية التمثيل الضوئي.*
- *لم يكن التكافل الداخلي نادر الحدوث.*
- *هاجرت الجينات من عضيات ذات تكافل داخلي.*
- *نشأ الانقسام المتساوي في حقيقية النوى.*

3-29 البيولوجيا العامة للطلائعيات

- *تتنوع سطوح الخلايا بشكل كبير في الطلائعيات.*
- *يمتلك كثير من الطلائعيات وسائل حركة متعددة.*
- *تمتلك الطلائعيات إستراتيجيات تغذية مختلفة.*
- *تتكاثر الطلائعيات جنسيًّا ولاجنسيًّا.*
- *الطلائعيات هي الجسر لتعدد الخلايا.*

4-29 ثنائية الأنوية المتساوية (الدبلوموناد) وذات الأجسام نظير القاعدية (البارابيسااليد): طلائعيات ذات أسواط تفتقر إلى الميتوكندريا

- *تمتلك ثنائية الأنوية المتساوية نواتين.*
- *تمتلك ذات الأجسام نظير القاعدية أغشية متموّجة.*

5-29 اليوغلينات: مجموعة متنوعة، يمتلك بعض أعضائها بلاستيدات خضراء

- *نظيرة اليوغلينا هي حقيقية النوى، وحرة المعيشة، ولها أسواط أماميّة.*
- *الكاينيتوبلاستيدات طفيلية.*

6-29 الحويصليات (ألفيولاتا): طلائعيات ذات حويصلات تحت غشائية

- *السوطيات الثنائية الدوارة مخلوقات تقوم بالبناء الضوئي، وذات خصائص مميزة.*
- *معقدات القمة تضم طفيل الملاريا.*
- *تتميز الهدبيات بطريقة حركتها.*

7-29 شُعيرية الأسواط (سترامينوبيلا): طلائعيات ذات شعيرات دقيقة

- *تضم الطحالب البنية أعشاب البحر الكبيرة.*
- *الدياتومات مخلوقات وحيدة الخلية ذات أصداف مزدوجة.*
- *بعض أفراد الفطريات البيضية، "عفن الماء"، ممرضة.*

8-29 الطحالب الحمراء

9-29 السوطيات الطوقية: يحتمل أن تكون أسلاف الحيوانات

10-29 طلائعيات دون سلالة

- *الأميبيات متوازية الأصول.*
- *شكلت أحافير المثقبات ترسبات كلسية ضخمة.*
- *تبدي الفطريات الغروية "تصرّف المجموعة".*

1-29 تعريف الطلائعيات

الطلائعيات Protists من أكثر الممالك تنوعًا من بين الممالك الأربع في تحت مملكة حقيقية النوى. تقسيمُ الخلية إلى حجرات هي أهمُّ صفة ميزت الطلائعيات وحقيقية النوى الأُخرى عن البكتيريا القديمة والبكتيريا. تحتوي مملكة الطلائعيات كثيرًا من مجموعات أحادية الخلية، ومستعمرات، ومجموعات متعددة الخلايا. إن أصل حقيقية النوى، الذي بدأ مع أسلاف الطلائعيات، هو أحد أهم الأحداث في تطور الحياة.

الطلائعيات ليست أحادية الأصل

أحد أهم العبارات التي يمكن صياغتها عن مملكة الطلائعيات هو أنها متوازية الأصول، وليست مملكة على الإطلاق؛ وقد جرى العرف على تجميع حقيقية النوى ووحيدة الخلية معًا، وسميت بالطلائعيات. وهذه جمعت 200,000 مخلوق مختلف ومتباعد الأصل معًا. إن تصنيف "وحيدة الخلية" للطلائعيات مُصطنع، ولا يمثل أيّ علاقات تطورية.

عُرِفت مجموعات أحادية الأصل من بين الطلائعيات

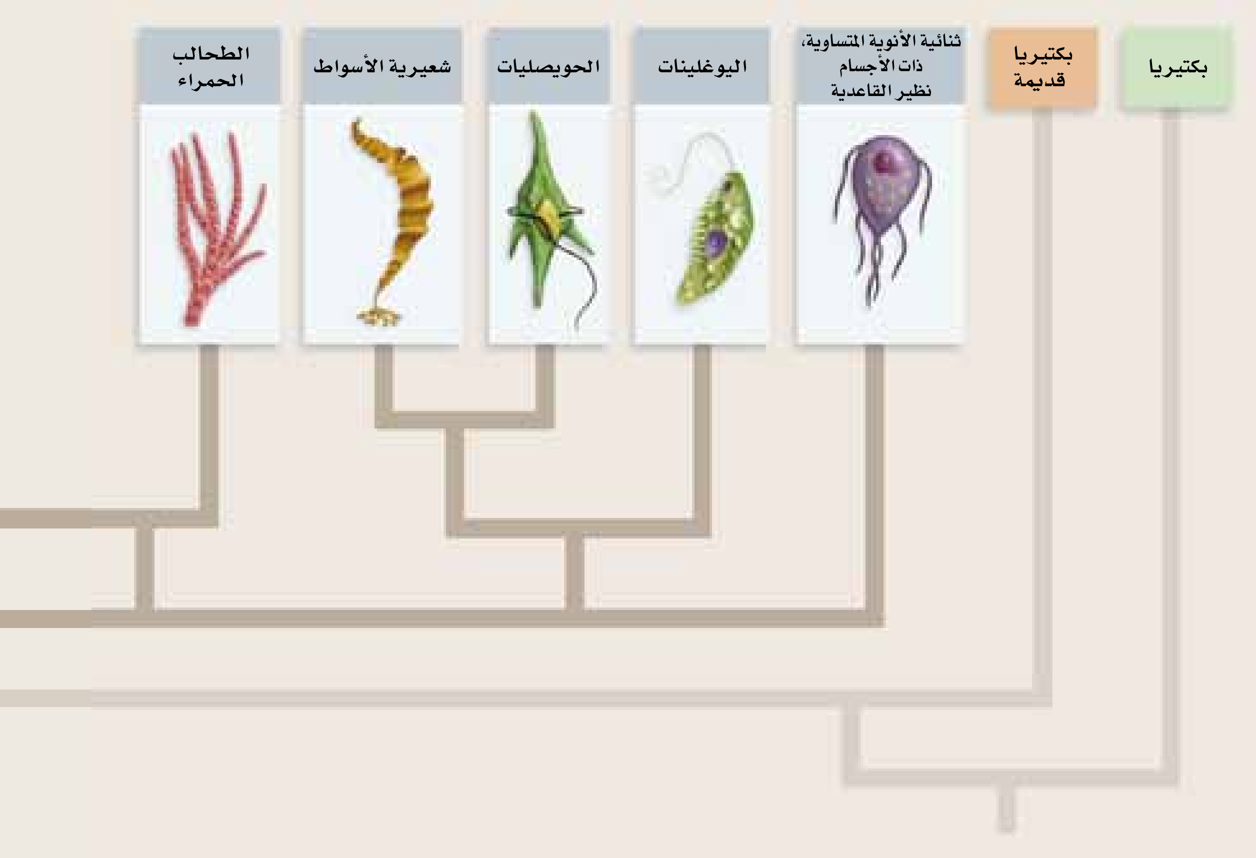
وفرت تطبيقات جديدة واسعة ومتنوعة لطرق جزيئية معلومات مهمة عن العلاقات بين الطلائعيات. كثير من الأسئلة حول كيفية تصنيف الطلائعيات تم طرحها باستعمال هذه التقنيات. هل يمكن اعتبار الطلائعيات ممالك عدة مختلفة، كل مملكة لها منزلة مساوية للحيوانات، أو النباتات، أو الفطريات؟ هل بعض الطلائعيات في الحقيقة أعضاء في ممالك أخرى؟ وفي حين لايزال كثير من الأسئلة قيد النقاش، أصبح، وبشكل متزايد، الكثير من المعلومات متوافرًا حول أيّ الطلائعيات يُحتمل أن يكون أحادي الأصل.

في هذا الفصل، جمعنا خمس عشرة قبيلة رئيسة في سبع مجموعات رئيسة أحادية الأصل، مُعتمدين على فهمنا الحالي لتاريخ الأنواع (الشكل 29-1). وعلى الرغم من احتمال تغير هذه العلاقات، فإن هذا المسار يسمح لنا بدراسة المجموعات التي لها صفات عدة مشتركة. وبالأخذ في الحسبان أن 60 علاقة بين الطلائعيات تقريبًا لا يمكن تمثيلها على شجرة الحياة بأي درجة من الثقة؛ تُمثل الطلائعيات التحدي والإثارة التي تعالجها التغيرات الثورية في علم التصنيف، وعلم تاريخ الأنواع التي درسناها في (الفصل الـ 26). إن فهم تطور الطلائعيات مفتاحٌ لفهم أصول النباتات، والفطريات، والحيوانات.

ولأن الطحالب الخضراء، ونباتات اليابسة تُشكلان مجموعة أحادية الأصل، فإن الطحالب الخضراء سيتم دراستها بتفصيل أكثر في الفصل القادم الذي يتناول تنوع النباتات.

الفهم الأفضل لخصائص الطحالب الخضراء ونباتات اليابسة يتم عند النظر إليهما معًا بسبب تاريخهما التطوري المشترك. وستتم دراسة المجموعات السّتّ أحادية الأصل المتبقية والمسماة بشكل غير دقيق الطلائعيات في هذا الفصل.

إن تصنيف الطلائعيات في تغيّر مستمر؛ كلما برزت معلومات جديدة يُصْقَلُ فهمُنا لهذه المملكة.



الشكل 29-1

التحدي في تصنيف الطلائعيات. فهمنا للعلاقات التطورية بين الطلائعيات حاليًا هو في حالة تغيُّر. تدعم أحدث المعلومات سبع مجموعات رئيسة أحادية الأصل داخل الطلائعيات. اعتبر هذا النموذج عمليًّا، وليس حقيقيًّا. الطحالب الخضراء ليست حقيقةً أحادية الأصل من حيث إن فرعًا آخر، هو النباتات السبحية، أعطت نباتات اليابسة. مجموعات الطلائعيات ملونة باللون الأزرق.

2-29 أصول حقيقية النوى والتكافل الداخلي

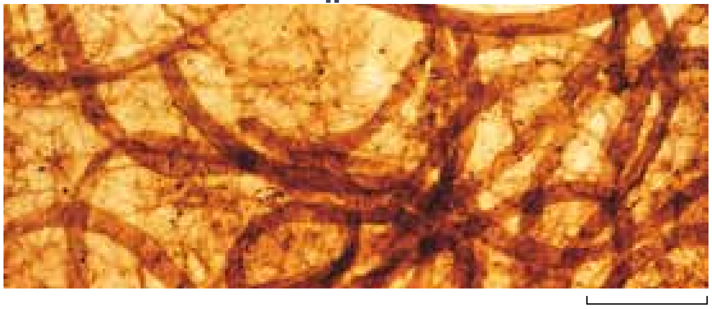
تتميز الخلايا حقيقة النوى عن بدائية النوى بوجود الهيكل الخلوي، وبتقسيمها إلى حجرات تشمل الغلاف النووي والعُضيات. التتابع الصحيح للأحداث التي أدت إلى خلايا حقيقية النوى معقدة وكبيرة غير معروف. لقد سمح فقدان الجدار الخلوي الصلب للأغشية بالانطواء إلى الداخل، ما زاد من مساحة السطح. وجعلت مرونة الغشاء أيضًا من الممكن أن تبتلع خلية أُخرى.

دليل من الأحافير يؤرخ لأصول حقيقية النوى

تُشير آثار كيميائية غير مباشرة إلى أن حقيقية النوى وجدت قبل نحو 2.7 بليون سنة، ولكن لا توجد لغاية الآن أحافير تدعم مثل هذا الوجود المُبكر. في صخور عمرها 1.5 بليون سنة تقريبًا، بدأنا نرى أول الأحافير الدقيقة التي تختلف في المظهر عن الأشكال البدائية البسيطة، التي لم يزد أيّ منها من حيث القطر على أكثر من 6 ميكرومترات (الشكل 29-2). هذه الخلايا أكبر بكثير من بدائيات النوى، وتمتلك أغشية داخلية وجدرانًا أسمك.

تشير هذه الأحافير البدائية إلى حدث رئيس في تطور الحياة؛ ظهور نوع جديد من المخلوقات. هذه الخلايا الجديدة تدعى **حقيقية النوى Eukaryotes** – وهي مشتقة من اليونانية– لأنها تمتلك تركيبًا داخليًّا يسمى النواة. كل المخلوقات الحية عدا بدائيات النوى هي حقيقة النوى.

في الأجزاء القادمة، سندرس أصول التراكيب الداخلية لحقيقية النوى. خذ في الحسبان، ما ناقشناه في الفصل الـ24، إن انتقالًا أفقيًّا للجينات وقع بشكل متكرر في حين كانت خلايا حقيقية النوى تتطور. لم تتطور خلايا حقيقية النوى عن طريق الانتقال الجيني الأفقي فقط، بل من خلال تثني الأغشية، وابتلاع خلايا أخرى. إن



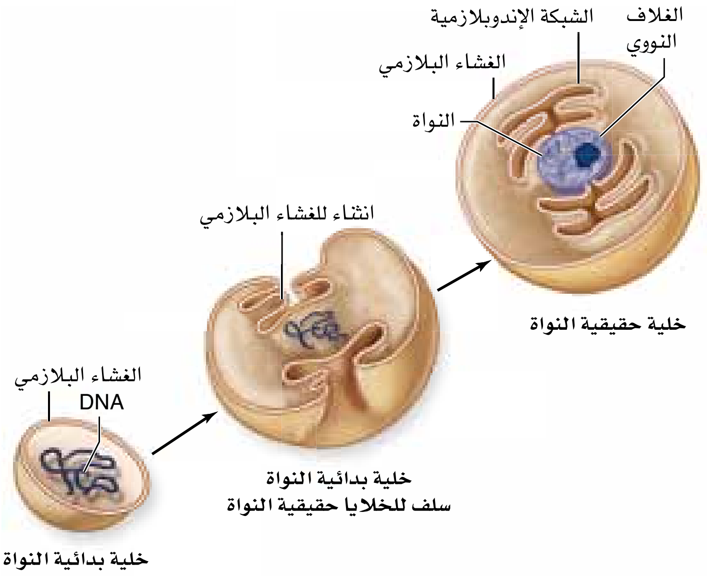
الشكل 29-2

أحفورة لحقيقية نواة بدائية. أحفورة طحالب عاشت في سيبيريا قبل 1.000 مليون سنة خلت.

الخلية حقيقية النواة الحالية هي قطع ولصق لـ DNA وعضيات من أنواع مختلفة.

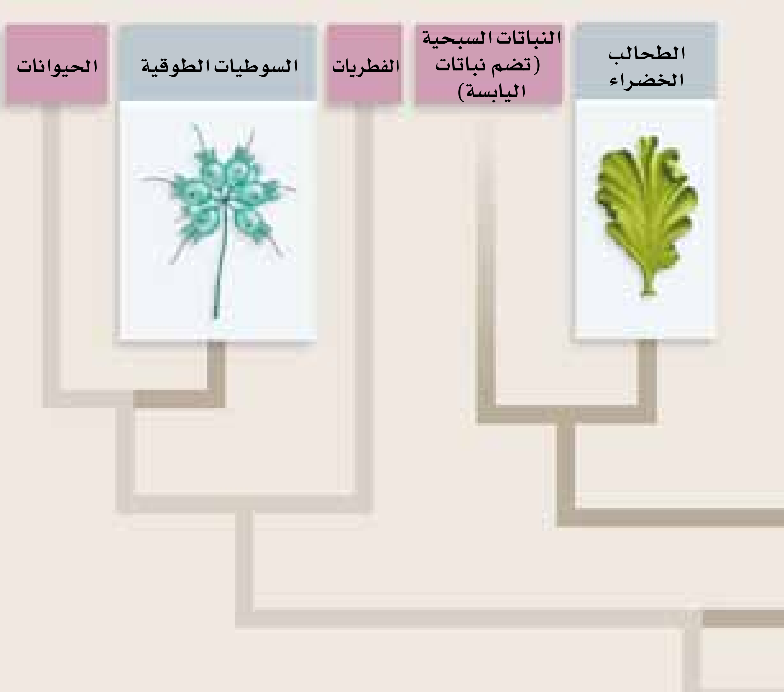
نشأت النواة والشبكة الإندوبلازمية من انثناءات غشائية

كثير من بدائيات النوى تمتلك انثناءات لأغشيتها الخارجية إلى الداخل نحو السيتوبلازم مشكلة "ممرات" نحو السطح. ويُعتقد أنّ شبكة من الأغشية الداخلية في حقيقية النوى تسمى الشبكة الإندوبلازمية (ER)، والغشاء النووي – وهو امتداد للشبكة الإندوبلازمية يعزل النواة، ويحميها– نشأت من مثل هذه الانثناءات (الشكل 29-3).



الشكل 29-3

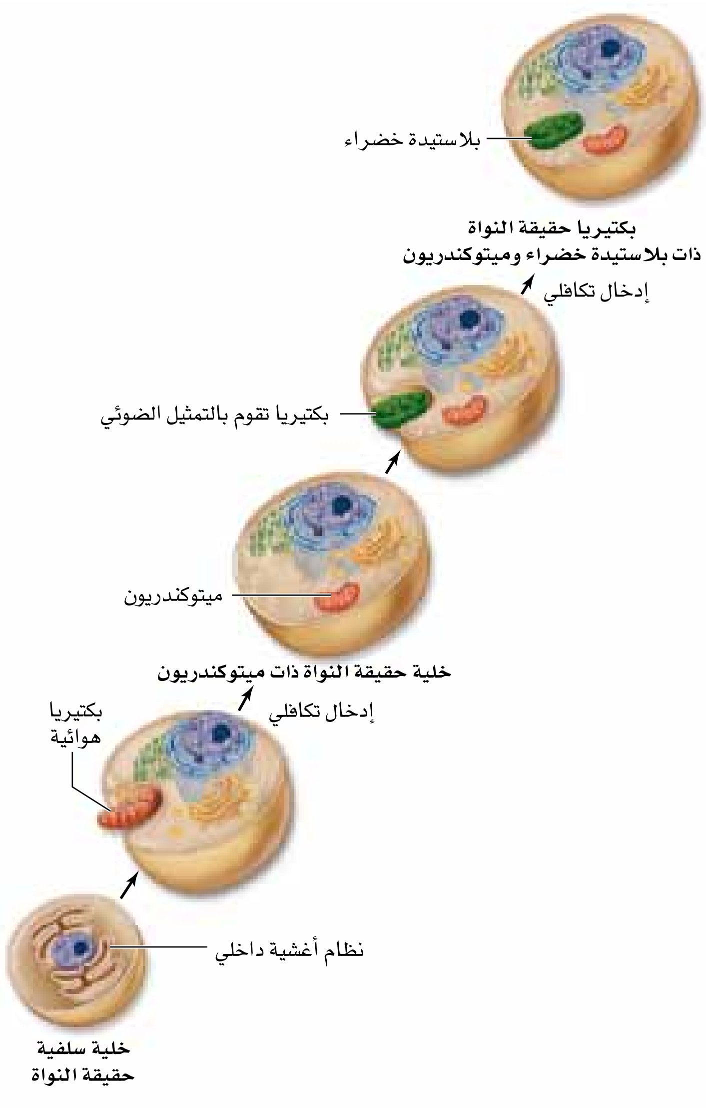
أصل النوى والشبكة الإندوبلازمية. يمتلك كثير من بدائيات النوى اليوم انثناءات للغشاء البلازمي (انظر أيضًا الشكل 27-6). الجهاز الداخلي الغشائي لحقيقية النواة المسمى الشبكة الإندوبلازمية، والغلاف النووي ربما نشأت من مثل هذه الانثناءات للغشاء البلازمي، التي غلفت DNA للخلايا بدائية النوى، وهذا الأمر أدى إلى ظهور خلايا حقيقية النوى.



نشأت الميتوكندريا من بكتيريا هوائية مبتلعة

تُسمى البكتيريا التي تعيش داخل خلايا أُخرى، وتؤدي وظائف أُخرى خاصة في خلايا عوائلها بكتيريا التكافل الداخلي *Endosymbiotic bacteria*. إن وجودها الواسع الانتشار في الطبيعة جعل عالِمة الأحياء لِنْ مارجيولس في بداية سنة 1970 تدافع عن نظرية التكافل الداخلي التي اقترحها أولًا قسطنطين ميريشكوفسكي سنة 1905. **التكافل الداخلي Endosymbiosis** هو العيش معًا بعلاقة وثيقة. ربما تتذكر هذه النظرية من النقاش المتعلق ببيولوجيا الخلية في الفصل الـ 4.

تقترح نظرية التكافل الداخلي، التي أصبحت أكثر قبولًا اليوم، أن مرحلة حرجة في تطور الخلايا حقيقية النوى تتضمن علاقات تكافل داخلي مع مخلوقات بدائية النوى. بحسب هذه النظرية، ربما استقرت بكتيريا منتجة للطاقة داخل بكتيريا أكبر، معطية في النهاية ما نعرفه نحن اليوم، الميتوكندريا (الشكل 29-4).



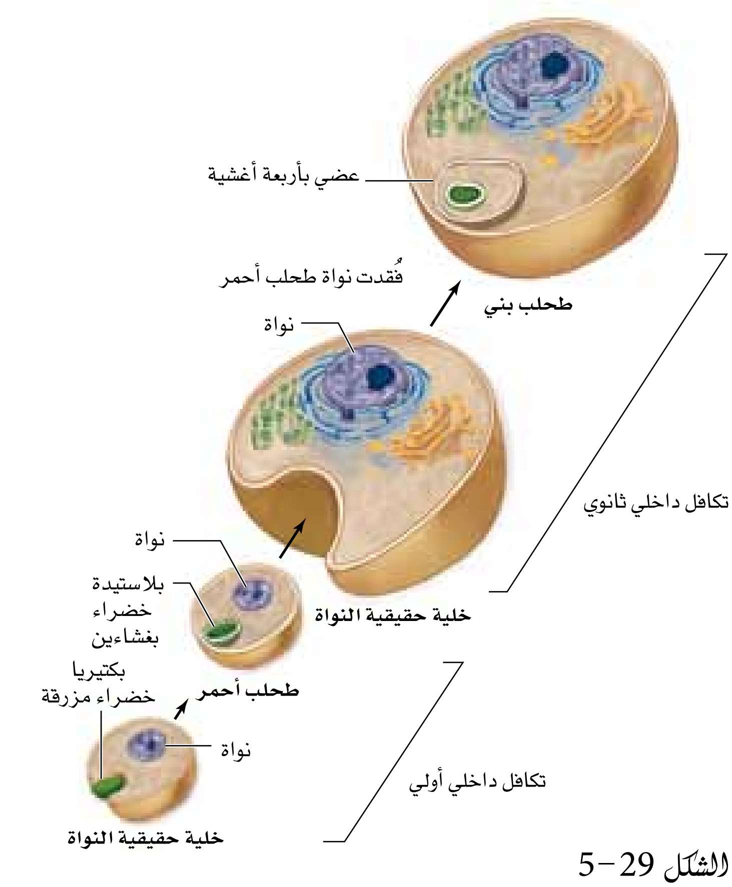
الشكل 29-4

نظرية التكافل الداخلي. اقترح العلماء أن خلايا حقيقية النوى سلفية، تمتلك نظامًا داخليًا للأغشية، ابتلعت بكتيريا هوائية، التي أصبحت فيما بعد ميتوكندريا في الخلية حقيقية النواة. نشأت البلاستيدات الخضراء بالطريقة نفسها، في خلايا حقيقية النوى ابتلعت بكتيريا تقوم بالتمثيل الضوئي.

نشأت البلاستيدات الخضراء من بكتيريا مبتلعة تقوم بعملية التمثيل الضوئي

يُعتقد أن بكتيريا تقوم بالتمثيل الضوئي استوطنت في بكتيريا أكبر مؤديةً إلى نشوء البلاستيدات الخضراء، وهي عضيات التمثيل الضوئي في النباتات والطحالب (راجع الشكل 29-4). إنّ تاريخَ نشوء البلاستيدة الخضراء مثالٌ على الحذر الذي يجب أخذه في الحسبان في دراسات تاريخ الأنواع. ربما اشتقت كل البلاستيدات الخضراء من خط واحد من البكتيريا الزّرقاء، ولكن المخلوقات التي استضافت هذه البلاستيدات الخضراء لم تكن وحيدة الأصل. تم حلّ هذا التعارض الواضح باعتماد احتمال التكافل الداخلي الثانوي، أو حتى المستوى الثالث. يُفسر (الشكل 26-8) كيف أنّ كلًّا من الطحالب الحمراء والخضراء قد حصلت على البلاستيدات الخضراء عن طريق ابتلاع بكتيريا زرقاء تقوم بالتمثيل الضوئي. ربما تكون الطحالب البنية قد حصلت على بلاستيداتها الخضراء عن طريق ابتلاع طحلب أحمر واحد أو أكثر، وهي عملية تدعى **التكافل الداخلي الثانوي Secondary endosymbiosis** (الشكل 29-5). (كما ذكرنا، تم الحديث عن الطحالب الخضراء في الفصل اللاحق على الرغم من أنها طلائعيات).

أظهرت دراسةُ شجرة تاريخ الأنواع بالاعتماد على ترتيب القواعد النيتروجينية لجين البلاستيدات الخضراء من طحالب حمراء وخضراء علاقةً تطوريةً قريبةً



الشكل 29-5

أصول التكافل الداخلي للبلاستيدات الخضراء في الطحالب الحمراء والبُنية.

استقصاء

كيف يمكنك التمييز بين التكافل الداخلي الأولي والثانوي بالنظر إلى صور مأخوذة بالمجهر الإلكتروني لخلايا ذات بلاستيدات خضراء؟

بشكل عجيب. هذه الشجرة مُضَلِّلة، على كل حال؛ لأنّ من الصعب القول من خلال هذه المعلومات فقط كم اختلف (ابتعد) خَطّا الطحالب في الوقت الذي ابتلعا به خط البكتيريا الزرقاء نفسه. إن الصفات الشكلية والكيميائية أكثر فائدة من ترتيب القواعد النيتروجينية في جين البلاستيدات الخضراء في فهم علاقات الطحالب الخضراء والحمراء. ما زلنا في حاجة إلى معلومات وتحليل أكثر لتأكيد موقع الطحالب الحمراء في الشكل 29-1.

لم يكن التكافلُ الداخلي نادرَ الحدوث

تحتوي كثير من الخلايا حقيقة النوى على بكتيريا تكافل داخلي أُخرى إضافة إلى الميتوكندريا. فربما انضمت بكتيريا بأسواط، وهي زوائد خلوية طويلة تشبه السوط تستعمل في الحركة، تكافليًّا مع بكتيريا غير مزودة بأسواط لإنتاج خلايا أكبر قادرة على الحركة. إنّ المريكزات، وهي عضيات مرتبطة بتكوين الأنيبيات الدقيقة، تشبه البكتيريا الحلزونية من نواحٍ عدة، وتحتوي على DNA يشبه ذلك الذي في البكتيريا، مسؤول عن إنتاج بروتيناتها البنائية.

حقيقة أننا نشهد الآن كثيرًا من العلاقات التكافلية تقدِّمُ دعمًا عامًّا لنظرية التكافل الداخلي. إن دعمًا أقوى يأتي من ملاحظة أن العضيات الحالية مثل الميتوكندريا، والبلاستيدات الخضراء والمريكزات تحتوي على DNA خاص بها، وهو شبيه لدرجة كبيرة بـ DNA البكتيريا في الحجم والصفة.

هاجرت الجينات من عضيات ذات تكافل داخلي

خلال البليون ونصف بليون سنة التي وجدت فيها الميتوكندريا بوصفها أعضاء تكافل داخلي داخل الخلايا حقيقية النوى، انتقلت معظم جيناتها إلى كروموسومات الخلايا المضيفة، ولكن ليس الجينات كلّها. كل ميتوكندريون بقي يحتفظ بمحتواه الجيني الخاص، جزيء DNA دائري، مغلق شبيه بذلك الموجود في البكتيريا، توجد عليه جينات مسؤولة عن بروتينات الأيض المؤكسد. هذه الجينات يتم نسخُها داخل الميتوكندريون، باستخدام رايبوسومات الميتوكندريا التي هي أصغر من تلك التي في الخلايا حقيقية النوى، وهي شبيهة جدًا برايبوسومات البكتيريا من حيث الحجم والتركيب.

تنقسم الميتوكندريا بالانشطار البسيط، تمامًا كما تفعل البكتيريا. على كل حال، تتحكم جينات النواة في العملية، ولا تستطيع الميتوكندريا النمو خارج الخلية حقيقة النوى، في وسط زراعي خالٍ من الخلايا.

نشأ الانقسام المتساوي في حقيقية النوى

آليات الانقسام المتساوي، وانقسام السيتوبلازم الشائعة الآن بين حقيقية النوى، لم تنشأ دفعة واحدة. القليل جدًا من آليات مختلفة، وربما وسطية، توجد اليوم في بعض حقيقية النوى. فمثلًا، في الفطريات وبعض مجموعات الطلائعيات، لا يختفي الغشاء النووي، كما يحصل في النباتات، أو الحيوانات، أو معظم الطلائعيات الأُخرى، وينحصر الانقسام المتساوي في النواة. عندما ينتهي الانقسام المتساوي في هذه المخلوقات، تنقسم النواة إلى نواتين جديدتين، ومن ثَمَّ تنقسم بقية الخلية. لا نعلم فيما إذا كان الانقسام المتساوي دون تحلل الغشاء النووي يمثل خطوة وسطية في رحلة التّطوّر، أم هو، ببساطة، طريقة أخرى لحل المشكلة نفسها. لا نستطيع أن نرى جيدًا داخل خلايا أحفورية تنقسم لنتمكن من تتبع تاريخ الانقسام المتساوي.

تنص نظرية التكافل الداخلي على أن الميتوكندريا، والبلاستيدات الخضراء، وربما عضيات أخرى نشأت بوصفها بكتيريا تكافلية. مع الوقت، انتقلت جينات من البلاستيدات الخضراء والميتوكندريا إلى النواة، ولم يعد المحتوى الجيني للعضية شموليًّا بوصفه بكتيريا حرة المعيشة.

3-29 البيولوجيا العامة للطلائعيات

اتحدت الطلائعيات على أساس صفة واحدة سلبية؛ هي أنها حقيقية النوى، وليست فطريات، أو نباتات، أو حيوانات. في نواحٍ أخرى، هي عالية التنوع، دون صفات جامعة. كثير منها وحيد خلية، ولكن الكثيرَ منها على شكل مستعمرات ومتعددات خلايا. معظمها مجهرية، ولكن بعضها كبير بحجم شجرة. إنها تظهر أنواع التماثل جميعها، وتمتلك أنواع التغذية كلّها.

تتنوع سطوح الخلايا بشكل كبير في الطلائعيات

تمتلك الطلائعيات عددًا كبيرًا متنوعًا من سطوح الخلايا. بعض الطلائعيات مثل الأميبيات، محاطة بغشاء بلازمي فقط. الطلائعيات الأُخرى جميعها تمتلك غشاء بلازميًّا مع حشوة خارج خلوية متراكمة على السطح الخارجي للغشاء. ويُشكل بعض أشكال الحشوة جدرانًا خلوية قوية. تُفرز الدياتومات والفورامنيفرا أصدافًا زجاجية من مادة السيليكا.

نجحت كثير من الطلائعيات ذات السطوح الرقيقة في الكثير من البيئات القاسية. كيف نجحت في البقاء بشكل جيد؟ لقد شكلت حويصلات أو أكياسًا، وهي أشكال ساكنة من الخلايا ذات غطاء خارجي قاسٍ، ويكون فيها معدل الأيض منخفضًا لدرجة الكفاف. ومن الجدير بالذكر أن ليس للحويصلات جميعها الدرجة نفسها من المقاومة؛ فأشكال الأميبا المتطفلة على الفقريات تشكل حويصلات تقاوم حموضة المعدة، ولكنها لا تتحمل الجفاف، ولا درجة الحرارة العالية.

يمتلك كثير من الطلائعيات وسائل حركة متعددة

تعتمد حركة الطلائعيات على آليات متعددة. تتحرك الطلائعيات أساسًا بطريقتين: دوران الأسواط، وحركة الأقدام الكاذبة. تحرك كثير من الطلائعيات سوطًا أو سوطين لتدفع أجسامها خلال الماء، وأُخرى تستعمل مجموعات من تراكيب قصيرة تشبه الأسواط، تدعى الأهداب، لصنع تيارات مائية لتغذيتها وحركتها. الأقدام الكاذبة هي أهم وسيلة حركة بين الأميبيات، التي تكون عادة أقدامها الكاذبة كبيرة، وتشكل امتدادات غير مدببة من جسم الخلية تدعى الأقدام المفصصة. طلائعيات أُخرى قريبة تمد بروزات رفيعة متشعبة تُدعى الأقدام الخيطية. وتمدّ طلائعيات أخرى أقدامًا كاذبة طويلة ورفيعة تُدعى الأقدام المحورية، يدعمها عصيٌّ محورية من الأنيبيبات الدقيقة. يمكن للأقدام المحورية أنْ تتمدد وتنكمش. ولأنّ القمم يمكنها أنْ تلتصق بالسطوح المجاورة، فإن الخلية يُمكنها أن تتحرك عن طريق الحركة الدورانية، مقصرةً الأقدام المحورية التي في الأمام، ومادّةً أقدامها التي في الخلف.

تمتلك الطلائعيات إستراتيجيات تغذية مختلفة

توظف الطلائعيات أيّ شكل من أشكال الاستحواذ الغذائي، إلاّ الشكل الذاتي التغذية الكيميائي الذي لوحظ حتى الآن في بدائيات النوى فقط. تقوم بعض

الطلائعيات بالتمثيل الضوئي وتسمى **ضوئية التغذية Phototrophs**. طلائعيات أُخرى عضوية التغذية (غير ذاتية التغذية) تحصل على الطاقة من الجزيئات العضوية التي تصنعها مخلوقات أُخرى.

من بين الطلائعيات عضوية التغذية تلك التي تبتلع جزيئات غذاء واضحة بالعين، وتدعى **ابتلاعية التغذية Phagotrophs**. تُدخل ابتلاعية التغذية جزيئات الغذاء إلى حويصلات داخل خلوية تسمى فجوات الغذاء أو أجسام ابتلاع. تلتحم الأجسام الحالَّة مع فجوات الغذاء، مطلقة أنزيمات تهضم جزيئات الغذاء داخلها. يتم امتصاص الجزيئات المهضومة عبر غشاء الفجوة.

الطلائعيات التي تبتلع الغذاء السائل تُدعى **أسموزية التغذية Osmotrophs**. ويمكن للطلائعيات أنْ تمتلك مرونة عالية كما في **خلطية التغذية Mixotrophs**، وهي طلائعيات ذاتية التغذية الضوئية وعضوية التغذية في آن واحد.

تتكاثر الطلائعيات جنسيًّا ولا جنسيًّا

تتكاثر الطلائعيات لاجنسيًّا، على الرغم من أن بعضها يمتلك مرحلة تكاثر جنسي إجبارية، في حين يتكاثر بعضها الآخر جنسيًّا وقت الأزمات، عند نقص الغذاء مثلًا.

التكاثر اللاجنسي

يتضمن **التكاثر اللاجنسي Asexual reproduction** الانقسام المتساوي، لكن العملية على الأغلب تختلف نوعًا ما عن الانقسام المتساوي الذي يحدث في الحيوانات متعددة الخلايا. فمثلًا، يبقى الغشاء النووي عادة خلال الانقسام المتساوي، مع تكوّن الخيوط المغزلية داخله.

في بعض الأنواع، تنقسم الخلية ببساطة إلى نصفين متساويين تقريبًا بعد الانقسام المتساوي. أحيانًا، تكون الخلية الابنة أصغر بكثير من الخلية الأم، ومن ثَمَّ تنمو إلى حجم البالغ، ويُدعى هذا الانقسام الخلوي **التبرعم Budding**. **الانشطار Schizogony**، شائع بين بعض الطلائعيات، ويسبق انقسام السيتوبلازم انقسامات نووية عدة، وينتج من هذا أفراد عدة في الوقت نفسه تقريبًا.

التكاثر الجنسي

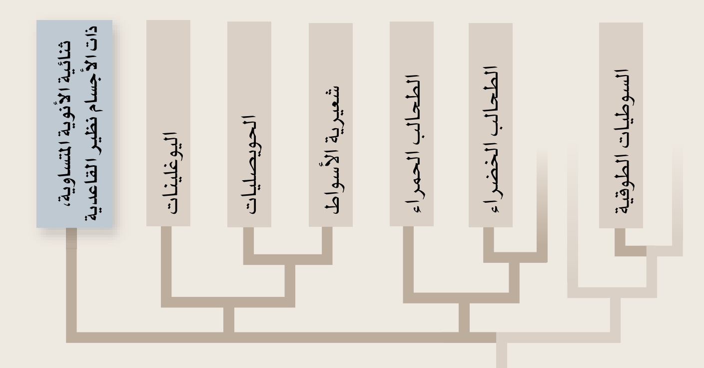
تمتلك معظم الخلايا حقيقية النوى أيضًا القدرة على التكاثر الجنسي، وهي عملية لا تمتلك بدائيات النوى القدرة على القيام بها. الانقسام المنصف (راجع الفصل الـ 11) هو أهم حدث تطوري ظهر في أسلاف الطلائعيات، وسمح بإنتاج خلايا أحادية العدد الكروموسومي من خلايا ثنائية العدد الكروموسومي. **التّكاثرُ الجنسيّ Sexual reproduction** عمليةُ إنتاج أجيال عن طريق الإخصاب، أي اتحاد خليتين أحاديتي العدد الكروموسومي. من الإيجابيات العظيمة للتكاثر الجنسي أنه يسمح بالخلط الوراثي، الذي ولّد التنوع الذي كان نقطة بدء للتطور. لا تتكاثر حقيقية النوى جميعها جنسيًّا، لكن معظمها يمتلك القدرة على ذلك. أدى نشوء الانقسام المنصف والتكاثر الجنسي إلى انفجار هائل في التنوع بين حقيقية النوى.

الطلائعيات هي الجسر لتعدّد الخلايا

شجع التنوع أيضًا على ظهور **تعددية الخلايا Multicellularity**. بدأت بعض أحاديات الخلية بالعيش متحدة مع بعضها في مستعمرات. في النهاية، بدأ أعضاء المستعمرة بشكل فردي بالأخذ على عاتقهم مسؤوليات مختلفة، وبدأت المستعمرة بأخذ خصائص الفرد الواحد. ظهر تعدد الخلايا مرات عدة بين حقيقية النوى. عمليًّا، كلُّ مخلوق كبير بشكل كافٍ لكي يُرى بالعين المجرّدة - بما في ذلك النباتات والحيوانات جميعها- هو متعدد الخلايا. الإيجابية العظمى لتعدد الخلايا هي أنه يتبنى التخصص؛ بعض الخلايا تكرس كل طاقاتها لمهمة واحدة، في حين تكرَّس خلايا أُخرى لمهمات أُخرى. إبداعات قليلة كان لها تأثير عظيم على تاريخ الحياة تمامًا مثل التّخصص الذي أصبح ممكنًا عن طريق التّعدّد الخلويّ.

امتلكت الطلائعيات تنوعًا واسعًا في: الشكل، والحركة، والتغذية، والتكاثر.

4-29 ثنائية الأنوية المتساوية (الدبلوموناذ) وذات الأجسام نظير القاعدية (البارابيساليد): طلائعيات ذات أسواط تفتقر إلى الميتوكندريا



كيف كان أول حقيقي نواة؟ لا نستطيع أن نكون متأكدين، ولكن **ثنائية الأنوية المتساوية Diplomonads** وذات الأجسام **نظير القاعدية Parabasalids** ربما امتلكت أسلافًا حقيقية النواة مبكرًا. على الرغم من أن هذه المجموعات تملك صفات متشابهة، فإن الاختلاف بينهما وضعهما في مجموعتين مختلفتين.

تمتلك ثنائية الأنوية المتساوية نواتين

ثنائية الأنوية المتساوية مخلوقات وحيدة الخلية، وتتحرك بالأسواط. تفتقر هذه المجموعة للميتوكندريا، ولكن لها نواتان. الجيارديا *Giardia intestinalis* مثالٌ على الدبلوموناد (الشكل 29-6). الجيارديا طفيل ينتقل من إنسان إلى آخر عن طريق الماء الملوث، مسبِّبة الإسهال. توجد جينات الميتوكندريا في أنويتها، ما يقود إلى الاستنتاج بأن الجيارديا نشأت من مخلوقات هوائية، ولهذا فمن غير المحتمل أن تمثل الجيارديا الطلائعيات المبكرة.

تمتلك ذات الأجسام نظير القاعدية أغشية متموجة

تحتوي ذات الأجسام نظير القاعدية على سلسلة من الأنواع. بعضها يعيش في أمعاء النمل الأبيض، ويقوم بتحطيم السيليولوز، وهو المكون الأساسي في غذاء النمل الأبيض المعتمد على الخشب. العلاقة التكافلية أكثر تعقيدًا بدرجة على الأقل؛ لأن هذه المخلوقات تمتلك علاقة تكافلية مع بكتيريا تساعد أيضًا على هضم السليليوز. إن استمرار العلاقة التكافلية بين هذه المخلوقات الثلاثة من

.62 µm

الشكل 29–6

الجيارديا ***Giardia intestinalis***. هذا المخلوق ثنائي النوى المتساوية المتطفل يفتقر للميتوكندريون.

ممالك مختلفة، يمكن أنْ يؤدي إلى انهيار منزل مبني من الخشب، أو إعادة تدوير أطنان من الأشجار الساقطة في غابة. ويسبب مخلوق آخر من البارا باساليد هو ترايكوموناس *Trichomonas vaginalis*، مرضًا ينتقل جنسيًّا في البشر.

تمتلك ذات الأجسام نظير القاعدية أغشية متموجة تساعد على الحركة (الشكل 29–7). هي كمثل الدبلوموناد، تستعمل ذات الأجسام نظير القاعدية أيضًا الأسواط لكي تتحرك، وهي تفتقر للميتوكندريا. إن افتقارها للميتوكندريا يُعتقد الآن أنه صفة مشتقة لا سلفية.

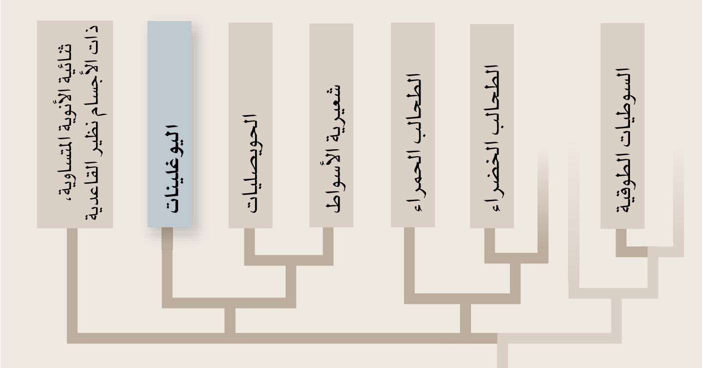
.83 µm

الشكل 29–7

الغشاء المتموج خاصية لذات الأجسام نظير القاعدية. يمكن أن يحدث التهاب المهبل من هذا النوع المتطفل من ترايكوموناس *Trichomonas vaginalis*.

ثنائية الأنوية المتساوية وذات الأجسام نظير القاعدية مخلوقات مرتبطة بقوة بالمخلوقات المنقرضة الآن من حقيقية النوى المبكرة. إنها تفتقر للميتوكندريا، ولكنها ربما فقدتها، وليس أنها لم تكتسبها مطلقًا.

5-29 اليوغلينات: مجموعة متنوعة، يمتلك بعض أعضائها بلاستيدات خضراء



من ضمن صفاتها المميزة، اكتسب عدد من **اليوغلينات Euglenozoa** بلاستيدات خضراء عن طريق التكافل الداخلي. لا يوجد أي طحلب يرتبط ارتباطًا وثيقًا مع اليوغلينات، وهذا يذكّرنا بأن التكافل الداخلي واسع الانتشار. وفي فترة ما، عُدّت هذه المخلوقات حيوانات، ولهذا ينتهي الاسم بالمقطع zoa وتعني حيوان.

نظيرة اليوغلينا هي حقيقية النوى وحرة المعيشة ولها أسواط أمامية

انفصلت **نظيرة اليوغلينا Euglenoids** مبكرًا، وكانت من بين أوائل حقيقية النوى حرة المعيشة التي امتلكت الميتوكندريا. تمثل نظيرة اليوغلينا بوضوح استحالة تمييز "النباتات" عن "الحيوانات" ضمن الطلائعيات. يمتلك تقريبًا ثلث الـ 40 جنسًا تقريبًا من نظيرة اليوغلينا بلاستيدات خضراء، وهي ذاتية التغذية بشكل تام. أما البقية، فيفتقرون إلى البلاستيدات الخضراء، ويبتلعون غذاءهم، وغير ذاتيي التغذية.

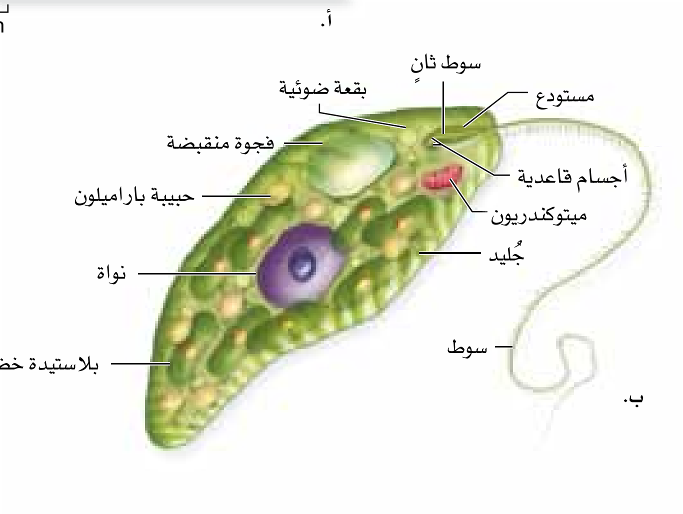
قد تُصبح بعض نظيرة اليوغلينا التي تمتلك بلاستيدات خضراء غير ذاتية التغذية في الظلام؛ إذ تصبح البلاستيدات صغيرة وغير فعّالة. فإذا وضعت نظيرة اليوغلينا هذه في الضوء مرة أُخرى، فقد تصبح خضراء بعد ساعات قليلة. وقد تتغذى نظيرة اليوغلينا أحيانًا على الغذاء الذائب أو على دقائق الغذاء.

نظيرة اليوغلينا منفردة، يتراوح طولها من 10 إلى 50 ميكرومترا، وهي متنوعة كثيرًا في الشكل. تشكل أشرطة متداخلة بروتينية مرتبة حلزونيًّا تركيبًا مرنًا يُدعى القشرة، أو الجليد *Pellicle*، تقع في الغشاء البلازمي لنظيرة اليوغلينا. ولأنّ القشرة مرنة، فإن نظير اليوغلينا يمكنه تغيير شكله.

الشكل 29–8

نظيرة اليوغلينا. أ. صورة بالمجهر الإلكتروني لـ *Euglena gracilis*. ب. رسم لليوغلينا. حبيبات الباراميلون هي مناطق تخزين الغذاء.

أ.



ب.

يحدث التكاثر في هذه القبيلة عن طريق الانقسام المتساوي. وخلال هذا الانقسام، يبقى الغلاف النووي متماسكًا. والتكاثر الجنسي غير معروف في هذه المجموعة.

اليوغلينا، أكثر نظيرة اليوغلينا شهرة

في اليوغلينا (*Euglena*) (الشكل 29–8)، وهو الجنس الذي سميت به القبيلة، يرتبط سوطان عند قاعدة فتحة تشبه الدورق تدعى المستودع *Reservoir*، وتوجد في النهاية الأمامية للخلية. أحد الأسواط طويل، ويمتلك صفًّا من زوائد تشبه الشعر، قصيرة جدًا، ورفيعة على طول أحد الجوانب. السوط الثاني أقصر، ويوجد داخل المستودع، ولكن لا يخرج منه. تجمع الفجوات المنقبضة الماء الزائد من أجزاء المخلوق جميعه، وتُفرغه داخل المستودع الذي ينظم على ما يبدو الضغط الأسموزي داخل المخلوق. البقعة العينية، وهي عضو يوجد أيضًا في الطحالب الخضراء (قبيلة الطحالب الخضراء)، حسّاسة للضوء، وتساعد هذه المخلوقات على التحرك نحو الضوء من أجل عملية التمثيل الضوئي.

تحتوي خلايا اليوغلينا على كثير من البلاستيدات الخضراء الصغيرة. هذه البلاستيدات الخضراء، مثل تلك التي في الطحالب الخضراء والنباتات، تحتوي على الكلوروفيل أ و ب، إضافة إلى الكاروتينويدات. وعلى الرغم من أنّ البلاستيدات الخضراء في نظيرة اليوغلينا تختلف في التركيب نوعًا ما عن تلك التي في الطحالب الخضراء، إلاّ أنه قد يكون لهما أصل مشترك. من المحتمل على ما يبدو أنّ البلاستيدات الخضراء لنظيرة اليوغلينا نشأت في النهاية من علاقة تكافلية من خلال ابتلاع طحالب خضراء. وقد أشار دليل حديث إلى أنّ اليوغلينا تمتلك أصولًا متعددة داخل نظيرة اليوغلينا، وأنّ مفهوم الجنس الواحد لليوغلينا أصبح الآن مشكوكًا فيه.

الكاينيتوبلاستيدات طفيليةٌ

المجموعة الثانية الكبيرة في اليوغلينات هي **الكاينيتوبلاستيدات Kinetoplastids**. يشير الاسم كاينيتوبلاستيد إلى ميتوكندريون فريد ووحيد في كل خلية. تمتلك الميتوكندريا نوعين من DNA: دوائر صغيرة وأخرى كبيرة. (تذكّر أنّ بدائيات النوى تملك DNA دائريًّا، وأنّ الميتوكندريا ذات أصول بدائية النوى). هذا الـ DNA داخل الميتوكندريا مسؤول عن عملية التحلل الجلايكولي السريعة جدًا، ومسؤول أيضًا عن نوع غير عادي من عمليات تنقيح DNA عن طريق جزيئات RNA موجهة ومشفرة في الدوائر الصغيرة.

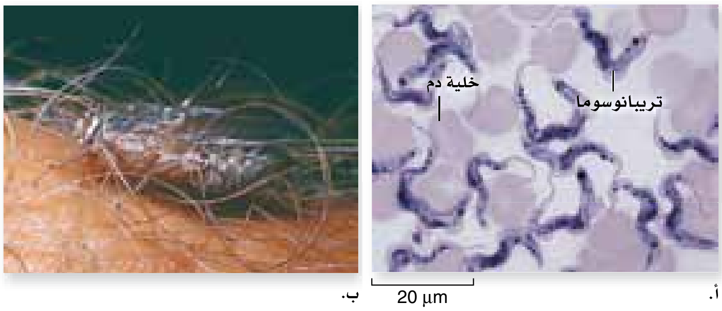
التريبانوسومات: كاينيتوبلاستيدات مسببة للمرض

نشأ التطفل مرات عدة داخل الكاينيتوبلاستيدات. التريبانوسوماتُ مجموعةٌ من الكاينيتوبلاستيدات تسبب أمراضًا بشرية خطيرة، أكثرها شهرة هو مرض النوم الإفريقي، الذي يسبب نعاسًا شديدًا وتعبًا (الشكل 29–9).

يسبب مرض اللشمانيا، الذي تنقله ذبابة الرمل، تقرُّحات جلدية، وفي بعض الحالات يمكنه التأثير في الأعضاء الداخلية، مؤديًا إلى الموت. وتسجل 1.5 مليون حالة جديدة تقريبًا كل عام. ويرتبط ارتفاع حالات مرض اللشمانيا في جنوب إفريقيا مع انتقال الأشخاص المصابين من الرّيف إلى المدينة، حيث تكون الفرصة أكبر لانتشار الطفيل.

مرض تشاغاز سببه *Trypansoma cruzi*. هناك 90 مليون شخص على الأقل، من جنوب الولايات المتحدة إلى الأرجنتين، معرضون لفرصة التقاط *T. cruzi* من حيوانات برية صغيرة من الثدييات تحمل الطفيل وباستطاعتها نقله إلى ثدييّات أُخرى وإلى الإنسان من خلال ملامسة الجلد للبول والبراز. وزادت عمليات نقل الدم أيضًا من انتشار المرض. يمكن أنْ يؤدي مرض تشاغاز إلى مشكلات قلبية وهضمية في البشر والحيوانات الأليفة، ولكن يبدو أنّ الثدييات البرية قادرة على تحمله.

مكافحة المرض صعبة بشكل خاص، بسبب الخصائص الفريدة لهذه المخلوقات. فمثلًا، التريبانوسومات التي تنقلها ذبابة تسي تسي طوّرتْ آليةً وراثية للتغيير المستمر لطبيعة مولد الضد (الأنتيجن) للغلاف الواقي المصنّع من البروتينات السكرية، وبهذا فهي تراوغ الأجسام المضادة التي ينتجها مضيفها (راجع الفصل الـ 51). جين واحدٌ فقط من بين 1000 – 2000 جين متنوع مسؤول عن مولد الضد يتم التعبير عنه في المرة الواحدة. وتسمح إعادة ترتيب الجينات في



أ. ب.

الشكل 29–9

كاينيتوبلاستيد. أ. تريبانوسوما بين خلايا دم حمراء. الأنوية (أجسام مصبوغة بلون غامق)، والأسواط أمامية، والشكل متموج والمتغير للتريبانوسوما كلها واضحة في هذه الصورة. **ب.** ذبابة تسي تسي، تظهر هنا، وهي تمتص الدم من ذراع إنسان، يمكن لهذه الذبابة أن تحمل التربانوسوما.

أثناء التكاثر اللاجنسي للمخلوق بالتعبيرعن الجينات بعدد من الاحتمالات التي على ما يبدو لا نهاية لها.

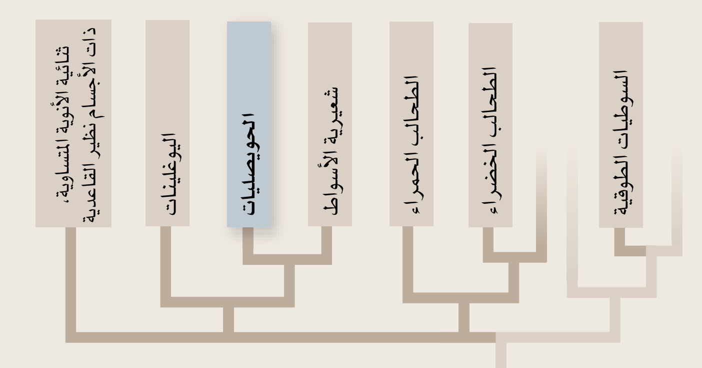
في أمعاء الذباب الذي ينقلها، تكون التريبانوسومات غير مسببة للمرض. فعندما تصبح جاهزة للنقل إلى الجلد أو مجرى دم المضيف، تهاجر التريباتوسومات إلى الغدد اللعابية، وتكتسب الغلاف السميك من مولدات الضد البروتينية السكرية التي تحميهم من الأجسام المضادة للمضيف. بعد ذلك، وعندما تأخذها ذبابة تسي تسي ثانية، تنزع التريبانوسومات غُلُفها مرة أخرى.

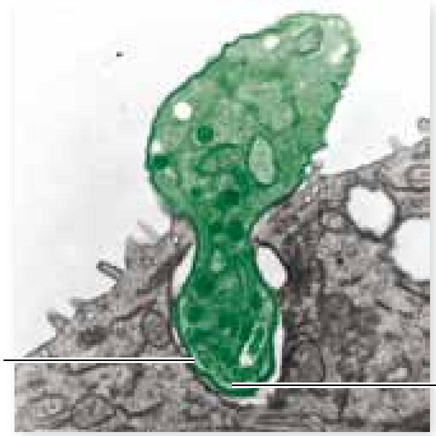
إن إنتاج مطاعيم ضد مثل هذا النظام يُعَدُّ معقدًا، ولكن التجارب لا تزال تُجرى. إن إطلاقَ ذباب عقيم لإعاقة تكاثر الذباب طريقةٌ أخرى للوصول إلى مكافحة مجموعات الذّباب. وقد أثبتت مصائدُ مصنوعة من أقمشة غامقة اللون أضيفت إليها رائحة الأبقار، وسممت بمبيدات حشرية- نجاعتَها.

إن معرفة تعاقب القواعد النيتروجينية للمحتوى الجينيّ لثلاثة كاينيتوبلاستيدات، الذي وُصِفَ سابقًا، أظهر لبًّا مشتركًا بين الثلاثة كاينيتوبلاستيدات، كما وصفنا في (الفصل الـ 24). إن الضريبة الباهظة التي تفرضها الأنواع الثلاثة على حياة البشر يمكن أنْ تُخفف وطأتها بتطوير عقار واحد موجه إلى بروتين أو أكثر من مجموعة البروتينات المشتركة بين الطفيليات الثلاث.

تشمل اليوغلينات طلائعيات حرة المعيشة، وطفيلية تتحرك عن طريق الأسواط. تمتلك نظيرة اليوغلينا بلاستيدات خضراء حصلت عليها عن طريق التكافل الداخلي. تمتلك الكاينيتوبلاستيدات، مثل التريبانوسومات، ميتوكندريا غير عادية تستخدم تنقيحًا عن طريق RNA.

6-29 الحويصليات (ألفيولاتا): طلائعيات ذات حويصلات تحت غشائية





الشكل 29-10

الحويصلاتُ تراكيبُ كيسية متصلة، وتقع مباشرةً تحت الغشاء البلازمي للسوطيات الدوارة. ومعقدات القمة، والهدبيات. القمة المعقدة تدفع الطفيل داخل خلايا العائل.

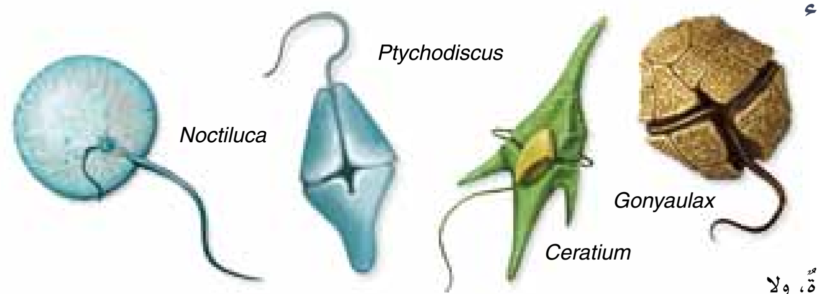
تشمل **أعضاء الحويصليات Alveolata** كلًّا من **السوطيات الثنائية الدوارة Dinoflagelletes؛ ومعقدات القمة Apicomplexans، والهُدبيّات Ciliates**، وجميعها لها نسب مشترك، على الرغم من أنّ لكل منها طريقة حركة خاصة. الصفة المشتركة الوحيدة لها جميعًا هي وجود حويصلات منبسطة (ومن هنا جاء الاسم) مرصوصة على شكل طبقة متصلة تحت أغشيتها البلازمية (الشكل 29-10). ربما تقوم الحويصلات بوظيفة النقل الغشائي، بشكل مشابه لأجسام جولجي.

السوطيات الثنائية الدوارة مخلوقات تقوم بالبناء الضوئي وذات خصائص مميزة

معظمُ **السوطيات الثنائية الدوارة Dinoflagellates** مخلوقاتٌ وحيدة الخلية، تقوم بالبناء الضوئي، وتمتلك سوطين. تعيش السوطيات الثنائية الدوارة في البيئتين العذبة والمالحة. بعض السوطيات الدوارة مضيئة، وتسهم في تأثيرات اللمعان المشاهدة ليلًا في البحر، خاصة في المناطق الاستوائية.

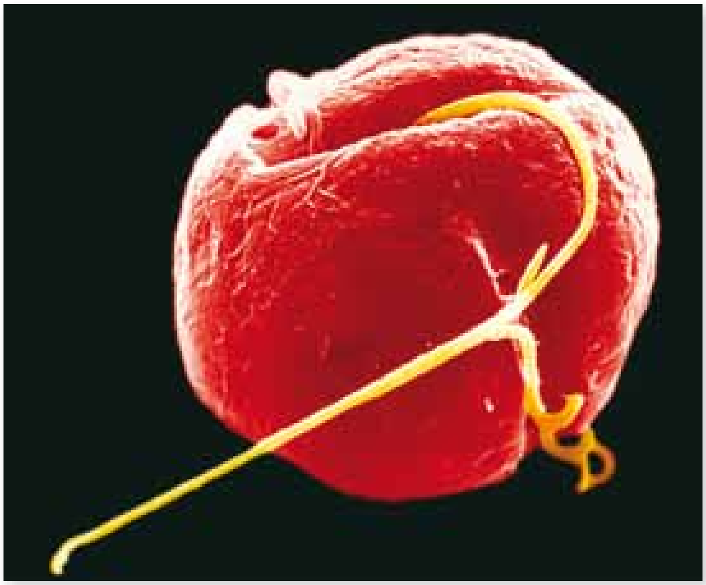
إنّ الأسواطَ، والغُلُف الواقية، والكيمياء الحيوية للسوطيات الدوارة مميزةٌ، ولا يبدو أنّ السوطيات الثنائية الدوارة لها ارتباط مع أيّ قبيلة أُخرى. تغلف خلايا السوطيات الدوارة صفائح مصنوعة من مادة تشبه السيليلوز مقواة غالبًا بالسيليكا (الشكل 29-11). وتحتضن أخاديد عند التقاء هذه الصفائح الأسواط غالبًا، التي يحيط أحدهما بالخلية مثل الحزام، ويكون الآخر عموديًّا عليه. بحركة هذه الأسواط داخل الأخاديد، تسبب دوران المخلوق في أثناء مسيره.

معظم السوطيات الثنائية الدوارة تمتلك الكلوروفيل أ و ج، إضافة إلى



الشكل 29-11

بعض السوطيات الثنائية الدوارة. *Noctiluca*، الذي يفتقد الدرع السليليوزي الذي يميز معظم السوطيات الدوارة، هو أحد المخلوقات التي تضيء حيويًّا والتي تسبب لمعان البحار الدافئة. في الأجناس الثلاثة الأخرى، يُشاهد السوط الأقصر الدوار في أخدوده، مع بروز السوط الأطول بعيدًا عن جسم المخلوق السوطي الدوار. (لم ترسم بمقياس الرسم نفسه).



الشكل 29−12

المد الأحمر. على الرغم من صِغر حجم السوطيات الدوارة، يمكن للكميات الضخمة منها، ومن ضمنها هذا النوع *Gymnopodium*، تلوين البحر باللون الأحمر، وبثّ سموم في الماء.

الكاروتينويدات، لذلك فإنها تشبه من حيث الكيمياء الحيوية لبلاستيداتها الخضراء الدياتومات والطحالب البنية. وربما اكتسبت هذه المجموعة مثل هذه البلاستيدات الخضراء عن طريق علاقات التكافل الداخلي مع أعضاء تلك المجموعات.

المد الأحمر: نمو مفرط للسوطيات الثنائية الدوارة

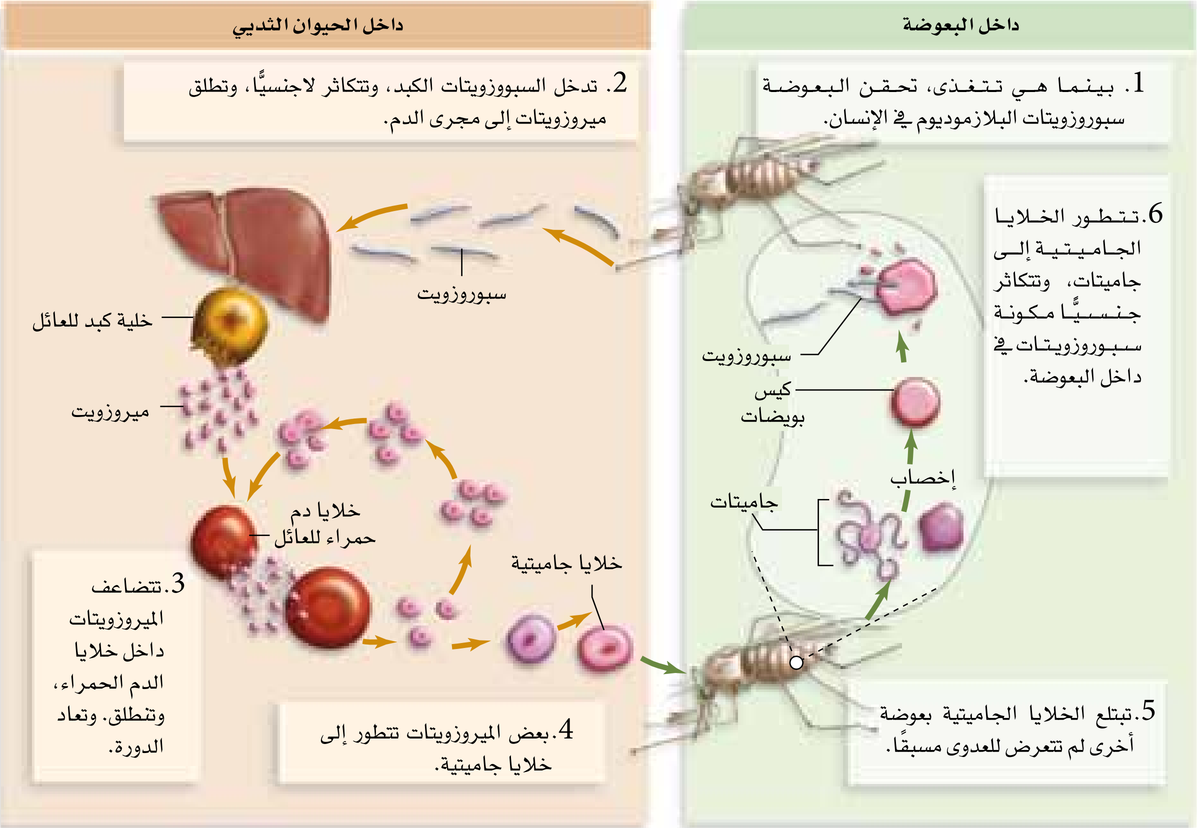
يرتبط "المدّ الأحمر" السام والمدمِّر الذي يقع بشكل متكرر في المناطق الساحلية عادة مع انفجارات سكانية مفرطة، أو "ازدهار" للسوطيات الدوارة، التي تلوّن أصباغُها المياه (الشكل 29-12). يؤثر المدّ الأحمر بصورة قوية في صناعة الصّيد في الولايات المتحدة. نحو 20 نوعًا من السوطيات الدوارة، ينتج سمومًا قوية تستوطن عضلات الحجاب الحاجز، وتسبب فشلًا تنفسيًّا في كثير من الفقريات. وعندما تصبح السوطيات الدوارة السامة مُتوافرة بكثرة، فإن كثيرًا من الأسماك، والطيور، والثدييات البحرية قد تموت.

على الرغم من أنّ التكاثر الجنسي يقع تحت ظروف المجاعة، فإنّ السوطيات الدوارة تتكاثر بشكل رئيس بالانقسام الخلوي اللاجنسي. يعتمد الانقسام الخلوي اللاجنسي على نوع فريد من الانقسام المتساوي، يتم فيه انقسام الكروموسومات الدائمة التكاثف بشكل طولي داخل الغلاف النووي الدائم. بعد أنْ تتضاعف الكروموسومات المتعددة، تنقسم النواة إلى نواتين.

إضافة إلى ذلك، فإنّ كروموسوم السوطيات الدوارة فريد من نوعه من بين حقيقية النوى، حيث إنه غير متحد بشكل عام مع بروتينات الهستونات. في كل حقيقية النوى الأُخرى، يتحد DNA الكروموسوم بشكل معقد مع الهستونات مكونًا جسيمات نووية أو نيوكليوسومات، وهي تراكيب تمثل المرحلة الأولى في عملية توضيب DNA في النواة (الفصل الـ 10). وأمّا كيف استطاعت السوطيات الدوارة المحافظة على كروموسومات مميزة مع كمية قليلة من الهستونات، فما زال لغزًا.

معقدات القمة تضم طفيل الملاريا

معقدات القمة Apicomplexans حيوانات طفيلية مكونة للأبواغ. سميت معقدات القمة بسبب الترتيب الفريد للييفات، والأنيبيات الدقيقة، والفجوات، وعضيات خلوية أخرى عند جهة واحدة للخلية، تدعى المعقد القمّيّ *Apical complex* (انظر الشكل 29-10). يُعَدُّ المعقد القمي هيكلًا خلويًّا وإفرازيًّا



الشكل 29−13

دورة حياة البلازموديوم. البلازموديوم معقد القمة، ويسبب مرض الملاريا، وهو يمتلك دورة حياة معقدة تتبادل بين البعوض والثدييات.

معقدًا يُمكّن المجموعة من غزو مُضيفها. أشهر معقدات القمة هو طفيل الملاريا **البلازموديوم** *Plasmodium*. (نوقش استعمال تحديد ترتيب القواعد النيتروجينية في المحتوى الجيني للطفيل والبعوض الذي يحمله في الفصل الـ 24).

البلازموديوم والملاريا

ينزلق البلازموديوم *Plasmodium* داخل خلايا الدم الحمراء الخاصة بمضيفه بحركة تشبه الحركة الأميبية. وكمعقدات القمة الأُخرى، للبلازموديوم دورة حياة معقدة تتضمن مراحل جنسية ولاجنسية، والتبادل بين مضيفين مختلفين: البعوض والبشر (الشكل 29-13). وعلى الرغم من امتلاك البلازموديوم للميتوكندريا، فإنه ينمو أفضل في بيئة قليلة الأكسجين وعالية التركيز بثاني أكسيد الكربون.

ركّزت جهود مكافحة الملاريا على: (1) القضاء على حشرات البعوض. (2) تطوير عقاقير لتسميم الطفيليات التي دخلت جسم الإنسان. (3) تطوير مطاعيم. من أربعينيّات إلى ستينيّات القرن الماضي، أدى الاستعمال الواسع لثنائي الكلور ثنائي الفينيل ثلاثي الكلورإيثان أو د.د.ت. (DDT) إلى قتل البعوض في الولايات المتحدة، وإيطاليا، واليونان، ومناطق معينة من أمريكا اللاتينية. للوهلة الأولى، بدا أنّ مكافحة الملاريا عالميًّا ممكنة. ولكن سرعان ما تلاشى هذا الأمل بظهور بعوض مقاوم لـ د.د.ت. في كثير من المناطق. إضافة إلى ذلك، ظهر لـ د.د.ت. عواقب بيئية خطيرة. إضافة إلى مشكلات سلالات البعوض المقاوم لـ د.د.ت.، ظهرت سلالات بلازموديوم مقاومة لعقاقير تاريخية استخدمت لقتلها مثل الكوينين.

يبدو أنّ مطعومًا تجريبيًّا يحتوي على بروتين سطحي لطفيل واحد مسبب للملاريا، *P. falciparum*، يحفز جهاز المناعة للدفاع ضد إصابات مستقبلية. في الاختبارات، ستة من سبعة أشخاص مُطَعَّمين لم تصبهم الملاريا بعد تعريضهم لبعوض يحمل *P. falciparum*. ويأمل كثيرون أن يقاوم هذا المطعوم الجديد الملاريا. (الفصل الـ 24 يحتوي على نقاش عن تحديد ترتيب المحتوى الجيني لكل من البلازموديوم وعائلةِ البعوض).

الجريجارينات *Gregarines*

الجريجارينات مجموعةٌ أخرى من معقدات القمة التي تستخدم المعقد القمي لربط نفسها بالخلايا الطلائية لأمعاء مفصليات القدم، والديدان الحلقية، والرّخويّات. معظم جسم الجريجارين، ما عدا المعقد القمي، يكون في تجويف الأمعاء، ويبدو أنّ الحصول على المواد الغذائية يتم من خلال ارتباط المعقد القمي مع الخلية (الشكل 29-14).

التوكسوبلازما

تهاجم التوكسوبلازما *Toxoplasma gondii* الخلايا الطلائية لأمعاء الإنسان، مستخدمة معقدها القمي. يبدي معظم الأفراد المصابين بهذا الطفيل ردة فعل مناعية، ولا يحدث أيّ تلف دائم. وبغياب جهاز مناعي فعّال بشكل كامل، يمكن للتوكسوبلازما تدمير الدّماغ (الشكل 29-15) والقلب والأنسجة الهيكلية، إضافة إلى الأمعاء والنسيج اللمفاوي، خلال العدوى طويلة الأمد. الأفرادُ المصابون بالإيدز معرضون بشكل محدد للإصابة بالتوكسوبلازما. يمكن لطفيليات التوكسوبلازما أنْ تجد طريقها من صندوق مواليد القطط إلى النساء الحوامل، ومن هناك تعبر المشيمة، وتؤذي الجنين ذا الجهاز المناعي غير المكتمل.

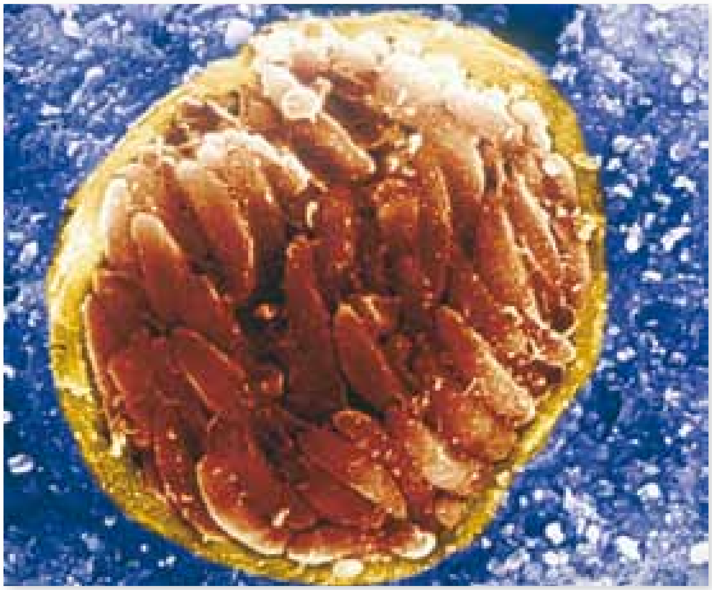
تتميز الهدبيّات بطريقة حركتها

كما يشير الاسم، تمتلك معظم **الهدبيات Ciliates** أعدادًا كبيرة من الأهداب (شعيرات دقيقة متحركة). هذه الطفيليات غير ذاتية التغذية، وحيدة الخلية وتبلغ في الطول من 10 - 3000 ميكرومتر. تترتب أهدابها عادة على شكل صفوف طويلة أو على شكل حلزونيّ حول الخلية. ترتبط الأهداب مع أنيبيبات دقيقة تحت الغشاء البلازمي (انظر الفصل الـ 5)، وهي تتحرك بشكل متناغم. في بعض المجموعات، تمتلك الأهداب وظائف خاصة، فقد تلتحم على شكل صفائح، وأشواك، وقضبان، ثمّ تعمل بعد ذلك كأفواه، أو مجاذيف، أو أسنان، أو أقدام.

تمتلك الهدبيات جُليدًا رقيقًا، وهو غطاء خارجي قاسٍ، ولكنه مرن، يمكّنها من الهروب من خلال العوائق أو حولها.

الشكل 29-14

جريجارين يدخل خلية.

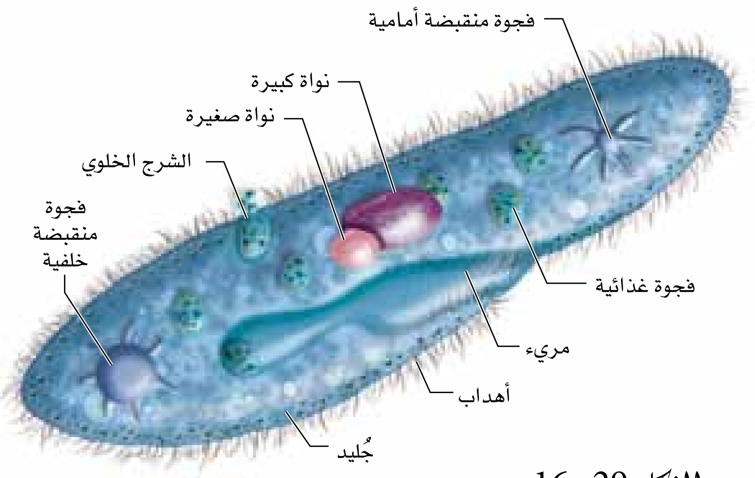


الشكل 29-15

يمكن للتوكسوبلازما أن تدخل الدماغ، وتشكل أكياسًا مملوءة بطفيليات تتضاعف ببطء. صورة بالمجهر الإلكتروني لكيس مملوء بالتوكسوبلازما.

النوى: الصغيرة والكبيرة

تمتلك الهدبيات جميعها نوعين من الأنوية المختلفة داخل خلاياها: **نواة صغيرة Micronucleus** وأخرى **كبيرة Macronucleus** (الشكل 29-16). تنقسم النوى الكبيرة عن طريق الانقسام المتساوي، وهي ضرورية للوظيفة الفسيولوجية للمخلوق الهدبي المشهور البراميسيوم *Paramecium*. تم إزالة النوى الصغيرة لبعض أفراد *Tetrahymena pyriformis*، وهو نوع شائع في



الشكل 29-16

البراميسيوم. الصفات الرئيسة لهذا المخلوق المعروف تشمل: الأهداب، ونواتين، وعضيات متعددة متخصصة.

مختبرات التدريس، في ثلاثينيّات القرن الماضي، واستمر أسلافها في التكاثر اللاجنسي إلى الوقت الحاضر! مع ذلك، لم يعد البراميسيوم خالدًا لا يموت. فقد انقسمت الخلايا لاجنسيًا إلى 700 جيل تقريبًا، ومن ثَمَّ ماتت بسب عدم حدوث التكاثر الجنسي. من الواضح أنّ النوى الصغيرة في الهدبيات مطلوبة فقط للتكاثر الجنسي.

الفجوات

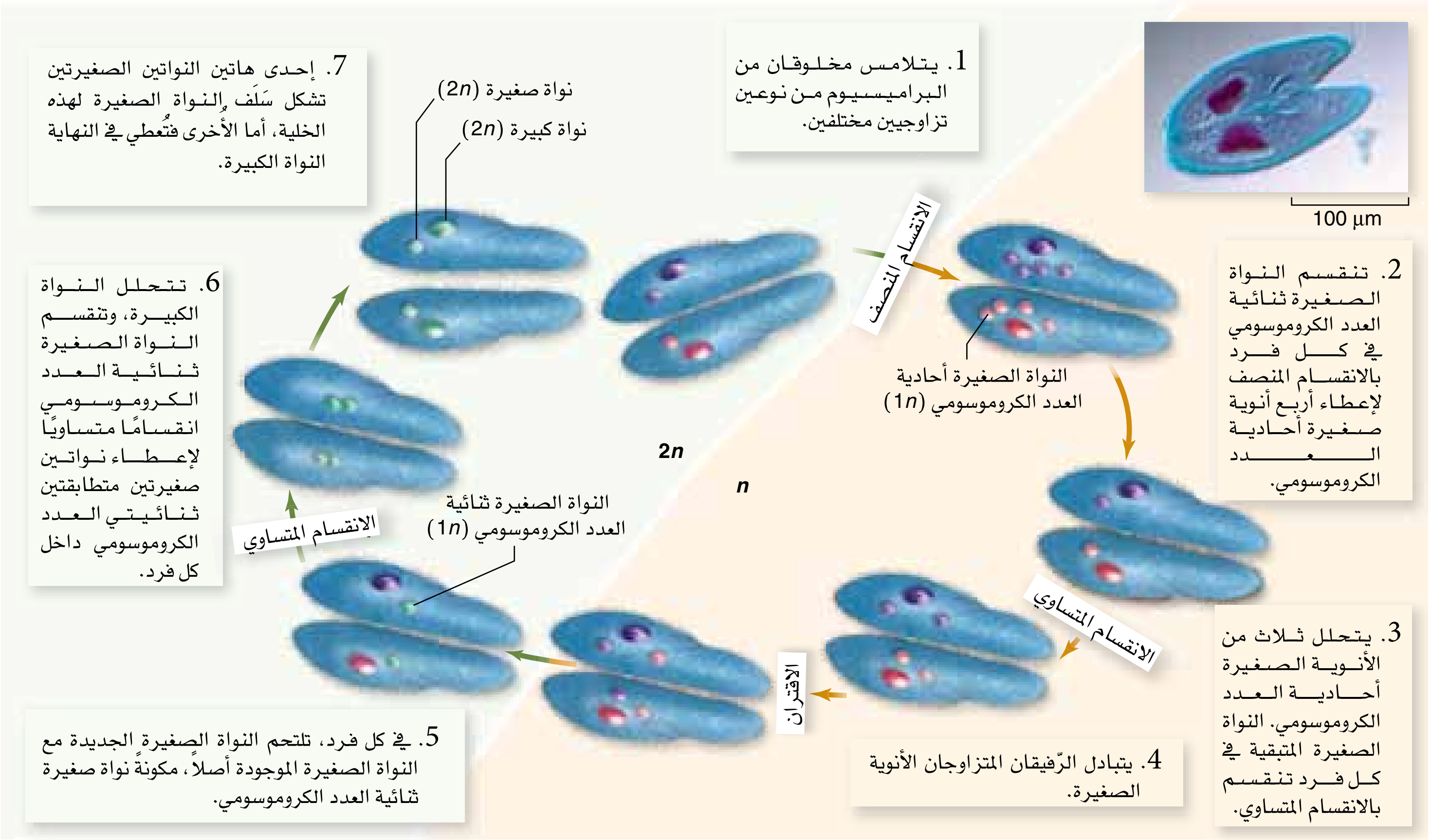
تشكل الهدبيات فجوات لابتلاع الغذاء وتنظيم الاتزان المائي. يدخل الغذاء أولًا المريء والذي يغطيه في البراميسيوم أهداب ملتحمة على شكل غشاء (الشكل 29-16). يتحرك الغذاء من المريء نحو فجوات الغذاء، حيث تساعد الأنزيمات وحامض الهيدروكلوريك في هضمه. بعد ذلك، تُفرغ الفجوة فضلاتها من خلال ثقب خاص في القشرة الرقيقة يُدعى **الشرج الخلوي Cytoproct**، وهو عبارة عن حويصلة إخراج خلوية تظهر بشكل دوري عندما تكون الجزيئات الصلبة جاهزة للإخراج.

الفجوات المُنقبضة التي تنظم الإتزان المائي تتسع وتتقبض بشكل دوري عندما تفرغ محتوياتها خارج المخلوق الحي.

الاقتران: تبادل الأنوية الصغيرة

يقوم البراميسيوم، مثل معظم الهدبيات، بعملية جنسية تسمى **الاقتران Conjugation**، حيث تبقى خليتان مرتبطتين ببعضهما لعدة ساعات (الشكل 29-17).

تمتلك خلايا البراميسيوم عدة أنواع تزاوجية. يمكن لخلايا نوعين تزاوجيين



الشكل 29-17

دورة حياة البراميسيوم. في التكاثر الجنسي، تلتحم خليتان ناضجتان بعملية تُدعى الاقتران.

محددين وراثيًا فقط أن يقترنا. يُنتج الانقسام المنصف للأنوية الصغيرة في كل فرد أنوية صغيرة عدة أحادية العدد الكروموسومي، ويتبادل الرفيقان زوجًا من هذه الأنوية الصغيرة من خلال جسر سيتوبلازمي بينهما.

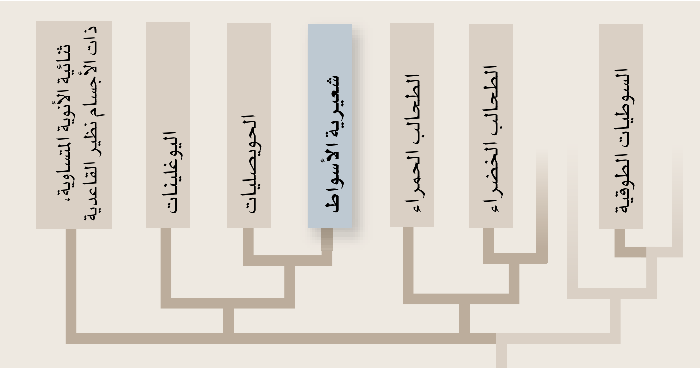
تلتحم النوى الصغيرة الجديدة، في كل فرد مقترن، مع إحدى الأنوية الموجودة أصلًا في ذلك الفرد، مسببة تكوين نواة صغيرة ثنائية العدد الكروموسومي، جديدة. بعد انتهاء الاقتران، تضمحلّ النوى الكبيرة في كل خلية، وتتعرض النوى الصغيرة زوجية العدد الكروموسومي للانقسام المتساوي، معطيةً بذلك نواتين صغيرتين متطابقتين جديدتين في كل فرد. تُصبح إحدى النواتين الصغيرتين مادة أساسية للنواة الصغيرة المستقبلية في تلك الخلية، في حين تتعرض النوى الصغيرة الأخرى إلى جولات عدة من تضاعف DNA، مشكلةً النوى الكبيرة الجديدة. هذا الانعزال الكامل للمادة الوراثية خاص بالهدبيّات ما يجعلها مخلوقات مثالية لدراسة جوانب معينة من علم الوراثة.

السلالات "القاتلة"

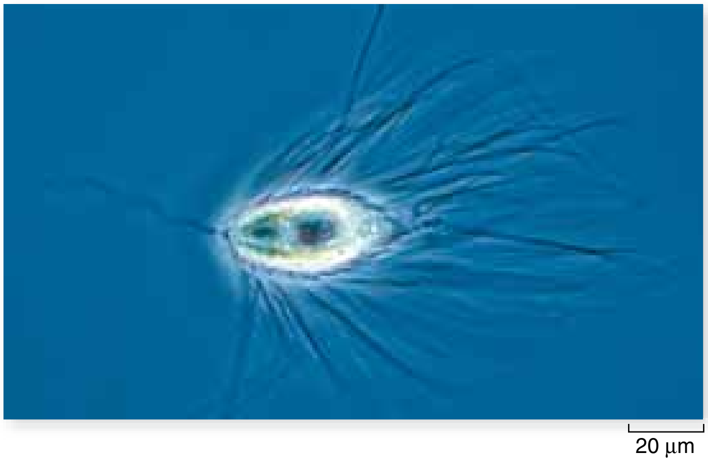
سلالات البراميسيوم التي تقتل سلالات أخرى حساسة من البراميسيوم طالما حيرت الباحثين. في البداية، اعتقد أن السلالات القاتلة تمتلك جينات تنتج مواد سامة للسلالات الحساسة. لقد تبين أنّ المصدر الحقيقي للمادة السامة هو بكتيريا دخلت عن طريق التكافل الداخلي إلى السلالات "القاتلة". فإذا تم ابتلاع هذه البكتيريا من قبل سلالات "غير قاتلة" فإن المادة السامة ستنطلق، فيموت البراميسيوم الحساس.

تمثل الحويصليات ما يعتقد أنه مجموعة أحادية الأصل من المخلوقات بأشكال متنوعة من الحركة والتكاثر وحويصلات غشائية مميزة.

7-29 شُعيرية الأسواط (سترامينوبيلا): طلائعيات ذات شعيرات دقيقة



تشمل **شُعيرية الأسواط** Straminopila كلًّا من **الطحالب البنية** Brown algae، **والدياتومات** Diatoms وكذلك **الفطريات البيضية** Oomycetes (عفن الماء). يشير الاسم *Straminopila* إلى شعيرات دقيقة فريدة (الشكل 29-18) موجودة على أسواط أعضاء هذه المجموعة، على الرغم من أن القليل من الأنواع فقدت شعيراتها خلال التطور.



الشكل 29-18

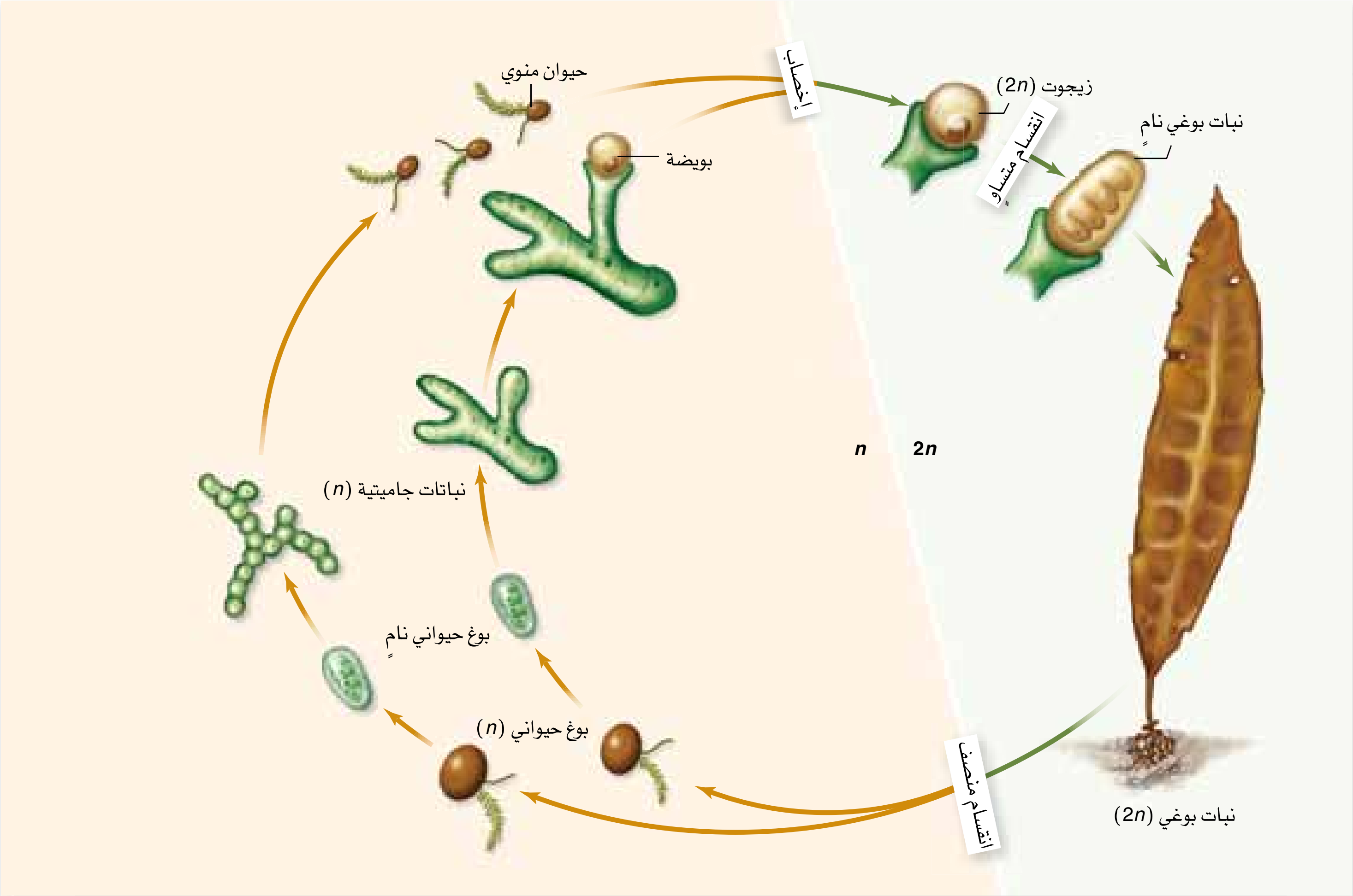
تمتلك شعيرية الأسواط شعيرات دقيقة على أسواطها.

تضم الطحالب البنية أعشاب البحر الكبيرة

الطحالب البنية Brown algae من أكثر أعشاب البحر وضوحًا في كثير من المناطق الشمالية (الشكل 29-18). تتميز دورة حياة الطحالب البنية بتبادل الأجيال بين النبات البوغي متعدد الخلايا (ثنائي العدد الكروموسومي)

الشكل 29-19

طحلب بني. أعشاب البحر العملاقة من النوع كِلْب، *Macrocystis pyrifera*، تنمو في المياه الضحلة نسبيًّا على طول السواحل في كل أنحاء العالم، وتوفر الغذاء والمأوى لكثير من المخلوقات المختلفة.



الشكل 29–20

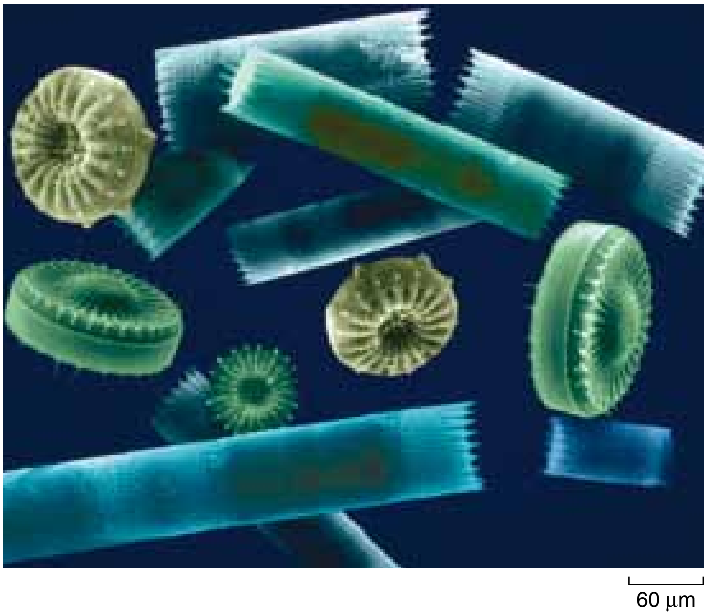
دورة حياة اللاميناريا، طحلب بني. توجد مراحل أحادية وثنائية العدد الكروموسومي متعددة الخلايا في دورة حياة هذ الطحلب، على الرغم من صغر حجم النباتين الجاميتين: الذكري والأنثوي.

والنبات الجاميتي (أحادي العدد الكروموسومي) (الشكل 29-20). تدخل بعض خلايا النبات البوغي الانقسام المنصف، وتنتج أبواغًا. تنمو هذه الأبواغ، وتدخل في انقسام متساوٍ لإعطاء المخلوقات الكبيرة التي نُلاحظها، مثل أعشاب البحر من نوع الكِلْب (Kelps). تكون النباتات الجاميتية غالبًا أصغر بكثير من النباتات البوغية، وهي عادة أفراد خيطية، ربما يصل عرضها إلى سنتيمترات عدة.

يمكن أن يُشكل النقل تحديًا لأنواع الطحالب البنية الكبيرة جدًا حتى في الوسط المائي. وتصطف خلايا نقل مميزة الواحدة فوق الأخرى، وتشجع النقل داخل بعض الأنواع (انظر الشكل 23-10).

الدياتومات مخلوقات وحيدة الخلية ذات أصداف مزدوجة

الدياتومات Diatoms، أعضاء قبيلة الطحالب الذهبية، هي مخلوقات وحيدة الخلية قادرة على البناء الضوئي، وذات أصداف مزدوجة مصنوعة من السيليكا التي تميزها بشكل خاص (الشكل 29-21). تُشبه أصداف الدياتومات الصناديق، حيث يتلاءم نصف الصدفة مع النصف الآخر. تحتوي البلاستيدات الخضراء للدياتومات على الكلورفيل أ و ج، وكذلك على الكاروتينويدات، وهي مشابهة لتلك التي في الطحالب البنية والسوطيات الثنائية الدوارة. تنتج الدياتومات سكرًا خاصًا بها يدعى كرايزولاميناريين.



الشكل 29–21

الدياتومات. تمتلك هذه الدياتومات، ذات التماثل الشعاعي، المختلفة سيليكا فريدة، وصدفة من جزأين.

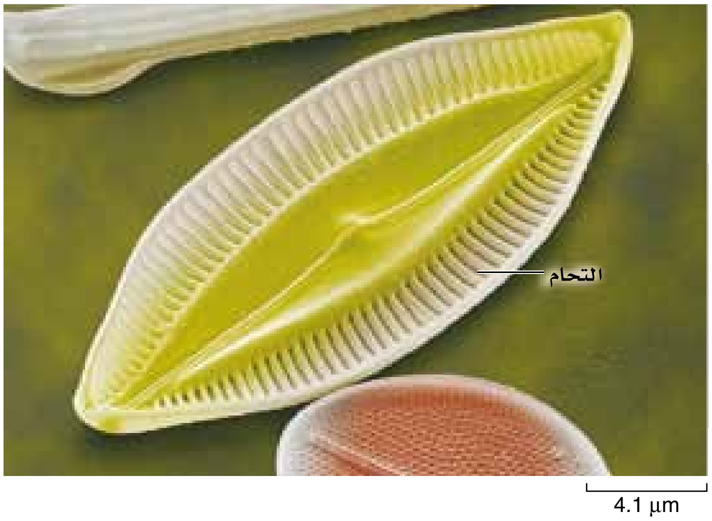
تتحرك بعض الدياتومات باستخدام أخاديد طويلة، تدعى الالتحامات *Raphes*، التي يُغطيها لييفات متذبذبة (الشكل 29-22). الآلية الصحيحة لا تزال غير معروفة، وربما تتضمن إطلاق متعدد تسكر مخاطي من أخاديد الالتحام مما يدفع الدياتوم. يمكن للدياتومات الشبيهة بالقلم أن تتزحلق إلى الخلف وإلى الأمام فوق بعضها، مكوّنة شكلًا دائم التغيّر.

بعض أفراد الفطريات البيضية، "عفن الماء" ممرضة

الفطريات البيضية Oomycetes جميعها طفيليات أو رميّات (مخلوقات تعتمد في غذائها على المادة العضوية الميتة). اعتبرت هذه المخلوقات، في وقت ما، فطريات، وهذا هو أصل مصطلح عفن الماء *Water molds* والسبب وراء احتواء الاسم على المقطع – *mycetes*.

تتميز الفطريات البيضية عن الطلائعيات الأُخرى بتركيب أبواغها المتحركة، أو الأبواغ الحيوانية، التي تمتلك زوجًا من الأسواط غير المتساوية في الطول، الأول يتجه إلى الأمام، والآخر إلى الخلف. يتم إنتاج الأبواغ الحيوانية لاجنسيًّا داخل محفظة أبواغ. يتضمن التكاثر الجنسي تكوين الأعضاء التناسلية الذكرية والأنثوية التي تقوم بإنتاج الجاميتات. توجد معظم الفطريات البيضية في الماء، ولكن أقرباءها على اليابسة تسبب أمراضًا للنباتات.

كان الفطر *Phytophthora infestans*، الذي يسبب اللفحة المتأخرة لمحصول البطاطا، مسؤولًا عن مجاعة البطاطا الأيرلندية سنة 1845 و 1847. خلال المجاعة، قضى نحو 400,000 شخص جوعًا، أو بسبب أمراض ناتجة عن المجاعة. أكثر من مليوني أيرلندي هاجروا إلى الولايات المتحدة وأماكن أخرى بسبب هذه الكارثة.

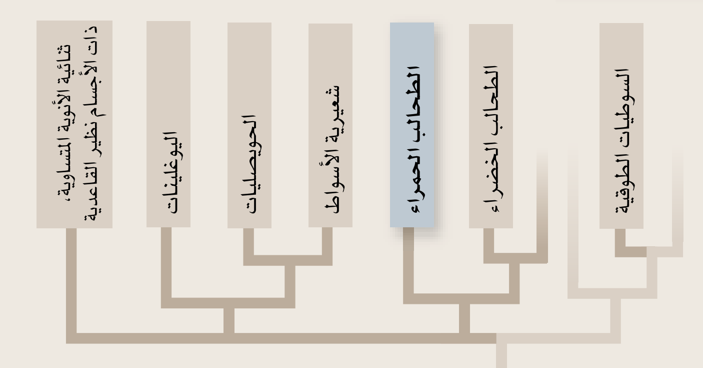


الشكل 29-22

التحامات دياتومية مغطاة بشعيرات تساعد على الحركة.

تتميز شُعيرية الأسواط المتنوعة بشعيرات دقيقة، وهي صفة مشتقة فقدتها لاحقًا بعض الأنواع.

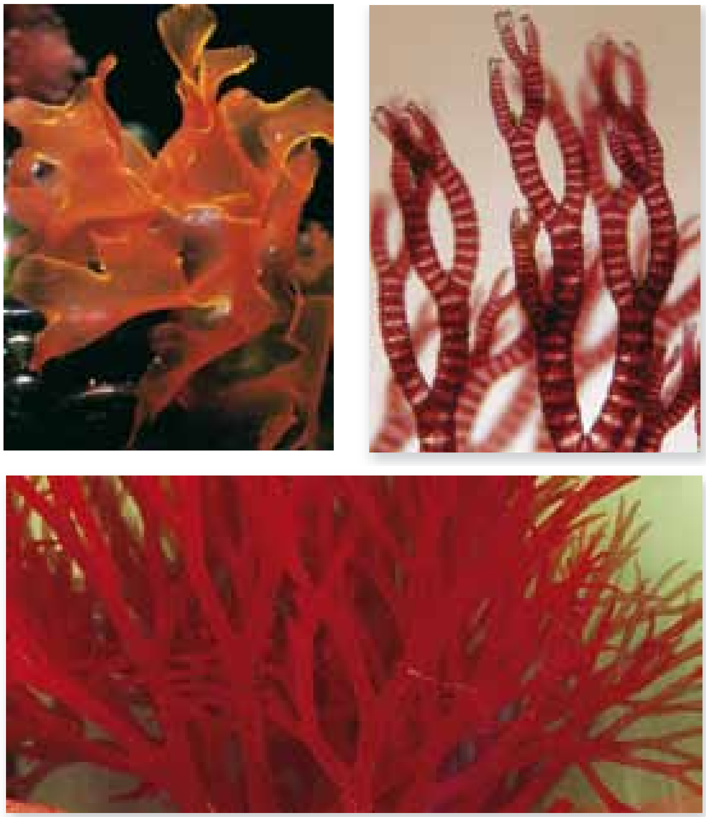
8-29 الطحالب الحمراء



تتراوح **الطحالب الحمراء Rhodophyta**، في الحجم من مخلوقات مجهرية إلى *Schzymenia borealis* ذات الأنصال التي يصل طولها إلى نحو 2م (الشكل 29-23). تُلفّ لفائف السوشي باستخدام النّوري، وهو طحلب أحمر. تُستعمل متعددات التّسكّر المستخرجة من الطحالب الحمراء بشكل تجاري لزيادة كثافة البوظة، وأدوات التجميل.

هذه المخلوقات ينقصها الأسواط والمريكزات، وتمتلك أصباغ التمثيل الضوئي الإضافية مثل فايكواريثرين، وفايكوسيانين وأللوفايكوسيانين، التي تترتب داخل تراكيب تُدعى أجسام فايكوبيلين *Phycobilisomes*. تتكاثر الطحالب الحمراء باستخدام تبادل الأجيال.

أصل الأنواع التي تزيد على 7000 نوع من الطحالب الحمراء مازال محل جدل. تم الأخذ في الحسبان أدلة تدعم أصول حقيقية النوى المبكرة جدًا، وأسلاف مشتركة مع الطحالب الخضراء. وتدعم المقارنات الجزيئية للبلاستيدات الخضراء في الطحالب الحمراء والخضراء أصلًا واحدًا لكليهما، وهو التكافل الداخلي.



الشكل 29-23

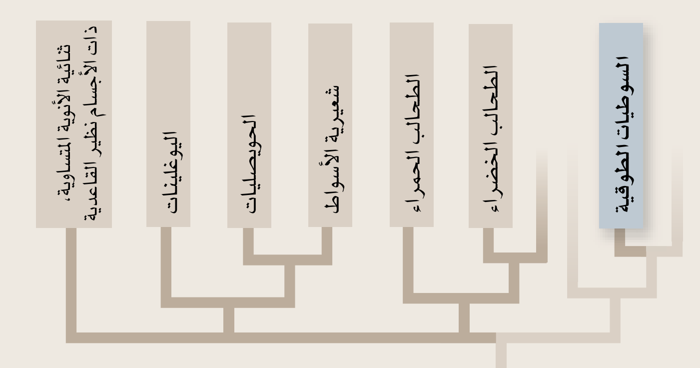
توجد الطحالب الحمراء بأشكال وأحجام متعددة.

إن مقارنة DNA النووي المسؤول عن تصنيع الوحدة البنائية الكبيرة لأنزيم مبلمر RNA polymerase II من طحلبين أحمرين، وطحلب أخضر، ومخلوق طلائعي آخر- تدعم الاستنتاج الذي يقول: إن الطحالب الحمراء نشأت قبل السلالة التطورية التي قادت إلى النباتات والحيوانات والفطريات.

كيف نوفق بين نتائج البلاستيدات ونتائج DNA النووي؟ لم تتبع الخلايا المُضيفة والبكتيريا الزرقاء التكافلية مسارات تطورية متطابقة. ربما كانت الخلية المُضيفة التي أعطت الطحالب الحمراء مختلفة عن تلك التي أعطت النباتات. أحد الاحتمالات أنّ خلايا مُضيفة مختلفة ابتلعت البكتيريا التكافلية نفسها. مبدئيًّا، سوف نعامل الطحالب؛ الحمراء والخضراء (راجع الفصل الـ 30) بوصفهما مجموعتين شقيقتين معتمدين على الكمية المتوافرة من المعلومات الخاصة بالبلاستيدة الخضراء.

الطحالب الحمراء مخلوقات بحرية، أو تعيش في مياه عذبة قادرة على القيام بالبناء الضوئي. تُستعمل بعض الأفراد تجاريًا في الأطعمة والمنتجات الأخرى.

9-29 السوطيات الطوقية: يُحتمل أنْ تكون أسلاف الحيوانات



من المحتمل أنّ **السوطيات الطوقية Choanoflagellates** هي أكثر سلف مشترك للإسفنجيات، وبالفعل للحيوانات جميعها. تمتلك السوطيات الطوقية سوطًا واحدًا بارزًا يحيط به طوق منقبض يشبه القُمع، مكوّن من خيوط متقاربة الموقع، وهذا التركيب يطابق تمامًا ما في الإسفنجيات، التي هي حيوانات. تتغذى هذه الطلائعيات على بكتيريا تلتقطها من الماء عبر طوقها. تُشبه الأفراد التي على شكل مستعمرات الإسفنجيات التي تعيش في المياه العذبة (الشكل 29-24).

تتضح علاقة السوطيات الطوقية الوثيقة مع الحيوانات أكثر بالتشابه القوي بين مستقبل سطحي (مستقبل تايروسين كاينيز) في السوطيات الطوقية والإسفنجيات. هذا المستقبل السطحي، يحفّز مسار إشارة يتضمن الفسفرة (الفصل الـ 9).

الشكل 29-24

تُشبه السوطيات الطوقية التي تعيش على شكل مستعمرات أقرباءها من الحيوانات، أي الإسفنجيات.

السوطيات الطوقية من أكثر الطلائعيات قربًا للحيوانات. تمتلك السوطيات الطوقية صفات مشابهة لتلك التي في الإسفنجيات.

10-29 طلائعيات دون سلالة

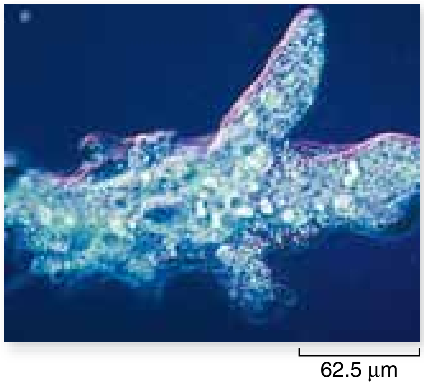
كثير من الطلائعيات لغاية الآن لم توضع على شجرة الحياة. الأمثلة الآتية لها أهمية خاصة لصحة البشر والبيئة.

الأميبيات متوازية الأصول

لغاية الآن، رتبنا الطلائعيات استنادًا إلى أقرب أقربائها. تختلف بعض المجموعات بشكل كبير إذا تم الاعتماد على صفة واحدة. فمثلًا، تتضمن شعيرية الأسواط مخلوقات ذاتية التغذية، وطحالب بحرية، ومسببات أمراض نباتية تعيش على اليابسة. وكما هو مبين في (الفصل الـ 25)، يمكن للمخلوقات البعيدة اكتساب صفات مشابهة. هذا هو الحال مع الأميبيات التي تمتلك شكلًا خلويًّا مشابهًا، ولكنها ليست أحادية الأصل.

جذريات القدم: الأميبيات الحقيقية

تتحرك **الأميبيات Amaebas** من مكان إلى آخر باستخدام أقدامها الكاذبة. الأقدام الكاذبة عبارة عن زوائد متحركة من السيتوبلازم تمتد وتدفع الأميبا إلى الأمام، أو تبتلع حبيبات الغذاء بطريقة تُدعى جريان السيتوبلازم. تضع الأميبا القدم الكاذبة للأمام، ومن ثم تندفع نحوه (الشكل 29-25). تؤدي خيوط دقيقة من الآكتين والميوسين شبيهة بتلك التي في العضلات دورًا في تلك الحركات. يمكن للأقدام الكاذبة أن تتكوّن عند أي نقطة من جسم الخلية. لذا، فإن الأميبا يمكن أنْ تتحرك في أي اتجاه.



الشكل 29-25

الأميبا *Amoeba proteus*. تُدعى البروزات بالأقدام الكاذبة، تتحرك الأميبا بالتدفق نحو هذه البروزات.

خيطيات القدم: الشعاعيات (الراديولاريا)

أعطت الأقدام الكاذبة للخلايا الأميبية حقيقةً شكلًا متغيرًا. إحدى المجموعات، على كل حال تمتلك تراكيب مميزة. تفرز أفراد قبيلة خيطيات القدم، **الشّعاعيّات Radiolarians**، هيكلًا خارجيًّا زجاجيًّا مصنوعًا من مادة السيليكا. أعطت هذه الهياكل المخلوقات وحيدة الخلية شكلًا مميزًا، معطيةً تناظرًا ثنائيًّا أو شعاعيًّا. تشكل أصداف الأنواع المختلفة عددًا من التشعّبات المعقدة وذات الأشكال الجميلة، حيث تبرز الأقدام الكاذبة إلى الخارج على طول الزوائد الشوكية للهيكل (الشكل 29-26). تدعم الأنيبيات الدقيقة هذه الزوائد السيتوبلازمية.

شكلت أحافير المثقبات ترسبات كلسية ضخمة

معظمُ أفراد **قبيلة المثقبات Foraminifera** طلائعياتٌ بحرية غير متجانسة. يتراوح قطرها من سنتمترات عدة إلى 20 ميكرومترًا تقريبًا. وتشبه حلزونات صغيرة، ويمكنها أنْ تكوّن طبقات عمقها 3 م في الترسبات البحرية. تتميز هذه المجموعة بأصدافها المزودّة بثقوب (تُدعى الغُلُف Tests) والمكونة من مواد عضوية مدعمة بحبيبات من مادة غير عضوية. يمكن أنْ تكون هذه الحبيبات كربونات الكالسيوم، أو الرمل، أو صفائح من أصداف شوكيات الجلد أو أشواك (إبر دقيقة من كربونات الكالسيوم) من هياكل الإسفنجيات.

وبناء على مواد البناء التي تستعملها، قد تمتلك المثقبات أصدافًا بأشكال مختلفة. بعضها بلون أحمر فاقع، أو قرنفلي، أو بني مصفر.

تعيش معظم المثقبات في الرمال، أو ملتصقةً بمخلوقات أخرى، لكن عائلتين تتكونان من مخلوقات من العوالق الطافية الحرة. يمكن أن تتكون غُلُفها من حجرة واحدة، ولكن غالبًا ما تكون متعددة الحجرات، وفي بعض الأحيان تمتلك شكلًا حلزونيًّا شبيهًا بالحلزون الصغير. تبرز من ثقوب الغلف زوائد سيتوبلازمية تُدعى الأقدام (الشكل 29-27). تُستعمل هذه الأقدام في السباحة، وجمع المواد للغلف وللتغذية. تتغذى المثقبات على تنوع واسع من المخلوقات الحية الصغيرة.

دورات حياة المثقبات معقدة جدًا، وتتضمن تبادلًا للأجيال بين أحادية العدد الكروموسومي وثنائية العدد الكروموسومي. أسهمت المثقبات بتراكمات ضخمة من غُلُفها في سجلات الأحافير لأكثر من 200 مليون سنة. وبسبب الحفظ الممتاز لهذه الغُلُف والاختلافات المذهلة بينها، تُعدُّ المثقبات ذات أهمية بوصفها علامات جيولوجية. يُستعمل نمط وجود المثقبات المختلفة عادةً دليلًا للبحث عن الطبقات المحتوية على النفط. الأحجار الجيرية في كل أنحاء العالم، بما فيها المنحدرات البيضاء الشهيرة لدوفر في جنوب بريطانيا غنية عادة بالمثقبات (الشكل 29-28).

تبدي الفطريات الغروية "تصرف المجموعة"

نشأت **الفطريات الغروية Slime molds** على الأقل 3 مرات مختلفة، والسلالات الثلاث مرتبطة بشكل متباعد جدًا. عُدّت هذه المخلوقات ذات مرة فطريات، مثل فطريات الماء، سوف ندرس مجموعتين: الفطريات الغروية البلازمودية، وهي كتل كبيرة، وحيدة الخلية، متعددة الأنوية. والفطريات الغروية الخلوية، التي تلتحم فيها الخلايا الأحادية وتتمايز، مكونةً نموذجًا مبكرًا لتعدد الخلايا.

الشكل 29-27

مثال على المثقبات. الأقدامُ، زوائدُ سيتوبلازمية رفيعة، تمتد من خلال ثقوب في الغلاف الكلسي، أو الصدفة، لهذا المثقب الحيّ.

الشكل 29-26

المخلوق *Actinosphaerium* له أقدام كاذبة تشبه الإبر.

الشكل 29-28

الشقوق البيضاء في دوفر. الحجر الجيري الذي يكوّن هذه الشقوق مكون بشكل كامل تقريبًا من أصداف أحفورية للطلائعيات، من ضمنها المثقبات.

الشكل 29–29

طلائعيات بلازمودية. هذا العفن الغروي *Hemitrichia serpula* متعدد الأنوية يشبه البسكويت المشبك، وهو يتحرك للبحث عن البكتيريا والمواد العضوية الأُخرى ليأكلها.

الشكل 29–30

الكيس البوغي لعفن غروي بلازمودي. هذه المحافظ البوغية لعفن *Arcyria* موجودة في قبيلة الفطريات المخاطية.

الفطريات الغروية البلازمودية

تتحرك الفطريات الغروية البلازمودية مثل **بلازموديوم Plasmodium**، على هيئة كتل سيتوبلازمية متعددة الأنوية دون جدران خلوية، فتُشبه بذلك كتلة متحركة من المخاط (الشكل 29-29). يُسمى هذا الشكل الطور المتغذي *Feeding phase*، ويمكن أن تكون الكتل برتقالية، أو صفراء، أو بأيّ لون آخر.

تُظهر هذه الفطريات جريانًا واضحًا جدًا للسيتوبلازم إلى الأمام وإلى الخلف، خاصة تحت المجهر. إنها قادرة على العبور من خلال تشابك خيوط الملابس، وهي تستطيع ببساطة أنْ تنزلق من خلال العوائق الأُخرى أو حولها. وعندما تتحرك، تبتلع وتهضم البكتيريا، والخميرة، والجزيئات الصغيرة من المواد العضوية.

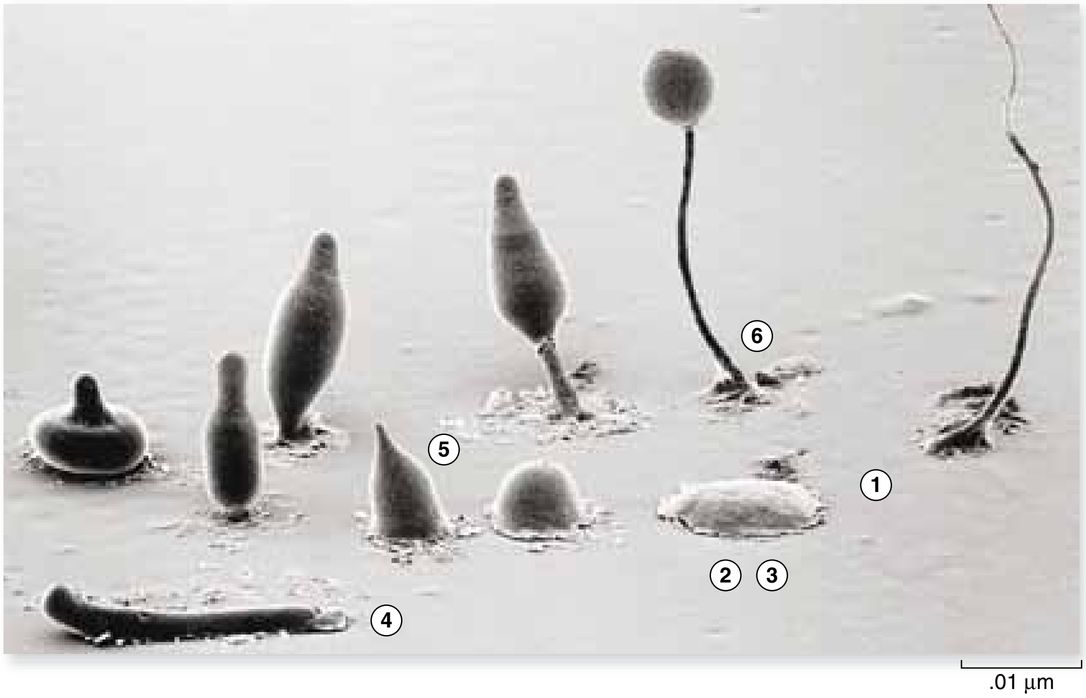
تتعرض الخلية البلازمودية *Plasmodium* متعددة الأنوية إلى الانقسام المتساوي المتزامن، مع تكسر الغلاف النووي، لكن ذلك لا يحدث الاّ في الطّور الانفصالي النهائي المتأخر. المريكزات غائبة في الفطريات الغروية البلازمودية.

عندما يقل الغذاء أو الرطوبة، تهاجر خلايا الفطر البلازمودي بسرعة نسبيًّا لمنطقة أُخرى. وهناك يتوقف الفطر عن الحركة، ويُشكل كتلةً تتمايز فيها الأبواغ، أو تتقسم إلى عدد كبير من الكتل الصغيرة، ويُنتج كل واحدٍ منها **محفظة بوغية Sporangium** واحدة ناضجة، حيث تتكون فيها الأبواغ. غالبًا ما تكون هذه المحافظ البوغية جميلة، وشديدة التعقيد في الشكل (الشكل 29-30). تكون الأبواغ شديدة المقاومة للظروف البيئية غير المناسبة، ويمكنها أنْ تبقى سنوات إنْ بقيت جافة.

الفطريات الغروية الخلوية

أصبحت الفطريات الغروية الخلوية مجموعة مهمة لدراسة تمايز الخلايا بسبب أنظمتها التطورية البسيطة نسبيًّا (الشكل 29-31). تتصرف المخلوقات المنفردة بوصفها أميبا مستقلة، وتتحرك خلال التربة وتأكل البكتيريا. وعندما يقل الغذاء، تتجمع الأفراد لتكوّن "كتلة رخوية" متحركة. تُرسل بعض الخلايا إشارات من الأدينوسين أحادي الفوسفات الحلقي (cAMP)، وتتحرك الخلايا الأُخرى نحو مصدر cAMP لتكوين الكتلة الرخوية. في الفطر الغروي الخلوي *Dictyostelium discoideum*، تدخُل هذه الكتلة الرخوية عملية تشكُّل لإعطاء سويقة وخلايا بوغية. بعد ذلك، تكوّن الأبواغ أميبا جديدة إذا سقطت فوق بيئة رطبة.

الأصول التطورية لبعض الطلائعيات، من ضمنها الأميبيات والفطريات الغروية، ليست مفهومة بشكل جيد، وربما تكون هذه المخلوقات قد تطورت بشكل منفصل أكثر من مرة.



الشكل 29–31

النمو في العفن الغروي الخلوي *Dictyostelium discoideum*.

1. في البداية، ينبت البوغ مكونًا أميبا. تتغذى وتتكاثر الأميبات حتى ينفد الغذاء.
2. تتجمع الأميبات، وتتحرك نحو مركز ثابت.
3. بعد ذلك، تقوم بتكوين "كتلة رخوية" متعددة الخلايا، 2-3 ملم في الطول، وتتحرك نحو الضوء.
4. تتوقف الكتلة الرخوية عن الحركة، وتبدأ بالتمايز إلى:
5. جسم مكون للأبواغ يدعى الثمرة البثرية.
6. أميبات تتكيس على شكل أبواغ داخل رؤوس الثمرة البثرية.

مراجعة المفاهيم

29-1 تعريف الطلائعيات

الطلائعيات من أكثر الممالك الأربع تنوعًا في فوق مملكة حقيقية النوى، وهي تحتوي على مجموعات وحيدة الخلية، وعلى شكل مستعمرات ومتعددة الخلايا.

- الطلائعيات متوازية الأصول، ووضعت على شكل مجموعة عُرفًا، إنها مملكة ليست أحادية الأصل.
- رُتبت مجموعات الطلائعيات الـ 15 الرّئيسة بناءً على التقنيات الجزيئية، إلى سبع مجموعات رئيسة أحادية الأصل. لا يمكن وضع 60 من المجموعات تقريبًا بدقة على شجرة الحياة (الشكل 29-1).

29-2 أصول حقيقية النوى والتكافل الداخلي

تتميز حقيقية النوى عن بدائيات النوى بوجود هيكل خلوي وبتقسيم الخلية إلى غرف تشمل الغلاف النووي والعضيات.

- حدثت اختلافات في أشكال الأحافير الدقيقة قبل 1.5 بليون سنة خلت.
- نشأت خلايا حقيقية النوى من خلال: الانتقال الجيني الأفقي، وانطواء الأغشية لتكوين الغلاف النووي والشبكة الإندوبلازمية، والتكافل الداخلي (الشكل 29-3، 29-4، 29-5).
- يتضمن التكافل الداخلي انضمام بدائيات النوى من أجل تكوين الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء، وربما المريكزات.
- خلال الزمن، تحركت جينات من مخلوقات التكافل الداخلي نحو نواة حقيقية النوى، مانعة هذه العضيات من العيش في مزارع خالية من الخلايا.

29-3 البيولوجيا العامة للطلائعيات

اتحدت الطلائعيات على أساس صفة واحدة سلبية هي عدم انتمائها إلى الممالك الأُخرى.

- تتضمن سطوح خلايا الطلائعيات الغشاء البلازمي، أو غشاءً يغطيه عادة حشوة خارج خلوية.
- يُمكن للطلائعيات الهشّة أن تعيش في الظروف الصعبة عن طريق تكوين أكياس واقية، وإيقاف عملية الأيض.
- يُمكن أن تتحرك الطلائعيات عن طريق الأسواط، أو الأهداب، أو الأقدام الكاذبة مثل الأقدام الخيطية، والأقدام المفصصة، أو الأقدام المحورية.
- توظف الطلائعيات إستراتيجيات التغذية جميعها ما عدا التغذية الذاتية الكيميائية. يمكنها أن تكون ضوئية التغذية، أو عضوية التغذية تبتلع إما دقائق المواد (ابتلاعية التغذية) أو أغذية ذائبة (أسموزية التغذية)، أو خلطية التغذية تستعمل التمثيل الضوئي أو التغذية العضوية.
- تستطيع الطلائعيات أن تتكاثر لاجنسيًّا بالانقسام المتساوي، أو بالتبرعم، أو بالانشطار، أو جنسيًّا عن طريق تكوين الجاميتات عن طريق الانقسام المُنصف.
- يُمكن للطلائعيات أن تعيش على شكل مُستعمرات، وهذا شجع ظهور تعددية الخلايا وتقاسم العمل.

29-4 ثنائية الأنوية المتساوية (الدبلوموناد) وذات الأجسام نظير القاعدية (البارابيساليد): طلائعيات ذات أسواط تفتقر للميتوكندريا

يُعتقد أنّ فقدان الميتوكوندريا في ثنائية الأنوية المتساوية وذات الأجسام نظير القاعدية صفة مشتقة، وليست سلفية.

- تتحرك ثنائية الأنوية المتساوية عن طريق الأسواط، وتمتلك نواتين.
- إضافة إلى السوط، تمتلك المخلوقات ذات الأجسام نظير القاعدية غشاء متموجًا للحركة.

29-5 اليوغلينات: مجموعة متنوعة، يمتلك بعض أنواعها بلاستيدات خضراء

- اكتسبت اليوغلينات البلاستيدات الخضراء عن طريق التكافل الداخلي.
- نظيرة اليوغلينا حقيقية نواة حرة المعيشة، وتمتلك جُليدًا، وأسواطًا أمامية، وقد تمتلك بلاستيدات خضراء (الشكل 29-8).

- الكاينيتوبلاستيدات طفيليات تمتلك ميتوكندريونًا واحدًا فريدًا مع نوعين من DNA الدائري، أحدهما يشترك في تنقيح وراثي يتضمن RNA.

29-6 الحويصليات (ألفيولاتا): طلائعيات ذات حويصلات تحت غشائية

تشترك الأعضاء المتنوعة من الحويصليات بصفة مشتركة، حويصلات منبسطة تعمل كأجسام جولجي تحت أغشيتها البلازمية (الشكل 29-10).

- مُعظم السوطيات الثنائية الدوارة وحيدات خلية بسوطين، وتقوم بالبناء الضوئي. مُعظمهما يحتوي على كلورفيل أ و ج، إضافة إلى كاروتينويدات. وقد تنتج المد الأحمر السام للفقريات.
- معقدات القمة تمتلك ترتيبًا فريدًا للعضيات عند طرف واحدٍ للخلية، وتستعمل القمة المعقدة لغزو المضيف، وهي طفيليات مكونة للأبواغ.
- تتحرك الهدبيات بالأهداب وتمتلك نواتين؛ كبيرة وصغيرة، يتم تبادلها خلال الاقتران.

29-7 شعيرية الأسواط (سترامينوبيلا): طلائعيات ذات شعيرات دقيقة

تحتوي أجسام شعيرية الأسواط شعيرات دقيقة على أسواطها على الرغم من أن القليل من هذه المجموعة فقدت أسواطها.

- الطحالب البنية أعشاب بحر كبيرة تمتلك تبادل أجيال متعدد الخلايا، وانقسامًا منصفًا يُكّون الأبواغ، وليس الجاميتات (الشكل 29-20).
- الدياتومات مخلوقات متعددة الخلايا فريدة وذات أصداف مزدوجة مصنوعة من السيليكا. تتحرك عن طريق أخدودين طويلين يُدعيان الالتحامين. وهي مغطاة بلييفات متذبذبة.
- تشبه الفطريات البيضية الفطريات؛ فهي إما طفيليات، أو رميّات. وتتميز عن غيرها من الطلائعيات بأبواغها الحيوانية المتحركة، وإنها تمتلك أسواطًا غير متساوية الطول.

29-8 الطحالب الحمراء

تختلف الطحالب الحمراء كثيرًا في الحجم، وأصلها ما زال مشكوكًا فيه.

- تفتقر الطحالب الحمراء للأسواط والمريكزات.
- تمتلك الطحالب الحمراء أصباغ التمثيل الضوئي الإضافية، وهي موجودة في أجسام الفايكوبيلين: فايكوإريثرين، وفايكوسيانين، واللوفايكوسيانين.
- مقارنة شيفرة DNA الذي يصنّع مبلمر RNA Polymerase II يدعم الاستنتاج الذي يرى أنّ الطحالب الحمراء مجموعة نشأت قبل النباتات، والحيوانات، والفطريات.

29-9 السوطيات الطوقية: يحتمل أن تكون أسلاف الحيوانات

السوطيات الطوقية من أقرب المخلوقات للحيوانات.

- السوطيات الطوقية تمتلك سوطًا واحدًا بارزًا محاطًا بطوق منقبض، يشبه القمع الذي يشبه ذلك الذي في الإسفنجيات.
- تمتلك السوطيات الطوقية أيضًا مستقبل تايروسين كاينيز الموجود في الإسفنجيات.

29-10 طلائعيات دون سلالة

لا يمكن وضع الطلائعيات كلها على شجرة الحياة في الوقت الحالي

- تملك الأميبيات صفات شكلية متشابهة، ولكنها متوازية الأصول.
- المثقبات طلائعيات بحرية عضوية التغذية، وذات أصداف مزودة بالثقوب، أو الغُلُف.
- نشأت الفطريات الغروية ثلاث مرات بسلالات متميزة: اثنتان من هذه المجموعات تشمل الفطريات الغروية التي تجري مثل البلازموديوم، وليس لها جدار، وهي كتلة متعددة الأنوية، والفطريات الغروية الخلوية التي تتصرف كالأميبا إلى أن يصبح الغذاء شحيحًا، عند ذلك تتجمع لتُشكل ثمرة بثرية (الأشكال 29-29 و 29-31).

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. أي الآتي صحيح بالنسبة إلى الطبيعة النشوئية لمملكة الطلائعيات:
   أ. وضع العلماء الطلائعيات المعروفة جميعها في واحدٍ على الأقل من السلالات وحيدة القبيلة.
   ب. أفراد المملكة جميعهم يشتركون في صفات تنفرد بها الطلائعيات.
   ج. المملكة ككل متوازية الأصول.
   د. كل ما ذكر صحيح.
2. أي الأحداث الآتية يُعتقد أنها حصلت أولًا في تطور حقيقات النوى:
   أ. التكافل الداخلي الثانوي للبلاستيدات الخضراء.
   ب. التكافل الداخلي للبكتيريا الزرقاء.
   ج. التكافل الداخلي لبكتيريا منتجة للطاقة.
   د. الانثناء الداخلي للغشاء البلازمي.
3. أي الآتي يُعَدّ صفة مهمة ومميزة للعضي الذي تعرض للإدخال التكافلي الثانوي:
   أ. غشاء بلازمي وحيد.
   ب. مجموعة من غشاءين بلازميين.
   ج. أربعة أغشية بلازمية.
   د. لا شيء مما ذكر.
4. نشوء أيّ الآتي وَفَّر مستويات عالية من التبادل الوراثي والتنوع:
   أ. الانشطار. ب. التكاثر الجنسي.
   ج. التكاثر اللاجنسي. د. التبرعم.
5. الطلائعيات التي تنقصها الميتوكندريا يمكن أن تُصنف مع:
   أ. الطحالب الحمراء. ب. ذات نظير الجسم القاعدي.
   ج. اليوغلينات. د. شعيرية الأسواط.
6. أي العبارات الآتية تصف جيدًا التعبير كاينيتوبلاستيد:
   أ. مخلوق بميتوكندريا وحيدة في كل خلية.
   ب. طريقة حركة في الحويصليات.
   ج. نوع من التكاثر اللاجنسي في نظيرة اليوغلينا.
   د. عضي شبيه بجولجي موجود في الحويصليات.
7. النوع الذي يقوم بالتمثيل الضوئي، وذو شعيرات دقيقة على الأسواط، يمكن أن يصنف في مجموعة:
   أ. الطحالب الخضراء. ب. اليوغلينات.
   ج. الحويصليات. د. شعيرية الأسواط.
8. المخلوق الذي يسبب المد الأحمر هو ______ وينتمي إلى المجموعة ______
   أ. معقد القمة؛ الحويصليات. ب. كاينيتوبلاستيد؛ يوغلينات.
   ج. سوطيات دوارة؛ الحويصليات. د. طحالب بنية؛ شعيرية الأسواط.
9. أيّ صفة تفصل بين الطحالب: الحمراء والخضراء:
   أ. طريقة الحركة. ب. غياب الميتوكندريا.
   ج. طريقة التكاثر. د. نوع أصباغ البناء الضوئي.
10. أي الآتي يمثل مجموعة أحادية الأصل:
   أ. نظيرة اليوغلينا. ب. الأميبيات.
   ج. المثقبات. د. الفطريات الغروية.
11. مرض الملاريا يتسبب عن نوع من الجنس ______ الذي ينتمي إلى ______:
   أ. جيارديا؛ ثنائية الأنوية المتساوية.
   ب. بلازموديوم؛ معقدات القمة.
   ج. البراميسيوم؛ الهدبيات.
   د. التريبانوسوما؛ كاينيتوبلاستيدات.
12. في القائمة الآتية، أي مملكة متعددة الخلايا حقيقة النوى ليست مرتبطة مع سلفها الطلائعي الصحيح؟
   أ. النباتات الخضراء، الطحالب الخضراء.
   ب. الفطريات، الفطريات البيضية.
   ج. الحيوانات، السوطيات الطوقية.
   د. كل ما ذكر مرتبط بشكل صحيح.
13. أحد الأمثلة على تعدد الخلايا يقع في:
   أ. نظيرة اليوغلينا. ب. الأميبيات.
   ج. الطحالب الحمراء. د. الفطريات الغروية الخلوية.
14. أصل أي من الآتي لا يمثل حدثًا تكافليًّا داخليًّا:
   أ. الميتوكندريا. ب. البلاستيدات الخضراء.
   ج. النوى. د. كل ما سبق هي أحداث تكافل داخلي.
15. في البراميسيوم، إزالة أي عضي من العضيات الآتية يوقف التكاثر الجنسي؟
   أ. الحويصلات. ب. النوى الصغيرة.
   ج. النوى الكبيرة. د. الشرج الخلوي.

أسئلة تحدٍّ

1. كثير من ثنائية الأنوية المتساوية وذات الأجسام نظير القاعدية هي أنواع تفتقر للميتوكندريا، ومع هذا، فهي تبقى هوائية. في الفصل الـ 9 تعرفت إلى الميتوكوندريا بوصفها مكانًا للتنفس الهوائي. إذا احتفظت هذه الأنواع بقدراتها الهوائية، ما الذي سيحدث للمسارات الأيضية؟
2. لخص تنوع صبغات التمثيل الضوئي للطلائعيات. هل يمكن استعمال التمثيل الضوئي أساسًا للتصنيف؟ فَسر إجابتك.
3. معظم العلماء يتفقون على أن مملكة الطلائعيات فوضى. يعتقد بعض العلماء أن هذه المخلوقات يجب أن توضع داخل ممالك متعددة الخلايا حقيقة النوى (نباتات، وفطريات، وحيوانات). هل هذا التوجه قابل للتطبيق؟ دعّم إجابتك.
4. أنت تشاهد طحلبًا لم يتم التعرف إليه سابقًا تحت المجهر الضوئي. تبدو البلاستيدة الخضراء محاطة بأربعة أغشية. أي مجموعة من الطحالب تتوقع أن تكون الأقرب إلى هذا النوع الجديد؟ لماذا؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS

الفصل 30

نظرة عامة على النباتات الخضراء

Overview of Green Plants

مقدّمة

إنّ تطور النبات يمثل قصة التكيّف للحياة البريّة من قِبل أسلاف الطحالب الخضراء. تشترك الطحالب الخضراء كلّها ونباتات اليابسة في سلف مشترك، مشكلةً مجموعةً وحيدة الأصل تدعى النباتات الخضراء.

كانت الطحالب، نحو 500 مليون سنة، مقتصرةً على منطقة مائية ومحددة بالحاجة إلى الماء الذي كان ضروريًّا للتكاثر، ولدعم التراكيب، ولمنع فقدان الماء، ولبعض الحماية من الأشعة فوق البنفسجية للشمس. وقد أنتجت الحلول التطورية لتحديات اليابسة أكثر من 300,000 نوع من النباتات التي سادت مجتمعات اليابسة اليوم، بدءًا من الغابات إلى التندرا الصنوبرية، ومن الحقول الزراعية إلى الصحارى.

إن معظم النباتات ذاتية التغذية ضوئية، ونحن نعتمد على النباتات في الغذاء، والملابس، والخشب للبيوت، وبوصفها وقودًا، وفي المواد الكيميائية، وكثير من الأدوية. يستقصي هذا الفصل التاريخ التطوري وإستراتيجيات النباتات الخضراء.

موجز المفاهيم

30-1 تعريف النباتات
- *نشأت نباتات اليابسة من طحالب المياه العذبة.*
- *تكيّفت نباتات اليابسة للعيش على اليابسة.*

30-2 دورات حياة النباتات
- *تنتج الدورات أحادية وثنائية الكروموسومات تعاقب الأجيال.*
- *يتباين الحجم النسبي للأجيال أحادية وثنائية العدد الكروموسومي.*

30-3 الطحالب الخضراء: الطحالب الخضراء المائية
- *قد تكون الطحالب الخضراء أحادية الخلية.*
- *الطحالب الخضراء المكوّنة للمستعمرات تبدي بعض التخصص في الخلايا.*
- *قد تُظهر الطحالب الخضراء متعددة الخلايا دورات حياة أحادية وثنائية العدد الكروموسومي.*

30-4 طحالب الكارا: طحالب خضراء ذات علاقة بنباتات اليابسة

30-5 الحزازيات: نباتات خضراء لا وعائية
- *الحزازيات غير متخصصة ولكنها ناجحة في كثير من البيئات.*
- *تشكل حشائش الكبد قبيلة قديمة.*
- *طوّرت الحشائش القرنية ثغورًا.*
- *الحزازيات الطحلبية لها أشباه جذور وأنسجة ناقلة للماء.*

30-6 سمات النباتات الوعائية
- *يسمح النسيج الوعائي بتوزيع المواد الغذائية.*
- *تضم النباتات الوعائية سبع قبائل قائمة تندرج في ثلاث سلالات.*
- *شكّلت البذور ابتكارًا آخر في بعض القبائل.*

30-7 الحزازيات الصولجانية

30-8 النباتات المجنّحة: الخنشاريات وأقرباؤها
- *فقدت خنشاريات المُكنَسة جذورها وأوراقها ثانويًّا.*
- *ذيل الحصان له سيقان متمفصلة وأوراقٌ تشبه الفرشاة.*
- *للخنشاريات أوراق تحمل بثرات.*

30-9 تطور النباتات البذرية
- *البذرة تحمي الجنين.*
- *حبوب اللقاح هي الطور الجاميتي الذكري.*

30-10 معراة البذور: نباتات ذات بذور عارية
- *المخروطيات أكبر قبيلة في معراة البذور.*
- *تمثل الصنوبريات جنسًا من المخروطيات.*
- *السيكادا تشبه النخيل، لكنها ليست نباتات زهرية.*
- *النباتات النيتوية لها أوعية خشبية.*
- *نوع واحد فقط من النباتات الجنكية بقي حيًّا.*

30-11 مغطاة البذور: النباتات الزهرية
- *يُعدّ أصل مغطاة البذور لغزًا.*
- *تأوي الأزهار الجيل الجاميتي لمغطاة البذور.*
- *تستخدم معظم الأنواع الأزهار لجذب الملقحات وللتكاثر.*
- *تشمل دورة حياة مغطاة البذور إخصابًا مزدوجًا.*

30-1 تعريف النباتات

كما رأيت في (الفصل الـ 26)، فقد غيّرت الثورة في علم نشوء الأنواع تعريفنا للنباتات تمامًا. ونحن نعرف الآن أن الطحالب الخضراء جميعها، ونباتات اليابسة تشترك في سلف مشترك منذ أكثر من بليون سنة خلت، وأن المجموعتين تشكلان الآن مملكة أو مجموعة رئيسة تدعى مملكة **النباتات الخضراء Viridiplantae** أو ببساطة النباتات الخضراء. إن بيانات تعاقب DNA تنسجم مع الادعاء بأنَّ «حوّاء» واحدة أعطت النباتات جميعها. ولهذا فالنباتات جميعها أعضاء في عائلة النباتات الخضراء.

إنّ تعريف النبات واسع، ولكنه يستثني الطحالب الحمراء والبنية. الطحالب كلّها - الحمراء والبنية والخضراء تتشاطر حدثًا تعايشيًّا داخليًّا أوليًّا واحدًا منذ 1500 مليون سنة. لكن التشارك في سلالة سلفية ذات بلاستيدات خضراء ليس هو الشيء نفسه، كالقول: إنها وحيدة الأصل. إنّ الطحالب الحمراء والخضراء اشتركت في سلف مشترك لآخر مرّة منذ 1400 مليون سنة. أصبحت الطحالب البنية ضوئية التمثيل خلال تعايش داخلي مع طحلب أحمر حقيقي النوى اكتسب نفسه بكتيريا خضراء مزرقة ضوئية التمثيل، كما وصفنا في الفصل السابق.

إن النباتات أيضًا ليست فطريات، التي هي أكثر قربًا من الحيوانات متعددة الخلايا (انظر الفصل الـ 31)، لكن الفطريات كانت ضرورية لكي تستعمر النباتات الخضراء اليابسة.

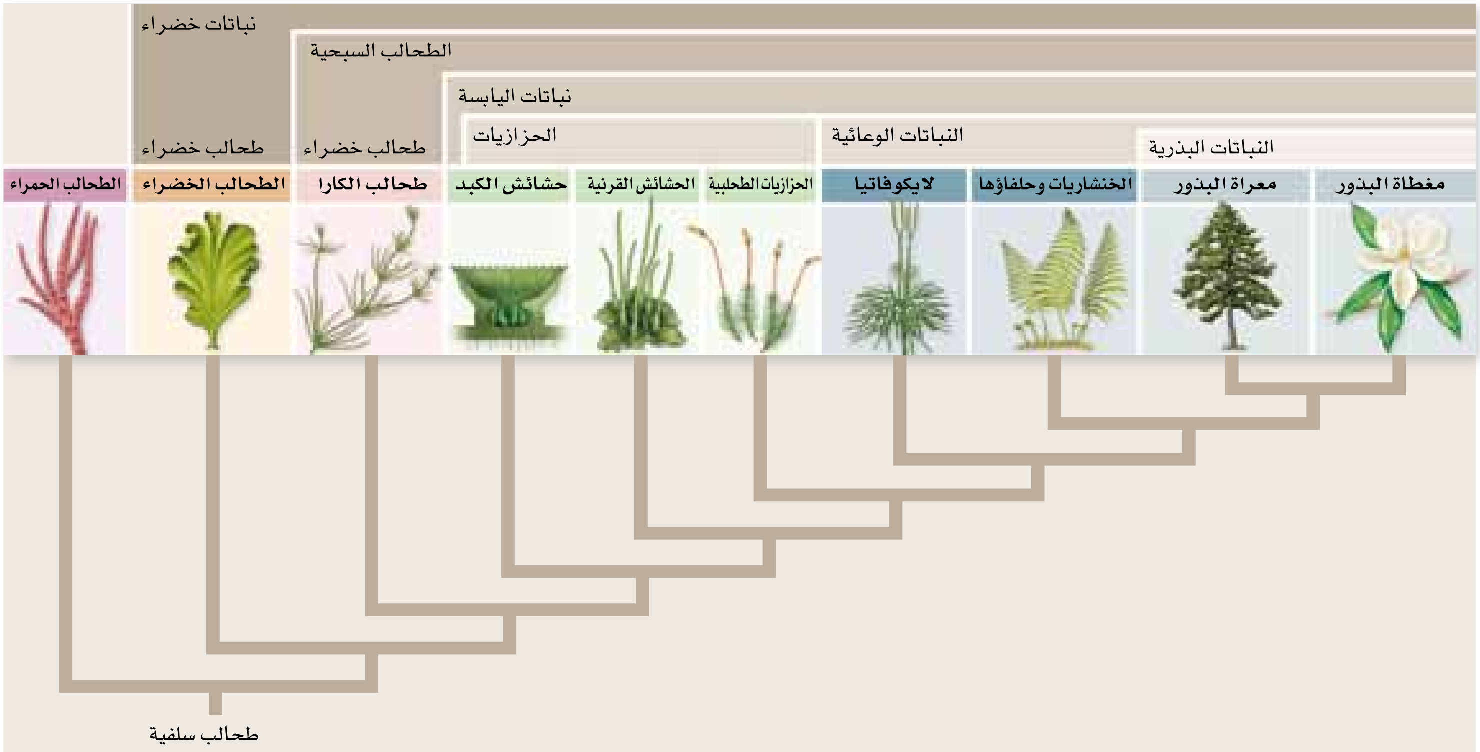
نشأت نباتات اليابسة من طحالب المياه العذبة

لقد نشأت بعض طحالب المياه المالحة، وازدهرت في بيئة من المياه العذبة، فقد أعطى نوع واحد من طحالب المياه العذبة الخضراء كامل سلالات نباتات اليابسة، بدءًا من الطحالب، وحتى النباتات الزهرية (مغطاة البذور). وبالأخذ في الحسبان ظروف الحياة القاسية على اليابسة، فإنّ من غير المستغرب أن تتشاطر نباتات اليابسة جميعها سلفًا مشتركًا واحدًا. أمّا ما كان عليه هذا الطحلب السلفي فلا يزال لغزًا، لكن أقاربه الحميمة (طحالب الكارا) تعيش اليوم في بحيرات الماء العذب.

تنشق الطحالب الخضراء إلى سلالتين رئيستين: الطحالب الخضراء التي لم تتمكن من الوصول إلى اليابسة، وطحالب الكارا التي تشكل شقيقًا لجميع نباتات اليابسة (الشكل 30-1). وعلى الرغم من أن نباتات اليابسة متباينة، فإنّ لها سمات مشتركة. فمثلًا؛ تتمكن جميعها من حماية أجنتها، وجميعها لديها أطوار متعددة الخلايا، أحادية وثنائية الكروموسومات. ومع الزمن، فإن الميل كان لمزيد من حماية الجنين ولطور أحادي الكروموسومات أصغر في دورة الحياة. وتؤثر جينات متنحية ضارة في الطراز الشكلي وفي الطور أحادي الكروموسومات، ولكن أثرها يختفي في الطور ثنائي الكروموسومات.

تكيفت نباتات اليابسة للعيش على اليابسة

بخلاف أسلافها التي كانت تعيش في الماء العذب، يتوافر لمعظم نباتات اليابسة كميات محدودة من الماء. وتكيفًا للعيش على اليابسة، فإن معظم النباتات تحتمي من **الجفاف Desiccation** -ميل المخلوقات لفقد الماء إلى الهواء- عن طريق كيوتكل **Cuticle** شمعي تفرزه على سطوحها المعرَّضة. إن الكيوتيكل غير منفذ للماء نسبيًّا، ما يمنع فقد الماء. إن هذا الحل، مع ذلك، يُقيد تبادل الغازات الضروري لعملية التنفس وللتمثيل الضوئي. يتم انتشار الغازات إلى داخل النباتات، ومنها خلال فتحات صغيرة تشبه الأفواه تدعى **الثغور Stomata**، وهي تسمح للماء بالانتشار إلى الخارج في الوقت نفسه. ويمكن إغلاق الثغور في بعض الأوقات لتقليل الماء المفقود.



الشكل 30-1

شجرة نشوء النباتات الخضراء

يمكن تمييز أفراد نباتات اليابسة بناء على وجود **القصيبات Tracheids** أو عدم وجودها، وهي خلايا متخصصة تُيسر نقل الماء والمعادن (الفصل الـ 36). **النباتات الوعائية Tracheophytes** لديها قصيبات، وطورت أنظمة نقل عالية الكفاءة: خشب ناقل للماء، ولحاء ناقل للغذاء، على هيئة أشرطة من الأنسجة في السيقان، والجذور، والأوراق.

ولقد سمح تكيفان إضافيان بازدهار نباتات أكبر حجمًا على اليابسة. تطور الأوراق الذي قد يكون حدث مرات متعددة، وأنتج مساحة سطحية أكبر للبناء الضوئي. وسمحت الإزاحة باتجاه جيل سائد ثنائي العدد الكروموسومي، مصحوبًا بالدعامة التركيبية للأنسجة التوصيلية للنباتات بالاستفادة من البعد العمودي لبيئة اليابسة، ما جعل تطور الأشجار ممكنًا.

وقد قسمنا النباتات الخضراء، لغرض المناقشة في هذا الفصل، إلى مجموعات بحسب أصل النشوء من أجل التأكيد على استحواذها لصفات قادت إلى استغلال مذهل لليابسة، ولتنوع هائل للنباتات الخضراء اليوم.

تشمل النباتات كل الطحالب الخضراء ونباتات اليابسة. لقد غزا طحلب أخضر يعيش في الماء العذب اليابسة بنجاح، وقد طورت أحفاده في النهاية إستراتيجيات تكاثرية وأنظمة للتوصيل، وثغورًا وكيوتيكل ما مكنها من التكيف جيدًا مع الحياة على اليابسة.

2-30 دورات حياة النباتات

تمر النباتات متعددة الخلايا بانقسام متساوٍ بعد كل اتحاد للجاميتات وانقسام منصف. وتكون نتيجة ذلك أفراد أحادية العدد الكروموسومي، متعددة الخلايا، وأفراد ثنائية العدد الكروموسومي متعددة الخلايا، وذلك بخلاف دورة حياة الإنسان، الذي يتبع فيه اتحاد الجاميتات الانقسام الاختزالي مباشرة. إن الإنسان ذو دورة حياة **ثنائية الكروموسومات Diplontic**، بمعنى أن المرحلة ثنائية العدد الكروموسومي هي فقط متعددة الخلايا، وفي المقابل، فإن دورات حياة النبات هي **أحادية ثنائية الكروموسومات Haplodiplontic**، أي إن لها مراحل متعددة الخلايا أحادية الكروموسومات وثنائية الكروموسومات.

تُنتج الدورات أحادية وثنائية الكروموسومات تعاقبًا في الأجيال

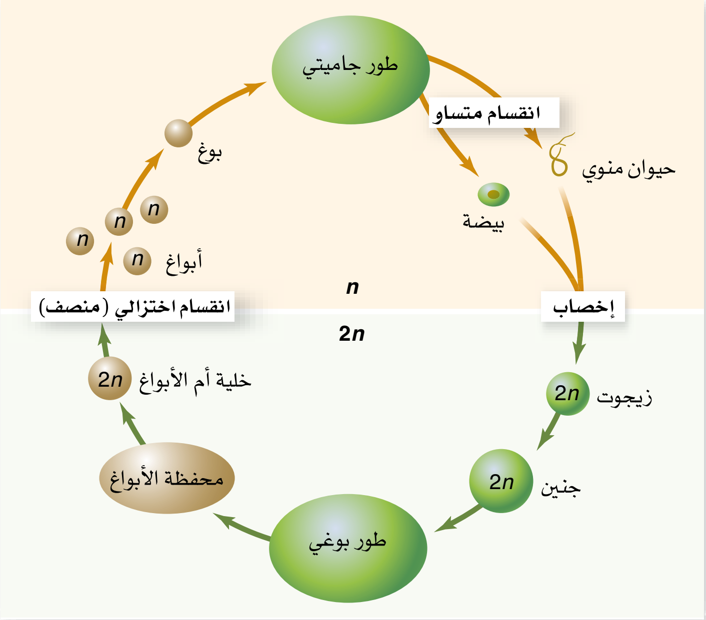
يلخص (الشكل 30–2) دورة الحياة الأحادية الثنائية الأساسية. الطحالب البنية والحمراء والخضراء هي أيضًا أحادية ثنائية. ينتج الإنسان الجاميتات عن طريق الانقسام المنصف، ولكن نباتات اليابسة تنتج الجاميتات بالانقسام المتساوي في أفراد تكون أحادية العدد الكروموسومي متعددة الخلايا. فالجيل ثنائي العدد الكروموسومي، أو **الطور البوغي Sporophyte**، يتبادل مع الطور أحادي العدد الكروموسومي، أو **الطور الجاميتي Gametopyte**. الطور البوغي يعني النبات البوغي، والطور الجاميتي يعني النبات الجاميتي. إنّ هذه المفردات تشير إلى نوع الخلايا التكاثرية التي تنتجها الأجيال على التوالي.

ينتج الطور البوغي ثنائي الكروموسومات أبواغًا أحادية (ليست جاميتات) عن طريق الانقسام الاختزالي. ويتم الانقسام الاختزالي في تراكيب تدعى **محافظ الأبواغ Sporangia** حيث تمر **الخلايا أم الأبواغ Spore mother cell** الثنائية بالانقسام الاختزالي، فينتج كل منها **أربعة أبواغ Spores** أحادية الكروموسومات. إنّ الأبواغ هي الخلايا الأولى للجيل الجاميتي، وهي تنقسم انقسامًا متساويًا، فتنتج طورًا جاميتيًّا أحادي الكروموسومات متعدد الخلايا.

الطور الجاميتي أحادي الكروموسومات هو مصدر الجاميتات. عندما تتحد الجاميتات، فإن الزيجوت المتشكل يكون ثنائي الكروموسومات، ويشكل الخلية الأولى للجيل البوغي اللاحق. ينمو الزيجوت إلى طور بوغي ثنائي الكروموسومات بالانقسام المتساوي، وينتج محافظ الأبواغ التي يحدث بها الانقسام الاختزالي أخيرًا.

يتباين الحجم النسبي للأجيال أحادية وثنائية العدد الكروموسومي

النباتات جميعها أحادية – ثنائية الكروموسومات، ومع ذلك فإنّ الجيل الأحادي يستغرق الجزء الأكبر من دورة الحياة في الحزازيات والخنشاريات، مقارنة بما هو



الشكل 30–2

دورة حياة نبات متعدد الخلايا عامة. لاحظ أن الأفراد أحادية العدد الكروموسومي وثنائية العدد الكروموسومي يمكن أن تكون متعددة الخلايا. تنتج الأبواغ كذلك عن طريق الانقسام الاختزالي، في حين تنتج الجاميتات عن طريق الانقسام المتساوي.

في معراة ومغطاة البذور. في الحزازيات الطحلبية، وحشائش الكبد، والخنشار، يكون الطور الجاميتي ضوئي التغذية، وحرّ المعيشة. فعندما تنظر إلى الحزازيات الطحلبية، تجد أن ما تراه هو أنسجة الطور الجاميتي بشكل رئيس؛ والطور البوغي يكون عادة أصغر، وذا تراكيب بنية أو مصفّرة ومتعلّقًا بأنسجة الطور الجاميتي. وعندما تنظر إلى معراة البذور أو مغطاة البذور كما في معظم الأشجار، فإن الطور البوغي هو الجزء الأضخم والأكثر وضوحًا.

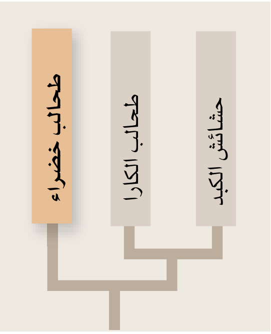
وعلى الرغم من أنّ الجيل البوغي يمكن أن يصل إلى حجم كبير، فإنّ حجم الطور الجاميتي صغير ومحدود في النباتات كلّها. ينتج الطور الجاميتي في الحزازيات الطحلبية جاميتات عند قمّته، وتكون البيضة مستقرة، ويسقط الحيوان المنوي بالقرب من البيضة في قطيرة من الماء. فإذا كان النبات الحزازي الطحلبي بحجم نبات السيكويا، فلن نحتاج فقط إلى نسيج وعائي للنقل والدعامة، بل إنّ على الحيوان المنوي أن يسبح ليتسلق الشجرة. في المقابل، يتطور الطور

الجاميتي الصغير للخنشار على أرضية الغابة، حيث يمكن أن تلتقي الجاميتات. إنّ الخنشاريات الشجرية متوافرة بشكل خاص في أستراليا، وتسقط الأبواغ الأحادية التي تكوّنها أشجار الطور البوغي على الأرض، وتتطور إلى طور جاميتي.

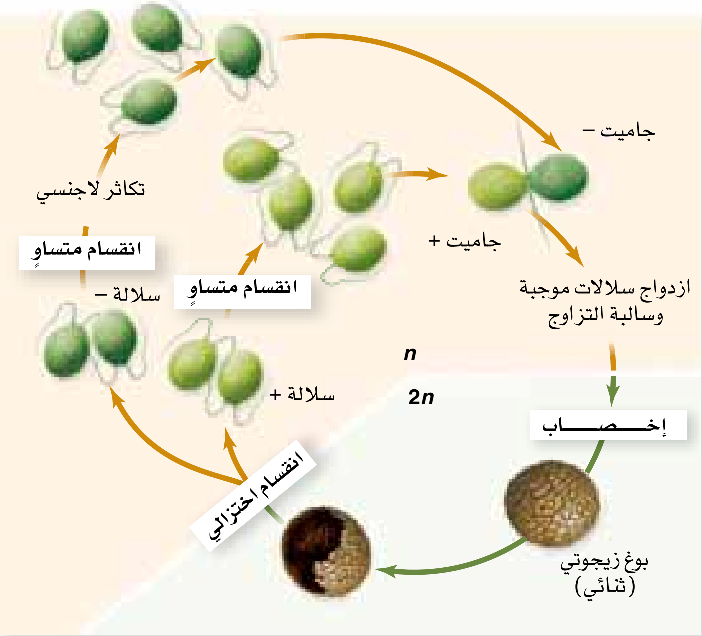
بعد أن أكملنا المراجعة العامة لدورات حياة النبات، علينا أن ننظر بعد ذلك إلى مجموعات النبات الرئيسة. في حين نحن نقوم بذلك، ستلاحظ اختزالًا في الطور الجاميتي من مجموعة إلى أخرى وفقدًا **لمحافظ الجاميتات Gametangia** متعددة الخلايا (تراكيب تنتج بها الجاميتات) وزيادة في التخصص للعيش على اليابسة بما في ذلك التكيفات التركيبية المدهشة للنباتات المزهرة، وهي النباتات السائدة اليوم.

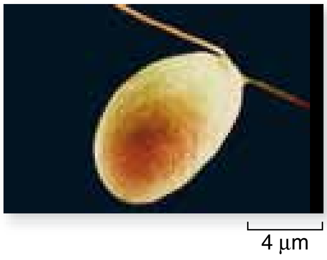
النباتات متعددة الخلايا لها دورات حياة أحادية ثنائية العدد الكروموسومي. تنتج الأطوار البوغية الثنائية متعددة الخلايا أبواغًا أحادية بالانقسام الاختزالي. تتطور الأبواغ إلى طور جاميتي أحادي الكروموسومات متعدد الخلايا بالانقسام المتساوي ينتج جاميتات أحادية بالانقسام المتساوي.

3-30 الطحالب الخضراء: الطحالب الخضراء المائية



للطحالب الخضراء سلالتان متميزتان: **الطحالب الخضراء Chlorophytes** التي سنناقشها هنا، وسلالة أخرى هي **الطحالب السبحية Streptophytes** التي أعطت نباتات اليابسة (انظر الشكل 30-1). تحظى الطحالب الخضراء باهتمام خاص هنا بسبب تنوّعها غير العادي وخطوط تخصصها. للطحالب الخضراء سجل أحافير واسع يعود إلى 900 مليون سنة. الطحالب الخضراء الحديثة تشبه كثيرًا نباتات اليابسة خاصة في بلاستيداتها الخضراء التي تشبه من ناحية بيوكيميائية مثيلاتها في النباتات. فهي تحتوي كلوروفيل a و b إضافة إلى الكاروتينات.





الشكل 30-3

دورة حياة الكلاميدوموناس. هذا الطحلب الأخضر وحيد الخلية له تكاثر جنسي ولاجنسي. بخلاف الطحالب الخضراء متعددة الخلايا لا يكون اتحاد الجاميتات متبوعًا بانقسام متساوٍ.

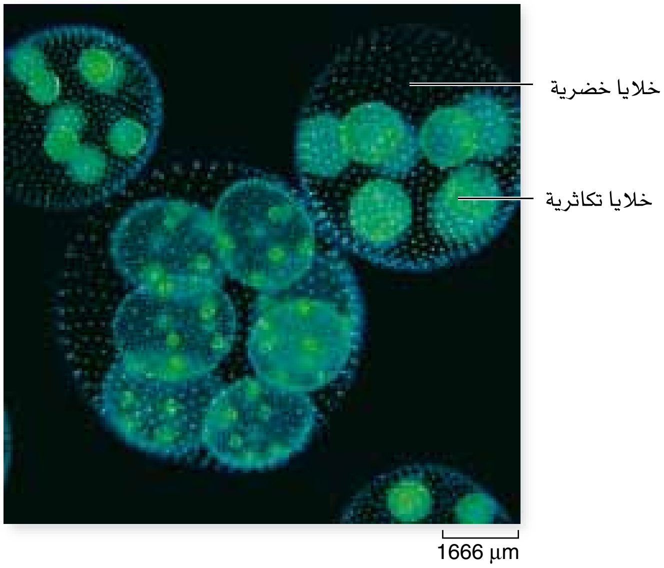
قد تكون الطحالب الخضراء وحيدة الخلية

ربّما يمثل الطحلب الأخضر الكلاميدوموناس *Chlamydomonas* الحالة البدائية للطحالب الخضراء (الشكل 30-3). فالأفراد مجهرية (عادة أقل من 25 ميكرومترًا طولًا) وخضراء، ومستديرة، ولها سوطان في الطرف الأمامي. تتحرك سريعًا في الماء بالضرب بالأسواط في اتجاهات متعاكسة. وكل فرد لديه بقعة عينية تحتوي نحو 100,0000 جزيء من الرودوبسين، وهي الصبغة نفسها المستخدمة في عيون الفقريات. يستخدم الضوء الذي تستقبله البقعة العينية من قِبل الطحلب لتوجيه السباحة. معظم أفراد الكلاميدوموناس أحاديّ العدد الكروموسومي، ويتكاثر لاجنسيًا، وجنسيًّا كذلك (انظر الشكل 30-3).

لقد اشتقت خطوط عدة من التخصص التطوري من مخلوقات، مثل الكلاميدوموناس. أول هذه الخطوط تطور طحالب خضراء أحادية الخلية غير متحركة. فالكلاميدوموناس قادر على استرجاع أسواطه، والاستقرار بوصفه مخلوقًا وحيد الخلية إذا ما جفت البركة التي يعيش فيها. فقد وجدت بعض الطحالب الشائعة في التربة، والقلف مثل كلوريللا *Chlorella* وهي بشكل أساسي تشبه الكلاميوموناس في هذه الصفة، ولكنها لا تمتلك القدرة على تكوين الأسواط. الكلوريللا شائعة الانتشار في الماء العذب، والمالح، وفي التربة. ومعروف أنها تتكاثر لاجنسيًّا فقط.

الشكل 30-4

الفولفوكس. يشكل هذا الطحلب الأخضر مستعمرة، حيث تتخصص بعض الخلايا للتكاثر. يمثل الفولفوكس مرحلة وسطية على الطريق نحو تعدد الخلايا.



الطحالب الخضراء المكوّنة للمستعمرات تبدي بعض التخصص في الخلايا

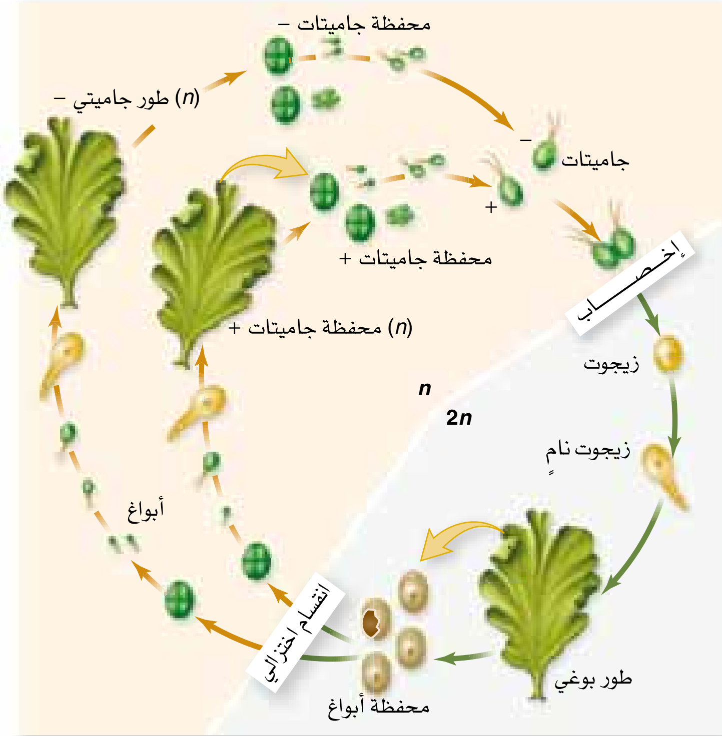
يتعلّق خط رئيس آخر من التخصص من خلايا تشبه خلايا كلاميدوموناس، بتكوين مخلوقات مشكّلة للمستعمرات ومتحركة. في هذه الأجناس من الطحالب الخضراء، تحتفظ الخلايا شبيهة الكلاميدوموناس ببعض فرديتها.

يُعدّ الفولفوكس *Volvox* (الشكل 30-4) الأكثر تعقيدًا بين هذه المخلوقات، وهو يشبه كرة مجوّفة مكوّنة من طبقة واحدة من 500 – 60,000 خلية مفردة، كل منها لها سوطان. عدد قليل من الخلايا فقط هي تكاثرية، وبعض الخلايا التكاثرية تنقسم لاجنسيًّا؛ إذ تنبعج داخليًّا وتعطي مستعمرات جديدة تبقى بصورة مبدئية ضمن المستعمرة الأم. أمّا بعضها الآخر فينتج جاميتات.

قد تظهر الطحالب الخضراء متعددة الخلايا دورات حياة أحادية وثنائية العدد الكروموسوميّ

توجد دورات الحياة الأحادية-الثنائية في بعض الطحالب الخضراء والطحالب السبحية التي تضم طحالب الكارا ونباتات اليابسة. إنّ طحلب أولفا *Ulva* هو طحلب أخضر متعدد الخلايا له جيل جاميتي، وآخر بوغي متماثلان تمامًا، ويتألف كل منهما من طبقتين من الخلايا المسطحة (الشكل 30-5). وبخلاف طحالب الكارا، فإنّ أيًّا من الطحالب الخضراء السلفية لا يعطي نباتات اليابسة.

اشتقت طحالب وحيدة الخلية غير متحركة وطحالب متعددة الخلايا مشكّلة للمستعمرات، وذات أسواط من طحالب خضراء، مثل الكلاميدوموناس، وهو مخلوق أحادي الخلية، ثنائي الأسواط. واشتقت طحالب خضراء متعددة الخلايا، من ضمنها أولفا من أسلاف وحيدة الخلايا بسيطة. الطحالب الخضراء لم تتطور إلى نباتات اليابسة.



الشكل 30-5

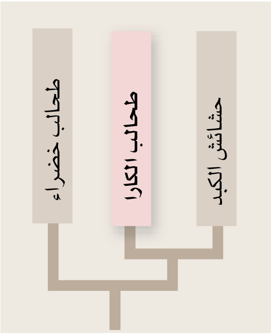
دورة حياة الطحلب أولفا. هذا الطحلب الأخضر له دورة حياة أحادية وثنائية العدد الكروموسومي. الطوران البوغي والجاميتي متعددا الخلايا ومتطابقان في المظهر.

استقصاء ؟

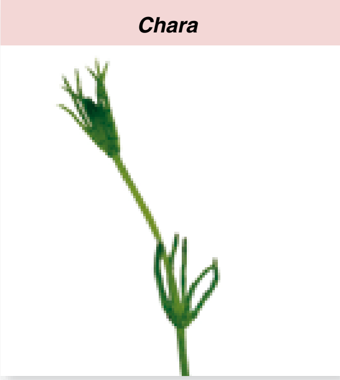
هل تتشكل جاميتات أولفا بالانقسام الاختزالي؟ اشرح إجابتك.

30-4 طحالب الكارا: طحالب خضراء ذات علاقة بنباتات اليابسة

طحالب الكارا سلالة من الطحالب السبحية، وهي طحالب خضراء أيضًا، تتميز عن بقية الطحالب الخضراء بقرب علاقتها النشوئية مع نباتات اليابسة. لقد حيَّر تشخيص أي سلالات طحالب الكارا هي شقيقة (ذات علاقات وثيقة) لنباتات اليابسة علماء الأحياء مدة من الزمن. وفي الوقت الراهن، يحابي الدليل الجزيئي المشتق من RNA الرايبوسومي وتعاقبات DNA طحالب الكارا على أنها السلالة الطحلبية الخضراء في الطحالب السبحية.



إنّ السلالتين المرشحتين من طحالب الكارا، هما Charales التي تضم نحو 300 نوع و Coleochaetales التي تضم 30 نوعًا (الشكل 30-6). كلتا السلالتين طحالب ماء عذب بشكل أساسي، لكن الأولى، Charales، أضخم مقارنة بالسلالة الثانية المجهرية. وإن كلتاهماذات شبه مع نباتات اليابسة. السلالة الثانية، *Coleochaete*، وأقاربها لها روابط سيتوبلازمية بين الخلايا



الشكل 30-6

تمثل طحالب *Chara* و *Coleochate* السلالتين الأكثر قربًا مع نباتات اليابسة. طحلب الكارا وأقرباؤه يعتقد الآن أنه يتشاطر سلفًا مشتركًا مع الطحلب الذي أعطى نباتات اليابسة كلّها.

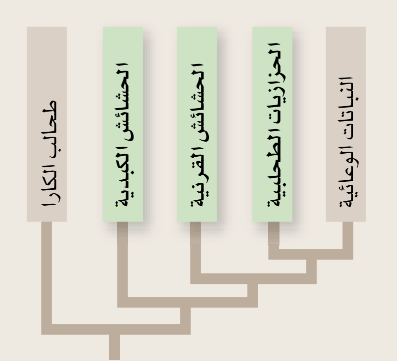
تدعى بلازمودسماتا *Plasmodesmata* توجد في نباتات اليابسة. طحلب الكارا *Chara* يمر بانقسام متساوٍ وتخصّر في السيتوبلازم، مثل خلايا نباتات اليابسة. وشكلت كلتا السلالتين سجادةً خضراء حول حواف برك الماء العذب والسبخات، ولا بد أنّ أحد الأنواع قد تمكن من شق طريقه نحو اليابسة بنجاح.

في الوقت الراهن، يبدو أن **السلالة الأولى** Charales هي السلالة الشقيقة لنباتات اليابسة. في حين أن السلالة الثانية هي ثاني الأقارب قربًا. تعود متحجرات السلالة الأولى إلى 420 مليون سنة، ما يشير إلى أن السلف المشترك مع نباتات اليابسة كان طحلبًا معقدًا نسبيًّا يعيش في الماء العذب.

السلالة Charales طحالب خضراء ربما تكون الشقيق الأقرب لنباتات اليابسة.

5-30 الحزازيات: نباتات خضراء لا وعائية

إن **الحزازيات Bryophytes** أقرب الأحفاد الحية لنباتات اليابسة الأولى. النباتات في هذه المجموعة تدعى أيضًا لاوعائيات بسبب افتقارها إلى خلايا نقل مشتقة تدعى القصيبات *Tracheids*.



يمكن استخدام الدليل من الأحافير، ومن علم التصنيف التطوري الجزيئي لإعادة بناء أشكال حياة نباتات اليابسة الأولى. لقد كان توافر الماء والغازات عوامل محددة. ومن المحتمل أن هذه النباتات كان لديها قدرة محدودة على تنظيم مستويات الماء داخليًا، وربما كانت قادرة على تحمل الجفاف. وهي صفات موجودة في معظم الحزازيات الحية، على الرغم من أن بعضها مائيّ.

تفتقر الطحالب، بما في ذلك Charales، إلى الجذور. الفطريات ونباتات اليابسة تعايشتا معًا، إذ شكلت الفطريات علاقة وثيقة مع النباتات حسنت من امتصاص الماء. إن علاقة التعايش الحميمة التي نشأت بين الفطريات والنباتات، وتدعى علاقة **الفطريات الجذرية Mycorrhizal association**، موجودة أيضًا في كثير من الحزازيات الحية.

الحزازيات غير متخصصة ولكنها ناجحة في كثير من البيئات

تضم الحزازيات 24,700 نوعًا تقريبًا، وكلها بسيطة، ولكنها متكيفة لبيئات يابسة متنوعة تضم حتى الصحاري. معظم الحزازيات صغيرة، والقليل منها يتجاوز ارتفاعه 7سم. للحزازيات خلايا ناقلة للماء والمواد الغذائية غير القصيبات. إن القصيبات صفة مشتقة تميز كل النباتات الوعائية، وهي نباتات اليابسة جميعها باستثناء الحزازيات.

أحيانًا، تدعى الحزازيات النباتات اللاوعائية، لكن مصطلح عديمة القصيبات *Nontracheophyte* هو أكثر دقة؛ لأن لديها خلايا ناقلة من أنواع مختلفة.

يتفق العلماء الآن على أن الحزازيات تتألف من ثلاث سلالات من نباتات غير متخصصة متميزةً تمامًا، هي: **حشائش الكبد Liverworts، والحشائش القرنية Hornworts والحزازيات الطحلبية Mosses**. الأطوار الجاميتية بها ضوئية التغذية وأكثر وضوحًا من الأطوار البوغية. تتعلق الأطوار البوغية بالأطوار الجاميتية، وتعتمد عليها في التغذية بدرجات مختلفة. بعض الأطوار البوغية تنغمر كليًّا في أنسجة الطور الجاميتي، وبعضها الآخر ليس كذلك، وهو عادة ما يتحول إلى لون بني أو مصفر عند النضج. ومثلها مثل الخنشاريات والنباتات الوعائية الأخرى (ذوات القصيبات)، تحتاج الحزازيات إلى الماء (كماء المطر) لكي تتكاثر جنسيًّا، وكأنما هي تتبع أصولها المائية. ولهذا، فليس مستغربًا أن تكون شائعة بشكل خاص في الأماكن الرطبة في كل من المناطق الاستوائية والمعتدلة.

تُشكّل حشائش الكبد قبيلة قديمة

إنَّ الكلمة الإنجليزية القديمة *Wyrt* تعني نباتًا أو عشبًا. تمتلك بعض حشائش الكبد الشائعة (قبيلة النباتات الكبدية) أطوارًا جاميتية مسطحة ذات فصوص تشابه تلك التي في الكبد، ومن هنا جاء اسمها. وعلى الرغم من أن حشائش الكبد المفصصة هي أفضل من يمثل هذه القبيلة، فإنها لا تشكل سوى 20% من الأنواع (الشكل 30–7). أما الـ 80% الباقية فهي ورقية، وتشبه الحزازيات ظاهريًّا. يكون الطور الجاميتي منبطحًا لا قائمًا، وأشباه الجذور وحيدة الخلايا.

لدى بعض حشائش الكبد أكياس هوائية تحتوي صفوفًا متفرعةً قائمةً من الخلايا القادرة على البناء الضوئي، وكل كيس له ثقب عند القمة لتسهيل تبادل الغازات. وبخلاف الثغور، تكون هذه الثقوب مفتوحة بشكل ثابت، ولا تستطيع الإغلاق.

التكاثر الجنسي في حشائش الكبد شبيه بذلك الذي في الحزازيات. قد تشكل حشائش الكبد المفصصة محافظ جاميتية في تراكيب تشبه المظلّة. يحدث التكاثر اللاجنسي عندما تنمو قطع من الأنسجة تشبه العدسة، بعد أن تتحرر من النبات الجاميتي، لكي تنمو مشكلة نباتًا جاميتيًّا جديدًا.

طوّرت الحشائش القرنية ثغورًا

يُعَدُّ أصل الحشاش القرنية (قبيلة Anthocerophyta) محيرًا. فربما تكون من بين أقدم نباتات اليابسة، ومع ذلك، فإن أقدم متحجرات أبواغ الحشائش القرنية تعود إلى الحقبة الطباشيرية (145-65 مليون سنة خلت) عندما بدأت مغطاة البذور بالظهور.

الشكل 30–7

حشيشة الكبد الشائعة، الماركنتيا، (قبيلة النباتات الكبدية). النباتات البوغي المجهري يتشكل بالإخصاب ضمن أنسجة تراكيب تشبه المظلّة ترتفع من سطح النبات الجاميتي الزاحف الأخضر المسطح.

الشكل 30-8

الحشائش القرنية (قبيلة Anthocerophyta). يبدو الطور البوغي للحشائش القرنية في هذه الصورة. تكون معظم النباتات البوغية للحشائش القرنية ضوئية التغذية، بخلاف الطور البوغي لأنواع الحزازيات الأخرى.

يشبه الطور البوغي الصغير للحشائش القرنية يد المكنسة الخضراء الصغيرة أو القرون، إذ يرتفع من الطور الجاميتي الرقيق الذي يكون عادةً أقل من 2 سم قطرًا (الشكل 30-8). وتكون قاعدة الطور البوغي مغمورة في أنسجة الطور الجاميتي التي تستمد منها بعض الغذاء. ومع ذلك، فإن الطور البوغي له ثغور تنظم التبادل الغازي، وهو ضوئي التغذية، ويعطي معظم الطاقة المطلوبة للنمو والتكاثر. تحتوي خلايا الحشائش القرنية عادة على بلاستيدة خضراء واحدة كبيرة.

الحزازيات الطحلبية لها أشباه جذور وأنسجة ناقلة للماء

بخلاف نوعي الحزازيات السابقين، يتألف الطور الجاميتي **للحزازيات الطحلبية Mosses** بشكل نموذجي من تراكيب صغيرة تشبه الأوراق (ليست أوراقًا حقيقية تحتوي أنسجة وعائية)، وتكون الأوراق مرتبة حلزونيًّا أو بالتبادل حول محور يشبه الساق (الشكل 30-9)؛ ويكون المحور مثبتًا بالأرضية التي يعيش عليها عن طريق **أشباه جذور Rhizoids**. يتألف كل شبه جذر من خلايا متعددة تمتص الماء، ولكن ليس بحجم الماء نفسه الذي تمتصه جذور النباتات الوعائية.

الشكل 30-9

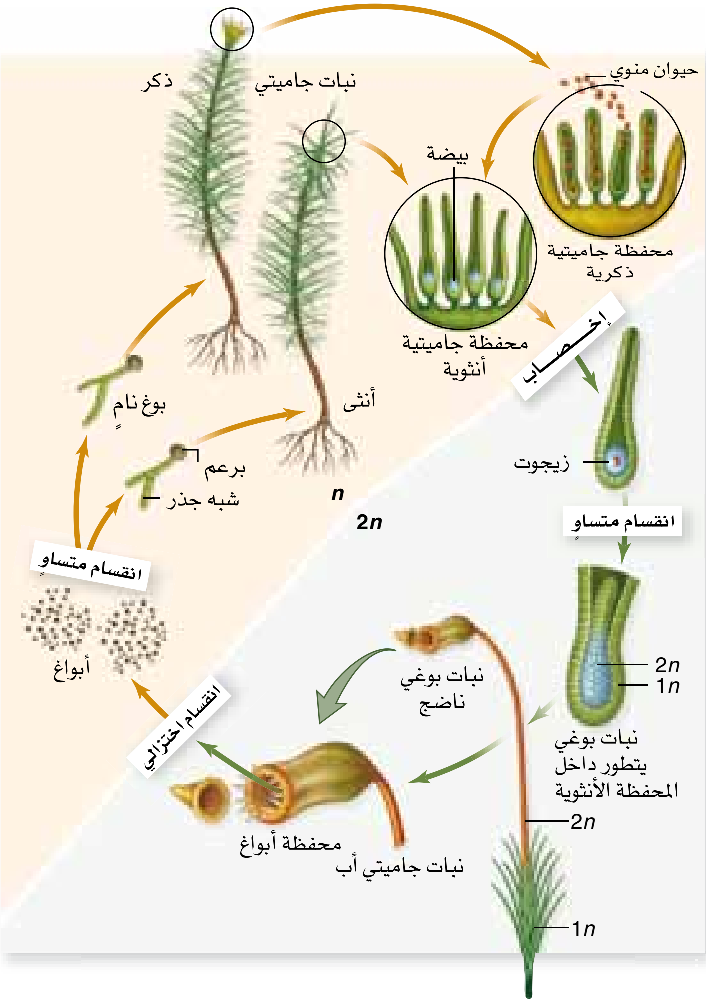
الحزاز الطحلبي الكأس الشَّعْري Polytrichum (قبيلة النباتات الحزازية). التراكيب التي تشبه الأوراق تعود للنبات الجاميتي، وكل من الأعناق البنية المصفرة وذات المحفظة (محفظة الأبواغ) عند قمتها تشكل النبات البوغي.

لا تشترك التراكيب الورقية للحزازيات الطحلبية في الكثير مع أوراق النباتات الوعائية، فيما عدا المظهر الخارجي للنصل المسطح الأخضر، وللعرق الوسطي السميك قليلًا الذي يمتد طوليًّا في وسط الورقة. الأوراق سمكها طبقة خلوية واحدة فقط (فيما عدا العرق الوسطي) وإنها تفتقر إلى الأشرطة الوعائية، والثغور. والخلايا جميعا مفردة العدد الكروموسومي.

قد يرتفع الماء في شريط من الخلايا المتخصصة في مركز محور النبات الجاميتي للحزازيات الطحلبية. بعض هذه النباتات له أيضًا خلايا متخصصة لنقل الغذاء تحيط بتلك الناقلة للماء.

تكاثر الحزازيات الطحلبية

تتشكل محافظ جاميتية متعددة الخلايا عند قمة النبات الجاميتي الورقي (الشكل 30-10). فا**لمحافظ الجاميتية الأنثوية Archegonia** قد تتطور إما على النبات الجاميتي المنتج **للمحافظ الجاميتية الذكرية Antheridia** أو على نباتات مختلفة. تنتج بيضة واحدة في الجزء السفلي المنتفخ من المحفظة الأنثوية، في حين ينتج كثير من الحيوانات المنوية في المحفظة الجاميتية الذكرية.



الشكل 30-10

دورة حياة حزاز طحلبي نموذجي. معظم دورة حياة الحزاز الطحلبي حالة فردية الكروموسومات. النبات الجاميتي الورقي ضوئي التغذية، لكن النبات البوغي الأصغر ليس كذلك، بل هو معتمد غذائيًّا على النبات الجاميتي. الماء ضروريّ لحمل الحيوانات المنوية إلى البيضة.

عندما تتحرر الحيوانات المنوية من المحفظة الذكرية تسبح بمساعدة الأسواط خلال طبقة رقيقة من الندى أو ماء المطر إلى المحفظة الأنثوية. ويتحد حيوان منوي واحد (مفرد الكروموسومات) مع البيضة (مفردة أيضًا) فيشكلان زيجوتًا ثنائي الكروموسومات. ينقسم الزيجوت انقسامًا متساويًا، ويتطور إلى نبات بوغي، وعنق قاعدي رفيع ذي محفظة منتفخة عند القمة هي محفظة الأبواغ *Sporangium*. وفي حين يتطور النبات البوغي، فإن قاعدته تكون مغمورة في أنسجة النبات الجاميتي الذي يشكل مصدره الغذائي.

تكون محفظة الأبواغ غالبًا أسطوانية أو صولجانية الشكل. وتعايش خلايا أمهات الأبواغ انقسامًا اختزاليًّا داخل المحفظة، فتنتج كل منها أربعة أبواغ مفردة. في كثير من الحزازيات الطحلبية، تنفجر قمة المحفظة عند النضج، وتتحرر الأبواغ. والأبواغ التي تستقر في موقع رطب مناسب قد تنمو، مستخدمة الانقسام المتساوي، إلى تراكيب تشبه الخيوط تتفرع لتشكل أشباه الجذور، وتتبرعم لتنمو قائمة، حيث يتطور كل برعم إلى نبات جاميتي جديد مكون من محور ورقي.

انتشار الحزازيات الطحلبية

تشكل هذه النباتات أكثر النباتات وفرة في المنطقة القطبية الشمالية والجنوبية، ما يشكل العدد الأكبر من الأفراد في هذه المناطق القاسية. غير أن أكبر تنوّع لأنواع الحزازيات الطحلبية موجود في المناطق الاستوائية. كثير من الحزازيات قادر على مقاومة فترات الجفاف الطويلة على الرغم من أنها ليست شائعة في الصحاري.

معظم الحزازيات الطحلبية حساسة جدًا لتلوّث الهواء، ونادرًا ما توجد بوفرة في المدن، أو قربها، أو في المناطق ذات المستوى العالي من تلوّث الهواء. بعض الحزازيات الطحلبية مثل طحالب الخُثّ *Sphagnum* تستطيع امتصاص نحو 25 مرّة قدر وزنها من الماء، وهي مهمة تجاريًّا بوصفها مكيفًا للتربة، أو وقودًا عندما تجف.

السلالات الثلاث الرئيسة من النباتات عديمة القصيبات، هي: الحشائش الكبدية والحشائش القرنية، والحزازيات الطحلبية، جميعها غير متخصصة نسبيًا، ولكنها متلائمة بشكل جيد مع بيئات أرضية متباينة.

6-30 سمات النباتات الوعائية

إنّ أول النباتات الوعائية التي لدينا ولها سجل كامل تقريبًا تنتمي إلى قبيلة Rhyniophyta. لقد ازدهرت هذه النباتات منذ 410 ملايين سنة، ولكنها الآن منقرضة. ونحن غير متأكدين كيف كانت تبدو أقدم النباتات الوعائية، ولكن متحجرات *Cooksonia* تعطينا فكرة عن خصائصها (الشكل 30-11). نبات *Cooksonia*، أول نباتات اليابسة الوعائية المعروفة، ظهر في الحقبة السيلورية المتأخرة منذ نحو 420 مليون سنة. لقد كان نباتًا ناجحًا جزئيًّا؛ لأنه واجه منافسة قليلة في أثناء انتشاره فوق مساحات واسعة من اليابسة. والنباتات كانت تصل إلى بضعة سنتمترات فقط في الطول، ولم يكن لها جذور أو أوراق. لقد تكوّنت

الشكل 30-11

الجنس *Cooksonia*، أول نباتات اليابسة الوعائية المعروفة. تمثل الأحفورة نباتًا عاش منذ 410 ملايين سنة. يعود الجنس *Cooksonia* إلى قبيلة *Rhyniophyta* التي تتألف بشكل كامل من نباتات منقرضة. ينتهي ساقها القائم المتفرع الذي لا يتجاوز ارتفاعه بضعة سنتمترات بمحافظ بوغية، كما تشاهد هنا. وربما عاش هذا الجنس في بيئات رطبة مثل المستويات الوحلية، وكان له كيوتيكل مقاوم، وأنتج أنواعًا تشبه أنواع النباتات الوعائية.

من محور متفرع تشعبت أغصانه بشكل متساوٍ، وامتدت بخفّة نحو القمة. وقد كانت **متجانسة الأبواغ Homosporous** (تنتج نوعًا واحدًا فقط من الأبواغ)، وكانت محافظ الأبواغ تتشكل عند قمم الأفرع. وقد طوّرت النباتات الوعائية القديمة الأخرى التي أعقبته تشكيلات أكثر تعقيدًا من محافظ الأبواغ، ثم بدأت الأوراق بالظهور على هيئة درنات من السيقان.

يسمح النسيج الوعائي بتوزيع المواد الغذائية

لقد أصبح نبات *Cooksonia* والنباتات المبكرة الأخرى التي أعقبته مستعمرًا ناجحًا لليابسة بتطويره أنظمة لنقل الماء والغذاء تدعى الأنسجة الوعائية *Vascular tissue*. تتألف هذه الأنسجة من أشرطة من خلايا أسطوانية أو متطاولة، متخصصة، وتشكل شبكة خلال النبات، وتمتد من قرب قمم الجذور، وخلال السيقان، وإلى داخل الأوراق الحقيقية، التي تُعرّف بوجود الأنسجة الوعائية في النصل. أحد أنواع الأنسجة الوعائية، وهو **الخشب Xylem** ينقل الماء والمعادن المذابة به إلى الأعلى من الجذور؛ والنوع الآخر من الأنسجة هو **اللحاء Phloem** الذي ينقل السكروز والإشارات الهرمونية خلال النبات. تمكّن الأنسجة الوعائية من تحسين الارتفاع والحجم في النباتات الوعائية. إن من المهم ملاحظة أن الأنسجة الوعائية تتطور في النبات البوغي، وليس (مع القليل من الاستثناءات) في النبات الجاميتي. (سيناقش تركيب الأنسجة الوعائية بشكلٍ وافٍ في الفصل الـ 38). إن وجود الكيوتيكل والثغور هما أيضًا من سمات النباتات الوعائية.

؟ استقصاء

ربما كان للنباتات الوعائية ميزة انتخابية في أثناء تطور نباتات اليابسة. اشرح السبب.

تضم النباتات الوعائية سبع قبائل قائمة تندرج في ثلاث سلالات

توجد اليوم ثلاث سلالات من النباتات الوعائية، هي: (1) **لايكوفاتيا Lycophyta** (الحزازيات الصولجانية)، (2) **النباتات المجنحة Pterophyta** (الخنشاريات وأقرباؤها)، (3) **والنباتات البذرية Seed**

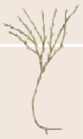
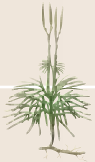
plants. لقد غير التقدم في علم التصنيف التطوري الجزيئي الطريقة التي ننظر بها إلى التاريخ التطوري للنباتات الوعائية. فالخنشاريات المُكَنِّسة، وذيل الحصان كان يعتقد مدة طويلة أنها قبائل متميزة وانتقالية بين الحزازيات والنباتات الوعائية. ويبين الدليل النشوئي الآن أنها أقرب الأقارب الحية للخنشاريات، وضُمت في سلالة النباتات المجنحة.

سادت قبائل النباتات الوعائية السبع الحية (الجدول 30-1) البيئات اليابسة في كل مكان باستثناء أعلى القمم الجبلية والتندرا. وتسود فيها دورات الحياة الأحادية والثنائية العدد الكروموسومي، ولكن النبات الجاميتي اختزل في الحجم نسبة للنبات البوغي في أثناء تطور النباتات الوعائية. وقد حدث اختزال مماثل في محافظ الجاميتات متعددة الخلايا كذلك.

شكلت البذور ابتكارًا آخر في بعض القبائل

لقد صاحب اختزال حجم النبات الجاميتي وتعقيده ظهورُ البذور. إن **البذور Seeds** تراكيب عالية المقاومة، ومتلائمة بشكل جيد لحماية جنين النبات من الجفاف، ولدرجة ما من المفترسات. إضافة إلى ذلك، فإن البذور جميعها غالبًا ما تحتوي وافرًا من الغذاء للنبات الصغير. توجد البذور فقط في النباتات **مختلفة الأبواغ Heterosporous** (النباتات التي تنتج نوعين من الأبواغ التي تتطور إلى طور جاميتي مذكر ومؤنث مفرد الكروموسومات). يعتقد أن اختلاف الأبواغ ظهر عدة مرات في مسيرة تطور النباتات من تماثل الأبواغ. فزيجوتات متماثلة

الجدول 30-1 القبائل السبع القائمة للنباتات الوعائية

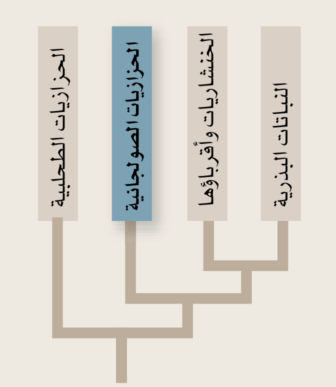
القبيلة	المثال		السمات الأساسية	العدد التقريبي للأنواع الحية
النباتات البذرية				
النباتات الزهرية	النباتات المزهرة (مغطاة البذور)		مختلفة الأبواغ، الحيوانات المنوية غير متحركة، تُنقل إلى البيضة عن طريق أنبوب اللقاح، البذور محاطة بالثمرة، والأوراق تتباين كثيرًا في الحجم والشكل. أعشاب، ومتسلقات، وشجيرات، وأشجار. نحو 14.000 جنس.	250,000
النباتات المخروطية	المخروطيات (بما في ذلك الصنوبر، والبيِّيسيَّة، والطَّقْوس، والتَّنُوب، والخشب الأحمر وغيرها)		نباتات بذرية مختلفة الأبواغ، الحيوانات المنوية غير متحركة، تنتقل إلى البيضة عن طريق أنبوب اللقاح. الأوراق غالبًا إبرية أو حرشفية. أشجار وشجيرات. نحو 50 جنسًا. كثير منها ينتج بذورًا في مخاريط.	601
النباتات السيكادية	السيكادا		مختلفة الأبواغ، الحيوانات المنوية ذات أسواط ومتحركة، ولكنها مقيدة ضمن أنبوب اللقاح الذي ينمو نحو البيضة. نباتات تشبه نبات النخيل، وأوراقها ريشية. النمو الثانوي بطيء بالمقارنة مع المخروطيات. عشرة أجناس. البذور في مخاريط.	206
النباتات النيتوويَّة	النباتات النيتوية		مختلفة الأبواغ، الحيوانات المنوية غير متحركة؛ تنتقل إلى البيضة عن طريق أنبوب اللقاح. هي الوحيدة من بين معراة البذور التي لها أوعية؛ وأشجار، وشجيرات، ومتسلقات. ثلاثة أجناس شديدة التباين (*Ephedra Gnetum, Welwitschia*).	65
النباتات الجِنكيَّة	الجنكو *Ginkgo*		مختلفة الأبواغ، الحيوانات المنوية ذات أسواط ومتحركة، ولكنها تُنقل إلى مقربة من البيضة عن طريق أنبوب اللقاح. أشجار متساقطة الأوراق ذات أوراق تشبه المروحة، ولها عروق متشعبة بالتساوي. البذور تشبه الثمرة الصغيرة وذات غطاء خارجي لحمي كريه الرائحة. جنس واحد.	1
النباتات الوعائية اللابذرية				
النباتات المجنحة	الخنشاريات		متماثلة الأبواغ غالبًا (القليل منها مختلف الأبواغ). الحيوانات المنوية متحركة. الماء الخارجي ضروري للإخصاب. تتفرد لفات الأوراق مع النضج. الطور البوغي الأطوار الجاميتية كلها ضوئية التغذية. نحو 365 جنسًا.	11,000
	ذيل الحصان		متماثلة الأبواغ، الحيوانات المنوية متحركة. الماء الخارجي ضروري للإخصاب. السيقان مُضلعة ومتمفصلة، وهي إما ضوئية أو غير ضوئية التغذية. الأوراق حرشفية، وفي دوائر حول الساق، وغير ضوئية التغذية عند النضج. جنس واحد. متماثلة الأبواغ.	15
	خنشار المكنسة		متماثلة الأبواغ، الحيوانات المنوية متحركة، الماء الخارجي ضروري للإخصاب. لا يوجد تمايز بين الساق والجذر، ليس لها أوراق، أحد الجنسين له امتدادات تشبه الحراشف، والآخر له زوائد تشبه الأوراق.	6
النباتات الصولجانية	الحزاز الصولجاني		متماثلة أو مختلفة الأبواغ، الحيوانات المنوية متحركة. الماء الخارجي ضروري للإخصاب. نحو 12-13 جنسًا.	1150

الأبواغ يمكن إنتاجها من النبات الجاميتي نفسه، أو من نباتين جاميتين مختلفين. أما زيجوتات مختلفة الأبواغ فتنتج من نباتين جاميتيين مختلفين. إن اختلاف الأبواغ يزيد من فرص التشكيلات الجنسية الجديدة في أثناء التكاثر الجنسي.

تضيف الثمار في النباتات المزهرة طبقة من الوقاية للبذرة، وتجتذب الحيوانات التي تساعد على انتشار البذور، ما يوسع المدى الكامن للأنواع. أما الأزهار التي نشأت في مغطاة البذور، فتجذب الملقحات. وتسمح الأزهار للنباتات لكي تضمن فوائد تلقيح خارجي واسع ما يشجع التباين الوراثي.

تمتلك معظم النباتات الوعائية أنسجة ناقلة متطورة جدًا، وجذورًا، وأوراقًا، وجذورًا متخصصة، إضافة إلى الثغور والكيوتيكل. كثير من النباتات لها بذور تحمي الجنين إلى أن تصبح الظروف ملائمة لمزيد من التطور الجنيني.

7-30 الحزازيات الصولجانية



كانت أقدم النباتات الوعائية تفتقر إلى البذور، إذ إن أفراد أربع قبائل من النباتات الوعائية الحية تفتقر أيضًا إلى البذور، وتفتقر إليها كذلك ثلاث قبائل على الأقل معروفة من سجل الأحافير. وبينما نحن نستقصي تكيفات النباتات الوعائية، سنركز على الإستراتيجيات التكاثرية والمزايا التي تمنحها أنظمة النقل المعقدة بصورة متزايدة.

الحزازيات الصولجانية بقايا معمرة لأنواع عاشت في الزمن القديم عندما نشأت النباتات الوعائية أول مرّة (الشكل 30-12). إنها تشكل المجموعة الشقيقة للنباتات الوعائية جميعها. وقد أصبحت أجناس عدة من الحزازيات الصولجانية منقرضة منذ 270 مليون سنة (بعضها يشبه الأشجار). أما اليوم فإنها واسعة الانتشار عالميًا، ولكنها أكثر وفرة في المناطق الاستوائية والمناطق المعتدلة الرطبة.

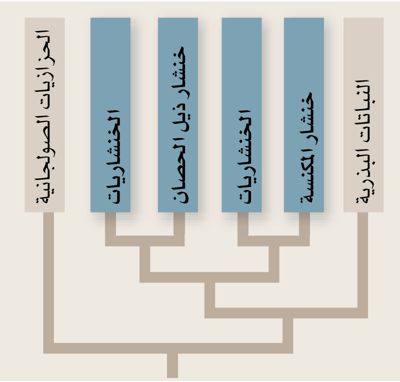
تشابه أفراد 12-13 جنسًا ونحو 1150 نوعًا حيًّا من الحزازيات الصولجانية الحزازيات الطحلبية الحقيقية ظاهريًّا، ولكن ما إن عُرف تركيبها الداخلي وعملياتها التكاثرية حتى أصبح واضحًا أن هذه النباتات الوعائية ليست مرتبطة تمامًا مع الحزازيات الطحلبية. الحزازيات الصولجانية الحديثة إما متماثلة الأبواغ، أو مختلفة الأبواغ. والطور البوغي له ساق ورقية نادرًا ما تتجاوز 30 سم طولًا.

الشكل 30-12

الحزاز الصولجاني. ينمو *Lycopodium clavatum* على أرضية الغابات الرطبة.

الحزازيات الصولجانية تشكل قاعدة للنباتات الوعائية الأخرى جميعها. إنها تشبه الحزازيات ظاهريًّا، ولكنها ليست قريبة لها.

8-30 النباتات المجنّحة: الخنشاريات وأقرباؤها



لا يزال البحث جاريًا في علاقات النشوء بين الخنشاريات وأقرب أقربائها. هناك سلف مشترك أعطى سلالتين: الأولى انشقت لتنتج خطًّا من الخنشاريات وذيل الحصان. والثانية انشقت لتنتج خطًّا من الخنشاريات، وخنشار المكنسة، وهي نباتات تشبه النباتات القديمة.

خنشار المكنسة وذيل الحصان هما قريبان حميمان للخنشاريات. ومثلها كمثل الحزازيات الصولجانية. والحزازيات كلّها تشكّل محافظ جاميتية ذكرية وأنثوية. والماء الحر ضروري لعملية الإخصاب، حيث تسبح الحيوانات المنوية ذات الأسواط، وتتحد مع البيوض. في المقابل، فإن معظم النباتات البذرية لها حيوانات منوية ليست مسوّطة.

فقدت خنشاريات المكنسة جذورها وأوراقها ثانويًا

يتكون الجيل البوغي في **خنشار المكنسة Whisk ferns**، الذي يعيش في المناطق الاستوائية وشبه الاستوائية، من مجرد سيقان خضراء متفرعة بشكل متساوٍ، ودون جذور (الشكل 30-13). والنوعان الاثنان أو الثلاثة من الجنس *Psilotum* لها ثنيات من الأنسجة صغيرة وخضراء، ومرتبة حلزونيًّا. ولكن ليس لديها عروق وسطى أو ثغور. ويعتقد علماء التصنيف التطوري حاليًا أن خنشار المكنسة فقد الأوراق والجذور عندما انشق عن غيره من سلالات الخنشار.

وبالنظر إلى التركيب البسيط لخنشار المكنسة، فإن من المدهش بشكل خاص أن نكتشف أنه موحد الأصل مع الخنشار. إن النبات الجاميتي لخنشار المكنسة عديم اللون بشكل أساسي، وقطره أقل من 2 ملم، في حين يصل طوله إلى 18 ملم.

الشكل 30-13

خنشار المكنسة.
ليس لخنشار المكنسة جذور أو أوراق. السيقان الخضراء ضوئية التغذية ولها محافظ أبواغ صفراء تتعلق بها.

إنه يشكل علاقة تعايشية مع الفطريات التي تزوده بالمواد المغذية. وبعضه يطور عناصر الأنسجة الوعائية، ويتميز أنه النبات الجاميتي الوحيد الذي يقوم بهذا العمل.

ذيل الحصان له سيقان متمفصلة وأوراق تشبه الفرشاة

الأنواع الحية الخمسة عشر من **ذيل الحصان Horsetails** كلها متماثلة الأبواغ، إذ تشكل جنسًا واحدًا هو *Equisetum*. تعود الأشكال المتحجرة من هذا الجنس إلى 300 مليون سنة خلت، أي إلى الحقبة التي كان بعض أقاربها يشبه الأشجار. إنها اليوم واسعة الانتشار في العالم، وخاصة في المناطق الرطبة. وقد يصل طول بعضها الذي يعيش في غابات الخشب الأحمر الساحلية في كاليفورنيا – إلى ثلاثة أمتار. في حين أن طول معظمها أقل من متر (الشكل 30-14).

يتكون النبات البوغي لخنشار ذيل الحصان من ساق مضلعة متمفصلة ضوئية التغذية تنشأ من رايزومات *Rhizomes* تحت الأرض متفرعة، ولها جذور عند عُقدها. عند كل عقدة تبرز دائرة من أوراق تشبه الحراشف، غير ضوئية التغذية.

الشكل 30-14

خنشار ذيل الحصان *Equisetum telmateia*.
يشكل هذا النوع نوعين من السيقان القائمة: أحدهما أخضر وضوئي التغذية والآخر ينتهي بمخروط منتج للأبواغ، غالبًا ما يكون بنيًّا فاتحًا.

تمتلك السيقان التي تكون مجوفة عند مركزها ترسبات من السيليكا في خلايا البشرة للعروق، وجزء السيقان الداخلي له مجموعتان من قنوات أنبوبية عمودية. القناة الخارجية الأضخم التي تتبادل الموقع مع العروق، تحتوي هواء، في حين تحتوي القناة الداخلية الأصغر المقابلة للعروق على الماء. يُدعى خنشار ذيل الحصان أيضًا نبات الجَلْي؛ لأن رواد الغرب الأمريكي كانوا يستعملونه في تنظيف آنية الطبخ.

للخنشاريات أوراق تحمل بثرات

تشكل الخنشاريات المجموعة الأكثر وفرة من النباتات الوعائية اللابذرية، حيث يوجد فيها 11,000 نوع حي. وتشير البحوث الحديثة إلى أنها قد تكون أقرب الأقارب للنباتات البذرية. يشير دليل الأحافير إلى أن الخنشاريات نشأت خلال الحقبة الديفونية منذ 350 مليون سنة، وأصبحت متوافرة. وتباينت في الشكل خلال الخمسين مليون سنة التي أعقبتها. لقد نشأت أسلافها الظاهرية على اليابسة منذ أكثر من 375 مليون سنة. تزدهر الخنشاريات اليوم في مدى واسع من البيئات عبر العالم، لكن 75% تقريبًا من الأنواع موجود في المناطق الاستوائية.

النبات البوغي الواضح قد يكون قطره أقل من 1 سم كما نراه في خنشاريات مائية صغيرة مثل *Azolla* أو أن يكون طوله أكثر من 24 مترًا. في حين يصل طول أوراق أشجار الخنشار إلى 5 أمتار أو أكثر (الشكل 30-15). إن النبات البوغي والنبات الجاميتي الأصغر كثيرًا، الذي نادرًا ما يصل قطره إلى 6 ملم في قطره، كلاهما ضوئي التغذية.

الشكل 30-15

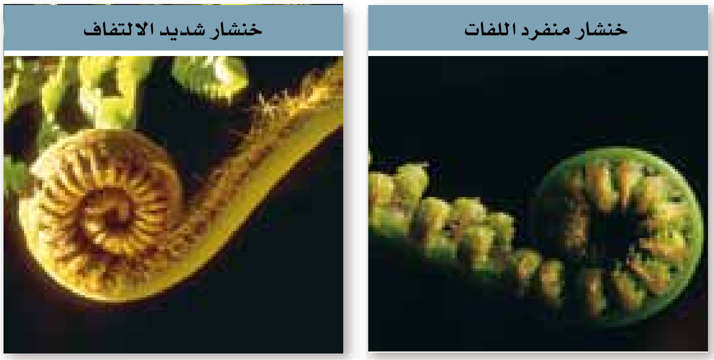
خنشار شجري (قبيلة النباتات المجنحة) في غابات ماليزيا. الخنشاريات أضخم مجموعات النباتات الوعائية بشكل عام.

تختلف دورة حياة الخنشار (الشكل 30–16) من تلك التي للحزازيات الطحلبية بشكل أساسي في درجة التطور الأكبر وفي استقلالية الطور البوغي للخنشار وسيادته. إن الطور البوغي أكثر تعقيدًا من ناحية تركيبية من الطور البوغي للحزازيات؛ لأن له أنسجة وعائية، وجذورًا، وسيقانًا، وأوراقًا جيدة التمايز. يفتقر الطور الجاميتي مع ذلك للأنسجة الوعائية الموجودة في الطور البوغي.

الشكل الخارجي للخنشار

النبات البوغي للخنشار، مَثَلَه مثل ذيل الحصان، له رايزومات. تتطور الأوراق الملتفة *Fronds* عند قمة الرايزومات، وتكون شديدة الالتفاف، وهي تفك لفاتها تدريجيًّا وتمتد (الشكل 30–17). تعد هذه الأوراق الملتفة غذاء غنيًّا، لكن بعض الأنواع تحتوي مركبات ثانوية ذات علاقة بسرطان المعدة.

كثير من الأوراق الملتفة شديدة التشعب، وهي ريشية ما يجعل من الخنشار نبات زينة بالدرجة الأولى. بعض الخنشار مثل *Marsilea* له أوراق تحاكي البرسيم رباعي الأوراق، لكن أوراق *Marsilea* تبدأ بصورة شديدة الالتفاف. تُنتج أنواع أخرى من الخنشار مزيجًا من أوراق ضوئية التغذية وأوراق تكاثرية غير ضوئية التغذية تميل إلى أن تكون بنية اللون.

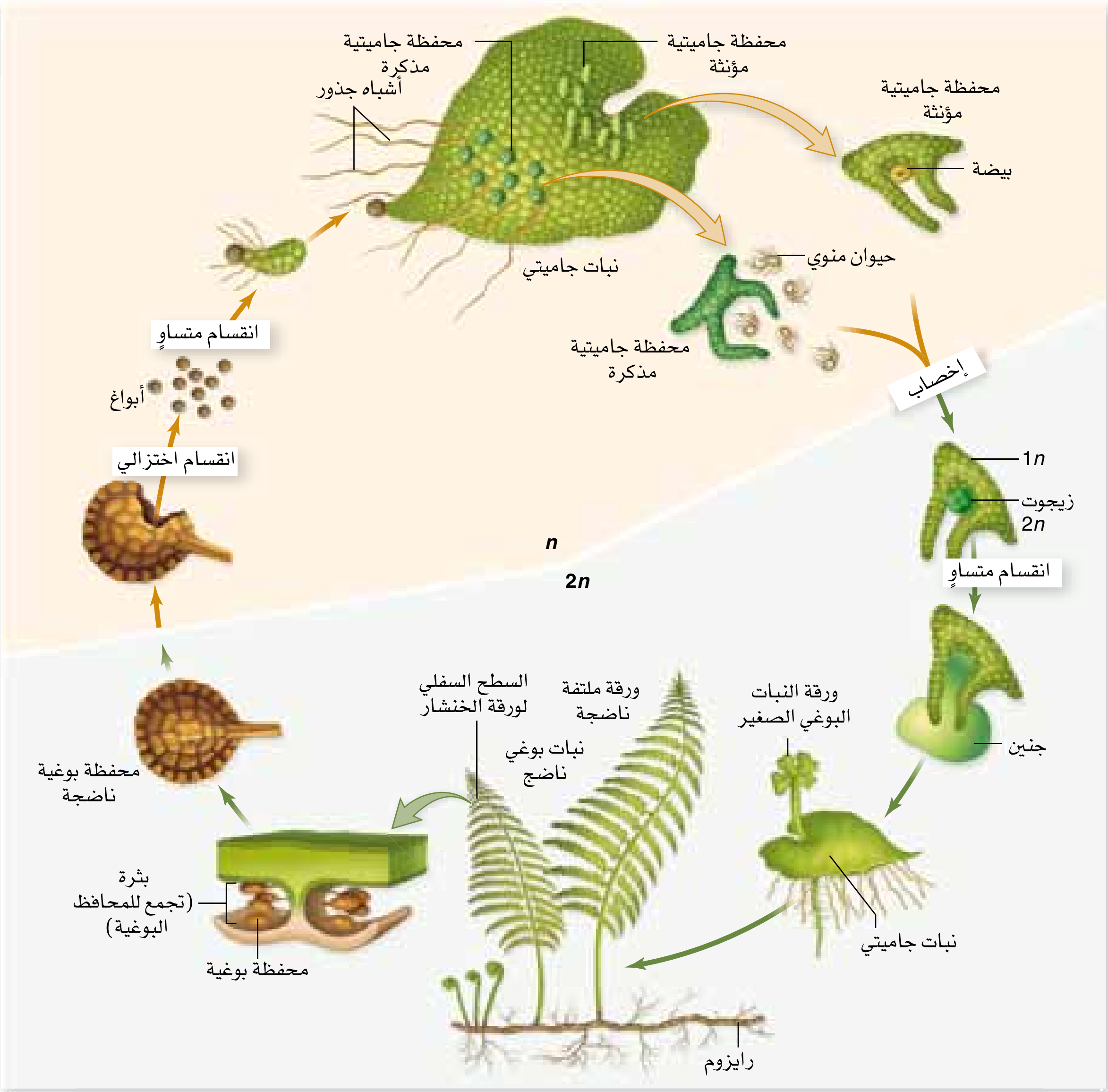


الشكل 30–17

خنشار رأس الكمان. تتطور الأوراق على هيئة حلزون، وتنفرد لفاته ببطء لتعطي الخنشار، بما في ذلك أوراق أشجار الخنشار الموجودة في هذه الصور.

تكاثر الخنشار

معظم الخنشار، متماثل الأبواغ، إذ ينتج محافظ جرثومية متميزة عادة على هيئة مجموعات تدعى **بثرات Sori**، تكون موجودة بصورة نموذجية على السطح السفلي للأوراق الملتفة. عادة، تكون البثرات محمية في أثناء التطور الجنيني



الشكل 30–16

دورة حياة خنشار نموذجي. كلّ من الطور الجاميتي والبوغي ضوئي التغذية، ويستطيع العيش باستقلال. والماء ضروري للإخصاب. تتحرر الحيوانات المنوية على السطح السفلي للنبات الجاميتي، وتسبح في التربة الرطبة إلى النبات الجاميتي المجاور. تنتشر الأبواغ عن طريق الريح.

بغطاء شفاف يشبه المظلة. (للوهلة الأولى، قد يعتقد المرء خطأً أن البثرات هي إصابة على النبات). تُعايش خلايا أمهات الأبواغ ثنائية العدد الكروموسومي في كل محفظة أبواغ انقسامًا اختزاليًّا، فتنتج أبواغًا مفردة العدد الكروموسومي.

عند النضج، تنطلق الأبواغ كالمنجنيق من محفظة الأبواغ، وما يستقر منها على اليابسة في مواقع رطبة قد ينمو منتجًا النبات الجاميتي الذي يكون قلبي الشكل، ويكون سمكه طبقة واحدة من الخلايا (ما عدا في المركز)، وله أشباه جذور تعلقه بالوسط الذي يعيش عليه. أشباه الجذور هذه ليست جذورًا حقيقية؛ لأنها تفتقر إلى الأنسجة الوعائية، ولكنها تساعد على نقل الماء والمواد الغذائية من التربة. وتنتج المحافظ الجاميتية الأنثوية الدورقية الشكل، والمحافظ الذكرية الكروية، إما على النبات الجاميتي نفسه، أو على نباتين مختلفين.

إن الحيوانات المنوية المتكونة في المحفظة الجاميتية الذكرية لها أسواط تستخدمها في السباحة نحو المحفظة الأنثوية عندما يكون الماء موجودًا، وغالبًا ما يتم ذلك استجابة لإشارة كيميائية تفرزها المحفظة الأنثوية. يتحد حيوان منوي واحد مع البيضة الوحيدة الموجودة عند قاعدة المحفظة الأنثوية، فيشكلان الزيجوت. عندئذٍ، يتطور الزيجوت إلى نبات بوغي جديد مكملًا دورة الحياة (الشكل 30-16).

إن محافظ الجاميتات متعددة الخلايا لا تزال تتطور في الخنشاريات. وكما ناقشنا سابقًا، فإن التوجه نحو جيل بوغي سائد في النباتات الوعائية يسمح للخنشاريات بتحقيق ارتفاع أعلى دون أن يؤثر ذلك في سباحة الحيوان المنوي نحو البيضة. وتقدم المحفظة الجاميتية الأنثوية بعض الحماية للجنين المتطور.

الخنشاريات وأقرباؤها لها نبات بوغي واضح، ضخم الحجم، وذو أنسجة وعائية. كثير منها لها جذور وسيقان وأوراق جيدة التمايز. وقد قادت الإزاحة نحو نبات بوغي سائد إلى تطور الأشجار.

30-9 تطور النباتات البذرية

ظهرت النباتات البذرية، التي تُحظى بحماية أكبر للجنين، أول مرة منذ 305-465 مليون سنة، وقد كانت أسلافًا لمعراة البذور ومغطاة البذور. ويبدو أن النباتات البذرية تطورت من نباتات حاملة للأبواغ تدعى **سوابق معراة البذور Progymnosperms**. تشترك سوابق معراة البذور في سمات عدة مع معراة البذور الحديثة، بما في ذلك الأنسجة الوعائية الثانوية (تسمح بزيادة في القطر في مراحل لاحقة من التطور الجنيني). بعض سوابق معراة البذور كان لها أوراق، وتكاثرها بسيط. ومن غير المؤكد معرفة المجموعة من سوابق معراة البذور التي أنتجت النباتات البذرية.

البذرة تحمي الجنين

تمثل البذور تقدمًا مهمًّا من منظور تطوري وبيئي. فالجنين محمي بطبقة إضافية من نسيج النبات البوغي ما ينتج البويضة. في أثناء التطور الجنيني يتصلب هذا النسيج، فيشكل القصرة أو غلاف البذرة. إضافة إلى حماية الجنين من الجفاف. يمكن للبذور أن تنتشر بسهولة. وربما يكون الأكثر أهمية أن وجود البذور يعطي طورًا كامنًا في دورة الحياة ما يسمح للجنين بالعيش، إلى أن تصبح الظروف البيئية مناسبة لمزيد من النمو.

حبوب اللقاح هي الطور الجاميتي الذكري

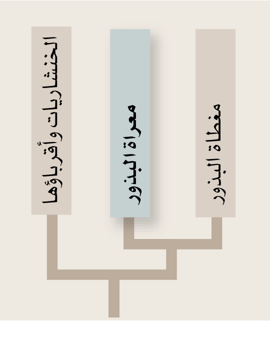
تنتج النباتات البذرية نوعين من النباتات الجاميتية: ذكري وأنثوي، وكل منهما يتكون من عدد قليل من الخلايا فقط. تنتقل **حبوب اللقاح Pollen grains**، وهي الطور الجاميتي الذكري متعدد الخلايا، إلى البيضة الموجودة في الطور الجاميتي الأنثوي عن طريق الرياح، أو عن طريق الملقحات الأخرى. في بعض النباتات البذرية، يتحرك الحيوان المنوي نحو البيضة خلال **أنبوب لقاح Pollen tube** نام، وهذا يلغي الحاجة إلى الماء الخارجي. وبالمقارنة مع النباتات عديمة البذور، فإنَّ النبات الجاميتي كله ينتقل إلى النبات الجاميتي الأنثوي، وليس الحيوان المنوي فقط.

يتطور النبات الجاميتي الأنثوي ضمن البويضة. في مغطاة البذور، تكون البويضات محاطة تمامًا ضمن نسيج النبات البوغي ثنائي الكروموسومات (المبايض التي تتطور إلى ثمارٍ). أما في معراة البذور (غالبًا نباتات بذرية حاملة للمخاريط) فإن البويضات ليست محاطة تمامًا بأنسجة النبات البوغي في أثناء فترة التلقيح.

أعطى سلف مشترك كان له بذور كلًّا من معراة البذور ومغطاة البذور. تعطي البذور حماية للجنين، ويمكن أن تسمح بفترة توقف مطولة في دورة الحياة إلى أن تصبح الظروف البيئية مثالية. تنتج النباتات البذرية نباتات جاميتية ذكرية وأنثوية، النبات الجاميتي الذكريّ هو حبة اللقاح التي تُحمل إلى النبات الجاميتي الأنثوي عن طريق الريح، أو بوسائل أخرى.

30-10 معراة البذور: نباتات ذات بذور عارية

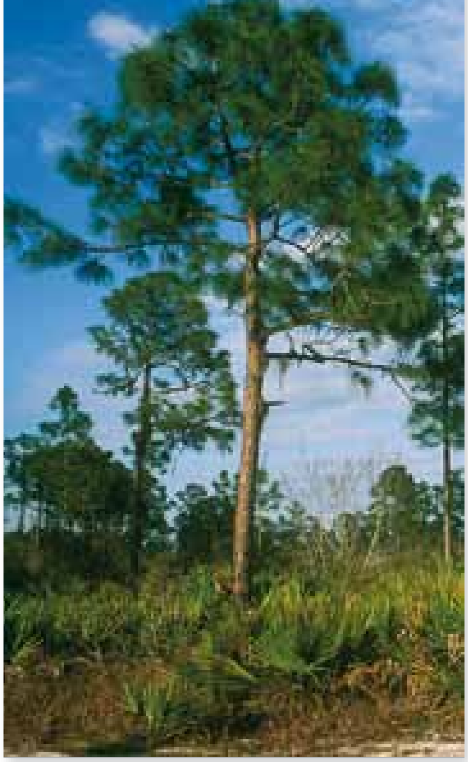
هناك أربع مجموعات من **معراة البذور Gymnosperms** الحية، هي: المخروطيات، والسيكاديات، والنباتات النيتويّة، والجنكيات، وكلها تفتقر إلى الأزهار والثمار التي تمتلكها مغطاة البذور. وفي جميعها تستقر **البويضة Ovule**، التي أصبحت بذرة، مكشوفة على ورقة حرشفية (ورقة أو ساقًا متحوّرة)، وهي ليست محاطة كليًّا بنسيج النبات البوغي في أثناء التلقيح. إن مصطلح *Gymnosperms* يعني حرفيًّا البذور العارية. وعلى الرغم من أن البويضات تكون عارية عند التلقيح، إلا أن بذور معراة البذور تكون محاطة أحيانًا بأنسجة أخرى للنبات البوغي وقت نضجها.



تختلف تفاصيل التكاثر إلى حدٍّ ما في معراة البذور، وتتباين أشكالها بدرجة كبيرة. فالسيكادا والجنكيات مثلًا لهما حيوانات منوية متحركة، في حين أن المخروطيات والنباتات النيتوية لها حيوانات منوية دون أسواط. والحيوانات المنوية جميعها تُحمل إلى البويضة في أنبوب لقاح. يتراوح حجم المخروط الأنثوي من تركيب خشبي صغير يزن أقل من 25 جرامًا، قطره بضعة ملمترات إلى تراكيب هائلة

الشكل 30-18

المخروطيات. الصنوبر الطويل *Pinus palustris* في فلوريدا هو ممثل للنباتات المخروطية، التي هي أضخم قبيلة من معراة البذور



الحجم تنتجها بعض السيكادا، وتزن أكثر من 45 كيلوجرامًا، وتنمو إلى أطوال تتجاوز المتر.

المخروطيات أكبر قبيلة في معراة البذور

أكثر معراة البذور شيوعًا هي **المخروطيات Conifers** (قبيلة النباتات المخروطية) التي تضم الصنوبر (الشكل 30-18) والبِيَسيّة، والطَّقْوس، والأرز، والشوكران، والتنّوب، واللاّرَكس، والسرو، وغيرها. يُعدّ الخشب الأحمر الساحلي (*Sequoia sempervirens*)، أطول النباتات الوعائية الحية، حيث يصل إلى ارتفاع 100 متر تقريبًا، وهو مخروطي يتوطن شمال غرب كاليفورنيا وجنوب غرب ولاية أوريجون.. وهناك مخروطي آخر هو الصنوبر أو المخروط المهلّب (*Pinus longaeva*) الذي يعيش في الجبال البيضاء بكاليفورنيا، ويُعدّ أقدم الأشجار الحيّة عمرًا؛ فإحدى الأشجار قدر عمرها بـ 4900 سنة.

توجد المخروطيات في المناطق المعتدلة الأبرد، وأحيانًا الأكثر جفافًا. كثير من الأنواع يُعدّ مصدرًا لخشب البناء والورق، والراتنج، والتاكسول (يستخدم لمعالجة السرطان) ومنتجات أخرى مهمة اقتصاديًا.

تمثّل الصنوبريات جنسًا من المخروطيات

يوجد اليوم أكثر من 100 نوع من الصنوبريات، وكلها متوطنة في نصف الكرة الشمالي على الرغم من أن مدى أحد الأنواع يمتد إلى جنوب خط الاستواء بقليل. إن الصنوبر والبِيَسيّة، وهما ينتميان للعائلة نفسها، هما أعضاء في الغابات الصنوبرية الواسعة التي تقع بين التندرا القطبية، والغابات متساقطة الأوراق المعتدلة والسهوب إلى جنوبهما. وخلال القرن الماضي، تمت زراعة الصنوبر بشكل مكثف في نصف الكرة الجنوبي.

الشكل الخارجي للصنوبر

للصنوبر أوراق إبرية قاسية تكون غالبًا في مجموعات من اثنتين إلى خمس. تمثل الأوراق التي تمتلك كيوتيكلا سميكًا وثغورًا غائرة تكيفًا تطوريًا لمنع فقدان الماء. إن هذه إستراتيجية مهمة؛ لأن كثيرًا من الأشجار تنمو في مناطق، حيث تكون التربة السطحية متجمدة لجزء من العام، ما يجعل حصول الجذور على الماء أمرًا صعبًا.

تمتلك الأوراق وأجزاء أخرى من الطور البوغي قنوات تُفرز فيها الخلايا المجاورة مادة راتنجية. يردع الراتنج هجمات الحشرات والفطريات. وُيجمع الراتنج لبعض أنواع الصنوبر تجاريًا من أجل الجزء السائل المتطاير الذي يدعى تربنتين *Turpentine*، ومن أجل الجزء الصلب المسمى روزن *Rosin* الذي يستخدم في الأدوات الموسيقية الوترية المقوسة. يفتقر خشب الصنوبر إلى بعض أنواع الخلايا الصلبة التي توجد في الأشجار الأخرى، ولهذا فإنه يعد خشبًا لينًا وليس صلبًا. إن قلف الصنوبر السميك هو تكيف لمقاومة الحرائق ودرجات الحرارة المتدنية تحت الصفر. إن بعض المخاريط تعتمد في الواقع على النار من أجل أن تتفتح لتحرر البذور عند إعادة تحريج المناطق المحترقة.

تراكيب التكاثر

كما ذكرنا سابقًا، النباتات البذرية جميعها مختلفة الأبواغ. لذا، فإنّ الأبواغ تعطي نوعين من النباتات الجاميتية (الشكل 30-19). النبات الجاميتي الذكري (حبوب اللقاح) للصنوبر يتطور من أبواغ صغيرة تنتج في المخاريط الذكرية التي تتطور في مجموعات من 30-70، وتكون موجودة بشكل نموذجي على قمم الأغصان السفلى، حيث قد توجد المئات من هذه المجموعات على شجرة واحدة. المخروط الذكري للصنوبر يتراوح طوله بين 1-4 سم، ويتألف من حراشف ورقية صغيرة مرتبة بشكل حلزوني، أو في دوائر. وتتشكل المحافظ البوغية الصغيرة على هيئة زوج من الأكياس في كل حرشفة. تعايش كثير من خلايا **أمهات الأبواغ الصغيرة Microspore mother cells** في المحافظ البوغية الصغيرة انقسامًا اختزاليًا لتصبح كل منها أربعة أبواغ صغيرة. تتطور الأبواغ الصغيرة إلى حبوب لقاح كل منها مكون من أربع خلايا، ولها زوج من أكياس الهواء تمنحها طفوًا إضافيًا عندما تتحرر في الهواء. وقد تنتج مجموعة واحدة من المخاريط الذكرية للصنوبر أكثر من مليون حبة لقاح. تنتج المخاريط الأنثوية للصنوبر بشكل نموذجي على الأغصان العليا للشجرة نفسها التي تنتج المخاريط الذكرية. المخاريط الأنثوية أكبر حجمًا من الذكرية، وحراشفها تصبح خشبية. تتطور بويضات عند قاعدة كل حرشفة. وتحتوي كل بويضة على محفظة بوغية كبيرة تدعى **النيوسيلة Nucellus**. تحاط النيوسيلة نفسها تمامًا بطبقة سميكة من الخلايا تدعى **الغُلُف Integument** لها فتحة صغيرة، هي **النقير Micropyle**، عند إحدى نهايتيها. تصبح إحدى طبقات الغُلُف لاحقًا غطاء البذرة أو القصرة. تعايش **خلية أم أبواغ كبيرة واحدة Megaspore mother cell** ضمن المحفظة البوغية انقسامًا اختزاليًا لتصبح صفًّا من أربعة أبواغ كبيرة. تنحل ثلاثة من الأبواغ الكبيرة، ولكن الرابع المتبقي يتطور تدريجيًا إلى نبات جاميتي مؤنث خلال الجزء الأكبر من العام. قد يتألف النبات الجاميتي المؤنث عند النضج من آلاف الخلايا وله 2-6 محافظ جاميتية أنثوية تتشكل عند الطرف المحتوي على النقير. تحتوي كل محفظة جاميتية مؤنثة بيضة، هي من الكِبَر، بحيث يمكن رؤيتها دون حاجة إلى مجهر.

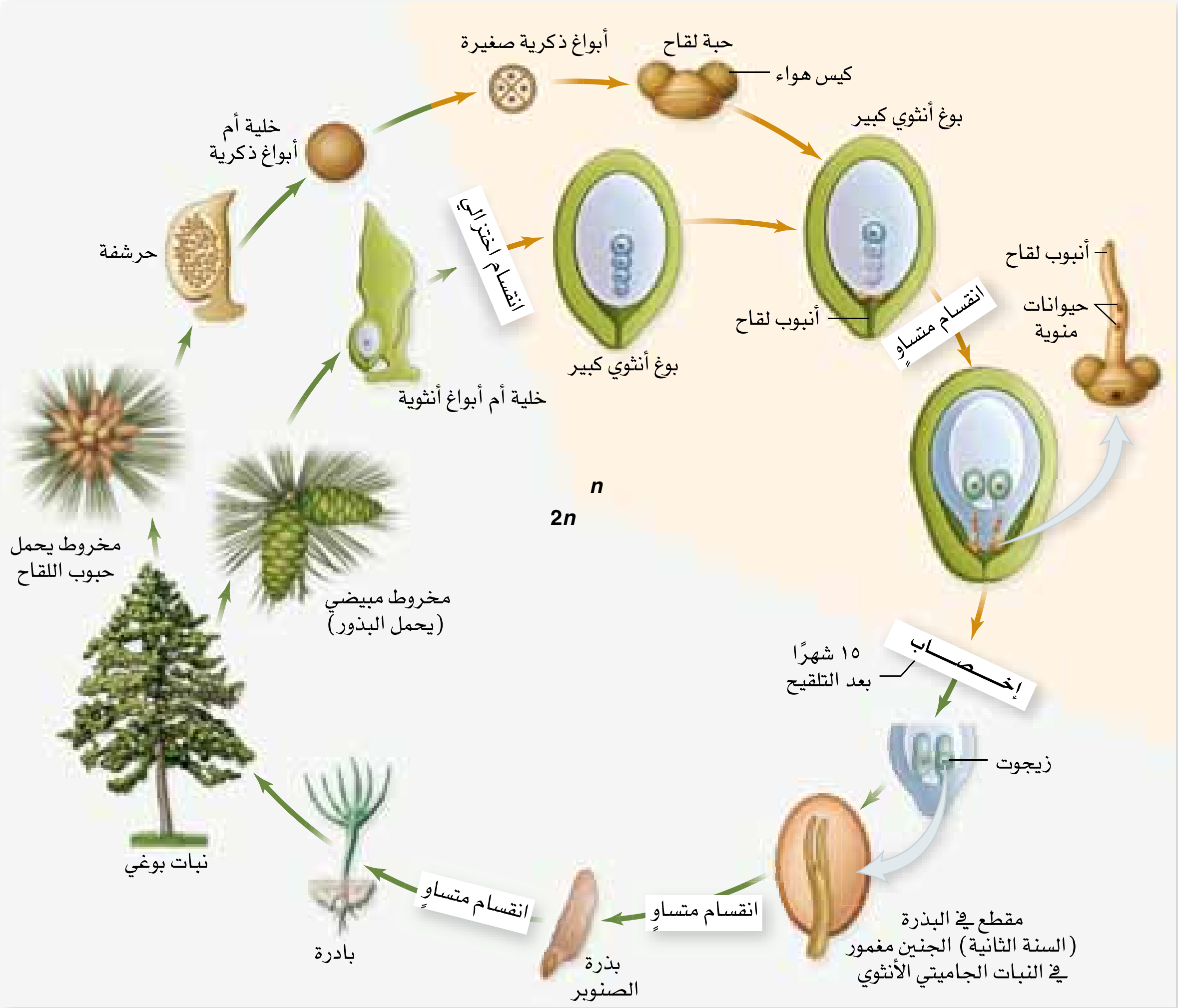
الإخصاب وتكوين البذور

تستغرق المخاريط الأنثوية فصلين أو أكثر لكي تنضج. وفي البداية يكون لونها محمّرًا أو أرجوانيًا، ولكنها سرعان ما تتحول إلى خضراء، تتفتح حراشفها في أول ربيع لها. عندما تتفتح الحراشف تندفع حبوب اللقاح المحمولة بالريح خلالها، ويلتصق بعضها بسائل لزج يخرج من النقير. إن حبوب اللقاح التي انغمست في السائل اللزج تنتقل ببطء عبر النقير نحو قمة النيوسيلة، وتغلق الحراشف بعد ذلك مدة قصيرة.

إن المحافظ الجاميتية الأنثوية وبقية النبات الجاميتي الأنثوي لا تصبح ناضجة إلاّ بعد عام على ذلك. وفي حين يتطور النبات الجاميتي الأنثوي، يبرز أنبوب لقاح من حبة لقاح عند أسفل النقير، ويهضم طريقه تدريجيًا خلال النيوسيلة نحو المحافظ الجاميتية الأنثوية. وخلال نمو أنبوب اللقاح تنقسم واحدة من خلايا

الشكل 30–19

دورة حياة الصنوبر النموذجية. النبات الجاميتي الأنثوي والذكري مختزل بشكل كبير في الحجم. تبعثر الرياح بشكل عام الطور الجاميتي الذكري (حبوب اللقاح) الذي ينتج الحيوانات المنوية. ويسبب نمو أنبوب اللقاح إيصال الحيوان المنوي إلى البيضة على المخروط الأنثوي، وتقدم الغُلُف التي تتطور إلى غطاء البذرة مزيدًا من الحماية للجنين.



حبة اللقاح الأربع، وتدعى الخلية المولّدة *Generative cell*، انقسامًا متساويًا، وتنقسم كذلك إحدى الخلايا الناتجة مرّة أخرى. تعمل الخليتان الأخريان كحيوان منوي. إنّ حبة اللقاح النامية وحيوانيها المنويين هي النبات الجاميتي المذكر، وهو طور أحادي العدد الكروموسومي محدود بالمقارنة مع الطور الجاميتي للخنشار.

بعد نحو 15 شهرًا من التلقيح، يصل أنبوب اللقاح إلى المحفظة الجاميتية، ويقذف بمحتوياته فيها. يتحد أحد الحيوانين المنويين مع البيضة مشكّلًا الزيجوت. أما الآخر وخلايا حبة اللقاح فتتلاشى. يتطور الزيجوت إلى جنين ضمن البذرة، وبعد انتشار البذرة ونموها يتطور نبات بوغي صغير للجيل اللاحق، ويصبح شجرة.

السيكادا تشبه النخيل لكنها ليست نباتات زهرية

السيكادا Cycads معراة بذور بطيئة النمو، تعيش في المناطق الاستوائية وشبه الاستوائية. ويشابه النبات البوغي لمعظم مئة نوع المعروفة من السيكادا أشجار النخيل (الشكل 30-20 أ) حيث يصل ارتفاعها إلى 15 مترًا أو أكثر، لكنها بخلاف أشجار النخيل، ليست نباتات مزهرة، وتنتج مخاريط، وحياتها شبيهة بحياة الصنوبريات.

المخروط الأنثوي الذي يتطور عموديًّا بين قواعد الأوراق ضخم في بعض الأنواع، ويمكن أن يزن 45 كجم. وعلى الرّغم من أن الحيوانات المنوية للسيكادا تتشكل ضمن أنبوب لقاح، فإنها تتحرر ضمن البويضة لتسبح نحو المحفظة الجاميتية

أ. ب. ج.

الشكل 30–20

ثلاث قبائل من معرّاة البذور.

أ. السيكادا *Cycus circinalis*

ب. *Welwitschia mirabilis* يمثل واحدًا من الأجناس الثلاثة للنباتات النيتوية.

ج. شعر البتول *Ginkgo biloba* الممثل الوحيد الحي لقبيلة النباتات الجِنكية.

الأنثوية. تعد هذه الحيوانات المنوية الأضخم بين المخلوقات الحية جميعها. تواجه أنواع عدة من السيكادا الانقراض في البيئة البرية، وسنجد قريبًا أنها لا توجد إلاّ في الحدائق النباتية.

النباتات النيتوية لها أوعية خشبية

هناك ثلاثة أجناس، و 65 نوعًا حيًّا تقريبًا من **النباتات النيتوية Gnetophytes**. إنها معراة البذور الوحيدة التي لها أوعية في خشبها. **الأوعية الخشبية Vessels** نوع من الخلايا، فعّال في النقل، وهي صفة شائعة في مغطاة البذور.

تختلف أفراد الأجناس الثلاثة كثيرًا عن بعضها في الشكل. أحد الأجناس الأكثر غرابة في النباتات كلّها هو *Welwitschia* يوجد في ناميبيا، والصحاري في جنوب غرب إفريقيا (الشكل 30-20 ب). تشبه الساق كأسًا ضحلة كبيرة، وتستدق لتصبح جذرًا وتديًّا تحت سطح التربة. ولها ورقتان جلديتان تشبهان الحزام. تنمو الورقتان بشكل مستمر من القاعدة، وتنشقان عندما تثنيهما الريح. التراكيب التكاثرية للنبات تشبه المخروط، وتظهر قرب قاعدة الأوراق حول حواف الساق، وهي تنتج على نباتات ذكرية وأنثوية مستقلة.

يقع أكثر من نصف أنواع النباتات النيتوية في الجنس *Ephedra* الشائع في المناطق المقفرة في غرب الولايات المتحدة والمكسيك. وتوجد الأنواع في كل قارة باستثناء أستراليا. تكون النباتات شجيرية، ولها سيقان تشبه ظاهريًّا سيقان ذيل الحصان، أي متمفصلة، ولها أوراق صغيرة تشبه الحراشف عند كل عقدة. التراكيب التكاثرية الأنثوية والذكرية قد تنتج على النبات نفسه أو على نباتين مختلفين.

كان عقار إفيدرين المستخدم بشكل واسع لمعالجة المشكلات التنفسية يستخرج في السابق من نوع *Ephedra* الصيني. أمّا الآن فيستخدم بدلًا منه مركب مُخلّق (الإفيدرين الكاذب). وحيث إن الإفيدرين الموجود في الوصفات العشبية لتخفيض الوزن كان مرتبطًا بالجلطات القلبية والدماغية، فقد تمّ سحبه من الأسواق في إبريل 2004.

إنّ النوع المعروف جيدًا من الجنس الثالث *Gnetum* هو شجرة استوائية معظم أنواعها تشبه الكرمة. الأنواع جميعها لها أوراق عريضة تشبه أوراق مغطاة البذور. أحد أنواع الجنس *Gnetum* يُزرع في جزيرة جاوا من أجل سيقانه الطرية التي تُطبخ بوصفها خضراوات.

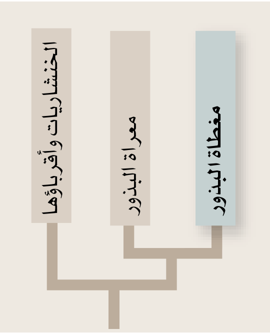
نوع واحد فقط من النباتات الجِنكيّة بقي حيًّا

يشير سجل الأحافير إلى أن أفراد **النباتات الجِنكيّة Ginkgophytes** كانت واسعة الانتشار ذات مرّة، وبشكل خاص في نصف الكرة الشمالي؛ أمّا اليوم فبقي نوع واحد حي هو *Ginkgo biloba* (الشكل 30-20 ج). وجد الأوروبيون هذه الشجرة التي تسقط أوراقها في الخريف أول مرَّة مزروعة في اليابان والصين، ويبدو أنها لم تعد موجودة في البرّية.

الحيوانات المنوية للجنكو لها أسواط، كمثيلتها في السيكادا. نبات الجِنكو **ثنائي المسكن Dioecious** أي إن التراكيب التكاثرية الذكرية والأنثوية تنتج على أشجار منفصلة. تخرج الأغطية الخارجية اللحمية لبذور نبات الجِنكو الأنثوي رائحة كريهة تشبه الزبد المزنّخ التي يسببها وجود أحماض البيوتريك والأيزو بيوتريك الدهنية. نتيجة لذلك، تُزرع النباتات الذكرية بشكل خضري من سيقان صغيرة، وهي أفضل للزراعة من النباتات الأنثوية. وبسبب جمالها ومقاومتها لتلوّث الهواء، فإن الجِنكو تزرع بشكل شائع على طول شوارع المدن.

معراة البذور غالبًا نباتات بذرية تحمل مخاريط. في معراة البذور، لا تحاط البويضات تمامًا بنسيج النبات البوغي عند التلقيح، ومن هنا جاء اسمها الذي يعني البذور العارية. المجموعات الأربع من معرّاة البذور هي المخروطيات، والسيكادا، والنباتات النيتوية، والجنكيات.

30-11 مغطاة البذور: النباتات الزهرية

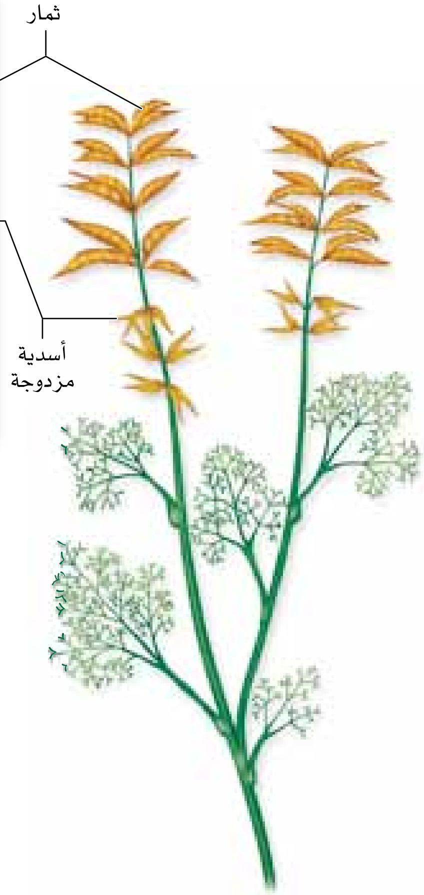


سميت النباتات مغطاة البذور، التي تضم 255,000 نوع معروف من النباتات المزهرة هكذا؛ لأن البويضات، وبخلاف تلك في معراة البذور، محاطة بأنسجة ثنائية العدد الكروموسومي وقت التلقيح. إنّ الخباء (الكربلة) *Carpel*، وهي ورقة متحورة تحيط بالبذور، وتتطور إلى ثمرة، سمة فريدة لمغطاة البذور. وعلى الرغم من أن بعض معراة البذور لها أنسجة طرية حول البذور بما في ذلك التنّوب *Taxus* فإنها ذات أصل مختلف، وهي ليست ثمرة حقيقية.

يعدّ أصل مغطاة البذور لغزًا

لقد حيّر أصل مغطاة البذور العلماء بمن فيهم داروين (فقد أشار إلى أصلها على أنّه لغز بغيض) وقد أعطتنا متحجرات حبوب اللقاح والنباتات، مصحوبة ببيانات التعاقب الجزيئي، أدلةً مثيرة حول مغطاة البذور الأساسية، ما يشير إلى أصل يمتد بين 145-208 مليون سنة خلت.

وقد اكتشف في مقاطعة لايوننج البعيدة في الصين أحافير كاملة لمغطاة البذور يصل قدمها إلى 125 مليون سنة (الشكل 30-21). قد تمثل الأحافير عائلة من مغطاة البذور جديدة وأساسية ومنقرضة، أي عائلة *Archaefructaceae* والممثّلة بنوعين: *Archaefructus liaoningensis*، *A. sinensis*: الأول، الجنس *Archaefructus* كان عشبيًّا مائيًّا، ويُقترح أن هذه العائلة هي السلالة الشقيقة لكل مغطاة البذور الأخرى، وهناك جدل حيٌّ حول مدى صحة هذا الادعاء. والثاني، متحجرات *Archaefructus* لها تراكيب تكاثرية أنثوية وذكرية، ولكنها تفتقر إلى السبلات والبتلات التي تطورت لاحقًا في مغطاة البذور لجذب الملقحات. إنّ الأحافير كانت محفوظة بشكل جيد، بحيث أمكن فحص حبوب اللقاح المتحجرة باستخدام المجهر الإلكتروني الماسح. وعلى الرغم من أن *Archaefructus* قديم، فمن غير المحتمل أن يكون أول مغطاة البذور. ومع ذلك، فإنّ الأحافير المحفوظة بشكل مدهش تزودنا بتفاصيل قيّمة عن مغطاة البذور في أوائل الحقبة الجوراسية، وأواخر الحقبة الطباشيرية، عندما سادت الديناصورات الأرض.



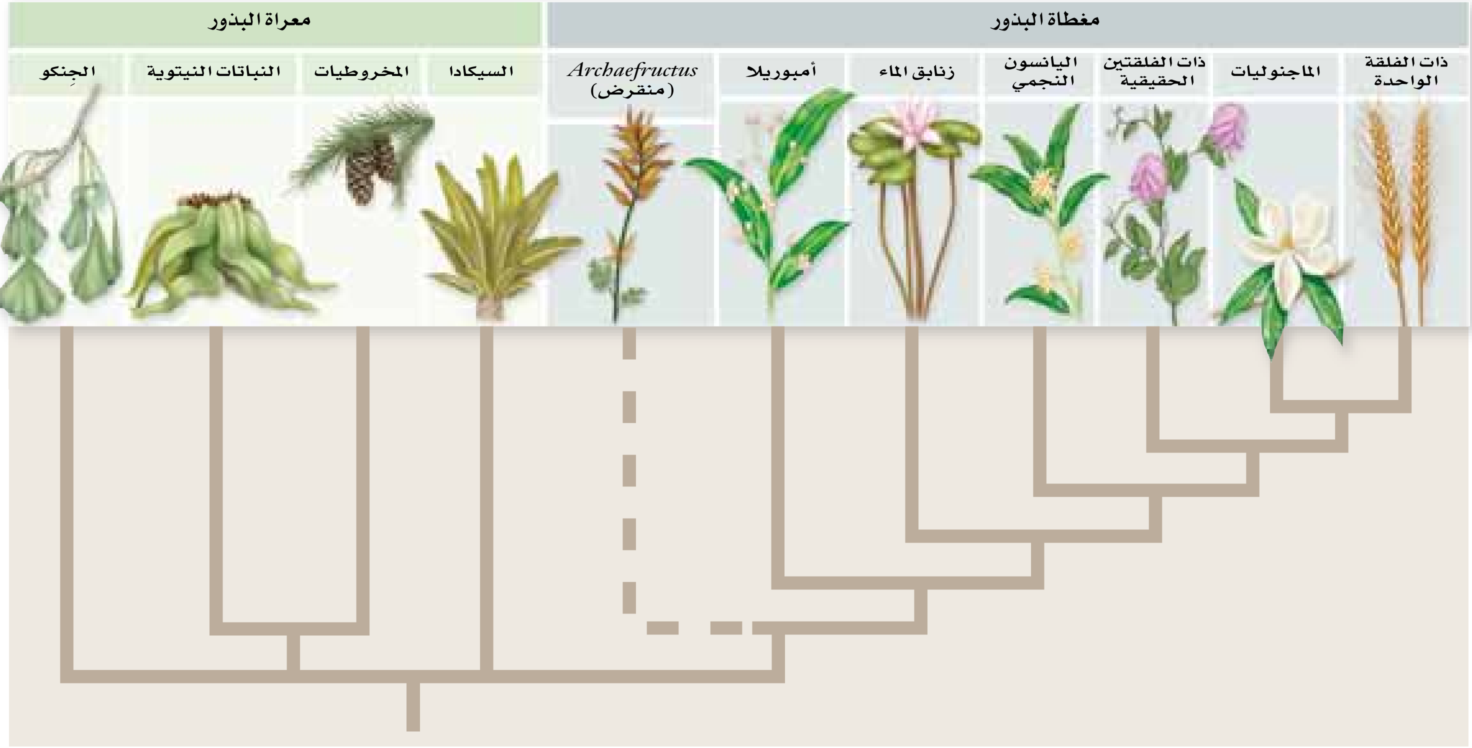
الشكل 30–21

أحافير مغطاة البذور القاعدية. أحفورة النبات *Archaefructus* ذات خباء (كرابل) متعددة البذور (الثمار) وأسدية. هذه هي أقدم مغطاة البذور المعروفة في سجل الأحافير، ويُقدر عمرها بين 122-145 مليون سنة.

الشكل 30–22

أحد مغطاة البذور القديمة الحية من النوع *Amborella trichopoda*. يعتقد أن هذا النبات هو أقرب الأقارب الحية لمغطاة البذور الأصلية.

وقد تنامى اعتقاد حول النوع *Amborella trichopoda* أنه يشكل مغطاة البذور الحية الأكثر قاعدية (الشكل 30-22). إن الجنس *Amborella* ذا الأزهار الحليبية اللون الصغيرة هو أكثر بدائية من زنابق الماء. هذه الشجيرة الصغيرة موجودة فقط على جزيرة كاليدونيا الجديدة في جنوب المحيط الهادي، وهي آخر الأنواع المتبقية من أقدم السلالات الحية لمغطاة البذور. إن الأصل النشوئي لمغطاة البذور يعكس فرضية تطورية تدفع ببحوث جديدة حول أصول مغطاة البذور (الشكل 30-23).



الشكل 30–23

إن *Archaefructus* قد تكون السلالة الشقيقة لجميع مغطاة البذور الأخرى. كل أفراد سلالة *Archaefructus* منقرضة، مخلفة الجنس *Amborella* على أنه مغطاة البذور الحية القاعدية. أنواع معراة البذور مظللة بالأخضر.

تأوي الأزهار الجيل الجاميتي لمغطاة البذور

الأزهار سيقان متحورة تحمل أوراقًا متحورة. وبغض النظر عن الشكل والحجم إلا أن جميعها يشترك في صفات محددة (الشكل 30-24). تنشأ كل نبتة على هيئة **نسيج أولي Primordium** يتطور إلى برعم عند نهاية حامل يدعى **العنق Pedicel**. يمتد العنق قليلًا عند القمة ليشكل **السرير Receptacle** أو المستقبلة التي تتعلق بها بقية أجزاء الزهرة.

شكل الزهرة

تتعلق أجزاء الزهرة الأخرى بشكل نموذجي على هيئة **دوائر Whorls**. تتكون الدائرة الخارجية من **السبلات Sepals**، وتمتلك معظم الأزهار 3-5 سبلات ذات لون أخضر ورقية الشكل إلى حد ما. في حين تتكون الدائرة الثانية من **البتلات Petals** التي تكون غالبًا ملونة، وتجتذب الملقحات كالحشرات والطيور. قد تكون البتلات، التي عددها 3-5 بصورة عامة، منفصلة أو متحدة معًا، أو مفقودة تمامًا في الأزهار التي تلقحها الرياح.

تتكون الدائرة الثالثة من **الأسدية Stamens** التي تدعى معًا **أعضاء التذكير Androecium**. هذه الدائرة هي المكان الذي ينتج فيه النبات الجاميتي المذكر، أي حبوب اللقاح. تتكون كل سداة من **متك Anther**، وحامل يدعى **الخيط Filament**، ويكون مفقودًا في بعض الأزهار.

أمّا الدائرة الرابعة فتوجد في محور الزهرة، وتدعى **أعضاء التأنيث Gymnoecium** وهي المكان الذي يأوي النبات الجاميتي المؤنث الصغير. تتألف أعضاء التأنيث من واحد أو أكثر من الخباء أو **الكرابل Carpels**. ويعتقد أن الكرابل الأولى تشكلت من تركيب يشبه الورقة، وله بويضات على طول حوافه. يمكن أن يكون للأزهار البدائية بعض الكرابل المنفصلة أو كثير منها، ولكن في معظم الأزهار تتحد كربلتان أو كرابل عدة معًا. يمكن ملاحظة هذا الاتحاد عندما تقسم ثمرة برتقال إلى نصفين؛ حيث تمثل كل قطعة واحدة من الكرابل.

تركيب الخباء أو الكرابل

للكربلة الواحدة ثلاث مناطق رئيسة (الشكل 30-24 أ). **المبيض Ovary** هو القاعدة المنتفخة التي تحتوي من بويضة إلى مئات البويضات، وهو يتطور لاحقًا إلى **ثمرة Fruit**. تشكل قمة الكربلة تركيبًا هو **الميسم Stigma**. وتكون معظم المياسم لزجة وريشية مسببة التصاق حبوب اللقاح الساقطة عليها. ويربط بشكل نموذجي عنقًا أو حاملًا، يدعى **القلم Style**، بين الميسم والمبيض. وقد يكون القلم في بعض الأزهار قصيرًا أو غائبًا تمامًا.

تمتلك الكثير من الأشجار غددًا مفرزة للرحيق تدعى مفرزات الرحيق *Nectaries* وغالبًا ما تقع عند قاعدة المبيض. والرحيق سائل يحتوي سكاكر وأحماضًا أمينية، وجزيئات أخرى تجذب الحشرات، والطيور، وحيوانات أخرى نحو الأزهار.

تستخدم معظم الأنواع الأزهار لجذب الملقحات وللتكاثر

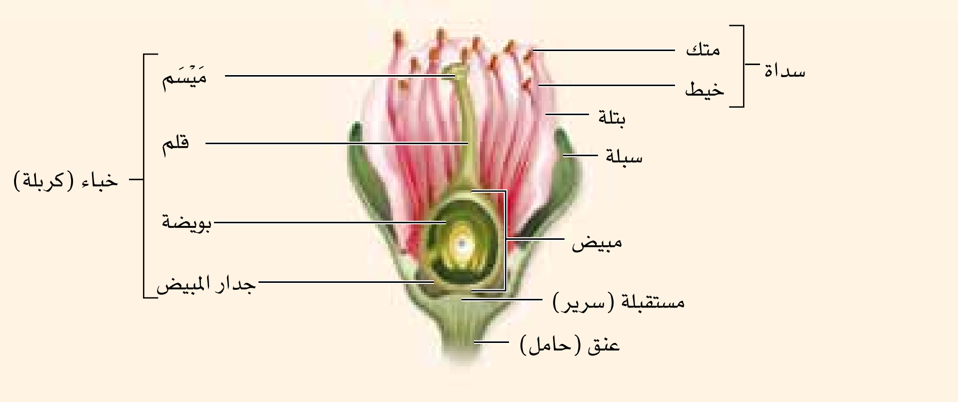
تضم ثنائية الفلقتين الحقيقية (نحو 175,000 نوع)، الغالبية العظمى من مغطاة البذور المألوفة غالبًا أنواع الأشجار والشجيرات جميعها، فم السمكة، والنعناع، والبازيلاء، دوار الشمس، ونباتات أخرى. وتضم أحادية الفلقة (نحو 65,000 نوع) الزنابق، والحشائش، وعشب البرك، والنخيل، والصبار الأمريكي، والياكا، والسحلبيات، والسوسن، وهي تشترك في سلف مشترك مع ثنائية الفلقة (انظر الشكل 30-23). تعتمد بعض أحادية الفلقة، كالذرة على الريح أكثر من الملقحات الأخرى من أجل التكاثر.

تشمل دورة حياة مغطاة البذور إخصابًا مزدوجًا

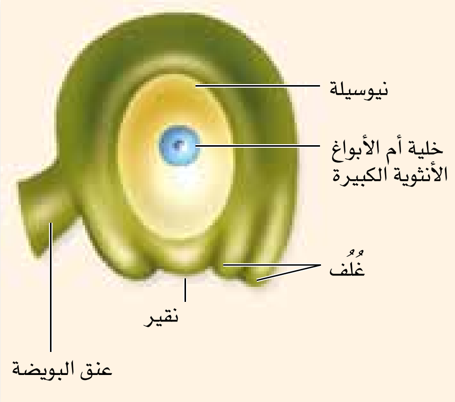
تعايش خلية واحدة من أمهات الأبواغ المؤنثة الكبيرة في البويضة انقسامًا، اختزاليًّا فتنتج أربعة أبواغ أنثوية كبيرة في أثناء تطور البرعم الزهري (الشكل 30-24 ب). تختفي ثلاثة من هذه الأبواغ الكبيرة في معظم النباتات المزهرة، وتنقسم نواة البوغ الكبير الرابع انقسامًا متساويًا، ثم تتوسع الخلية تدريجيًّا حتى يصبح حجمها ضعف حجمها الأصلي مرات عدة.

النبات الجاميتي المؤنث

في أثناء توسع البوغ المؤنث الكبير، تنقسم كلّ من النواتين الابنتين مرتين، ما يعطي ثماني أنوية مفردة العدد الكروموسومي مرتبة في مجموعتين، كل منها أربع أنوية. في الوقت نفسه، تتمايز طبقتان للبويضة هما الغلف التي تصبح قصرة أو غلاف بذرة *Seed coat*. وفي حين تتطور الغلف، فإنها تشكل النقير، وهو ثغرة صغيرة



أ.



ب.

الشكل 30-24

رسم تخطيطي لزهرة مغطاة البذور. أ. الأجزاء الرئيسة للزهرة مؤشرة. ب. تفاصيل البويضة. يصبح المبيض بعد نضجه ثمرة؛ وعندما تنضج طبقات البويضة الخارجية (الغُلُف) فإنها تصبح قصرة.

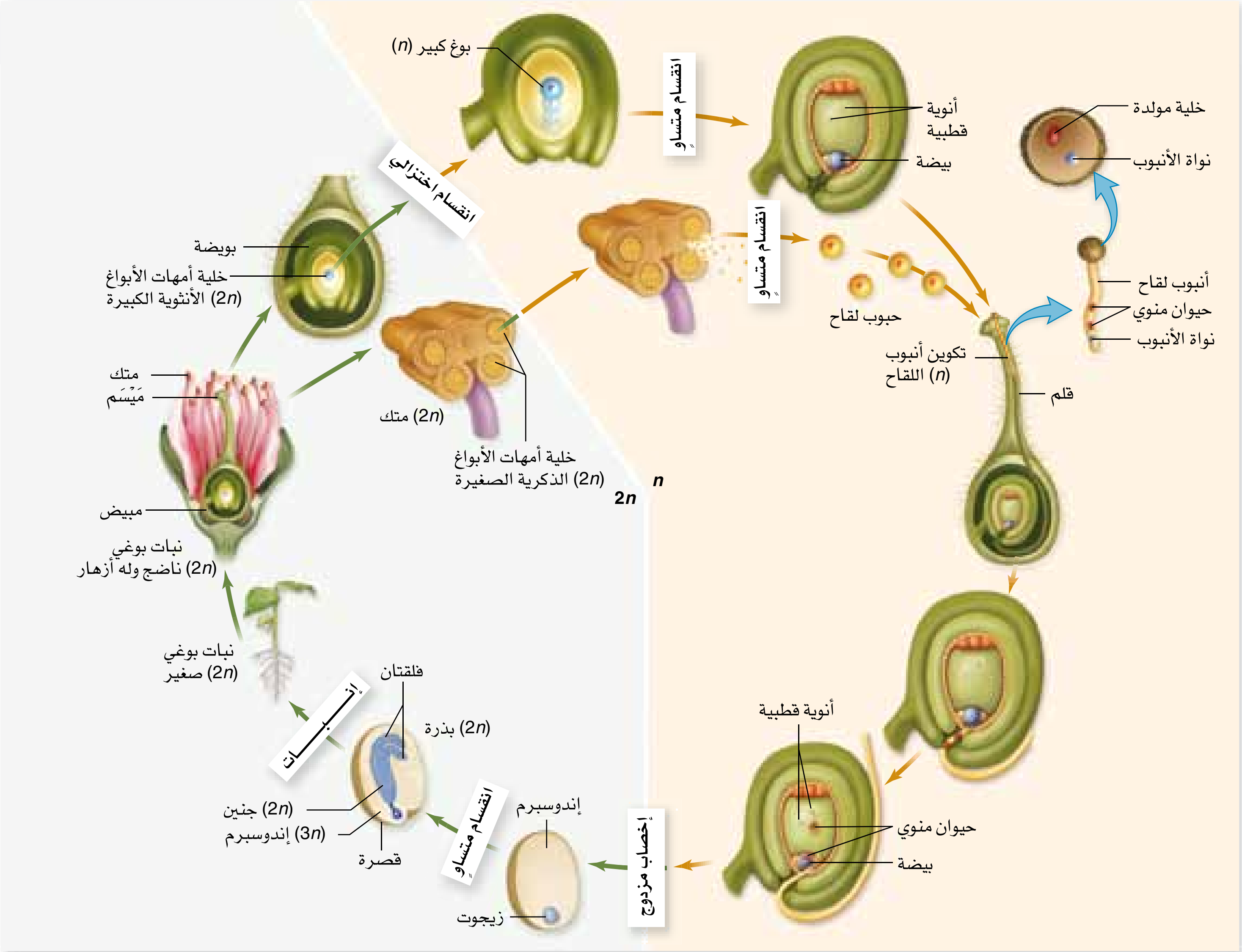
أو ثقب عند إحدى النهايتين، وقد وصفت سابقًا (انظر الشكل 30-24 ب). تهاجر نواة واحدة من كل مجموعة نحو المركز، حيث تعمل **بوصفها أنوية قطبية Polar nuclei** التي قد تلتحم معًا مشكلة نواة واحدة ثنائية العدد الكروموسومي، أو قد تكوّن خلية واحدة ذات نواتين مفردتي الكروموسومات. في حين تتشكل جدر الخلايا حول الأنوية المتبقية. في المجموعة الأقرب إلى النقير، تعمل خلية واحدة بوصفها بيضة **Egg** وتدعى النواتان الأخريان **النواتين المساعدتين Synergids**. وفي النهاية الأخرى، تدعى الخلايا الثلاث الآن **الأنوية النقيضة Antipodals** وليس لها وظيفة واضحة، وفي النهاية تتحلل وتختفي.

يدعى الكيس الكبير ذو الأنوية الثمانية والخلايا السبع **كيس الجنين Embryo sac**؛ وهو يشكل النبات الجاميتي المؤنث، وعلى الرغم من أنه معتمد بالكامل على النبات البوغي في التغذية، فإنه فرد متعدد الخلايا مفرد العدد الكروموسومي.

إنتاج حبوب اللقاح

في حين يتطور النبات الجاميتي الأنثوي تحدث عملية مماثلة، وإن كانت أقل تعقيدًا، في المتوك (الشكل 30-25). تحتوي معظم المتوك بقعًا من الأنسجة (عادة أربعة) تصبح في النهاية حجرات مبطنة بخلايا مغذية. إن هذا النسيج في كل بقعة مكون من كثير من خلايا أمهات الأبـواغ الذكرية الصغيرة ثنائية الكروموسومات التي تمر بانقسام اختزالي في الوقت نفسه تقريبًا، فتنتج كل واحدة أربعة أبواغ ذكرية صغيرة.

تبقى الأبواغ الصغيرة في البداية معًا بوصفها مجموعة رباعية، ثم تنقسم نواة كل بوغ مرة واحدة. في معظم الأبواغ، تنفصل الأبواغ الصغيرة عن مجموعاتها الرباعية، وفي الوقت نفسه، يتطور جدار مزدوج الطبقة حول كل بوغ ذكري صغير، وفي حين تستمر المتوك المحتوية على الأبواغ الصغيرة في النضج ينكسر الجدار



الشكل 30-25

دور حياة مغطاة البذور النموذجية. كما هو الحال في الصنوبريات، لم يعد الماء ضروريًا للإخصاب. ففي معظم أنواع مغطاة البذور، تحمل الحيوانات حبوب اللقاح إلى الخباء (الكرابل). يشكل الجدار الخارجي للخباء الثمرة التي غالبًا ما تُغري الحيوانات بأكلها ونثر بذورها.

بين أزواج الحجرات المتجاورة مكونًا كيسين كبيرين. وعند هذه النقطة، تصبح الأبواغ الصغيرة الذكرية ثنائية الأنوية حبوب لقاح.

تصبح الطبقة الخارجية لجدار حبة اللقاح مزركشة بشكل جميل، وهي تحتوي مواد كيميائية قد تتفاعل مع المواد الأخرى الموجودة على الميسم لتعطي إشارة فيما إذا كان ينبغي للتطور الجنيني للنبات الجاميتي الذكري أن يكتمل حتى النهاية. تحتوي حبوب اللقاح مناطق تدعى فتحات *Apertures* قد يخرج منها لاحقًا أنبوب اللقاح.

التلقيح والنبات الجاميتي المذكر

التلقيح Pollination ببساطة، هو نقل حبوب اللقاح من مصدرها (المتوك) إلى منطقة مستقبلة (الميسم) في النباتات المزهرة. يتم أغلب التلقيح بين أزهار من نباتات مختلفة، ويكون ذلك عن طريق: الحشرات، أو الريح، أو الماء، أو الجاذبية، أو الخفاش، أو حيوانات أخرى. وفي ربع مغطاة البذور جميعها تقريبًا قد تستقر حبوب اللقاح مباشرة على مياسم الزهرة نفسها، حيث يتم التلقيح الذاتي. قد يكون التلقيح متبوعًا بالإخصاب *Fertilization* أو قد لا يكون متبوعًا به، وذلك بناءً على التطابق الوراثي بين حبة اللقاح والزهرة التي استقرت على مياسمها.

فإذا كان الميسم مستقبلًا ودودًا، فإن السيتوبلازم الكثيف لحبة اللقاح يمتص المواد من الميسم، وينبعج خارجًا من الفتحة. يتطور هذا الانبعاج إلى أنبوب لقاح يستجيب للمنبهات الكيميائية، وينمو خلال القلم، وإلى فتحة النقير. ويستغرق أنبوب اللقاح عادة من ساعات عدة إلى يومين ليصل فتحة النقير، ولكنه في حالات قليلة قد يأخذ حولًا كاملًا.

إحدى خليتي حبة اللقاح، وهي الخلية المولّدة، تتلكأ في الخلف، وتنقسم نواتها في حبة اللقاح، أو في أنبوب اللقاح منتجة خليتي حيوانين منويين. وبخلاف الحيوان المنوي في الحزاز الطحلبي والخنشاريات وبعض معراة البذور، فإن الحيوان المنوي في النباتات المزهرة ليس له أسواط. وفي هذه النقطة، تكون حبة اللقاح وأنبوبها وحيواناتها المنوية قد أصبحت نباتًا جاميتيًّا ذكريًّا ناضجًا.

الإخصاب المزدوج وإنتاج البذور

ما إن يدخل أنبوب اللقاح كيس الجنين حتى يدمر الخلايا المساعدة في أثناء العملية، ويقذف بمحتوياته. كلا الحيوانين المنويين فعّالٌ وظيفيًّا، حيث يعقب ذلك حدث يدعى **الإخصاب المزدوج Double fertilization**. يتحد أحد الحيوانين المنويين مع البيضة، فيشكلان الزيجوت الذي يتطور إلى نبات بوغي جنين. الحيوان المنوي الآخر يتحد مع النواتين القطبيتين مشكلًا نواة الإندوسبرم الابتدائي ثلاثية الكروموسومات.

تبدأ نواة الإندوسبرم الابتدائي بالانقسام بسرعة، وبشكل متكرر، فتصبح نسيج الإندوسبرم الذي قد يشكل جزءًا واسعًا من البذرة في الحشائش كالحنطة، ويعطي المواد الغذائية للجنين في معظم النباتات المزهرة (انظر الشكل 37-12).

حتى وقت قريب، كان يُعتقد أن الإندوسبرم الثلاثي المغذّي حالةٌ سلفية في مغطاة البذور، لكن تحليلًا حديثًا لمغطاة البذور القاعدية الحية كشف أنّ الإندوسبرم الثنائي كان شائعًا كذلك. إن النبات الجاميتي المؤنث في هذه الأنواع له أربع أنوية وليس ثمانيًا. وفي الوقت الراهن، لا يزال غير واضح ما إذا كان الإندوسبرم الثنائي أو الثلاثي هو الأكثر بدائيةً.

؟ استقصاء

إذا فشل نسيج الإندوسبرم في التطور في بذرة، فكيف تعتقد أن يتأثر تلاؤم جنين البذرة؟ اشرح إجابتك.

نمو البذرة ونمو النبات البوغي

كما أسلفنا، قد تبقى البذرة كامنةً سنوات عدة اعتمادًا على النوع. وعندما تصبح الظروف البيئية مناسبة، تنمو البذرة، ويخرج منها نبات بوغيٌّ صغير. ومرّة أخرى واعتمادًا على النوع، فإن النبات البوغي قد ينمو، ويتطور سنوات عدة قبل أن يصبح قادرًا على التكاثر، أو قد ينمو بسرعة، وينتج أزهارًا في فصل نمو واحد. وسنقدم وصفًا تفصيليًّا أكثر لتكاثر النباتات في الفصل الـ 42.

تتميز مغطاة البذور بوجود بويضات محاطة في أثناء التلقيح بنسيج المبيض عند قاعدة الخباء الذي هو تركيب مميز لهذه القبيلة، ثم تتطور الثمرة من المبيض، وتسهم ابتكارات تطورية بما في ذلك أزهار تجلب الملقحات وثمار تحمي، وتساعد على انتشار الجنين، وإخصاب مزدوج يقدّم مواد غذائية إضافية للجنين على هيئة إندوسبرم- في النجاح الواسع لهذه المجموعة.

مراجعة المفاهيم

30-1 تعريف النبات

توضع النباتات جميعها، باستثناء الطحالب الحمراء والبنية في مملكة النباتات الخضراء.

- نشأت النباتات الخضراء جميعها من نوع طحلبي أخضر واحد يعيش في الماء العذب (الشكل 30-1).
- تنقسم الطحالب الخضراء إلى سلالتين: الطحالب الخضراء التي لم تجد طريقها نحو اليابسة، وطحالب الكارا التي فعلت ذلك.
- لنباتات اليابسة سمتان أساسيتان شائعتان: جنين محمي، وأطوار أحادية وثنائية متعددة الخلايا.
- تكيّفًا للعيش على اليابسة، تحتمي معظم النباتات من الجفاف بكيوتكل شمعي وثغور يمكن أن تفتح أو تغلق.
- يمكن تمييز نباتات اليابسة بناءً على وجود أو غياب القصيبات، التي هي خلايا متخصصة تيسّر نقل الماء والمعادن.
- سمح تكيّفان إضافيان بظهور وازدهار نباتات يابسة أكبر حجمًا؛ الأوراق والميل إلى وجود جيل ثنائي الكروموسومات عمودي سائد.

30-2 دورات حياة النباتات

للنباتات دورات حياة أحادية ثنائية الكروموسومات تكون فيها متعددة الخلايا في كلا الطورين (الشكل 30-2).

- يتشكل الطور البوغي الثنائي باتحاد الجاميتات. وفي محفظة الأبواغ تنتج خلايا أمهات الأبواغ الثنائية أربعة أبواغ أحادية بانقسام اختزالي.
- ينمو الطور الجاميتي المفرد، وينتج الجاميتات بانقسام متساوٍ.
- عندما تطورت بعض النباتات لتصل إلى تعقيد أكبر، أزيحَ الجزء السائد من دورة الحياة من المرحلة المفردة إلى المرحلة الثنائية الكروموسومات. وأصبح النبات الجاميتي أكثر تحديدًا في الحجم، وأُزيح الطور البوغي من تركيب معتمد غذائيًّا إلى تركيب مستقل.

30-3 الطحالب الخضراء: الطحالب الخضراء المائية (الشكل 30-5)

كانت أسلاف المملكة النباتية طحالب خضراء متعددة الخلايا.

- هناك سلالتان متميزتان من الطحالب الخضراء: الطحالب الخضراء التي أعطت الطحالب المائية، والنباتات السبحية التي تضم الآن نباتات اليابسة.

30-4 طحالب الكارا: طحالب خضراء ذات علاقة بنباتات اليابسة

طحالب الكارا أيضًا طحالب خضراء، وهي مرتبطة بشدّة بنباتات اليابسة.

- كلا السلالتين المرشحتين من النباتات السبحية، Charales وColeochaetales لهما بلازمودسماتا، وهي وصلات سيتوبلازمية بين الخلايا، وتعايش انقسامًا متساويًا وانقسامًا للسيتوبلازم، مثل نباتات اليابسة. طحالب Charales هي الأكثر قرابة مع نباتات اليابسة.

30-5 الحزازيات: نباتات خضراء لا وعائية

الحزازيات هي الأحفاد الحية الأقرب لنباتات اليابسة الأولى. وقد سميت لاقصيبية؛ لأنها تفتقر إلى القُصيبات.

- على الرغم من أن الحزازيات ليس لديها جذور أو قُصيبات، لكنّ لها خلايا ناقلة لتحريك الماء والمعادن، إضافةً إلى السكريات.
- النبات البوغي غير ضوئي التغذية، ويعتمد غذائيًّا على النبات الجاميتي.
- تضم الحزازيات ثلاث سلالات متميزة، هي: حشائش الكبد، والحشائش القرنية، والحزاز الطحلبي.

30-6 سمات النباتات الوعائية (الجدول 30-1)

توجد النباتات الوعائية الموجودة اليوم في ثلاث سلالات، هي: اللايكوفايتا أو الحزازيات الصولجانية، والنباتات المجنّحة، والنباتات البذرية.

- النباتات الوعائية لها طور جاميتي مختزل ومحافظ جاميتات متعددة الخلايا، وبذور.
- نشأت البذور فقط في النباتات مختلفة الأبواغ، وهي تراكيب شديدة المقاومة، وتحمي جنين النبات.
- تضيف الثمار في النباتات المزهرة طبقة من الحماية للبذور، وتجتذب الحيوانات التي تساعد على انتشارها.

30-7 الحزازيات الصولجانية

الحزازيات الصولجانية هي أقدم النباتات الوعائية.

- تفتقر الحزازيات الصولجانية للبذور.

30-8 النباتات المجنّحة: الخنشاريات وأقرباؤها (الشكل 30-17)

لا تزال العلاقات النشوئية بين الخنشاريات وأقربائها قيد التمحيص، لكنّ أسلافها أعطت سلالتين: سلالة من الخنشاريات وذيل الحصان وسلالة من الخنشاريات وخنشار المكنسة.

- تشكل النباتات المجنحة محافظ جاميتية ذكرية وأنثوية، وتتطلب الماء من أجل الإخصاب.

30-9 تطور النباتات البذرية

يبدو أن النباتات البذرية تطورت من نباتات حاملة للأبواغ تدعى سوابق معراة البذور.

- النباتات البذرية جميعها مختلفة الأبواغ.
- تشترك سوابق معراة البذور ومعرّاة البذور الحديثة في الأنسجة الوعائية الثانوية التي تمكّن من زيادة القطر.
- تحمل البذرة الجنين، وتشكل مرحلة كمون توقف دورة الحياة إلى أن تصبح الظروف البيئية ملائمة.
- تنتشر حبوب اللقاح، وهي النبات الجاميتي الذكري، عن طريق الريح أو بوسائل أخرى.
- يتطور النبات الجاميتي الأنثوي ضمن البويضة التي تحاط بأنسجة النبات البوغي.

30-10 معراة البذور: نباتات ذات بذور عارية (الشكل 30-23)

لمعراة البذور بويضات عارية عند وقت التلقيح.

- النباتات المخروطية، ونباتات السيكادا، والنباتات النيتويّة، والنباتات الجِنكيّة كلّها معراة بذور، وكلّها تفتقر إلى الأزهار والثمار الحقيقية.

30-11 مغطاة البذور: النباتات الزهرية (الشكل 30-23)

مغطاة البذور متميزة عن معرّاة البذور والنباتات الأخرى، حيث بويضاتها محاطة بنسيج ثنائي الكروموسومات يدعى المبيض عند وقت التلقيح، وإنها تشكّل ثمارًا.

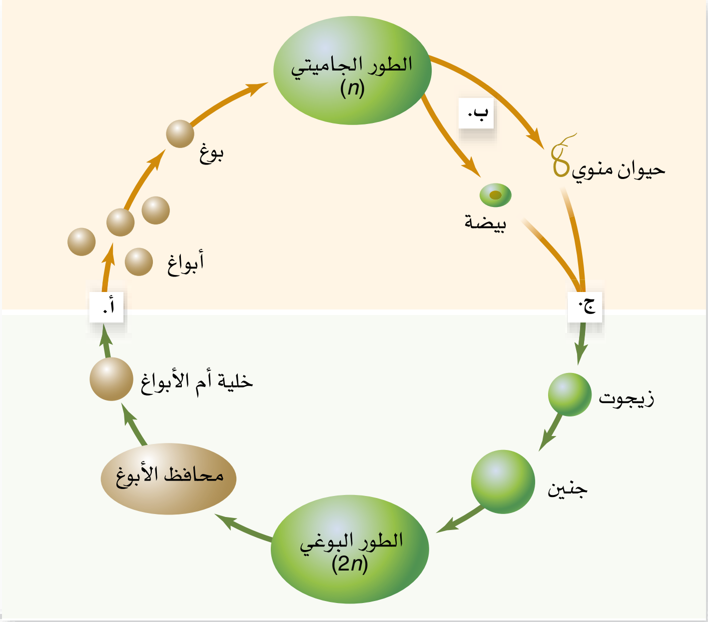
- تنتظم أجزاء الزهرة في أربع دوائر، هي: السبلات، والبتلات، وأعضاء التذكير، وأعضاء التأنيث (الشكل 30-24 أ).
- تتألف أعضاء التذكير من أسدية تنتج بها حبوب اللقاح مفردة الكروموسومات التي تشكّل النبات الجاميتي الذكريّ.
- تتألف أعضاء التأنيث من خِباء (كربلة) واحد أو أكثر تحتوي النبات الجاميتي الأنثويّ.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. أحد تراكيب النباتات الآتية لا يتلاءم مع وظيفته الصحيحة:
   أ. الثغور تسمح بحركة الماء والمعادن.
   ب. القصيبات تسمح بحركة الماء والمعادن.
   ج. الكيوتيكل يمنع الجفاف.
   د. كل ما ذكر متلائم بشكل صحيح.
2. في الرسم التخطيطي الآتي، الصندوق الذي يمثل انقسامًا اختزاليًّا من حالة ثنائية الكروموسومات إلى حالة أحادية الكروموسومات هو الصندوق:
   أ. أ. ب. ب.
   ج. ج. د. لا شيء مما ذكر.



3. واحد مما يأتي ربما يكون قد أعطى نباتات اليابسة مباشرة:
   أ. الفولفوكس *Volvox*.
   ب. الكلاميدوموناس *Chlamydomonas*.
   ج. أولفا *Ulva*.
   د. كارا *Chara*.
4. واحد مما يأتي لا يوجد بوصفه عضوًا في الحزازيات:
   أ. علاقة الفطريات الجذرية. ب. أشباه الجذور.
   ج. خلايا القصيبات. د. طور جاميتي ضوئي التغذية.
5. الجملة الصحيحة فيما يتعلق بالحزازيات هي:
   أ. تمثل الحزازيات سلالة موحدة الأصل.
   ب. الطور البوغي للحزازيات كلّها ضوئي التغذية.
   ج. تمثل المحافظ الجاميتية الأنثوية والذكرية تراكيب مفردة الكروموسومات تنتج خلايا تكاثرية.
   د. الثغور شائعة في الحزازيات كلّها.
6. الافتقار إلى البذور سمة لكل:
   أ. الحزازيات الصولجانية. ب. معرّاة البذور.
   ج. النباتات الوعائية. د. النباتات النيتوية.
7. أحد التكيفات الآتية مكّن النباتات من إيقاف دورة حياتها حتى تصبح الظروف البيئية مثالية:
   أ. الثغور. ب. الخشب واللحاء.
   ج. البذور. د. الأزهار.
8. واحدة من معرّاة البذور الآتية تمتلك شكلًا من النسيج الوعائي شبيهًا بذلك الموجود في مغطاة البذور:
   أ. السيكادا. ب. النباتات النيتوية.
   ج. النباتات الجِنكيّة. د. المخروطيّات.
9. في شجرة الصنوبر، تنتج الأبواغ الذكرية الصغيرة والأبواغ الأنثوية الكبيرة بعملية:
   أ. إخصاب. ب. انقسام متساوٍ.
   ج. اتحاد. د. انقسام اختزاليٍّ.
10. أحد المصطلحات الآتية لا يرتبط مع جزء ذكري في النباتات:
    أ. الأبواغ الأنثوية الكبيرة. ب. المحافظ الجاميتية الذكرية.
    ج. حبوب اللقاح. د. الأبواغ الذكرية الصغيرة.
11. دائرة من الدوائر الآتية تحتوي الخِباء (الكرابل):
    أ. السبلات. ب. أعضاء التذكير.
    ج. أعضاء التأنيث. د. البتلات.
12. في الإخصاب المزدوج، يُنتج حيوان منوي ثنائي الكروموسومات ________ وينتج الحيوان الآخر ثلاثي الكروموسومات ________.
    أ. زيجوت، إندوسبرم أوليّ.
    ب. إندوسبرم أوليّ، بوغ ذكري صغير.
    ج. الأنوية النقيضة، الزيجوت.
    د. الأنوية القطبية، الزيجوت.
13. أقدم الأنواع الحيّة المعروفة لمغطاة البذور هو:
    أ. *Cooksonia*. ب. *Chlamydomonas*.
    ج. *Archaefructus*. د. *Amborella*.

أسئلة تحدٍّ

1. إذا عُينت مساعدًا للبحث لاستقصاء أصل مغطاة البذور، وبشكل محدد الحدود بين معرّاة البذور ومغطاة البذور، فأي السمات ستستخدم لتعرّف أحفورة جديدة على أنها معرّاة بذور مرة، ومغطاة بذور مرة أخرى بصورة واضحة.
2. ما فوائد التلقيح الذاتي في النباتات المزهرة وعيوبه؟ اشرح إجابتك.
3. تستخدم العلاقة بين النباتات المزهرة والملقّحات غالبًا على أنها مثالٌ على التطوّر المترافق. كثير من أنواع النباتات المزهرة لها تراكيبُ زهرة متكيّفة لنوع واحد من الملقحات. ما فوائد استخدام هذه العلاقة المتخصصة وعيوبها؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.
ARIS

الفصل 31

الفطريّات

Fungi

مقدّمة

الْفطريّات مجموعةٌ من المخلوقات الحية وحيدة الخلية، أو متعددة الخلايا، التي عادة لا نعيرها انتباهنا، مع أنّ لها تأثيرًا كبيرًا في البيئة وصحة الإنسان. وكما البكتيريا، فإنّ الْفطريّات تعد عوامل محللة، ومخلوقات ممرضة للإنسان. توجد الْفطريّات في كلّ مكان، ابتداء من المناطق الاستوائية إلى سهول القطب الشمالي، ومن البيئة اليابسة إلى البيئة المائية. وقد استطاعت الْفطريّات أنْ تجعل النباتات قادرة على استيطان اليابسة، وذلك بمساعدة السيقان التي لا جذور لها على امتصاص الماء والغذاء من التربة. عشّ الغراب والغاريقون فطريات متعددة الخلايا تنتج الأبواغ التي تنمو بشكل سريع تحت الظروف الملائمة. ويستطيع فطر آرميلاريا *Armillaria* أنْ يغطي مساحة تُقَدَّرُ بخمسة عشر هكتارًا تحت الأرض، وأنْ يصل وزنه إلى 100 طن. بعض الْفطريّات النفاثة قد يصل قطرها إلى المتر، وتحتوي على 7 تريليونات من الأبواغ، وهو ما يكفي لأن يحيط بالكرة الأرضية على طول خط الاستواء. يمكن الاستفادة من بعض الْفطريّات كالخميرة لصنع الخبز والمشروبات الكحولية، غير أن فطريّات أخرى تصيب النباتات والحيوانات بالأمراض. تعد الْفطريّات القاتلة مصدرًا للمشكلات؛ لأنها من أقرباء الحيوانات، وعادة ما تكون العقاقير التي يمكن أن تقتل الْفطريّات سامة للحيوانات، التي من ضمنها الإنسان.

في هذا الفصل، سنتناول المجموعات الرّئيسة التابعة لهذا النوع المخادع من أشكال الحياة.

موجز المفاهيم

1-31 تعريف الْفطريّات

2-31 البيولوجيا العامة للفطريات

- *جسمُ الفطر كتلةٌ من الخيوط الْفطريّة المتصلة.*
- *الخلايا الْفطريّة قد تحتوي على أكثر من نواة.*
- *الانقسام المتساوي يقسم النواة ولا يقسم الخيط الفطري.*
- *تستطيع الْفطريّات أنْ تتكاثر جنسيًّا ولا جنسيًّا.*
- *الْفطريّات عضوية التغذية تمتص الغذاء.*

3-31 العلاقات النّشوئيّة

- *هناك تاريخ نشوئي جديد للفطريات قيد الظهور.*
- *ليست المجموعات جميعها أحادية السلالة.*

4-31 الْفطريّات الكايتريدية: فطريات مائية لها أبواغ حيوانية سوطية

5-31 الْفطريّات الزيجوتية: فطريات تنتج زيجوتات

- *في التكاثر الجنسي، تتكون الزيجوتات داخل المحفظة البوغية الزيجوتية.*
- *التكاثر اللاجنسي هو الأكثر شيوعًا.*

6-31 الْفطريّات الغلوميرية: متعايشات نباتية لاجنسية

7-31 الْفطريّات الزّقيّة: الْفطريّات ذات الكيس

- *يحدث التكاثر الجنسي داخل الكيس.*
- *يحدث التكاثر اللاجنسي داخل حاملات الكونيديا.*
- *بعض الْفطريّات الزّقيّة لها شكل الخميرة.*
- *وراثة الْفطريّات الزّقيّة ومحتواها الوراثي لهما تطبيقات عملية.*

8-31 الْفطريّات الْبازيديّة: الْفطريّات الصّولجانيّة

- *تتكاثر الْفطريّات الْبازيديّة جنسيًّا ضمن البازيديا.*
- *الغزل الفطري (الميسيليوم) الثانوي للفطريات الْبازيديّة متغاير النواة.*

9-31 الْفطريّات الناقصة: مجموعة متعددة الأعراق تشمل معظم أنواع العفن

- *الْفطريّات الناقصة لديها إعادة اتحاد (خلط) وراثي محدودة.*
- *تضم الْفطريّات الناقصة أجناسًا مهمة اقتصاديًّا.*

10-31 بيئة الْفطريّات

- *الْفطريّات لديها مدى من التعايش.*
- *الْفطريّات الداخلية تعيش داخل النباتات وقد تحميها من الطّفيليّات.*
- *الأشنات مثال على التعايش بين الممالك المختلفة.*
- *الْفطريّات الجذرية فطريات مرتبطة مع جذور النباتات.*
- *تشكل الْفطريّات أيضًا تعايشًا متبادلًا مع الحيوانات.*

11-31 الطّفيليّات والممرضات الْفطريّة

- *العدوى الْفطريّة قادرة على أنْ تؤذي النباتات، وكلَّ مَنْ يأكلُها.*
- *الأوبئة الْفطريّة صعبة العلاج في الإنسان والحيوانات الأخرى.*

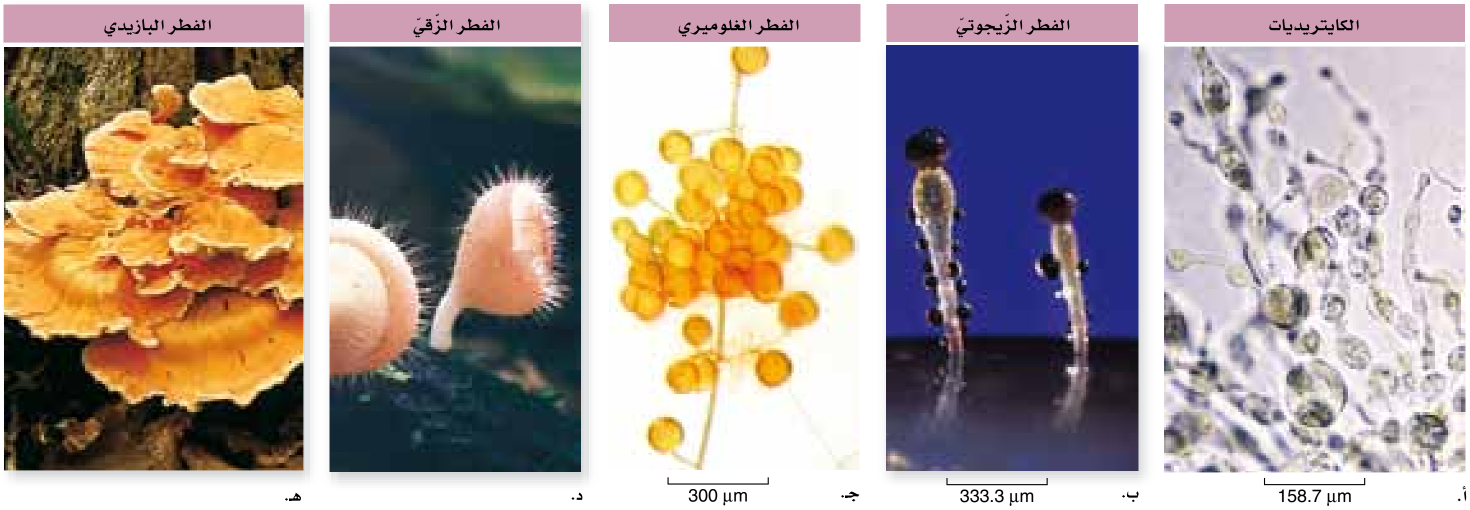
1-31 تعريف الْفطريّات

يعتقد علماء **الْفطريّات Mycologists** الذين يدرسون الْفطريّات والطّلائعيّات التي تشبه الْفطريّات أن هناك 1.5 مليون نوع من الْفطريّات. ويقسم علماء التصنيف حاليًا الْفطريّات إلى ست مجموعات رئيسة، هي: فطريات الكايتريديا والْفطريّات الزيجوتية، والفطريات الغلوميرية، والْفطريّات الزّقيّة، والْفطريّات الْبازيديّة، وأخيرًا الْفطريّات الناقصة (شكل 13 – 1). أما المجموعة الأخيرة التي كانت تسمى الْفطريّات الناقصة *Imperfect fungi* فهي تفتقر إلى موقع محدد في الشّجرة النّشوئيّة، وذلك لعدم اكتشاف طريقة تكاثرها الجنسيّ، ولعدم توافر بيانات كافية لتحديد الفطر الأقرب نوعًا لها.

وتشير التحليلات النّشوئيّة الحديثة إلى أنّ الْفطريّات أقرب إلى الحيوانات منها إلى النباتات؛ إذ إن السلف المشترك بين الْفطريّات والحيوانات هو الخلية الأحادية التي تطورت إلى الخلايا المتعددة الحيوانية والْفطريّة. وعلى الرغم من أنّ الْفطريّات متنوعة بشكل مذهل، فإنها تشترك في بعض الصفات، مثل:

1. **الْفطريّات عضوية التغذية تمتصّ المواد الغذائية.** تحصل الْفطريّات على غذائها بإفراز أنزيمات هاضمة على المادة الغذائية، مثل جذوع الأشجار الساقطة، وحتى جلد الضفادع. ثم تمتصّ بعد ذلك الجزيئات العضوية الناتجة عن عمل الأنزيمات. لذا، يمكننا القول: إنّ الْفطريّات تعيش في غذائها.
2. **الْفطريّات لديها أنواع عدة من الخلايا المختلفة.** فقد تنمو الْفطريّات متعددة الخلايا على شكل خيطي، وتتخذ أجسامها شكل خيوط فطرية Hyphae طويلة ونحيفة. ويمكن أنْ تتجمع تلك الخيوط الْفطريّة حتى تشكّل بنية معقدة كفطر عشّ الغراب. وإنّ لدى خلايا الخيوط الْفطريّة مدى واسعًا من الأشكال. بعض الْفطريّات وحيدة الخلية لديها أسواط.
3. **الْفطريّات لديها جدران خلوية تحتوي على الكايتين Chitin.** جدران خلايا الْفطريّات مبنية من متعددات التّسكّر والكايتين، وهو المادة الصلبة غير القابلة للذوبان نفسها التي تُصنع منها قشور السلطعونات.
4. **بعض الْفطريّات لديها أطوار ثنائية النواة.** فبعض أنواع الْفطريّات التي تتكاثر جنسيًّا تمر بأطوار تحتوي فيها الخلية الواحدة على نواتين أحاديتي العدد الكروموسومي مدة محدودة، قبل أنْ تندمجا لتكونا نواة زوجية العدد الكروموسومي.
5. **الْفطريّات تقوم بانقسام نووي متساوٍ.** يختلف الانقسام المتساوي في الْفطريّات عنه في النباتات والحيوانات في ناحية جوهرية واحدة، وهي أنّ الغشاء النووي لا يتكسّر، وإنما يحدث الانقسام المتساوي داخل النواة. تتشكل الخيوط المغزلية في الداخل، ثم تُسحب الكروموسومات إلى الأقطاب المتناظرة في النواة (ليس في الخلية كما يحدث في حقيقية النّوى). ويوجد هذا النوع من الانقسام المتساوي في بعض الطّلائعيّات (الفصل الـ 29).

تتصف الْفطريّات بطريقة تغذيتها، وأنواع خلاياها، وشكل أجسامها، وبالكايتين الموجود في جدران خلاياها، والانقسام المتساوي للنواة. الْفطريّات أقرب إلى الحيوانات منها إلى النباتات.



الشكل 31 – 1

أمثلة على القبائل الْفطريّة. **أ.** بعض الكايتريديات، بما في ذلك أعضاء من الجنس *Hypochytrium* هي طفيليات نباتية، في حين تعيش الأخرى حرة. **ب.** بايلوبولَس *Pilobolus* فطر زيجوتي ينمو على روث الحيوان في الوسط الاستنباتي. تحتوي الأعناق التي تبلغ أطوالها 10 مم على أكياس سوداء حاملة للأبواغ. **جـ.** أبواغ تابعة للنوع *Glomus intraaradices* وهو فطر غلوميري مرتبط بالجذور. **د.** فطر الكأس *Cookeina tricholoma* وهو فطر كيسي من الغابات المطرية في كوستاريكا. في فطريات الكأس، تترتب الأجزاء المنتجة للأبواغ على طول الكأس، في حين تترتب الأجزاء المنتجة للأبواغ في الْفطريّات الْبازيديّة، مثل فطر عشّ الغراب *Amanita* على طول الخياشيم أسفل القلنسوة. **هـ.** *Amanita muscaria* أغاريك الذباب، فطرٌ بازيديّ سام. تتكون أجزاء الفطر المرئية التي تظهر في الصورة هنا جميعها من شبكة كثيفة من الخيوط الْفطريّة التي تخترق السطح التي تنمو عليه، وتشكل نسيجًا داخله.

2-31 البيولوجيا العامة للفطريات

توجد الْفطريّات على شكل خمائر وحيدة الخلية أو على شكل متعددة الخلايا ذات أنواع عدة من الخلايا. وقد يحدث التكاثر فيها جنسيًّا أو لا جنسيًّا، ويحدث لها انقسام متساوٍ غير عادي. وهي متخصصة في استخلاص المواد الغذائية وامتصاصها من المنطقة المحيطة بها بعد أنْ تفرز عليها أنزيمات خارجية. وسوف نبدأ بالنظر إلى الشكل الفطري.

جسمُ الفطر كتلةٌ من الخيوط الْفطريّة المتصلة

بعض الخيوط الْفطريّة قد تكون أنابيب متصلة أو متفرعة، وتكون مملوءة بالستيوبلازم، ولها أنوية عدة. وبعض الْفطريّات الآخر لديه خيوط فطرية مكونة من سلسلة طويلة من الخلايا المتصلة طرفًا بطرف، وتكون مقسمة عن طريق جدران خلوية تسمى فواصل Septa. ونادرًا ما تشكل تلك الفواصل حاجزًا كاملًا إلا في حالة الخلايا التناسلية. حتى الخيوط الْفطريّة التي لديها فواصل يمكن أنْ تُعدّ خلية واحدة طويلة.

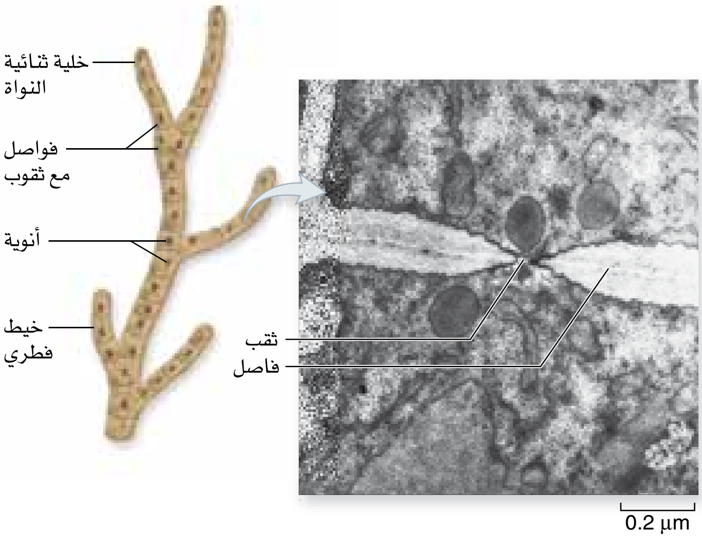
يتحرك السيتوبلازم بشكل حرّ خلال الخيوط الْفطريّة مارًّا خلال الثغور الموجودة في الفواصل (الشكل 31 – 2). وبسبب تلك الحركة، فإنّ البروتينات التي تُصنع في الخلية تستطيع أنْ تنتقل إلى الأطراف النامية للفطر. لذا، فإنّ الفطر ينمو بسرعة كبيرة عندما تتوافر المواد الغذائية، والمياه، ودرجة الحرارة المثلى. فعلى سبيل المثال، لعلك تكون قد لاحظت ظهور فطر عشّ الغراب بشكل مفاجئ صباح ليلة ماطرة في فصل الصّيف.

الغزل الفطري *Mycelium*

تسمى كتلةُ الخيوط الْفطريّة المتصلة **الغزلَ الفطريَّ Mycelia** (ولقد اشتق اسمها ومصطلح **علم الْفطريّات Mycology** الذي يطلق على دراسة الْفطريّات من الكلمة اليونانية مايكس *Mykes*).

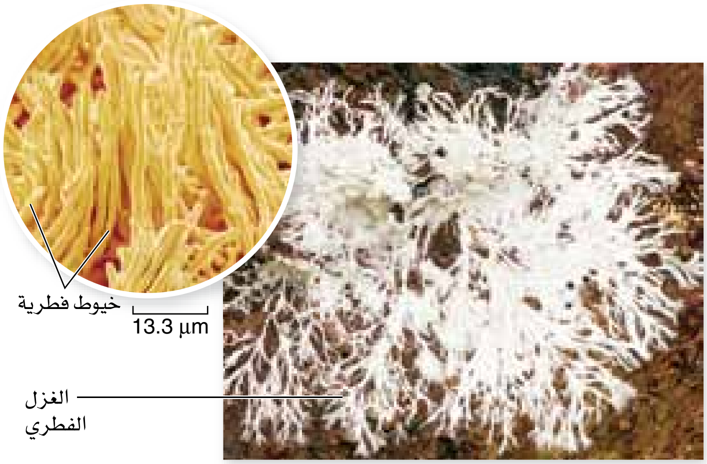
يكوِّن الغزل الفطري نظامًا معقدًا قد يمتد طوله إلى أمتار عدة (الشكل 31 – 3). وينمو هذا الغزل الفطري داخل التربة والخشب، أو أيّ مادة يستطيع أنْ يتغذى عليها الفطر، ويبدأ هضم المواد بشكل سريع. فأجزاء الفطر جميعها نشيطة أيضيًّا.

تنمو الأجزاء التناسلية في نوعين من الْفطريّات الرّئيسة الأربعة على شكل خيوط



الشكل 31 – 2

الفاصل. تظهر صورة المجهر الإلكتروني لمقطع من خيط فطري للفطر البازيدي *Inontus tomentosus* ثغرًا يمر من خلاله السيتوبلازم.



الشكل 31 – 3

الغزل الفطري. يتكون هذا الغزل الفطري من خيوط فطرية تنمو خلال أوراق شجر على أرضية غابة في ميريلاند.

فطرية متداخلة، وملتفة كتلك الموجودة في فطر عشّ الغراب Mushroom والْفطريّات النّفاثة Puffballs والغوشنة Morels، وتتشكل تلك الأجزاء في وقت محدد من دورة الحياة. تستطيع هذه التراكيب أنْ تمتد بشكل سريع بسبب الانتفاخ السريع الذي يحدث للخيوط الْفطريّة.

تحتوي جدران الخلية على الكايتين

تتكون جدران خلايا الْفطريّات من متعددات التّسكّر ومن ضمنها الكايتين، وليس السيلولوز الذي يوجد في النباتات، وكثير من الطّلائعيّات.

وكما تعلمنا في الفصل الـ 3، فإنّ الكايتين عبارة عن سيليلوز معدل يتكون من وحدات جلوكوز مترابطة، التي ترتبط بها مجموعات نيتروجين إضافية. ويتم بعد ذلك ربط هذا المبلمَر مع البروتينات. والكايتين هو المادة نفسها التي تكوّن القشرة الصّلبة للهيكل الخارجي للمفصليات؛ كالحشرات والقشريّات (الفصل الـ 34). وإنّ وجود الكايتين هو إحدى الصفات المشتركة التي قادت العلماء إلى الاعتقاد بأنّ الْفطريّات والحيوانات هي أكثر قربًا لبعضهما من الْفطريّات والنباتات.

الخلايا الْفطريّة قد تحتوي على أكثر من نواة

تختلف الْفطريّات عن معظم الحيوانات والنباتات في أنّ كلّ خلية، أو خيط فطري، بوسعهما أن يحتويا على نواة واحدة، أو اثنتين، أو أكثر. فالخيط الفطري الذي يحتوي على نواة واحدة يُسمّى **وحيد النواة Monokaryotic**، أما الخيط الفطري الذي يحتوي على نواتين فيسمى **ثنائي النواة Dikaryotic**. وفي الخلايا ثنائية النواة، تكون النواتان فرديّتي العدد الكروموسومي، ويتم نسخ المحتوى الجيني لهما، وبذا تكون لهما الخصائص الوراثية نفسها التي لدى زوجيات العدد الكروموسومي.

تختلط أحيانًا الأنوية المتعددة الموجودة في سيتوبلازم الغزل الفطري نفسه الذي لا يتكون من خلايا منفصلة. إذا كانت الخيوط الْفطريّة ثنائية النواة، أو متعددة الأنوية، وكانت الأنوية من مصدرين وراثيين مستقلين، عندئذ، يُسمّى الخيطُ الفطري **متغايرَ النّوى Heterokaryotic** أما الخيوطُ الْفطريّة التي لها أنوية متشابهة وراثيًّا فتسمى **مثليّةَ النّوى Homokaryotic**.

الانقسام المتساوي يقسم النواة، ولا يقسم الخيط الفطري

الانقسام المتساوي في الْفطريّات متعددة الخلايا يختلف عنه في معظم المخلوقات الأخرى. وبسبب طبيعة الارتباط بين الخلايا، فإنّ الخلية لا تعد وحدة التكاثر، وإنما النواة. فغلاف النواة لا يتكسّر أو يتشكّل مجددًا، ولكن تتكون الخيوط

المغزلية داخل النواة. الحبيبات المركزية لا توجد في الْفطريّات جميعها، ولكن الْفطريّات تنظِّم تكوين الأنيبيبات خلال الانقسام المتساوي عن طريق جزء تركيبي عديم الشكل يُسمّى صفائح المغزل *Spindle plaques*. إنّ المزج المميز لهذه الخصائص يدل بقوة على أنّ الْفطريّات قد نشأت من مجموعة غير معروفة من وحيدات الخلية حقيقية النّوى.

تستطيع الْفطريّات أنْ تتكاثر جنسيًّا ولا جنسيًّا

كثيرٌ من الْفطريّات قادرة على إنتاج أبواغ جنسية ولاجنسية. فعندما يتكاثر الفطر جنسيًّا، يمكن أنْ تلتقي خيوط فطرية أحادية العدد الكروموسومي، من أنواع تزاوجية متوافقة مع بعضها، ثم تتّحد.

المرحلة ثنائية النواة

يتم الاندماج في الحيوانات، والنباتات، وبعض الْفطريّات بين خليتين أحاديتي العدد الكروموسومي، وينتج منهما خلية واحدة زوجية العدد الكروموسومي $(2n)$، ولكن في أنواع أخرى من الْفطريّات مثل الْفطريّات؛ الْبازيديّة والزّقيّة، تتكون مرحلة اعتراضية ثنائية الأنوية $(1n + 1n)$، وذلك قبل أنْ يحدث اندماج النواتين الأبويتين لتشكلا نواة زوجية العدد الكروموسومي.

تكون المرحلةُ ثنائية النواة في الْفطريّات الزّقيّة قصيرةً، وتحدث في عدد قليل من الخلايا، كالخلايا التناسلية. أمّا في الْفطريّات الْبازيديّة، فتبقى المرحلة ثنائية النواة مدة طويلة من حياة الفطر، سواءً في التراكيب الغذائية، أو في التراكيب الجنسية المنتجة للأبواغ.

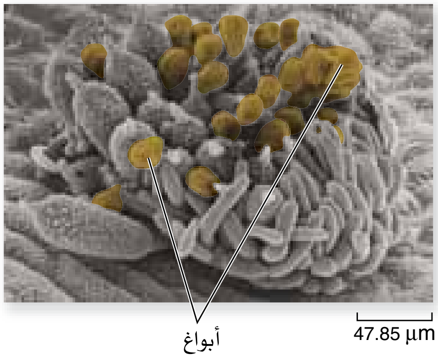
أجزاء التكاثر

تكوِّن بعض أنواع الْفطريّات تراكيب غزلية متخصصة منتجه للأبواغ. مثال ذلك؛ فطر عشّ الغراب الذي نراه فوق سطح الأرض، وغزل «الرَّف» الذي ينمو على جذوع الأشجار الميتة، وكذلك الفطر النّفّاث الذي يأوي بلايين الأبواغ.

كما ذُكِرَ سابقًا، فإنّ السيتوبلازم يتدفق في الخيط الفطري من خلال الثقوب الموجودة في الفواصل، أو يتحرك بحرية في حال عدم وجود الفواصل. ولكن الأجزاء التكاثرية تُعَدّ استثناء لهذا النمط العام. فعندما يتشكل الجزء التكاثري، يتم تقسيمه عن طريق فواصل كاملة تفتقر إلى الثغور، أو يكون لفواصلها ثغور، ولكن سرعان ما يتم إغلاقها.

الأبواغ

الأبواغ، هي الوسيلة الشائعة للتكاثر في الْفطريّات. ويتم تشكلها جنسيًّا أو لا جنسيًّا، ثم تُنثر في الهواء. وعندما تسقط تلك الأبواغ في المكان الملائم، تنبت وينتج منها غزل فطري.



الشكل 31 – 4

الأبواغ الْفطريّة. صورة عن طريق المجهر الإلكتروني الماسح لأبواغ فطرية تصيب نبات الورد.

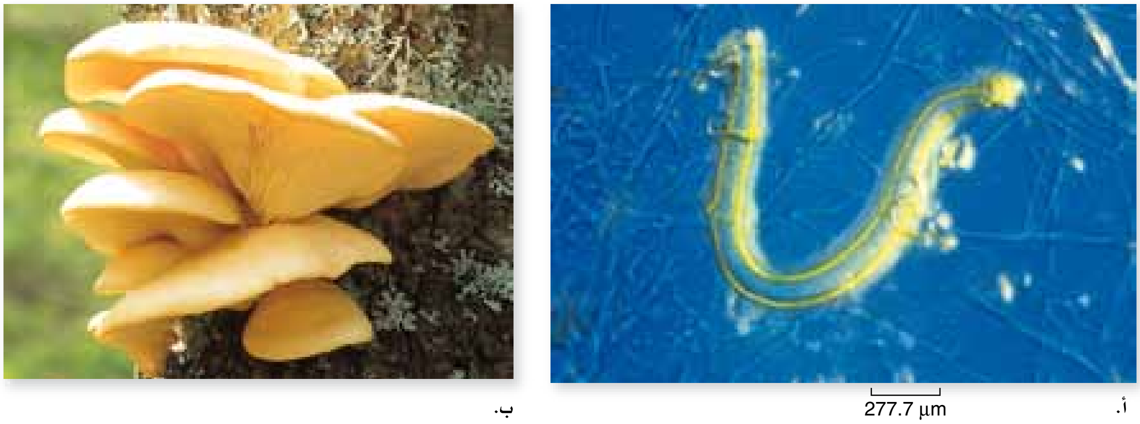
ولأن الأبواغ صغيرة؛ يتراوح حجمها بين 2 و 75 ميكرومترًا (الشكل 31 – 4)، فإنه بمقدورها أن تبقى معلقة في الهواء مدة طويلة. وياللأسف، كثير من الْفطريّات الممرضة، سواء للنبات أو للحيوانات، تنتشر بسرعة كبيرة بهذه الطريقة. أما بالنسبة إلى باقي الْفطريّات، فيتم انتشار أبواغها عن طريق الحشرات، أو أنواع أخرى من الحيوانات الصغيرة. هناك مجموعة واحدة من الْفطريّات، هي الكايتريديا، استطاعت أن تحافظ على أسواط أسلافها. لذا، فإنها تنتج أبواغًا حيوانية متحركة.

منذ مدة طويلة، اعتقد البيولوجيون أنّ الوجود الواسع للفطريات على مستوى العالم يمكن أنْ يُعزى على المستوى التطوري إلى الانتشار الكبير اللامحدود للأبواغ. غير أنّ الدراسات الجغرافية الحيوية الحديثة التي بحثت في العلاقات النّشوئيّة بين أنواع من الْفطريّات تعيش في أماكن بعيدة عن بعضها، نقضت هذه الفرضية التي صمدت طويلًا.

الْفطريّات عضوية التغذية تمتص الغذاء

تحصل الْفطريّات جميعها على غذائها بإفراز أنزيمات هاضمة على البيئة المحيطة بها، ثم تمتصّ بعد ذلك المواد العضوية التي نتجت عن **الهضم الخارجي External digestion**. ولعل خطة بناء جسم الفطر تعكس هذه الطريقة. فالفطريات وحيدة الخلية لديها أكبر نسبة مساحة سطح إلى الحجم، لذا، فإنها ترفع إلى الحد الأقصى مساحتها السطحية المخصصة للامتصاص. كذلك الأمر، تزود الشبكة المعقدة من الخيوط الْفطريّة الفطر بمساحة كبيرة لامتصاص الغذاء عن طريق الغزل الفطري.

بمقدور الكثير من الْفطريّات أنْ تحطم السيلولوز في الخشب، إذ تحطم الروابط بين جزيئات الجلوكوز، ثم تمتصه بوصفه غذاء. وتستطيع الْفطريّات أيضًا هضم اللجنين، وهو مادة عضوية غير قابلة للذوبان تعمل على تقوية جدران خلايا النبات. إن مسارات الأيض المتخصصة للفطريات تسمح لها بالحصول على



الشكل 31 – 5

الْفطريّات آكلة اللحوم

أ. فطر يحصل على غذائه من دودة أسطوانية. ب. فطر المحار *Pleurotus ostreatus* لا يحلل الخشب فقط، وإنما يستطيع إيقاف حركة الدودة الأسطوانية، ويستهلكها على أنها مصدر للنيتروجين.

الغذاء من الأشجار الميتة، ومن مركبات عضوية متنوعة وغير عادية، من ضمنها أحد أنواع الديدان الأسطوانية (الشكل 31 – 5أ).

يفرز الغزل الفطري التابع لفطر المحار الذي نأكله *Pleurotus ostreatus* مادة تشلّ حركة الدودة الأسطوانية التي تتغذى على الفطر، وعندما تصبح الدودة غير قادرة على الحركة، فإن الخيوط الفُطريّة تلتف حولها وتخترقها. بعد ذلك، يفرز الفطر الأنزيمات الهاضمة، ويمتصّ المادة الغذائية من الدودة تمامًا، كما تفعل مع النباتات.

عادة، ينمو هذا النوع من الفُطريّات داخل الأشجار الحية، أو على جذوعها المقطوعة. ويحصل على الغذاء من خلال هضم السيلولوز واللجنين الموجودين في جدران الخلايا. تشكّل الديدان الأسطوانية التي يتغذى عليها الفطر مصدرًا للنيتروجين – وهي مادة عادة ما تكون ناقصة في الأنظمة الحيوية بشكل عام. هناك أنواع أخرى من الفُطريّات أكثر افتراسًا من فطر المحار *Pleurotus*، فمنها من ينصب الفخاخ، ومنها مَنْ يحاصر فريسته، أو يرمي بمقذوفات على الديدان الأسطوانية، والعجليات، وحيوانات صغيرة أخرى، ثم يفترسها.

ونظرًا لمقدرتها على تكسير أيّ مركب يحتوي على الكربون- حتى وقود الطائرات- أصبحت الفُطريّات مهمة في عمليات المعالجة البيولوجية التي تُستخدم فيها المخلوقات الدقيقة بغية تنظيف التربة أو المياه التي تلوثت بيئيًّا. فعلى سبيل المثال، هناك نوع من الفُطريّات يزيل عنصر السيلينيوم السام من التربة بدمجه مع مركبات متطايرة أقل خطورة.

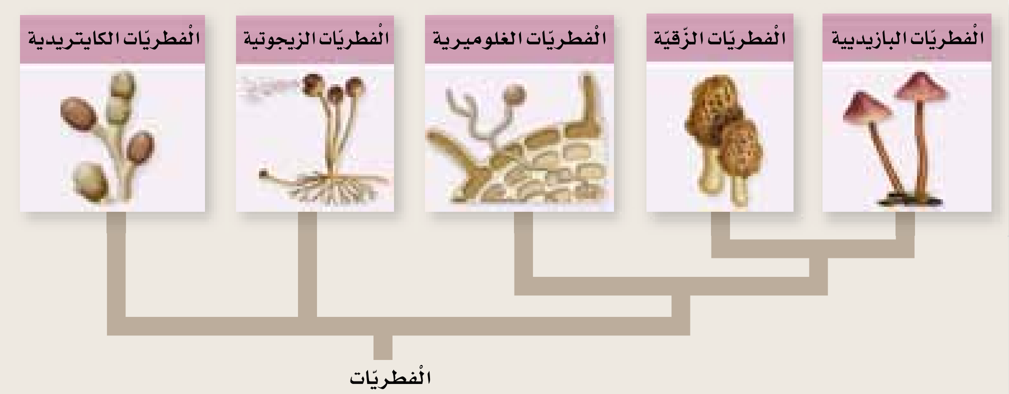
يتكون الفطر من كتلة من الخيوط الفُطريّة (خلايا) تسمى الغزل الفطري؛ تحتوي جدران الخلايا على الكايتين، وهو مادة موجودة أيضًا في الحيوانات المفصلية. الانقسام المتساوي يقسم النواة، ولا يقسم الخيط الفطري نفسه. يحدث التكاثر الجنسي عندما تندمج خيوط فطرية من أنواع تزاوجية مختلفة. قد تبقى الأنوية أحادية العدد الكروموسومي منفصلة عن بعضها في بعض المجموعات الفُطريّة، وتسمى تلك المرحلة ثنائية النواة. يتم إنتاج الأبواغ جنسيًا ولا جنسيًا، ويتم انتشارها عن طريق الهواء والحيوانات. تفرز الفُطريّات أنزيمات هاضمة على المادة العضوية، ثمّ تمتصّ نواتج هذا الهضم.

3-31 العلاقات النُّشوئية

في هذا الفصل، تم تقسيم الفُطريّات بناءً على علاقاتها النّشوئيّة. غير أنه قد يصعب في بعض الحالات، تحديد أماكن بعض الفُطريّات في الشّجرة النّشوئيّة، خصوصًا إذا لم يكن لها تكاثر جنسيّ ملحوظ. إنّ طريقة التكاثر الجنسي تُعدّ من الصفات المحددة لانتماء الأعضاء إلى قبيلة معينة.

هناك تاريخ نشوئي جديد للفطريات قيد الظهور

إنّ فهمنا للعلاقات النّشوئيّة للفطريات يمرّ بتغيرات سريعة ومثيرة بسبب توافر النتائج الخاصة بتعاقب DNA (الشكل 31-6 والجدول 31-1). إذ يُعْتَقَدُ الآن أن الفُطريّات أقرب إلى الحيوانات منها للنباتات. إلا أنّ العلاقة بين مجاميع



الشكل 31 –6

خمس قبائل للفطريات. الكايتريدية، والزيجوتية، وهي غير أحادية العرق، لكن الغلوميرية والزّقيّة والبازيدية هي أحادية العرق. أما الفُطريّات الناقصة فلا تظهر في الشكل؛ لأنها ليست أحادية النشأة.

الجدول 31-1 الفُطريّات

المجموعة	مثال نموذجي	السمات المميزة	العدد التقديري للأنواع الموجودة
الفُطريّات الكايتريدية	*Allomyces*	مائي، سوطي ينتج جاميتات أحادية العدد الكروموسومي في أثناء التكاثر الجنسي، أو أبواغًا حيوانية في التكاثر اللاجنسي.	1,000
الفُطريّات الزيجوتية	*Rhizopus* عفن الخبز. *Pilobolus*	خيوط فطرية متعددة النواة، وليس لها فواصل، ماعدا تراكيب التكاثر؛ اندماج الخيوط الفُطريّة يؤدي إلى تكوين الزيجوت في محفظة الأبواغ الزيجوتية، حيث يحدث الانقسام الاختزالي قبل أنْ تنبت. التكاثر اللاجنسي أكثر شيوعًا.	1,050
الفُطريّات الغلوميرية	*Glomus*	تشكل الفُطريّات الجذرية الشجيرية. متعددة النواة، ولا تحتوي على فواصل، تتكاثر جنسيًّا.	150
الفُطريّات الزّقيّة	الكمأة، الغوشنة	في التكاثر الجنسي، يتم إنتاج الأبواغ الكيسية داخل كيس، التكاثر اللاجنسي شائع أيضًا.	45,000
الفُطريّات البازيديّة	عشّ الغراب والغاريقون والصدأ	في التكاثر الجنسي، تتكون الأبواغ البازيديّة على أجزاء تشبه الصولجان تسمى البازيديا. التكاثر اللاجنسي يحدث أحيانًا.	22,000

الْفطريّات ليست واضحة تمامًا. ولكي نوضح التنوع في هذه المملكة، سوف نتفحص القبائل الخمس التابعة للفطريات: الكايتريدية، والزيجوتية، والغلوميرية، والْبازيديّة، والزّقيّة.

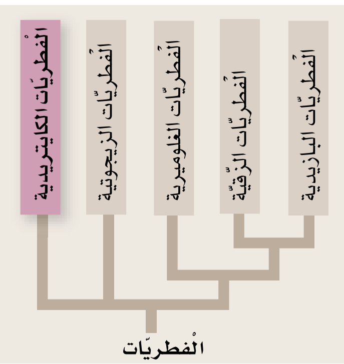
ليست المجموعات جميعها أحادية السلالة

تُعَدُّ القبائلُ الغلوميرية والزّقيّة والْبازيديّة أحادية النشأة والأصل، لكن المجموعتين الأخريين غير ذلك. وإن الميكروسبوريديا، وهو حيوان طفيلي إجباري قد ينتمي إلى مملكة الْفطريّات يُعَدُّ أحادي النشأة أيضًا. أما الْفطريّات الناقصة فإنّ علاقاتها ببعضها مازالت قيد التحديد. هناك مجموعات عدة كانت تاريخيًّا من الْفطريّات، مثل العفن المخاطي، والعفن المائي، أما الآن فتُصنّف ضمن الطّلائعيّات لا الْفطريّات (انظر الفصل الـ 29). وكلما تم إضافة معلومات جديدة، وتم تحليلها وإدماجها مع الصفات الأخرى، فستظهر علاقات نشوئية جديدة للفطريات.

العلاقات النّشوئيّة الْفطريّة تتغير بسرعة. توضع الْفطريّات مؤقتًا في خمس مجموعات، هي: القبائل الكايتريدية، والزيجوتية، والغلوميرية، والبازيدية والزّقيّة. وتُعَدُّ القبائل الزّقيّة، والغلوميرية، والْبازيديّة أحادية السلالة.

31-4 الْفطريّات الكايتريدية Chytridiomycetes: فطريات مائية لها أبواغ حيوانية سوطية

يُعَدُّ أفراد قبيلة الكايتريديا فطريات مائية من ذوات الأسواط، وهي أقرب المجموعات إلى سلف الْفطريّات. وتُعَدُّ الأبواغ الحيوانية من الصفات المميزة لهذه المجموعة الْفطريّة (الشكل 31-7).

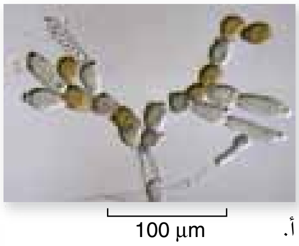


لأن الكايتريدات وحدها هي التي لديها أسواط، فلا بدّ أنْ تكون هذه الصفة قد فُقدت من سلف المجموعات الْفطريّة الحديثة. إضافة إلى ذلك، وحيث إنّ الكايتريدات فطريات مائية لا بدّ إذن أن تكون الْفطريّات قد ظهرت أولًا في الماء مثل أسلاف النباتات والحيوانات. ويعدّ وجود الكايتين في جدران خلايا الكايتريدية صفة موحِّدة للفطريات جميعها.

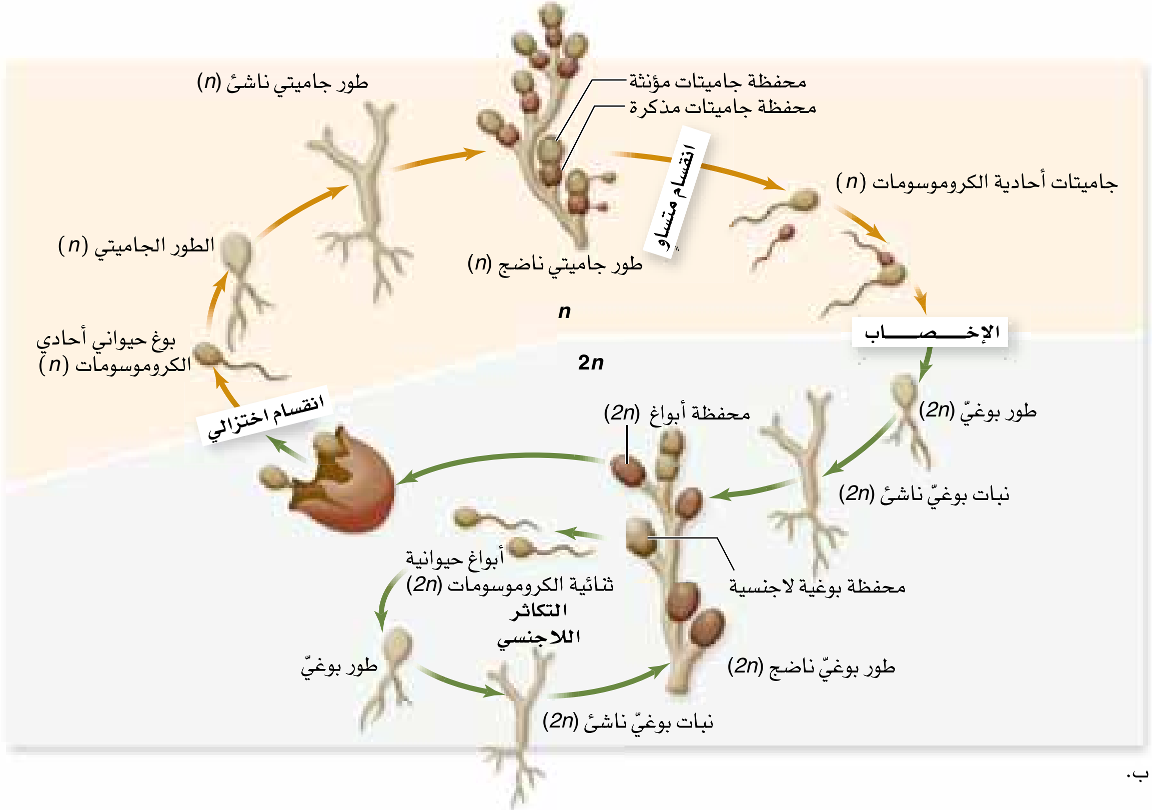
تشير الأحافير والبيانات الجزيئية إلى أنّ الحيوانات والْفطريّات قد اشتركتا في سلف واحد قرابة 460 مليون سنة خلت، مع وجود بعض الاستثناءات. تشبه أقدم الأحافير الأفراد القائمة من الجنس *Glomus* التي نشأت ضمن القبيلة الغلوميرية. هناك تحليل DNA واحد أشار إلى أنّ افتراق الحيوانات عن الْفطريّات قد حدث قبل 1500 مليون سنة خلت. لكن هذا التقدير غير مقبول بشكل واسع، إذ إنّ عددًا من الباحثين يعتقدون أن آخر سلف مشترك وُجِدَ قبل نحو 670 مليون سنة، وذلك استنادًا إلى تحاليل الجينات المتضاعفة.

وبغض النظر عن الوقت والنشأة، فإنّ الكايتريدات تؤدي دورًا كبيرًا في النظام البيئي. وسوف يتم التعرض لتفاصيل علاقتها التعايشية لاحقًا. ويُعزى موت كثير من الضفادع وبرمائيات أخرى في كثير من الدول إلى الكايتريديات.

الكايتريديات أقربُ الأقارب الحية لأول سلف للفطريات.



أ.



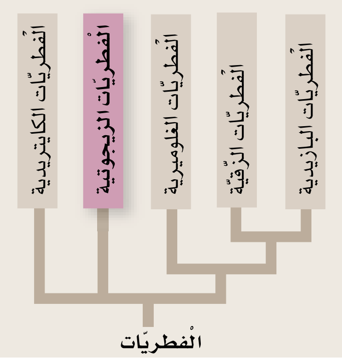
ب.

الشكل 31-7

***Allomyces*، فطر كايتريدي ينمو في التربة. أ.** المحفظة البوغية الكروية بمقدورها أن تنتج أبواغًا حيوانية ثنائية الكروموسومات عن طريق الانقسام المتساوي، أو أبواغًا حيوانية أحادية الكروموسومات عن طريق الانقسام الاختزالي. **ب.** دورة حياة *Allomyces* التي تحتوي على أطوار متعددة الخلايا أحادية وثنائية الكروموسومات (تعاقب الأجيال).

5-31 الفطريّات الزيجوتية Zygomycetes: فطريات تنتج زيجوتات

تضم الفطريّات الزيجوتية 1050 نوعًا مسمى، ولكنها متنوعة بشكل مذهل. وهي تتضمن الفطرَ الشائع؛ عفنَ الخبز (الشكل 31-8) إضافة إلى الأنواع الأخرى التي تعيش على المواد العضوية المتحللة، كالفراولة والفواكه الأخرى. وإن بعض ممرضات الإنسان تنتمي لهذه المجموعة.



في التكاثر الجنسي، تتكون الزيجوتات داخل المحفظة البوغية الزيجوتية

تفتقر الفطريّات الزيجوتية إلى الفواصل في خيوطها الفطريّة، إلا عند تشكيلها للمحافظ البوغية، والمحافظ الجاميتية (تراكيب يتم في داخلها إنتاج الأبواغ والجاميتات). سمّيت هذه المجموعة بهذا الاسم لأنها تكوّن نواة زيجوتية ثنائية الكروموسومات في أثناء المرحلة الجنسية من دورة الحياة.

يبدأ التكاثر الجنسي باندماج المحافظ الجاميتية التي تحتوي على أنوية متعددة. وتكون المحافظ الجاميتية محجوزة بشكل تام عن باقي أجزاء الخيط الفطري عن طريق الفواصل. وتتكون المحافظ الجاميتية على خيوط فطرية لأنواع تزاوجية مختلفة أو على الخيط الفطري نفسه.

تندمج الأنوية أحادية العدد الكروموسومي مع بعضها لتكون زيجوتًا ثنائي الكروموسومات في أثناء عملية تسمى الاندماج النووي. وتصبح المنطقة التي حدث فيها الاندماج **محفظة الأبواغ الزيجوتية Zygosporangium** (الشكل 31-9ب)، التي يتكون بداخلها **البوغ الزيجوتي Zygospore**. وقد يحتوي البوغ الزيجوتي على واحدة أو أكثر من الأنوية ثنائية العدد الكروموسومي. بعد ذلك يكوِّن البوغ الزيجوتي غلافًا سميكًا؛ ليساعده على تحمل ظروف المعيشة غير الملائمة للنمو.

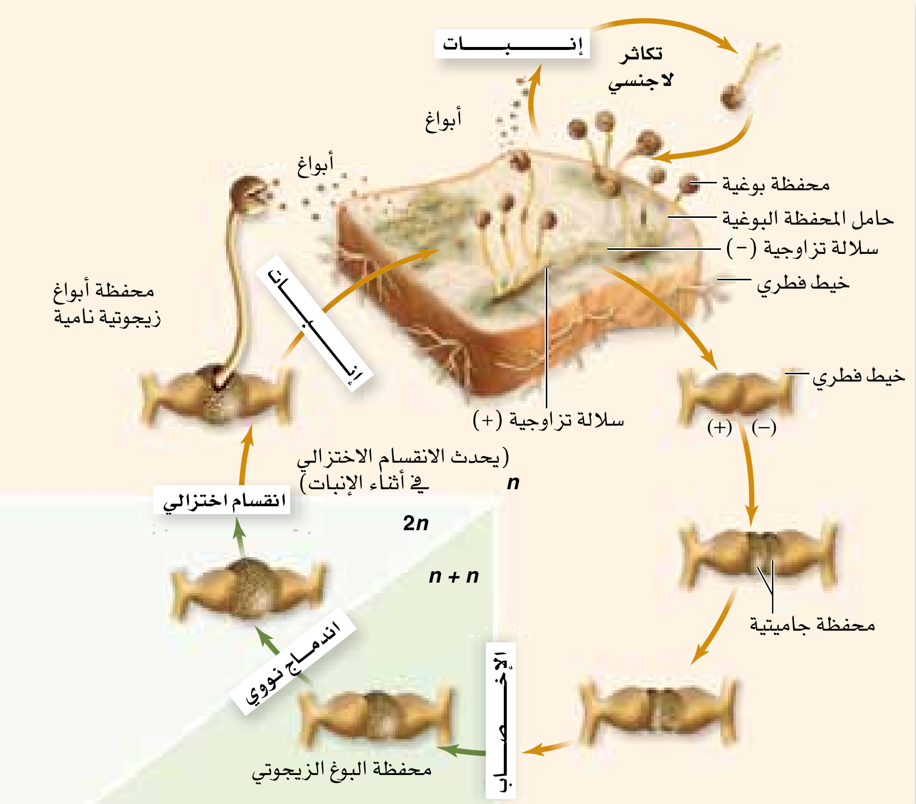
يحدث انقسام اختزالي متبوع بانقسام متساوٍ خلال عملية إنبات البوغ الزيجوتي الذي يطلق أبواغًا أحادية الكروموسومات. تنمو الخيوط الفطريّة أحادية الكروموسومات عندما تنبت تلك الأبواغ. أبواغ الفطريّات الزيجوتية جميعها أحادية العدد الكروموسومي، ما عدا البوغ الزيجوتي.

التكاثر اللاجنسي هو الأكثر شيوعًا

يحدث التكاثر اللاجنسي في الفطريّات الزيجوتية بشكل أكثر تكرارًا من التكاثر الجنسي. خلال التكاثر اللاجنسي، تكوِّن الخيوط الفطرية غابة من السيقان المنتصبة تسمى **حاملات محافظ الأبواغ Sporangiophore**. تشكل أطراف حاملات الأبواغ محافظ بوغية مفصولة عن حواملها عن طريق فاصل. ويتم إنتاج أبواغ أحادية الكروموسومات داخل محفظة الأبواغ. ويتم طرح الأبواغ على سطح الغذاء، وبوضع يسمح بنقلها عن طريق الهواء إلى مصدر غذائي جديد.

تكوِّن كثير من الفطريّات الزيجوتية تراكيب مميزة لها تسمى محافظ الأبواغ الزيجوتية، التي تحتوي على أبواغ زيجوتية تحتوي بدورها على واحدة أو أكثر من الأنوية ثنائية الكروموسومات. الخيوط الفطريّة للفطريات الزيجوتية متعددة الأنوية، وتكوِّن فواصل في الأماكن التي تفصل المحافظ الجاميتية أو المحافظ البوغية فقط.

أ.

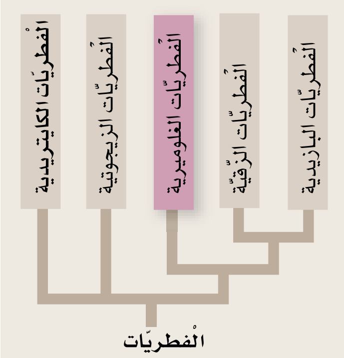


ب.

الشكل 31-8

فطر عفن الخبز *Rhizopus*، فطر زيجوتي ينمو على السّكريّات البسيطة. يوجد الفطر غالبًا على الخبز الرطب أو الفواكه. أ. المحافظ البوغية الكروية الدكناء تنتج أبواغًا، وهي موجودة على خيوط فطرية طولها 1سم. الخيوط الفطريّة التي تشبه الجذر تثبت محافظ الأبواغ. ب. دورة حياة فطر عفن الخبز *Rhizopus*. تسمى مجموعة الفطريّات الزيجوتية بهذا الاسم بسبب محافظ الأبواغ الزيجوتية المميزة للفطر.

6-31 الْفطريّات الغلوميرية Glomeromycetes: متعايشات نباتية لاجنسية



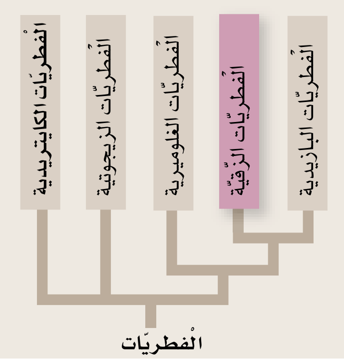
تُعَدُّ الْفطريّات الغلوميرية مجموعة صغيرة من الْفطريّات، إذ يبلغ عدد أنواعها الموصوفة 150 نوعًا تقريبًا، ومن المرجح أن تكون هي المسؤولة عن نجاح انتقال النباتات إلى اليابسة. تنمو أطراف الخيوط الْفطريّة في داخل خلايا جذور النباتات، وتشكل تركيبًا متفرعًا يساعد على تبادل المواد الغذائية. وتسمى التجمعات الْفطرية في داخل خلايا جذور النباتات، **الْفطريّات الجذرية الشجيرية Arbuscular mycorrhiza**. وسوف يتم تفصيل الارتباط الشجيري في تفاعلات الْفطريّات الجذريّة في الجزء 31-10.

لا تستطيع الْفطريّات الغلوميرية أن تعيش دون وجود نباتات بوصفها عائلًا لها. فعلاقتها التعايشية مع النباتات تبادلية، حيث توفر الْفطريّات الغلوميرية للنباتات المعادن خصوصًا الفوسفور، وفي المقابل توفّر النباتات الكربوهيدرات للفطريات.

من الصعب تحديد صفات مميزة لقبيلة الْفطريّات الغلوميرية؛ لعدم وجود دليل على التكاثر الجنسي فيها. فهذه الْفطريّات تمثل الفهم المتزايد للوراثة النّشوئيّة للفطريات. تشبه الْفطريّات الغلوميرية الْفطريّات الزيجوتية؛ إذ إن كليهما يفتقر إلى الفواصل في الخيوط الْفطريّة، وقد كانتا ضمن مجموعة واحدة. إلا أن مقارنة تسلسل DNA للجين المشفّر لـ rRNA الموجود في تحت الوحدة الصغرى أظهر أنّ الْفطريّات الغلوميرية فرعٌ أحادي العرق، وهي مختلفة عن الْفطريّات الزيجوتية. وبخلاف الْفطريّات الزيجوتية، فإنّ الْفطريّات الغلوميرية لا تحتوي على أبواغ زيجوتية. وقد نشأت الْفطريّات الغلوميرية على الأقل قبل 600 -620 مليون سنة خلت، أي قبل تفرع الْفطريّات الزّقيّة، والْفطريّات الْبازيديّة بزمن ليس بقصير، وهو ما سندرسه لاحقًا.

الْفطريّات الغلوميرية أحادية العرق. علاقتها التعايشية الإجبارية مع جذور النباتات قديمة جدًا، وقد يكون لها الفضل في تطور نباتات اليابسة.

7-31 الْفطريّات الزّقيّة Ascomycetes: الْفطريّات ذات الكيس



الْفطريّات الزّقيّة (قبيلة الزقيات) تضم 75% من الْفطريّات المعروفة. من ضمن الْفطريّات الزّقيّة مجموعة مهمة اقتصاديًّا مثل خميرة الخبز، والعفن الشائع، والغوشنة (الشكل 31-9أ)، وفطريات الكأس (الشكل 31-9ب)، والكمأة. وتضم هذه القبيلة كثيرًا من ممرضات النباتات الخطيرة، كتلك التي تسبب لفحة الكستناء، وهي *Cryphonectria parasitica*، ومرض شجرة القيقب الألمانية *Ophiostoma ulmi*. والزقيات المنتجة للبنسلين في جنس *Penicillium*.

يحدث التكاثر الجنسي داخل الكيس

سميت الفطريات الزّقيّة بهذا الاسم نسبة إلى الجزء التناسلي المميز، وهو تركيب مجهري يشبه الكيس، يُسمّى **الزّق Ascus**. يحدث **اندماج الأنوية Karyogamy** في الكيس، حيث يتم إنتاج نواة ثنائية الكروموسومات في دورة الحياة (الشكل 31-9جـ).

تتمايز الزقيات داخل تراكيب مصنوعة من الخيوط الْفطريّة المحبوكة بعناية على شكل كؤوس ظاهرة للعيان تسمى **الثّمرة الزّقيّة Ascocarp**. يحدث الانقسام الاختزالي مباشرة بعد اندماج الأنوية ليشكل أربع أنوية جديدة أحادية الكروموسومات. تنقسم تلك الأنوية مرة أخرى انقسامًا متساويًا لينتج عنها ثماني أنوية أحادية الكروموسومات، ثم يتكون حولها جدران لتصبح **أبواغًا زقية Ascospores**.

في كثير من الْفطريّات الزّقيّة، يصبح الكيس منتفخًا عند النضج، ثم ينفجر في النهاية عند فتحة محددة، ويتم قذف الأبواغ مسافة قد تصل إلى 31 سم، وهي مسافة مذهلة إذا علمنا أن أطوال الأبواغ الزقية نحو 10 ميكرومترات فقط. وهذا يماثل رمي كرة القاعدة (التي يبلغ قطرها 7.5 سم) مسافة 1.25 كم، وهذه المسافة تعادل عشرة أضعاف المسافة التي يركضها لاعب كرة القاعدة حول الملعب.

يحدث التكاثر اللاجنسي داخل حاملات الكونيديا

التكاثر اللاجنسي شائع جدًا في الْفطريّات الزقية. وهو يحدث عن طريق **الكونيديا Conidia**. يتم فصل الأبواغ الكونيدية عند أطراف الخيط الفطري عن طريق الفاصل، ويُسمّى الخيط الفطري المحور المنتج للكونيديا حامل **الكونيديا Conidiophore**. وتساعد الكونيديا في الانتشار السريع على مصادر الغذاء الجديدة. الكثير من الكونيديا متعددة الأنوية. تقسم الخيوط الْفطريّة عن طريق فواصل، وهي مثقبة، ويجري فيها السيتوبلازم على طول الخيط الفطري من خلال الثغور. تكون الفواصل التي تقطع الكونيديا مثقبة في البداية، ثم يتم إغلاقها.

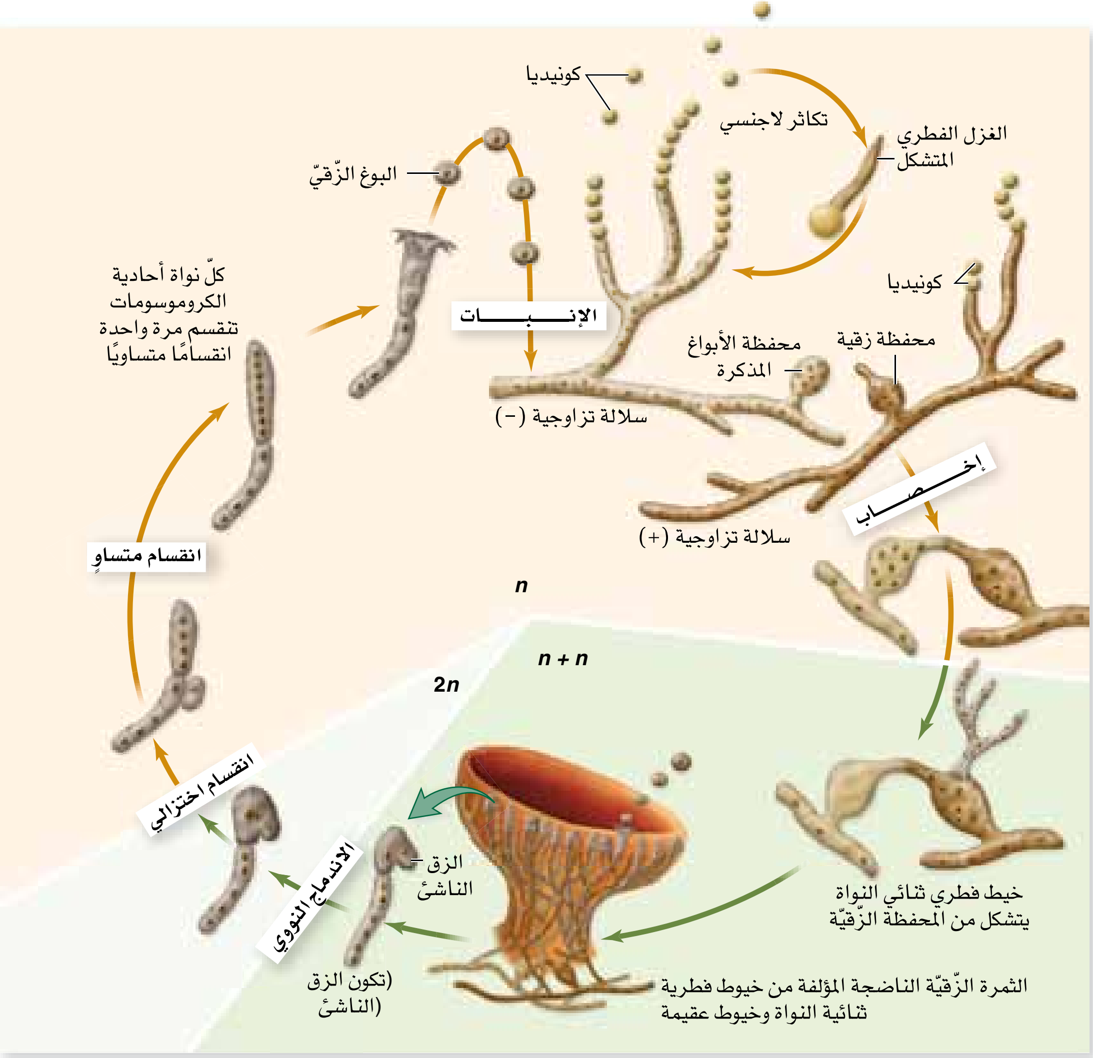
بعض الْفطريّات الزقية لها شكل الخميرة

يوجد شكل الخميرة (نمط حياة أحادي الخلية) عند بعض الْفطريّات الزّقيّة. يكون معظم التكاثر في الخمائر لاجنسيًّا عن طريق الانقسام أو التبرعم، عندما تتشكل خلية صغيرة من خلية كبيرة (الشكل 31-10). أحيانًا، تندمج خليتان لتكوِّنا خلية واحدة فيها نواتان. بعد ذلك، تعمل هذه الخلية ككيس، يحدث فيها اندماج نووي متبوع بعد ذلك مباشرة بانقسام اختزالي. وتعمل الأبواغ الزّقيّة الناتجة كخلايا خمائر جديدة.

إنّ قدرةَ الخمائر على تخمير الكربوهيدرات، ثم تكسير الجلوكوز، وإنتاج الإيثانول وثاني أكسيد الكربون متطلبات أساسية في صناعة الخبز، والمشروبات الكحولية. يمكن وضع نحو 4 بلايين خلية في ملعقة صغيرة. ولقد تم تدجين وانتخاب كثير من سلالات الخمائر لهذه الصناعات باستخدام السّكريّات الموجودة في الأرز، أو الشّعير، أو القمح، أو الذّرة. لقد كانت الخمائر الطبيعية التي توجد في مناطق تصنع فيها المشروبات الكحولية مهمة على امتداد التاريخ، غير أنّ الخمائر المدجنة والمزروعة أصبحت هي المستخدمة حاليًا.

أ.

ب.



جـ.

الشكل 31–9

الْفطريّات الزّقيّة. أ. الغوشنة *Morchella esculem* فطر زقي يؤكل، وهو يظهر في بداية الربيع. ب. فطر الكأس. جـ. دورة حياة الْفطريّات الزّقيّة. تتكون الأبواغ الكيسية أحادية الكروموسومات داخل الكيس.

مازالت الخمائر البرية مثل *Candida miller* تُستخدم في صنع خبز العجين الحامض. وبخلاف معظم الخبز الذي يُصنع عن طريق خمائر مزروعة، فإنه يُستخدم في خبز العجين الحامض، مستنبت نشيط من الخميرة البرية إضافة

الشكل 31–10

التّبرعم في Saccharomyces. كما يظهر في صورة المجهر الإلكتروني الماسح، الخلايا قابلة لأنّ ترتبط على شكل سلسلة، وهي صفة تذكرنا بأنّ الخمائر وحيدة الخلية قد انحدرت من أسلاف متعددة الخلايا.

إلى بكتيريا لإنتاج الحمض. يمكن المحافظة على المستنبت، وذلك بإبقاء جزء من مستنبت البداية من كلّ عجينة. إنّ الجمع بين الخميرة والبكتيريا المنتجة للحمض يعطي المذاق المميز لخبز الحامض.

إن أهم خميرة في صناعة الخبز والتخمير وعمل النبيذ هي *Saccharomyces cerevisiae*. وقد استخدمت هذه الخميرة من قبل الإنسان عبر التاريخ. تستخدم الخميرة بصفتها مكملًا غذائيًّا؛ لأنها تحتوي مستويات عالية من فيتامينات ب، ولأن 50% من مكوناتها من البروتين.

وراثة الْفطريّات الزّقيّة ومحتواها الوراثي لهما تطبيقات عملية

خلال العقود القليلة الماضية، أصبحت الخمائر جزءًا من أبحاث الوراثة بصورة متزايدة. لقد كانت أول حقيقيات النّوى التي تم هندستها جينيًّا من خلال تقنيات هندسة الوراثة، ومازالت تؤدي دورًا مهمًّا بوصفها نماذج لأبحاث الخلايا حقيقيات النّوى. عام 1996، تم الانتهاء من معرفة تعاقب كامل المحتوى الجيني لخميرة *S. cerevisiae* بوصفها أول مخلوق حقيقي النّوى. واستُخدم الكروموسوم الاصطناعي للخميرة (YAC) في معرفة تعاقب المحتوى الجيني، وإن النظام ثنائي التهجين في الخميرة كان ومازال مهمًّا جدًا في أبحاث تداخلات البروتينات (انظر الفصل الـ 7).

إنّ مبادرَة المحتوى الجيني الفطري التي ستزودنا بمعلومات عن باقي الْفطريّات هي قيدُ الإنجاز. فلقد تم انتقاء 15 فطرًا من أجل معرفة تعاقب محتواها الجيني كاملًا. وقد اختيرت بناء على أهميتها، وتأثيرها في صحة الإنسان، بما في ذلك ممرضات النباتات التي لها تأثير في مصادر غذائنا.

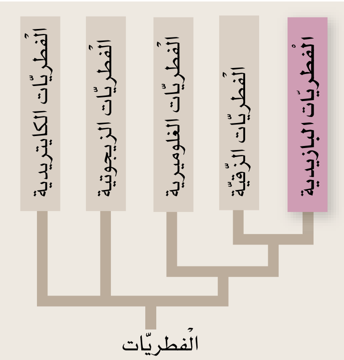
ضُمَّ الفطر الزّقيّ *Coccidiodis posadasii* للمجموعة؛ لأنه يُعَدُّ عاملًا ممرضًا مستوطنًا يعيش في التربة، في جنوب غرب الولايات المتحدة، ويُعَدّ تهديدًا إرهابيًا بيولوجيًّا. ويسبب سنويًّا 100,000 إصابة مرضية، غير أن عددًا قليلًا من الأشخاص المصابين يموتون.

هناك معيار آخر تم استخدامه لانتقاء الْفطريّات للتسلسل، وهو قدرتها على تزويدنا بمعلومات عن تطور الْفطريّات. هذه المعلومات الجديدة ستدعم فهمنا وتعوّض النقص المتعلق بفهمنا للتنوع في هذه المملكة الْفطريّة.

تقوم الْفطريّات الزّقيّة بالاندماج النووي داخل تركيب يشبه الكيس، وهو مميز لهذه المجموعة، ويُسمّى الزّق. يتبع ذلك الانقسام الاختزالي لينتج الأبواغ الزّقيّة. تتكاثر الخمائر التي تنتمي لهذه المجموعة لاجنسيًّا عن طريق التبرعم.

8-31 الْفطريّات الْبازيديّة Basidiomycetes: الفطريات الصولجانية

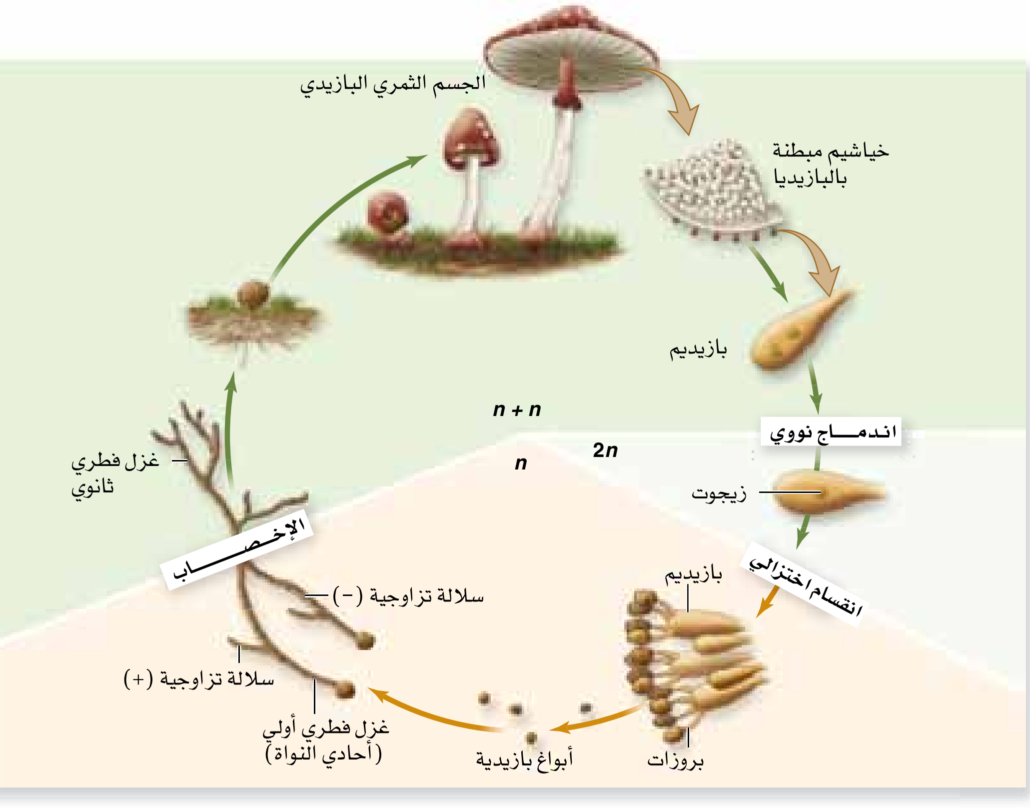
تضمّ **الْفطريّات الْبازيديّة** معظمَ الْفطريّات المعروفة. إضافة إلى: عشّ الغراب، والغاريقون، والنفاثات، والْفطريّات الهلامية، وفطريات الرّف، تضم المجموعة ممرضات النبات المهمة، كالصدأ والتفحم (الشكل 31-11أ). تشبه إصابات الصدأ صدأَ الحديد، وتظهر إصابات التفحم سوداء ودقيقية بسبب الأبواغ. كثير من عشّ الغراب يُستهلك بوصفه غذاء، لكن بعضه الآخر سامّ وقاتل، ويؤدي إلى الهلوسة.



تتكاثر الْفطريّات الْبازيديّة جنسيًّا ضمن البازيديا

سُمِّيت الْفطريّات الْبازيديّة بهذا الاسم بسبب التركيب التكاثري الجنسي المميز لها، الذي يشبه الصولجان، ويسمّى **البازيديم Basidium**. يحدث الاندماج النووي داخل البازيديم، وينشأ عنه خلايا ثنائية الكروموسومات، وهي الوحيدة في دورة الحياة (الشكل 31-11ب). يحدث الانقسام الاختزالي مباشرة بعد الاندماج النووي. في الْفطريّات الْبازيديّة، تندمج نواتج الانقسام الاختزالي أحادية الكروموسومات لتكون **أبواغًا بازيدية Basidiospores**. في معظم أعضاء هذه القبيلة، تتولد الأبواغ الْبازيديّة على بروزات رفيعة على أطراف البازيديا. يختلف تركيب البازيديم عن الزق على الرّغم من تطابقهما وظيفيًّا. تذكر أنّ الأبواغ الزّقيّة تتولد في داخل الزق، وليس في الخارج مثل الأبواغ الْبازيديّة.

أ.



ب.

الشكل 31-11

الْفطريّات الْبازيديّة. أ. عشّ الغراب من نوع قلنسوة الموت *Amanita phalloides* وهي قاتلة عادة عند أكلها.
ب. دورة حياة الْفطريّات الْبازيديّة. البازيديم هو التركيب التكاثري.

الغزل الفطري (الميسيليوم) الثانوي للفطريات الْبازيديّة متغاير النواة

تتواصل دورة حياة الْفطريّات الْبازيديّة بإنتاج خيوط فطرية أحادية النواة بعد إنبات البوغ. تفتقر هذه الخيوط الْفطريّة إلى الفواصل في بداية التشكل. وفي النهاية، تتكون الفواصل بين الأنوية في الخيوط الْفطريّة أحادية النواة. تسمى الخيوطُ الْفطريّة الْبازيديّة الأحادية الغزلَ الفطريَّ الأوليَّ *Primary mycelium*.

تندمج سلالات تزاوجية مختلفة من الخيوط الْفطريّة أحادية النواة مع بعضها لتشكل الغزل الفطري الثانوي *Secondary mycelium*. يكون الغزل الفطري هذا مختلف الأنوية، حيث تمثل كلّ نواة نوعًا تزاوجيًّا مختلفًا، بين كلّ زوج من الفواصل. تشكل هذه المرحلة التي تم ذكرها آنفًا سمة مميزة لهذا الفطر. فالمحافظة على المحتويين الجينيين في متغاير النواة يسمح بأنْ تكون هناك مرونة وراثية أكثر مما هو موجود في خلية ثنائية الكروموسومات في نواة واحدة، إذ إنّ أحد المحتويين الجينيين يمكن أنْ يعوض الآخر في حالة حدوث طفرات.

إن **الجسم الثمري البازيدي Basidiocarp**، أو عشّ الغراب، يتشكل كليًّا من غزل فطري ثانوي (ثنائي النواة). وتشكل الخياشيمُ، وهي صفائح من النسيج توجد على السطح السفلي لقلنسوة عشّ الغراب، أعدادًا كبيرة من الأبواغ الدقيقة. ولقد قدّر أن عشّ الغراب الذي لديه قلنسوة قطرها 7.5 سم ينتج 40 مليون بوغ في الساعة تقريبًا.

تقوم الْفطريّات الْبازيديّة بالاندماج النووي، ويحدث بعد ذلك، الانقسام الاختزالي داخل بازيديا تشبه الصولجان، وهي ذلك الجزء الذي نعرفه من الفطر. الغزل الثانوي للفطر البازيدي هو المرحلة ثنائية النواة، حيث توجد نواتان داخل قطعة واحدة من الخيط الفطري.

9-31 الْفطريّات الناقصة Deuteromycetes: مجموعة متعددة الأعراق تشمل معظم أنواع العفن

معظم الْفطريّات الناقصة لم يُلاحظ بها مراحلُ التكاثر الجنسي. كثير منها يُظهر تقاربًا مع الْفطريّات الزّقيّة على الرّغم من أنّ بعضها لديه صلة واضحة مع قبائل أخرى. إن مجموعة الْفطريّات التي انحدرت منها سلالات لاجنسية يتم تحديد هويتها بالنظر إلى صفات الخيوط الْفطريّة وتكاثرها اللاجنسي، ولكن معظم المعايير تستند إلى التكاثر الجنسي. فبعض أنواع بنيسيليوم *Penicillium* أو أسبرجيلاس *Aspergillus* تشكل جسمًا ثمريًّا زقيًّا، غير أن الأجناس تُصَنَّفُ ضمن الْفطريّات الناقصة؛ لأن الجسم الثمري الزّقيّ يوجد بشكل نادر في القليل من الأنواع فقط.

الْفطريّات الناقصة لديها إعادة اتحاد (خلط) وراثي محدودة

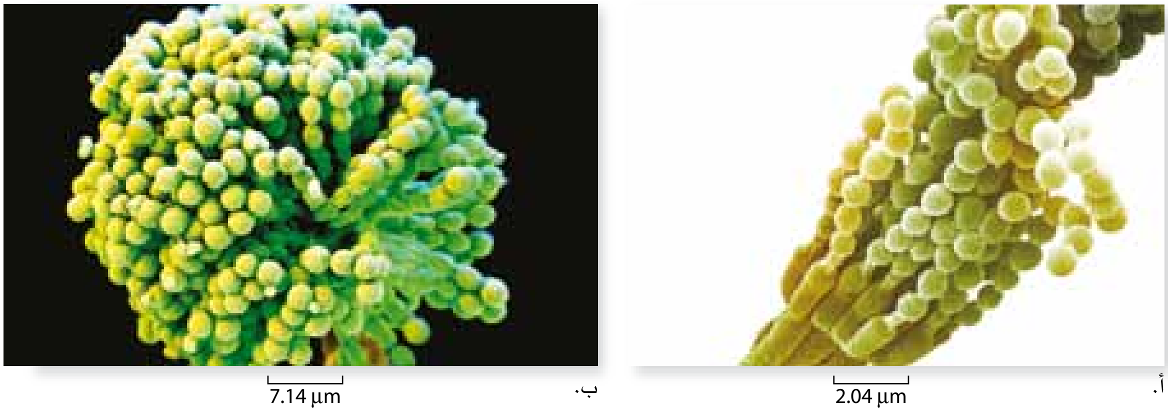
هناك قرابة 15,000 نوع موصوفٍ من الْفطريّات الناقصة (الشكل 31-12). وعلى الرّغم من أنّ التكاثر الجنسي غير معروف، فإنّ قدرًا قليلًا من إعادة الاتحاد يحدث فيها. يصبح هذا الحدث محتملًا إذا اندمج خيطان فطريان مختلفا الوراثة، وقد يحدث تلقائيًّا أحيانًا.

داخلَ الخيوط الْفطريّة متغايرة النواة التي تنشأ من الاندماج الآنف، يحدث نوعٌ خاصّ من إعادة الاتحاد يُسمّى نظير الجنس *Parasexuality*. في نظير الجنس تقوم الأنوية المتميزة وراثيًّا ضمن الخيط المشترك بتبادل أجزاء من الكروموسومات. يحدث هذا النوع من إعادة الاتحاد أيضًا في بعض المجموعات من الْفطريّات التي يبدو أنها وراء سبب ظهور سلالات ممرضة جديدة من الصدأ.

تضم الْفطريّات الناقصة أجناسًا مهمة اقتصاديًّا

من ضمن الأجناس المهمة اقتصاديًّا من الْفطريّات الناقصة فطريات *Penicillium* و*Aspergillus*. بعض أنواع *Penicillium* هي مصدر المضاد الحيوي المعروف البنسلين، وبعض أنواعها الأخرى يعطي مذاق الأجبان كالروكيفورت والكاميمبرت. تستخدم أنواع *Aspergillus* لتخمير صلصة الصّويا ومعجون الصّويا، وهي طريقة معالجة تؤدي فيها البكتيريا والخميرة دورًا مهمًّا أيضًا. ليس جميع الْفطريّات الناقصة التي تدخل في الغذاء مفيدة، بل على العكس، ينتج نوع الفيوزاريوم *Fusarium* الذي ينمو على الطعام الفاسد مواد عالية السمية كما سيتم وصفه لاحقًا.

الْفطريّات الناقصةُ لم يُلاحظ بها تكاثرٌ جنسيٌّ. وينتمي معظمها على الأرجح للفطريات الزّقيّة. وهي تضم أجناسًا مهمة اقتصاديًّا مثل *Penicillium* و *Aspergillus*.



الشكل 31-12

الْفطريّات الناقصة

أ. *Penicillium*

و ب. *Aspergillus* تنتج الأبواغ لاجنسيًّا.

31-10 بيئة الْفطريّات

الْفطريّات والبكتيريا من المحللات الأساسية في الغلاف الحيوي. فهما يكسّران المركبات العضوية، ويعيدان المواد الموجودة في تلك الجزيئات إلى دورة الطبيعة. والْفطريّات هي الوحيدة القادرة على تكسير السيلولوز واللجنين الموجودين في الخشب، وهما مركبان عضويان غير قابلين للذوبان. وبتكسير هذين المُرَكَّبَيْن تقوم الْفطريّات بإطلاق الكربون والنيتروجين والفوسفور من أجسام المخلوقات الحية أو الميتة، وتجعلها متوافرة للمخلوقات الأخرى.

إضافة إلى دور الفطريات بوصفها محللات، فقد دخلت في علاقات رائعة مع أنواع مختلفة المخلوقات. وسوف يتم تفصيل تلك العلاقات في الفصل الـ 56 الذي يتحدث عن بيئة المجتمعات. لكننا سنختصرها هنا نظرًا لصفاتها الفريدة.

الْفطريّات لديها مدى من التعايش

إن **التفاعلات أو التعايشات Symbiosis** بين الْفطريّات والمخلوقات الأخرى تقع ضمن مدى واسع من الفئات. ففي بعض الحالات، يكون **التعايش إجباريًا Obligate symbiosis** (وهو ضروري للحياة)، أما الحالات الأخرى، فيكون **التعايش اختياريًا Facultative symbiosis** (بمقدور الفطر أن يعيش دون عائل). ويمكن أن نجد أنواعًا عدة مختلفة من هذه التعايشات ضمن المجموعة الواحدة للفطريات.

أولًا، هذه نبذة عن طرق تتعامل من خلالها المخلوقات مع بعضها. تحصل **الممرضات Pathogens والطّفيليّات Parasites** على مقوماتها من العائل، ولكنها تؤثر في عائلها بشكل سلبي ما يؤدي إلى الموت. يكمن الفرق بين الممرضات والطّفيليّات في أن الممرضات تسبب أمراضًا، في حين لا تسبب الطّفيليّات ذلك إلا في حالات نادرة.

العلاقات التعايشية Commesal تفيد شريكًا، ولكن لا تضر الآخر. وهناك فطريات تدخل في **علاقات تكافئية Mutualistic** تنتفع منها، وتفيد الآخر (العائل) وكثير منها سوف يتم شرحها في المناقشة القادمة.

الفطريات الداخلية تعيش داخل النباتات، وقد تحميها من الطّفيليّات

تعيش **فطريات النابت الداخلي Endophyte** داخل النباتات، في الفراغات بين الخلوية. كثير من تلك العلاقات التي تنتشر خلال مملكة النباتات تُعَدُّ أمثلة على التطفل والتعايش.

هناك أدلة متزايدة تشير إلى أنّ الْفطريّات تحمي عوائلها من آكلات الأعشاب، وذلك بإنتاج سمّيّات أو طاردات. وغالبًا ما تنتج الْفطريّات قلويدات تحمي النباتات. وكما ستتعلم في الفصل الـ 40، فإنّ النباتات تنتج أنواعًا مختلفة من القلويدات التي تُوظّف في حماية النباتات.

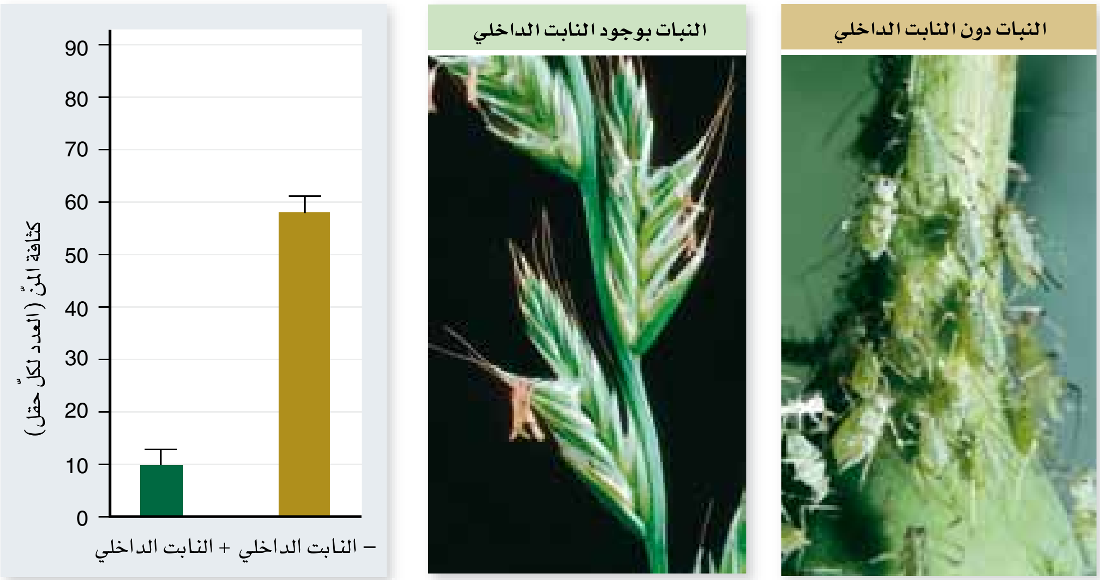
إحدى الطرق التي يمكن من خلالها تقييم ما إذا كان النابت الداخلي يحسّن من صحة النباتات، هو أنْ تُزْرَعَ مساحةٌ من الأرض بالنباتات بوجود النابت الداخلي أو غيابه. وقد أظهرت التجربة التي أجريت على الجاودار الإيطالي *Lolium multiflorum*، أن النبات أقدر على مقاومة حشرة المن في حالة وجود فطريات النابت الداخلي *Neotyphodium* (الشكل 31-13).

الأشنات Lichens مثال على التعايش بين الممالك المختلفة

تمثل **الأشنات Lichens** (الشكل 31-14) تعايشًا بين الْفطريّات من جهة وشريكًا ضوئي البناء من جهة أخرى. لقد تم صياغة مصطلح التعايش *Symbiosis* لوصف هذه العلاقة. وعلى الرغم من أن كثيرًا من الأشنات تُعَدُّ مثالًا ممتازًا على التعايش التبادلي، فإن بعض الْفطريّات تتطفل على العائل ضوئي البناء.

تركيب الأشنات

تشكل الْفطريّات الزّقيّة الشريك الفطري لأنواع الأشنات جميعها، التي يبلغ عدد أنواعها نحو 15,000 باستثناء 20 منها. إن معظم الجزء الملحوظ من الأشنات هو فطريات، ويوجد بين خيوط الفطر البكتيريا الخضراء المزرقة، أو الطحالب الخضراء، وأحيانًا كلاهما (الشكل 31-15).



الشكل 31-13

تأثير الفطر النابت داخليًا *Neotyphodium* في جماعة حشرة المَنّ الموجودة على عشب الجاودار الإيطالي *Lolium multiflorum*.

استقصاء

فسر لماذا أنت مقتنع أم غير مقتنع بأنّ النابت الداخلي يقلل من افتراس المَنّ لعشب الجاودار؟

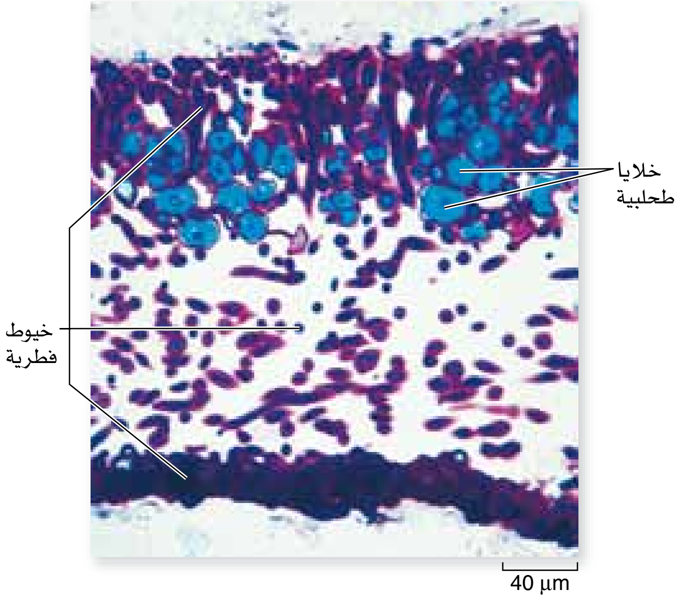
أ. ب. ج.

الشكل 13−14

توجد الأشنات في مواطن مختلفة. أ. الأشن الثمري (الفروتيكوز) يعيش في التربة. ب. الأشن الورقي (الفوليوز) يعيش على جذوع الأشجار في أوريجون. ج. الأشن القشري (كرستوكوز)، يعيش على الصخور، ويؤدي إلى تكسير الصخور وتحويلها إلى تربة.

هناك خيوط فطرية متخصصة تخترق جدران خلايا ضوئي البناء، ثم تنقل الغذاء مباشرة إلى الشريك الفطري. لاحظ أنه على الرّغم من اختراق الفطر لجدار الخلية، فإنه لا يخترق غشاءها. ويستطيع الفطر أن يرسل إشارات تجعل البكتيريا الخضراء المزرقة أو الطحالب الخضراء تنتج مواد لا تنتجها عندما تنمو مستقلة عن الفطر.

الْفطريّات الموجودة في الأشنات لا تقدر على العيش دون شريكها ضوئي البناء، وهي توفر لشريكها الحماية ضد الضوء القوي والجفاف. وعندما تم فصل الْفطريّات عن شريكها، فإنها تمكنت من العيش، ولكنها كانت تنمو ببطء شديد.



الشكل 31−15

مقطع مصبوغ للأشن. يظهر هذا المقطع خيطًا فطريًّا (بنفسجيًّا) متراصًّا بكثافة على شكل طبقة حامية على السطح العلوي، وعلى الطبقة السفلى خصوصًا من الأشن. الخلايا الزرقاء قرب الطبقة العلوية للأشن هي خلايا الطحالب الخضراء. تزود هذه الخلايا الفطر بالكربوهيدرات.

بيئة الأشنات

إن البناء المتين للفطر، إضافة إلى خصائص البناء الضوئي لشريكه، جعلت بمقدور الأشنات غزو أقسى المواطن البيئية − قمم الجبال، أقصى خطوط العرض في الشمال والجنوب، وسطوح الصخور الصحراوية الجافة. في المناطق القاسية المعراة، تكون الأشنات أول المستعمرين لها، تكسِّر الصخور، وتمهد الطريق أمام غزو المخلوقات الأخرى.

تكون الأشنات غالبًا ملونة، حيث إن وجود الصبغات تحمي الشريك ضوئي البناء من ضرر الأشعة القوية. ويمكن أنْ تُستخلَص هذه الصبغات من الأشنات، وتستخدم بوصفها أصباغ طبيعية. إنّ الطريقة التقليدية المتبعة في صناعة صوف هاريس الأسكتلندي الخشن تَستخدم صبغاتٍ فطريةً.

تختلف حساسية الأشنات للملوثات الجوية. وإنّ بعض الأشنات تُستخدمُ بوصفها مؤشرات حيوية لمعرفة مقدار الملوثات الموجودة في الجو. وتأتي تلك الحساسية من قدرتها على امتصاص المواد الذائبة في المطر والندى. لا توجد الأشنات في المناطق المحيطة والقريبة من المدن بسبب حركة المَرْكَبات والنّشاط الصّناعيّ، ولكن بعضها استطاع أن يتكيف مع هذه الظروف. فعندما يقل التلوث، تزداد تجمعات الأشنات.

الفطرياتُ الجذريةُ فطرياتٌ مرتبطةٌ مع جذور النباتات

ترتبط جذور 90% تقريبًا من أنواع النباتات الوعائية المعروفة جميعها بعلاقة تعايشية تكافئية مع أحد أنواع الْفطريّات. ولقد قدر أن 15% من وزن جذور النباتات في العالم تُشكّلها الْفطريّات. هذا النوع من الارتباطات يسمى **الْفطريّات الجذرية Mycorrhizae** وهو اسم مشتق من الاسم اليوناني للفطر والجذر.

تعمل الْفطريّات الجذرية بوصفها امتدادات للنظام الجذري، إذ إنّ خيوط الفطر تزيد وبشكل كبير المساحة الكلية للجذر الملامسة للتربة والمخصصة للامتصاص. تساعد الْفطريّات الجذرية عند وجودها على انتقال الفوسفور والزنك والنحاس، ومعادن أخرى من التربة إلى الجذر. وتقوم النباتات بتزويد الفطر بمركبات الكربون. لذا، فإنّ النظامَ مثالٌ على التكافئية.

هناك نوعان أساسيان من الفطريّات الجذرية (الشكل 31-16). في الفطريّات **الجذرية الشجيرية Arbuscular mycorrhizae**، تخترق خيوط الفطر الخلايا الخارجية للجذر، لتشكل لفات، وانتفاخات، وتفرعات دقيقة، وإنها تمتد إلى التربة المحيطة. في الفطريّات **الجذرية الخارجية Ectomycorrhiza**، تحيط الخيوط الفطريّة بخلايا الجذر، ولكن لا تخترق جدران خلاياه. في كلا النوعين يمتد الغزل الفطري إلى الخارج حيث التربة. قد يرتبط الجذر الواحد مع كثير من الأنواع الفطريّة التي تتشاطر الجذر ميليمترًا تلو الآخر.

الفطريّات الجذرية الشجيرية *Arbuscular mycorrhizae*

الفطريّات الجذرية الشجيرية هي الأكثر شيوعًا بين النوعين، وتشترك مع 70% من أنواع النباتات (الشكل 31-16). المكوّنُ الفطريُّ فيها فطرياتُ الغلوميرا، وهي مجموعة أحادية العرق نشأت ضمن إحدى سلالات الفطريّات الزيجوتية. تشترك فطريات الغلوميرا مع أكثر من 200,000 نوع من النباتات.

وخلافًا لفطر عشّ الغراب، لا يوجد أيّ فطر غلوميرا ينتج أجزاء ثمرية فوق سطح التربة؛ لذا، من الصعب أن تصل إلى العدد الحقيقي للأنواع الموجودة. يتم دراسة الفطريّات الجذرية الشجيرية حاليًا بشكل مكثف؛ لأنها قادرة على تحسين المحصول بوجود كمية قليلة من الفوسفور، وبجهد أقل.

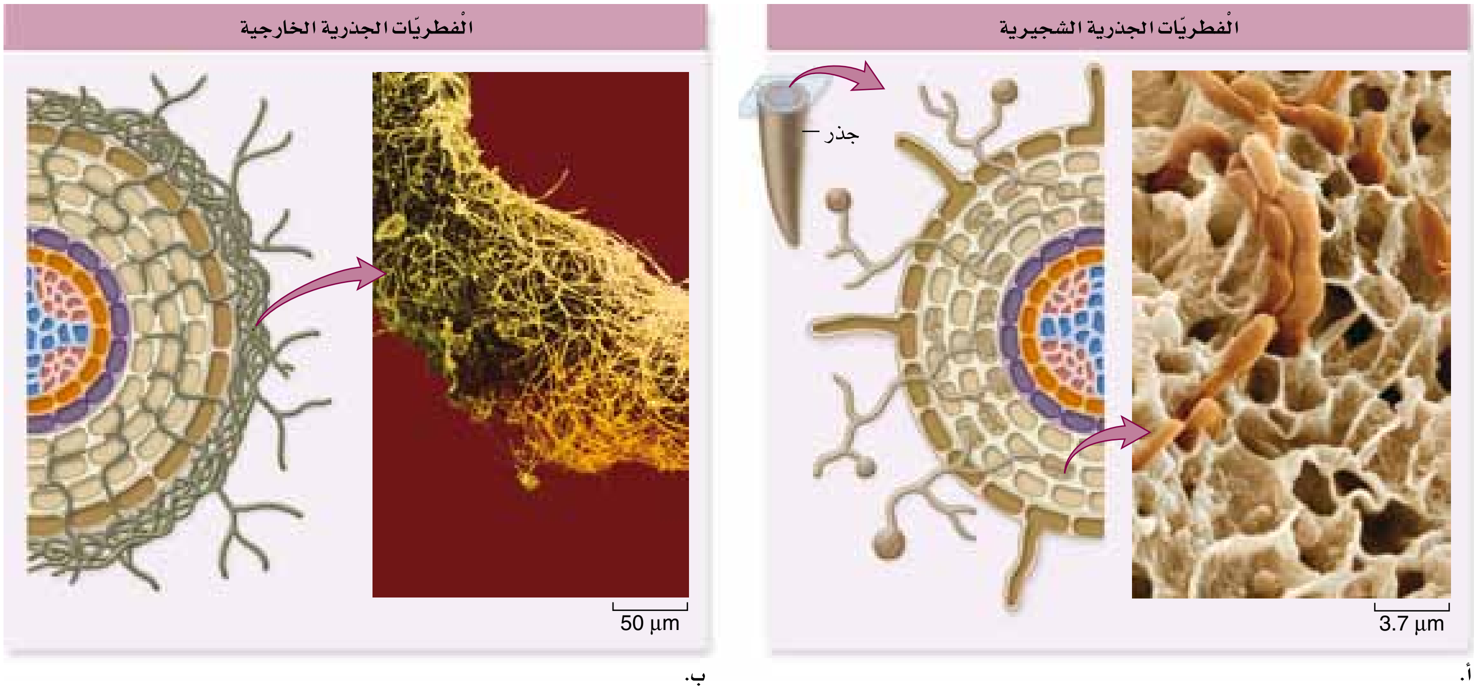
تُظهرُ أقدم أحفورة نباتية الفطريّات الجذريةَ الشجيرية مرتبطةً مَعَ جذورها. هذا الارتباط قد يكون له الفضل في انتقال النباتات إلى اليابسة واستعمارها لها. في ذلك الوقت كانت التربةُ عقيمة، وتفتقر إلى المواد العضوية. وقد كانت النباتات المرتبطة بالفطريّات الجذرية ناجحة في التربة العقيمة؛ فبالأخذ في الحسبان الأحافير دليلًا، فإنّ من الأرجح أن يكون الارتباط مع الفطريّات الجذرية قد ساعد النباتات الأولى على النجاح في تلك الأتربة. إضافة إلى ذلك، فإنّ أقارب النباتات الوعائية المبكرة التي تعيش في وقتنا الحالي ما زالت تعتمد بشكل كبير في بقائها على الفطريّات الجذرية.

ترتبط بعض النباتات غير ضوئية البناء أيضًا مع الفطريّات الجذرية، غير أن التعايش هنا أحادي الاتجاه؛ لأنّ النباتات ليس لديها ما تعطيه للفطريات الجذرية. وبدلًا من أن يكون هناك تعايش ثنائي الطرف، فإنّ هناك تعايشًا ثلاثي الأطراف. يمتد الغزل الفطري بين النبات ضوئي البناء والنبات غير ضوئي البناء، وهو نبات متطفل. يُسمّى العضوُ الثالث غير ضوئي البناء في هذا التعايش الطفيلَ الفوقيَّ *Epiparasite*. يحصل الطفيل الفوقي على الفوسفور من الفطر، ويستخدم الفطر قناة لتوصيل الكربوهيدرات من النبات ضوئي البناء إليه. ويحدث التطفل الفوقي كذلك في التعايش مع الفطريّات الجذرية الخارجية.

الفطريّات الجذرية الخارجية *Ectomycorrhizae*

ترتبط الفطريّات الجذرية الخارجية (انظر الشكل 31-16ب) مع عدد أقل بكثير من أنواع النباتات من الفطريّات الجذرية الشجيرية، ربما آلافًا عدة. عوائل الفطريّات الجذرية الخارجية هي الأشجار الحرجية، مثل: الصّنوبريّات، والبلّوط، والبتولا، والصّفصاف، واليوكاليبتوس، وأشجار أخرى. معظم الفطريّات الموجودة في مجموعة الفطريّات الجذرية الخارجية هي من الفطريّات البازيديّة، وبعض الزقيات.

لا تقتصر معظم الفطريّات الجذرية الخارجية على نوع نباتي واحد، وإنّ معظم نباتات الفطريّات الجذرية تصنع ارتباطا مع كثير من الفطريّات الجذرية الخارجية. الاتحادات المختلفة بينها لها تأثيرات مختلفة في الخصائص الفسيولوجية للنبات، وقدرته على البقاء، والعيش في ظل ظروف بيئية معينة. هناك 5000 نوع من الفطريّات على الأقل تشترك في علاقات الفطريّات الجذرية الخارجية.



الشكل 31–16

الفطريّات الجذرية الشجيرية والفطريّات الجذرية الخارجية. أ. في الفطريّات الجذرية الشجيرية، تخترق خيوط الفطر جدار الخلية الجذرية للنبات، وليس غشاء الخلية. **ب.** الفطريّات الجذرية الخارجية على جذر شجرة يوكاليبتوس *Eucalyptus* لا تخترق خلايا الجذر، ولكن تنمو حول الخلايا وبينها.

تشكل الْفطريّات أيضًا تعايشًا متبادلًا مع الحيوانات

تم التعرف إلى مدى من العلاقات التبادلية بين الْفطريّات والحيوانات. فعلى سبيل المثال، تؤوي الحيوانات المجترة الْفطريّات في أحشائها. ففي الأعشاب التي تتغذى عليها هذه الحيوانات الكثير من السليولوز واللجنين الذي لا تستطيع هذه الحيوانات هضمه. تقوم الأنزيمات الْفطريّة بإطلاق الغذاء الذي سوف يكون غير متوافر للحيوان دونها. في المقابل، يحصل الفطر على بيئة غنية بالغذاء.

بعض التعايش الثلاثي يشترك فيه النّمل، والنّبات والْفطريّات. فالنّمل قاطع أوراق الشجر يُعَدُّ آكل أعشاب سائدًا في استوائيات العالم الجديد. هذا النّمل الذي ينتمي للقبيلة Attini، يتعايش إجباريًّا مع فطر معين قام بتدجينه والمحافظة عليه في حدائق تحت الأرض. يقوم النّمل بتزويد الْفطريّات بالأوراق لتتغذى، ويحميها من الممرضات والمفترسات (الشكل 31-17). أما الْفطريّات فهي الغذاء الرّئيس للنّمل.

يعتمد حجم بيوت النّمل على نوع النّمل. فقد يكون البيت بحجم كرة الجولف، أو أن يكون قطره 50 سم، وعمقه أقدام عدة تحت الأرض. بعض البيوت يسكنها ملايين من النّمل قاطع الأوراق الذي يحافظ على الحدائق الْفطريّة. هذا النوع من النّمل الاجتماعي، يعيش نظامًا طبقيًّا مكوّنًا من فِرَق، إذ إن كلّ فرقة من النّمل لديها وظيفة معينة تقوم بها. فهي تتبع أثرًا يصل طوله 200م لتبحث عن الأوراق؛ كي تحضرها لفطرياتها، وتستطيع مستعمرة من النّمل أن تقطع أوراق شجرة كاملة في يوم واحد. هذا التعايش بين الفطر والنّمل المزارع قد تطور مرّات عدة، ومن الممكن أن تكون بدايته منذ 50 مليون سنة خلت.

الشكل 31-17

التعايش بين النّمل والْفطريّات. النّمل يزرع حدائق فطرياته.

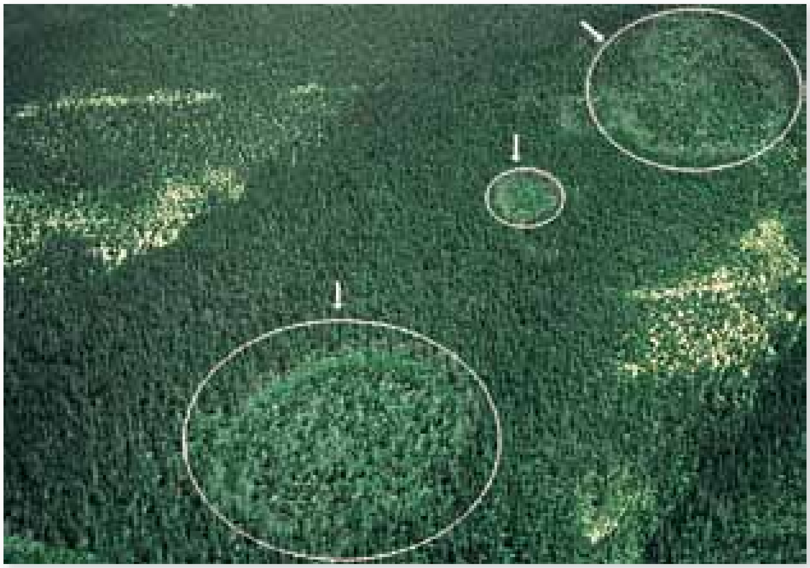
الْفطريّات هي المحللات الأولى في النظام البيئي. هناك مدى من العلاقات التعايشية قد تطورت بين الْفطريّات والنباتات. النباتات الداخلية تعيش داخل الأنسجة النباتية، ويمكن أنْ تحميها من الطّفيليّات. الأشناتُ تعايشاتٌ معقدةٌ بين الْفطريّات والبكتيريا الخضراء المزرقة أو الطحالب الخضراء. يمثل الاتحاد بين الْفطريّات الجذرية وجذور النباتات علاقة مفيدة لكلا الطرفين، وفي بعض الحالات قد تكون إجبارية. تطورت الْفطريّات أيضًا بشكل مترافق مع الحيوانات في علاقات تكافئية.

31-11 الطّفيليّات والممرضات الْفطريّة

تستطيع الْفطريّات أنْ تُدمِّرَ محاصيل النباتات، وتسبب مشكلات كبيرة لصحة الإنسان. المشكلة الرّئيسة في العلاج والوقاية هي أن الْفطريّات مخلوقات حقيقية النّوى كالنباتات والحيوانات. لذا، فإنّ الفروق بين الْفطريّات وحقيقيات النّوى الأخرى قد تؤدي إلى التوصل لطرق آمنة وناجعة لعلاج الأمراض التي تسببها الطّفيليّات، والممرضات الْفطريّة.

العدوى الْفطريّة قادرة على أن تؤذي النباتات، وكلّ من يأكلها

تسبب الأنواع الْفطريّة كثيرًا من الأمراض في النباتات (الشكل 31-18)، وهي مسؤولة عن خسائر زراعية تقدر ببلايين الدولارات كلّ سنة. ولا تعد الْفطريّات ضمن أكثر الآفات ضررًا للنبات فقط، بل إنها تسبب أيضًا فساد المواد الغذائية



أ.

ب.

جـ.

الشكل 31-18

أكبر مخلوق في العالم

أ. *Armillaria*. فطر ممرض يظهر هنا مصيبًا مناطق محددة من الغابات الصنوبرية في مونتانا، ينتشر من نقطة مركزية، على هيئة سلالة دائرية. الدائرة في الأسفل يبلغ حجمها 8 هيكتارات.

ب. نظرة قريبة على شجرة دمرها فطر *Armillaria*

جـ. *Armillaria* ينمو على شجرة.

التي تم حصادها وتخزينها. إضافة إلى ذلك، فهي تفرز مواد على الغذاء الذي تصيبه، فتجعل طعمه غير مستساغ، أو مسرطنًا، أو سامًّا.

إن التعايشات النباتية - الْفطريّة الممرضة متعددة، ويستطيع مسبب المرض الفطري الموجود في النبات أن يؤذي الحيوانات التي تتغذى على تلك النباتات. تنمو أنواع فطر *Fusarium* على الغذاء الفاسد، وتنتج مواد عالية السميّة، مثل فوميتوكسين التي تؤدي إلى إتلاف الدماغ عند الإنسان والحيوانات في جنوب غرب الولايات المتحدة.

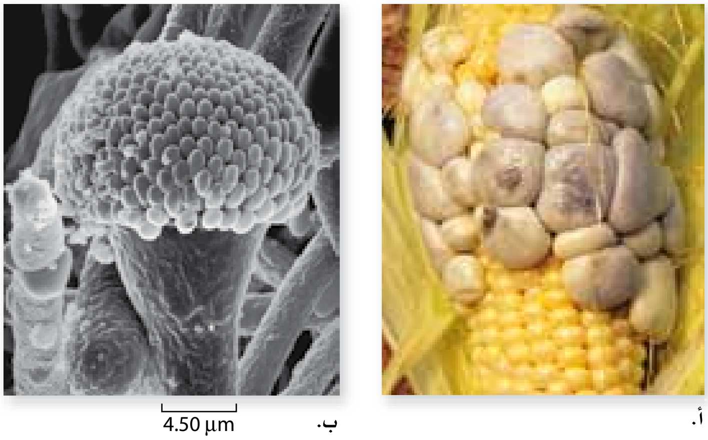
تنتج مادة أفلاتوكسين التي تُعَدُّ ضمن أقوى المواد المسرطنة من بعض سلالات أسبرجيلاس فليفس *Aspergillus flavus* الذي ينمو على بذور الذرة، وفستق العبيد، والقطن. يستطيع أفلاتوكسين أن يلحق ضررًا بالكليتين، والجهاز العصبي للحيوانات، بما في ذلك الإنسان. وقد وضعت بعض الدول المتقدمة حدودًا قانونية للتركيز المسموح به لأفلاتوكسين في الأغذية المختلفة. حديثًا، عُدَّ أفلاتوكسين سلاح إرهاب بيولوجيًّا.

يحفز الصيف الحار والرطب نمو هذا الفطر. وتساعد الزراعة الأحادية الدورة على انتشاره، أمّا تدوير الزراعة واستخدام محاصيل مقاومة، فيمكن أنْ يساعد في السّيطرة على انتشار أسبرجيلاس.

الأوبئة الْفطريّة صعبة العلاج في الإنسان والحيوانات الأخرى

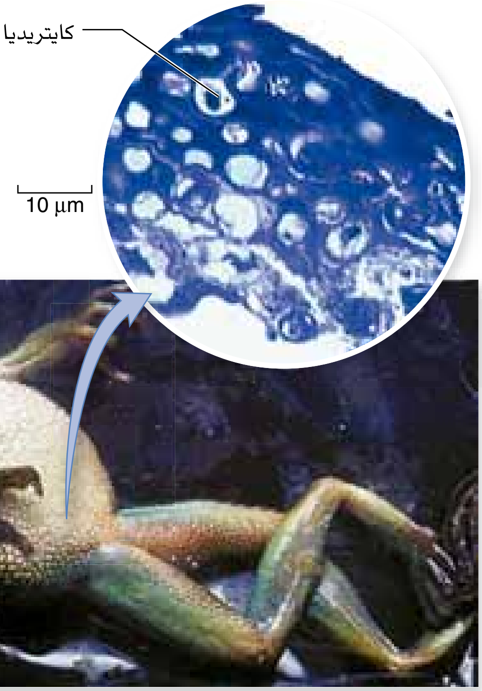
يمكن أن تكون الْفطريّات مصدر أمراض الإنسان والحيوانات. بعض الأمراض الشائعة مثل (القوباء) الحلقية (وهي ليست دودة، ولكنها فطر)، وقدم الرياضي، وفطر الأظافر، يمكن علاجها بمراهم خارجية مضادة للفطريات، وفي بعض الأحيان بأدوية يتناولها الإنسان بالفم.

يمكن للفطريات إحداث أمراض مرعبة في الإنسان، وقد تكون أحيانًا أمراضًا صعبة العلاج بسبب القرب العرقي بين الْفطريّات والحيوانات. فالخمائرُ الزّقيّة ممرضاتٌ مهمةٌ، وتسبب أمراضًا مثل الحمى القلاعية التي تصيب الفم. وخميرة الكانديدا *Candida* تسبب أمراض الفم الشائعة والعدوى المهبلية كذلك. وتغزو *Pneumocystis jeroveci* المعروفة سابقًا *P. carinii* الرئتين، فتقطع التنفس، ويمكن أن تنتقل إلى أعضاء أخرى. وقد تؤدي هذه الإصابة في الأشخاص ضعيفي المناعة مثل مرضى الإيدز، إلى الموت.



الشكل 31-19

الفطر أسبرجيلاس فليفس *Aspergillus flavus* يصيب الذرة وبمقدوره أن ينتج أفلاتوكسين، وهو ضار بالحيوان. أ. الذرة مصابة بالفطر. ب. صورة بالمجهر الإلكتروني لكونيديا أسبرجيلاس فليفس.



الشكل 31-20

ضفدع قتلته فطريات الكايتريديا. يمكن رؤية التقرحات التي شكلها الكايتريديا على بطن الضفدع.

إن الحساسيات الْفطريّة شائعة، وتشكل المباني التي تغزوها الْفطريّات خطرًا على السكان. ويواجه الأشخاص ذوو المناعة الضعيفة، والأشخاص الذين يتناولون العقاقير الستيرويدية ضد الالتهابات بشكل خاص خطر الإصابة بالأمراض الْفطريّة.

من أمثلة التعايش الفطري الحيواني التطفلي الإصابة **بفطريات الكايتريديا Chytridiomycosis**، التي تم تشخيصها أول مرة عام 1998 بوصفها مرضًا وبائيًّا في البرمائيات. لقد تراجعت أعداد التجمعات البرمائية عالميًّا في العقود الثلاثة الماضية. ويرجع هذا الانحدار في أعداد البرمائيات إلى فطر الكايتريديا *Batrachochytrium dendrobatidis* (انظر الشكل 31-1أ) الذي اكتُشف بعد دراسات مكثفة للضفادع الميتة. فالضفادع المريضة أو الميتة كان لها أشكال دورقية مغلفة في جلودها أكثر مما لدى الضفادع المعافاة، وقد ثبت ارتباط تلك التراكيب بأبواغ الكايتريد (الشكل 31-20).

إن الصلة مع *B. dendrobitdis* تم تأكيدها عن طريق بيانات تعاقب DNA، وذلك بعد عزل الكايتريديا وزراعتها، وبعد إصابة الضفادع المعافاة تجريبيًّا، وتكرار حدوث أعراض المرض. إن الكيفية التي يقوم بها الفطر بقتل الضفادع ليست واضحة، فالأعراض الأولية تظهر على الجلد ما يدل على أن الفطر يؤثر في عملية تبادل الغازات خلال الجلد، أو أن الفطر يقوم بإنتاج السموم. وقد وُجِدَ أنّ غسل الضفادع بعقاقير مضادة للفطريات يوقف المرض، ويزيل الكايتريديا.

إن الكيفية التي نشأ من خلالها المرض في وقت متزامن في قارات مختلفة ما زال لغزًا محيرًا. ولكن يمكن الأخذ في الحسبان دور التغيرات البيئية والنواقل لحلّ هذا اللغز.

تستطيع الْفطريّات أن تؤذي النباتات والحيوانات وتقتلهما. إن قرب العلاقة بين الْفطريّات والحيوانات يجعل علاج الأمراض الْفطريّة الناتجة عن التطفل صعبًا.

مراجعة المفاهيم

1-31 تعريف الفطريّات

تصنف الفطريّات في ست مجموعات رئيسة.

- الفطريّات أقرب للحيوانات منها للنباتات.
- الفطريّات عضوية التغذية ولها خلايا خيطية؛ تحتوي جدران خلاياها على الكايتين، وقد تحتوي على طور ثنائي النواة، وتقوم بالانقسام النووي المتساوي.

2-31 البيولوجيا العامة للفطريات

توجد الفطريّات بوصفها خلايا مفردة، أو متعددة الخلايا، ولها أنواع مختلفة من الخلايا.

- الخيوط الفطريّة قد تكون متصلة ومتعددة الأنوية، أو قد تقسم إلى سلسلة طويلة من الخلايا التي تقطعها جدران عرضية تسمى فواصل.
- الغزلُ الفطريُّ كتلةٌ من الخيوط الفطريّة المتصلة، تخترق مصادر الغذاء، وتبدأ عملية الهضم بشكل سريع.
- الكايتين الموجود في الفطريّات هو نفسه الموجود في القشرة الخارجية للمفصليات. الكايتين ليس سليولوزًا، وإنما جزيئات جلوكوز مرتبطة مع بعضها، ومع مجموعات نيتروجين، ومرتبطة عرضيًّا بالبروتين.
- في الخيوط الفطريّة متعددة الأنوية، إذا كانت مصادر الأنوية من أفراد مختلفة وراثيًّا، فإنّ الخيط الفطري يُسمّى متغايرة الأنوية، وإذا كانت مصادر الأنوية متشابهة وراثيًّا، فيسمى الخيط الفطري مثلي الأنوية.
- تتكاثر الفطريّات جنسيًّا باندماج خيوط فطرية من أنواع تزاوجية متجانسة.
- تتكون الأبواغ بالتكاثر الجنسي واللاجنسي، وتنتشر عادة عن طريق الهواء.
- تحصل الفطريّات على غذائها من خلال الهضم الخارجي.

3-31 العلاقات النشوئيّة

تقسم الفطريّات إلى خمس قبائل رئيسة استنادًا إلى العلاقات التطورية بينها، وهناك مجموعة سادسة صعبة التصنيف (الشكل 31-6).

- قبائل الغلوميرا والزّقيّة والبازيديّة أحادية العرق، في حين قبيلتا الكايتريديا والزيجوتية ليستا كذلك.
- لم يتم تحديد العلاقة بين الفطريّات الناقصة، التي هي غير موحدة الأصل، والفطريّات الأخرى.

4-31 الفطريات الكايتريدية: فطريات مائية لها أبواغ حيوانية سوطيّة

فطريات الكايرتيديا، أو الكايتريديات مائية سوطيّة، وهي قريبة جدًا من الفطريّات السلفية (الشكل 31-7).

- الكايتريدياتُ فطرياتٌ لها نطفٌ سوطيةٌ.
- تشكل الكايتريديات علاقات تعايشية، ويرجع إليها السبب في نقصان أعداد أنواع البرمائيات.

5-31 الفطريّات الزيجوتية: فطريات تنتج زيجوتات

- الفطريّات الزيجوتية متنوعة بشكل مذهل، ولكن لها صفة مميزة هي محفظة الأبواغ الزيجوتية.
- تفتقر الفطريّات الزيجوتية إلى الفواصل في خيوطها الفطريّة إلا عند تكوينها لمحافظ الأبواغ، أو محافظ الجاميتات.
- قبل أن يندمج خيطان فطريان، يكوّن كلّ واحد منهما محفظة جاميتات تتكون بها الجاميتات.
- يبدأ التكاثر الجنسي مع اندماج محفظتي الجاميتات.
- يحدث اندماج الأنوية، وهي عملية يحدث فيها اندماج لنواتين أحاديتي الكروموسومات لتشكلا الزيجوت ثنائي الكروموسومات، بعد اندماج محفظتي الجاميتات.
- تتكون محفظة الأبواغ الزيجوتية بعد اندماج محافظ الجاميتات.
- يتشكل البوغ الزيجوتي ثنائي الكروموسومات داخل محفظة الأبواغ الزيجوتية.
- خلال التكاثر اللاجنسي، تُنتج الخيوط الفطريّة تجمعات من حوامل محافظ الأبواغ القائمة.
- تُشكّل أطرافُ حوامل محافظَ الأبواغ محافظ الأبواغ التي تنتج بداخلها أبواغًا أحادية الكروموسومات عن طريق الانقسام المتساوي.

6-31 الفطريّات الغلوميرية: متعايشات نباتية لاجنسية

الفطريّات الغلوميرية سلالةٌ أحاديةُ العرقِ، وتُشكّل علاقات إجبارية مع جذور النباتات.

- الخيوط الفطريّة الغلوميرية تشكل ارتباطًا داخل جذر النبات يُسمّى الفطريّات الجذرية الشجيرية.
- لا تُظْهِرُ الفطريّات الغلوميرية دليلًا على التكاثر الجنسي.

7-31 الفطريّات الزّقيّة: الفطريّات ذات الكيس

سميت الفطريّات الزّقيّة بهذا الاسم لوجود تركيب تكاثري فيها، وهو الزق الذي يشبه كيسًا يتكون بداخل جسم ثمري كيسي (الشكل 31-9).

- يحدث اندماج الأنوية داخل الزق، وتنتج عنه نواة تشكل الحالة الوحيدة ثنائية الكروموسومات في دورة حياة الفطريّات الزّقيّة.
- يحدث الانقسام الاختزالي والمتساوي بعد الاندماج النووي مباشرة، وينتج عنه ثماني أنوية أحادية الكر وموسومات، ثم يغلفها جدار لتصبح أبواغًا زقية.
- التكاثر اللاجنسي شائع، ويحدث عن طريق كونيديا تتشكل في نهاية خيوط فطرية محورة تسمى حاملات الكونيديا.
- الخمائرُ فطرياتٌ زقية تتكاثر غالبًا بالانشطار الخلوي أو التبرعم.

8-31 الفطريّات البازيديّة: الفطريّات الصولجانيّة

تُعَرَّف الفطريّات البازيديّة بعضوها التكاثري الذي يشبه الصولجان (الشكل 31-11).

- يحدث اندماج الأنوية داخل البازيديا، وتنشأ منه الخلية الوحيدة ثنائية الكروموسومات في دورة حياة الفطر البازيدي.
- يحدث الانقسام الاختزالي بعد اندماج الأنوية مباشرة، وينتج عنه أربع خلايا أحادية العدد الكروموسومي تتشكل لتصبح أبواغًا بازيدية تشكل الغزل الفطري.

9-31 الفطريّات الناقصة: مجموعة متعددة الأعراق تشمل معظم أنواع العفن

لم تتمّ ملاحظة مرحلة التكاثر الجنسي في الفطريّات الناقصة، ولكن يحدث بها إعادة اتحاد وراثي محدودة.

- تبدي الخيوط الفطريّة متغايرة النّوى جنسية متوازية؛ لأن أنويتها المستقلة المميزة تتبادل جزءًا من الكروموسومات.

10-31 بيئة الفطريّات

تُعَدُّ الفطريّات، ومعها البكتيريا، المحللات الأساسية في الغلاف الحيوي التي تقوم بإعادة العناصر الأساسية مثل الكربون، والنيتروجين، والفوسفور إلى البيئة.

- الفطريّات قادرة على تكسير السليولوز واللجنين، وهي مواد عضوية غير قابلة للذوبان، وتوجد في الخشب.
- تشكل الفطريّات تعايشات إجبارية واختيارية مع المخلوقات الأخرى.
- تظهر الفطريّات مدى من التعايشات، فهي يمكن أن تكون ممرضة أو طفيلية، تكافلية، أو تبادلية.

11-31 الطّفيليّات والممرضات الفطريّة

يمكن للفطريات أنْ تحدث مشكلة زراعية وصحية للإنسان حادة.

- تستطيع الفطريّات إفراز مواد كيميائية تجعل الطعام غير مُستساغ، أو مسرطنًا، أو سامًّا.
- يصعب علاج الأمراض الفطريّة بسبب التشابه بينها وبين الحيوانات.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. واحدة مما يأتي ليست صفة مميزة للفطريات:
   أ. جدران خلاياها مصنوعة من الكايتين.
   ب. شكل انقسامها المتساوي يختلف عنه في النباتات والحيوانات.
   ج. قدرتها على البناء الضوئي.
   د. تركيبها خيطي.
2. الخلية الفطريّة التي تحتوي نواتين مختلفتين وراثيًّا تصنف على أنها:
   أ. أحادية النواة. ب. ثنائية النواة.
   ج. مثلية النواة. د. متغايرة النواة.
3. واحدة من المجموعات الفطريّة الآتية ليست أحادية الأصل:
   أ. الزيجوتية. ب. البازيديّة.
   ج. الغلوميرية. د. الزّقيّة.
4. بناء على الصفات الجسمية، تمثل الفطريّات أقدم القبائل الفطريّة:
   أ. البازيديّة. ب. الزيجوتية.
   ج. الزّقيّة. د. الكايتريديا.
5. واحدة من المجموعات الفطريّة الآتية لا تمثل علاقة نشوئية حقيقية، ولكن تصنف هكذا بسبب عدم وجود معلومات علمية:
   أ . البازيديّة. ب. الزّقيّة.
   ج. الناقصة. د . الغلوميرية.
6. إن التطور المبكر لنباتات اليابسة حدث بمساعدة التعايشات الفطريّات الجذرية مع الفطريّات:
   أ. الزيجوتة. ب. الغلوميرية.
   ج. الزّقيّة. د. البازيديّة.
7. في مستنبت لخيوط فطرية غير معروفة المنشأ، لُوحظ وجود خيوط فطرية لا تحتوي على فواصل، وتتكاثر لاجنسيًّا عن طريق تجمعات من السيقان المنتصبة. ومع ذلك، ففي أوقات أخرى يمكن ملاحظة التكاثر الجنسي. لأي مجموعة قد تنتمي هذه الفطريّات؟
   أ. الناقصة. ب. البازيديّة.
   ج. الزّقيّة. د. الزيجوتية.
8. في دورة حياة الفطريّات البازيديّة، يمكن أن تجد خلية ثنائية النواة في:
   أ. الغزل الفطري الأولي. ب. الغزل الفطري الثانوي.
   ج. الأبواغ البازيديّة. د. الزيجوتية.
9. واحدة من الجمل الآتية صحيحة بالنسبة إلى خميرة *Sacharomyces cerevisiae*:
   أ. تتكاثر لاجنسيًّا بعملية تسمى التبرعم.
   ب. تنتج الكيس الثمري الزّقيّ خلال التكاثر.
   ج. تنتمي لمجموعة الفطريّات الناقصة.
   د. جميع ما ذكر.
10. إذا ابتعد علماء الأحياء عن استخدام الفطريّات الناقصة وسيلة للتصنيف، فإنهم سيضعون معظم أعضاء الفطريّات الناقصة في القبيلة:
    أ. الزّقيّة. ب. البازيديّة.
    ج. الزيجوتية. د. لا شيء مما ذكر.
11. *Penicillium* و *Aspergillus* يصنفان مع الفطريّات:
    أ. البازيديّة. ب. الناقصة.
    ج. الزّقيّة. د. الزيجوتية.
12. تحدث علاقات التعايش بين الفطريّات و:
    أ. النباتات. ب. البكتيريا.
    ج. الحيوانات. د. جميع ما ذكر.
13. تُعَدُّ العلاقة الفطريّة بين الأشجار الحرجية والفطريّات البازيديّة مثالًا على:
    أ. التطفل فقط. ب. الفطريّات الجذرية الشجيرية.
    ج. الفطريّات الجذرية الخارجية. د. الأشنات.
14. تتركز العلاقات التعايشية بين الحيوانات والفطريّات على:
    أ. الحماية من البكتيريا. ب. استعمال اليابسة.
    ج. الحماية من الجفاف. د. تبادل الغذاء.
15. أحد الأنواع الفطريّة الآتية لا يرتبط بأمراض في الإنسان:
    أ. *Pneumocystis jiroveci*.
    ب. *Aspergillus flavus*.
    ج. *Candida albicans*.
    د. *Batrachochytrium dendrobatidis*.

أسئلة تحدٍّ

1. تاريخيًّا، كانت الفطريّات تُصنَّف على أنها شبيهة بالنباتات، على الرّغم من عدم قدرتها على البناء الضوئي. وعلى الرغم من أننا نعلم الآن أن الفطريّات أقرب إلى الحيوانات منها للنباتات، فما الصفات التي جعلت العلماء يضعونها في البداية في مكان أقرب للنباتات؟
2. لم تُقدّر أهمية الفطريّات في تطور الحياة على اليابسة التقدير الذي تستحقه. فَسِّر أهمية الفطريّات في استعمار اليابسة.
3. بناء على فهمك للفطريات، لماذا لا تعمل المضادات الحيوية في علاج العدوى الفطريّة؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. للتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS

الفصل 32

نظرة عامة على تنوع الحيوان

Overview of Animal Diversity

مقدّمة

نستقصي الآن التنوع العظيم للحيوانات الحديثة، الذي هو نتاج تاريخ تطوري طويل. تُعدّ الحيوانات من بين أكثر المخلوقات الحية عددًا. فهي توجد تقريبًا في كل بيئة محتملة، وتدهشنا بتنوعها الهائل. فقد وُصف أكثر من مليون نوع منها، وملايين عدة أخرى، يعتقد أنها لا تزال تنتظر الاكتشاف. فمثلًا، وعلى الرغم من تنوعها الهائل، فإن الحيوانات جميعها لها صفات مشتركة. فمثلًا، الانتقال هو صفة مميزة للحيوانات الأرقى على الرغم من أن الحيوانات ليست جميعها متنقلة. فالعلماء الطبيعيون الأوائل اعتقدوا أن الإسفنج والمرجان كانا نباتات؛ لأن أفرادهما البالغين يبدون ثابتين في مكان واحد دون انتقال.

وقد كان هناك جدل مطول بين علماء الحياة حول العلاقات التطورية بين مجموعات الحيوان، واستخدموا بشكل تقليدي المعلومات المشتقة من تشريحها، وخاصة من مراحل تكونها الجنيني. وفي العقدين الأخيرين من السنوات السابقة، زودتنا الأدوات الجزيئية بنظرة ثاقبة. هذه الأدوات، إضافة إلى إعادة البناء الحديثة لعلم الأحياء التطوري وعلم التكوين الجنيني (الفصل الـ 25) واكتشاف أشكال جديدة وغامضة من الحياة – أرشدت علماء الحياة لإعادة النظر في شجرة حياة الحيوانات.

موجز المفاهيم

1-32 بعض الخصائص العامة للحيوانات

2-32 تطور خطة بناء جسم الحيوان

- *تطورت الأنسجة لتسمح بالقيام بوظائف متخصصة.*
- *تبدي معظم الحيوانات تماثلًا شعاعيًا أو جانبيًا ثنائيًا.*
- *تجويف الجسم يجعل من الممكن تطور أجهزة عضوية متقدمة.*
- *الحيوانات ذات التماثل الجانبي الثنائي تظهر نوعين رئيسين من التكوين الجنيني.*
- *يسمح التقسيم بتكرار الأجهزة، وبانتقال أكثر فاعلية.*

3-32 التصنيف التقليدي للحيوانات

- *وجود الأنسجة والتماثل فصل الحيوانات النظيرة عن الحيوانات البعدية.*
- *التماثل والطبقات الجنينية ميزت الحيوانات ثنائية الطبقات عن الحيوانات ثلاثية الطبقات الجرثومية.*
- *التقسيمات الإضافية اعتمدت على سمات أساسية أخرى.*

4-32 نظرة جديدة على شجرة حياة الحيوانات البعدية

- *ذات الفم الماصّ تحدت التصنيف: دراسة حالة.*
- *علم التصنيف التطوري الجزيئي يغير فهمنا لتاريخ نشوء الأنواع الحيوانية.*

5-32 علم أحياء التكوين الجنيني التطوري وجذور شجرة حياة الحيوانات

- *الحيوانات البعدية يبدو أنها تطورت من طلائعيات مكونة للمستعمرات.*
- *التحليل الجزيئي قد يفسر الانفجار الكمبري.*

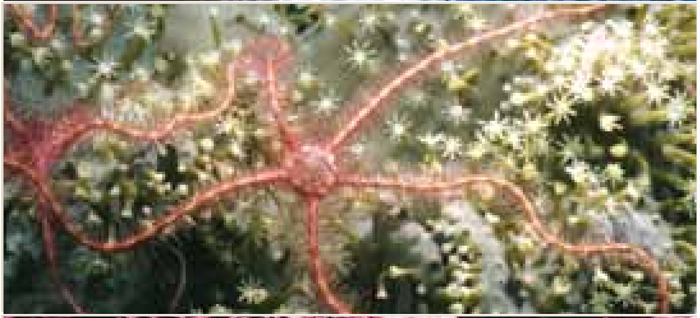
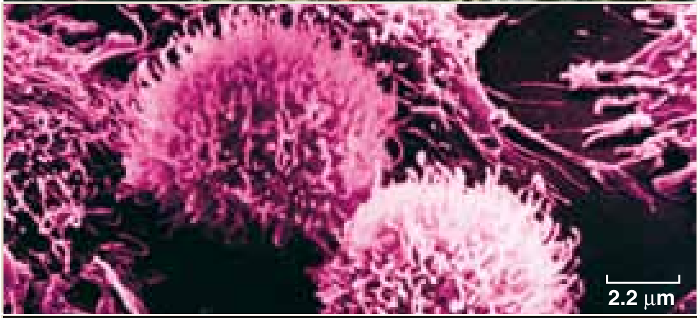
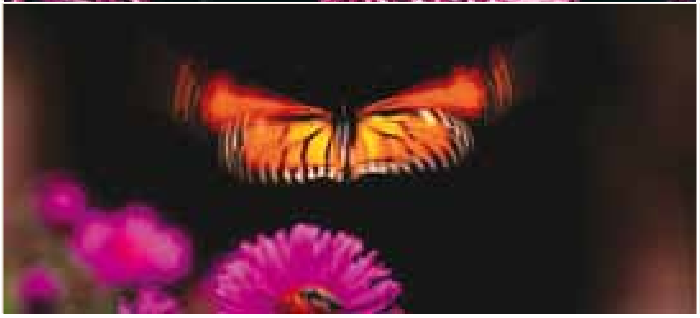
1-32 بعض الخصائص العامة للحيوانات

الحيوانات هي الآكلات أو المستهلكات على الأرض. الحيوانات مجموعة شديدة التباين، حيث لا توجد صفة تنطبق عليها جميعًا، ولكن هناك صفات عدة ذات أهمية رئيسة، هي:

- الحيوانات مختلفة التغذية، ويجب أن تتناول مخلوقات أخرى من أجل تغذيتها.
- الحيوانات جميعها متعددة الخلايا. والخلايا الحيوانية، ليست كخلايا النبات والفطريات وبعض الطلائعيات؛ لأنّ الخلايا الحيوانية تفتقر إلى الجدار الخلوي؛ إضافة إلى ذلك، وبخلاف الطلائعيات، فالحيوانات لها خلايا متخصصة تشكل أنسجة وأعضاء.
- معظم الحيوانات قادرة على الانتقال من مكان إلى آخر، وهذا يتطلب تطور الأجهزة العضلية والعصبية.
- الحيوانات شديدة التباين في أشكالها وبيئاتها.
- معظم الحيوانات تتكاثر جنسيًّا، ولها جاميتات (أمشاج) **مفردة العدد الكروموسومي Haploid gametes** من نوع خاص.
- الحيوانات لها نمط مميز من التكوين الجنيني، وتمتلك أنسجة متميزة.

ويصف (الجدول 32-1) السمات العامة للحيوانات.

الحيوانات مخلوقات متعددة الخلايا معقدة، وتتسم، بشكل نموذجي بالقدرة العالية على الانتقال، وهي مختلفة التغذية. معظم الحيوانات تمتلك أنسجة داخلية وتتكاثر جنسيًا.

الجدول 32-1 **الخصائص العامة للحيوانات**	
مختلفة التغذية. بخلاف النباتات والطحالب ذاتية التغذية، فإن الحيوانات غير قادرة على بناء الجزيئات العضوية من مواد كيميائية غير عضوية. فالحيوانات جميعها مختلفة التغذية، بمعنى أنها تحصل على الطاقة، وعلى الجزيئات العضوية من ابتلاع مخلوقات أخرى. بعض الحيوانات (آكلة الأعشاب) تستهلك ذاتيات التغذية؛ حيوانات أخرى (آكلة اللحوم) تستهلك مختلفة التغذية؛ وحيوانات أخرى (ملتهمة الدبال) تستهلك مخلوقات محللة.	
متعددة الخلايا. الحيوانات جميعها متعددة الخلايا، وغالبًا ذات أجسام معقدة، مثل ذلك الذي نراه في نجم البحر الهش (شعبة شوكيات الجلد). المخلوقات مختلفة التغذية وحيدة الخلية التي تدعى الأوليات، والتي كانت في وقت ما تُعدّ حيوانات بسيطة، تُعدّ الآن أعضاء في مملكة كبيرة ومتباينة هي الطلائعيات، الموصوفة في (الفصل الـ 29).	
ليس لها جدار خلوي. تتميز خلايا الحيوان عن خلايا المخلوقات متعددة الخلايا الأخرى، بأنه ليس لها جدار خلية صلب، وهي عادة شديدة المرونة كالخلايا السرطانية الموجودة في الصورة. تأتلف الخلايا المتعددة لأجسام الحيوانات عن طريق هياكل خارج خلوية، مكونة من بروتينات تركيبية مثل الكولاجين. تشكل بروتينات أخرى مجموعة من المفاصل بين الخلوية المتميزة التي تصل الخلايا الحيوانية مع بعضها.	
الحركة النشطة. تُعدّ قدرة الحيوانات على الحركة بسرعة أكبر، وبطريقة أكثر تعقيدًا من أفراد الممالك الأخرى، ربما الصفة الأكثر إثارة، إذ إنها الصفة المرتبطة بشكل مباشر بمرونة الخلايا، وبتطور الأنسجة العصبية والعضلية. أحد أشكال الحركة المدهشة والمميزة للحيوانات هي الطيران، وهي قدرة متطورة جدًا بين الفقريات والحشرات كهذه الفراشة في الصورة (شعبة المفصليات). كثير من الحيوانات مستقرة على الرغم من أن لديها عضلات أو أليافًا عضلية، تسمح لها بالحركات المفاجئة. الإسفنجيات لها قدرة منخفضة على الحركة.	

الجدول 32-1 الخصائص العامة للحيوانات (يتبع)

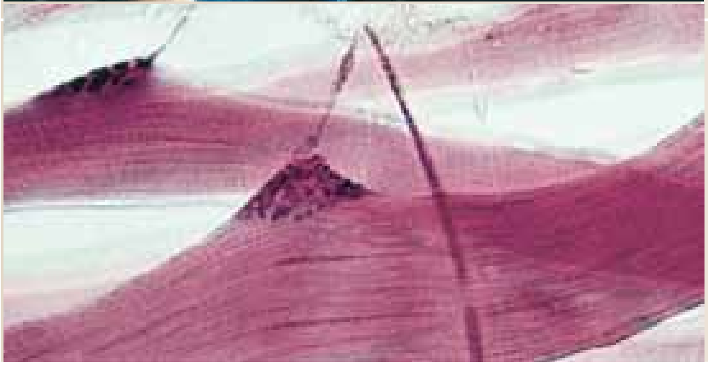
متباينة في الشكل. كل الحيوانات تقريبًا **لافقريات Invertebrates**، وهي بوصفها حيوانًا مئوية الأرجل (أم أربع وأربعين) المبين هنا (شعبة المفصليات)، ليس لديها عمود فقري. ومن بين نحو 10 ملايين نوع حي من الحيوانات يوجد 42,500 فقط لها عمود فقري، ولهذا يشار إليها **بالفقريات Vertebrates**. الحيوانات شديدة التباين في الشكل، وتتراوح في الحجم من مخلوقات صغيرة جدًا، لا ترى بالعين المجردة إلى الحيتان الضخمة والحبار العملاق.

متباينة في البيئة. تضم مملكة الحيوان 36 شعبة تقريبًا، معظمها كهلام البحر المبين هنا (شعبة اللاسعات)، توجد في البحار. يعيش عدد أقل من الشعب في الماء العذب، وعدد أقل من ذلك يعيش على اليابسة. تسيطر أعضاء ثلاث شعب بحرية ناجحة، هي: المفصليات، والرخويات، والحبليات، أيضًا على الحياة على اليابسة. هناك شعبة واحدة هي حاملة الأظافر (الديدان المخملية) تعيش تمامًا على اليابسة. فهناك بعض الأفراد من كل الشعب الأخرى تعيش في البيئة المائية، على الأقل.

التكاثر الجنسي. تتكاثر معظم الحيوانات جنسيًّا كهذه السلاحف (شعبة الحبليات). فالبيوض الحيوانية، وهي غير متحركة، هي أكبر بكثير من الحيوان المنوي ذي السوط عادة والأصغر حجمًا. في الحيوانات، تعمل الخلايا المتكونة عن طريق الانقسام الاختزالي بشكل مباشر بوصفها جاميتات. فالخلايا مفردة العدد الكروموسومي لا تنقسم انقسامًا متساويًا أولًا، كما تفعل في النباتات والفطريات، ولكنها تتحد مباشرة مع بعضها؛ لكي تشكل الزيجوت. نتيجة لذلك، ليس هناك نظير في الحيوانات لتبادل الأجيال بين الطور الجاميتي (ذي العدد المفرد) والطور البوغي أو الجرثومي (ذي العدد الثنائي)، وهو الأمر المميز للنباتات.

التكوين الجنيني. معظم الحيوانات لها نمط تكوين جنيني متشابه. فالزيجوت أولًا يمر بسلسلة من الانقسامات المتساوية تدعى تفلجًا، وتصبح كبيضة الضفدع المنقسمة المبينة هنا، كرة مصمتة من الخلايا تدعى **التوتة Morula** ثم كرة مجوفة من الخلايا تدعى **البلاستيولا (العُصيفة) Blastula**. تنثني البلاستيولا في معظم الحيوانات نحو الداخل في نقطة ما لتشكل كيسًا مجوفًا له فتحة في إحدى نهايتيه تدعى **ثقب البلاستيولا Blastopore** ويدعى الجنين في هذه المرحلة **المعدية (جاسترولا) Gastrula**. يختلف النمو اللاحق وحركة الخلايا المعدية بشكل كبير من شعبة حيوانات إلى أخرى.

الأنسجة المتميزة. خلايا الحيوانات جميعها باستثناء الإسفنجيات منظمة في وحدات تركيبية ووظيفية تدعى **الأنسجة Tissues**، وهي مجموعات من الخلايا التي اجتمعت معًا، وتخصصت لإنجاز وظيفة محددة. الحيوانات متميزة في أن لها نسيجين، لهما علاقة بالحركة، هما: (1) النسيج العضلي، وهو الذي يعطي الطاقة لحركة الحيوان، (2) النسيج العصبي، وهو الذي ينقل إشارات بين الخلايا. المفاصل العصبية العضلية، حيث ترتبط الأعصاب بالنسيج العضلي، مبينة في الصورة.



2-32 تطور خطة بناء جسم الحيوان

تطورت الصفات التي وصفت في الجزء السابق عبر ملايين السنين. ونستطيع أن نتتبع بعض هذه التطورات، ونصوغ فرضيات عن بعضها الآخر بفحص الأنواع المختلفة من أجسام الحيوانات وخطط بنائها الموجودة في الأحافير (الأحافير)، والموجودة بصورة حية اليوم. يمكن ملاحظة خمسة تحولات رئيسة في تطور الحيوانات، هي:

1. تطور **الأنسجة Tissues** ما يسمح بالتخصص.
2. تطور أشكال مختلفة من **التماثل Symmetry**.
3. تطور **تجويف الجسم Body cavity**.
4. تطور أنماط مختلفة من التكوين الجنيني **Development**.
5. **تطور التقسيم Segmentation** أو تكرار الوحدات في الجسم.

وكل من هذه التحولات تفسر في الأجزاء الآتية.

تطورت الأنسجة، لتسمح بالقيام بوظائف متخصصة

تدعى أبسط الحيوانات نظيرة الحيوانات (الفصل الـ 33)، وهي تفتقر إلى كل من الأنسجة المعرفة بوضوح والأعضاء، على الرغم من أن لديها درجة معقدة من تخصص الخلايا ليست موجودة في الطلائعيات، حيث يمثلها الإسفنج تمثيلًا جيدًا، فإن هذه الحيوانات تتكون من تجمعات من الخلايا التي تتمايز، ثم تتراجع عن هذا التمايز. فالإسفنجيات لديها القدرة على تفكيك خلاياها وتجميعها ما يعني أن الخلايا يمكن أن تنفصل إحداها عن الأخرى، ثم تعيد التجمع مع بعضها ثانية. الحيوانات الأخرى جميعها، الحيوانات البعدية الحقيقية، لها أنسجة متميزة ومعرفة جيدًا، وتمايز الخلايا غير عكسي لمعظم أنواع الخلايا.

تبدي معظم الحيوانات تماثلًا شعاعيًا أو جانبيًا ثنائيًا.

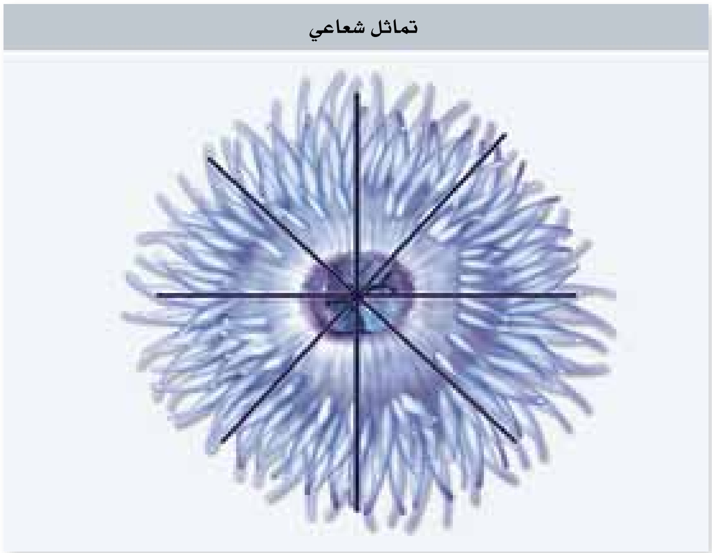
تفتقر الإسفنجيات إلى أي تماثل محدد، وفي معظم الحالات ينمو بشكل غير متماثل على هيئة كتل غير منتظمة. الحيوانات الأخرى جميعها لها فعليًا شكل محدد وتماثل، يمكن تصوره على طول محور وهمي يرسم خلال جسم الحيوان. النوعان الرئيسان من التماثل هما: الشعاعي والجانبي الثنائي.

التماثل الشعاعي *Radial symmetry*

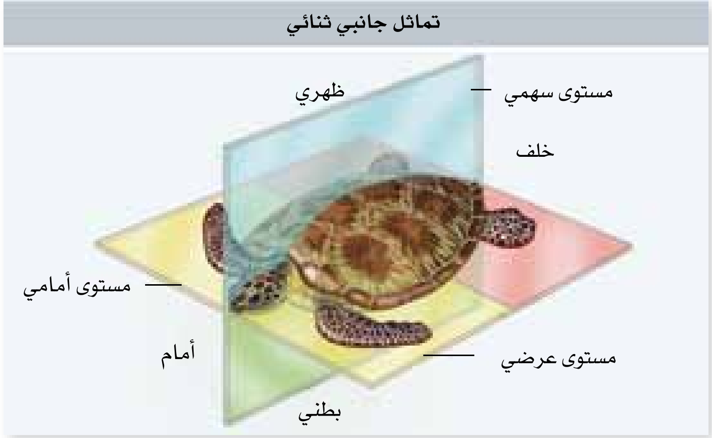
تطورت الأجسام المتماثلة أول مرة مع ظهور الحيوانات البحرية التي تنتمي إلى شعبة اللاسعات (هلام البحر، وشقائق البحر، والمرجان) الفصل الـ 33. تظهر أجسام أفراد هذه الشعبة **تماثلًا شعاعيًا**، وهو تصميم للجسم، تكون فيه أجزاء الجسم مرتبة حول محور مركزي بطريقة يقسم فيها كل مستوى يمر خلال المحور المركزي المخلوقَ الحي إلى أجزاء تكون صورة مرآة للآخر تقريبًا (الشكل 32-1أ).

التماثل الجانبي الثنائي

تتميز أجسام معظم المخلوقات الأخرى التي تدعى الجانبية الثنائية، **بتماثل جانبي ثنائي Bilateral symmetry** أساسي، وهو تصميم للجسم، يكون فيه للجسم نصف أيمن وآخر أيسر، وكلاهما صورة مرآة للآخر، (الشكل 32-1ب). خطة بناء جسم الحيوانات ذات التماثل الجانبي الثنائي لها أعلى، ولها أسفل، أو ما يسمى، بصورة أفضل، أجزاء ظهرية وأجزاء بطنية على التوالي. وإن لها نهاية أمامية، وهي الجانب الأمامي، ونهاية خلفية أو الجانب الخلفي. وفي حيوانات أرقى كشوكيات الجلد (نجم البحر)، يكون الحيوان البالغ شعاعي التماثل، ولكن حتى في هذه المجموعة تكون اليرقات ذات تماثل جانبي ثنائي.



أ.



ب.

الشكل 32-1

مقارنة التماثل الشعاعي مع التماثل الجانبي الثنائي. أ. الحيوانات ذات التماثل الشعاعي، مثل شقائق البحر هذه (شعبة اللاسعات)، يمكن تقسيم إحداها إلى نصفين متساويين في أي مستوى ثنائي الأبعاد. ب. الحيوانات ذات التماثل الجانبي الثنائي مثل السلحفاة (شعبة الحبليات) يمكن قسمتها إلى نصفين متساويين فقط عن طريق مستوى واحد (المستوى السهمي).

يشكل التماثل الجانبي الثنائي تقدمًا تطوريًا رئيسًا في خطة بناء جسم الحيوان. فهذا الشكل المميز من التنظيم يسمح لأعضاء مختلفة أن تتركز في أجزاء مختلفة من الجسم، حيث تتركز أعضاء الحس بصورة عامة في النهاية الأمامية. كذلك، فإن للحيوانات ذات التماثل الجانبي الثنائي قدرة أكبر على الحركة ضمن بيئاتها من الحيوانات ذات التماثل الشعاعي.

في الحيوانات ذات التماثل الجانبي الثنائي يكون معظم الجهاز العصبي على شكل حبل عصبي طولي رئيس. وفي تقدم تطوري مبكر جدًا، أصبحت الخلايا العصبية متجمعة في النهاية الأمامية للجسم. من المحتمل أن تكون تلك الخلايا العصبية قد قامت بوظيفة رئيسة، هي نقل السيالات العصبية من أعضاء الحس الأمامية إلى بقية الجهاز العصبي. قاد هذا الميل في النهاية إلى تطور منطقة دماغ محددة ورأس، وهي عملية تدعى **ظهور الرأس Cephalization** إضافة إلى تزايد سيادة وتخصص هذه الأعضاء. يمكن أن ينظر إلى ظهور الرأس وتطوره على أنه نتيجة لتطور التماثل الجانبي الثنائي.

تجويف الجسم يجعل من الممكن تطوّر أجهزة عضوية متقدمة

تنتج معظم الحيوانات ثلاث طبقات جرثومية: خارجية هي **الإكتودرم Ectoderm** وداخلية هي **الإندودرم Endoderm**، وطبقة ثالثة هي **الميزودرم Mesoderm** تقع بين الإكتودرم والإندودرم. بشكل عام، تتطور الأغطية الخارجية للجسم والجهاز العصبي من الإكتودرم؛ وتتطور الأعضاء الهاضمة والأمعاء من الإندودرم؛ ويتطور الهيكل العظمي والعضلات من الميزودرم. في حين أن اللاسعات لها طبقتان فقط: إندودرم وإكتودرم، أمّا الإسفنجيات فليس لها طبقات جرثومية.

التحول (الانتقال) الرئيس الثالث في خطة بناء جسم الحيوان، كان تطور تجويف الجسم، وهو حيز تحيط به الأنسجة الميزودرمية التي تتشكل في أثناء التكوين الجنيني. إن تطور أجهزة عضوية فعالة ضمن جسم الحيوان لم يكن ممكنًا قبل تطور تجويف الجسم لدعم هذه الأعضاء ولتوزيع المواد، واحتضان تفاعلات تطورية معقدة.

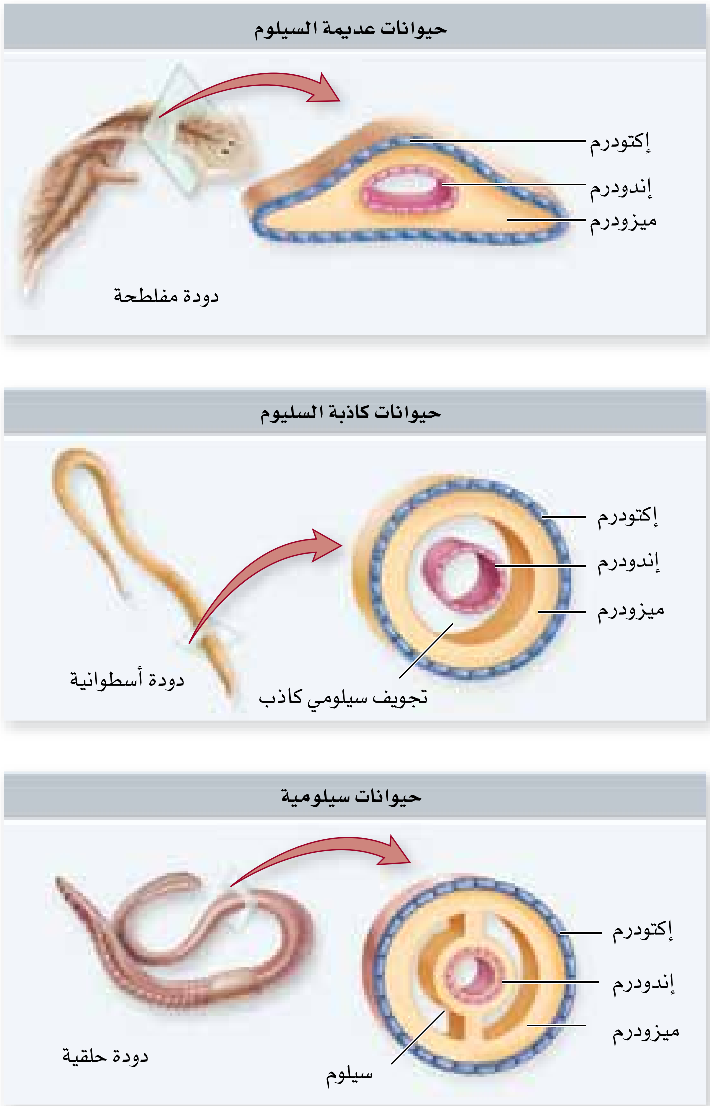
أنواع تجاويف الجسم

تطورت ثلاثة أنواع رئيسة من خطط بناء الجسم مرات عدة في الحيوانات ذات التماثل الجانبي الثنائي (الشكل 32-2). فالحيوانات عديمة تجويف الجسم، **عديمة السيلوم Acoelomates**، ليس لها تجويف جسم؛ لأن الحيز بين الميزودرم والإندودرم مملوء بالخلايا والمواد العضوية. أمّا الحيوانات كاذبة التجويف (**كاذبة السيلوم**) **Pseudocoelomates**، فلها تجويف جسم يدعى **السيلوم الكاذب Pseudocoelom** يقع بين الميزودرم والإندودرم. في حين أن الحيوانات التي لها النوع الثالث من خطة بناء الجسم، تدعى ذات تجويف الجسم (**ذات السيلوم**) **Coelomates**، وهو تجويف في الجسم مملوء بسائل لا يتطور بين الإندودرم والميزودرم، وإنما يتطور كلية ضمن الميزودرم. مثل هذا التجويف في الجسم يدعى **سيلوم Coelom**.

في الحيوانات السيلومية يتعلق القلب مع أجهزة عضوية أخرى داخل السيلوم، الذي يحاط بطبقة من الخلايا الطلائية مشتقة كلية من الميزودرم (انظر الشكل 32-2).

الجهاز الدوري (الدوراني)

يصنع تطور السيلوم مشكلة هي تدوير المواد الغذائية، وإزالة الفضلات أو المواد المسرفة. ففي كاذبة السيلوم حلّت المشكلة بخضِّ السوائل داخل تجويف الجسم. أما الحيوانات السيلومية، في المقابل، فقد طورت **جهازًا دوريًا Circulatory**، وهو شبكة من الأوعية الدموية التي تحمل السوائل من أجزاء الجسم وإليها. السوائل الدائرة، أو الدم، تحمل المواد الغذائية والأكسجين إلى الأنسجة، وتزيل الفضلات وثاني أكسيد الكربون.



الشكل 32-2

ثلاث خطط لجسم الحيوانات ذات التماثل الجانبي الثنائي. الحيوانات عديمة السيلوم مثل الدودة المفلطحة، ليس لها تجويف جسم بين القناة الهضمية (الإندودرم) وطبقة العضلات (الميزودرم). أما الحيوانات كاذبة السيلوم فلها تجويف جسم، هو السيلوم الكاذب، بين الإندودرم والميزودرم. في حين أن الحيوانات السيلومية لها تجويف جسم، يدعى السيلوم، يتطور بكامله ضمن الميزودرم، ولهذا فهو مبطن من جانبيه بنسيج الميزودرم.

يدفع الدم عادة خلال الجهاز الدوري بانقباض واحد أو أكثر من القلوب العضلية. ففي **الجهاز الدوري المفتوح Open circulatory system**، يمر الدم من الأوعية إلى جيوب، ويختلط مع سوائل الجسم، ثم يعود للدخول في الأوعية لاحقًا، وفي مكان آخر. أما في **الجهاز الدوري المغلق Close circulatory system** فإن الدم يفصل فيزيائيًّا عن سوائل الجسم الأخرى، ويمكن السيطرة على حركته بشكل منفصل. كذلك، فإن الدم يتحرك خلال الجهاز الدوري المفتوح بسرعة

وبكفاءة أعلى مما هو في حالة الجهاز المفتوح.

منذ سنوات عدة افترض علماء الحيوان أن التطور الحيواني تم بدءًا من عديمة السيلوم البسيطة وفي اتجاه الحيوانات السيلومية ذات خطة الجسم الأكثر تعقيدًا، مرورًا بمرحلة كاذبة السيلوم المتوسطة. ولكن، كما رأيت في (الفصل الـ 21)، فإن التطور نادرًا ما يحدث بشكل خطي ومتجه هكذا، وإنما يبدو أن كلًّا من كاذبة السيلوم والسيلومية تطورت مرات عدة، وأن كثيرًا من الحيوانات المتقدمة الأخرى أصبحت عديمة السيلوم بصورة ثانوية.

الحيوانات ذات التماثل الجانبي الثنائي تظهر نوعين رئيسين من التكوين الجنيني

ستُناقش عملية التطور الجنيني في الحيوانات بشكل تفصيلي في (الفصل الـ 53). والآن وبإيجاز، تبدي الحيوانات ذات التماثل الجانبي الثنائي نمطًا من التكوين الجنيني، يبدأ بانقسامات خلوية متساوية للبيضة تقود إلى تكوين كرة مجوفة من الخلايا تدعى **بلاستيولا (العُصيفة) Blastula**. تنبعج البلاستيولا لتشكل كرة سمكها طبقتان خلويتان، وذات فتحة نحو الخارج، تدعى **ثقب البلاستيولا Blastopore**، وإن لها قناة هضمية ابتدائية تدعى **المعي الابتدائي Archenteron**.

أولية الفم حلزونية التفلج

يمكن أن تُقسّم الحيوانات الجانبية الثنائية إلى مجموعتين اعتمادًا على الفروق في النمط الأساسي للتكوين الجنيني. تدعى المجموعة الأولى **أولية الفم Prostostomes**. في هذه المجموعة يتطور الفم قبل الشرج؛ تعني كلمة *Protostomes* «الفم أولًا». تشمل أولية الفم معظم الحيوانات الجانبية الثنائية كالديدان المفلطحة، والديدان الخيطية، والرخويات، والحلقيات، والمفصليات. في حين تضم المجموعة الثانية شعبتين ليستا متشابهتين شكلًا، هما شوكيات الجلد والحبليات، إضافة إلى شعب صغيرة ذات علاقة، وتدعى **ثانوية الفم Deuterostomes**. في هذه المجموعة يتطور الفم بعد الشرج؛ تعني كلمة *Deuterostomes* «الفم ثانيًا». تختلف أولية الفم وثانوية الفم في نواح عدة من تكوينها الجنيني بما في ذلك أنماط التفلج، وكون التكوين الجنيني محددًا أم غير محدد، وفي مصير ثقب البلاستيولا عندما يتقدم التطور الجنيني، وكيف يتشكل السيلوم.

أنماط التفلج

يدعى تقدم انقسام الخلايا في أثناء النمو الجنيني **تفلجًا Cleavage**. يُقرِّر نمط التفلج نسبة إلى المحور القطبي للجنين، كيف تترتب الخلايا وتنتظم. ففي بعض أولية الفم تتبرعم كل خلية جديدة بزاوية مائلة بالنسبة إلى محور الجنين القطبي. نتيجة لذلك، فإن الخلايا الجديدة تُعشش في الحيز الواقع بين الخلايا الأقدم في تنظيم متراص جيدًا. يدعى هذا النمط **التفلج الحلزوني Spiral cleavage**؛ لأن خطًّا وهميًّا مرسومًا خلال تتابع الخلايا المنقسمة، سيدور حلزونيًّا نحو الخارج من المحور القطبي (الشكل 32-3 العلوي). التفلج الحلزوني يميز الحلقيات والرخويات، والديدان النيمرتينية، وشعبًا أخرى ذات علاقة، وتعرف جميعها باسم الحلزونيات (أي ذات التفلج الحلزوني).

في ثانوية الفم، في المقابل، تنقسم الخلايا متوازية، وبزوايا قائمة لمحورها القطبي. نتيجة لذلك، فإن الزوج من الخلايا الناتجة عن كل انقسام تتموضع مباشرة فوق بعضها وتحت بعضها. هذه الطريقة تعطي تنظيمًا من الخلايا غير المتراصة. يدعى هذا النمط **التفلج الشعاعي Radial cleavage**؛ لأن خطًّا وهميًّا مرسومًا خلال تتابع الخلايا المنقسمة يصف نصف قطر خارجًا من المحور القطبي (الشكل 32-3 السفلي).

التكوينان الجنينيان: المحدد وغير المحدد

تُظهر كثير من أولية الفم تكوينًا جنينيًّا **محددًا Determinate**. في هذا النوع من التكوين، يكون نوع النسيج الذي ستكونه كل خلية جنينية في البالغ محددًا سلفًا. قبل أن يبدأ التفلج، تتموضع الجزيئات التي تعمل بوصفها إشارات للتطور الجنيني في مناطق مختلفة من البيضة. نتيجة لذلك، فإن انقسامات الخلية التي تحدث عقب الإخصاب تفصل جزيئات الإشارة المختلفة إلى خلايا ابنة مختلفة. تحدد هذه العملية مصير الخلايا الجنينية المبكرة جدًا كذلك.

من جانب آخر، فإن ثانوية الفم تظهر تكوينًا جنينيًّا **غير محدد Indeterminate development**. الانقسامات الأولى القليلة للبيضة تنتج خلايا بنوية متطابقة. وأي واحدة من هذه الخلايا، إذا ما فصلت عن الأخريات، فإنها قد تتطور إلى مخلوق كامل، أي إن مصير هذه الخلايا غير محدد. فالجزيئات التي تنقل الإشارة إلى الخلايا الجنينية لكي تتطور بشكل مختلف عن بعضها لا تتموضع إلا في مراحل التكوين الجنيني اللاحقة.

مصير ثقب البلاستيولا

في أولية الفم، يتطور فم الحيوان من ثقب البلاستيولا أو بالقرب منه. وإذا كان لمثل هذا الحيوان فتحة شرج أو ثقب شرجي محدد، فإنه يتطور من ثقب البلاستيولا، أو يتشكل لاحقًا من منطقة أخرى من الجنين. وهكذا، فإنه في كثير من أولية الفم كالحلقيات، والديدان الخيطية، وحاملات الأظافر (الديدان المخملية) يتشكل كل من الفم والشرج من ثقب البلاستيولا الجنيني، أما في ثانوية الفم، فإن ثقب البلاستيولا يتطور ليعطي فتحة الشرج للحيوان، والفم يتطور دائمًا من فتحة ثانية تنشأ في البلاستيولا لاحقًا في أثناء التطور الجنيني.

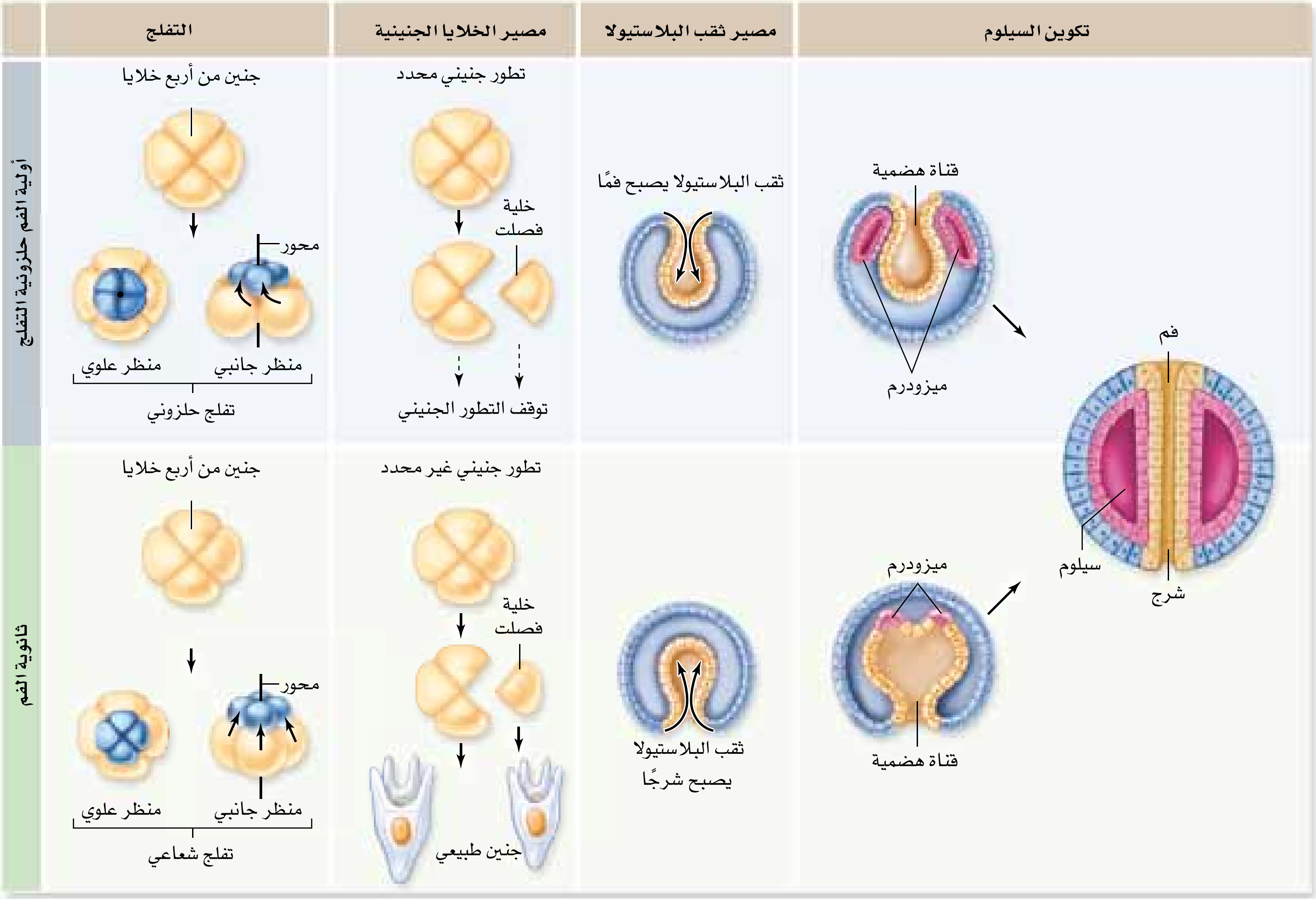
تكوين السيلوم

ينشأ السيلوم من الميزودرم في الحيوانات السيلومية جميعها. ففي أولية الفم، يحدث هذا التطور ببساطة، وبشكل مباشر: فالخلايا تبتعد بسهولة عن بعضها، في حين يتوسع تجويف السيلوم، ويمتد داخل الميزودرم. أما في ثانوية الفم فإن مجموعات كاملة من الخلايا تنتقل عادة لتشكل ارتباطات نسيجية جديدة. والسيلوم ينتج عادة عن انغماد المعي الابتدائي، وهو الأنبوب المركزي ضمن المعدية الذي يدعى أيضًا القناة الهضمية الابتدائية. هذا الأنبوب مبطن بالإندودرم، ويفتح إلى الخارج من خلال ثقب البلاستيولا، ويصبح في النهاية تجويف القناة الهضمية.

تطورت ثانوية الفم من أولية الفم منذ أكثر من 500 مليون سنة. ويشير ثبات التطور الجنيني لثانوية الفم، وتميزه عن ذلك الذي لأولية الفم إلى أنها تطورت مرة واحدة في سلف مشترك لشعب ثانوية الفم جميعها. أما طريقة تطور أولية الفم فهي أكثر تباينًا، ولكن التكوين الجنيني الحلزوني الذي وصفناه سابقًا تطور أيضًا مرة واحدة في سلف مشترك لكل الشعب الحلزونية التفلج.

يسمح التقسيم بتكرار الأجهزة، وبانتقال أكثر فاعلية

أحد التحولات الرئيسة في تطور بناء خطة جسم الحيوان، يتضمن تقسيم الجسم إلى قطع أو حلقات. فالحيوانات المقسمة « جمعت» من تعاقب قطع تبدو متشابهة، ولكن لديها إمكانية التخصص. ففي مراحل التطور الجنيني المبكرة للحيوان، تبدو هذه القطع أكثر وضوحًا في الميزودرم، لكنها تنعكس لاحقًا في الإكتودرم إضافة إلى الإندودرم. هناك فائدتان تنجمان عن التقسيم الجنيني المبكر، هما:



الشكل 32-3

التطور الجنيني في أولية الفم وثانوية الفم. في أولية الفم، حلزونية التفلج تنقسم الخلايا الجنينية في نمط حلزوني، وتبدي تطورًا جنينيًّا محددًا، وثقب البلاستيولا يصبح فم الحيوان، وينشأ السيلوم من انشقاق الميزودرم. أما في ثانوية الفم، فإن الخلايا الجنينية تنقسم شعاعيًّا، وتبدي تطورًا جنينيًّا غير محدد، ويصبح ثقب البلاستيولا شرج الحيوان، والسيلوم ينشأ من انبعاج المعي الابتدائي.

1. في الحلقيات، كما في دودة الأرض، وفي الحيوانات الأخرى المقسمة بشكل كبير، قد تطوّر كل قطعة مجموعة كاملة بدرجة أو بأخرى من الأجهزة العضوية للبالغ. تدعى هذه الأجهزة الأجهزة المكررة، أو الفائضة عن الحاجة. فالأذى الذي قد يحدث لقطعة واحدة لا يكون قاتلًا بالضرورة؛ لأن القطع الأخرى تكرر وظائف تلك القطعة.
2. الانتقال يكون أكثر نجاعة عندما تستطيع القطع المفردة أن تتحرك باستقلال؛ لأن حركة الحيوان تكون مرنة بصورة كبيرة. ولأن الفواصل تعزل كل قطعة لتصبح وحدة هيكلية مفردة. لذا، فإن كل واحدة منها قادرة على الانقباض أو الامتداد ذاتيًّا. ولهذا، فإن الجسم الطويل يستطيع الحركة بطرق تكون غالبًا بالغة التعقيد.

يشكل **التقسيم Segmentation** أساسًا لتنظيم خطط بناء أجسام الحيوانات المتقدمة جميعها. وتلتحم القطع في بعض المفصليات البالغة، ولكن التقسيم واضح عادة في مراحل التطور الجنيني لها. إن العمود الفقري والمناطق العضلية في الفقريات مقسمة على الرغم من وجود تمويه لهذا التقسيم في الشكل البالغ.

وعلى الرغم من أن علماء الحيوان في السابق رأوا أن التقسيم يوجد في ثلاث شعب، هي: الحلقيات، والمفصليات، والحبليات، فإن الجميع يعترف الآن بأن التقسيم أوسع انتشارًا مما كان يعتقد سابقًا. بعض الحيوانات الأخرى، مثل حاملات الأظافر (الديدان المخملية) وبطيئة الخطو (دببة الماء) ومتحركة الخطم (رعاش الوحل) هي أيضًا مقسمة.

تحولات أساسية في تصميم الجسم مسؤولة عن معظم الفروق التي نراها بين الشعب الحيوانية الرئيسة: تطور (1) الأنسجة، (2) التماثل الجانبي الثنائي، (3) تجويف الجسم، (4) التكوين الجنيني الحلزوني وتطور الفم لاحقًا و(5) التقسيم.

3-32 التصنيف التقليدي للحيوانات

تقسم الحيوانات متعددة الخلايا، أو الحيوانات البعدية –تقليديًّا- إلى 36 شعبة متميـزة، أو ما يقاربها (لا يتفـق علماء الحيوان على حالة بعض شـعب الحيوان). يمكن ملاحظة تنـوع الحيوانات بوضـوح في (الجـدول 32-2 على الصـفحات 630-631) الـذي يصـف المميـزات الأساسـية لعشـرين من هذه الشـعب الحيوانية.

كيف يمكن فهم هذا التنوع الهائل؟ في محاولاتهم لفهم أي الشعب أكثر قرابة ببعضها، يقوم علماء الحيوان – تقليديًّا - ببناء شجرة النشوء، وذلك بمقارنة السمات التشريحية، وجوانب التكوين الجنيني. وقد تكوّن إجماع واسع في القرن الماضي حول ما يتعلق بالفروع الرئيسة لشجرة الحياة. وفي الثلاثين سنة المنصرمة تجمعت بيانات كثيرة، ما قاد إلى مخططات تصنيف جديدة (سنصفها عما قريب).

وجود الأنسجة والتماثل فصل الحيوانات النظيرة عن الحيوانات البعدية

قسم علماء التصنيف المملكة الحيوانية (تسمى أيضًا الحيوانات البعدية) إلى فرعين رئيسين: **نظيرة الحيوانات Parazoa** (قريبة الحيوانات) – هي حيوانات تفقد على الأعم تماثلًا محددًا، ولا تمتلك أنسجة ولا أعضاء، وتضم غالبًا الإسفنجيات من شعبة المثقبات؛ والحيوانات **البعدية الحقيقية Eumetazoa** (الحيوانات الحقيقية) - وهي حيوانات لها شكل وتماثل محددان، ولها أنسجة منظمة في أعضاء، وأجهزة عضوية.

التماثل والطبقات الجنينية ميّزت الحيوانات ثنائية الطبقات عن الحيوانات ثلاثية الطبقات الجرثومية

تتميز أفرع الحيوانات البعدية الحقيقية في شجرة نشوء الحيوان بنوع التماثل وبطبيعة الطبقات الجنينية التي تتشكل في أثناء التطور الجنيني، والتي تتمايز لاحقًا إلى أنسجة الحيوان البالغ. فالحيوانات ذات التماثل الشعاعي، مثل حاملات الأمشاط واللاسعات (انظر الجدول 32-2)، لها طبقتان من الأنسجة تتشكلان في أثناء التكوين الجنيني (غالبًا تسمى الطبقات الجرثومية). هذه الطبقات هي: إكتودرم خارجي، وإندودرم داخلي، ولهذا فإن هذه الحيوانات تسمى ثنائية الطبقات الجرثومية. تُنتج الحيوانات البعدية الحقيقية الأخرى ذات التماثل الجانبي الثنائي، في إحدى مراحل تكوينها الجنيني، طبقة ثالثة هي الميزودرم بين الإكتودرم والإنـدودرم؛ أي إنها ثلاثية الطبقات الجرثومية (الشكل 32-2). يعطي الميزودرم، من بين أنسجة أخرى، عضلات الحيوان البالغ. وقد بينت البحوث الحديثة أن حاملات الأمشاط لها أيضًا عضلات حقيقية. ولهذا، يجب أن تُعدّ من ضمن الحيوانات ثلاثية الطبقات.

التقسيمات الإضافية اعتمدت على سمات أساسية أخرى

عرّف علماء التصنيف فروعًا أخرى في شجرة نشوء الحيوان التقليدية، بمقارنة صفات تُعدّ بالغة الأهمية للتاريخ التطوري للشعبة، وهي سمات أساسية لخطة بناء الجسم، تشترك فيها معظم الحيوانات التي تنتمي لذلك الفرع. وهكذا، فقد جرى فصل الحيوانات الثنائية الجانبية إلى مجموعتين رئيستين اعتمادًا على ما إذا أصبح ثقب البلاستيولا فمًا أم شرجًا (أم كليهما معًا) في الحيوان البالغ (انظر الشكل 32-3). هذا الفصل الرئيس قسم الثنائية الجانبية إلى أولية وثانوية الفم على التوالي.

تصنف الحيوانات تقليديًّا إلى 36 شعبة تقريبًا. العلاقات التطورية بين الشعب الحيوانية يمكن اشتقاقها بافتراض قرابة الشعب التي تشترك في صفات شكلية وجزيئية أساسية معينة، والتي يفترض أنها ظهرت مرة واحدة فقط.

4-32 نظرة جديدة على شجرة حياة الحيوانات البعدية

على الرغم من أن شجرة نشوء الحيوان التقليدية مقبولة بإجماع واسع من قبل علماء الأحياء منذ قرن تقريبًا، فإنه يعاد تقييمها الآن. ويحدث تنظيمها البسيط المعتمد على معلومات من واحد أو قليل من الأجهزة العضوية دائمًا مشكلات معينة، فالمجموعات الصغيرة المثيرة للارتباك، مثلا، لا تنسجم بشكل جيد مع الخطة الأساسية المعتمدة.

ذوات الفم الماص تحدّت التصنيف: دراسة حالة

ذوات الفم الماص؛ مجموعة من الحيوانات البحرية، مبهمة وذات تركيب تشريحي غريب، وتتطفل على شوكيات الجلد (الشكل 32-4). وجدت متحجرات ذوات الفم الماص مرتبطة مع شوكيات الجلد منذ العصر الأردوفيسي. ولهذا، فإن العلاقة بين ذوات الفم الماص وشوكيات الجلد قديمة جدًا. إن التاريخ الطويل لارتباطها الإجباري قاد إلى فقد أو تبسيط لكثير من عناصر جسم ذوات الفم الماص، ما تركها دون تجويف جسم (فهي إذًا لاسيلومية) وذات تقسيم غير كامل.

وقد أدى فقد الصفات هذا إلى خلاف واسع بين علماء التصنيف. وعلى الرغم من أن هؤلاء العلماء اختلفوا حول التفاصيل، فإنهم جميعًا يرجعون ذوات الفم الماص بشكل ما إلى الديدان الحلقية، أحيانًا ضمن متعددة الأشواك، وأحيانًا إلى شعبة مستقلة قريبة التحالف مع الحلقيات.

البيانات الجزيئية

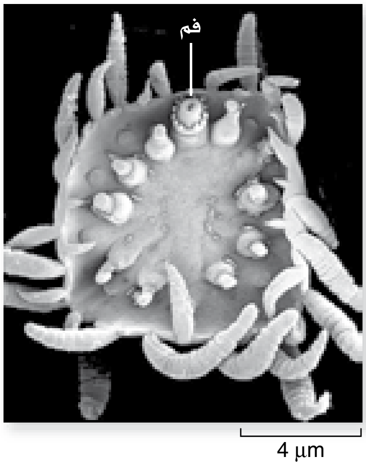
لقد تم تحدي وجهة النظر هذه حديثًا. فقد جاءت المقارنات الجديدة المعتمدة على البيانات الجزيئية باستنتاج مختلف تمامًا. لقد فحص الباحثون مكونين من آلية بناء البروتين - جين rRNA في تحت الوحدة الريبوسومية الصغرى وجين عامل الاستطالة، عامل استطالة - 1α. لا تضع شجرة النشوء التي حصلوا عليها اعتمادًا على بيانات التتابع، ذوات الفم الماص مع الحلقيات. وفي الواقع فقد وجد الباحثون أن ذوات الفم الماص، ليست على أي درجة قرابة مع الحلقيات إطلاقًا. بدلًا من ذلك، فإنها أكثر قربًا من الديدان المفلطحة - مخلوقات مثل البلاناريا، والديدان الشريطية.

مضامين إعادة التصنيف الجزيئي

توحي نتائج التحليل الجزيئي لذوات الفم الماص بقوة بأن الصفات الشكلية الأساسية التي يستخدمها علماء الحياة بصورة تقليدية لبناء شجرة نشوء الحيوان - التقسيم والسيلوم والزوائد المفصلية، وغيرها- ليست الصفات المحافظة التي

الشكل 32–4

معضلة تصنيفية. منظر بطني لذات الفم الماص *Myzostoma mortenensi*. ليس لذوات الفم الماص تجويف جسم، والتقسيم بها غير كامل. هذه الحيوانات تشكل تحديًا في علم التصنيف، ما دفع علماء التصنيف لإعادة النظر في شجرة نشوء الحيوان التقليدية.



نفترضها. ففي ذوات الفم الماص، يبدو أن هذه السمات اكتسبت، ثم فقدت ثانية في أثناء تطورها. فإذا ثبت أن هذا النمطَ التطوريَّ غير المحافظ عامٌّ، فإن وجهة نظرنا عن تطور خطة بناء جسم الحيوان، وكيفية ارتباط الشعب الحيوانية مع بعضها سوف تحتاج إلى مراجعة كبيرة وبسرعة.

علم التصنيف التطوري الجزيئي يغير فهمنا لتاريخ نشوء الأنواع الحيوانية

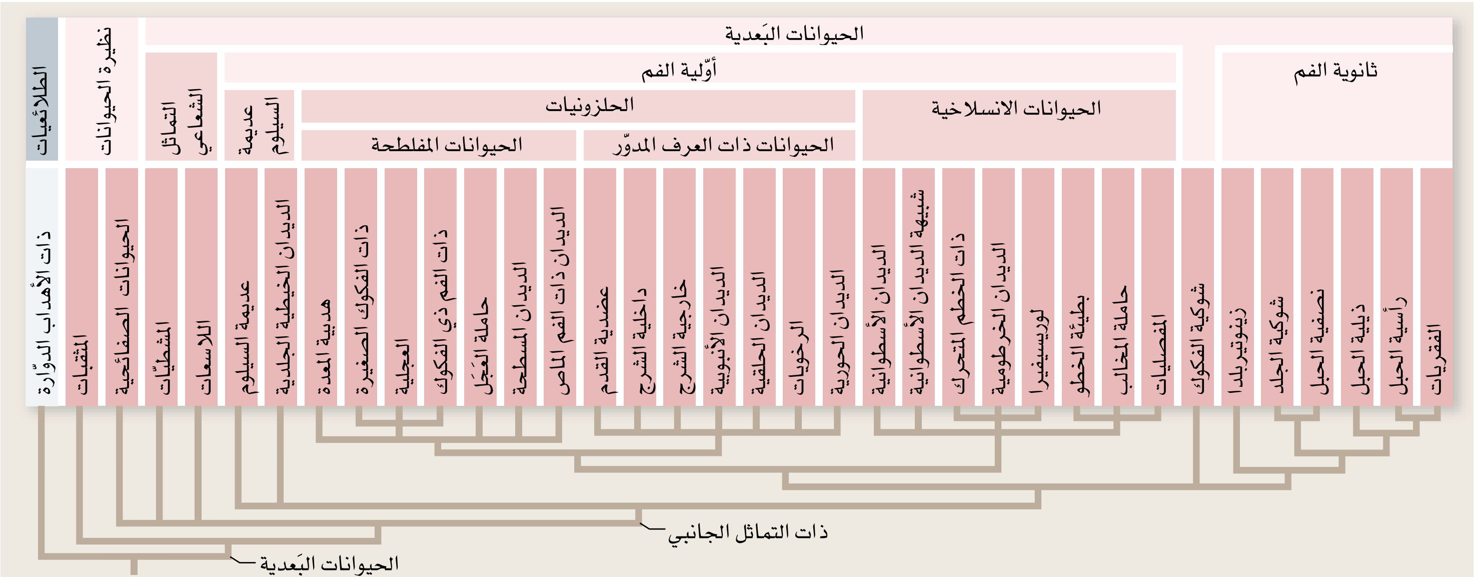
شهد العقد الأخير ثورة من بيانات تتابع جزيء **DNA** الخاصة بمجموعات حيوانية مختلفة. يستخدم حقل علم **التصنيف الجزيئي Molecular systematics** تتابعات مميزة ضمن جينات محددة لتحديد هوية تجمعات من المجموعات المتقاربة. تم التعبير عن هذا باستخدام مصطلح التفرع التطوري، حيث يحدِّد هنا تتابع الصفات المشتقة المشتركة المميزة للمجموعة وأسلافها تجمعات المصنفات ذات الأصل النشوئي الواحد، التي تشكل معًا فرعًا أو سلالة تطورية (انظر الفصل الـ 23). إن شجرة نشوء أنواع الحيوان إذا نظر إليها استنادًا إلى هذه الأسس، فإنها تنظيم تراتبي للفروع، بحيث تتداخل مع فروع أكبر أو تستقرّ عليها.

في العقود الأخيرة، أُنتجت تشكيلة من أشجار نشوء الحيوان. وعلى الرغم من اختلاف إحداها عن الأخرى في بعض النواحي، إلا أن أشجار النشوء الجديدة تشترك في تركيب الأغصان الأعمق مع شجرة حياة الحيوان التقليدية. تتفق معظم أشجار النشوء الجديدة في فرق واحد: فصل الحلقيات والمفصليات إلى أفرع مختلفة. كانت هاتان المجموعتان تعدان متقاربتين بسبب وجود التقسيم. بدلًا من ذلك، فإن المفصليات تُضم الآن مع سلسلة من أولية الفم معظمها كاذبة السيلوم، وتسلخ الجليد (الإهاب) الخاص بها مرة واحدة على الأقل في دورة حياتها. تسمى هذه الحيوانات حيوانات انسلاخية، وتعني الحيوانات التي تنزع جلدها (الفصل الـ 34).

في الوقت الحاضر، لا يزال تحليل النشوء الجزيئي لمملكة الحيوان غير جازم، لكن العمل الذي تم حتى الآن يقدم دعمًا قويًّا لبعض الفروع أو السلالات. بعض علماء الحيوان قلقون؛ لأن أشجار النشوء التي تبنى بشكل مستقل اعتمادًا على جزيئات مختلفة أعطت أحيانًا علاقات تطورية مختلفة تمامًا. لذا، يبدو واضحًا الآن أن الصورة الأفضل ستبرز عندما تجمع وتدمج المعلومات من الجزيئات المختلفة معًا. ويمكن أن نتوقع تراكم غزير من البيانات الجزيئية الإضافية خلال السنوات القليلة القادمة. وعندما نحصل على مزيد من المعلومات، سيحدّ من هذا الارتباك.

يبين الشكل 32–5 ملخصًا لشجرة حياة الحيوان، طورت من بيانات تتابع DNA، المتحصل عليها منذ عام 2005 بما في ذلك جينات RNA الرايبوسومي والجينات المشفرة للبروتين. في هذه الشجرة، نرى أن مجموعة أولية الفم التقليدية قسمت إلى حيوانات انسلاخية، وحلزونية التفلج. وقسّمت الأخيرة إلى الحيوانات ذات العرف المدور، والحيوانات المفلطحة. إن وجهة النظر الجديدة هذه لشجرة حياة الحيوانات البعدية هي مخطط تقريبي. ولكن من الواضح أن المجموعات الرئيسة مرتبطة بطرق مختلفة بحسب شجرة النشوء الجزيئية، عما هو بحسب شجرة النشوء التقليدية.

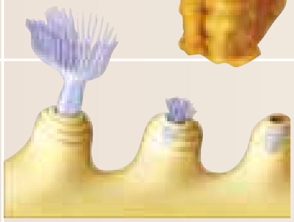
لقد غير استخدامنا للبيانات الجزيئية من أجل بناء شجرة نشوء للحيوان بشكل كبير فهمنا للعلاقات بين شعب الحيوانات.



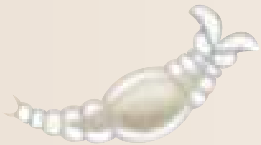
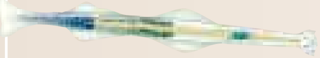
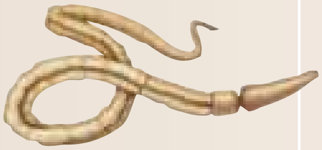
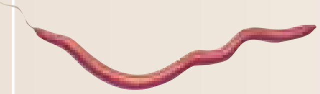
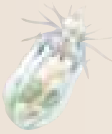
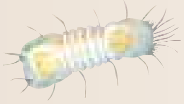
الشكل 32–5

المراجعة المقترحة لشجرة حياة الحيوان. شجرة النشوء هذه تعكس الإجماع الراهن المبني على تفسير البيانات التشريحية والجنينية الجديدة، إضافة إلى النتائج المشتقة من دراسات النشوء الجزيئي. لا يزال غير واضح ما إذا كانت شوكية الفم هي أولية الفم أم ثانوية الفم.

الجدول 32-2 شعب الحيوانات الرئيسة متضمنًا الشعب الثلاث التي اكتشفت حديثًا

الشعبة	أمثلة نموذجية		الخصائص الأساسية	عدد الأنواع المعروفة التقريبي
المفصليات	الخنافس، حشرات أخرى، السلطعون، العناكب، العقارب، ذات المئة قدم، وذات الألف قدم		الأكثر نجاحًا بين شعب الحيوان؛ هيكل خارجي كيتيني يغطي الجسم المقسم، ذات زوائد مفصلية مزدوجة، كثير من مجموعات الحشرات لها أجنحة.	1,000,000
الرخويات	الحلزون، المحار، الأخطبوط، البزاقة البحرية		حيوانات ذات جسم رخو مقسم إلى ثلاثة أجزاء: رأس وقدم، وكتلة حشوية، وجُبَّة. كثير منها لها أصداف، وكلها تقريبًا لها لسان كالمبرد يدعى الكاشط (راديولا)؛ 35.000 نوع منها تعيش على اليابسة.	110,000
الحبليات	الثدييات، الأسماك، الزواحف، الطيور، البرمائيات		حيوانات سيلومية مقسمة وذات حبل ظهري؛ لها حبل عصبي ظهري وشقوق بلعومية، وذيل خلف الشرج في مرحلة ما من حياتها. في الفقريات استبدل العمود الشوكي بالحبل الظهري 20.000 نوع منها تعيش على اليابسة.	56,000
الديدان المفلطحة	البلاناريا، الديدان الشريطية، الديدان الكبدية		ديدان مكتنزة، غير مقسمة، ذات تماثل جانبي ثنائي، ليس لها تجويف جسم، الجهاز الهضمي له فتحة واحدة. كثير من أنواعها طفيلية ويمكن أن تفقد التجويف الهضمي.	20,000
الديدان الخيطية (الديدان الأسطوانية)	الإسكارس، الديدان الدبوسية، الديدان الخطافية، فيلاريا		كاذبة السيلوم أو لاسيلومية، غير مقسمة، ذات تماثل جانبي ثنائي؛ قناة هضمية كاملة لها فم وشرج، تعيش بأعداد كبيرة في التربة وفي الرسوبيات المائية، بعضها طفيليات حيوانية مهمة.	25,000
الحلقيات (الديدان المقسمة)	دودة الأرض، متعددة الأشواك، الديدان الأنبوبية، العلق الطبي		ديدان سيلومية مقسمة تسلسليًّا وذات تماثل جانبي ثنائي. قناة هضمية كاملة، معظمها لها أهداب تدعى الأشواك في كل قطعة تثبتها في أثناء الزحف.	16,000
اللاسعات	هلام البحر، الهيدرا، المرجان، شقائق البحر		أجسامها لينة جيلاتينية وذات تماثل شعاعي، لها تجويف هضمي ذو فتحة واحدة، تمتلك مجسات مزودة بخلايا لاسعة تدعى الخلايا اللاسعة تطلق حربونات حادة تدعى الكيس الخيطي. معظم الأنواع بحرية.	10,000
شوكيات الجلد	نجم البحر، قنفذ البحر، دولار الرمل، خيار البحر		حيوانات ثانوية الفم ذات تماثل شعاعي خماسي في البالغ، جسم مكون من خمسة أجزاء ونظام مائي وعائي متميز ولها أقدام أنبوبية. قادرة على تجديد أجزائها المفقودة وهي بحرية. هيكل داخلي من صفائح كلسية.	7,000
المثقبات (الإسفنجيات)	الإسفنج البرمائي، الإسفنج الثاقب، إسفنج السلة، إسفنج المزهرية		حيوانات أجسامها ليست ذات تماثل ودون أنسجة مميزة أو أعضاء. الجسم الذي يشبه الكيس يتألف من طبقتين تخترقه ثقوب عدة. التجويف الداخلي مبطن بخلايا ترشح الغذاء تدعى الخلايا المطوقة. معظمها بحري (150 نوعًا تعيش في الماء العذب).	5,150
الحيوانات الزهرية الحيوانات الطحلبية	*Bowerbankia, Plumatella* سجادة البحر، طحلب البحر		حيوانات مجهرية مائية، وذات سيلوم، وتشكل مستعمرات متفرعة، لها صف من مجسات مهدبة تشبه حرف U، تستخدم للتغذية وتدعى حامل العرف (لوفوفور)، وهي تبرز عادة خلال ثقوب في الهيكل الخارجي الصلب. تدعى أيضًا خارجية الشرج؛ لأن الشرج يقع خارج حامل العرف؛ بحرية أو تعيش في الماء العذب.	4,500

الجدول 32-2 شعب الحيوانات الرئيسة متضمنًا الشعب الثلاث التي اكتشفت حديثًا (يتبع)

الشعبة	أمثلة نموذجية		الخصائص الأساسية	عدد الأنواع المعروفة التقريبي
العجليات (الحيوانات العجلية)	العجليات		حيوانات صغيرة بحرية، كاذبة السيلوم، ولها تاج من الأهداب حول الفم يشبه العجل ومجموعة من الفكوك المعقدة. كثير منها يعيش في الماء العذب.	2,000
شوكية الفم (الديدان السهمية)	*Sagitta*		حيوانات سيلومية ذات ولاء غير معروف، ليس واضحًا ما إذا كانت أولية الفم أم ثانوية الفم. ذات تماثل جانبي ثنائي. ذات عيون واسعة (بعضها) وفكوك قوية. ديدان بحرية ذات حبل عصبي ظهري وآخر بطني.	100
نصفية الحبل (الديدان البلوطية)	*Ptychodera*		حيوانات ذات سيلوم، بحرية، ثانوية الفم وذات فتحات خيشومية، لكن ليس لها حبل ظهري. حرة المعيشة أو تشكل مستعمرات.	85
حاملات الأظافر (الديدان المخملية)	*Peripatus*		أولية فم مقسمة، ذات هيكل كايتيني لين وزوائد قابلة للبروز. كل الأنواع تعيش على اليابسة على الرغم من أن أسلافها الكمبرية كانت بحرية.	110
نيمرتيا (الديدان الشريطية)	*Lineus*		أولية الفم سيلومية، ديدان ذات تماثل جانبي ثنائي ذات خرطوم طويل قابل للامتداد. معظم الأنواع بحرية لكن القليل منها يعيش في المياه العذبة وعدد أقل يعيش على اليابسة.	900
عضدية الأقدام (الأصداف المصباحية)	*Lingula*		تشبه الحيوانات الزهرية، لها حامل العرف، ولكنها تكون داخل صدفة ذات مصراعين كما المحار؛ أكثر من 30,000 نوع معروفة بوصفها متحجرات.	300
حاملة الأمشاط (جوز البحر)	الهلام المشطي، جوز البحر		حيوانات بحرية جيلاتينية شفافة وغالبًا مضيئة، لها ثمانية أشرطة من الأهداب. أكبر الحيوانات التي تستخدم الأهداب للانتقال؛ لها قناة هضمية كاملة وفتحة شرج.	100
تاجية الأسواط (لوريسفيرا)	*Nanaloricus mysticus*		حيوانات بحرية صغيرة ذات تماثل جانبي ثنائي، كاذبة السيلوم، وتعيش في الفراغات بين حبيبات الرمل. الفم يقع عند مقدمة أنبوب مرن متميز، اكتشفت عام 1983.	10
سايكليفورا	*Symbion*		حيوانات بعدية مجهرية تعيش في أجزاء فم جراد البحر، اكتشفت عام 1995.	3
ذات الفكوك الصغيرة	*Limnognathia*		حيوانات مجهرية ذات فكوك معقدة، اكتشفت عام 2000 في جرينلند.	1

5-32 علم أحياء التكوين الجنيني التطوري وجذور شجرة حياة الحيوانات

بعض من أكثر مساهمات علم التصنيف التطوري الجزيئي المثيرة جعلنا نفهم أساس شجرة عائلة الحيوانات – أصل، وفروع، وسلالات الحيوانات الرئيسة.

الحيوانات البعدية يبدو أنها تطورت من طلائعيات مكونة للمستعمرات

يتفق معظم علماء التصنيف على أن المملكة الحيوانية وحيدة الأصل النشوئي، بمعنى أن نظيرة الحيوانات والحيوانات البعدية الحقيقية لها سلف مشترك. هذا السلف يفترض أنه طلائعي (انظر الفصل الـ 29)، ولكن لا يبدو واضحًا من أي خط من الطلائعيات تطورت الحيوانات. توجد حاليًا ثلاث فرضيات بارزة لتفسير أصل الحيوانات البعدية من الطلائعيات وحيدة الخلية، هي:

- **فرضية متعددة الأنوية Multinucleate hypothesis** تقترح أن الحيوانات البعدية نشأت من طلائعي متعدد الأنوية شبيه بالهدبيات الحديثة. وقد أصبحت الخلايا مقسمة إلى حجرات لتعطي حالة تعدد الخلايا.
- **فرضية السوطيات المكونة للمستعمرات Colonial flagellate hypothesis** اقترحها أولًا هَيكِل عام 1874 وتنص على أن الحيوانات البعدية تحدرت من طلائعيات مكونة للمستعمرات، وهي تتكون من مستعمرات من الخلايا ذات الأسواط التي تشكل كرة مجوفة. بعض خلايا الإسفنجيات تشبه بشكل مدهش تلك الطلائعيات ذات الأسواط.
- **فرضية المنشأ متعدد الأصول Polyphyletic origin hypothesis** تفترض أن الإسفنجيات تطورت بصورة مستقلة عن الحيوانات البعدية الحقيقية.

وقد حسم علم التصنيف التطوري الجزيئي المعتمد على تتابع RNA الرايبوسومي هذا الجدل لمصلحة فرضية السوطيات المكونة للمستعمرات. فالدليل الجزيئي استثنى فرضية الهدبيات متعددة الأنوية؛ لأن الحيوانات البعدية أقرب من ناحية جزيئية إلى الطحالب حقيقة النوى منها إلى الهدبيات. واستبعدت فرضية المنشأ متعدد الأصول؛ لأن الحيوانات البعدية وجد أنها تمثل مجموعة وحيدة الأصل النشوئي.

التحليل الجزيئي قد يفسر الانفجار الكمبري

تم التعامل مع موضوع كان مثيرًا للجدل حول النشوء الحيواني بنجاح عن طريق علم التصنيف الجزيئي. فدراسة سجل الأحافير (الأحافير) تكشف أن التنوع الحيواني الهائل تطور بسرعة كبيرة على المقاييس الجيولوجية حول بداية العصر الكمبري، وهو حدث يدعى **الانفجار الكمبري Cambrian explosion** فكل خطط بناء الحيوانات الرئيسة يمكن رؤيتها تقريبًا في صخور العصر الكمبري التي يرجع تاريخها إلى 543 - 525 مليون سنة.

ففي صخور من العصر الإدياكاري التي تعود إلى 565 مليون سنة، وجدت أحافير للاسعات، مع ما يبدو أنه أحافير للرخويات، وجحور للديدان. وهذا يوحي بأن الأنواع المبكرة لشجرة عائلة الحيوان ظهرت قبل العصر الكمبري.

وفي نصف بليون سنة منذ بداية العصر الكمبري المبكر لم تظهر ابتكارات جديدة مهمة في خطط أجسام الحيوانات، وقد حدث جدل كبير في أوساط علماء الأحياء حول سبب هذا الانفجار الكبير في التنوع الحيواني (الشكل 32-6). يجادل كثيرون بأن هذا الظهور لخطط أجسام الحيوانات كان نتيجة لبروز أنماط الحياة الطفيلية، ما شجع على حدوث سباق تسلح بين الدفاع، كالدروع، وابتكارات حسنت القدرة على الحركة والنجاح في الصيد. عزا آخرون التنوع السريع في خطط أجسام الحيوانات لعوامل جيولوجية، كتراكم الأكسجين المذاب والمعادن في المحيطات.

يظهر الاحتمال الثالث من الدراسات الجزيئية التي يجريها علماء الأحياء في حقل علم أحياء التكوين الجنيني التطوري. فكثير من الاختلاف في خطط أجسام الحيوانات مرتبط بالتغيرات في موقع التعبير عن جينات *Hox* وزمنه ضمن أجنة الحيوانات قيد التطور (انظر الفصول الـ 19 و25). باختصار، تحدد جينات *Hox* التي تدعى أيضًا جينات الصندوق الذاتي *Homeobox* هوية أجزاء الجسم المتطورة جنينيًّا، كالأرجل، والصدر، وقرون الاستشعار، وغير ذلك. ربما يعكس الانفجار الكمبري تطور معقد جينات *Hox* المسؤولة عن التكوين الجنيني، ما يزودنا بأداة يمكن أن تنتج تغيرات سريعة في خطط أجسام الحيوان.

الشكل 32-6

تنوع الحيوانات التي تطورت في أثناء العصر الكمبري. شهد العصر الكمبري تنوعًا مذهلًا لخطط الجسم، وكثير منها أعطى الحيوانات الحية التي نشهدها اليوم. بعض هذه المخلوقات الغريبة، هي: (1) *Amiskwia* (2) *Odontogriphus* (3) *Eldonia* (4) *Halichondrites* (5) *Anomalocaris* (6) *Pikaia* (7) *Canadia* (8) *Marrella* (9) *Opabinia* (10) *Ottoia* (11) *Wiwaxia* (12) *Yohoia* (13) *Xianguangia* (14) *Aysheaia* (15) *Sidneyia* (16) *Dinomischus* (17) *Hallucingenia*. والتاريخ الطبيعي لهذه الأنواع مفتوح لكل التكهنات.

المملكة الحيوانية وحيدة الأصل، ويحتمل أنها نشأت من طلائعيات سوطية مكونة للمستعمرات. التنوع الهائل لخطط أجسام الحيوانات ظهر سريعًا، وأصبح واضحًا في أثناء العصر الكمبري، ربما نتيجة لتطور مجموعة جينات *Hox*.

مراجعة المفاهيم

32-1 بعض الخصائص العامة للحيوانات

الحيوانات مجموعة شديدة التباين، وتتشاطر في صفات رئيسة مهمة.

- الحيوانات مختلفة التغذية تعتمد على مخلوقات أخرى من أجل الحصول على الجزيئات العضوية.
- الحيوانات جميعها متعددة الخلايا، وخلاياها ليس لها جدر خلوية.
- باستثناء الإسفنجيات، الحيوانات لها وحدات تركيبية ووظيفية تدعى الأنسجة.
- معظم الحيوانات قادرة على الحركة السريعة بسبب مرونتها، وبسبب تطور الأنسجة العصبية والعضلية.
- تتكاثر معظم الحيوانات جنسيًّا، والمخلوق الحي هنا هو طور ثنائي الكروموسومات متعدد الخلايا، والجاميتات هي الوحيدة التي فيها العدد المفرد من الكروموسومات.
- تقسم الحيوانات إلى لافقريات ليس لها عمود فقري، وفقريات لها عمود فقري.
- توجد الحيوانات في بيئات متباينة.

32-2 تطور خطة بناء جسم الحيوان

باستثناء نظيرة الحيوانات، فإن الحيوانات البعدية الحقيقية لديها أنسجة تنجز وظائف متخصصة. هناك خمسة تحولات في تطور خطط أجسام الحيوان.

- معظم الإسفنجيات ليس لها تماثل، ولكن الأفراد الأخرى للحيوانات البعدية الحقيقية متماثلة إما جانبيًّا أو شعاعيًّا في وقت ما من مراحل حياتها (الشكل 32-1).
  - أجزاء جسم الحيوانات ذات التماثل الشعاعي مرتبة حول محور مركزي، وأي مستوى يمر خلال المحور المركزي، سيقسم الحيوان إلى أنصاف كل منها هو صورة مرآة للآخر.
  - الحيوانات ذات التماثل الجانبي الثنائي لها تصميم جسم، فيه الجانبان الأيمن والأيسر صورتا مرآة لبعضهما. المستوى الوحيد للانقسام يمكن أن يمر فقط خلال المستوى السهمي.
  - تظهر المخلوقات ذات التماثل الجانبي الثنائي الرأس، وهي قادرة على الحركة بصورة أكبر.
- يجعل تجويف الجسم تطور أجهزة عضوية متقدمة أمرًا ممكنًا.
  - تطورت ثلاث خطط جسم أساسية مرات عدة في الحيوانات ذات التماثل الجانبي الثنائي. هذه تضم اللاسيلوميات، وكاذبة السيلوم، والسيلوميات (الشكل 32-2).
  - أحدث تطور السيلوم مشكلة في دوران المواد الغذائية، وفي التخلص من الفضلات. الحيوانات السيلومية طورت جهازًا دوريًّا ليساعد على حل هذه المشكلات.
- يمر الدم في الأجهزة الدورية المفتوحة من الأوعية إلى جيوب، حيث يختلط مع سوائل الجسم قبل عودته إلى الأوعية.
- يتحرك الدم لدى الحيوانات ذات الأجهزة الدورية المغلقة بشكل مستمر خلال أوعية مفصولة عن سوائل الجسم.
  - تُنتج معظم الحيوانات ثلاث طبقات جرثومية باستثناء الإسفنجيات.
- تتطور طبقة الإكتودرم الخارجية إلى أغطية الجسم والجهاز العصبي.
- تتطور طبقة الإندودرم الداخلية إلى الأعضاء الهضمية والأمعاء.
- تتطور طبقة الميزودرم الوسطى إلى هيكل عظمي وعضلات.
  - تنشأ تجاويف الجسم من الميزودرم، وتطورها الجنيني يختلف في ذات التماثل الجانبي الثنائي.
- يتكون السيلوم في أولية الفم من فراغات تنشأ من هجرة خلايا الميزودرم إلى أماكن متعاكسة.
- يتكون السيلوم في ثانوية الفم عادة من انبعاج للمعي الابتدائي أو القناة الهضمية الابتدائية للخارج.
- تُبدي ثنائية التماثل الجانبي نوعين من التكوين الجنيني اعتمادًا على ما إذا تكوّن الفم أو الشرج أولًا (الشكل 32-3).
  - تُطور أولية الفم الفم أولًا، وهي تتطور من ثقب البلاستيولا أو قربه.
  - تُطور ثانوية الفم الشرج أولًا من ثقب البلاستيولا.
- التفلج أو الانقسام المتعاقب للخلايا في أثناء النمو الجنيني يختلف ضمن ثنائية التماثل الجانبي.
  - تبدي أولية الفم تفلجًا حلزونيًّا وتطورًا جنينيًّا محددًا.
  - تبدي ثانوية الفم تفلجًا شعاعيًّا وتطورًا جنينيًّا غير محدد.
- التقسيم هو التقائي بشكل كبير، وقد ظهر على الأقل ثلاث مرات في تطور المملكة الحيوانية.
  - يسمح التقسيم بظهور أجهزة عضوية مكررة في الحيوان البالغ، كما يحدث في الحلقيات.
  - يسمح التقسيم بتطور حركة مرنة وأكثر فاعلية؛ لأن كل قطعة يمكن أن تتحرك بصورة مستقلة.

32-3 التصنيف التقليدي للحيوانات

صنفت الحيوانات بشكل تقليدي إلى 36 شعبة.

- كان هذا التصنيف التقليدي مبنيًّا على الصفات الشكلية، وصفات التكوين الجنيني المشتركة.
- يفرق التماثل والأنسجة الجنينية بين ثنائية الطبقات وثلاثية الطبقات الجرثومية.

32-4 نظرة جديدة على شجرة حياة الحيوانات البعدية (الشكل 32-5)

على الرغم من قبول شجرة نشوء الحيوان التقليدية من قبل كثير من العلماء، فإنها يجري إعادة تقييمها باستخدام البيانات الجزيئية.

- نتج عن البيانات الجزيئية فصل الحلقيات والمفصليات في فروع وسلالات مختلفة. فالمفصليات يجري الآن تجميعها مع أوليات فم كاذبة السيلوم.
- قسمت أولية الفم التقليدية إلى الحيوانات الانسلاخية، والحيوانات ذات العرف المدور، وقسمت الأخيرة إلى حلزونية التفلج وحيوانات مفلطحة.

32-5 علم أحياء التكوين الجنيني التطوري وجذور شجرة حياة الحيوانات

ساعد علم الأحياء الجزيئي العلماء على فهم منشأ فروع الحيوان الرئيسة وسلالاته.

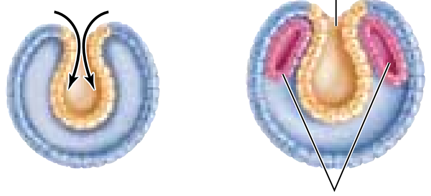
- يدعم علم التصنيف التطوري المعتمد على تحليل RNA الرايبوسومي فرضية أن الحيوانات البعدية الحقيقية هي وحيدة الأصل، وأنها نشأت من سوطيات مكونة للمستعمرات.
- يدعم التحليل الجزيئي التنوع السريع في أثناء العصر الكمبري، ربما بسبب تطور حصل في جينات *Hox*.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. واحدة من الصفات الآتية يتميز بها أفراد المملكة الحيوانية جميعها:
   - أ. التكاثر الجنسي. ب. تعدد الخلايا.
   - جـ. فقدان الجدار الخلوي. د. مختلفة التغذية.
2. الحيوانات متميزة في حقيقة أنها تمتلك ________ للحركة و ________ لنقل الإشارات بين الخلايا
   - أ. أدمغة، عضلات. ب. نسيجًا عضليًّا، نسيجًا عصبيًّا.
   - جـ. أطرافًا، حبلًا شوكيًّا. د. أسواطًا، أعصابًا.
3. تتكون الجاميتات في التكاثر الجنسي في الحيوانات عن طريق:
   - أ. الانقسام الاختزالي. ب. الانقسام المتساوي.
   - جـ. الاتحاد. د. الانشطار الثنائي.
4. تطور التماثل الجانبي الثنائي كان مادة أولية ضرورية لتطور:
   - أ. الأنسجة. ب. التقسيم.
   - جـ. تجويف الجسم. د. ظهور الرأس.
5. وجود تجويف مملوء بالسائل يتطور تمامًا ضمن الميزودرم هو ميزة للحيوانات:
   - أ. السيلومية. ب. كاذبة السيلوم.
   - جـ. عديمة السيلوم. د. كل ما ذكر.
6. الشكل التخطيطي أدناه هو مرحلة ثقب البلاستيولا في التكوين الجنيني. اعتمادًا على المعلومات في هذا الشكل، فإن الجملة الصحيحة هي:
   - أ. هو شكل تخطيطي لأولية الفم.
   - ب. تشكل عن طريق التفلج الشعاعي.
   - جـ. يبدي تطورًا محددًا.
   - د. كل ما ذكر.
7. واحدة من الجمل الآتية غير صحيحة فيما يتعلق بالتقسيم هي:



   - أ. التقسيم يسمح بتطور أجهزة مكررة.
   - ب. التقسيم متطلب لظهور جهاز دوري مفتوح.
   - جـ. التقسيم يحسن الانتقال.
   - د. التقسيم يشكل مثالًا للتطور الالتقائي.
8. واحدة من الصفات الآتية تستخدم للتفريق بين نظيرة الحيوانات والحيوانات البعدية الحقيقية:
   - أ. وجود سيلوم حقيقي. ب. التقسيم.
   - جـ. ظهور الرأس. د. الأنسجة.
9. واحدٌ مما يأتي يغير تنظيم المملكة الحيوانية فيما يتعلق بالتصنيف:
   - أ. علم التصنيف الجزيئي. ب. أصل الأنسجة.
   - جـ. أنماط التقسيم. د. تطور الصفات الشكلية.
10. الميزة الآتية لا تنطبق على نوع ما في الحيوانات الانسلاخية:
    - أ. تماثل ثنائي جانبي.
    - ب. ثانوية الفم.
    - جـ. ينسلخ جُليدها مرة واحدة على الأقل في دورة الحياة.
    - د. حيوانات بعدية.
11. آخر شعبة أضيفت حديثًا للمملكة الحيوانية هي:
    - أ. الحيوانات الزهرية. ب. الحلقيات.
    - جـ. الحيوانات صغيرة الفكوك. د. لوريسيفرا.
12. واحدة مما يأتي تحتوي على أعظم عدد من الأنواع المعروفة:
    - أ. الحبليات. ب. المفصليات.
    - جـ. المثقبات. د. الرخويات.
13. الفرضية التي تقترح أن الحيوانات البعدية تطورت من مخلوقات شبيهة بالهدبيات الحديثة هي فرضية:
    - أ. المنشأ متعدد الأصول.
    - ب. متعددة الأنوية.
    - جـ. السوطيات المشكلة للمستعمرات.
    - د. لا شيء مما ذكر.
14. الذي تطور بعد الانفجار الكمبري هو:
    - أ. ظهور الرأس. ب. السيلوم الحقيقي.
    - جـ. التقسيم. د. لا شيء مما ذكر.
15. الصفة التي قد تكون موجودة لدى المخلوق السيلومي هي:
    - أ. جهاز دوري.
    - ب. هيكل داخلي.
    - جـ. حجم أكبر من مخلوق كاذب السيلوم.
    - د. كل ما ذكر.

أسئلة تحدٍّ

1. يمثل تطور الديدان وسيلة رائعة لفهم تطور تجويف الجسم. باستخدام شعب الديدان الآتية فقط: (الديدان الخيطية، والحلقيات، والديدان المسطحة، ونيميرتا، ونصفيات الحبل)، ابن شجرة نشوء تعتمد فقط على شكل تجويف الجسم (ارجع إلى الشكل 32-2 والجدول 32-2 للمساعدة). ما العلاقة بين هذا والمادة الموجودة في الشكل 32-5؟ هل يمكن استخدام تجويف الجسم صفةً وحيدة لتصنيف الديدان؟
2. يجد معظم الطلبة صعوبة في تصديق أن شوكيات الجلد والحبليات هما شعبتان ذواتا قرابة حميمة. وما لم يكن الأمر معتمدًا على طريقة تكوين تجويف الجسم، فأين يمكن أن تضع شوكيات الجلد في المملكة الحيوانية؟ دافع عن إجابتك.
3. في غابة مطرية، وجد نوع جديد يعيش على اليابسة، وله تكوين جنيني محدد، وينسلخ في أثناء دورة حياته، ولديه زوائد مفصلية. إلى أي شعبة حيوانية تضمه؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 33

اللافقاريات اللاسيلومية

Noncoelomate Invertebrates

مقدّمة

نبدأ استكشافنا للتنوع الهائل في الحيوانات بالأفراد الأبسط في المملكة الحيوانية؛ الإسفنج، وهلام البحر، والديدان البسيطة. تفتقر هذه الحيوانات إلى تجويف الجسم (السيلوم)، ولهذا فهي تدعى لاسيلومية. تطور التنظيم الرئيس لجسم الحيوان أولًا في هذه الحيوانات، حيث خطة الجسم الأساسية التي اعتمد عليها تطور كل الحيوانات الأخرى. وعلى الرغم من أن علماء التصنيف اعتبروا تقليديًّا أن الحيوانات اللاسيلومية شديدة القرابة ببعضها، فإننا ندرك الآن أن الأمر ليس كذلك، كما ناقشنا في الفصل السابق. في (الفصل الـ 34) سنهتم بأمر الحيوانات اللافقارية التي لديها سيلوم، وبالحيوانات الفقرية في الفصل الـ 35. وسوف ترى أن الحيوانات جميعها، على الرغم من تنوعها الهائل، لديها الكثير من الصفات المشتركة.

موجز المفاهيم

33-1 ثورة في نشوء اللافقاريات

- *تتفق شجرة النشوء التقليدية والجديدة في المجموعات الرئيسة.*
- *تركز شجرة النشوء التقليدية على حالة السيلوم.*
- *تميز شجرة النشوء الجديدة لأوليات الفم بين حلزونية التفلج والحيوانات الانسلاخية.*

33-2 نظيرة الحيوانات: حيوانات تفتقر إلى أنسجة متخصصة

- *الإسفنجيات، شعبة المثقبات، لها تنظيم جسم فضفاض.*
- *جسم الإسفنج مكون من أنواع عدة من الخلايا.*
- *تدوّر الخلايا المطوقة الماء خلال جسم الإسفنج.*
- *يستطيع الإسفنج أن يتكاثر جنسيًّا ولا جنسيًّا.*

33-3 الحيوانات البعدية الحقيقية: حيوانات ذات أنسجة حقيقية

- *تبدي اللاسعات، قبيلة اللاسعات، هضمًا خارج الخلايا داخل الجسم.*
- *تصنّف اللاسعات في أربع طوائف.*
- *يستخدم هلام البحر المشطي، قبيلة حاملات الأمشاط، الأهداب للحركة.*

33-4 اللاسيلوميات ثنائية التماثل الجانبي

- *الديدان المسطحة، قبيلة الديدان المسطحة، لها جهاز هضمي غير كامل، أو معدوم تمامًا.*
- *تصنف الديدان المسطحة تقليديًّا في أربع طوائف رئيسة.*
- *الديدان المسطحة عديمة السيلوم تبدو متميزة عن بقية الديدان المسطحة: دراسة حالة.*
- *الديدان الشريطية، قبيلة الديدان الحورية، ليست شديدة القرابة مع اللاسيلوميات الأخرى.*
- *قبيلة حاملة العرف هي قبيلة جديدة نسبيًّا.*

33-5 كاذبة السيلوم

- *الديدان الأسطوانية، قبيلة الديدان الخيطية حيوانات انسلاخية تضم كثيرًا من الأنواع.*
- *العجليات، قبيلة العجليات، تتحرك عن طريق أهداب سريعة الإيقاع.*

1-33 ثورة في نشوء اللافقاريات

يختلف علماء الأحياء قليلًا حول تصنيف الحيوانات. فالدودة الحلقية مثلًا ستصنف في شعبة الديدان الحلقية من قبل أي عالم تصنيف متمرس. ومع ذلك، فإن جدلًا كبيرًا يدور عندما يتعلق الأمر بعلاقة شعبة حيوانية بأخرى. واعتمادًا على الخصائص التي تستخدم لمقارنة الشعب، فإن علماء الأحياء المختلفين يرسمون أشجار نسب مختلفة تمامًا.

تتفق شجرة النشوء التقليدية والجديدة في المجموعات الرئيسة

منذ سنوات عدة، اعتمد علماء الأحياء في إعادة بنائهم لشجرة حياة الحيوان على جوانب أساسية من هندسة الجسم، فهم يجمعون معًا تلك الشعب التي تتشاطر صفات أساسية من خطة الجسم. وللجزء الأكبر من القرن المنصرم، اتفق العلماء على الجوانب الأساسية لتلك الشجرة، إذ بنوا شجرة النشوء بشكل أساسي على مقارنة التشريح والتكوين الجنيني.

وكما تعلمت في الفصل الـ 32، فإن بناءً جديدًا لنشوء أنواع الحيوان، اقترح في العقد الأخير من قبل العلماء الذين يستخدمون المقارنة الجزيئية إضافة إلى المقارنة التشريحية، مركزين بشكل خاص على تعاقب RNA الرايبوسومي، وعلى سلسلة من الجينات المشفرة للبروتينات.

وكما فعلت شجرة النشوء التقليدية المعتمدة على الصفات الشكلية والتشريحية فقط، فإن أشجار النشوء الحديثة المعتمدة على المعلومات الجزيئية وضعت **الإسفنجات Porifera**، وهي واحدة من الحيوانات القلائل التي ليس لها أنسجة، في مجموعة شقيقة لكل الحيوانات الأخرى ذات الأنسجة، أو التي تسمى الحيوانات البعدية الحقيقية. ومن بين البعدية الحقيقية، وجدت كلتا المقاربتين أن اللاسعات (الهيدرا، وهلام البحر، والمرجان)، وحاملات الأمشاط (الهلام المشطي) تتفرعان مبكرًا قبل نشوء الحيوانات ذات التماثل الجانبي الثنائي. صنفت ثنائية التماثل الجانبي من الحيوانات البعدية إلى واحدة من مجموعتين من الحيوانات التي تختلف في تكوينها الجنيني، هما: أولية الفم وثانوية الفم. اختلفت شجرة النشوء الجزيئية الجديدة فيما بعد بشكل جذري عن الشجرة التقليدية في كيفية بناء فرع أولية الفم من شجرة عائلة الحيوان.

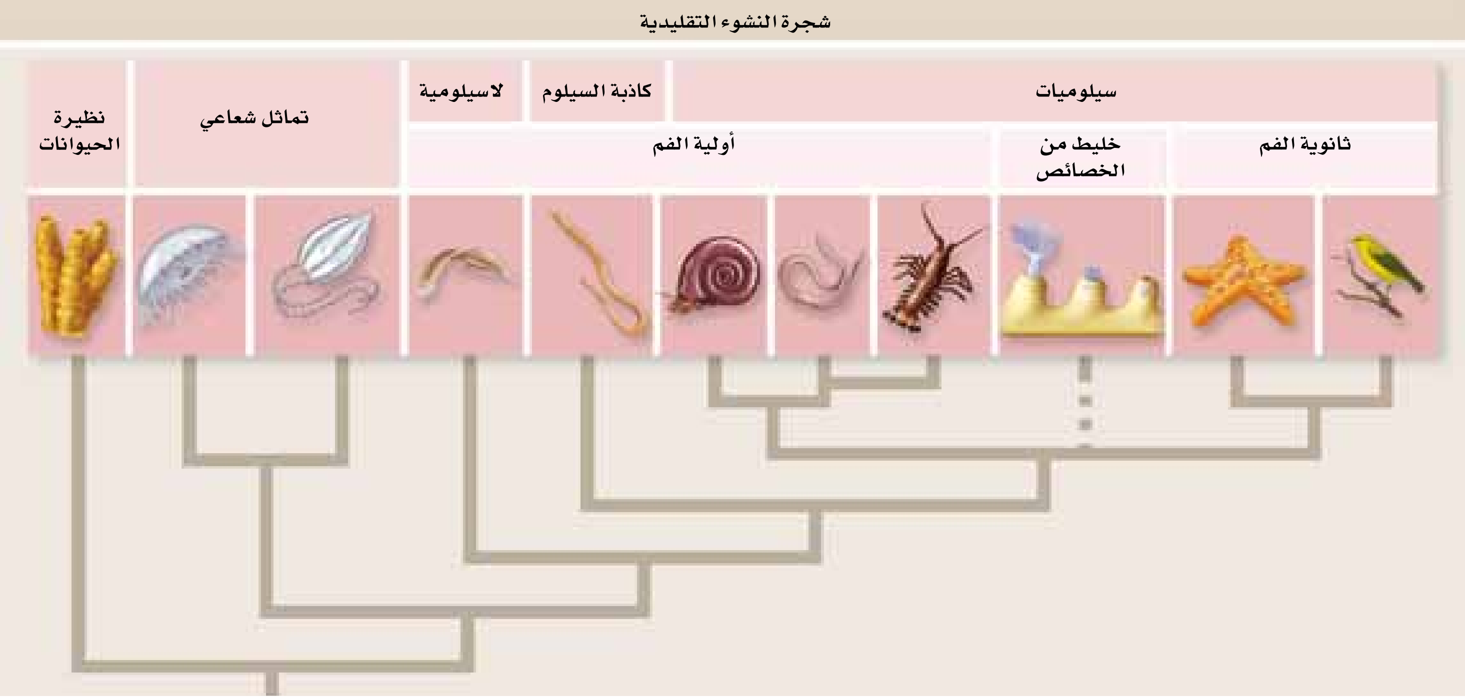
تركز شجرة النشوء التقليدية على حالة السيلوم

كما لاحظنا في الفصل الـ 32، تقسِّم شجرة عائلة الحيوان التقليدية الحيوانات ذات التماثل الجانبي الثنائي إلى ثلاثة أصناف كبيرة اعتمادًا على طبيعة تجويف الجسم، هي:

1. اللاسيلومية (مثل شعبة الديدان المفلطحة)، التي ليس لديها تجويف الجسم.
2. كاذبة السيلوم (مثل شعبة الديدان الخيطية)، لها سيلوم كاذب – تجويف جسم يفصل الميزودرم عن الإندودرم.
3. السيلوميات (مثل شعبة الحلقيات) لها تجويف جسم سيلومي موجود بكامله داخل الميزودرم (الشكل 33-1). السيلوميات يمكن أن تكون أولية الفم أو ثانوية الفم، أما عديمة السيلوم وكاذبة السيلوم فهما أولية الفم دائمًا.

تميز شجرة النشوء الجديدة لأوليات الفم بين حلزونية التفلج والحيوانات الانسلاخية

تقترح أشجار النشوء المعتمدة على التحليل المشترك للصفات الشكلية، ولتتابعات RNA الرايبوسومي، وجينات أخرى أصولًا مختلفة لشعب الحيوانات أولية الفم.



الشكل 33-1

شجرة النشوء التقليدية لأولية الفم. يقسِّم بعض علماء الأحياء الحيوانات ثنائية التماثل الجانبي بصورة تقليدية إلى ثلاث مجموعات تختلف بالنسبة إلى تجويف أجسامها، هي: لاسيلومية، وكاذبة السيلوم، وسيلوميات.

فقد أمكن تمييز فرعين أو سلالتين نشأتا بصورة مستقلة منذ الأزمنة القديمة، هما: حلزونية التفلج، والحيوانات الانسلاخية (الشكل 33-2).

حلزونية التفلج

الحيوانات الحلزونية Spiralians تنمو بالطريقة نفسها التي تنمو بها أنت، أي بإضافة كتلة إضافية إلى جسم موجود. معظمها تعيش في الماء، وتدفع نفسها خلاله باستخدام أهداب أو باستخدام انقباض عضلات الجسم. كثير من الحلزونيات تظهر تفلجًا حلزونيًّا (انظر الشكل 32-3).

تنقسم الحلزونيات إلى مجموعتين رئيستين، هما: الحيوانات ذات العُرف المدور، والحيوانات المسطحة؛ الحيوانات ذات العرف المدور تضم معظم قبائل أولية الفم السيلومية؛ تتحرك عن طريق الانقباضات العضلية، ولها نوع خاص من اليرقات حرة الحركة تدعى تروكوفور *Trochophore*. أما الحيوانات المسطحة فهي لاسيلومية غالبًا، وهي منبسطة، وتتحرك بفعل الأهداب. بعض الحيوانات المسطحة لها مجموعة من الفكوك المعقدة كتلك الموجودة في العجليات وذات الفم ذي الفكوك *Gnathostomulids* وشعبة الحيوانات ذات الفكوك الصغيرة التي اكتشفت حديثًا، وهي الأكثر بروزًا.

تضم الحلزونيات أربعة أنواع رئيسة من أوليات الفم: الثلاثة الأولى حيوانات ذات عُرف مدور، والرابعة هي حيوانات مسطحة.

قبائل حاملة العرف Lophophorate phyla التي تضم **الحيوانات الزهرية Bryozoa وذراعية القدم Brachiopoda**، كلها حيوانات سيلومية لها تاج يشبه حذوة الحصان من المجسات المهدبة التي تحيط بالفم، ويدعى **حامل العرف Lophophore**. تكون الحيوانات حاملة العرف **مستقرة Sessile** (مثبتة في مكان واحد). ولهذا، فإن حامل العرف يستخدم لترشيح المواد الغذائية واقتناصها.

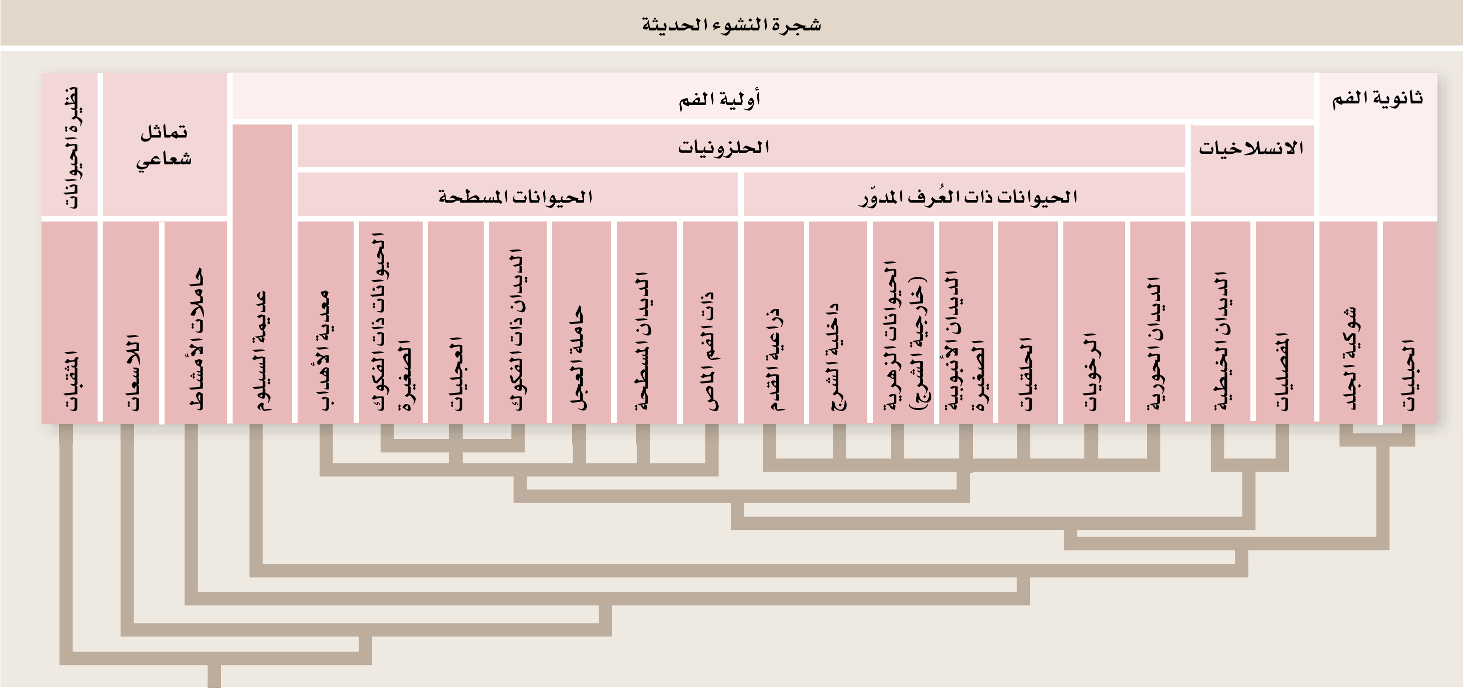
قبيلة الرخويات Phylum mollusca. الرخويات حيوانات حاملة عرف غير مقسمة، وتعدّ غالبًا سيلومية على الرغم من أن السيلوم بها اختزل إلى سيلوم دموي (جهاز دوري مفتوح) وبعض فراغات الجسم الأخرى الصغيرة. تُبدي الرخويات تشكيلة واسعة من أشكال الجسم؛ تضم هذه المجموعة الأخطبوط، والحلزون، والمحار، ومجموعة متباينة من أشكال الجسم الأخرى التي تشكل الطوائف الثمانية للرخويات (الرخويات موصوفة في الفصل المقبل مع مجموعة أخرى من الحيوانات السيلومية).

قبيلة الحلقيات Phylum annelida. الحلقيات ديدان سيلومية مقسمة. تشمل هذه المجموعة متعددة الأشواك البحرية، ودودة الأرض التي تعيش على اليابسة والعلق الطبي.

قبيلة الديدان المسطحة Phylum platyhelminthes. الديدان المسطحة حلزونيات لاسيلومية تنتمي إلى الحيوانات المسطحة. لها خطة جسم بسيطة لا تحتوي على تجويف جسم ولا أعضاء للدورة الدموية. تشمل هذه المجموعة بلاناريا بحرية، وأخرى تعيش في الماء العذب، إضافة إلى عدد كبير من الأشكال الطفيلية، مثل الديدان المفلطحة، والديدان الشريطية.

الحيونات الانسلاخية

الانسلاخيات Ecdysozoans حيوانات منسلخة الجُليد. فهي تزداد في الحجم عندما تسلخ هيكلها الخارجي، وهي قدرة يبدو أنها تطورت مرة واحدة فقط في المملكة الحيوانية. إن الحيوانات الانسلاخية ناجحة تقريبًا في كل البيئات، وكلها تتنقل بوسائل غير نشاط الأهداب. وعلى الرغم من أن نمط التكوين الجنيني لبعض الحيوانات الانسلاخية معروف تمامًا، كما في حيوان ذبابة الفاكهة النموذجي *Drosophila melanogaster* (شعبة المفصليات) وفي *Caenorhabditis elegans* (شعبة الديدان الخيطية)، فإن نمط التفلج الجنيني ليس حلزونيًّا، كما هو موصوف في الفصل الـ 32.



الشكل 33-2

شجرة نشوء أولية الفم الحديثة. تقترح شجرة النشوء الحديثة المعتمدة على دليل تشريحي وجنيني وجزيئي أن أولية الفم المقسمة (الحلقيات والمفصليات) ليست شديدة القرابة، وأن المفصليات يمكن تصنيفها بصورة أفضل مع حيوانات أخرى تنمو بالانسلاخ (الحيوانات الانسلاخية).

من الشعب المتعددة لأولية الفم التي ضمت إلى الانسلاخيات كانت اثنتان منها ناجحتين:

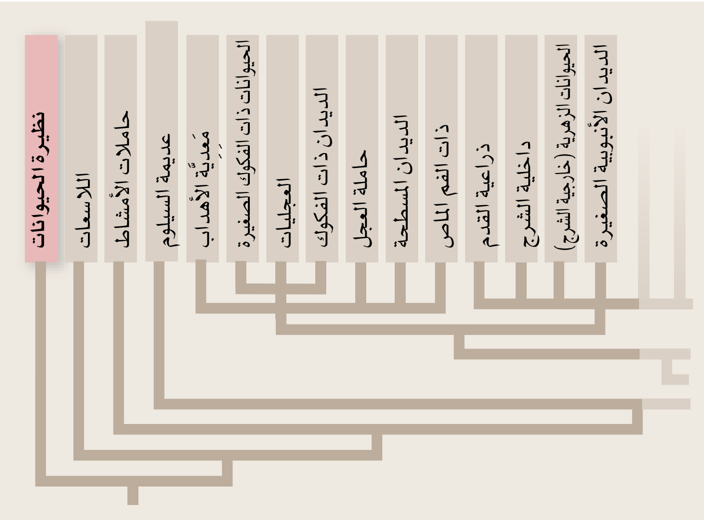
شعبة الديدان الخيطية Phylum nematoda. الديدان الأسطوانية ديدان كاذبة السيلوم، وتفتقر إلى تراكيب خاصة دورية أو تراكيب لتبادل الغازات، وجدار جسمها لديه عضلات طولية فقط. تنمو هذه الحيوانات بالتخلص من جُليدها الصلب في أثناء نموّها إلى حجم الحيوان البالغ. تقطن الديدان الخيطية البيئات البحرية، والماء العذب، واليابسة. أنواع عدة منها تكون طفيلية في النباتات أو الحيوان. إنها واحدة من الأغزر وفرة وموزعة بشكل أوسع من الشعب الحيوانية كلها.

شعبة المفصليات Phylum arthropoda المفصليات حيوانات سيلومية ذات زوائد متمفصلة وهيكل خارجي مقسّم مكون من الكايتين. إنها الأنجح من بين شعب المملكة الحيوانية، وهي تضم الحشرات، والعناكب، والقشريات، وذات المئة قدم، وغيرها كثير. استعمرت المفصليات البيئات كلها تقريبًا؛ إذ توجد في قعر المحيط، وفي الهواء، والبيئات اليابسة جميعها.

وعندما تكتمل المعلومات التشريحية والجنينية، إضافة إلى مقارنات المحتوى الجيني، فإن صورة الأفرع التطورية لأوليات الفم ستصبح أكثر وضوحًا دون شك. في هذا الكتاب، سوف نتبنى بناءً حديثًا يعتمد على المعلومات الجزيئية، والتشريحية، والجنينية، مع الأخذ في الحسبان (وكما هو حال كل شجرة نشوء) أن ما لدينا هو فرضية حول العلاقات النشوئية، التي من ثم يمكن أن تتغير كلما اكتسبنا معرفة جديدة (انظر الشكل 32-5).

صنفت أولية الفم تقليديًا طبقًا لطبيعة تجويف جسمها، وإلى وجود التقسيم، ولكن الدليل الجزيئي والتشريحي الحديث يقترح أن هذه الصفات ربما تطورت بشكل التقائي في مجموعات عدة، وأنه بدلًا من ذلك، فإن أولية الفم يجب أن تصنف بناء على ما إذا كانت منسلخة أم لا.

2-33 نظيرة الحيوانات: حيوانات تفتقر إلى أنسجة متخصصة



الإسفنجيات هي نظائر الحيوانات. إنها حيوانات تفتقر إلى أنسجة وأعضاء وتماثل محدد. ولكنها ككل الحيوانات، لديها تعدد خلايا حقيقي ومعقد. يحتوي جسم الإسفنج أنواعًا عدة مختلفة ومتميزة من الخلايا، لكن نشاط هذه الخلايا بين بعضها غير منسق بصورة محكمة.

الإسفنجات، شعبة المثقبات، لديها تنظيم جسم فضفاض

هناك قرابة 5000 نوع من الإسفنج البحري، ونحو 150 نوعًا تعيش في المياه العذبة، وفي البحر. يوجد الإسفنج في الأعماق جميعها. وعلى الرغم من أن بعض الإسفنج صغير (لا يتعدى عرضه أكثر من بضعة مليمترات)، فإن آخر كالإسفنج ذي الرأس الضخم، قد يصل قطره إلى مترين أو أكثر.

القليل من الإسفنج الصغير متماثل شعاعيًا، ولكن معظم أعضاء هذه الشعبة تفتقر تمامًا إلى التماثل. يشكل كثير من الإسفنج مستعمرات. بعض الإسفنج له شكل منخفض وقشري، إذ يستطيع النمو وتغطية أنواع السطوح جميعها، بعض آخر من الإسفنج قد يكون قائمًا ومفصصًا مشكلًا أحيانًا أنماطًا معقدة (الشكل 33-3أ).

وعلى الرغم من أن يرقات الإسفنج حرة السباحة، فإن الأشكال البالغة تكون راسية على الصخور، والأجسام الأخرى المغمورة بالماء.

الإسفنج مثله مثل الحيوانات جميعها، مكون من أنواع متعددة من الخلايا (الشكل 33-3ب). للوهلة الأولى، يبدو الإسفنج أكثر من مجرد كتلة من الخلايا المغموسة في مادة بنية جيلاتينية، ولكن هذه الخلايا متخصصة للقيام بوظائف مختلفة وتميز بعضها بدرجة عالية من الدقة. في بعض الحالات، تستطيع الخلايا أن تنسق أعمالها لكي تقبض بسرعة فويهاتها (الفتحات التي يخرج منها الماء)، وتنسق تكاثرها، أو تبني شبكات معقدة بالغة التنظيم من الأشواك وألياف إسفنجين. تتميز خلايا الإسفنج من بين الخلايا الحيوانية؛ لأنها تستطيع أن تتمايز بسهولة إلى الأنواع الأخرى من الخلايا، أو أن تتمايز عائدة إلى حالتها الأصلية.

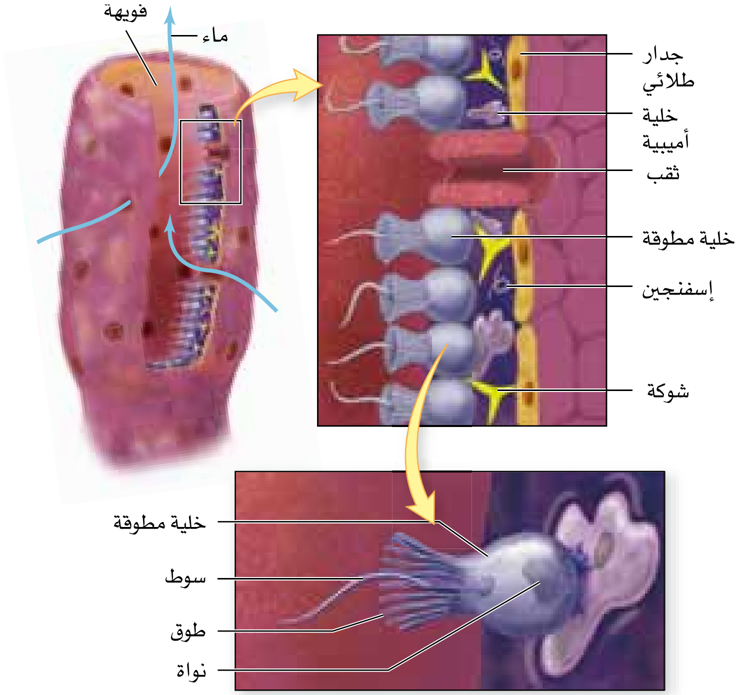
جسم الإسفنج مكون من أنواع عدة من الخلايا

يمكن فهم التركيب الأساسي للإسفنج بأفضل صورة بالتمعن في شكل فرد صغير من الإسفنج. يعلق الإسفنج الصغير- البسيط تشريحيًا- نفسه أولًا بالأرضية التي يستقر عليها، ثم ينمو إلى شكل يشبه المزهرية. جدار «المزهرية» له ثلاث طبقات وظيفية: الأولى التي تواجه التجويف الداخلي، وهي خلايا متخصصة ذات أسواط تدعى **الخلايا المطوقة Choanocytes**. تبطن هذه الخلايا إما كامل تجويف الجسم الداخلي، أو حجرات خاصة في حالة الإسفنج الأضخم والأكثر تعقيدًا.

والطبقة الثانية الطلائية التي تحيط بأجسام الإسفنج من الخارج مكونة من خلايا منبسطة شبيهة إلى حد ما بالخلايا التي تشكل الطبقة الطلائية أو الطبقات الخارجية للحيوانات في شعب أخرى. بعض أجزاء هذه الطبقة ينقبض عند لمسه، أو عند تعرضه لمنبهات كيميائية ملائمة، وهذا الانقباض قد يسبب إغلاق بعض الفتحات في الجسم.

أما الطبقة الثالثة فهي بين الطبقتين السابقتين، إذ يتكون الإسفنج بشكل أساسي من مادة بينية جيلاتينية وغنية بالبروتين تدعى **الظهارة المتوسطة Mesohyl**، التي توجد ضمنها أنواع مختلفة من الخلايا الأميبية. إضافة إلى ذلك، فإن أنواعًا عدة من الإسفنج لها أشواك دقيقة مكونة من كربونات الكالسيوم

أ.



ب.

الشكل 33–3

قبيلة المثقبات: الإسفنج. أ. *Aplysina longissima* يوجد هذا الإسفنج الطويل الجميل ذو اللون البرتقالي/الأرجواني عميقًا على الشعاب المرجانية. ب. يتركب الإسفنج من أنواع عدة متميزة من الخلايا التي تُنسِّق أنشطتها معًا. جسم الإسفنج ليس متناظرًا، وليس له أنسجة منظمة.

أو السيليكا تدعى **الأشواك Spicules**، ولها ألياف من مادة بروتينية قاسية تدعى **إسفنجين Spongin**، أو كلتيهما معًا ضمن المادة البينية. تقوي الأشواك والألياف جسم الإسفنج. إن هيكل إسفنجين للإسفنج الحقيقي يشكل إسفنج الحمام الأصلي الذي كان يستعمل، أما الإسفنج الذي يباع الآن لأغراض التنظيف فهو مكون من السليلوز أو البلاستيك.

يتغذى الإسفنج بطريقة فريدة. يؤدي ضرب أسواط الخلايا المطوقة التي تبطن داخل الإسفنج إلى سحب الماء للداخل من خلال ثقوب صغيرة عدة، ويشير اسم الشعبة، المثقبات إلى هذا النظام من الثقوب. يتم ترشيح العوالق والمخلوقات الصغيرة من الماء الذي يتدفق الآن من خلال ممرات، ثم يُجبر في النهاية على الخروج من خلال **الفويهة Osculum** وهي فتحة متخصصة أكبر حجمًا.

وحيث يلتصق الإسفنج البالغ بقوة إلى القعر، فإنه يستخدم أدلة كيميائية تساعده على الاستقرار، وعلى تجنب اكتشافه من قبل المخلوقات القعرية الأخرى. يتم استقصاء الإسفنج غالبًا من قبل شركات صناعة الأدوية التي تهتم بكثير من النواتج الأيضية التي تنتجها هذه الحيوانات البدائية.

تدوّر الخلايا المطوقة الماء من خلال جسم الإسفنج

تماثل كل خلية مطوقة إلى حد كبير مخلوقًا طلائعيًا ذا سوط واحد (انظر الشكل 33-3ب)، وهي محاكاة تعكس الاشتقاق التطوري. فضرب أسواط كثير من الخلايا المطوقة التي تبطن داخل الجسم يشكل قوة كبيرة تسحب الماء إلى الداخل من خلال الثقوب، ومن خلال جسم الإسفنج، وبهذا تجلب الغذاء والأكسجين، وتتخلص من الفضلات. يضرب كل سوط لخلية مطوقة بشكل مستقل، والضغط الذي تنتجه الأسواط مجتمعة في التجويف يجبر الماء على الخروج من الفويهة. الجدار الداخلي لداخل الجسم، في بعض أنواع الإسفنج، شديد الالتواء ما يزيد المساحة السطحية، ومن ثم يزيد عدد الأسواط التي تسهم في دفع الماء. في مثل هذا الإسفنج يستطيع كل 1 سم مكعب منه أن يدفع أكثر من 20 لترًا من الماء في اليوم.

يستطيع الإسفنج أن يتكاثر جنسيًا ولا جنسيًا

يستطيع بعض الإسفنج أن يعيد تشكيل نفسه إذا ما مُرر خلال شبكة دقيقة من الحرير، ولهذا فإنه، وكما نستطيع التكهن، يتكاثر بشكل متكرر بتكسيره ببساطة إلى قطع. فإذا ما قُطِّع، فإن القطع الناتجة تكون عادة قادرة على إعادة تشكيل أفراد جديدة كاملة.

يُبدي الإسفنج كذلك تكاثرًا جنسيًا، حيث تستطيع الأفراد الناضجة أن تنتج بيوضًا وحيوانات منوية. والأطوار اليرقية قد تبدأ مراحل تطورها الجنيني الأولي ضمن آبائها. وتكون عادة مهدبة خارجيًا، وتستقر على أرضية مناسبة، ثم تبدأ في التحول إلى الشكل البالغ.

يُمثل الإسفنج الحيوانات الأكثر بدائية، إذ يمتلك تعدد خلايا، ولكن ليس لديه تطور لمستوى النسيج ولا تماثل الجسم. يوحي التنظيم الخلوي بوجود روابط تطورية بين الطلائعيات وحيدة الخلية والحيوانات متعددة الخلايا. يمتلك الإسفنج خلايا مطوقة هي خلايا سوطية خاصة، تؤدي حركة أسواطها إلى دفع الماء خلال تجاويف الجسم.

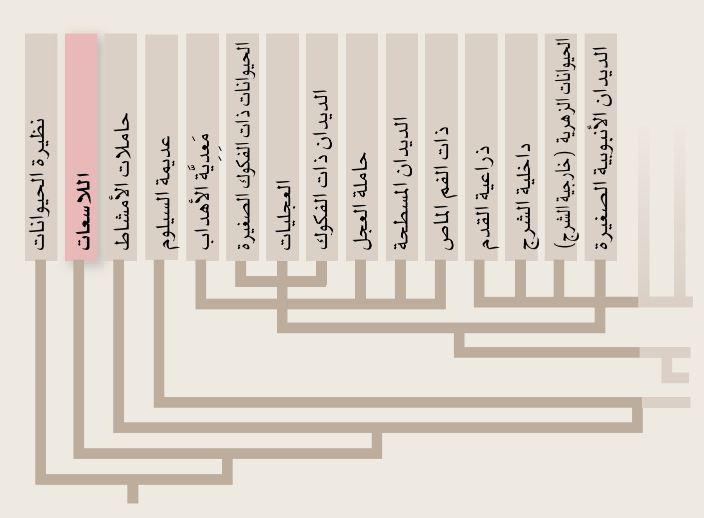
3-33 الحيوانات البعدية الحقيقية: حيوانات ذات أنسجة حقيقية

تضم مجموعة الحيوانات البعدية الحقيقية الحيوانات التي طوّرت التحول الأساسي الأول في خطط جسم الحيوان، ألا وهو: الأنسجة المتميزة. تتشكل طبقتان متميزتان من الخلايا في أجنة هذه الحيوانات: طبقة إكتودرم خارجية، وإندودرم داخلية. تعطي هذه الأنسجة الجنينية خطة الجسم الأساسية، حيث تتمايز إلى الأنسجة المتعددة لجسم الحيوان البالغ.

تتطور أغطية الجسم الخارجية (تدعى البشرة)، والجهاز العصبي بشكل نموذجي من الإكتودرم، وتتطور طبقة الأنسجة الهضمية (تدعى **الأدمة المعدية Gastrodermis**) من الإندودرم. وتقع طبقة من مادة جيلاتينية، تدعى **الطبقى الوسطى Mesoglea**، بين البشرة والأدمة المعدية في اللاسعات وحاملات الأمشاط. في الحيوانات الجانبية التماثل الثنائية تتشكل طبقة ثالثة تدعى الميزودرم، بين الإندودرم والإكتودرم، وتشكل العضلات في معظم الحيوانات البعدية الحقيقية.

طورت الحيوانات البعدية الحقيقية كذلك تماثلًا حقيقيًّا للجسم، ففي البداية كانت الحيوانات البعدية التي تعيش مستقرة على قعر المحيط، أو تعيش حرة في الماء مخلوقات ذات تماثل شعاعي. تعيش في الوقت الحاضر مجموعتان متماثلتان شعاعيًّا، هما: قبيلة اللاسعات أو اللواسع، التي تضم أنواع الهيدرا، وهلام البحر، وشقائق البحر، والمرجان، وقبيلة حاملات الأمشاط التي تضم هلام البحر المشطي. أما بقية الحيوانات البعدية فكلها تقع ضمن ثنائية التماثل الجانبي، وتظهر تماثلًا ثنائيًّا جانبيًّا أساسيًّا.

تبدي اللاسعات، قبيلة اللاسعات، هضمًا خارج الخلايا داخل الجسم



اللاسعات كلها بحرية تقريبًا، على الرغم من أن القليل منها يعيش في الماء العذب. هذه الحيوانات المدهشة والبسيطة التركيب هي جيلاتينية في تركيبها بشكل أساسي. فهي تختلف بشكل واضح عن الإسفنج، وأجسامها مكونة من أنسجة متميزة على الرغم من أنها لم تطور أعضاء حقيقية. هذه الحيوانات آكلة للحوم، وتقبض على فرائسها التي تضم الأسماك، والقشريات، وأنواعًا أخرى مختلفة من الحيوانات عن طريق مجساتها التي تحيط بأفواهها.

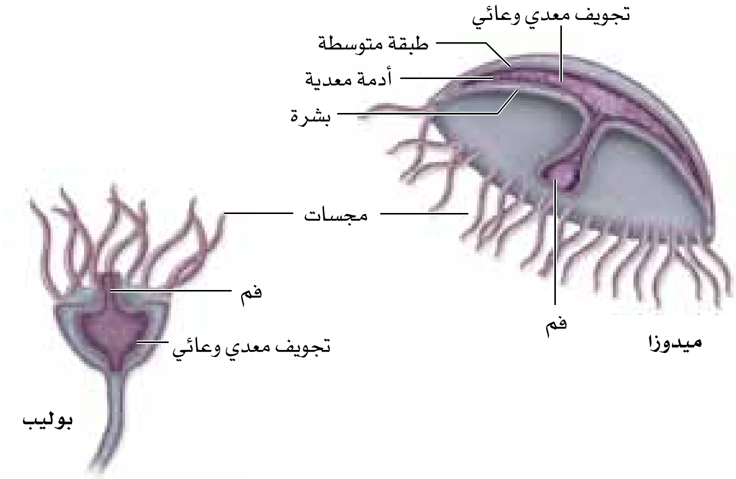
خطط الجسم الأساسية

اللاسعات قد يكون لها شكلان أساسيان للجسم: البوليب (أو السليلة) والميدوزا (الشكل 33-4)، يكون البوليب *Polyp* أسطوانيًّا، ويوجد عادة ملتصقًا بأرضية ثابتة، وقد يكون مفردًا أو على صورة مستعمرات. تتجه فتحة الجسم التي تعمل بوصفها فمًا وشرجًا في البوليب، في الاتجاه المعاكس للأرضية التي يستقر عليها الحيوان وينمو، ولهذا فهي غالبًا ما تتجه نحو الأعلى. كثير من البوليب يبني هيكلًا داخليًّا أو خارجيًّا أو كليهما من مواد كلسية أو كايتينية (من كربونات الكالسيوم)، والقليل من البوليب يكون حر المعيشة. في المقابل، معظم **الميدوزا medusae** تكون حرة المعيشة وكثير منها يشبه شكلها المظلة مع وجود لوامس أو مجسات تحيط بالفم. الميدوزا، وخاصة تلك التي تنتمي لطائفة الفنجانيات تعرف عادة باسم هلام البحر، ذلك لأن طبقتها المتوسطة سميكة، وتشبه الهلام.

دورة حياة اللاسعات

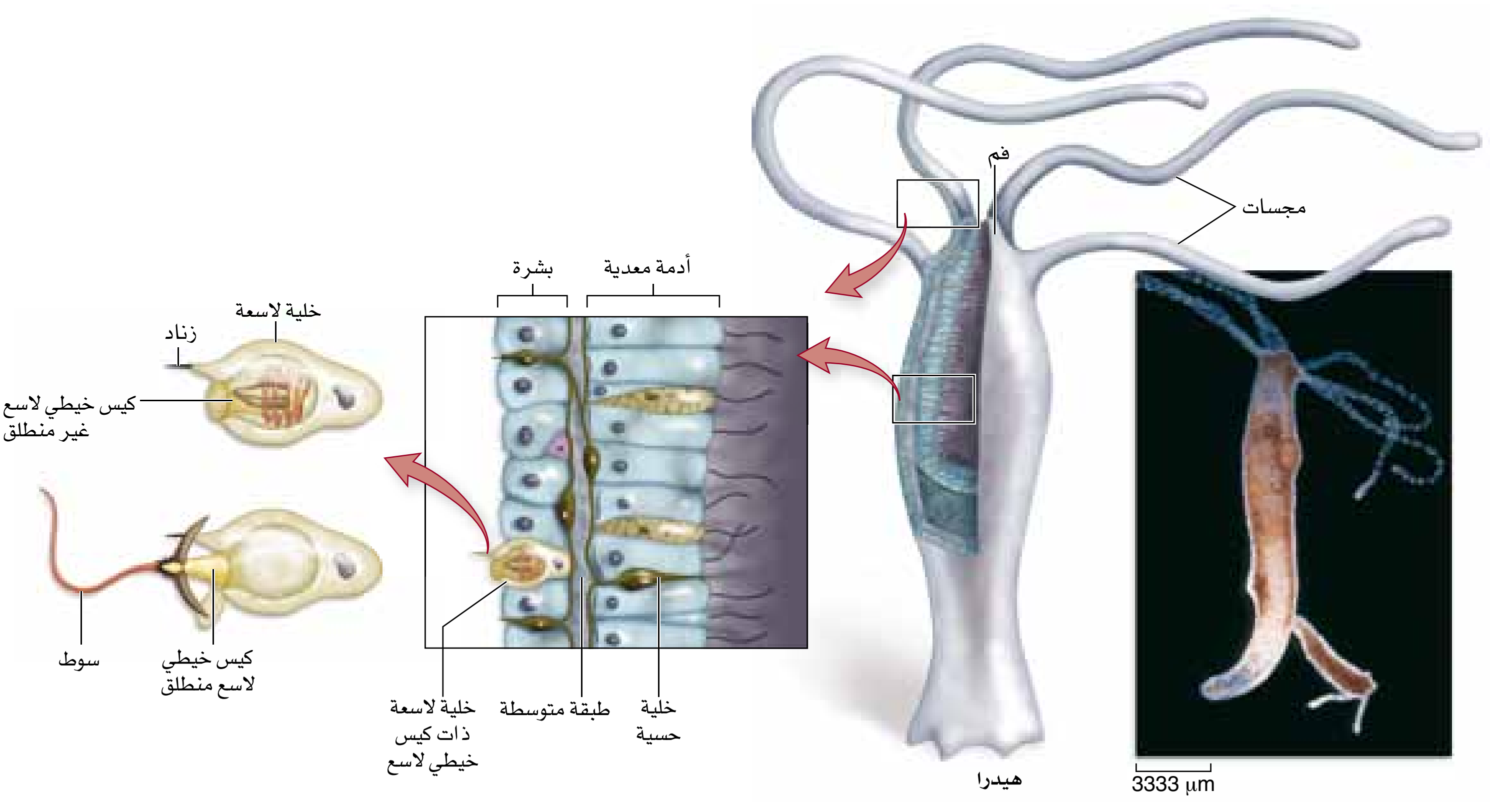
يوجد كثير من اللاسعات بصورة بوليب فقط، في حين يوجد بعضها الآخر على هيئة ميدوزا، وهناك أنواع أخرى تتبادل بين هذين الطورين خلال دورة حياتها، وكلا الطورين يتكون من أفراد ثنائية العدد الكروموسومي. قد يتكاثر البوليب جنسيًّا ولاجنسيًّا، والتكاثر اللاجنسي قد ينتج بوليبًا أو ميدوزا جديدين، أما الميدوزا فتتكاثر لاجنسيًّا.

في معظم اللاسعات، تعطي البيوض المخصبة يرقة مهدبة حرة السباحة تدعى **الرحالة Planula**. توجد الرحالة بين العوالق في بعض الأحيان، وقد تتبعثر بشكل واسع في التيارات المائية.



الشكل 33-4

هناك شكلان لجسم اللاسعات الميدوزا والبوليب.



الشكل 33–5

قبيلة اللاسعات. خلايا اللاسعات مثل الهيدرا منظّمة في أنسجة متخصصة. تجويف القناة الهضمية الداخلي متخصص للهضم خارج الخلايا -أي يبدأ الهضم ضمن تجويف القناة بدلًا من داخل الخلايا المفردة- تحتوي البشرة خلايا لاسعة للدفاع وللإمساك بالفريسة.

تركيب جسم اللاسعات

مقارنة بالإسفنجيات، أحد الإبداعات التطورية في اللاسعات هو هضم الغذاء خارج الخلايا، ولكن داخل الجسم (الشكل 3-5). فالهضم يتم داخل تجويف المعي بدلًا من أن يتم فقط داخل الخلايا المفردة. فالأنزيمات الهاضمة المتحررة من الخلايا المبطنة لجدار التجويف تحطم الغذاء جزئيًا. تقوم الخلايا المبطنة للمعي لاحقًا بالإحاطة بدقائق الغذاء عن طريق الابتلاع، ثم تستكمل هضمه.

إن تجزئة الطعام خارج الخلايا التي تسبق الابتلاع، ثم الهضم بداخل الخلايا، يسمح للاسعات بهضم حيوانات أكبر من خلية مفردة، وهو تحسن طرأ على الهضم داخل الخلايا المحض الذي يحدث في الإسفنج. ليس للاسعات أوعية دموية، أو جهاز تنفسي، أو أعضاء إخراج.

الخلايا اللاسعة والكيس الخيطي اللاسع

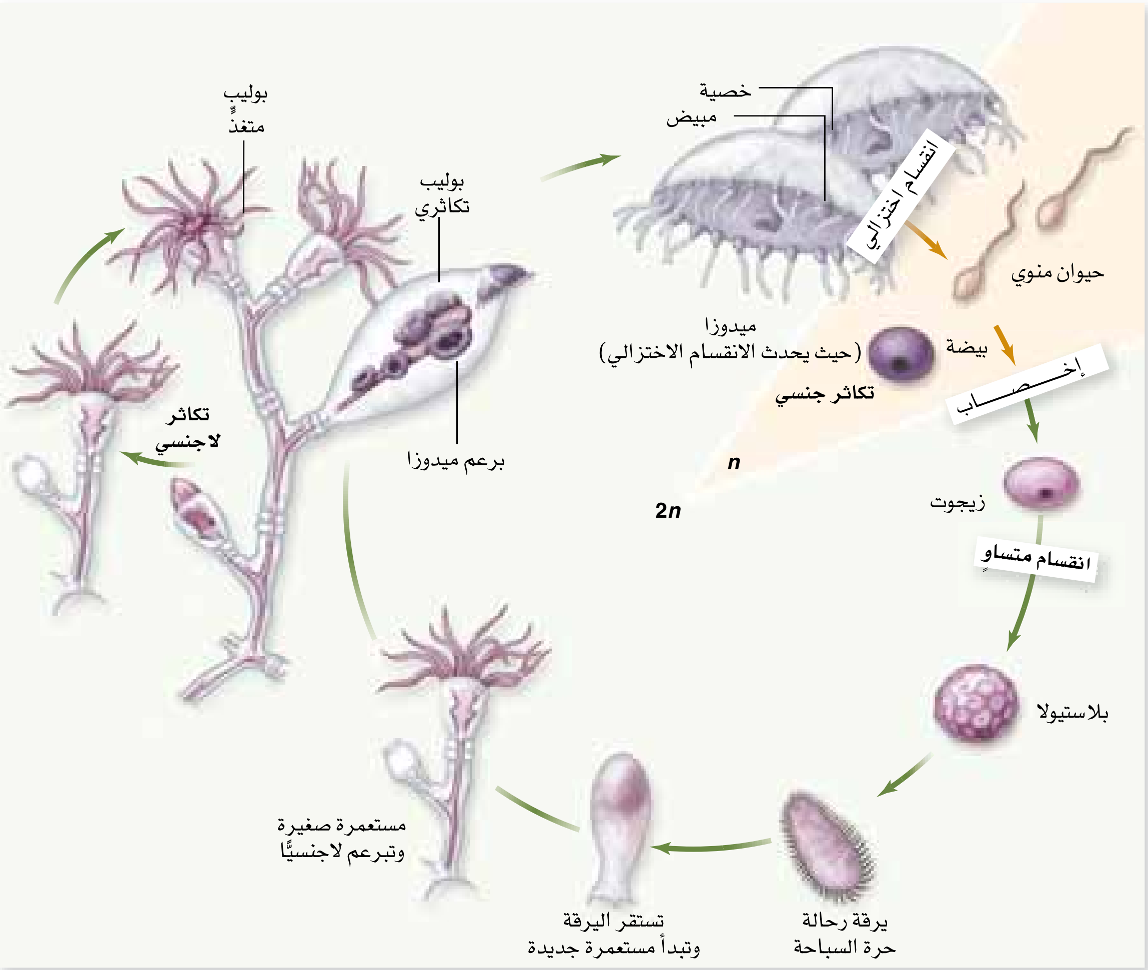
تحمل اللاسعات على مجساتها، وأحيانًا على سطح جسمها، خلايا متخصصة تدعى **الخلايا اللاسعة Cnidocytes**. ويعود اسم القبيلة، اللاسعات إلى هذه الخلايا التي هي متميزة جدًا، إذ لا توجد في أي مجموعة أخرى من المخلوقات. هناك نوع خاص من الخلايا اللاسعة يدعى الكيس الخيطي اللاسع Nematocyst يحتوي «حربونًا» صغيرًا، ولكنه قوي. كل كيس خيطي لاسع يتسم بوجود أنيبيب يشبه الخيط، يكون ملتفًا، وقد يكون ذا أشواك. قد يلتف أنيبيب الكيس اللاسع على الفريسة، أو قد يخترق جسمها، وقد ينقل إليها سمًّا، حيث تسحب بعدها اللاسعات فريستها باستخدام المجسات نحو الفم.

يستخدم الكيس اللاسع ضغط الماء لدفع الحربون. فقبل الإطلاق تبني خلية الكيس اللاسع ضغطًا أسموزيًّا مرتفعًا باستخدام النقل النشط لبناء تركيز عالٍ من الأيونات داخلها، مع الحفاظ على جدار خلية الكيس اللاسع غير منفذ للماء.

عند تحفيز خلية الكيس اللاسع للإطلاق، تفتح الخلية، وينقلب الأنيبيب (ينقلب داخله خارجًا). ويعد انطلاق الكيس الخيطي اللاسع واحدًا من أسرع العمليات الخلوية في الطبيعة. فانقلاب الأنيبيب يكون بصورة انفجارية لدرجة أن أشواك بعض الأنواع قد تخترق حتى أقسى الأصداف في السلطعون. قد يحقن الأنيبيب في بعض الأنواع سمًّا بروتينيًّا يحدث إحساسًا باللسع ما دعا لتسمية بعض اللاسعات بالأشواك اللاسعة؛ نظرًا لأن تأثيرها شبيه لذلك الذي للنباتات التي تحمل الاسم نفسه. وقد تكون النتيجة مميتة للإنسان في بعض الحالات.

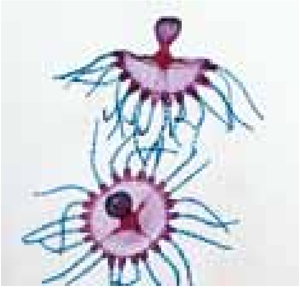
تصنف اللاسعات في أربع طوائف

هناك أربع طوائف من اللاسعات، هي: الهدريات (كأنواع الهيدرا)، والفنجانيات (كهلام البحر)، والمكعبات (كدبور البحر، وهلام البحر الصندوقي)، والزهريات (كشقائق البحر والمرجان).



الشكل 33-6

دورة حياة نوع من الجنس أوبيليا *Obelia*، من الهدريات البحرية المكونة للمستعمرات. يتكاثر البوليب لاجنسيًّا بالتبرعم مشكلًا مستعمرات. ويمكن أن يعطي ميدوزا تتكاثر جنسيًّا عن طرق الجاميتات. تتحد الجاميتات لإنتاج زيجوت يتطور إلى يرقة رحالة تستقر بدورها لتنتج بوليبًا جديدًا.



طائفة الهدريات

لمعظم أنواع الهدريات، التي تقارب 2700 نوع (طائفة **الحيوانات الهدرية Hydrozoa**، مرحلتا بوليب وميدوزا في دورة حياتها (الشكل 33-6). معظم هذه الحيوانات بحرية، وتكون مستعمرات مثل أفراد الجنس *Obelia* ورَجُل الحرب البرتغالي غير العادي. بعض الهدريات البحرية مضيئة حيويًّا. يعد الجنس *Hydra* أحد الهدريات المعروفة جيدًا، وهو متوافر بغزارة في المياه العذبة. تُعدّ الهيدرا استثنائية لعدم وجود مرحلة ميدوزا لها، إذ توجد كبوليب وحيد. يستقر كل بوليب على قرص قاعدي تستخدمه الهيدرا للانزلاق والانتقال مستفيدة من بعض الإفرازات المخاطية. يمكنه كذلك الحركة بالشقلبة -الانحناء، ثم تثبيت نفسه إلى الوسط باستخدام مجساته، ثم الانثناء إلى الأعلى نحو موقع جديد. وإذا فصل البوليب نفسه من الوسط، فإنه يستطيع الطفو إلى السطح.

طائفة الفنجانيات: هلام البحر

حيوانات هلام البحر التي تقارب 200 نوع (طائفة **الحيوانات الفنجانية Scyphozoa**) مخلوقات بحرية شفافة، وبعضها ذات لون برتقالي، أو أزرق، أو وردي جذاب (الشكل 33-7). مرحلة الميدوزا في هذه الأنواع جميعها هي السائدة – وهي أكبر بكثير وأكثر تعقيدًا من مرحلة البوليب. الميدوزا هنا ذات شكل يشبه الجرس، وله مجسات متدلية حول حوافه. أما مرحلة البوليب فهي صغيرة، وغير واضحة، وبسيطة في تركيبها.

الطبقة الخارجية، أو الطلائية، لهلام البحر تحوي عددًا من الخلايا المتخصصة، وكل منها قادر على الانقباض بصورة منفردة، لكنها معًا تشكل حلقة عضلية حول حافة الجرس تنبض بإيقاع، فتدفع الحيوان خلال الماء. لهلام البحر ذكور وإناث منفصلة. تتشكل عقب الإخصاب اليرقة الرّحالة التي تثبت نفسها، وتتطور إلى بوليب. يستطيع هذا البوليب التكاثر لاجنسيًّا إضافة إلى التبرعم لإعطاء الميدوزا. في بعض هلام البحر الذي يعيش في المحيطات المفتوحة، تغيب مرحلة البوليب، وتتطور اليرقة الرحالة مباشرة إلى ميدوزا.

الشكل 33-7

طائفة الفنجانيات *Aurelia aurita*، هلام البحر

الشكل 33–8

طائفة المكعبات.

هلام *Chironex fleckeri* بحر صندوقي.

طائفة المكعبات: هلام البحر الصندوقي

كما يشير اسمها، فإن اللاسعات في طائفة **الحيوانات المكعبة Cubozoa** ذات ميدوزا صندوقية الشكل، أما مرحلة البوليب فهي غير واضحة، وفي كثير من الحالات غير معروفة. معظمها طوله بضعة سنتمترات فقط، على الرغم من أن بعضها قد يصل إلى 25 سنتمترًا طولًا. يوجد مجس أو مجموعة مجسات عند كل زاوية من زوايا الصندوق (الشكل 33-8). هلام البحر الصندوقي سابح قوي ومفترس شرس للأسماك في المياه الاستوائية وشبه الاستوائية. لسعات بعض أنواعه قد تكون قاتلة للإنسان.

طائفة الزهريات: شقائق البحر والمرجان

أكبر طائفة من اللاسعات هي **الحيوانات الزهرية Anthozoa**. الحيوانات البحرية من هذه المجموعة التي يصل عدد أنواعها إلى قرابة 6200 نوع. هي وحيدة، أو تشكل مستعمرات. إنها تضم المرجان الذي يشبه الصخور، وشقائق البحر ذات الجسم اللين، ومجموعات أخرى عرفت بأسماء رنانة، مثل قلم البحر، وبنفسج البحر، ومروحة البحر، وأسواط البحر (الشكل 33-9). هذه الأسماء جميعها تعكس جسمًا يشبه النبات، وعلى قمة كل بوليب خصلة أو تاج من مجسات مجوفة. وكبقية اللاسعات، تستخدم الزهريات هذه المجسات في التغذية.

تتطور البيوض المخصبة لمعظم الزهريات إلى يرقة رحّالة تستقر على صورة بوليب، ولا تتكون ميدوزا. تجويف الجسم الداخلي لبوليب الزهريات مقسم إلى حجرات عن طريق طبقات من الأنسجة، وليس كذلك الذي لبوليب بقية اللاسعات. وعندما تُلمس، فإن بوليب كثير من الزهريات يسحب مجساته المجوفة إلى داخل جسمه.

تعيش شقائق البحر، وهي مجموعة كبيرة من الزهريات العضلية جدًا وذات الأجسام اللينة المعقدة، في المياه على كل الأعماق في العالم. يتراوح قطرها بين مليمترات عدة إلى أكثر من متر، وكثير منها طويلة. ومعظم المرجان من الزهريات. "المرجان الحقيقي" يفرز هيكلًا خارجيًّا من كربونات الكالسيوم ما يعطيه قوامه الصخري. "المرجان الناعم" قد يكون له إبر صغيرة من كربونات الكالسيوم تنغرز في أنسجته، وله هيكل خارجي قرني تنمو حوله أفراد المستعمرة، ويزودها بالدعامة، في حين يسمح بالمرونة في الوقت نفسه (أحد أمثلة هذه المستعمرة هو مروحة البحر). بعض المرجان الصلب بَنَّاء مهم للشعاب المرجانية، التي هي تلال ورواب من الحجر الكلسي في المياه الضحلة للبحار الدافئة. معظم المياه التي تتكون منها الشعاب المرجانية فقيرة غذائيًّا، ولكن المرجان قادر على العيش جيدًا فيها؛ لأنه يحتوي ضمن خلاياه سوطيات دوارة

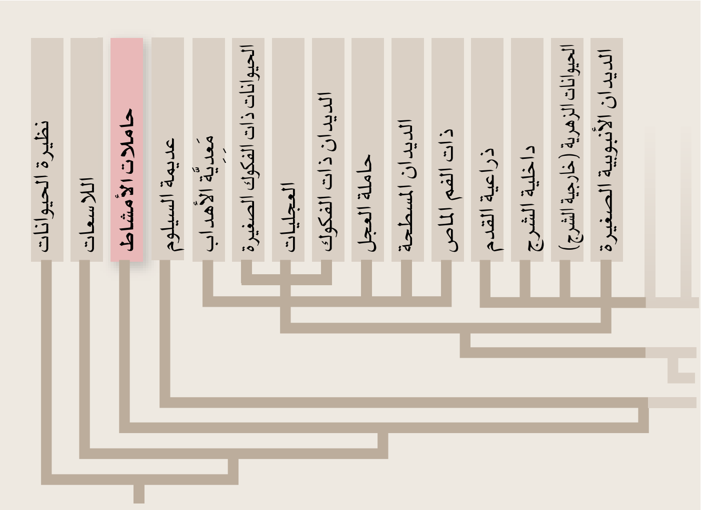
الشكل 33–9

طائفة الزهريات.

شقائق البحر القرمزية من النوع *Cribnnopsia fernaldi*.

(الحيوانات الذهبية) تكافلية، تنجز البناء الضوئي الذي يزود الحيوان بالطاقة (انظر الفصل الـ 29).

يستخدم هلام البحر المشطي، قبيلة حاملات الأمشاط، الأهداب للحركة



تتباين أعضاء قبيلة **حاملات الأمشاط Ctenophora** الصغيرة بين كروية وشريطية، وتعرف بهلام البحر المشطي، وجوز البحر، أو توت أوز البحر. تُعدّ أنواع حاملات الأمشاط التي تصل نحو 100 نوع، شديدة القرابة مع اللاسعات تقليديًّا. لكن حاملات الأمشاط أكثر تعقيدًا من ناحية تركيبية من اللاسعات. فلها فتحة شرج. ولهذا، فإن الماء والمواد الأخرى تمر بشكل كامل خلال الحيوان. أنواع هلام البحر المشطي التي تتوافر بكثرة في المحيطات المفتوحة شفافة وطولها عادة سنتمترات قليلة، ولكن بعض أنواعها قد يصل مترًا في الطول. معظمها لها مجسان طويلان قابلان للارتجاع، يستخدمان في القبض على الفريسة باستخدام نوع خاص من الخلايا، تدعى **مولدة المادة الغروية Colloblast**، التي تنفجر عندما تلامس عوالق حيوانية معطية مادة لاصقة قوية.

تدفع حاملات الأمشاط نفسها خلال الماء باستخدام ثمانية صفوف من الصفائح الشبيهة بالمشط ذات الأهداب الملتحمة التي تضرب في نمط منسق (الشكل 33-10). إنها أكبر الحيوانات التي تستخدم الأهداب في الانتقال. كثير من حاملات الأمشاط مضيئة ذاتيًّا، إذ تعطي ومضات براقة من الضوء تكون واضحة بشكل خاص في الليل في المحيط المفتوح.

أعضاء حاملات الأمشاط تقليديًّا ثنائية الطبقات، وذات تماثل شعاعي كما هي حال اللاسعات. لكن دراسات التطور الجنيني الحديثة بينت أن حاملات الأمشاط

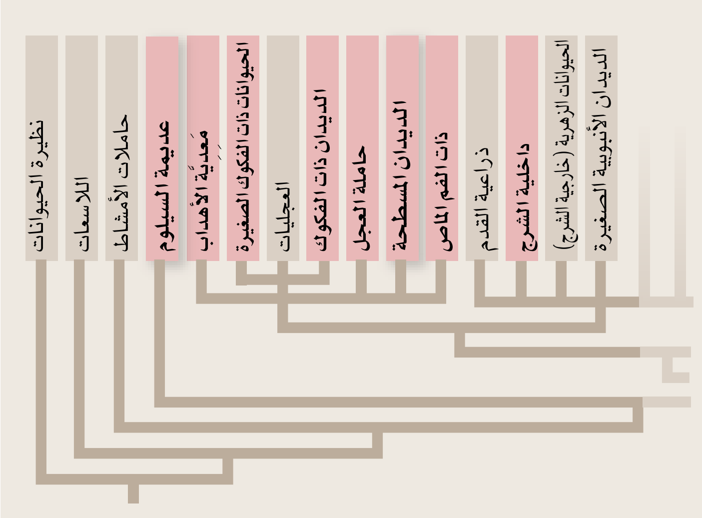
الشكل 33–10

هلام البحر المشطي (قبيلة المشطيات). لاحظ الصفائح المشطية المضيئة.

لها خلايا عضلية حقيقية مشتقة من الميزودرم. ولذا، يجب أن تعدّ ثلاثية الطبقات مثلها مثل ثنائية التماثل الجانبي. كذلك، فقد تبين أن لحاملات الأمشاط ثلاثة محاور رئيسة للتناظر، ولا ينتج أي منها أنصافًا متطابقة. ولهذا، فإن نمط تماثلها ليس شعاعيًّا تمامًا كما اللاسعات.

اللاسعات لها نوع متخصص من الخلايا يدعى الخلايا اللاسعة، وهي توجد بكثرة في المحيطات، حيث تسهم في بناء الشعاب. تدفع حاملات الأمشاط نفسها خلال الماء عن طريق ثمانية صفوف من صفائح شبيهة بالأمشاط مكونة من اتحاد الأهداب، ولها خلايا خاصة تدعى مولدة المادة الغروية.

4-33 اللاسيلوميات ثنائية التماثل الجانبي



تتميز ثنائية التماثل الجانبي بوجود التحول الثاني في خطة جسم الحيوان، أي التماثل الجانبي الثنائي الذي يسمح للحيوان بتحقيق مستوى عالٍ من التخصص ضمن أجزاء جسمها–مثل تركيز التراكيب الحسية في الجزء الأمامي من الجسم. كما ناقشنا، تصنف ثنائية التماثل الجانبي تقليديًّا بحسب حالة السيلوم فيها إلى: عديمة السيلوم، وكاذبة السيلوم، وحقيقية السيلوم.

وعلى الرغم من أن دراسات حديثة أشارت إلى أن حالة اللاسيلومية وكاذبة السيلوم تطورت كل منهما مرات عدة، فإننا سنحتفظ بالتصنيف التقليدي لمناقشة بيولوجية هذه المخلوقات. في هذا الفصل سوف نغطي اللاسيلوميات وكاذبة السيلوم، وسوف نغطي السيلوميات في الفصل المقبل.

من ناحية تركيبية، تعد اللاسيلوميات أبسط ثنائيات التماثل الجانبي، إنها تفتقر إلى أي تجويف داخلي خلاف القناة الهضمية. وكما ناقشنا سابقًا، ثنائيات التماثل الجانبي جميعها لها ثلاث طبقات جرثومية جنينية تشكلت في أثناء التكوين الجنيني، هي: إكتودرم، وإندودرم، وميزودرم. سوف نركز مناقشتنا لهندسة جسم اللاسيلوميات على القبيلة الأكبر في المجموعة، ألا وهي الديدان المسطحة.

الديدان المسطحة، قبيلة الديدان المسطحة، لها جهاز هضمي غير كامل أو معدوم تمامًا

وتضم نحو 20,000 نوع. هذه الحيوانات المهدبة وذات الجسم اللين مسطحة ظهر– بطنيًّا، أي من الأعلى إلى الأسفل. تُعدّ الديدان المسطحة من بين أبسط الحيوانات ذات التماثل الثنائي الجانبي، ولكن لها رأسًا متميزًا في النهاية الأمامية، وتراكيب معقدة محددة كالجهاز التكاثري. أجسامها متراصة، والفراغ الوحيد بها يتكون من التجويف الهضمي غير الكامل (أعمى) (الشكل 33-11).

تتباين الديدان المسطحة في الطول من 1 ملم أو أقل إلى أمتار عدة كما في بعض الديدان الشريطية. كثير من أنواع الديدان المسطحة حرة المعيشة، إذ توجد في تشكيلة واسعة من البيئات البحرية، والمياه العذبة، أو على اليابسة في الأماكن الرطبة كذلك.

الديدان المسطحة حرة المعيشة آكلة للحيوانات والقمامة (تقتات على القمامة). فهي تأكل حيوانات صغيرة مختلفة وقطعًا من الطعام العضوي. إنها تتحرك من مكان إلى آخر عن طريق خلايا طلائية مهدبة تتركز بشكل خاص على سطحها السفلي، ولكن لها أيضًا طبقة عضلية متطورة بشكل جيد.

الهضم في الديدان المسطحة

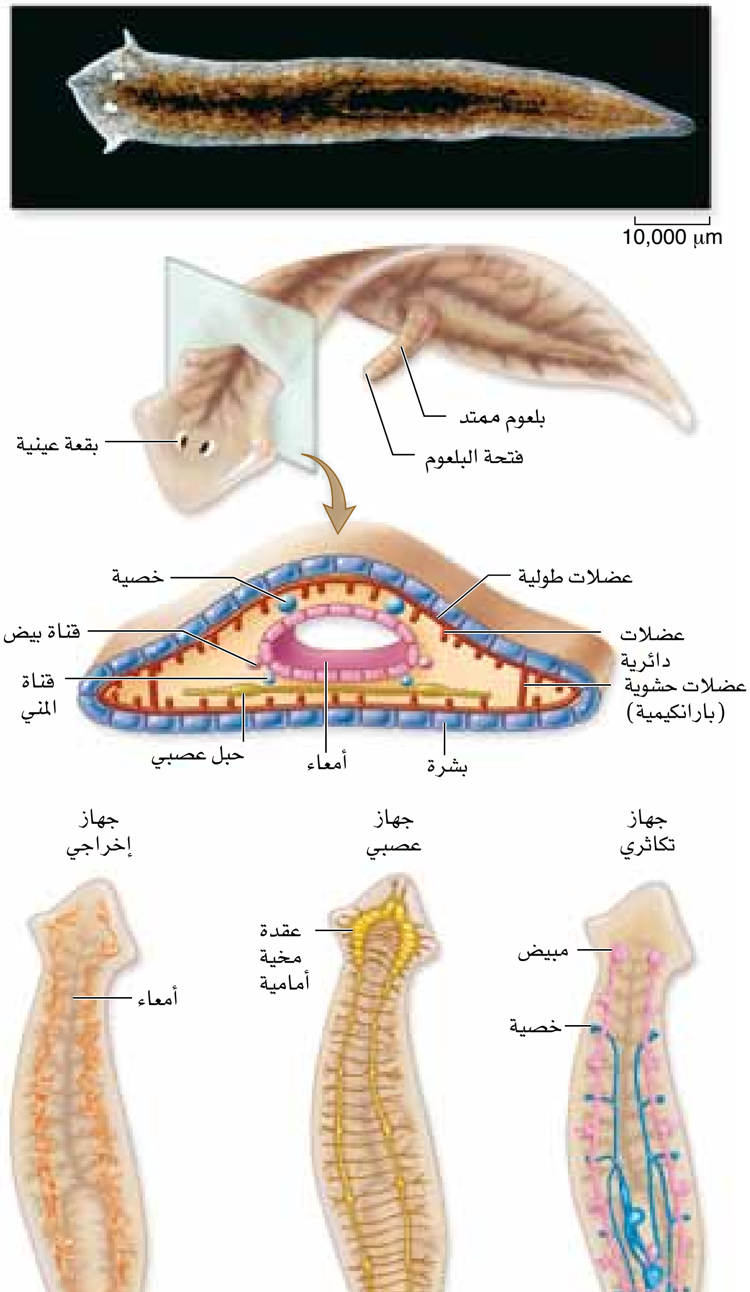
الديدان المسطحة لها تجويف هاضم بقناة هضمية غير مكتملة، وذات فتحة واحدة فقط. نتيجة لذلك، فإنها لا تستطيع التغذية والهضم وإخراج دقائق الغذاء غير المهضومة في الوقت نفسه. لذا، فإنها لا تستطيع التغذية بشكل متواصل. فتحة الفم هنا موجودة على الجانب البطني بالقرب من منتصف الحيوان، وليس في النهاية الأمامية كما هو حال معظم ثنائية التماثل. الحركة العضلية في النهاية العليا من القناة الهضمية أو البلعوم تسبب قوة شفط كبيرة، سامحة بذلك للديدان المسطحة ابتلاع الغذاء وتمزيقه إربًا صغيرة.

في كثير من الأنواع، تكون القناة الهضمية متفرعة، وتمتد خلال كامل الجسم، فتعمل على الهضم، ونقل جزيئات الغذاء لأجزاء الجسم. الخلايا التي تبطن القناة تحيط بمعظم دقائق الغذاء في عملية ابتلاع، ثم تهضمها. ولكن، وكما هي الحال في اللاسعات ومعظم ثنائية التماثل، فإن بعض دقائق الغذاء تهضم جزئيًّا خارج الخلايا. إن الديدان الشريطية، وهي ديدان مسطحة طفيلية تفتقر إلى جهاز هضمي، فهي تمتص الغذاء مباشرة من خلال جسمها.

الإخراج والتنظيم الأسموزي

الديدان المسطحة، ليست كاللاسعات؛ لها جهاز إخراجي ومنظم للأسموزية، يتألف من شبكة من أنابيب دقيقة تجري خلال الجسم كله. تبطن الأهداب المركز المجوف لخلايا تشبه مصباح الكهرباء تدعى **الخلايا اللهبية Flame cells** وتقع على الأفرع الجانبية للأنيبيبات. سميت الخلايا اللهبية هكذا، بسبب الحركة المتأرجحة لخصلة الأهداب الموجودة داخلها.

تحرك الأهداب في الخلايا اللهبية الماء والمواد الإخراجية في الأنيبيبات، ثم إلى ثقوب إخراجية واقعة بين خلايا البشرة. تنظم الخلايا اللهبية في الأساس توازن الماء في المخلوقات، ويبدو أن وظيفتها الإخراجية ثانوية. تنتشر النسبة الكبرى من المخلفات الأيضية التي تخرجها الديدان المسطحة مباشرة إلى القناة الهضمية، وتُطرح إلى الخارج عن طريق الفم.



الشكل 33-11

هندسة الديدان المسطحة. النوع المثالي من الجنس *Dugesia* وهو البلاناريا المألوفة التي تعيش في الماء العذب لكثير من البرك والأنهار. المخطط في الأعلى يبين حيوانًا ومقطعًا عرضيًّا خلال الجزء الأمامي من الجسم. في حين تبين المخططات السفلى الأجهزة الهضمية، والإخراجية، والعصبية، والتكاثرية.

الجهاز العصبي وأعضاء الإحساس

تفتقر الديدان المنبسطة إلى جهاز دوري لنقل الأكسجين ودقائق الغذاء، مثلها مثل الإسفنجيات، واللاسعات، وحاملات الأمشاط. نتيجة لذلك، فإن معظم الديدان المسطحة يجب أن تقع على مسافة مناسبة من انتشار الأكسجين والغذاء. الديدان المسطحة ذات أجسام رقيقة، وكثير منها لها تجاويف هضمية بالغة التفرع ما يجعل هذا النظام ممكنًا.

يتألف الجهاز العصبي في الديدان المسطحة من جهاز عصبي مركزي مكون من عقدة عصبية أمامية، وحبال عصبية تجري على طول الجسم، ولكن على هيئة تشبه السلم.

الأنواع حرة المعيشة من هذه القبيلة لها بقع عينية على رؤوسها. وهذه هي أكواب مقلوبة ذوات صبغة تحتوي خلايا حساسة للضوء مرتبطة بالجهاز العصبي. تمكّن هذه البقع العينية الديدان من تمييز الضوء من الظلام؛ والديدان المسطحة تميل إلى الانتحاء بعيدًا عن الضوء القوي.

تكاثر الديدان المسطحة

جهاز التكاثر في الديدان المسطحة معقد. ومعظم الديدان المعقدة هي **خناث Hermaphrodites**، إذ يحتوي كل فرد على التراكيب الجنسية الذكرية والأنثوية. يكون الإخصاب في معظمها داخليًّا. وعندما تتزاوج، يضع كل شريك حيوانات منوية في كيس جماع الآخر، وتنتقل الحيوانات المنوية في أنابيب خاصة لتصل إلى البيوض.

توضع البيوض المخصبة، في معظم ديدان الماء العذب المسطحة، في شرنقة مشدودة بأشرطة، وتفقس عن حيوانات بالغة صغيرة الحجم. في المقابل، فإن الأنواع البحرية تتطور جنسيًّا بصورة غير مباشرة، فالبيوض تنقسم باتباع نمط تفلج حلزوني نموذجي، ويمكن أن تعطي أصلًا يرقة تسبح في الماء إلى أن تستقر على وسط مناسب.

الديدان المسطحة معروفة أيضًا بقدرتها غير العادية على التجديد. ففي بعض الأنواع، عندما يُقسم الحيوان الواحد إلى قسمين أو أكثر، يستطيع كل جزء التجدد إلى دودة مسطحة جديدة كاملة.

تُصنّف الديدان المسطحة تقليديًّا في أربع طوائف رئيسة

صنفت الديدان المسطحة حرة المعيشة جميعها في طائفة المهيّجة (المحدثة للاضطراب، تيربلاريا)، على الرغم من أن الدراسات الحديثة بينت أنها ليست مجموعة وحيدة الأصل. أما الديدان المسطحة الطفيلية، فإنها وضعت تقليديًّا في ثلاث طوائف: وحيدة السلالة والديدان المثقَّبة (الطوائف المنبسطة)، والديدان الشريطية. تشير الدراسات الحديثة إلى أن نمط الحياة الطفيلي تطور مرة واحدة فقط في الديدان المسطحة من خلال الديدان المهيجة. تجمع هذه الدراسات الحديثة الطوائف الطفيلية جميعها في مجموعة واحدة هي جديدة الجلد، وهذا الاسم يشير إلى «الجلد الجديد» الذي حل محل البشرة المهدبة البدائية في الأشكال حرة المعيشة.

طائفة الديدان المهيجة: ديدان مسطحة حرة المعيشة

أحد الأعضاء المألوفة جيدًا من طائفة **الديدان المهيجة Turbellaria** هو ديدان المياه العذبة من الجنس *Dugesia*، وهو البلاناريا الشائعة في تجارب مختبرات علم الأحياء. هناك ديدان مهيجة أخرى واسعة الانتشار، ومتوافرة غالبًا في البرك والبحيرات والبحر. بعض الأقارب الحميمة لبلاناريا الماء العذب توجد أيضًا على اليابسة في الأماكن الرطبة. وفي حالة إدخالها عرضيًّا، فإن بلاناريا اليابسة تشكل تهديدًا بيئيًّا مهمًّا لمخلوقات التربة، كما حدث عند انخفاض أعداد دودة الأرض في بريطانيا بسبب إدخال بلاناريا اليابسة من نيوزيلندا.

طائفتا وحيدة السلالة والديدان المثقَّبة: الديدان المنبسطة

تعيش ثلاث مجموعات من الديدان المسطحة الطفيلية إما كطفيليات خارجية، أو داخلية في أجسام حيوانات أخرى: الديدان المنبسطة **(وحيدة السلالة**

Monogenea، **والديدان المثقبة Trematoda**، **والديدان الشريطية Cestoda**). تمتلك المجموعات الطفيلية الداخلية من هذه الديدان طبقات طلائية مقاومة للأنزيمات الهاضمة وللدفاعات المناعية التي ينتجها العائل، وهي صفة مهمة في طريقة الحياة الطفيلية لها. إنها تفتقر إلى صفات محددة للديدان المسطحة حرة المعيشة مثل الأهداب في المرحلة البالغة والبقع العينية وأعضاء الإحساس الأخرى. فهذه السمات ليس لها أهمية تكيفية لمخلوق يعيش داخل جسم حيوان آخر.

تتناول الديدان المنبسطة الطعام من خلال أفواهها، كما هو حال أقاربها حرة المعيشة. وهناك أكثر من 10,000 نوع معروف من الديدان المنبسطة تتراوح أطوالها من أقل من 1ملم إلى أكثر من 8 سنتمترات. تتعلق الديدان المنبسطة ضمن أجسام عوائلها عن طريق ممصات، ومراس، وخطافات. بعضها ذات دورة حياة تشمل عائلًا واحدًا كالسمك، ولكن معظمها لديها دورة حياة تضم عائلين أو أكثر. يرقاتها توجد دائمًا في الحلزون على الأغلب، وقد يكون هناك عوائل أخرى وسيطة. والعائل النهائي لهذه الديدان هو حيوان فقري غالبًا.

ديدان منبسطة مهمة لصحة الإنسان

أحد أهم الديدان المسطحة للإنسان دودة الكبد الشرقية *Clonorchis sinensis*، التي تعيش في الممرات الصفراوية في كبد كل من الإنسان، والقطط، والكلاب، والخنازير، وهي شائعة بشكل خاص في آسيا.

طول هذه الديدان قرابة 1-2 سم، ولها دورة حياة معقدة. وعلى الرغم من أنها خناث، فإن التلقيح الخلطي يحدث عادة بين الأفراد المختلفة. تمر البيوض التي يحتوي كل منها على يرقة المرحلة الأولى المهدبة التي تدعى **ميراسيديوم Miracidium** مع البراز للخارج (شكل33-12). فإذا وصلت إلى الماء، فإنها قد تبتلع من قبل القواقع. تتحول البيضة داخل القوقع إلى **سبوروسيست Sporocyst**، وهو تركيب يشبه الكيس ذو خلايا جرثومية جنينية.

تَنتج يرقة متطاولة غير مهدبة داخل السبوسيست تدعى **ريديا Redia** تستمر في النمو داخل القوقع معطية أفرادًا عدة من مرحلة يرقية لاحقة شبيهة بأبي ذنيبة تدعى **سركاريا Cercaria**.

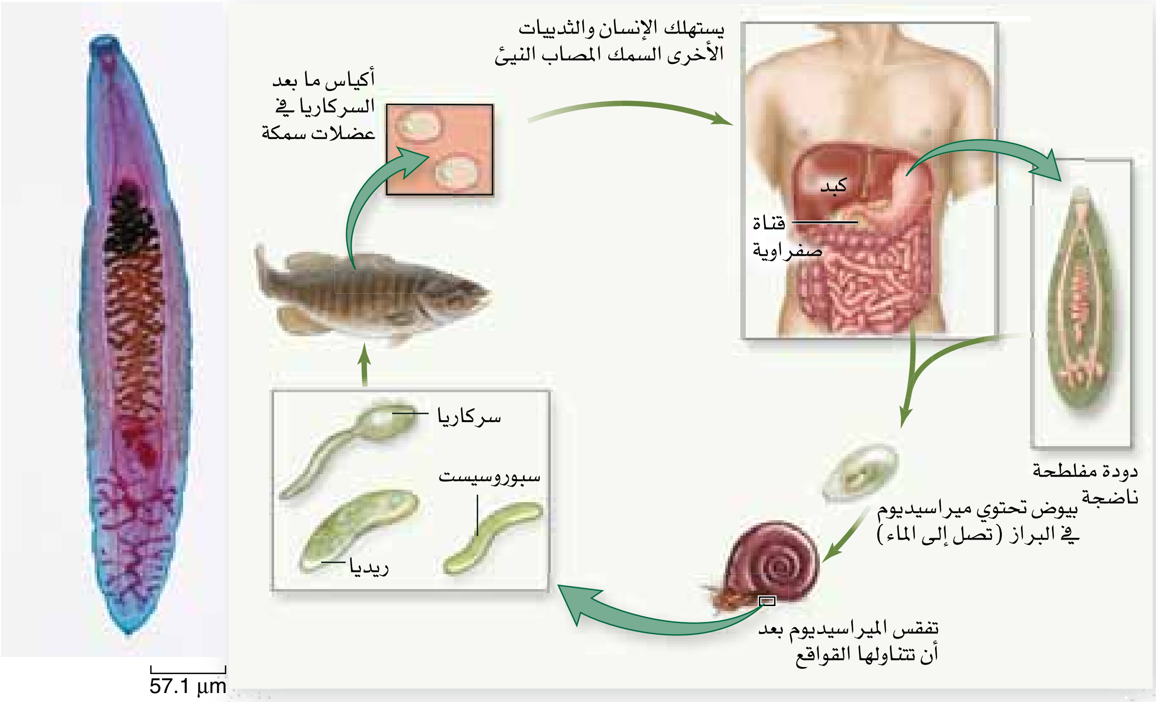
تهرب السركاريا إلى الماء، حيث تسبح بِحرية، وعندما تصادف سمكة من عائلة Cyprinidae، وهي العائلة التي تضم الشبوط والأسماك الذهبية، فإنها تحفر في عضلاتها أو تحت قشورها، ثم تفقد ذيلها، وتتحول إلى **ما بعد السركاريا Metacercaria** داخل حويصلات في الأنسجة العضلية. فإذا تناول الإنسان أو ثدييات أخرى سمكًا ملوثًا غير مطبوخ، تتحلل الحويصلات في الأمعاء، وتهاجر الديدان الصغيرة إلى قنوات الصفراء، حيث تنضج هناك. وقد تعيش الدودة المنبسطة الواحدة بين 15-30 سنة في الكبد. وفي الإنسان قد تؤدي العدوى الكثيفة للكبد إلى تشمّعه ومن ثَمَّ الوفاة.

الديدان المنبسطة المهمة الأخرى هي ديدان الدم المنبسطة من الجنس *Schistosoma*، تصيب هذه نحو 1 من كل 20 من سكان العالم، أي أكثر من 200 مليون شخص في المناطق الاستوائية في آسيا، وإفريقيا، وأمريكا اللاتينية، والشرق الأوسط. تسبب ثلاثة أنواع من *Schistosoma* مرضًا يدعى **البلهارسيا Bilharzia or Schistosomiasis**، حيث يموت 800,000 شخص تقريبًا كل عام من هذا المرض.

تتكاثف الجهود حديثًا من أجل السيطرة على داء الشستوسوما. تحمي الديدان نفسها من جهاز مناعة الجسم بتغطية نفسها بتشكيلة من مولدات ضد العائل نفسه التي تجعل الدودة غير مرئية من ناحية مناعية بشكل فعال (انظر الفصل الـ51). وعلى الرغم من هذه الصعوبة، فإن البحث يسعى للوصول إلى لقاح يدفع العائل لتطوير أجسام مضادة لواحد من مولدات الضد في الديدان الصغيرة قبل أن تحمي نفسها بمولدات ضد العائل. هذا اللقاح يتوقع أن يحمي الإنسان من العدوى.

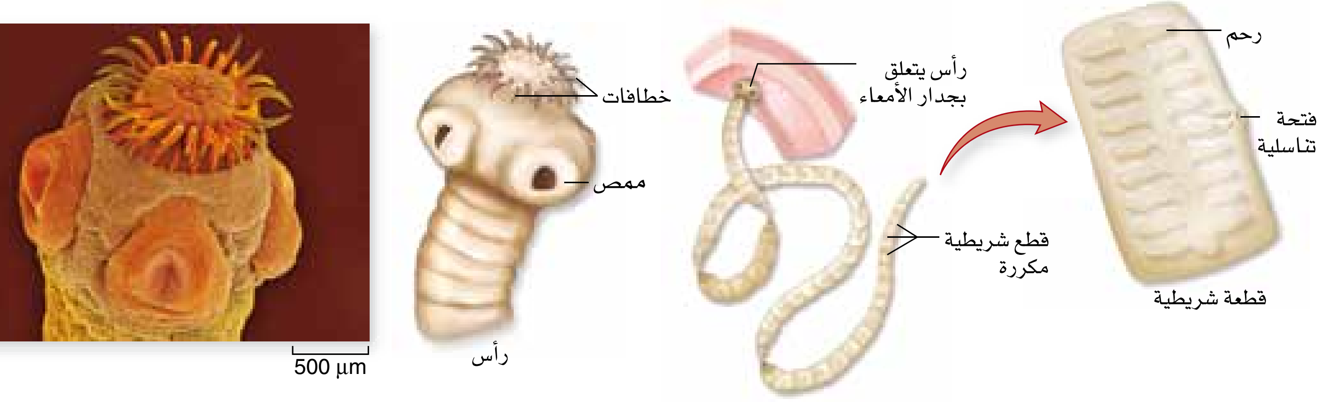
طائفة الديدان الشريطية

أفراد هذه الطائفة، ككثير من الديدان المنبسطة، تعيش متطفلة ضمن أجسام الحيوانات الأخرى. وبالمقارنة مع الديدان المنبسطة، فإن الديدان الشريطية البالغة تعلق نفسها ببساطة على الجدار الداخلي لعوائلها عن طريق أعضاء تعلق طرفية خاصة، وتمتص الغذاء عن طريق طلائيتها. تفتقر الديدان الشريطية إلى التجاويف الهضمية والأنزيمات الهاضمة. إنها متخصصة جدًا بالنسبة إلى طريقتها الطفيلية في العيش. يوجد معظم أنواع الديدان الشريطية في أمعاء الفقريات، ونحو اثنتي عشرة منها بشكل منتظم في الإنسان.



الشكل 33-12

دورة حياة دودة الكبد الشرقية *Clonorchis sinensis*.



الشكل 33-13

الديدان المنبسطة. الديدان المنبسطة اللاسيلومية مثل الدودة الشريطية البقرية المبينة هنا *Taenia saginata* تعيش متطفلة في أمعاء الثدييات.

يقسم الجسم الطويل المنبسط للديدان الشريطية إلى ثلاث مناطق: **الرأس Scolex** أو عضو التعلق، والعنق غير المقسم، وسلسلة من قطع متكررة، تدعى **القطع الشريطية Proglottids** (الشكل 33-13). يحمل الرأس عادة أربع ممصات، وقد يكون له خطافات. كل قطعة شريطية هي وحدة خنثى كاملة تحتوي أعضاء التكاثر الذكرية والأنثوية. تتكون القطع الشريطية بشكل مستمر في منطقة نمو نشطة عند قاعدة العنق، حيث تندفع القطع التي تنضج نحو الخلف، كلما تكونت قطع جديدة أمامها. في النهاية، تكوِّن القطع الشريطية قرب نهاية الجسم البيوض الناضجة.

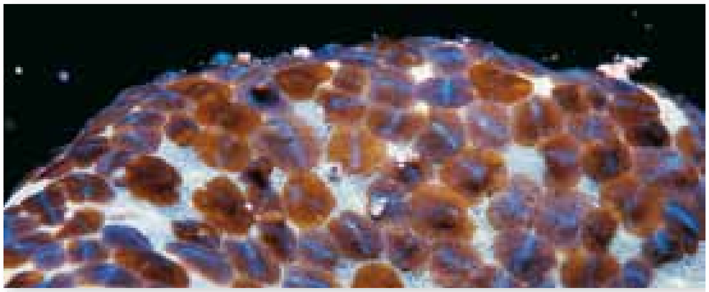
عندما تخصب هذه البيوض يبدأ الزيجوت في القطع الأخيرة بالتمايز، وتمتلئ هذه القطع بالأجنة، ثم تنفصل عن بقية جسم الدودة، وتُطرح مع براز العائل. الأجنة التي يحاط كل منها بقشرة تخرج من القطعة الناضجة خلال ثقب أو خلال جدار الجسم المتحلل، تقع بعد ذلك على الأوراق، أو في الماء، أو في أماكن أخرى، حيث تلتقطها حيوانات أخرى.

توجد الدودة الشريطية البقرية *Taenia saginata* كيافع في الأنسجة بين العضلية للأبقار، وكبالغ في أمعاء الإنسان. الدودة البقرية البالغة الناضجة قد يصل طولها 10 أمتار أو أكثر. تعلق هذه الديدان نفسها بجدار أمعاء عائلها عن طريق الرأس باستخدام أربعة ممصات. تمرّ القطع المتحررة من نهاية الدودة مع براز الإنسان، وقد تزحف فوق الأعشاب. هذه القطع تنفجر في النهاية، وتنتشر أجنتها. وقد تبقى الأجنة حية مدة خمسة أشهر، فإذا ابتلعت من قبل الأبقار، فإنها تحفر خلال جدار الأمعاء، وتصل في النهاية إلى أنسجة العضلات خلال الأوعية الدموية أو الليمفية. يصاب نحو 1% من الأبقار في الولايات المتحدة، وقرابة 20% من لحوم الأبقار المستهلكة التي لا يتم فحصها بيطريًّا فيدراليًّا. وعليه، إذا تناول الإنسان لحمًا بقريًّا غير مطبوخ تصبح العدوى بالديدان الشريطية ممكنة. نتيجة لذلك، فإن الدودةَ البقرية طفيلٌ متكرر في الإنسان.

الديدان المسطحة عديمة السيلوم تبدو متميزة عن بقية الديدان المسطحة: دراسة حالة

اعتبرت الديدان المسطحة عديمة السيلوم (الشكل 33-14) ذات مرة أعضاء أساسية في قبيلة الديدان المسطحة. فلها جهاز عصبي بسيط يتكون من شبكة بسيطة من الأعصاب بتركيز قليل من العصبونات في النهاية الأمامية. تفتقر عديمة السيلوم إلى تجويف هضمي، وبدلًا من ذلك، فإن البلعوم يؤدي إلى كتلة مصمتة من الخلايا الهاضمة.

استخدمت هذه السمات البدائية لوضع الديدان المسطحة بكاملها عند قاعدة ثنائية التماثل (انظر الشكل 33-1). مع ذلك، فإن الدراسات الجزيئية الحديثة تبين أن عديمة السيلوم تطورت مبكرًا، مثل انشقاق أولية الفم وثانوية الفم، وأنها غير مرتبطة بأعضاء قبيلة الديدان المسطحة التي تشكل الأفراد الشرعيين في سلالة أولية الفم الحلزونية.



الشكل 33-14

قبيلة عديمة السيلوم Acoela. الديدان المسطحة من الجنس *Waminoa*. هذه الديدان المسطحة، كان يعتقد مدة طويلة أنها أقارب الديدان المسطحة، لها جهاز عصبي بدائي، وتفتقر إلى تجويف هضمي دائم.

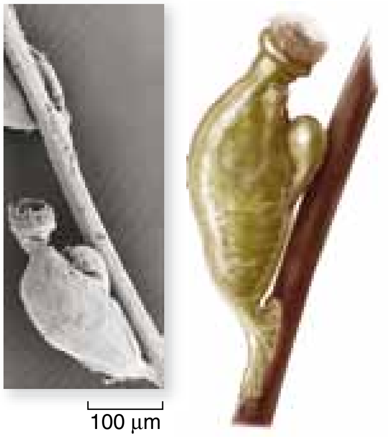
تصنف الديدان المسطحة عديمة السيلوم الآن بوصفها قبيلة مستقلة تدعى لاسيلومية Acoela أو بوصفها أعضاء في قبيلة Acoelomorpha التي تضم الحوريات الجلدية، وهي مجموعة من ثنائية التماثل البدائية التي كانت تُعَدُّ يومًا جزءًا من الديدان المسطحة.

الديدان الشريطية، قبيلة الديدان الحورية، ليست شديدة القرابة مع اللاسيلوميات الأخرى

أعيد النظر أخيرًا في العلاقات النشوئية لقبيلة **ديدان حوريات البحر Nemertea** (الشكل 33-15). تدعى الحوريات غالبًا الديدان الشريطية، أو الديدان الخطمية. تشابه خطة جسم الديدان الشريطية تلك التي للديدان المسطحة دون تجويف جسم داخلي، ولكن بوجود شبكة من الأنيبيبات الدقيقة التي تكون الجهاز الإخراجي، وتملك أيضًا كيسًا مملوءًا بالسائل يدعى **السيلوم**

الشكل 33-15

قبيلة الديدان الحورية. دودة شريطية من الجنس *Lineus*. الديدان الحورية حيوانات طويلة يمكن أن تمتد إلى أمتار عدة طولًا.



الشكل 33–16

قبيلة حاملة العجل. تعيش هذه الحيوانات الصغيرة التي تشبه حجم النقطة بنهاية هذه الجملة، في أجزاء فم جراد البحر المخلبي. إحدى مراحل التغذية (وجزء من المرحلة الثانية) للنوع *Symbion pandora* تبدو هنا ملتصقة بأجزاء فم جراد البحر.

الخطمي Rhynchocoel، الذي يُشكل تجويفًا سيلوميًّا حقيقيًّا. يشكل هذا الكيس مصدر قوة هيدروستاتيكية للخطم الذي هو أنبوب عضلي طويل يمكن إطلاقه بسرعة من داخل غمد للقبض على الفريسة. تتألف قبيلة الحوريات من قرابة 900 نوع، شكلها يشبه الخيط أو الشريط، ومعظمها بحرية، والقليل من الأنواع تعيش في الماء العذب أو البيئات الرطبة من اليابسة. الديدان الشريطية طويلة غالبًا، إذ يصل طولها بين 10–20 سنتمترًا على الرغم من صعوبة قياسها؛ لأنها تستطيع أن تشد نفسها كثيرًا. أحد الأنواع *Lineus longissimus* قيس طوله بستين مترًا طولًا، وبذا قد يعدّ أطول حيوان!

ونظرًا لأن جسمها مكتظ، ويحاكي جسم اللاسيلوميات، فقد عُدّت الحوريات تقليديًّا أبسط الحيوانات التي تملك جهازًا هضميًّا كاملًا، حيث له فتحتان منفصلتان؛ فم، وشرج، وهذا هو اختلافها الرئيس مع الديدان المسطحة. الجهاز الدوري المغلق والسيلوم الخطمي يجعل من الواضح أن الحوريات ليست مرتبطة بالديدان المسطحة. بدلًا من ذلك، فإن الحوريات تصنف الآن بدرجة من القرابة مع السيلوميات أولية الفم الأخرى في مجموعة الحيوانات ذات العرف المدوّر.

قبيلة حاملة العجل هي قبيلة جديدة نسبيًّا

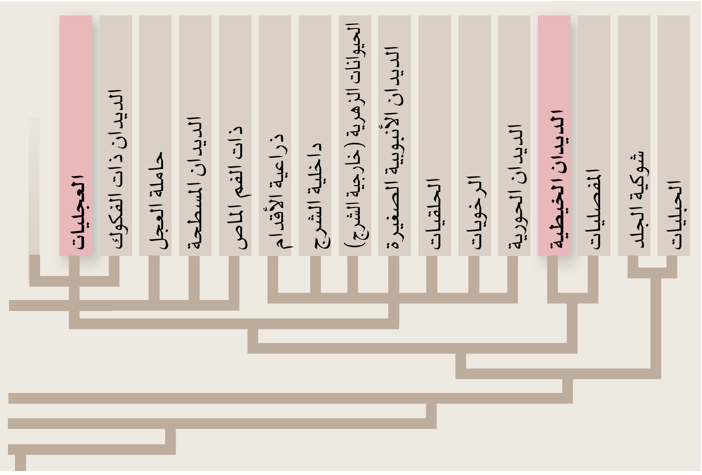
قدم عالما الأحياء الهولنديان بيتر فونش، وراينهارد كرستنسن في كانون الثاني عام 1995 تقريرًا حول اكتشاف نوع جديد غريب من المخلوقات عديمة السيلوم، حجمه كنقطة في صفحة مطبوعة. هذا المخلوق الصغير له فم دائري مدهش ومحاط بحلقة من الأهداب وتشريحه ودورة حياته غير عادية لدرجة أنهما خَصصا له قبيلة جديدة تمامًا سميت **حاملة العجل Cycliophora** (الشكل 33-16).

كانت تسمى القبيلة الجديدة قبل تسمية حاملة العجل، قبيلة حاملة المشدّ التي كانت قد اكتشفت من قبل راينهارد كرستنسن عام 1983، الذي اكتشف أيضًا هو وبيتر فونش قبيلة جديدة أخرى عام 2000 هي قبيلة الحيوانات ذات الفك الصغير جدًا.

تعيش حاملة العجل في أجزاء فم جراد البحر ذي المخلب على جانبي الأطلسي الشمالي، وعندما يبدأ جراد البحر الذي تتعلق به هذه الحيوانات بالانسلاخ، فإن هذا المخلوق التكافلي يبدأ نمطًا غريبًا من التكاثر الجنسي. تخرج ذكور قزمة تتألف من لاشيء باستثناء دماغ وأعضاء تكاثر. كل ذكر قزم يفتش عن أنثى تعيش بتكافل على جراد بحر قيد الانسلاخ، ويخصب بيوضها، منتجًا أفرادًا حرة السباحة تفتش عن جراد بحر آخر، وتعيد دورة حياتها.

اللاسيلوميات، ونموذجها الديدان المسطحة حيوانات مكتظة وثنائية التماثل الجانبي، ولكنها ليست بالضرورة بدائية، وقد وضعت في أفرع عدة في شجرة حياة الحيوان. يستمر ظهور قبائل جديدة أكثرها حداثة حاملة العجل. الأفراد الذين يمثلون هذه القبيلة يعيشون على أجزاء فم جراد البحر، ولهم شكل فريد من التكاثر الجنسي.

5-33 كاذبة السيلوم



تمتلك كل ثنائية التماثل الجانبية التي ليس لها خطة جسم لاسيلومية تجويف جسم داخليًّا. يتصف عدد من قبائل ثنائية التماثل بامتلاكها لسيلوم كاذب، وهو تجويف بين الميزودرم والإندودرم (الفصل الـ 32) (انظر الشكل 32–2).

وعلى الرغم من أن علاقاتها التطورية كانت يومًا غير واضحة، فإن معظم كاذبة السيلوم تُعدّ الآن أعضاء في الحيوانات الانسلاخية (في حالة الديدان الخيطية والمصنفات المرتبطة بها) أو في الحيوانات المنبسطة (في حالة العجليات).

يخدم التجويف الكاذب وظيفة هيكل هيدروستاتيكي – الذي يكتسب صلابته من امتلائه بالسائل تحت الضغط. تعمل عضلات الجسم ضد هذا الهيكل، وبهذا تجعل حركة كاذبة السيلوم أكثر فعالية من حركة عديمة السيلوم. تفتقر كاذبة السيلوم إلى جهاز دوري محدد، فهذا الدور تنجزه السوائل التي تتحرك داخل السيلوم الكاذب.

تبدو حالة السيلوم الكاذب أنها حل تكيفي لحاجات حجم جسم أكبر، فأصغر أعضاء القبائل التي اعتبرت تقليديًّا كاذبة السيلوم هي غالبًا عديمة السيلوم، وهي حالة أصغر الديدان الخيطية. في هذا الجزء سوف نركز على قبيلتين كاذبتي السيلوم مهمتين.

الديدان الأسطوانية، قبيلة الديدان الخيطية حيوانات انسلاخية تضم كثيرًا من الأنواع

يشكل حنكليس الخل، والدودة الحنكليس، وديدان أسطوانية أخرى قبيلة كبيرة تدعى **الديدان الخيطية Nematoda** وتضم نحو 20.000 نوع معرّف. ويقدر العلماء أن العدد الفعلي قد يصل إلى 100 ضعف هذا العدد. أفراد هذه القبيلة توجد في كل مكان. فالديدان الخيطية موجودة ومتنوعة في البيئات البحرية والعذبة. إن كثيرًا من الديدان الخيطية مجهرية، وتعيش في التربة، وقد يحوي حجم معول من التربة الخصبة في المعدل على نحو مليون منها.

الشكل 33–17

الدودة الخيطية الشعرية تريكينيلا متحوصلة في عضلات الخنزير. ينتج داء الشعريات (الترخينيلا) الخطير من تناول لحم الخنزير غير المطبوخ جيدًا، أو النيئ الذي يحتوي هذه الحويصلات.

تركيب الديدان الخيطية

الديدانُ الخيطية ثنائيةُ التماثل وغير مقسمة. جسمها مغطى بجليد سميك ومرن ينسلخ أربع مرات في أثناء نموها. تشكل عضلاتها طبقة تحت البشرة، وتمتد على طول جسمها (عضلات طولية) بدلًا من أن تحيط بجسمها (تفتقر إلى العضلات الدائرية). تسحب العضلات الطولية مرتكزة على كل من الجليد والسيلوم الكاذب الذي يشكل الهيكل الهيدروستاتيكي. تفتقر الديدان الخيطية إلى أعضاء تنفسية متخصصة، وهي تتبادل الأكسجين خلال الجليد. وإنها تمتلك جهازًا هضميًّا متطورًا جدًا، وتتغذى على مصادر غذاء متنوعة.

يوجد قرب فم الديدان الخيطية، عند نهايتها الأمامية، 16 عضو إحساس يبرز كالشعرة. والفم غالبًا مزود بأعضاء ثاقبة تدعى **رميحات Stylets**. يمر الغذاء من الفم نتيجة لحركة الشفط التي تنتجها الانقباضات المنتظمة لتجويف عضلي يدعى **البلعوم Pharynx** في مقدمة الدودة. بعد مرور الغذاء في ممر قصير داخل البلعوم، يستمر في حركته نحو الأمعاء، وتطرح المادة غير المهضومة من خلال الشرج (الشكل 33-18).

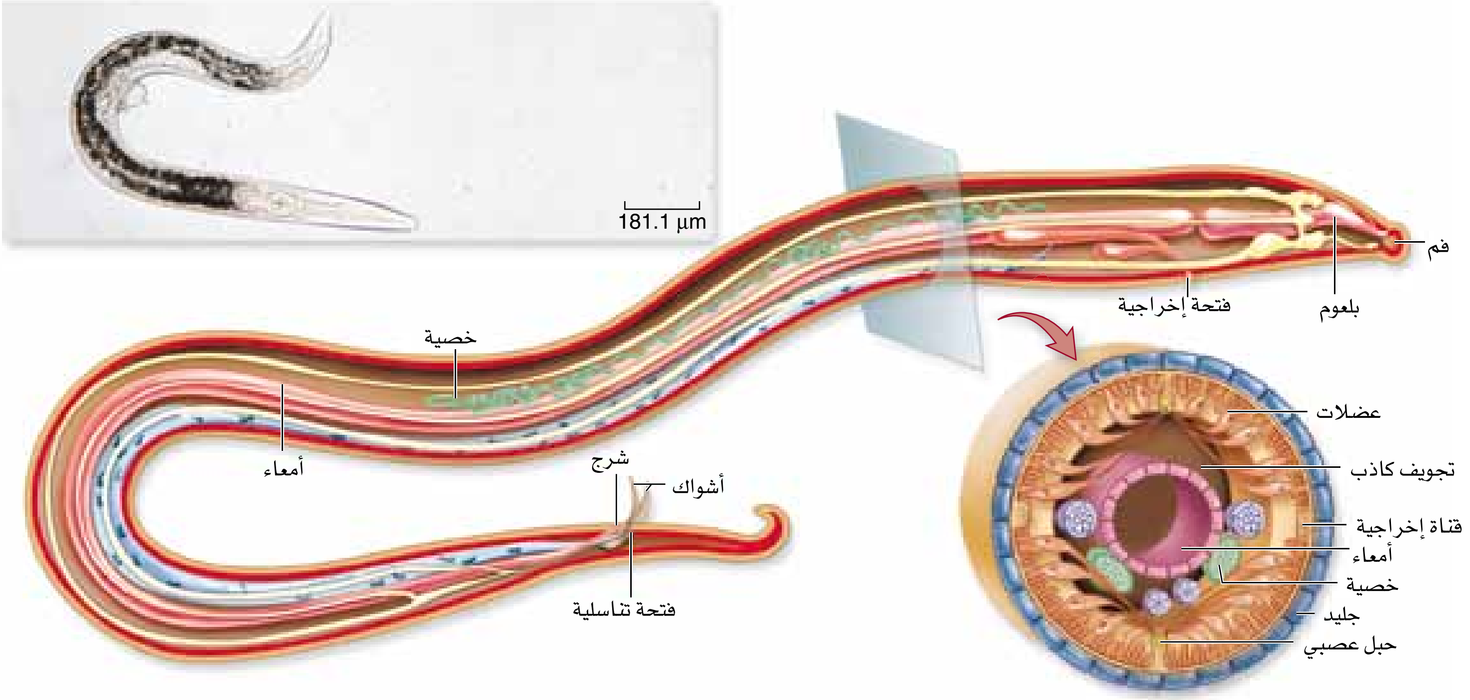
التكاثر والتطور الجنيني

التكاثرُ في الديدان الخيطية جنسيٌّ غالبًا، والأجناس منفصلة (بدلًا أن تكون خناثًا) وتبدي الكثير من الاختلافات. التطور الجنيني مباشر ما يعني أن حيوانًا يافعًا، لا يرقة، يخرج من البيضة، نمط تفلج البيضة فريد بين الحيوانات، ولكنه مدروس جيدًا.

يتألف الحيوان البالغ في بعض الأنواع من عدد ثابت من الخلايا، وهي ظاهرة تدعى ثبات عدد الخلايا *Eutely*. لهذا السبب، أصبحت الديدان الخيطية نماذج مهمة جدًا في الدراسات الوراثية والجنينية (انظر الفصل الـ 19). فالدودة *Caenorhabditis elegans* التي يبلغ طولها 1 ملم تنضج خلال ثلاثة أيام، وذات جسم شفاف، وبها 959 خلية فقط. إنها الحيوان الوحيد الذي عرف التشريح الخلوي الجنيني الكامل له.

نمط حياة الديدان الخيطية

كثير من الديدان الخيطية قانصاتٌ نشطة؛ إذ تفترس طلائعيات، وحيوانات أخرى صغيرة. كثير من أنواع الديدان الخيطية طفيلية على النباتات، أو تعيش داخل أجسام حيوانات أكبر. كل نوع تمت دراسته من النبات أو الحيوان وجد أن له نوعًا واحدًا طفيليًّا على الأقل من الديدان الخيطية يعيش بداخله. أكبر الديدان الخيطية المعروفة يصل طوله 9 أمتار هو طفيل يعيش في مشيمة حوت المني.



الشكل 33–18

قبيلة الديدان الخيطية. الديدان الأسطوانية: الديدان الأسطوانية مثل هذا الذكر الخيطي يمتلك تجويف جسم بين القناة الهضمية وجدار الجسم يدعى سيلومًا كاذبًا، إنه يسمح للمواد الغذائية بالدوران خلال الجسم، ويمنع الأعضاء من أن يعتل شكلها في أثناء حركة العضلات.

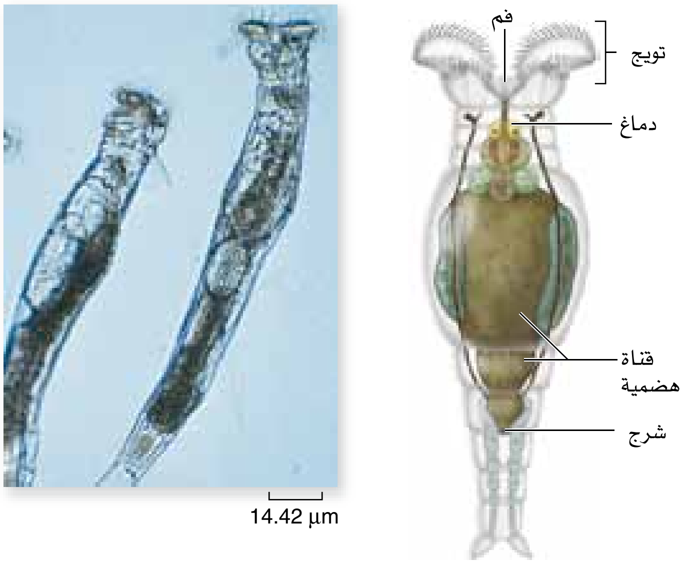
يتطفل على الإنسان بشكل منتظم نحو 50 نوعًا من الديدان الخيطية، بما في ذلك أنواع عدة شائعة في الولايات المتحدة، فالديدان الخطافية، غالبًا من الجنس *Necator*، مثلًا شائعة في الولايات الجنوبية وبامتصاصها الدم من جدار القناة الهضمية للعائل، فإنها يمكن أن تسبب فقر الدم إنْ لم تعالج.

أمراض إنسانية يمكن أن تسببها الديدان الخيطية

إن المرض الأخطر والأكثر شيوعًا الذي تسببه الديدان الخيطية في المناطق المعتدلة هو داء الشعريات (الترخنيلا) الذي تسببه الديدان من الجنس *Trichinella*. تعيش هذه الديدان في الأمعاء الدقيقة للخنزير، حيث تحفر الأنثى المخصبة في جدار الأمعاء. عندما تخترق الأنثى هذه الأنسجة، فإنها تنتج قرابة 1500 صغير حيّ. تدخل الصغار قنوات الليمف، وتهاجر إلى الأنسجة العضلية خلال الجسم، حيث تنضج، وتشكل حوصلة متكلسة عالية المقاومة.

تحدث العدوى في الإنسان والحيوانات الأخرى من تناول اللحم النيئ، أو غير المطبوخ جيدًا الذي يحوي حوصلات الدودة. فإذا كانت الحوصلات كثيرة، قد تنتج عدوى قاتلة، ولكن مثل هذه العدوى تكون نادرة. وفي خلال العقد الأخير، بلغ عدد الوفيات في الولايات المتحدة نتيجة داء الشعريات 20 حالة فقط. الديدان الدبوسية *Enterobius vermicularis* تنتشر أيضًا في الولايات المتحدة، حيث يقدر أنها أصابت 30% تقريبًا من كل الأطفال، ونحو 16% من البالغين. تعيش الديدان البالغة في مستقيم الإنسان. ولحسن الحظ، فإن الأعراض التي تسببها ليست حادة، ويمكن السيطرة على الديدان بسهولة عن طريق الأدوية.

الديدان الأسطوانية المعوية *Ascaris lumbricoides* تصيب سُدُس سكان العالم تقريبًا، ولكنها نادرة في المناطق، حيث الصرف الصحي الحديث. تعيش هذه كالديدان الدبوسية في الأمعاء، وتنتشر بيوضها المخصبة في البراز، وتستطيع البقاء حية سنوات في التربة. تحتوي الأنثى البالغة، التي قد يصل طولها 30 سنتمترًا، نحو 30 مليون بيضة، وتستطيع أن تحرر منها قُراب 20.000 بيضة يوميًا.



الشكل 33–19

قبيلة العجليات. مع أن العجليات مجهرية الحجم، إذ تُعدّ أصغر من بعض الطلائعيات الهدبية، إلا أن لها أعضاء داخلية معقدة.

بعض الأمراض الأخرى التي تسببها الديدان الخيطية خطيرة جدًا في المناطق الاستوائية. فداء الفيلاريا تسببه أنواع عدة من الديدان الخيطية، ويصيب على الأقل 250 مليون شخص في العالم. تعيش الفيلاريا، التي يبلغ طولها لغاية 10سم في الجهاز الليمفي، حيث تسده بشكل خطر مسببة التهابًا شديدًا وانتفاخًا. تُنتج العدوى الخطرة التي تسببها الفيلاريا من نوع *Wuchereria bancrofti*، وهي الحالة المعروفة باسم مرض الفيل الذي تنتفخ فيه بعض الأطراف بشكل مشوه للمنظر. تتطلب هذه الديدان عائلًا وسيطًا، ويكون عادة حشرة ماصة للدم.

العجليات، قبيلة العجليات، تتحرك عن طريق أهداب سريعة الإيقاع

شعبةُ العجليات Rotifera ثنائيةُ التماثل، غير مقسمة، وكاذبة السيلوم. وعلى الرغم من أنها كاذبة السيلوم، فإنها لا تشبه الديدان الخيطية. ولهذا، فإنها تنتمي إلى فرع مختلف من شجرة حياة الحيوان. وإن أسلافها قد تكون شبيهة بالديدان المسطحة. ولهذا، فإنها تصنف مع الحيوانات المسطحة الحلزونية.

العجليات صغيرة جدًا؛ فطولها 50-500 ميكرومتر، وهي أصغر من بعض الطلائعيات المهدبة. لكن للعجليات أجسامًا معقدة ذات ثلاث طبقات خلوية، وذات أعضاء داخلية متطورة. القناة الهضمية كاملة، وتمتد من الفم إلى الشرج. والسيلوم الكاذب يعمل بوصفه هيكلًا هيدورستاتيكيًّا ليعطي الجسم صلابة.

انتقال العجليات وتوزيعها

العجليات حيوانات مائية تدفع نفسها خلال الماء عن طريق أهداب تضرب بسرعة كمجاذيف القارب. تسمى العجليات الحيوانات ذات العجل؛ لأن الأهداب عندما تضرب معًا تبدو، وكأنها حركة أشعة الدولاب التي تشع من مركزه. يوجد ما يقارب 1800 نوع معروف من هذه القبيلة. وعلى الرغم من أن قليلًا من العجليات يعيش في التربة أو في الماء الشعري بين الحزازيات والطحالب، فإن معظمها يعيش في الماء العذب، وهي شائعة في كل مكان. معظمها لا يعمر أكثر من أسبوع إلى أسبوعين، ولكن بعضها قد يبقى حيًّا في حالة غير نشطة وتحت الجفاف على أوراق النباتات، وعند سقوط المطر يستعيد الحيوان نشاطه، ويتغذى بنشاط في الطبقة الرقيقة من الماء التي تغمر الورقة. والقليل من أنواع العجليات بحري.

جمع الغذاء

للعجليات جهاز لجمع الغذاء متطور جدًا. فهناك عضو بارز عند مقدمة الرأس يدعى التويج يجمع الغذاء (الشكل 33-19). العضو مكون من دائرة من الأهداب التي تكنس الغذاء في اتجاه الفم ذي الفك المعقد. يستخدم التويج أيضًا في الانتقال، على الرغم من أن كثيرًا من الأنواع تتعلق بالوسط الذي تعيش فيه عن طريق أصابع وغدد لاصقة.

كاذبة السيلوم لها تجاويف جسم مملوءة بالسائل، ومبطنة بإندودرم ومزودرم. الديدان الخيطية ذات تماثل ثنائي جانبي وغير مقسمة. كاذبة السيلوم الأخرى لها خطط جسم مختلفة. والعجليات معقدة جدًا على الرغم من تناهيها في الصغر.

مراجعة المفاهيم

33-1 ثورة في نشوء اللافقريات

هناك القليل من الاختلاف بين العلماء حول تصنيف القبائل السّتّ والثلاثين من الحيوانات، ولكن هناك الكثير من الاختلاف حول كيفية ارتباط كل منها مع الأخرى.

- تنفصل المثقبات أولًا عن الحيوانات البعدية الحقيقية، وتتفرع اللاسعات وحاملات الأمشاط مبكرًا قبل الحيوانات ذات التماثل الثنائي الجانبي.
- الحيوانات ذات التماثل الثنائي الجانبي صنفت في مجموعتين تختلفان في تكوينهما الجنيني: أولية الفم وثانوية الفم.
- أسلاف السلالات أولية الفم بنيت بشكل مختلف باستخدام البيانات الجزيئية بدلًا من البيانات الشكلية.
- اعتمدت فروع الحيوانات تقليديًّا على وجود السيلوم.
- السيلوميات يمكن أن تكون أولية الفم أو ثانوية الفم، في حين تكون اللاسيلوميات وكاذبة السيلوم أولية الفم دائمًا (شكل 32 – 2).
- تطورت سلالتان رئيستان من أولية الفم هما: الحلزونيات والانسلاخيات بصورة مستقلة.
- الحلزونيات لديها مرحلة يرقية حرة المعيشة تدعى حاملة العجل أو تروكوفور، تنمو بإضافة كتلة إلى الجسم الموجود. وهي مقسمة إلى الحيوانات حاملة العرف المدوّر والحيوانات المسطحة التي تضم قبائل عدة مثل السيلوميات حاملات العرف والرخويات، والحلقيات، والديدان المسطحة اللاسيلومية.
- الانسلاخيات تنمو بانسلاخ هيكلها الخارجي، وتضم قبائل متعددة تشمل كاذبة سيلوم ناجحة جدًا، وهي الديدان الخيطية، وحيوانات سيلومية مقسمة هي المفصليات.

33 – 2 نظيرة الحيوانات: حيوانات تفتقر إلى أنسجة متخصصة

الإسفنج متعدد الخلايا هو نظير الحيوانات، وهي حيوانات تفتقر إلى أنسجة وأعضاء وتماثل محدد.

- الإسفنجات اليرقية حرة السباحة، والبالغ منها يتعلق على سطوح الأجسام المغمورة.
- الإسفنج مكون من ثلاث طبقات، طبقة طلائية وقائية خارجية، ومادة بينية مركزية غنية بالبروتين تدعى الظهارة المتوسطة، وطبقة داخلية من خلايا مطوقة تستخدم في الاستحواذ على الغذاء وتدوير الماء (الشكل 33 – 3 ب).
- قد تحتوي الظهارة المتوسطة أشواكًا أو أليافًا أو كليهما، مكونة من بروتين صلب يدعى إسفنجين يقوي جسم الإسفنج.
- يمكن أن يتكاثر الإسفنج لاجنسيًّا بالتقطيع، أو جنسيًّا.

33-3 الحيوانات البعدية الحقيقية: حيوانات ذات أنسجة حقيقية

تحتوي تحت مملكة الحيوانات البعدية الحقيقية حيوانات لها أنسجة متميزة وتماثل جسمًا حقيقيًّا.

- تملك اللاسعات ذات التماثل الشعاعي وآكلة اللحوم أنسجة متميزة، ولكن ليس لها أعضاء حقيقية.
- يعطي الإكتودرم البشرة والجهاز العصبي، ويعطي الإندودرم الأنسجة الهضمية والأدمة المعدية. وتقع الطبقة المتوسطة بين هذين النسيجين الأساسيين، وتحتوي على عضلات (الشكل 33 - 5).
- لدى اللاسعات شكلان أساسيان للجسم: بوليب أسطواني مستقر وثابت، وميدوزا طافية حرة (الشكل 33 – 4).
- يمكن أن يتكاثر البوليب لاجنسيًّا أو جنسيًّا، لكن الميدوزا تتكاثر جنسيًّا مشكلة يرقة رحّالة بعد الإخصاب (الشكل 33 – 6).
- يبدأ الهضم بتقطيع الطعام خارج الخلايا، ويعقب ذلك ابتلاع وهضم داخل الخلايا.
- تُنظِّم شبكة عصبية انقباض الخلايا الطلائية العضلية في اللاسعات، ولكن ليس هناك سيطرة مركزية.
- ليس للاسعات أجهزة دورية، ولا إخراجية، ولا تنفسية.
- للاسعات خلايا متخصصة تدعى الخلايا اللاسعة، تحتوي على كيس خيطي لاسع يستخدم في الاستحواذ على الغذاء وفي الدفاع.
- توجد اللاسعات بوصفها بوليبًا أو ميدوزا، وتصنف في أربع طوائف، هي: الهدريات، والفنجانيات أو هلام البحر، والمكعبات أو هلام البحر الصندوقي، والزهريات مثل شقائق البحر والمرجان.
- حاملات الأمشاط قبيلة صغيرة تدعى هلام البحر المشطي، وهي ذات ثلاث طبقات جرثومية، ولها خلايا عضلية حقيقية مشتقة من الميزودرم. تقبض على الفريسة باستخدام خلايا مولدة المادة الغروية التي تحتوي مادة لاصقة، والمجموعة ليست شعاعية التماثل بشكل مطلق، وتستخدم أهدابًا متحدة للانتقال.

33-4 اللاسيلوميات ثنائية التماثل الجانبي

تتصف ثنائية التماثل الجانبي بالتماثل الثنائي الجانبي الذي يسمح بدرجة عالية من التخصص.

- الديدان المسطحة، قبيلة الديدان المسطحة، لها رأس متميز، وتتحرك عن طريق خلايا طلائية مهدبة (الشكل 33 – 11).
- القناة الهضمية غير الكاملة لها فتحة واحدة، والديدان المسطحة لا تستطيع التغذية بشكل مستمر، ولا تتغذى وتهضم الغذاء وتخرج الغذاء غير المهضوم في الوقت نفسه.
- الديدان المفلطحة لها جهاز إخراجي ومنظم للأسموزية، يحتوي على شبكة دقيقة من الأنيبيبات بها خلايا لهبية. المهمة الأساسية لهذا النظام هي توازن الماء، ومعظم الفضلات الأيضية تخرج عن طريق القناة الهضمية.
- شكل الجسم المنبسط والقناة الهضمية بالغة التفرع يستفيد من الانتشار، إذ لا يوجد جهاز دوري.
- تتكاثر الديدان المسطحة جنسيًّا وهي خناث. ولها القدرة كذلك على التجديد اللاجنسي.
- تقسم الديدان المسطحة إلى أربع طوائف، هي: الديدان المهيّجة حرة الحركة، والديدان المفلطحة الطفيلية التي تضم وحيدة السلالة، والديدان المثقَّبة، والديدان الشريطية الطفيلية. الديدان المفلطحة والديدان الشريطية لها أثر مهم في صحة الإنسان.
- الديدان المسطحة عديمة السيلوم، Acoela كانت تُعدّ يومًا ما أساسية لقبيلة الديدان المسطحة، ولكن الدراسات الجزيئية أشارت إلى أنها تطورت قبل الانشقاق بين أولية الفم وثانوية الفم.
- الديدان الحورية أو الديدان الشريطية تماثل الديدان المفلطحة، فيما عدا أن لها سيلومًا حقيقيًّا يدعى سيلومًا خطميًّا، ولها قناة هضمية كاملة، وجهاز دوري مغلق.

33-5 كاذبة السيلوم

تملك كاذبة السيلوم سيلومًا كاذبًا، وهو تجويف بين الميزودرم والإندودرم.

- السيلوم الكاذب مملوء بالسائل، ويعمل بوصفه هيكلًا هيدروستاتيكيًّا تعمل العضلات بالاستفادة منه.
- تفتقر كاذبة السيلوم إلى جهاز دوري، وتقوم بهذه الوظيفة حركة السوائل في السيلوم الكاذب.
- يتم تبادل الأكسجين خلال الجليد.
- الديدانُ الخيطية حيواناتٌ انسلاخية تتكاثر جنسيًّا، وتبدي شكلين جنسيين: ذكرًا وأنثى.
- كاذبة السيلوم من العجليات، ليست على علاقة قرابة بالديدان الخيطية، وتصنف بوصفها حيوانات منبسطة حلزونية.
- تدفع العجليات نفسها، وتجمع الغذاء باستخدام الأهداب، وتقطع الطعام باستخدام فك معقد، ويعمل السيلوم الكاذب بوصفه هيكلًا هيدروستاتيكيًّا. إنها حيوانات إما حرة السباحة أو تعلق نفسها إلى الوسط الذي تعيش فيه باستخدام أصابعها وغدد لاصقة.
- قبيلةُ حاملات العجل واحدةٌ من ثلاث قبائل جديدة ذات شكل فريد من التكاثر الجنسي.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. في التحليل النشوئي الحديث للحيوانات، تقسم أولية الفم إلى مجموعتين اعتمادًا على:
   أ. تماثلها. ب. تكوين الرأس.
   جـ. قدرتها على الانسلاخ. د. وجود الفقرات أو عدم وجودها.
2. التصنيف الذي يصف بصورة أفضل نوعًا لا ينسلخ، وله سيلوم، ومراحله اليرقية تستخدم حامل العرف هو:
   أ. حيوان انسلاخي. ب. نظير الحيوانات.
   جـ. حيوانات مسطحة. د. حاملة العرف المدوّر.
3. وجود هيكل كايتيني وزوائد متمفصلة هي صفات أساسية لقبيلة:
   أ. المفصليات. ب. الديدان الخيطية.
   جـ. الحيوانات المسطحة. د. الرخويات.
4. الصفة التي تتصف بها الحيوانات جميعها هي:
   أ. تماثل الجسم. ب. الأنسجة.
   جـ. تعدد الخلايا. د. تجويف الجسم.
5. واحدة من خلايا الإسفنج الآتية لديها أسواط:
   أ. الخلايا المطوقة. ب. الخلايا الأميبية.
   جـ. الخلايا الطلائية. د. الأشواك.
6. توجد الأشواك ومادة إسفنجين في ______ في الإسفنج.
   أ. ضمن الفويهة. ب. ضمن الظهارة المتوسطة.
   جـ. بين الخلايا المطوقة. د. خلية لاسعة.
7. تعرف المرحلة اليرقية في اللاسعات باسم:
   أ. إكتودرم. ب. رحّالة (بلانيولا).
   جـ. بوليب. د. خلية لاسعة.
8. طبقة من الخلايا الآتية ليست ضرورية لاعتبار الحيوان حيوانًا بَعديًّا حقيقيًّا:
   أ. إكتودرم. ب. إندودرم.
   جـ. ميزودرم. د. كل ما ذكر موجود في الحيوانات البعدية الحقيقية جميعها.
9. الطائفة التي لها علاقة تكافلية داخلية مع ذات الأسواط المطوقة هي:
   أ. الزهريات. ب. المكعبات.
   جـ. الهدريات. د. الفنجانيات.
10. القبيلة التي تمتلك تماثلًا ثنائيًّا جانبيًّا حقيقيًّا هي:
   أ. اللاسعات. ب. الإسفنجيات.
   جـ. الديدان المنبسطة. د. حاملات الأمشاط.
11. العملية الأيضية التي يتضمنها عمل الخلايا اللهبية في الديدان المسطحة هي:
   أ. التكاثر. ب. الهضم.
   جـ. الانتقال. د. التنظيم الأسموزي.
12. طائفة الديدان التي لا تُعدّ من «جديدة الجلد» هي:
   أ. الشريطية. ب. المهيجة.
   جـ. المثقبة. د. وحيدة السلالة.
13. "أبسط" حيوان له جهاز هضمي كامل ينتمي إلى:
   أ. طائفة الديدان المهيجة. ب. قبيلة الديدان الحورية.
   جـ. قبيلة عديمة السيلوم (Acoela). د. طائفة الديدان الشريطية.
14. اعتاد العلماء تصنيف الديدان الخيطية قريبة من العجليات بسبب وجود سيلوم كاذب، ولكن ليس بالقرب من المفصليات نتيجة لوجود:
   أ. الانسلاخ. ب. الزوائد المتمفصلة.
   جـ. الأجنحة. د. السيلوم الكامل.
15. المرض الذي تسببه الديدان الخيطية هو:
   أ. داء الفيلاريا. ب. الديدان الدبوسية.
   جـ. داء الشعريات (الترخنيلا). د. كل ما ذكر.

أسئلة تحدٍّ

1. ماذا ترشدك قبيلة عديم السيلوم (Acoela) وحاملة العجل عن فهمنا للافقاريات عديمة السيلوم؟ هل تعتقد أن شجرة النشوء المبينة في الشكل 33 – 2 كاملة؟ اشرح إجابتك.
2. لِمَ تُعدّ الخنثى ميزة للأنواع الطفيلية؟
3. هل افتقار الديدان الشريطية للجهاز الهضمي يشير إلى أنها شكل سلفي بدائي للديدان المسطحة ؟ اشرح إجابتك.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

34 الفصل

اللافقاريات السيليومية

Coelomate Invertebrates

مقدّمة

على الرغم من أن عديمة السيلوم وكاذبة السيلوم أثبتتا نجاحًا كبيرًا، فإن طريقة ثالثة لتنظيم جسم الحيوان موجودة في كثير من أولية الفم وثانوية الفم كلها قد تطورت.

سنبدأ مناقشتنا للافقريات السيلومية بالرخويات، التي تضم حيوانات كالمحار، والقواقع، والبزاق، والأخطبوط. إن الحلقيات التي تمثلها دودة الأرض والعلق الطبي، والدودة البحرية، لها أيضًا تجويف سيلومي إضافة إلى جسم مقسم. والمفصليات، كدبور الورق الذي تبدو صورته هنا، تطور به التقسيم والزوائد المتمفصلة، وأصبحت أكثر المجموعات الحيوانية نجاحًا. أما شوكية الجلد فهي حيوانات بحرية بشكل مطلق، وتظهر تكوينًا جنينيًّا ثانوي الفم وهيكلًا داخليًّا، وهما ابتداعان تطوريان تشترك فيهما مع الحبليات التي هي موضوع الفصل الـ 35.

موجز المفاهيم

1-34 قبيلة الرخويات: الرخويات

- *الرخويات شديدة التباين.*
- *خطة جسم الرخويات معقدة ومتباينة.*
- *أربع طوائف من الرخويات تبين تنوع هذه القبيلة.*

2-34 قبيلة الحلقيات: الديدان الحلقية

- *للحلقيات قطع جسمية متميزة تشبه الحلقة.*
- *تتحرك الحلقيات بانقباض قطع الجسم.*
- *صنفت الحلقيات تقليديًا في ثلاث طوائف.*

3-34 حاملة العجل: الحيوانات الزهرية وذراعية القدم

- *الحيوانات الزهرية، قبيلة الزهريات، تكوِّن مستعمرات، وتنتج حجرة كيتينية.*
- *ذراعية القدم والفورونيد، قبيلة ذراعية القدم، هي حيوانات حاملة عَجَل منفردة.*

4-34 قبيلة المفصليات: مفصليات الأرجل

- *خطة جسم المفصليات تتسم بزوائد مفصلية وهيكل خارجي.*
- *للعنكبوتيات زوائد أمامية متخصصة، تدعى الخطافات.*
- *ذات المئة قدم، وذات الألف قدم مقسمة، ولها عدد كبير من الأرجل.*
- *أغلب القشريات مائية، ولها زوائد ثنائية التفرع.*
- *تبدي الحشرات تنوعًا هائلًا، وتوجد بأعداد كبيرة.*

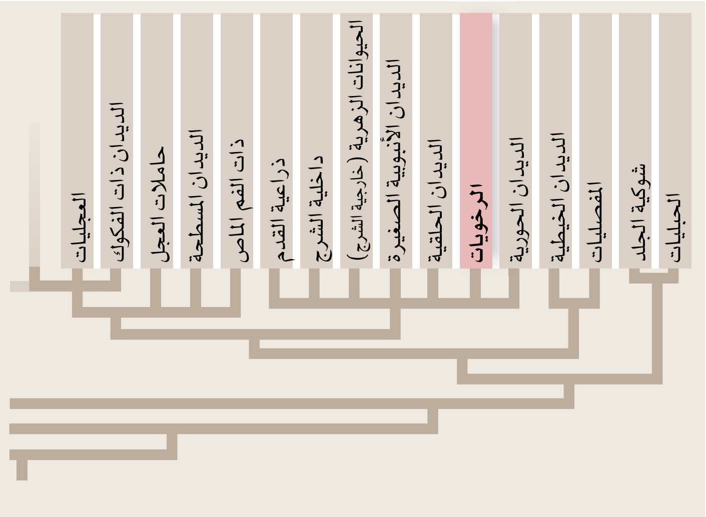
5-34 قبيلة شوكية الجلد: شوكية الجلد

- *تظهر شوكية الجلد تكوينًا جنينيًّا ثانوي الفم، ولها هيكل داخلي.*
- *خطة جسم شوكية الجلد ثنائية التماثل في اليرقات، لكنها خماسية شعاعية في البالغات.*
- *شوكيات الجلد لها خمس طوائف.*

1-34 قبيلة الرخويات: الرخويات

كما ذكرنا في الفصل السابق، فإن نشوء السيلوم شكّل تقدمًا مهمًّا في تركيب جسم الحيوان؛ لأنه سمح بزيادة حجم الجسم. فالسيلوميات لها تصميم جسم يعيد تموضع سوائل الجسم، ويسمح للأنسجة والأعضاء المعقدة بالتطور. أصبحت خطة الجسم الجديدة هذه في متناول مجموعة واسعة من تصاميم الجسم المختلفة لكي تتطور، وتنمو أجسامها إلى أحجام أكبر من معظم عديمة السيلوم وكاذبة السيلوم. وهناك قليل من الشك في الوقت الراهن حول تطور السيلوم مرات متعددة في أثناء التطور الحيواني.

الرخويات شديدة التباين



الرخويات (قبيلة الرخويات **Mollusca**) هي حيوانات شديدة التباين، وتأتي ثانية بعد المفصليات، حيث هناك أكثر من 110,000 نوع موصوف. تبدي الرخويات تشكيلة من تراكيب الجسم، وتعيش في بيئات مختلفة متعددة. وهي تضم القواقع، والبزاق، والمحار، والأسكالوب، والحبار، والأخطبوط، وحيوانات عدة أخرى مألوفة (الشكل 34-1 و 34-2).

الصدفة المقاومة لبعض الرخويات جميلة وفاخرة، وقد كانت الموضوع المفضل مدة طويلة للعلماء المحترفين والهواة على حد سواء، حيث تُجمع وتحفظ وتدرس. يشكل الكايتون، وعديمة الصفائح، وعارية الخياشيم، رخويات بحرية غير مألوفة؛ لأنها تفتقر إلى صدفة حقيقية. تتميز الرخويات بوجود سيلوم يحيط بالقلب، وعلى الرغم من أن هناك تنوعًا غير عادي في هذه القبيلة، فإن كثيرًا من المكونات الأساسية في خطة جسم الرخويات يمكن أن تشاهد في (الشكل 34-3).

الشكل 34–2

المحار العملاق. يأتي المحار العملاق ثانيًا بالنسبة إلى المفصليات، فيما يتعلق بأعداد الأنواع الموصوفة. تحتل أفراد قبيلة الرخويات غالبًا كل البيئات على الأرض. هذا المحار العملاق *Tridacna maxima* له لون أخضر بسبب وجود ذات الأسواط العملاقة، تكافلية المعيشة بداخله. تسهم ذات الأسواط العملاقة من خلال عملية البناء الضوئي في معظم غذاء المحار على الرغم من أنه يبقى متغذيًا بالترشيح، مثل معظم ثنائية المصراع. بعض أفراد المحار العملاق قد تصل إلى 1.5 متر طولًا، وتزن ما يقارب 270 كيلوجرامًا.

أ. ب. جـ. د.

الشكل 34–1

تنوع الرخويات. تبدي الرخويات تنوعًا واسع المدى. أ. الأسكالوب اللهبي *Lima scabra* متغذٍ بالترشيح. ب. الأخطبوط ذو الحلقة الزرقاء *Hapalochlaena maculosa* واحد من الرخويات القليلة الخطيرة بالنسبة إلى الإنسان. فعلى الرغم من أنه فائق الجمال، فإنه مزود بمنقار حاد ذي عضة قوية سامة، ويتجنبه الغواصون دائمًا. جـ. الحبار أو النوتي *Nautilus pompilius*، هذا الحيوان ذو الحجرة، كان موجودًا قبل عصر الديناصورات. د. البزاقة الموزية *Ariolimax columbianus* تستوطن شمال غرب المحيط الهادي. وهي ثاني أكبر بزاقة في العالم، حيث يصل طولها نحو 25 سم.

تتفاوت الرخويات في الحجم من حيوانات مجهرية تقريبًا، إلى حيوانات ضخمة. فعلى الرغم من أن معظمها يتراوح بين مليمترات قليلة إلى سنتمترات في أكبر أبعادها، فإن الحبار العملاق قد ينمو إلى 10 أمتار طولًا، وقد يزن 250 كيلوجرامًا، ولهذا فهو يعد من أثقل اللافقريات (على الرغم من أن الديدان الحورية قد تكون أطول كما ناقشنا في الفصل الـ 33). ومن الرخويات الأخرى الكبيرة، ثنائية المصراع التي تنتمي إلى الجنس *Tridacna* أو المحار العملاق الذي قد يصل 1.5 متر طولًا، وقد يزن حتى 270 كجم (انظر الشكل 34-2).

تطورت الرخويات مثل معظم قبائل الحيوان في المحيط، وقد بقيت معظم المجموعات هناك، فالرخويات البحرية واسعة الانتشار، وتتوافر بكثرة غالبًا. بعض مجموعات الرخويات التي غزت الماء العذب والبيئات اليابسة تشمل القواقع، والبزاق، ومحار اللؤلؤ الذي يعيش في الماء العذب، وتوجد رخويات اليابسة بوفرة في الأماكن التي تكون رطبة فصليًّا على الأقل. وقد تبدو بعض هذه الأماكن كشقوق الصخور الصحراوية جافة جدًا، ولكن حتى هذه البيئات فيها مصدر مؤقت للماء في بعض الأوقات على الأقل.

تشكل مجموعة الرخويات مصدرًا مهمًّا لغذاء الإنسان؛ فالمحار بأنواعه، والأسكالوب، وبلح البحر، والأخطبوط، والحبار هي من بين أطايب الطعام. وإن الرخويات مهمة اقتصاديًّا بطرق أخرى. فمثلًا، ينتج اللؤلؤ في المحار، والمادة المسماة أم اللؤلؤ التي تستخدم في الجواهر ومواد الديكور غالبًا، تنتج في أصداف أعداد مختلفة من الرخويات أشهرها أذن البحر.

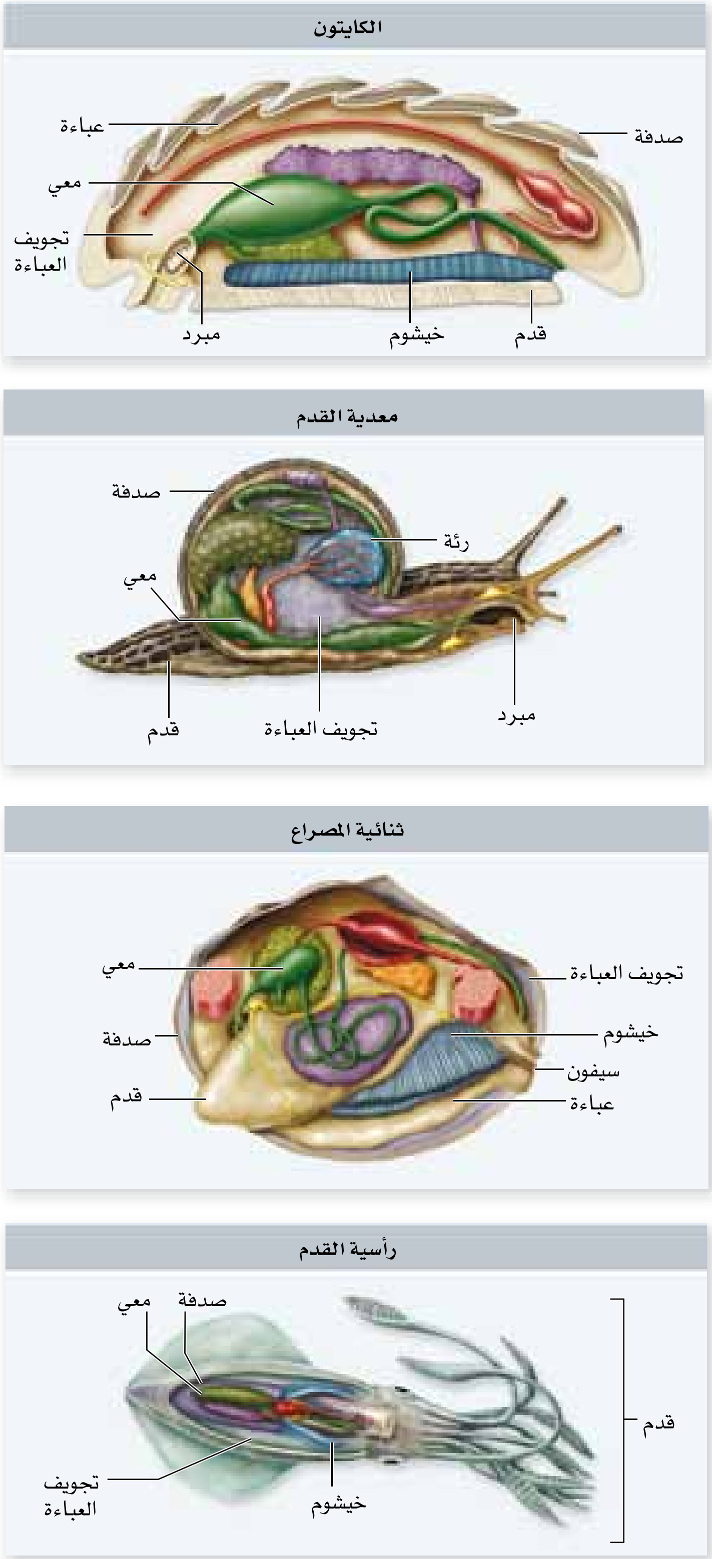
يمكن أن تكون الرخويات آفات، فالرخويات ثنائية المصراع التي تسمى ديدان السفن، تحفر خلال خشب السفن المغمور في البحر مدمرة القوارب والسطوح والدعائم. وبلح البحر المخطط *Dreissena plymorpha* غزا حديثًا الكثير من الأنظمة البيئية للماء العذب عن طريق ماء الصابورة لسفن الشحن، مسببًا ضررًا لكثير من الأنظمة المائية (انظر الشكل 59-16). وتسبب القواقع والبزاق ضررًا واسعًا للأزهار، ولخضراوات البساتين، وللمحاصيل. كذلك تعمل بعض الرخويات بوصفها عوائل للمراحل الوسيطة لكثير من الطفيليات الخطرة، مثل الديدان الخيطية، والديدان المسطحة التي ناقشناها في (الفصل الـ 33).

خطة جسم الرخويات معقدة ومتباينة

في خطة الجسم الأساسية (انظر الشكل 34-3) تكون الرخويات ثنائية التماثل الجانبي، على الرغم من أن هذا التماثل اختفى في أثناء تطور بطنية القدم (القواقع وأقاربها). وعلى الرغم من أنها تُعدّ تقليديًّا حيوانات سيلومية، فإن السيلوم في الرخويات مختزل جدًا، ومقتصر على فراغات صغيرة حول أعضاء الإخراج، والقلب، وجزء من الأمعاء.

الأعضاء الداخلية

تتركز أعضاء الهضم والإخراج والتكاثر في الرخويات في **الكتلة الحشوية** (السنام الحشوي) **Visceral mass**. وتُعدّ القدم العضلي آلية الانتقال الرئيسة، على الرغم من أن هذا الأمر تغير بشكل جذري في رأسية القدم (الأخطبوط، والحبار، وحيوان نوتيلس ذو الحجرات). وإنها قد تمتلك رأسًا متميزًا في النهاية الأمامية للجسم. **العباءة Mantle** وهي طبقة بَشْرية سميكة في الجلد، تغطي الجانب الظهري من الجسم، وتشكل تجويفًا يحتوي أعضاء التنفس (الخياشيم) وفتحات أعضاء الإخراج، والتكاثر، والهضم.



الشكل 34-3

خطط جسم الرخويات.

الخياشيم المشطية Ctenidia أجزاء متخصصة من العباءة، تتكون عادة من نظام من الزوائد الخيطية الغنية بالأوعية الدموية. هذه الزوائد تزيد بشكل كبير المساحة السطحية المتوافرة للتبادل الغازي، وبالنتيجة قدرة الحيوان التنفسية الإجمالية. خياشيم الرخويات المشطية فعالة جدًا، والكثير من الرخويات ذات الخياشيم تستخلص 50% أو أكثر من الأكسجين المذاب في الماء المار خلال تجويف العباءة.

يمر تيار مستمر من الماء، في الرخويات المائية، داخل تجويف العباءة ثم خارجه، إذ تسحبه أهداب الخياشيم. يجلب الماء معه الأكسجين، وفي حالة ثنائية المصراع، يجلب معه الغذاء. وإنه يحمل الفضلات خارجًا، وفي حالة إنتاج الجاميتات، فإنها غالبًا ما تحمل مع تيار الماء هذا.

القدم العضلي للرخويات، قد يكون متكيفًا للانتقال، والتعلق، والقبض على الغذاء (في الحبار والأخطبوط)، أو لأنواع مختلفة من هذه الوظائف. البزاق والقواقع تفرز مخاطًا مشكلة به مسارًا تنزلق عليه باستخدام أقدامها. القدم في رأسية القدم مقسم إلى مجسات، وفي بعض الرخويات التي تعيش في المحيط المفتوح يكون القدم متحورًا إلى بروزات تشبه الأجنحة لزيادة سطح الطفو.

الأصداف

إن السطح الخارجي للعباءة في معظم أفراد هذه القبيلة مسؤول عن إفراز الصدفة، وهذه إحدى الصفات المعروفة جيدًا لهذه القبيلة. ليس للرخويات جميعها أصداف، ولكن الرخويات المعروفة بالراقية لها صدفة ظهرية، تنمو معها بفضل النشاط الإفرازي للعباءة.

تعمل صدفة الرخويات بشكل أساسي على الحماية، فمعظم الأنواع تستطيع أن تنسحب إلى داخل الصدفة. لكن الأصداف تأتي بنماذج متعددة، وكثير من سلالات الرخويات لها أصداف داخلية أو مختزلة، كما في حالة معظم رأسية القدم (الحبار والأخطبوط) ومعدية القدم (البزاق).

تتكون صدفة الرخويات النموذجية من كربونات الكالسيوم التي تنتج خارج الخلايا، وتترتب على هيئة طبقات، وغالبًا ما تغطى بطبقة رقيقة عضوية غنية ببروتين يدعى كُونْكِن. هذه الطبقة الخارجية تحمي الطبقتين الواقعتين تحتها والغنيتين بالكالسيوم من التعرية. تتكون الطبقة الوسطى من بلورات كربونات الكالسيوم المتراصة بكثافة، أما الطبقة الداخلية فهي لؤلؤية في مظهرها، وتزداد سمكًا مع تقدم الحيوان في العمر. وعندما تصل سمكًا كافيًا، فإن هذه الطبقة يمكن أن تعمل كأم اللؤلؤ. يتكون اللؤلؤ عندما ينغرس جسم غريب كحبة رمل بين العباءة والطبقة الداخلية لصدفة الرخويات ذات المصراعين كأنواع المحار. تغطي العباءة الجسم الغريب بطبقة بعد أخرى من مادة الصدفة لتقلل التهيج الذي يسببه ذلك الجسم.

التغذية والإمساك بالفريسة: المِبْرَد (الراديولا)

المبرد Radula هو أحد أهم الصفات المميزة لمعظم الرخويات، وهو عضو يشبه اللسان، قادر على عملية البرد، ويستخدم في التغذية. يتكون المبرد أساسًا من عدد يتراوح بين اثنتي عشرة سنًا إلى مئات من أسنان كيتينية مجهرية مرتبة في صفوف (الشكل 34-4). تستخدم الرخويات التي تعيش على القعر مبردها لكشط الطحالب والمواد الغذائية الأخرى من على السطوح، ثم تنقل هذا الغذاء إلى القناة الهضمية.

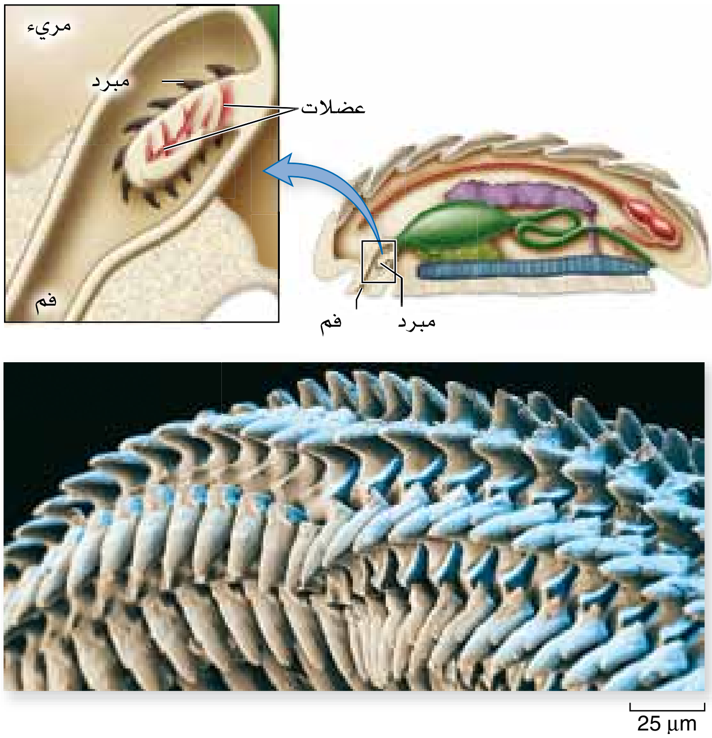
بعض معدية القدم مفترسات نشطة، فبعضها يستخدم مبردًا محورًا للحفر خلال أصداف الفرائس واستخراج الغذاء. والثقوب الصغيرة التي نراها غالبًا في أصداف المحار سببها معدية القدم من نوع حلزون القمر بشكل أساسي، التي كانت قد حفرت بمبردها لتقتل ذات المصراعين، وتستخرج جسمها الهش بوصفه غذاء. معدية القدم من الجنس *Conus* حولت المبرد لديها إلى تركيب يشبه الحربون المرتبط مع غدة سمية يمكن استخدامهما معًا للقبض على فريسة كبيرة كالسمك، وفي بعض الحالات قد يكون هذا السم مؤذيًا للإنسان.

يختفي المبرد في جميع ثنائية المصراع، التي تكيفت بدلًا من ذلك لاستخدام الخياشيم لترشيح ذرات الغذاء من تيارات الماء. ثنائية المصراع البدائية هي متغذيات على الرواسب، وليس لها مبرد أيضًا.

التخلص من الفضلات

تزال الفضلات النيتروجينية من جسم الرخويات عن طريق **النفريديا Nephridia**، وهي نوع خاص من التراكيب الإخراجية. فالنفريديا النموذجية لها قمع مفتوح يدعى **فم النفريديا Nephrostome**، تبطنه أهداب، ويجري أنيبيب ملتف من فم النفريديا إلى مثانة، ترتبط بدورها بفتحة إخراجية.

تجمع الفضلات عن طريق النفريديا من التجويف السيلومي، وتطرح إلى تجويف العباءة، ثم تطرد الفضلات خارجًا من تجويف العباءة عن طريق حركة الضخ المستمرة للخياشيم. يعاد امتصاص السكر، والملح، والماء، ومواد أخرى من قبل جدران النفريديا، ثم تعاد إلى جسم الحيوان بحسب الحاجة لتحقيق التوازن الأسموزي المناسب.



الشكل 34-4

تركيب جهاز المِبْرَد في الكايتون. يتكون المبرد من الكايتين، وهو مغطى بصفوف من أسنان تمتد في اتجاه الخلف. عندما يتغذى الحيوان، فإن فمه يفتح، ويقوم المبرد بجلب الغذاء، وذلك بكشطه نحو الخلف.

الجهاز الدوري المفتوح

على الرغم من أن الرخويات أوليات فم سيلومية، فإن السيلوم مختزل بشكل كبير. فالتجويف السيلومي الرئيس هو حيز دوري مفتوح، أو سيلوم دموي يكوّن جيوبًا عدة وشبكة من الأوعية في الخياشيم، حيث يتم تبادل الغازات. وهذا هو **الجهاز الدوري المفتوح Open circulatory system** للرخويات جميعها باستثناء رأسية القدم الذي يتكون من قلب وجهاز مفتوح، يدور فيه الدم بحرية. قلب الرخويات مكوّن من ثلاث حجرات: اثنتان تجمعان الدم المحمل بالهواء من الخياشيم، وثالثة تضخه إلى أنسجة الجسم الأخرى، وتوجد نماذج أخرى. لرأسية القدم **جهاز دوري مغلق Closed circulatory system**، حيث لا يدخل الدم في اتصال مع الأنسجة.

تكاثر الرخويات

لمعظم الرخويات أفراد ذكور وأخرى إناث، على الرغم من أن القليل من ثنائية المصراع وكثير من معدية القدم التي تعيش في المياه العذبة وعلى اليابسة هي خناث. التلقيح الخلطي هو الأكثر شيوعًا حتى في الرخويات الخناث. وما يبعث على الدهشة أن بعض بزاق البحر والمحار قادر على تغيير جنسه إلى الجنس الآخر مرات عدة خلال فصل واحد.

تنخرط معظم الرخويات المائية في التلقيح الخارجي. فالذكور والإناث تطلق جاميتاتها إلى الماء، حيث تمتزج معًا، ويحدث الإخصاب. لمعدية القدم مع ذلك تلقيح داخلي على الأغلب، حيث يُدخل الذكر المني إلى جسد الأنثى. التلقيح الداخلي ووجود نظام إخراجي فعال يمنع الجفاف صفتان تكيفيتان أساسيتان سمحتا لمعدية القدم باستيطان اليابسة.

يرقة حاملة العَجَل (تروكوفور)

يتطور كثير من الرخويات البحرية عن طريق نمط التفلج الحلزوني، ما يجمعها ضمن الحلزونيات Spiralia. يعطي الجنين يرقة حرة السباحة تدعى **حاملة العجل** (تروكوفور) **Trochophore** (الشكل 34-5أ)، وهي تشبه المراحل اليرقية لكثير من الحلقيات البحرية والحيوانات حاملة العُرُف المدور كثيرًا. تتنقل حاملة العجل عن طريق صف من الأهداب يحيط بمنتصف جسمها.

توجد مرحلة ثانية لحرة السباحة تدعى **حاملة الغشاء Veliger**، تعقب مرحلة حاملة العجل في معظم القواقع البحرية وثنائية المصراع. لمرحلة حاملة الغشاء بداية قدم، وصدفة، وعباءة (الشكل 34-5ب). اليرقتان الأولى والثانية تنجرفان بشكل واسع مع التيارات البحرية سامحة بذلك للرخويات أن تنتشر إلى مناطق جديدة.

أربع طوائف من الرخويات تبين تنوع هذه القبيلة

الآن، سندرس أربعًا من بين الطوائف الثمانية المعروفة والممثلة للقبيلة.

(1) حاملة الصفائح المتعددة- الكايتون.

(2) معدية القدم (أو بطنية القدم) - البطلينوس، والقواقع، والبزاق، وأقاربهم.

(3) ثنائية المصراع- كأنواع المحار، والإسكالوب، وأقاربهم.

(4) رأسية القدم- الحبار، والأخطبوط، ونوتيلوس.

استنتج بعض العلماء، بدراستهم للرخويات الحية وسجل الأحافير، أن أسلاف الرخويات ربما كانت ثنائية التماثل، ومسطحة ظهرًا لبطن، وغير مقسمة، وأشبه بالديدان، وكانت تنزلق على سطحها البطني. وربما كان لهذا المخلوق السلف جليد

يرقة حاملة العرف في الرخويات

أ.

مرحلة حاملة الغشاء في معدية القدم

ب.

الشكل 34-5

مراحل في دورة حياة الرخويات. أ. يرقة حاملة العرف في الرخويات. تتميز بعض الحلقيات وقبائل أخرى قليلة أيضًا بيرقات مشابهة. **ب.** مرحلة حاملة الغشاء في معدية القدم.

كيتيني وأفرزَ أشواكًا كلسية. في حين يعتقد علماء آخرون أن الرخويات تطورت من أسلاف مقسمة، وأنها أصبحت غير مقسمة ثانويًّا.

طائفة حاملة الصفائح المتعددة: الكايتون

الكايتون (طائفة حاملة الصفائح المتعددة **Polyplacophora**) وهي رخويات بحرية لها أجسام متطاولة ذات ثماني صفائح كلسية ظهرية متراكبة. يكون الجسم تحت الصفائح غير مقسم، لكن الكايتون له ثماني مجموعات من عضلات ساحبة قدمية، ظهر بطنية وخياشيم متكررة تسلسلية.

يزحف الكايتون باستخدام قدم عريض مسطح يحاط بأخدود أو تجويف عباءة تترتب فيه الخياشيم. معظم الكايتون آكلة أعشاب قارضة تعيش في البيئات البحرية الضحلة، ولكن بعضها يعيش في أعماق تزيد على 7000 م (الشكل 34-6).

الشكل 34–6

الكايتون النبيل ***Eudoxochiton nobilis*** **من نيوزلاندا.** يستطيع قدم الكايتون أن يمسك الوسط الذي يعيش عليه بقوة، ما يجعل من الصعب إزالة الكايتون من مكانه بفعل الأمواج أو المفترسات.

طائفة معدية القدم: الحلزون والبزاق

طائفة **معدية القدم Gastropoda** تحتوي نحو 40,000 نوع موصوف من البطلينوس، والقواقع، والبزاق، والحيوانات المشابهة. هذه الطائفة مكونة أساسًا من حيوانات بحرية، ولكنها تحتوي أيضًا أنواعًا تعيش في المياه العذبة وعلى اليابسة (الشكل 34-7). معظم معدية القدم لها صدفة، ولكن بعضها كالبزاقة وعارية الخياشيم (أو بزاقة البحر) فقدت أصدافها خلال مسار التطور. تزحف معدية القدم عادة باستخدام القدم الذي قد يتحور للسباحة.

يحتوي رأس معظم معدية القدم زوجًا من المجسات ذات أعين عند قاعدتها. في حلزون الحديقة النموذجي، قد يكون هناك زوج من المجسات: أحدهما يحمل عيونًا عند نهاياتها. معدية قدم أخرى، لها مجسات إضافية في أجزاء أخرى من الجسم بما في ذلك في العباءة وعلى طول القدم. وهذه المجسات هي تراكيب حسية تخدم بوصفها مجسات كيميائية أو آلية.

تمر معدية القدم في أثناء مرحلة التطور الجنيني بعملية التواء. **والالتواء Torsion**، وهو معروف فقط في معدية القدم، عملية أزيح بها تجويف العباءة والشرج من موقع خلفي إلى مقدمة الجسم، أي بالقرب من موقع الفم. يحدث الالتواء بنمو غير متناسب للعضلات الجانبية، أي إن جانبًا من اليرقة ينمو بسرعة أكبر بكثير من الآخر. وهي غالبًا ما تقود إلى اختزال أو اختفاء للأعضاء المتبقية بعد الالتواءات كالنفرديا، والغدد التناسلية، وأعضاء أخرى داخلية. ولهذا، فإن معدية القدم ليست ثنائية التماثل الجانبي.

هناك عملية أخرى تتراكب فوق الالتواء تدعى **الالتفاف Coiling** أو الالتواء الحلزوني للصدفة. حدثت هذه العملية في مجموعات أخرى من الرخويات كرأسية القدم، وتشير سجلات الأحافير إلى أن أوائل معدية القدم كانت ملتفة، ولكنها لم تكن ملتوية (التفاف الصدفة فقط).

بزاق البحر أو عارية الخياشيم مفترسات نشطة. بعض الأنواع من عارية الخياشيم، لها قدرة غير عادية على استخلاص الكيس الخيطي اللاسع من بوليب اللاسعات، التي تأكلها وتنقلها خلال قناتها الهضمية إلى سطح أجسامها سليمة، وتستخدمها لحماية نفسها. سميت عارية الخياشيم هكذا نسبة لخياشيمها، التي بدلًا من أن تكون محاطة بتجويف العباءة، تكون معرضة على السطح الظهري (الشكل 34-8).

في معدية القدم التي تعيش على اليابسة، يكون تجويف العباءة الفارغ، الذي كان مملوءًا بالخياشيم في أسلافها البحرية، غنيًّا بالأوعية الدموية، وهي تخدم في النهاية بوصفها رئة. هذا التركيب تطور في بيئات غنية بالأكسجين، فالرئة تمتص الأكسجين من الهواء بكفاءة أكبر مما تفعل الخياشيم، ولكنها لا تكون كذلك تحت الماء.

طائفة ثنائية المصراع: ثنائية الأصداف

أعضاء طائفة **ثنائية المصراع Bivalvia** تضم المحار، والأسكالوب، وبلح البحر، وأنواعًا أخرى. يوجد 10,000 نوع حي من ثنائية المصراع تقريبًا. تعيش معظم الأنواع في البحر على الرغم من وجود كثير منها في المياه العذبة. يوجد أكثر من 500 نوع من بلح البحر المنتج للؤلؤ، أو حوريات الماء، تعيش في ماء الأنهار والبحيرات العذبة في أمريكا الشمالية.

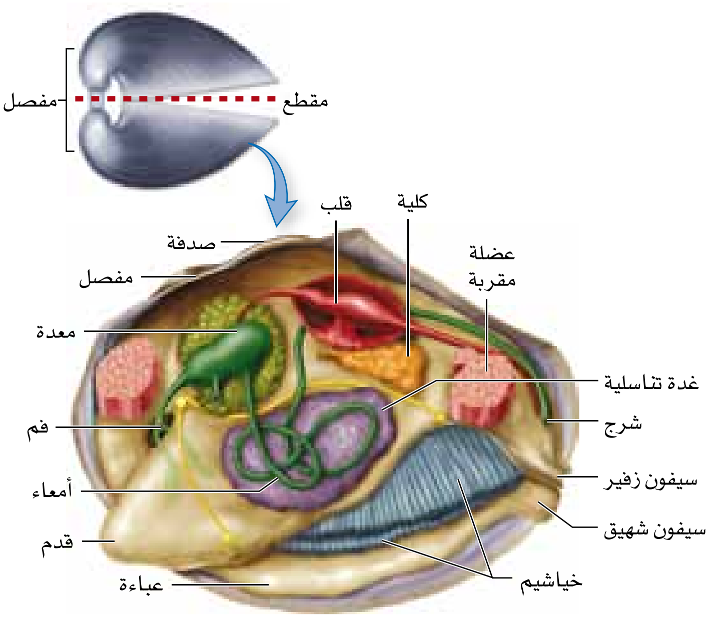
لثنائية المصراع صدفتان جانبيتان (يمنى ويسرى) ترتبطان معًا ظهريًّا (الشكل 34-9). فهناك رابط على شكل مفصل بينهما، ويجعلهما تفتحان، ويسحب هذا الرابط عضلة ضخمة واحدة أو اثنتين يمكنهما سَحْب الصدفتين نحو بعضهما.

الشكل 34–7

الرخويات معدية القدم. حلزون غابات أوريجون البري *Allagona townsendiana*

الشكل 34–8

عارية الخياشيم (أو بزاق البحر). الألوان الغامقة لكثير من عارية الخياشيم تحذر المفترسات من لسعاتها القوية.



الشكل 34-9

رسم تخطيطي للمحار. الأعضاء الداخلية والقدم مبينة هنا. الصدفة اليسرى والعباءة أزيلتا. ثنائية المصراع كالمحار تدوِّر الماء خلال خياشيمها، وترشح حبيبات الغذاء.

تفرز العباءة الصدفة والرباط، وتغلف الأعضاء الداخلية ضمن هذا الزوج من الأصداف.

الشكل 34-10

حل المشكلات من قبل الأخطبوط. هذا الأخطبوط ذو الشهرين من العمر (*Octopus vulgaris*) قُدِّم له سلطعون داخل مرطبان، وهو يحاول أن يفك غطاء المرطبان للوصول إلى السلطعون. وعلى الرغم من أنه فشل في هذه المحاولة إلاّ أنه نجح في بعض الحالات.

تسحب العباءة غالبًا نحو الخارج لتشكل سيفونين: واحدًا لتيار الماء الداخل والآخر للتيار الخارج. وهما يدعيان **سيفون الشهيق Inhalant** و**سيفون الزفير Exhalant**. وظيفة السيفون، أنه يسمح لثنائية المصراع سَحْب الماء وترشحه، بينما هي مطمورة تمامًا في الرواسب. يوجد كذلك خيشوم مثني معقد على كل جانب من الكتلة الحشوية. تتألف هذه الخياشيم من أزواج من الخيوط التي تحتوي أوعية دموية عدة. تنشئ الحركة الإيقاعية المنتظمة للأهداب الموجودة على الخياشيم نمطًا محددًا لدوران الماء.

معظمُ ثنائية المصراع متغذياتٌ بالترشيح، تعيش ملتصقة بالأرضية أو مطمورة في الرواسب، وهي تستخلص الحيوانات الصغيرة من الماء المار خلال تجويف العباءة. ليس لثنائية المصراع رأس مميز أو مبرد، وهي بهذا تختلف عن بقية الرخويات (انظر الشكل 34-3). معظمها لها قدم يشبه الأسفين ربما تطور في الأنواع التي لا تلتصق بأرضية المحيط، للزحف، والحفر، وتنظيف الحيوان، أو بتعليقه داخل جحره. بعض أنواع المحار يستطيع الحفر في الرمل أو الطين بسرعة كبيرة باستخدام انقباضات قدمه العضلية.

تنتقل ثنائية المصراع بشكل واسع من مكان إلى آخر، عندما تكون على شكل يرقة. وعلى الرغم من أن معظم الحيوانات البالغة تتكيف مع طريقة العيش في الحفر، إلا أن أنواع الأسكالوب والمحار المبّرد يمكن أن تتحرك بخفة باستخدام عضلات مقربة ضخمة لتقريب صدفتيها من بعضهما. هذه العضلات هي التي تأكلها عادة في وجبة الأسكالوب. تكون حافة جسم الأسكالوب مبطنة بنتوءات تشبه المجسات وبوجود عيون معقدة بينها.

طائفة رأسية القدم: الأخطبوط والحبار ونوتيلوس

يعيش أكثر من 600 نوع من طائفة **رأسية القدم Cephalopoda**- الحبار، والأخطبوط، ونوتيلوس ذو الحجرات- بشكل مطلق في المحيط. هذه حيوانات بحرية ومفترسة نشطة تسبح عادة بخفة، وتتنافس بنجاح مع الأسماك. تطور القدم هنا إلى مجموعة من الأذرع المزودة بكؤوس شافطة، وتراكيب التصاقية أو خطافات تقبض على الفريسة بفعالية. فالحبار له 10 أذرع، والأخطبوط كما يشير اسمه له 8 (-Octo تعني 8) ونوتيلوس ذو الحجرات له بين 80 إلى 90 ذراعًا. بعد إيقاع الفريسة في شركها باستخدام الأذرع، تعض رأسية القدم الفريسة بزوج من الفكوك القوية التي تشبه المنقار، ثم تسحبها نحو فمها عن طريق المبرد الذي يعمل كاللسان. لرأسية القدم جهاز عصبي متقدم جدًا، ودماغها متميز بين اللافقريات. وعيونها بالغة التفصيل تشبه كثيرًا عيون الفقريات، على الرغم من أنها تطورت بشكل مستقل (انظر الفصل الـ 45). يُظهر كثير من رأسية القدم نمطًا معقدًا من السلوك ومستوى عاليًا من الذكاء، فالأخطبوط يمكن تدريبه للتمييز بين أصناف عدة من الأشياء، وهو قادر على الهرب من حوض يحتويه للإمساك بفريسة في حوض آخر، ثم يعود إلى حوضه الأصلي (انظر الشكل 34-10). إنَّ رأسية القدم هي الرخويات الوحيدة التي لها جهاز دوري مغلق.

وعلى الرغم من أنها تطورت من أسلاف ذات أصداف، كما هو حال نوتيلوس ذي الحجرات، وكثير من أحافير رأسية القدم مثل القرنيات والسهيمات، فإنّ معظم رأسية القدم الحية تفتقر إلى صدفة خارجية.

أصبحت رأسية القدم ناجحة بشكل غير اعتيادي، عندما أصبحت قادرة على قضاء معظم وقتها سابحة في المياه المفتوحة، بدلًا من البقاء في القعر، مثل معظم الرخويات. لقد أدى هذا الأمر إلى اختزال تطوري، ثم فقدان نهائي لأصدافها الثقيلة. فلسان البحر، وهو عظم السبيدج، والريشة الأخف للحبار، أصداف تكون في الداخل، تعطي هذه الحيوانات بعض الصلابة دون إضافة وزن كبير لها. وأخيرًا، فإن الصدفة الداخلية هذه تختفي تمامًا في السلالات التي أنتجت الأخطبوطات.

الشكل 34–11

الدفاع عن طريق الحبر في أخطبوط الهادي الكبير (*Octopus dofleini*) عندما يزعجه أحد الغواصين. يُطلق الأخطبوط والحبار سائلًا ضبابيًا أدكن اللون عندما تهددهما المفترسات.

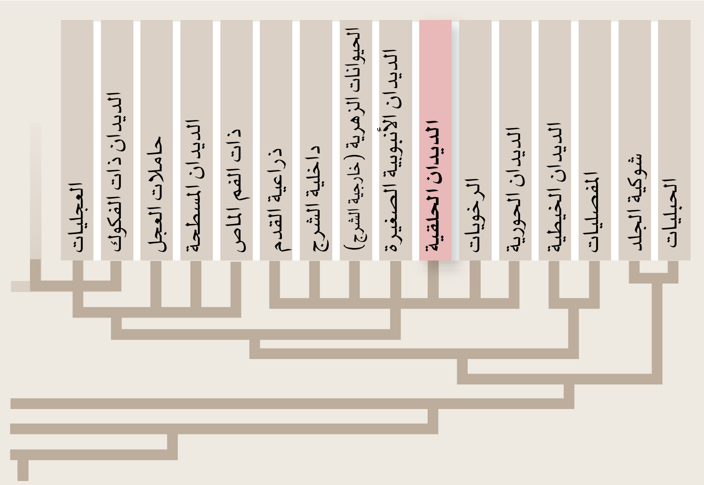
تأخذ رأسية القدم الماء كبقية الرخويات إلى داخل تجويف الجبة، ثم تطرده خارجًا في هذه الحالة خلال سيفون واحد. لقد حورت رأسية القدم هذا النظام إلى وسيلة دفع نفاثة. فعندما تشعر بالتهديد، تطلق الماء بعنف، وتنطلق بسرعة خلال الماء. كثير من رأسية القدم لها كيس حبر، يحتوي سائلًا بنيًا أسود، تطرده خلال الشرج مشكلًا غيمة من الحبر لإرباك المفترس (الشكل 34-11).

معظم الأخطبوط والحبار قادر على تغيير لونه وقوامه ليلائم الخلفية التي يعيش فيها، أو ليرسل إشارات إحداها إلى الأخرى. وهي تنجز هذه المهمة باستخدام حاملات الصبغة، وهي أكياس مغروسة في الطلائية، وتحتوي أصباغًا، وبعض رأسية القدم يمكن أن تستضيف بكتيريا مضيئة، تستخدمها لإعطاء ضوء مضاد لتجنب الافتراس.

الرخويات لها جهاز إخراج فعّال، وتراكيب مشطية للتنفس، ونظام خاص للتغذية، يدعى المبرد. عباءة الرخويات لا تفرز فقط الصدفة الواقية، بل تشكل تجويفًا ضروريًا للتنفس والإخراج، وتحرير الجاميتات. تتكاثر معظم الرخويات عن طريق التلقيح الخارجي مع بعض الاستثناءات. يرقة حاملة العجل تشبه يرقة الحيوانات ذات العرف المدور.

توجد أربع طوائف للرخويات تختلف في الشكل الخارجي. فالكايتون له صفائح ظهرية متراكبة، ويزحف على القعر. ويعيش كثير من معدية القدم كالقواقع والبُزاق في البيئات اليابسة. ثنائية المصراع هي رخويات ذات صدفتين، وتضم أنواع المحار، وبلح البحر والأسكالوب، وغيرها. وبعض منها يعيش في المياه العذبة. أما رأسية القدم، فتضم الحَبار والأخطبوط، ونوتيلوس ذا الحجرات.

2-34 قبيلة الحلقيات: الديدان الحلقية



أحد الابتكارات المهمة في تركيب جسم الحيوان كان نشوء التقسيم، أي بناء الجسم من سلسلةٍ من الحلقات المتشابهة أو الوحدات المتكررة (انظر الفصل الـ 32). نشأ التقسيم مراتٍ متعددة في أثناء تطور الحيوان. ولهذا، فإن هناك أنماطًا مختلفة للتقسيم تظهر في القبائل المختلفة. والديدان الحلقية، **شعبة الحلقيات Annelida** (الشكل 34-12) هي واحدة من هذه الأمثلة.

إحدى فوائد كون الجسم مبنيًا من قطع أو أقسام، إحكامُ السيطرة على التكوين الجنيني، وعلى وظيفة هذه الوحدات، أي على مستوى القطع المفردة أو مجموعات القطع وهو أمرٌ نسميه التخصص. فمثلًا، قد تمتلك القطع المختلفة تشكيلات مختلفة من الأعضاء أو تنجزُ وظائفَ مختلفة تتعلقُ بالتكاثر، والتغذية، والانتقال، والتنفس، والإخراج.

الشكل 34–12

الحلقيات كثيرة الأشواك. *Nereis virens* هي ديدان متعددة الأشواك، بحرية، متطفلة، واسعة المدى، ومزودة بأشباه أقدام ريشية للحركة وللتنفس، إضافة إلى فكوك للصيد، وتستخدم طُعْمًا في أثناء صيد الأسماك.

يعيش ثلثا الحلقيات تقريبًا في البحر (نحو 8 آلاف نوع)، والبقية التي تشكل قرابة 3100 نوع هي ديدان الأرض. وعلى الرغم من أنها تعدّ تقليديًّا مجموعة طبيعية، فإن وجود أصلٍ واحد للحلقيات أمرٌ غير مثبت جيدًا. فمثلًا صُنفت ذات الفم الماص يومًا ما من الحلقيات، ولكن دليلًا جديدًا يشير إلى أنها قد تكون أقرب إلى عديمة السيلوم (انظر الفصل الـ 32).

للحلقيات قطعٌ جسمية متميزة تشبه الحلقة

بشكل عام يُقسم جسم الحلقيات إلى قطعٍ حلقية متميزةٍ.

القطع المتكررة

يتكون جسم الدودة الحلقية من سلسلةٍ من القطع تشبه الحلقة، تمتد على طول الجسم، مشابهة بذلك كعكات عدة من الدونات، أو مجموعة من النقود المعدنية بعضها فوق بعض (الشكل 34-13). تنفصل هذه القطع عن بعضها داخليًّا **بحواجز Septa**، وتفصل الحواجز الإنشائية أقسام سفينةٍ أو غواصة. وتتكرر في كل قطعةٍ دائرية أعضاء الإخراج والانتقال.

ينشئ السائل داخل سيلوم كل قطعة هيكلًا هيدروستاتيكيًّا (مدعومًا بسائل)، ما يُعطي القطع صلابةً، كما هو حال البالون المنفوخ (انظر الفصل الـ 47). تدفع العضلات الموجودة في كل قطعة السائل الموجود في السيلوم، ما يسمح للدودة الحلقية أن تتحرك بطريقةٍ معقدة. توجد أشكال عدة غير مقسمة مثل شوكيات الذيل (الديدان الملعقة) التي تعيش مطمورة في الطين، أو بعض الحلقيات المجهرية التي تعيش في الفراغات بين حبات الرمل.

القطع المتخصصة

أصبحت القطع الأمامية للحلقيات محورةً لتضم أعضاء الحس المتخصصة. بعضها حساسٌ للضوء وبعضها الآخر له عيونٌ معقدةٌ ذات عدسات وشبكيات. كذلك هناك عقدةٌ دماغيةٌ متطورة، أو دماغ موجود في الجزء الأمامي من الجسم.

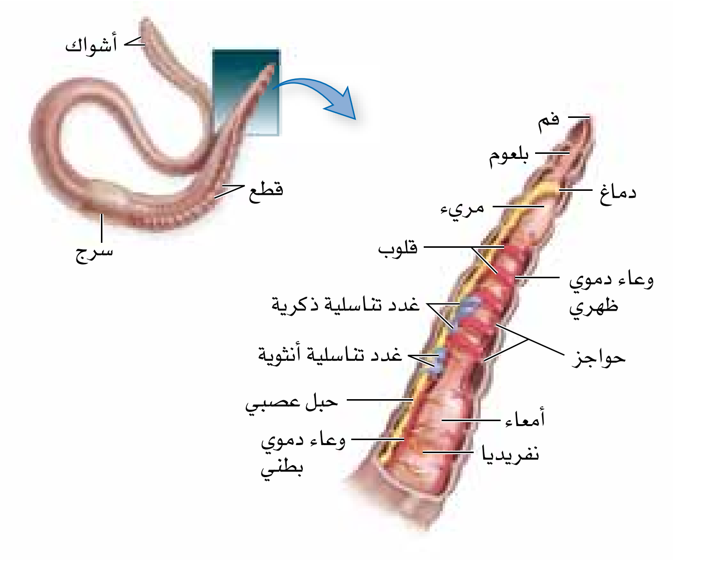
الوصلات بين الحلقيات

على الرغم من وجود حواجز تفصل القطع، فإن المواد والمعلومات تمر بينها. فالحلقيات لها جهازٌ دماغي ظهري مغلق، يحمل الدم من قطعةٍ إلى أخرى. وهناك حبلٌ عصبيٌ بطني يربط المراكز العصبية أو العُقد في كل حلقة مع بعضها ومع الدماغ. هذه الوصلات العصبية سماتٌ حرجة تسمح للدودة أن تعملَ كحيوانٍ متناسقٍ موحد.

تتحرك الحلقيات بانقباض قطع الجسم

خطة جسم الحلقيات الأساسية هي أنبوب داخل أنبوب، حيث القناة الهضمية الداخلية، وهي أنبوب يجري من الفم إلى الشرج، معلقٌ داخل السيلوم الذي يبطنه نسيج الميزودرم. الأنبوب الذي يكون القناة الهضمية له أجزاء عدة: البلعوم، والمريء، والحوصلة، والقانصة، والأمعاء- متخصصةٌ لوظائفَ مختلفة.

تستخدم الحلقيات الهيكل الهيدروستاتيكي للانتقال (انظر الفصل الـ 47). لكي تتحرك، تقبض الحلقيات العضلات الدائرية التي تحيط بكل قطعة، يعصرُ هذا الفعل القطعة مسببًا حركة سائل السيلوم نحو خارج القطعة، كما يُعصر أنبوب معجون الأسنان، فتتطاول القطعة، وتصبح أرفع. يلي ذلك انقباض العضلات الطولية التي تمتد على طول الدودة، وتعيد كل قطعةٍ إلى شكلها الأصلي. في معظم



الشكل 34-13

قبيلة الحلقيات، قليلة الأشواك. تبدي دودة الأرض خطة جسم، تعتمد على قطع جسم متكررة. والقطع مفصولة عن بعضها داخليًّا عن طريق حواجز.

مجموعات الحلقيات، تمتلك كل قطعة بشكلٍ نموذجي **أشواكًا Chaetae** وهي أهلاب من الكايتين تساعد على تعلق الدودة وتثبيتها عند الانتقال. فبإظهار الأشواك في بعض القطع وتثبيت الدودة في الأرض التي تستقر عليها، وسحبها في قطعٍ أخرى، تستطيع الدودة أن تدفع جسمها جزءًا بعد جزء في أي اتجاه.

معظم الحلقيات لها جهازٌ دوريٌّ مغلق، وهي بهذا لا تشبه مفصلية الأرجل أو الرخويات من غير رأسية القدم. تتبادل الحلقيات الأكسجين وثاني أكسيد الكربون مع البيئة خلال سطح الجسم، فمعظمها يفتقر إلى الخياشيم أو الرئات. يصل معظم الأكسجين إلى الأجزاء المختلفة من أجسامها خلال الأوعية الدموية. بعض هذه الأوعية في النهاية الأمامية لجسم الدودة متوسعة، وذات جدر عضلية سميكة، فتعمل بوصفها قلوبًا تضخ الدم. دودة الأرض لديها خمسة أوعية نابضة على كل جانب تعمل بوصفها قلوبًا، تساعد على تحريك الدم من الوعاء الظهري الرئيس، وهو الوعاء الأساسي لضخ الدم إلى الوعاء البطني الرئيس.

يتألف الجهاز الإخراجي للحلقيات من نفريديا قمعية الشكل مهدبة بشكلٍ عام، وشبيهة بتلك التي في الرخويات. هذه النفريديا- كل قطعة تحتوي على زوج- تجمع الفضلات، وتنقلها خارج الجسم خلال السيلوم عن طريق أنابيب إخراجية متخصصة. بعض الحلقيات متعددة الأشواك لها نفريديا ابتدائية شبيهةٌ بتلك التي للبلاناريا، أو للأطوار اليرقية في الرخويات.

صُنفت الحلقيات تقليديًّا في ثلاث طوائف

يوجد نحو 12.000 نوع موصوف من الحلقيات، توجد في بيئات مختلفة عدة. وهي تتباين في الطول من صغيرة (نصف مليمتر تقريبًا) إلى أكثر من 3 أمتار في بعض متعددة الأشواك ودودة الأرض الأسترالية العملاقة. وعلى الرغم من أن الحلقيات صُنفت تقليديًّا في ثلاث طوائف هي: متعددة الأشواك (غالبًا ديدان بحرية)، وقليلة الأشواك (معظمها تعيش على اليابسة، وتضم دودة الأرض)،

والعلق الطبي، فإن الحالة الراهنة للقبيلة هي حالة اضطراب؛ لأن وجود أصل واحد لمتعددة الأشواك والحلقيات ليس مثبتًا بشكل جيد. لهذا السبب، فإن من المحتمل أن يتغير تصنيف الحلقيات في المستقبل القريب، أما الآن، فإننا سنبقي على التقسيم التقليدي إلى ثلاث طوائف.

طائفة متعددة الأشواك التقليدية

تضم **متعددة الأشواك Polychaetae** ديدان المحار، والديدان الريشية، والديدان القشرية، والديدان الخرقاء، وديدان المروحة المزدوجة، وفأر البحر، وديدان الطاووس، والديدان الأنبوبية العميقة وغيرها. وغالبًا ما تكون هذه الديدان جميلة بشكلٍ مدهش، وذات أشكال غير عادية وألوانٍ مشعة (الأشكال 34-12، 34-14). متعددة الأشواك غالبًا ما تشكل جزءًا أساسيًّا في السلسلة الغذائية البحرية؛ لأنها متوافرةٌ بشكل هائل في بعض البيئات.

تعيش متعددة الأشواك في أنابيب أو جحورٍ دائمة من الطين المتصلب، والرمل، والإفرازات المخاطية، وكربونات الكالسيوم. تطلق متعددة الأشواك المستقرة هذه مجموعة من المجسمات الريشية تبحث في الماء عن الغذاء، ما يجعل هذه المخلوقات تتغذى بالترشيح بشكلٍ أساسي. بعض متعددة الأشواك سابحاتٌ نشطة، أو زاحفاتٌ، أو تعيش في الجحور. وكثير منها مفترساتٌ نشطة، ولها فكوكٌ قوية. لمتعددة الأشواك بروزات جانبية لحمية مزدوجة تشبه المجاذيف، تدعى **نظائر الأقدام Parapodia** في معظم قطع الجسم. تستخدم نظائر القدم هذه، التي تحمل أشواكًا كالأهلاب، في السباحة والحفر والزحف. وتستطيع أيضًا أن تؤدي دورًا مهمًّا في تبادل الغازات؛ لأنها تزيد بشكلٍ كبير المساحة السطحية للجسم. بعض متعددة الأشواك التي تعيش في جحورٍ أو أنابيب، قد يكون لها نظائر قدم تشبه الخطافات تساعد على رُسو الدودة، وبعض نظائر القدم قد تتحول إلى تراكيب تشبه الخياشيم.

لا توجد قناة هضمية لأنواع عدة من الديدان الأنبوبية التي تعيش في عمق البحر عندما تكون بالغةً، ولكنها قادرةٌ على أن تزرعَ بكتيريا مؤكسدة للكبريت، ما يسمح للدودة أن تنمو بشكلٍ كبير. تشكل هذه الأنواع حقول الديدان الأنبوبية في الثغرات الحرارية المائية، كما هو الحال في أنواع الجنس *Riftia* (الشكل 34-15).

الجنس في متعددة الأشواك منفصل عادةً، والإخصاب غالبًا خارجي، يحدث في الماء وبعيدًا عن كلا الأبوين. عادةً، تفتقر متعددة الأشواك إلى غدد تناسلية دائمة، وليس كبقية الحلقيات الأخرى. إنها تنتج جاميتاتها مباشرةً من خلايا جرثومية في بطانة السيليوم أو في الحواجز بين القطع. يؤدي الإخصاب إلى تفلُّج حلزوني، يتبعه إنتاج يرقة حاملة عجلٍ مهدبة متحركة شبيهة بتلك التي للرخويات. تتطور اليرقة حاملة العجل جنينيًّا خلال فترة طويلة بين العوالق قبل أن تبدأ بإضافة حلقاتٍ لجسمها من منطقة نموٍ خلفية.

الشكل 34-14

متعددة الأشواك. الدودة الهلبية اللامعة *Oenone fulgida*.

الشكل 34-15

الديدان الأنبوبية العملاقة تعيش في ثغرات مائية حارة عميقة في البحر قرب جزر غلاباغوس. هذه الديدان الأنبوبية والحيوانات المرتبطة بها (لاحظ السلطعون الأبيض الصغير)، هي أمثلة لمجتمع يعتمد على غاز كبريتيد الهيدروجين أكثر من اعتماده على الشمس مصدرًا للطاقة.

طائفتا قليلة الأشواك والعلق التقليديتان

تشمل **قليلة الأشواك Oligochaeta** دودة الأرض، وأشكالًا أخرى من ديدانٍ مقسمة تطورت ضمن هذه المجموعة كالعلق الطبي. كان يُعَدُّ العلق الطبي سابقًا طائفةً منفصلة Hirudinea، ولكنه الآن يُعدُّ تحت مجموعة من قليلة الأشواك. سوف نناقش أولًا خطة جسم دودة الأرض، ثم نتبعها بتلك التي للعلق الطبي.

دودة الأرض. يتألف جسم دودة الأرض النموذجية من 100-175 حلقة متشابهة، وفم على القطعة الأولى؛ وشرج على القطعة الأخيرة. تبدو دودة الأرض كأنها تشق طريقها خلال التربة؛ لأنها تبتلع التراب من خلال بلعومها القوي. يمر كل شيءٍ تبتلعه خلال قناتها الهضمية الطويلة المستقيمة. تطحن إحدى مناطق هذه القناة، وهي القانصة المواد العضوية بمساعدة دقائق التربة. تُلقى المادة التي تمر خلال جسم الدودة خارج فتحة الجحر على شكل إخراج يتكون من كثبانٍ غير منتظمة، وبهذه الطريقة تُسهم في تفكيك التربة وتهويتها وخُصوبتها.

وبالنظر إلى نظام حياتها تحت الأرض، من غير المستغرب ألا تكون لدودة الأرض عيون. لكن دودة الأرض تمتلك خلايا حسية متعددة للمس، وللكيماويات، وللضوء، ومعظمها يتركز في القطع قرب كل نهايةٍ للجسم- تلك القطع التي تصادف على الأغلب الضوء والمنبهات الأخرى. لدودة الأرض عددٌ أقل من الأشواك من متعددة الأشواك، وتفتقر إلى نظائر القدم، وإلى منطقة رأسٍ متميزة.

ديدان الأرض خناث، وهذه طريقة أخرى تختلف بها معظم متعددة الأشواك. فعندما تتزاوج (الشكل 34-16) تتجه نهاياتها الأمامية في اتجاهاتٍ متعاكسة، وتتلامس سطوحها البطنية. السرجُ هو شريط منتفخ على جسم الدودة، والمخاط الذي يفرزه يمسك الدودتين معًا عند الجماع. تنتقل الخلايا المنوية المتحررة من ثقوبٍ في قطع متخصصة لأحد شركاء الزواج إلى مستقبلات المني للآخر، وتتم العملية بكلا الاتجاهين في الوقت نفسه. بعد انفصال الدودتين بيومين إلى ثلاثة أيام، يُفرز السرجُ في كل دودة شرنقة مخاطية محاطة بطبقةٍ واقيةٍ من الكايتين. عندما يمر هذا الغمد فوق الثقوب الأنثوية في الجسم- وهي عملية تتم عندما تتحرك الدودة- فإنه يتسلّم البيوض ويدمجها مع المني الذي ألقيَ سابقًا. يحدث إخصاب البيوض ضمن الشرنقة، وعندما تمر الشرنقة في النهاية فوق نهاية الدودة يغلق طرفاها. تتطور البيوض ضمن الشرنقة، مباشرة إلى ديدان صغيرة شبيهة بآبائها.

العلق الطبي. يوجد العلق الطبي في المياه العذبة على الرغم من أن قليلًا منه بحري، وبعض العلق الطبي الاستوائي يقطنُ في بيئاتٍ يابسة. يتراوح طول معظم العلق الطبي بين 2-6 سنتمترات، ولكن أحد أنواعه الاستوائية يصل إلى 30سم. يكون العلق الطبي عادةً منبسطًا ظهرًا لبطن كالديدان المسطحة. العلق الطبي خناث، ويطور سرجًا في أثناء فصل التزاوج، والإخصاب الخلطي إجباري؛ لأنه غير قادر على إخصاب نفسه.

التجويف السيلومي للعلق الطبي مختزل ومتواصلٌ خلال الجسم، وغير مقسم إلى حلقاتٍ منفصلة، كما في متعددة الأشواك وقليلة الأشواك الأخرى. طور العلق الطبي ممصات عند إحدى نهايتي الجسم أو كلتيهما، وهو يستعمل للانتقال وللإمساك بالعائل. العلق الذي له ممصاتٍ عند كلتا النهايتين يتحرك بتعليق إحدى النهايتين أولًا ثم الأخرى إلى الوسط، ثم ينثني بينهما. كثير من الأنواع قادر على السباحة أيضًا، باستثناء نوعٍ واحد؛ لأن العلق الطبي ليس له أشواك.

طور العلق الطبي قدرةً على مص الدم أو السوائل الأخرى لعائلها، وهي قدرةٌ موجودةٌ في أكثر من نصف الأنواع المعروفة للعلق الطبي. تبقي كثير من أنواع العلق الطبي الطفيلي الذي يعيش في الماء العذب على عوائلها مددًا طويلة، ويمتص دم العائل بين الفينة والأخرى.

أحد أنواع العلق المعروفة جيدًا هو العلق الطبي *Hirudo medicinalis* (الشكل 34-17). أفراد هذا النوع يتراوح طولها من 10-12 سنتمترا، ولها فكٌّ كيتيني يشبه الشفرة يبرد خلال جلد الضحية. يُفرز العلق مادة مانعة للتجلط في الجرح؛ ليمنع الدم من التجلط، وتقوم عضلاته الماصة بضخ الدم بسرعة حالما تفتح ثقبًا. استخدم العلق في الطب مئات من السنين لمص الدم من مرضى كان يُعتقد خطأً أن أمراضهم زيادة الدم. في الوقت الحاضر، لا تزال شركات الأدوية الأوروبية تربي العلق وتبيعه، ولكنها تستخدمه لإزالة الدم الزائد بعد جراحاتٍ معينة، أو لمنع الدم من التخثر في الأطراف المقطوعة التي أعيد وصلها. قد يتجمع الدم عقب الجراحة؛ لأن الأوردة قد لا تعمل بشكلٍ صحيح وتفشل في تدوير الدم. وقد يوقِفُ الدم المتجمع هذا التزويد الشرياني بدمٍ جديد، وتموت الأنسجة غالبًا. وعندما يزيل العلق الدم الزائد تتكون شعيراتٌ دَموِيةٌ جديدة في غضون أسبوع، ويبقى النسيج حيًّا.

يَستخدم العلق من أجل تغذيته مواد موسعة للأوعية ومواد مخدرة قوية؛ لكي يتجنب أن يُكشف خلال ثقبه للجلد. يجري الآن فحصُ المواد المانعة للتخثر والخصائص المخدرة لعضة العلق من قبل شركات الأدوية. وربما لاحظ الأشخاص الذين صادفوا علقًا في البرية، أنه لا يمكن الشعور به عندما يتناول وجبة الدم، بل غالبًا ما يُحَس به عندما يبدأ تدفق الدم من الجرح المتبقي الذي يشبه حرف Y. يكشف العلق عائله بتحري تركيز ثاني أكسيد الكربون في البيئة. في بعض الغابات الاستوائية وبعد ثوانٍ من الوقوف في مكانٍ ما، يمكن للمرء أن يرى أعدادًا كبيرة من العلق تأتي من جميع الاتجاهات في اتجاه مركز دائرة توجد فيه الفريسة.

الشكل 34-16

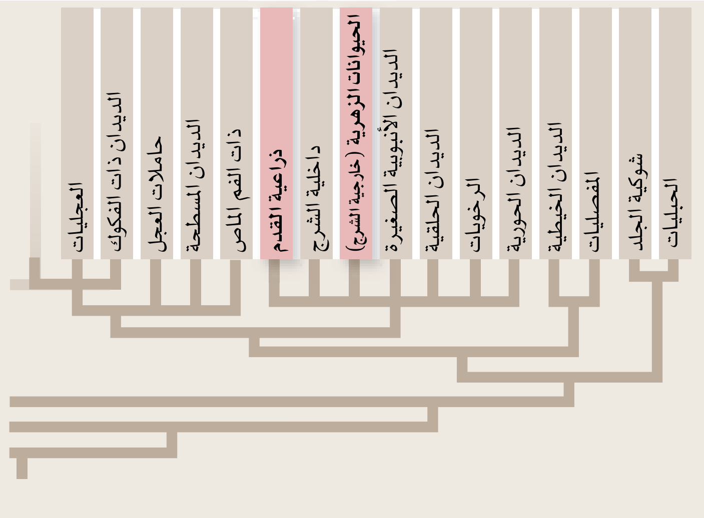
التزاوج في دودة الأرض. النهايات الأمامية تتجه باتجاهات متعاكسة.

الشكل 34-17

العلق. يشاهد العلق الطبي *Hirudo medicinalis* هنا يتغذى على ذراع إنسان. يستخدم العلق فكوكًا كيتينية تشبه الشفرة لإحداث جرح للحصول على الدم، ويفرز مادة تمنع الدم من أن يتجلط. قدّم كل من مانع التجلط والعلق نفسه مساهمات جليلة في الطب الحديث.

الحلقيات مجموعة متباينة من حيواناتٍ سيلومية تتسم بتقسيم تسلسلي. كل قطعةٍ في جسم الدودة الحلقية لها عناصرُ انتقال وإخراج، وهي متصلةٌ بالقطع الأخرى عن طريق جهازٍ دوريٍّ وعصبيٍّ مشترك.

3-34 حاملة العَجَل: الحيوانات الزهرية وذراعية القدم



تتميز قبيلتان من الحيوانات البحرية هما **الحيوانات الزهرية، وذراعية القدم** بوجود **حامل العجل، اللوفوفور Lophophore** وهو تركيب دائري أو على شكل حرف U حول الفم، يحمل صفًّا أو اثنين من مجسات مهدبة. نظرًا إلى وجود هذه الميزة غير العادية فقط، اعتقد أنهما قريبتان لبعضهما، ولكن البيانات الحديثة تشير إلى أنهما تنتميان إلى فروع مختلفة من شجرة حياة الحيوان.

وعلى الرغم من أن التجويف السيلومي لكل من الحيوانات الزهرية وذراعية القدم يمتد داخل حامل العجل ومجساته، فإن هذه التراكيب ربما تطورت بصورةٍ التقائية. يعمل حامل العجل بوصفه سطحًا لتبادل الغاز وعضوًا لجمع الغذاء. وتعمل أهداب حامل العجل على الإمساك بالدبال العضوي والعوالق التي يتغذى عليها الحيوان.

تتشاطر ذراعية القدم بعض الصفات مع الرخويات والحلقيات (أولية الفم) وتتشاطرُ صفاتٌ أخرى مع ثانوية الفم. التفلج في الحيوانات الزهرية وذراعية القدم يكون غالبًا شعاعيًّا كما في ثانوية الفم. يختلف كذلك تكوين السيلوم، ففي الفورونيد (التي اعتبرت يومًا قبيلةً بذاتها، ولكنها تُعدّ الآن جزءًا من ذراعية القدم) يتشكل الفم من ثقب البلاستيولا، بينما في بقية ذراعية القدم وفي الحيوانات الزهرية، فإن الفم يتشكل من نهاية الجنين المقابلة لثقب البلاستيولا. يُبين الدليل الجزيئي أن مجموعة حاملة العجل قريبةٌ من أولية الفم، ما يعطي قوةً للحجة التي تضعها ضمن أولية الفم. ولكن نظرًا إلى الاختلافات بين أشجار النشوء المبنية على الصفات التشريحية والجنينية من جهة، والجزيئية من جهةٍ أخرى، فإن هذه العلاقات لا تزال تُشكل أُحجيةً مثيرة للاهتمام.

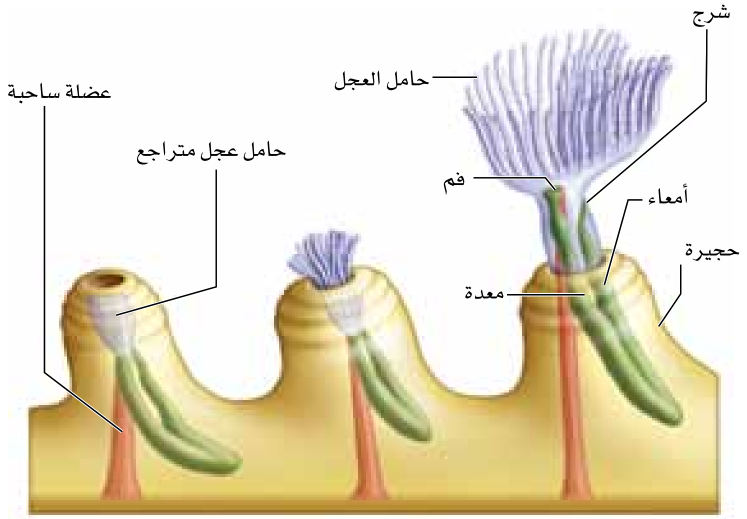
الحيوانات الزهرية، قبيلة الزهرية

تكوِّن مستعمرات وتنتج حجرةً كيتينية

الزهريات (قبيلة الزهريات **Bryozoa**) (أو خارجية الشرج **Ectoprocta**) هي حيواناتٌ صغيرة تكون عادةً أصغر من 0.5 مليمتر طولًا، وتعيش في مستعمرات تشبه بقع الطحالب على سطح الصخور، أو على الأعشاب البحرية، أو على أي أجسام مغمورة. يعني الاسم الشائع للحيوانات الزهرية الحيوانات الطحلبية (الشكل 34-18). جهازها الهضمي يشبه حرف U، حيث يفتح الشرج قرب الفم كما هو حالُ كثير من الحيوانات الثابتة. ويشير الاسم البديل، خارجية الشرج، إلى هذا الموقع للشرج، وهو خارج حامل العجل.

تضم الحيوانات الزهرية أربعةَ آلاف نوع، وتشمل حيواناتٍ بحرية ومائيةً عذبة. الأفراد الزهرية تفرز حجرةً كيتينيةً صغيرة تسمى **الحجيرة Zoecium**، تتعلق بالصخور والأوساطِ الأخرى كأوراق النباتات، والطحالب البحرية، وأفراد أخرى من المستعمرة، إذ إن الزهريات تشكل مستعمرات. كثير منها يمكن أن يرسب كربونات الكالسيوم في الحجيرة.

للمستعمرات غالبًا بوليب متخصصٌ لوظائف مختلفة كالتغذية، والتكاثر، أو الدفاع. تتواصل الأفراد في السلالة كيميائيًّا خلال ثقوبٍ بين الحجرات. تتطور الزهريات جنينيًّا، حيث يتطور الفم ثانويًّا، وينشأ الشرج من ثقب البلاستيولا، والتفلج هنا شعاعي. ويحدث التكاثر اللاجنسي غالبًا عن طريق التبرعم.



أ.

ب.

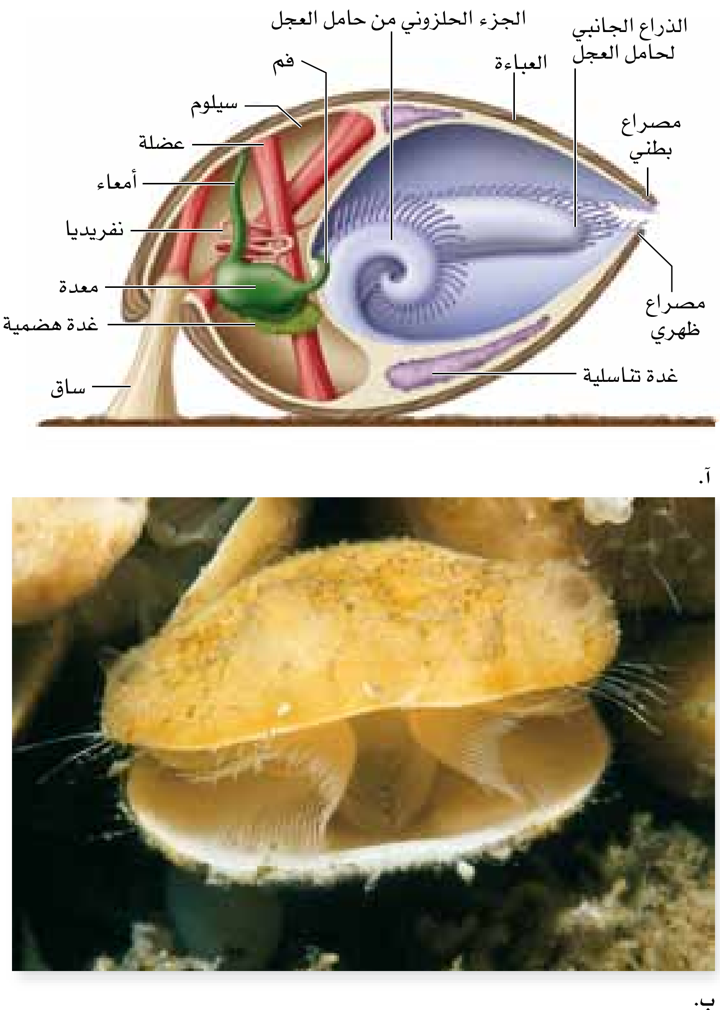
الشكل 34-18

الحيوانات الزهرية. أ. يصف هذا الرسم جزءًا صغيرًا من مستعمرات، تعيش في المياه العذبة للحيوانات الزهرية من الجنس *Plumatella* الذي ينمو على السطوح السفلى للصخور. الفرد الذي على اليسار، له حامل عجل كامل الامتداد. تختفي الأفراد الصغيرة في أصدافها، عندما تشعر بالانزعاج. **ب.** *Plumatella repens* حيوان زهري يعيش في الماء العذب.

ذراعية القدم والفورونيد، قبيلة ذراعية القدم هي حيوانات حاملات عجل منفردة

ذراعية القدم Brachiopoda أو الأصداف المصباحية تحاكي ظاهريًا المحار؛ لأن لها صدفتين متكلستين (34-19). وبدلًا من أن تكون الأصداف جانبية كما في ثنائية المصراع، فإن المصراعين هما ظهريٌ وبطني. يتعلق كثير من الأنواع بالصخور أو الرمال عن طريق ساقٍ تمتدّ خلال فتحةٍ في إحدى الصدفتين. ويلتصق بعضها الآخر بالوسط الذي يعيش عليه، ويفتقر إلى الساق. الجهاز الهضمي عادةً على شكل حرف U كما في الزهريات وحامل العجل يقع ضمن الصدفة، ويعمل عندما تفتح الأصداف قليلًا.

على الرغم من وجود أكثر من 300 نوع من ذراعية القدم، موجودةٌ الآن، فإن أكثر من 30 ألف نوع من هذه القبيلة معروفة بوصفها أحافير. ولأن ذراعية القدم كانت شائعةً في محيطات الأرض ملايين السنين، ولأن أصدافها تتحجر بسهولة، فإنها غالبًا ما تستخدم بوصفها أحافير دالة لتحديد فترةٍ زمنية معينة، أو نوع رسوبي معين.



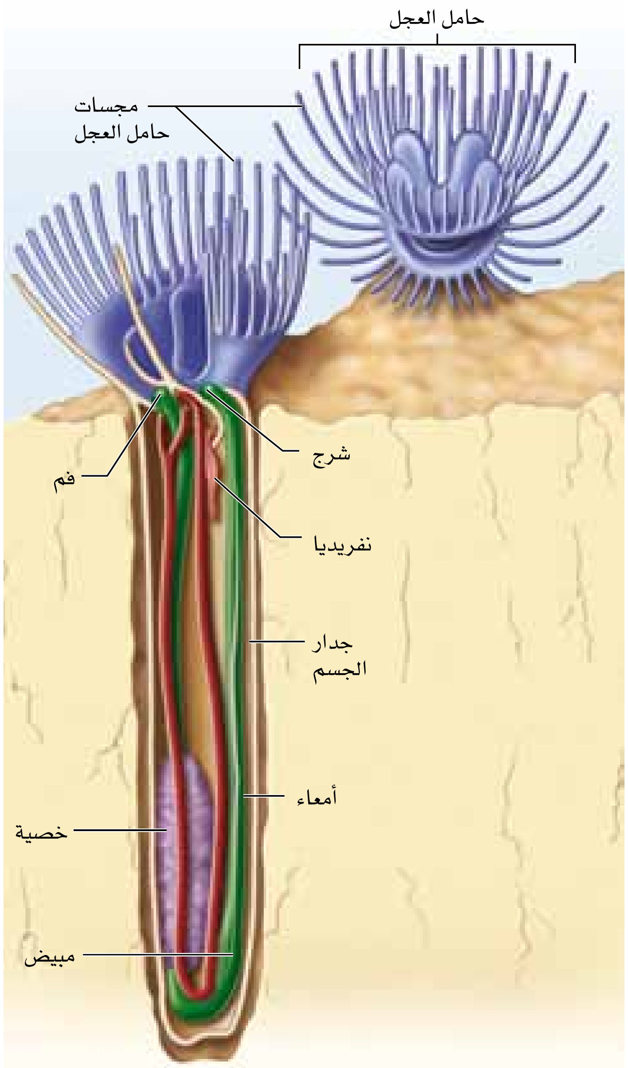
الشكل 34-19

ذراعية القدم. أ. كل تراكيب الجسم باستثناء الساق تقع ضمن صدفتين متكلستين أو مصراعين. **ب.** ذراعي القدم *Terebratulina septentrionalis* المبين هنا مفتوح جزيئًا، وحامل العجل واضح.

صُنفت **الفورونيد Phoronid** سابقًا بوصفها قبيلة منفصلة (الشكل 34-20)، وهي الآن تُعَدُّ نشوئيًا ضمن ذراعية القدم. يفرز كل فورونيد أنبوبا كيتينيًا، ويمضي حياته داخله، وهي تستطيع أن تمد مجسات حامل العجل للتغذية، والانسحاب بسرعة إلى داخل الأنبوب عندما يحدث ما يُعكرُ صفوها، تمامًا كما تفعل الديدان متعددة الأشواك.

تعرفُ عشرة أنواع فقط من الفورونيد، تتراوح في الطول من بضعة مليمترات إلى 30 سنتمترًا. تبقى بعض الأنواع مدفونةً في الرمل، وبعضها الآخر متعلّق بالصخور، إما فرادى أو في مجموعات مشكلةً مستعمراتٍ متباعدة. تتطور الفورونيد كأولية فم، وليس كذراعية قدم، حيث التفلج شعاعي، والشرج يتطور ثانويًا.

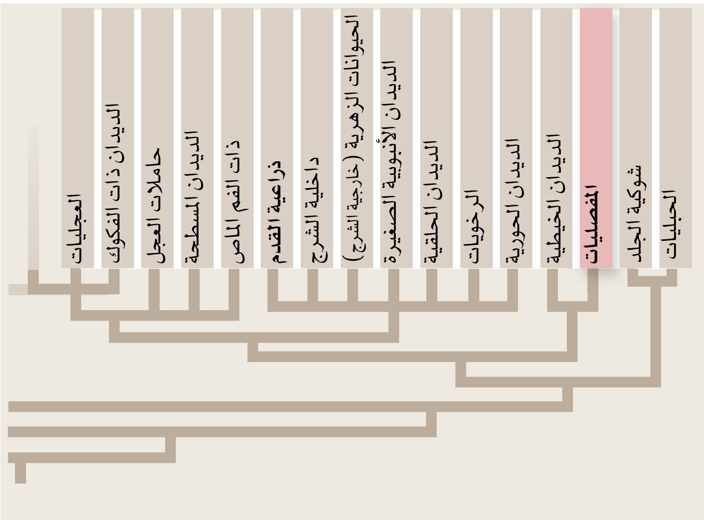
القبيلتان من حاملات العجل ربما تتشاطر سلفًا مشتركًا، وهما تُبديان خليطًا من صفات أولية وثانوية الفم.



الشكل 34-20

الفورونيد. تعيش الفورونيد في أنبوب كيتيني يفرزه الحيوان. يتألف حامل العجل من ثنيتين متوازيتين من اللوامس تشبه حذوة الفرس، ويمكن أن تنسحب إلى داخل الأنبوب، عندما يضطرب الحيوان.

4-34 قبيلة المفصليات: مفصليات الأرجل

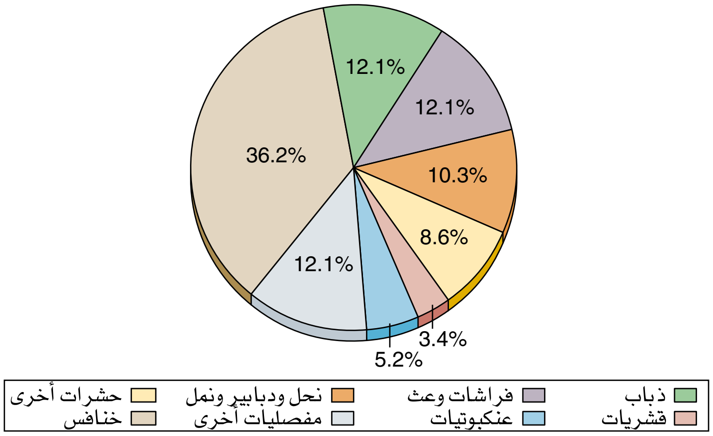


المفصليات- خاصةً الطائفة الأكبر، وهي الحشرات- هي الأكثر نجاحًا بين الحيوانات جميعها (الجدول 34-1). تضم قبيلة **المفصليات Arthropoda** أكثر من 1,000,000 نوع- نحو ثلثي الأنواع المسماة على الأرض (شكل 34-21). وقد قدر أحد العلماء حديثًا أن طائفة الحشرات وحدها قد تضم 30 مليون نوع تقريبًا. ويوجد قرابة 200 مليون فرد من الحشرات حيًّا في أي وقت مقابل كل إنسان! تعيش الحشرات والمفصليات الأخرى (الشكل 34-22) في كل بيئة على الكوكب، ولكنها غزت اليابسة بشكل خاص مع النباتات الزهرية والفقريات.

تتكون معظم أنواع المفصليات من حيوانات صغيرة، ذات أطوال تبلغ نحو مليمترات عدة. ويتراوح حجم البالغ من أفراد القبيلة ما يقارب 80 ميكرومترًا في الطول (بعض الحلم الطفيلي) إلى 3 أمتار عَرضًا (السلطعون والعنكبوت الياباني العملاق).

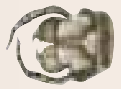
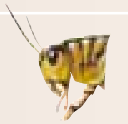
المفصليات خاصة الحشرات والحلم، ذات أهمية اقتصادية هائلة، وتؤثر في نواحي حياة الإنسان جميعها، وهي تتنافس مع الإنسان على الغذاء من كل نوع، وتؤدي دورًا في تلقيح بعض أنواع المحاصيل، وتسبب ضررًا يقدر ببلايين الدولارات للمحاصيل قبل الحصاد وبعده. إنها تعد بلا منازع أكثر آكلات الأعشاب أهمية في الأنظمة البيئية لليابسة، ومصدرًا مهمًّا للغذاء كذلك. كل نوع من النباتات يأكله نوع أو أكثر من الحشرات بصورة نهائية، والأمراض التي تنقلها الحشرات تسبب خسارة اقتصادية هائلة كل عام، وتضر بكل نوع من الحيوانات والنباتات الداجنة، إضافة إلى الإنسان.

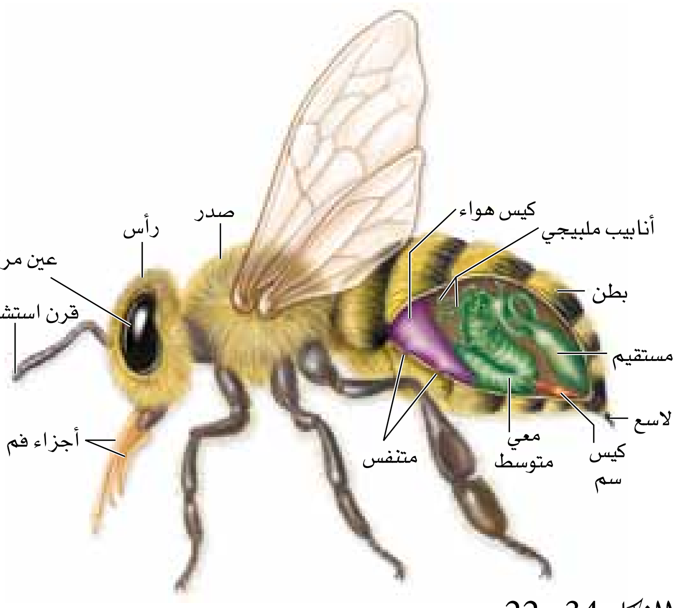
وعلى الرغم من أن مجموعات المفصليات وعلاقات قرابتها بالمجموعات الأخرى قد تتغير من خلال معلومات جزيئية، فإن علماء التصنيف يميزون أربع طوائف رئيسة منها. قد تصنف هذه الطوائف في بعض الأنظمة بشكل مختلف، وتعدّ قبائل منفصلة ضمن السلالات الانسلاخية. وتشمل العنكبوتيات، ومتعددة الأرجل، والقشريات، والحشرات.



الشكل 34-21

المفصليات مجموعة ناجحة. نحو ثلثي الأنواع المسماة هي مفصليات، و80% من المفصليات حشرات، ونصف الحشرات تقريبًا خنافس.

الجدول 34-1		مجموعات قبيلة المفصليات الرئيسة ضمن التصنيف التقليدي	
المجموعة		**الخصائص**	**الأفراد الممثلة للمجموعة**
العنكبوتيات		أجزاء الفم هي خطافات (كلابات أو أنياب سم).	العنكبوت، والحلم، والقراد، والعقرب وذات الأرجل الطويلة.
متعددة الأرجل		أجزاء الفم هي فكوك، الجسم يتكون من رأس وقطع جسم متعددة تحمل زوائد مزدوجة وحيدة الأفرع، ولها زوج واحد من قرون الاستشعار.	ذات المئة قدم، وذات الألف قدم.
القشريات		أجزاء الفم هي فكوك (فكوك للعض) والزوائد ثنائية التفرع: ولها زوجان من قرون الاستشعار.	جراد البحر، والسلطعون، والجمبري، والبرنقيل، ومتساوية الأرجل.
الحشرات		أجزاء الفم هي فكوك، الجسم يتكون من ثلاث مناطق: رأس، وصدر، وبطن. الزوائد وحيدة الأفرع، زوج واحد من قرون الاستشعار.	الخنافس، والنحل، والذباب، والبرغوث، والبق الحقيقي، والنطاط، والفراش، والنمل الأبيض.



الشكل 34-22

قبيلة المفصليات. هذه النحلة مثل كل الحشرات والمفصليات الأخرى (قبيلة المفصليات)، لها جسم مقسم وزوائد متمفصلة. يتكون جسم الحشرة من ثلاث مناطق، هي: رأس، وصدر، وبطن. المفصليات كلها لها هيكل خارجي من الكايتين. طورت الحشرات أجنحة تسمح لها بالطيران.

وسوف ندرس كل مجموعة على حدة لاحقًا، ولكن دعنا أولًا نراجع الخصائص العامة للشكل الخارجي للمفصليات.

خطة جسم المفصليات تتسم بزوائد مفصلية وهيكل خارجي

يعود جزء من نجاح المفصليات إلى خطة جسمها المقسم إلى وحدات، وإلى وجود زوائد متمفصلة وهيكل خارجي. لقد سمح وجود الزوائد المتمفصلة للمفصليات بأن تطور أنماطًا عدة فعالة من طرق الانتقال في المحيط، حيث نشأت على اليابسة، وتفوقت مبكرًا في الحقبة الديفونية. يعطي الهيكل الخارجي حماية خاصة ضد أنواع المفترسات التي ظهرت في أثناء الانفجار الكمبري.

الزوائد المتمفصلة

تعني كلمة مفصليات القدم "القدم المتمفصل"، فكل المفصليات لها زوائد متمفصلة. وقد اقتصر عدد هذه الزوائد على مناطق محددة من الجسم في بعض أفراد القبيلة. الزوائد المفردة قد تتحور إلى قرون استشعار، وأجزاء فم من جميع الأنواع، أو إلى أرجل. وبعض الزوائد، كأجنحة بعض الحشرات، ليست مماثلة للزوائد الأخرى، فأجنحة الحشرات تطورت باستقلال.

للزوائد المتمفصلة فوائد: إحداها أنها قادرة على أن تمتد، وتُسترجع؛ لأنها قابلة للانثناء. ولك أن تتخيل كم ستكون الحياة صعبة لو لم تكن أطرافك قابلة للانثناء. إضافة إلى ذلك، فإن المفاصل تعمل كنقطة ارتكاز، أو نقطة ثابتة مستقرة لحركة الزوائد؛ لذا فعمل الرافعة ممكن هنا. فقوة عضلة صغيرة على الرافعة يمكن أن تنتج حركة كبيرة. مثلًا، مد الذراع الأمامي للإنسان يستفيد من نقطة الارتكاز في الكوع. وحدوث مسافة انقباض صغيرة في العضلة يحرك اليد عبر قوس واسع. والمبدأ نفسه يعمل في حالة الزوائد المتمفصلة في الحشرات.

هيكل خارجي

لتركيب جسم المفصليات إبداع رئيس ثانٍ: هيكل خارجي صلب أو **هيكل خارجي Exoskeleton** مكون من كايتين مفرز ومن بروتين. يشكل الهيكل في أي حيوان مكانًا لاتصال العضلات. في المفصليات، تتصل العضلات بالسطح الداخلي للهيكل الخارجي الصلب الذي يحمي الحيوان من المفترسات، ويعيق فقدان الماء.

وكما تعلمت في (الفصل الـ 3)، فالكايتين شبيه كيميائيًّا بالسليلوز الذي هو المكون التركيبي الرئيس في النباتات، ويشترك معه في صفات الصلابة والمرونة. عندما يجتمعان معًا، يشكل الكايتين والبروتين غطاء خارجيًّا قويًّا، ولكنه قادر على الانثناء استجابة لانقباض العضلات المرتبطة به. في معظم القشريات ومتعددة الأرجل، أصبح الهيكل الخارجي أكثر صلابة على الرغم من أنه أقل مرونة لترسب أملاح الكالسيوم به.

للهيكل الخارجي بعض نواحي القصور الفطرية أيضًا. فالهيكل الخارجي يجب أن يكون أسمك بكثير في الحشرات الكبيرة منه في الصغيرة؛ ليتحمل شد العضلات. ولهذا، فإننا لا نرى خنافس بحجم النسور أو سلطعونات بحجم الأبقار، فالهيكل الخارجي كان يجب أن يكون من السمك، بحيث لا يستطيع الحيوان تحريك وزنه الكبير. نتيجة لذلك، فإن القليل من المفصليات الأرضية تزن أكثر من بضعة جرامات.

أجسام المفصليات مقسمة مثلها مثل الحلقيات، على الرغم من أن هاتين القبيلتين ليستا ذواتي قرابة مباشرة. أعضاء بعض طوائف المفصليات لها كثير من قطع الجسم المتشابهة. في بعضها الآخر، تخصصت القطع في مجموعات وظيفية أو **القطع المرتبة** (كالوحدات العسكرية) **Tagmata** كالرأس، والصدر، والبطن في الحشرة.

تعرف هذه العملية باسم ترتيب القطع وظيفيًّا، وهي ذات أهمية مركزية في تطور المفصليات. قد تتحد بعض القطع في الحيوان البالغ في بعض المفصليات، على الرغم من أن القطع الأصلية يمكن دومًا تتبعها وتمييزها في أثناء التطور الجنيني لليرقة. المفصليات جميعها لها رأس متميز، ويتحد أحيانًا مع الصدر ليشكلا قطعة واحدة تدعى **الرأس صدر Cephalothorax أو القطعة الأمامية Prosoma** كما هي حالة كثير من القشريات (السلطعون وجراد البحر والقريدس) والخطافيات (مجموعة تضم العناكب).

الانسلاخ: نمو مع هيكل خارجي

تنسلخ المفصليات بصورة دورية، لأن جسمها محاط بهيكل صلب. **والانسلاخ Ecdysis** هو خلع الطبقة الخارجية من الجليد التي يسيطر عليها من قبل هرمون انسلاخ يشبه الستيرويدات (الفصل الـ 46).

تشكل المفصليات عندما تنمو هيكلًا خارجيًّا جديدًا تحت الهيكل القائم، وعندما يكتمل الهيكل الخارجي الجديد يصبح مفصولا عن القديم عن طريق سائل. يذيب هذا السائل الكايتين والبروتين (وكربونات الكالسيوم، إن وجدت) من الهيكل القديم. يزداد حجم السائل حتى ينشق الهيكل الخارجي الأصلي، وينفتح على طول خط الظهر ثم ينفصل. يخرج الحيوان المفصلي مغطى بلباس جديد شاحب، ولا يزال طريًّا بعض الشيء. بعد ذلك ينفخ الحيوان نفسه ليوسع الهيكل إلى حجمه الكامل. تساعد دورة الدم إلى كل أجزاء الجسم على هذا التوسع، وكثير من الحشرات والعناكب تأخذ هواء للمساعدة على ذلك أيضًا. يتصلب الهيكل المتسع لاحقًا. وعندما يكون الهيكل طريًّا يكون الحيوان هشًّا ومعرضًا للافتراس، وقد يختبئ من المفترسات حتى يتصلب هيكله الخارجي الجديد.

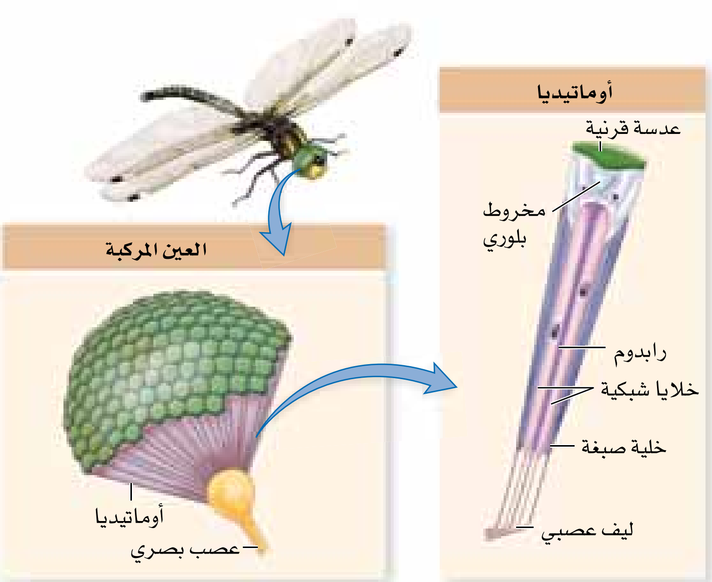
العين المركبة

هناك تركيب آخر مهم في كثير من المفصليات هو **العين المركبة Compound eye** (الشكل 34-23). توجد العيون المركبة في الحشرات، والقشريات، وذات المئة قدم، وفي ثلاثية الفصوص المنقرضة. فهي تتكون من وحدات بصرية مستقلة تصل غالبًا إلى الآلاف تدعى **أوماتيديا Ommatidia** أو العيون. كل أوماتيديوم مغطى بعدسة، ويضم معقدًا من ثماني خلايا شبكية ولبًّا مركزيًّا حساسًا للضوء يدعى **رابدوم Rhabdom**. العيون البسيطة *Ocelli* ذات عدسات مفردة، وتوجد في مجموعات مفصلية أخرى، وقد توجد أحيانًا مع العيون المركبة كما في الحشرات. تُميز العيون البسيطة في الحشرات الضوء من الظلام، وفي بعض الحشرات الطائرة كالجراد والرعاشات (اليعسوب)، تعمل بوصفها مجسًّا للأفق، وتساعد الحشرات على تثبيت مجال طيرانها بصريًّا.

الجهاز الدوري

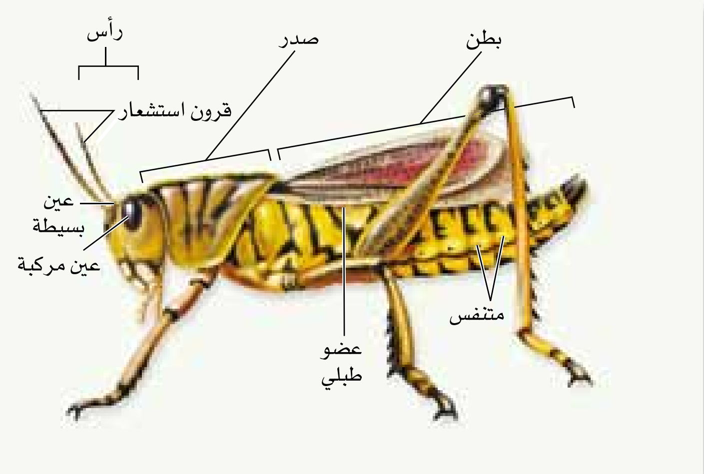
الجهاز الدوري للمفصليات مفتوح، فدمها يتدفق خلال تجاويف بين الأعضاء الداخلية، وليس خلال أوعية دموية مغلقة. المكون الرئيس للجهاز الدوري للحشرات هو وعاء عضلي طولي يدعى القلب. هذا الوعاء يوجد بالقرب من السطح الظهري للصدر والبطن (الشكل 34-24).

عندما ينقبض القلب، يتدفق الدم إلى منطقة الرأس في الحشرة. وعندما ينبسط قلبها يعود الدم خلال سلسلة من الصمامات الواقعة في المنطقة الخلفية للقلب. تسمح هذه الصمامات للدم بالتدفق إلى الداخل فقط. وعليه، يتدفق الدم تدريجيًّا من الرأس ومناطق الجسم الأمامية الأخرى للحشرة يتدفق تدريجيًّا خلال الفراغات بين الأنسجة نحو النهاية الخلفية، ثم ثانية خلال الصمامات ذات الاتجاه الواحد إلى القلب.

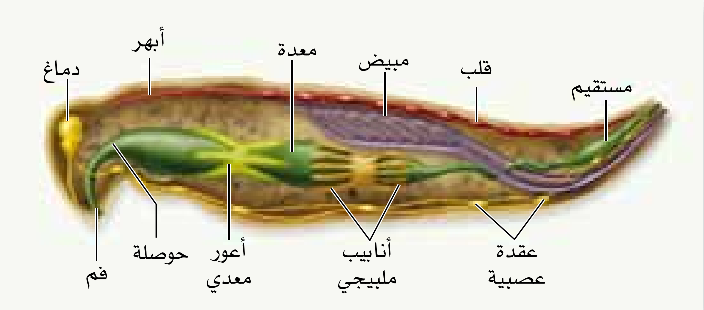


الشكل 34-23

العين المركبة. العيون المركبة في الحشرات هي تراكيب معقدة مكونة من كثير من الوحدات البصرية التي تدعى أوماتيديا.



أ.



ب.

الشكل 34-24

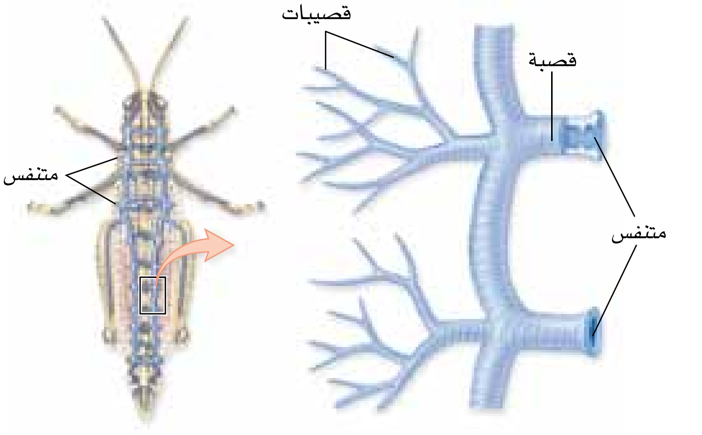
الجندب (رتبة مستقيمة الأجنحة). يوضح هذا النطاط الصفات التركيبية الرئيسة للحشرات، وهي المجموعة الأكثر عددًا من المفصليات. أ. التشريح الخارجي. ب. التشريح الداخلي.

الجهاز العصبي

السمة الرئيسة للجهاز العصبي للمفصليات هي سلسلة مزدوجة من العقد العصبية المقسمة التي تمتد على طول السطح السفلي للحيوان. يوجد عند النهاية الأمامية للحيوان ثلاثة أزواج متحدة من العقد الظهرية تشكل الدماغ. ومع ذلك، فإن الكثير من السيطرة على أنشطة المفصليات يُرد إلى العقد البطنية (عادة زوج من كل قطعة). ولهذا، فإن الحيوان يستطيع إنجاز كثير من الوظائف، بما في ذلك التغذية، والحركة، والتزاوج، حتى إن أزيل منه الدماغ. الدماغ في المفصليات يبدو أنه نقطة سيطرة أو مثبط لأعمال مختلفة بدلًا من أن يكون محفزًا، كما في الفقريات.

الجهاز التنفسي

تعتمد الحشرات على جهازها التنفسي أكثر من اعتمادها على جهازها الدوري في حمل الأكسجين إلى الأنسجة، على الرغم من أن ذلك ليس بالضرورة صحيحًا في المفصليات. لهذا، فإن أجزاء الجسم كلها تحتاج إلى أن تكون قريبة من الممرات التنفسية للحصول على الأكسجين. هذه الصفة (مقرونة بصفة سمك الهيكل الكايتيني الخارجي) تضع قيودًا شديدة على حجم المفصليات، مقارنة بما في الفقاريات.



الشكل 34-25

القصبات والقصيبات. تتصل القصبات والقصيبات عن طريق فتحات متخصصة تدعى المتنفسات التي تحمل الأكسجين إلى كل أجزاء جسم حشرات اليابسة.

تختلف المفصليات عن معظم الحيوانات في عدم امتلاكها عضو تنفس رئيسًا واحدًا. فالجهاز التنفسي لمعظم مفصليات اليابسة يتألف من قنواتٍ هوائية صغيرة ومتفرغة ومبطنة بالجليد، وهي تدعى **القصبات الهوائية Tracheae** (الشكل 34-25). القصبات التي تتفرع في النهاية إلى فروع صغيرةٍ جدًا هي **القصيبات Tracheoles** وهي سلسلةٌ من الأنابيب تنقل الأكسجين خلال الجسم. والقصبات في تماسٍ مباشر مع خلايا الجسم المفردة، والأكسجين ينتشر مباشرة عبر الأغشية البلازمية.

يمر الهواء إلى القصبات عن طريق فتحاتٍ متخصصة في الهيكل الخارجي تدعى **المتنفسات Spiracles**، التي يمكن أنْ تفتح أو تغلق في معظم الحشرات عن طريق صمامات. إن القدرة على منع فقدان الماء بإغلاق المتنفسات كانت تكيفًا أساسيًّا سهل للمفصليات غزو اليابسة. المفصليات البحرية كالقشريات لها خياشيم تنفسية وكثير من الخطافيات (السلطعون والعقارب والعناكب) لها ما يدعى رئات كتبية وتراكيب تشبه الرئة. مع ذلك، تفتقر بعض المفصليات الصغيرة إلى أي تراكيب لتبادل الأكسجين، وجلدها أو قناتها الهضمية لهما وظيفةٌ تنفسية.

الجهاز الإخراجي

على الرغم من وجود أنواع مختلفة من الأجهزة الإخراجية في مجموعات المفصليات المختلفة، فإننا سنركز هنا على الجهاز الإخراجي المكون من **أنابيب ملبيجي Malpighian tubules** التي تطورت في حشرات اليابسة، ومتعددة الأرجل، والعناكب. أنابيب ملبيجي هي بروزاتٌ رفيعة من القناة الهضمية مرتبطةٌ بنقطة اتصال المعي الأوسط بالمعي الخلفي (انظر الشكل 50-9). تمر السوائل خلال جدران أنابيب مليجي من الدم الذي تنغمر فيه هذه الأنابيب وإليه. عندما يمر السائل خلال الأنابيب نحو المعي الخلفي تترسب منه الفضلات النيتروجينية على هيئة حمض بوليك مركز أو جوانين. بعدئذٍ تفرغ المواد في المعي الخلفي، ثم تطردُ خارج الجسم.

يعاد امتصاص معظم الماء والأملاح في السائل عن طريق المعي الخلفي والمستقيم، وتعاد إلى جسم المفصلي. أنابيب ملبيجي آلية فعَالة للحفاظ على الماء، وتُشكل تكيفًا سهّل على المفصليات غزو اليابسة.

للعنكبوتيات زوائد أمامية متخصصة تُدعى الخطافات

تحتل طائفة **العنكوبتيات Arachnida**؛ طائفة من مفصليات اليابسة بشكلٍ رئيس، وتضم 57,000 نوع مسمى، خطًّا تطوريًّا متميزًا من المفصليات. في هذا الخط، تعمل الزوائد الأمامية جدًا، وتدعى **الخطافات Chelicerae** غالبًا بوصفها أنياب سم أو كلابات. تضم العنكبوتيات مفصليات مألوفة كالعناكب، والقراد، والحلم، والعقارب وذا الأرجل الطويلة. وجسمها مقسم إلى منطقتين رئيستين أو قطعتين: تدعى المنطقة الأمامية **القطعة الأمامية Prosoma** وتحمل كل الزوائد، إذ تحمل زوجًا من الخطافات، وزوجًا من اللوامس الفمية وأربعة أزواج من أرجل المشي. في حين تحتوي المنطقة الخلفية من الجسم، وتدعى **المنطقة الخلفية Opisthosoma**، أعضاء التكاثر.

اللوامس القدمية Pedipalps (غالبًا تسمى اللوامس) توجد في موقع خلفي بالنسبة إلى الخطافات، وهي تشبه الأرجل، لكنها أقل بقطعة واحدة، وهي لا تستخدم للانتقال. اللوامس في ذكور العناكب هي أعضاء تزاوج متخصصة، وهي تشكل في العقارب كلابات كبيرة. وفي معظم العنكبوتيات الأخرى تقدم اللوامس وظيفة حسية كقرون الاستشعار في المفصليات الأخرى.

معظم العنكبوتيات آكلة للحوم، والاستثناء الأساسي هو الحلم الذي هو آكل للنباتات غالبًا. تبتلع معظم العنكبوتيات الغذاء في صورة سائلة مسبقًا، إذ تقوم بهضمه خارجيًّا بإفراز أنزيمات على فريستها، ثم تقوم بعد ذلك بامتصاص المادة المهضومة عن طريق بلعومها العضلي. ويستطيع ذو الأرجل الطويلة ابتلاع الغذاء بوصفه رقائق صغيرة. العنكبوتيات حيوانات يابسة بشكل أساسي، وليس بشكل كلي إذ يوجد نحو 4000 نوع معروف من الحلم ونوع واحد من العنكبوت تعيش في المياه العذبة، وأنواع قليلة من الحلم تعيش في البحر.

كثير من العناكب لها جهاز تنفسي متميز من **الرئات الكتبية Book lungs**، وهي سلسلة من صفائح تشبه أوراق النبات تقع ضمن حجرة. يسحب الهواء إلى هذه الحجرة، ثم يطرد منها بالانقباضات العضلية. قد توجد الرئات الكتبية إضافة إلى القصبات الهوائية أو قد تعمل بدلًا منها.

إن سلطعون حذاء الفرس قريب حميم للعنكبوتيات، وكلتا المجموعتين صنفتا على أنهما خطافيات بسبب الوجود المشترك للخطافات. يمكن أن يتوافر سلطعون حذاء الفرس بغزارة في بعض المناطق، وهو يشكل أربعة أنواع تعيش قرب سواحل الأطلسي الشمالي الأمريكي وفي جنوب شرق آسيا.

رتبة العناكب الحقيقية: العناكب

يوجد نحو 35,000 نوع مسمى من العناكب (رتبة Araneae). تؤدي هذه الحيوانات دورًا أساسيًّا في كل الأنظمة البيئية اليابسة، فهي مهمة بشكل خاص بوصفها مفترسات للحشرات ولحيوانات صغيرة أخرى. تصطاد العناكب فريستها أو تمسك بها في شبكة حريرية مدهشة التنوع. يتكون الحرير من بروتين سائل يدفع بقوة خلال **مغازل Spinnerets** موجودة على الجزء الخلفي لبطن العنكبوت. وتكون الشبكة وعادات العنكبوت مميزة للنوع غالبًا.

كثير من أنواع العناكب بما في ذلك العنكبوت الذئب المألوف وترانتولا لا تحيك شباكًا، بل تصطاد فريستها بشكل نشط بدلًا من ذلك. أنواع أخرى مثل عناكب الباب-المصيدة تبني جحورًا مبطنة بالحرير، ولها أغطية، وهي تمسك بالفريسة عند مرورها.

العناكب جميعها لها غدد سمية تقود إلى الخطافات التي تكون مدببة، وتستخدم لعض الفريسة وشلّها. يمكن أن تكون عضة بعض الأفراد من هذه الرتبة كالأرملة

الأرملة السوداء

البني الناسك

أ. ب.

الشكل 34–26

نوعان شائعان سامان من العناكب. أ. الأرملة السوداء الجنوبية *Latrodectus mactans* ب. العنكبوت البني الناسك *Loxosceles reclusa*. كلا النوعين شائع في المناطق المعتدلة وشبه الاستوائية في أمريكا الاستوائية، ولكن اللسعات نادرة في الإنسان.

السوداء الغربية *Latrodectus Hesperus* والمتوحد البني *Loxosceles reclusa* (الشكل 34-26) مميتة للإنسان ولثدييات كبيرة أخرى.

رتبة حلم الجبن: الحلم والقراد

تعد هذه الرتبة الأكبر من حيث عدد الأنواع، وهي الأعظم تنوعًا بين العنكبوتيات. وعلى الرغم من وجود قرابة 30.000 نوع من الحلم والقراد، فإن العلماء الذين يدرسون هذه المجموعة يقدرون أن هناك أكثر من مليون عضو في هذه الرتبة. يوجد الحلم والقراد في كل بيئة تقريبًا، وهما يتغذيان على مخلوقات متنوعة بوصفها مفترسات وطفيليات.

معظم الحلم صغير، أقل من 1 ملم طولًا، في حين يتراوح طول الحيوانات البالغة من أنواع مختلفة من 100 نانوميتر إلى 2 سنتمتر. يتحد الرأس صدر في معظم الحلم مع البطن ليعطيها جسمًا بيضويًّا غير مقسم. ويتم التنفس إما عن طريق القصبات، أو مباشرة عن طريق سطح الجسم. يمر كثير من الحلم بمراحل عدة متميزة في أثناء دورة الحياة. إذ تعطي معظم أنواعها يرقة قبلية نشطة ذات ثماني أرجل، تنتج يرقة نشطة ذات ست أرجل، التي تعطي بدورها تتابعًا من ثلاث مراحل، كل منها ثُمانيَّة الأرجل وأخيرًا ذكورًا وإناثًا بالغة.

القراد طفيليات متغذية على الدم تتعلق على سطح العائل، وهي أكبر من معظم أفراد الرتبة، وتسبب إزعاجًا بمصها دم الإنسان وحيوانات أخرى. يمكن أن يحمل القراد أمراضًا عدة بما في ذلك بعض الأمراض التي تسببها الفيروسات والبكتيريا والأوليات. فالحمى المنقطة (مثلًا حمى جبال روكي المنقطة) تسببها بكتيريا يحملها القراد، ومرض (لايم) تسببه لولبيات ينقلها القراد، وحمى الماء الأحمر أو حمى تكساس، سببها أوليات يحملها القراد للأبقار، والخيول، والضأن، والكلاب.

ذات المئة قدم وذات الألف قدم مقسمة ولها عدد كبير من الأرجل

ذات المئة قدم (طائفة **شفوية القدم Chilopoda**) وذات الألف قدم (طائفة **مزدوجة الأقدام Diplopoda**) لها أجسام تتكون من منطقة رأس تتبعها حلقات عدة كلها متشابهة تقريبًا وجميعها تحمل مجموعة أو اثنتين من زوائد مزدوجة.

وعلى الرغم من أن الاسم ذات المئة قدم يوحي أن للحيوان 100 رجل، واسم ذات الألف قدم أن الحيوان له 1000 رجل، فإن ذات المئة قدم البالغة لها عادة أقل من مئة رجل (معظمها لها 15، 21، 23 زوجًا من الأرجل)، وذات الألف قدم البالغة ليس لها 1000 رجل، بل معظمها له 100 رجل أو أقل. لذات المئة رجل زوج واحد من الأرجل على كل قطعة جسم (الشكل 34-27أ) ولذات الألف قدم زوجان على بعض قطع الجسم أو على كلها (الشكل 34-27ب). كل حلقة في ذات الألف قدم قطعة نشأت في أثناء تطور المجموعة، عندما التحمت قطعتان سلفيتان، وهذا يفسر لماذا يوجد لذات الألف قدم ضعف عدد الأرجل في القطعة الواحدة مقارنة بذات المئة قدم.

يكون التلقيح في ذات المئة قدم وذات الألف قدم داخليًّا، ويتم بنقل المني مباشرة. الأجناس منفصلة، وكل الأنواع تضع بيضًا. تفقس صغار ذات الألف قدم عادة، ولها ثلاثة أزواج من الأرجل، وهي تعايش عددًا من مراحل النمو، إذ تضيف قطعًا وأرجلًا كلما نضجت، ولكنها لا تتغير في مظهرها العام.

ذات المئة قدم لها أنواع مختلفة من التكوين الجنيني، فبعض الأنواع تفقس، ولها العدد النهائي من الأرجل، في حين يضيف بعضها الآخر أرجلًا بعد الفقس. تميل ذات المئة القدم التي لا تضيف أرجلًا، وهي تنمو إلى رعاية صغارها، وهو سلوك غير شائع بين اللافقاريات.

ذات المئة قدم

ذات الألف قدم

أ. ب.

الشكل 34–27

متعددة الأرجل. أ. ذات المئة قدم من جنس *Scolopendra* هي مفترسات نشطة. ب. ذات الألف قدم من جنس *Sigmoria* هي آكلة أعشاب مهمة، ومتغذيات على الدبال. ذات المئة قدم لها زوج واحد من الأرجل في كل قطعة، وذات الألف قدم لها زوجان في كل قطعة.

ذات المئة قدم، يعرف منها 2500 نوع، كلها آكلة لحوم، وتتغذى بشكل رئيس على الحشرات. إذ تحورت الزوائد في حلقات الجذع الأول إلى أزواج من أنياب السم. والسم سام للإنسان، وعضة كثير من ذات المئة قدم مؤلمة جدًا على الرغم من أنها ليست قاتلة. في المقابل، فإن معظم ذوات الألف قدم هي آكلة أعشاب، إذ تتغذى بشكل رئيس على النباتات المتعفنة كالأوراق المتساقطة والخشب المتعفن أو في التربة، على الرغم من وجود أنواع قليلة آكلة لحوم. كثير من ذات الألف قدم يمكن أن تلف أجسامها على شكل لولب مسطح، أو كرة بوصفه وسيلة دفاع. أكثر من عشرة آلاف نوع من ذات الألف قدم معروفة ومسماة، ولكن يقدر أن هذا لا يشكل أكثر من سدس العدد الفعلي للأنواع الموجودة.

يوجد في كل قطعة من جسم الكثير من ذات الألف قدم زوج من الغدد المعقدة، تنتج سائلًا ذا رائحة كريهة. يخرج هذا السائل لأغراض دفاعية خلال فتحات على جوانب الجسم. لقد أصبحت كيمياء الإفرازات الخارجية لذات الألف قدم المختلفة موضوعًا يجلب الكثير من الاهتمام بسبب التنوع الكيميائي للمركبات ذات العلاقة وفعاليتها في حماية هذه الحيوانات من الهجوم. بعض الأنواع تنتج غاز السيانيد من قطع قريبة من الرأس. تعيش ذات الألف قدم بشكل أساسي في الأماكن المحمية الرطبة، كالأوراق المتساقطة، والأخشاب المتعفنة، وتحت القلف أو الحجارة، أو في التربة.

أغلب القشريات مائية ولها زوائد ثنائية التفرع

القشريات (طائفة القشريات **Crustacea** التي تُصنّف في بعض الأنظمة تحت قبيلة) مجموعة كبيرة من حيوانات بحرية بشكل أساسي، وتتكون من نحو 35,000 نوع من السلطعون، والقريدس، وجراد البحر، والجمبري، والبرنقيل، وبراغيث الماء، وقمل الخشب، وأنواع أخرى.

خطة جسم القشريات

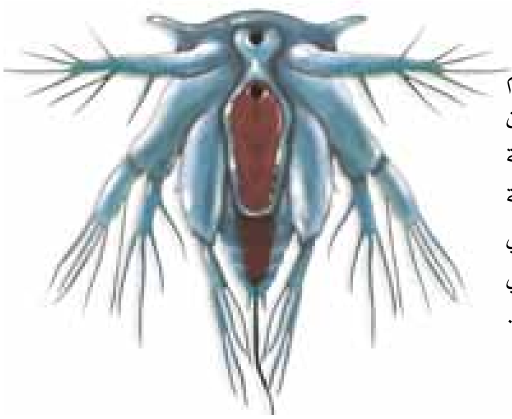
القشريات النموذجية لها ثلاث قطع وظيفية، والقطعتان الأماميتان يمكن أن تتحدا معًا لتشكلا الرأس صدر. معظم القشريات لها زوجان من قرون الاستشعار، وثلاثة أزواج من الزوائد للقضم، ومعالجة الطعام، وأزواج مختلفة من الأرجل. معظم زوائد القشريات باستثناء الزوج الأول من قرون الاستشعار ربما هي ثنائية الأفرع بشكل أساسي. تبدو الزوائد في بعض القشريات، وكأنها ذات فرع واحد، في هذه الحالات يكون أحد الأفرع قد تلاشى في أثناء التخصص التطوري.

تختلف القشريات عن الحشرات، ولكنها تشبه ذات المئة قدم وذات الألف قدم في أن لها زوائد على البطن، وعلى الصدر أيضًا. إنها المفصليات الوحيدة التي لها زوجان من قرون الاستشعار. **فكوكها السفلى Mandibles** (وهي فكوك للعض) يحتمل أنها نشأت من زوج من الأطراف أنيطت بهما مهمة القضم في أثناء مسار التطور. وهي عملية يبدو أنها حدثت مرة واحدة في الأسلاف المشتركة لمتعددة الأرجل، والقشريات، والحشرات.

للقشريات كبيرة الحجم خياشيم ريشية للتنفس بالقرب من قواعد أرجلها. وفي الأعضاء الأصغر من هذه الطائفة يتم تبادل الغاز مباشرة خلال مناطق رقيقة من الجليد أو من خلال الجلد كله. ويتوزع الأكسجين المستخلص من الخياشيم خلال الجهاز الدوري.

تكاثر القشريات

معظم القشريات لها أجناس منفصلة. تحدث أنواع عدة مختلفة من الجماع المتخصص بين القشريات، وأعضاء بعض الرتب تحمل بيوضها معها إما مفردة، أو في كيس للبيض، إلى أن تفقس. يتطور أغلب القشريات عن طريق مرحلة تدعى



الشكل 34–28

يرقة نوبليوس. على الرغم من تنوع القشريات، فإن لها مراحل تطورية متشابهة بشكل أساسي. يرقة نوبليوس في القشريات هي سمة موحدة مهمة توجد في معظم أفراد هذه المجموعة.

نوبليس Nauplius (الشكل 34-28)، مما يعطي دليلًا على أن كل أعضاء هذه المجموعة المختلفة تحدرت من سلف مشترك.

تفقس نوبليس، ولها أزواج من الزوائد، وتمر بعملية تحول خلال مراحل عدة قبل أن تصل إلى النضج. في كثير من المجموعات قد تمر مرحلة نوبليس، وهي لا تزال داخل البيضة، وبعد ذلك يكون التطور الجنيني للفاقس نحو الشكل البالغ مباشرًا.

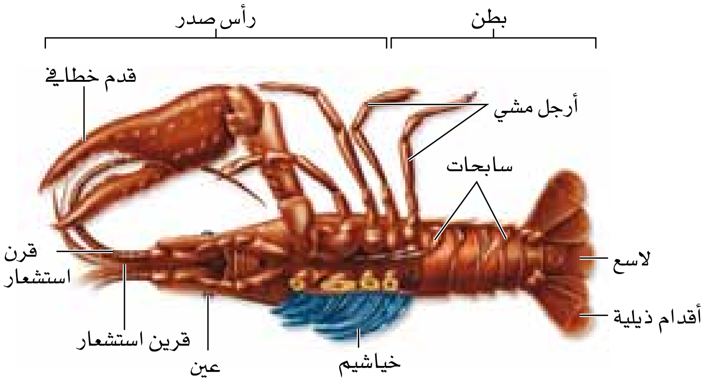
البيئات

على الرغم من أن معظم القشريات بحرية، فإن كثيرًا منها يوجد في الماء العذب، والقليل منها أصبحت حيوانات تعيش على اليابسة. تضم هذه الأخيرة قمل الخشب، وبق الثلج، وهي الأعضاء التي تعيش على اليابسة لرتبة كبيرة من القشريات تعرف بمتساوية الأرجل (رتبة متساوية الأرجل). نحو نصف الأنواع المقدرة بـ 4500 نوع من الرتبة هي أرضية، وتعيش بشكل أساسي في أماكن رطبة على الأقل فصليًا. براغيث الرمل أو براغيث الشواطئ (رتبة مختلفة الأقدام) هي قشريات أخرى مألوفة، وكثير منها أنواع تعيش في بيئات شبه يابسة (منطقة المد).

توجد قشريات صغيرة الحجم مع يرقات الأنواع الأكبر بوفرة في العوالق وفي الفراغات بين حبات الرمل. من المجموعات المهمة مجذافية الأرجل الصغيرة (رتبة مجذافية الأرجل، الشكل 34-29) التي هي الأكثر توافرًا بين المخلوقات متعددة الخلايا على الأرض.

الشكل 34–29

قشريات الماء العذب. أحد مجذافية الأرجل وبيوضه ملتصق به. مجذافية الأرجل هي أعضاء في مجموعة تضم قشريات بحرية ومائية عذبة (رتبة مجذافية الأرجل)، وهي مكوّن مهم بين العوالق، ومعظمها لا يتجاوز بضعة ملمترات طولًا.



الشكل 34-30

القشريات عشرية الأقدام. منظر سفلي لجراد البحر *Homarus americanus* وصفاته الرئيسة مبينة.

القشريات عشرية الأقدام: القريدس، وجراد البحر، والسلطعون، والجمبري

تضم القشريات عشرية الأقدام قشريات ضخمة، وأغلبها حيوانات بحرية كالقريدس، وجراد البحر، والسلطعون، وأقاربها التي تعيش في الماء العذب كالجمبري (الشكل 34-30). إن الهيكل الخارجي في هذه الحيوانات عادة معزز بكربونات الكالسيوم. معظم حلقات الجسم متحدة في رأس صدر مغطى بدرع ظهرية أو درقة (الدَّبَل) الذي ينشأ من الرأس. الكلابات الساحقة شائعة في عديدٍ من القشريات عشرية الأرجل، وتستخدم في الحصول على الغذاء –مثلًا بسحق صدفة الرخويات.

في جراد البحر والجمبري زوائد تدعى **السابحات Swimmerets**، على هيئة أسطر على طول السطح البطني للبطن، وتستخدم للتكاثر والسباحة. إضافةً إلى ذلك هناك زوائد مسطحة تدعى **الأقدام الذيلية Uropoda** تشكل نوعًا من المجذاف المركب عند نهاية البطن. هذه الحيوانات قد تمتلك أيضًا **لاسعًا Telson** أو شوكةً ذيلية. وبتحريك بطنها، تستطيع الحيوانات دفع نفسها خلال الماء بسرعة وبقوة.

تختلف السلطعونات عن جراد البحر باختلافات متعددة، واحدة منها أن الدرقة أكبر وأعرض بكثير، وأن البطن محضونٌ تحتها.

القشريات المستقرة (الجالسة): البرنقيل

البرنقيل (رتبة ذات الشعر المموج والأقدام؛ شكل34-31) مجموعةٌ من القشريات التي تكون مستقرة بوصفها حيوانات بالغة. ولها يرقات حرة السباحة تعلق

الشكل 34-31

تغذية برنقيل عنق الإوزة، *Lepas anatifera*. هذا هو برنقيل ذو ساق. بعضها الآخر يفتقر إلى الساق.

رؤوسها بالصخور أو الأجسام المغمورة أو الطافية، وتحرك الغذاء نحو أفواهها باستخدام أرجلها الريشية. تحمي الصفائح الكلسية جسم البرنقيل، وتكون هذه الصفائح عادةً متعلقة مباشرة وبقوة إلى السطح الذي تستقر عليه. وعلى الرغم من أن معظم القشريات لها أجناسٌ منفصلة، فإن البرنقيل خُنثى، ولكن عادة يتم به إخصاب خلطي.

تبدي الحشرات تنوعًا هائلًا وتوجد بأعداد كبيرة

الحشراتُ أعضاءٌ في طائفة **سُداسية الأرجل**، وهي الأكثر بين الحيوانات على الأرض بكل مقياس، سواءٌ على اليابسة أو في المياه العذبة، وقليلٌ منها غزت البحر أيضًا. أكثر من نصف الأنواع الحيوانية المسماة هي حشرات، والنسبة الحقيقية دون شك أعلى من ذلك بكثير؛ لأن ملايين من أشكال إضافية لا تزال تنتظر الكشف عنها، وتسميتها، وتصنيفها.

في الولايات المتحدة وكندا نحو 90,000 نوع، والرقم الحقيقي للأنواع في هذه المنطقة ربما يقترب من 125,000. ويُقدر أن الهكتار الواحد من الأرض المنخفضة للغابة المطرية يقطنه 41,000 نوع من الحشرات تقريبًا، وكثير من الحدائق في الضواحي بها 1500 نوع أو أكثر. ولقد قُدر أن قرابة بليون بليون فرد من الحشرات يكون حيًّا في أي لحظةٍ زمنية. ويلقي الشكل 34-32 والجدول 34-2 ضوءًا على هذا التنوع الهائل للحشرات.

رتبة حرشفية الأجنحة

أ.

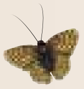
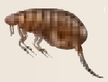
رتبة متماثلة الأجنحة

ب.

رتبة غمدية الأجنحة

ج.

الجدول 34-2 **الرتب الرئيسة للحشرات**

الرتبة	مثال نموذجي		الصفات الأساسية	العدد التقريبي للأنواع المسماة
غمدية الأجنحة	الخنافس		الرتبة الحيوانية الأكثر تنوعًا، زوجان من الأجنحة، الزوج الأمامي من الأجنحة صلب ويحمي الزوج الخلفي من أجنحة الطيران، هيكل خارجي مدرع بقوة، أجزاء فم قارضة وعاضة، تحول كامل.	350,000
ثنائية الأجنحة	الذبابة		بعض ما يعض الإنسان والثدييات الأخرى تُعدّ آفات، أجنحة أمامية للطيران شفافة، الأجنحة الخلفية مختزلة على هيئة أعضاء توازن، أجزاء فم ماص وثاقب ولاعق، تحول كامل.	120,000
حرشفية الأجنحة	الفراشات، والعث.		زوجان من أجنحة طيران عريضة ذات حراشف، غالبًا فاقعة الألوان، جسم ذو شعر، أجزاء فم ماصة وتشبه الأنبوب، تحول كامل.	120,000
غشائية الأجنحة	النحل، والدبور والنمل.		غالبًا اجتماعية، زوجان من أجنحة طيران شفافة، رأس متحرك وعيون مركبة متطورة جيدًا، تمتلك لاسعات غالبًا، أجزاء فم قارض وماص، تحول كامل.	100,000
نصفية الأجنحة ومتماثلة الأجنحة	البق الحقيقي، وبق الفراش، ونطاط الأوراق، والمن والسيكادا.		تعيش على الدم غالبًا، بعضها آكلات نباتات، زوجان من الأجنحة أو دون أجنحة، أجزاء فم ثاقب ماص، تحول بسيط.	60,000
مستقيمة الأجنحة	النطاط، وصرصار الليل.		زوج ثالث من الأجنحة متحور للقفز، زوجان من الأجنحة أو دون أجنحة من بين أكبر الحشرات حجمًا، أجزاء فم للعض وللقضم في البالغ، تحول بسيط.	20,000
الرعاشات	اليعسوب		رتبة حشرات بدائية، زوجان من أجنحة طيران شفافة لا تنثني للخلف، جسم طويل كبير ورفيع، أجزاء فم قارض، تحول بسيط.	5,000
متساوية الأجنحة	النمل الأبيض		واحد من الأنواع الحيوانية القليلة القادرة على التغذي على الخشب، زوجان من الأجنحة، ولكن بعض المراحل دون أجنحة، حشرات اجتماعية، أنواع عدة من الجسم مع تقسيم للعمل، أجزاء فم قارض، تحول بسيط.	2,000
عديمة الأجنحة السيفونية	البرغوث		صغير، ومعروف بعضته المسببة للتهيج، دون أجنحة، جسم صغير مفلطح وله أرجل للقفز، أجزاء فم ثاقب ماص، تحول كامل.	1,200

الشكل 34–32

تنوع الحشرات .أ. العث لونا *Actias luna*. العث لونا وأقاربه من بين الحشرات المدهشة (رتبة حرشفية الأجنحة) **ب.** نطاط الأشجار شبيه الشوكة *Umbonia crassicornis* (رتبة متماثلة الأجنحة)، **جـ.** خنافس القطن *Anthonomus grandis* خنافس القطن واحدة من أكبر مجموعات الخنافس (رتبة غمدية الأجنحة). **د.** الذباب العسكري *Ptecticus trivittatus* (رتبة ثنائية الأجنحة). **هـ.** الجندب الضخم المغفل *Romalea guttata* (رتبة مستقيمة الأجنحة). **و.** النمل الأبيض كالنمل له طبقات اجتماعية عدة، حيث تختص الأفراد بوظائف مختلفة. فالفرد على اليسار هو جندي، وفكوكه الكبيرة تدافع عن المستعمرة. نمل بيرو الأبيض المبين هنا ينتمي إلى نوع في الجنس *Macrotermes*.

رتبة ثنائية الأجنحة

د.

رتبة مستقيمة الأجنحة

هـ.

رتبة متساوية الأجنحة

و.

الشكل 34–33

أجزاء الفم المتحورة في ثلاثة أنواع من الحشرات. أجزاء الفم متحورة **أ.** للثقب في البعوض من جنس *Culex*. **ب.** لمص الرحيق من الأزهار في فراشة الفصة من الجنس *Colias*. **جـ.** للحس السوائل في ذبابة المنزل *Musca domestica*.

أ. ب. جـ.

الصفات الخارجية

عادة، تعيش الحشرات على اليابسة بشكلٍ أساسي، ومعظم الحشرات المائية إن لم يكن كُلها ربما كان لها أسلافٌ على اليابسة. معظم الحشرات صغيرةٌ نسبيًّا، وتتراوح من 0.1 مليمتر إلى ما يقارب 30 سنتيمترًا في الطول أو عرض الجناح. للحشرات ثلاث مناطق جسمية: الرأس والصدر والبطن، وثلاثة أزواج من الأرجل كلها متصلة بالصدر، وزوج واحدٍ من قرون الاستشعار. إضافة إلى ذلك، قد يكون لها زوج واحد أو اثنان من الأجنحة. لأجزاء فم الحشرات التركيب نفسه، ولكنها محددة في المجموعات المختلفة تبعًا للعادات الغذائية (الشكل 34-33). لمعظم الحشرات عيون مركبة، وكثير منها لها عيون بسيطة إضافة إلى ذلك. الأرجل مفقودة تمامًا في يرقات مجموعات معينة. ففي معظم الذباب (رتبة ثنائية الأجنحة) والبعوض (شكل34-34) مثلًا، يتصل الزوجان من الأجنحة بالقطع الوسطى والخلفية للصدر. والصدر مملوء تمامًا تقريبًا بالعضلات التي تحرك الأرجل والأجنحة.

الشكل 34–34

يرقة البعوض *Culex pipiens*. اليرقات المائية للبعوض نشطة تمامًا. إنها تتنفس من خلال أنابيب تمتد إلى سطح الماء، كما هو مبين هنا. إن تغطية سطح الماء بطبقة رقيقة من الزيت يدفعها إلى الغرق.

تظهر الأجنحة في الحشرات على هيئة نموات تشبه الكيس من جدار الجسم. تكون الأجنحة في الحشرات البالغة صلبة باستثناء العروق. إن أجنحة الحشرات ليست مماثلة تركيبيًّا للزوائد الأخرى. للحشرات زوجان من الأجنحة بشكل أساسي، ولكن في بعض المجموعات كالذباب، اختزل الزوج الثاني إلى زوج من كتل التوازن، يدعى الموازن في أثناء مسار التطور. تستطيع معظم الحشرات طي أجنحتها فوق البطن، عندما تكون في حالة راحة، ولكن القليل، كاليعسوب والذبابة الشابة، تبقى أجنحتها قائمة أو ممدودة في كل الأوقات.

قد تكون أجنحة الحشرات الأمامية قاسية وصلبة في الخنافس. فإذا كانت كذلك، فإنها تشكل غطاء للأجنحة الخلفية، وعادة ما تفتح في أثناء الطيران. تقدم الأجنحة الأمامية الصلبة وظيفة الحماية في رتبة مستقيمة الأجنحة التي تضم النطاط (الجندب) وصرصار الليل. تتكون أجنحة الحشرات من طبقات من البروتين والكايتين، والعروق المدعمة لها هي أنابيب من الكايتين والبروتين. أمّا العث والفراشات فلها أجنحة مغطاة بحراشف قابلة للانفصال تعطيها الألوان الفاقعة (الشكل 34-35). ولا تتطور الأجنحة أبدًا في بعض سداسية الأرجل عديمة الأجنحة، مثل الذيل الزنبركي والسمك الفضي. بعض المجموعات عديمة الأجنحة كالبراغيث والقمل، مشتقة من مجموعات سلفية من الحشرات، كان لها أجنحة ثم فُقِدَت.

التنظيم الداخلي

تماثل الصفات الداخلية للحشرات تلك التي للمفصليات الأخرى بطرق متعددة. فالقناة الهضمية هي أنبوب يكون ملتفًّا بعض الشيء عادة، وغالبًا ما يكون لها طول الجسم نفسه. في نطاط الأوراق، والسيكادا، ومجموعات ذات قرابة، وكثير من الذباب قد يكون الأنبوب الهضمي شديد الالتفاف، وهو أطول من الجسم بمرات عدة. توجد هذه القنوات الهضمية الطويلة عادة في الحشرات التي لها أجزاء فم ماصة، وتتغذى على العصائر أكثر من الأغذية الصلبة الغنية بالبروتين.

الشكل 34–35

الحراشف على جناح *Parnassias imperator* **وهي فراشة من الصين.** حراشف من هذا النوع مسؤولة عن الأنماط شديدة التلوين لأجنحة الفراشات والعث.

تبطَّن المنطقة الأمامية والخلفية من القناة الهضمية للحشرة بالجليد. ويتم الهضم بشكل أساسي في المعدة أو المعي المتوسط، وإخراج الفضلات التي تدور في الدم يتم خلال أنابيب ملبيجي. تفرز الأنزيمات الهاضمة بشكل رئيس من الخلايا المبطنة للمعي المتوسط، على الرغم من أن بعضها تسهم به الغدد اللعابية قرب الفم.

تمتد القصبات الهوائية للحشرات خلال الجسم، وتنفذ خلال الأنسجة المختلفة. في كثير من الحشرات المجنحة، تتوسع القصبات الهوائية في أجزاء مختلفة من الجسم مشكلة أكياسًا هوائية. تحاط هذه الأكياس الهوائية بعضلات تشكل نوعًا من المنفاخ، الذي يجبر الهواء على الدخول عميقًا في النظام القصبي. والمتنفس الذي يدخل من خلاله الهواء إلى الجهاز القصبي المكون من عشر فتحات كحد أقصى على كل جانب للحشرة، يكون مزدوجًا ويقع على أو بين القطع على جوانب الصدر والبطن. في معظم الحشرات، يمكن فتح المتنفس بفعل العضلات. يكون المتنفس في المجموعات الطفيلية والمائية من الحشرات مغلقًا بصورة دائمة، وفي هذه المجموعات تمتد القصبات تحت سطح الحشرة، ويتم التبادل الغازي بالانتشار.

المستقبلات الحسية

إضافة إلى العيون، فإن للحشرات أنواعًا عدة متميزة من المستقبلات الحسية. وهذه تشمل الأشواك الحسية، وهي تراكيب تشبه الشعر، تتوزع بتباعد عادة على الجسم. ترتبط الأشواك الحسية بخلايا عصبية، وهي حساسة للتنبيه الآلي والكيميائي، وتكون موجودة بكثرة بشكل خاص على قرون الاستشعار والأرجل– أجزاء الحشرة التي تلامس في معظم الأوقات الأجسام الأخرى. إنّ الصوت ذو أهمية حيوية للحشرات، ويمكن التحري عنه عن طريق أعضاء طبلية في مجموعات كالجنادب، وصرصار الليل، والسيكادا، وبعض العث. هذه الأعضاء هي تراكيب مزدوجة مكونة من غشاء رقيق هو **الطبلة Tympanum** مرتبط مع أكياس هوائية قصبية. في كثير من مجموعات الحشرات الأخرى، يمكن الإحساس بأمواج الصوت عن طريق شعر حسي. فذكر البعوض يستخدم الآلاف من شعرات حسية موجودة على قرون الاستشعار يتحرى به الصوت الناتج عن اهتزاز أجنحة أنثى البعوض.

إضافة إلى استخدام الصوت، تتواصل الحشرات جميعها تقريبًا عن طريق المواد الكيميائية أو مزيج من المواد الكيميائية يعرف **بالفرومونات Pheromones**. هذه المركبات شديدة التباين، وتطلق في البيئة، وتنقل أشكالًا مختلفة من الرسائل من بينها إشارات التزاوج، وتتبّع الأثر.

تاريخ حياة الحشرات

يمر كثير من الحشرات في أثناء تطورها الجنيني **بتحول Metamorphosis**. ففي التحول البسيط الذي نراه في الجنادب، تكون المراحل غير الناضجة شبيهة جدًا بالبالغ، ولكنها تصبح أكبر تدريجيًّا، وأكثر تطورًا من خلال سلسلة من الانسلاخات. أما في التحول الكامل الذي نشاهده في العث والفراشات، فتكون اليرقة غير الناضجة غالبًا شبيهة بالدودة ونشطة في التغذية. وهناك مرحلة راحة تدعى خلالها الحشرة **بالعذراء (الخادرة) Pupa** تسبق مباشرة الانسلاخ النهائي لتصبح بشكل البالغ.

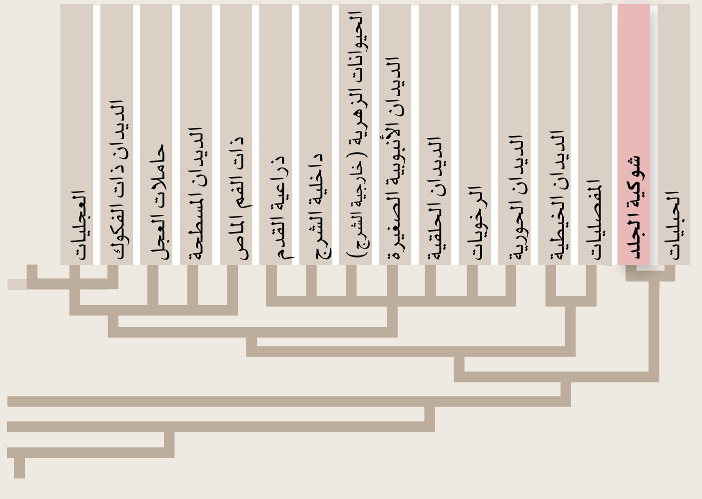
المفصليات حيوانات مقسمة ذات زوائد متمفصلة. كل المفصليات لها هيكل خارجي صلب من الكايتين والبروتين، وهو يتطلب انسلاخًا من أجل أن ينمو الفرد في الحجم. المفصليات لها أيضًا جهاز دوري مفتوح، والحشرات لها كثير من التكيفات للعيش على اليابسة.

العقارب، والعناكب، والحلم كلها عنكبوتيات، جسمها مقسم إلى قطعتين: أمامية وخلفية. تحمل القطعة الأمامية زوجًا من الخطافات، وزوجًا من اللوامس القدمية، وأربعة أزواج من أرجل المشي. ذات المئة قدم هي صائدات مقسمة لها زوج واحد من الأرجل على كل قطعة، في حين أنّ ذات الألف قدم آكلات أعشاب مقسمة، ولها زوجان من الأرجل على أغلب القطع.

القشريات تضم أشكالًا تعيش في البحر، والماء العذب، وعلى اليابسة، وتظهر أشكالًا بالغة التنوع. كثير منها له مرحلة يرقية هي نوبليس، ولها زوائد متفرعة. تشمل القشريات عشرية الأرجل الجمبري، وجراد البحر، والسلطعون، والقريدس. البرنقيل هو قشريات جالسة.

الحشرات جميعها تمتلك ثلاث قطع جسمية، هي: الرأس، والصدر، والبطن. يتصل بالصدر ثلاثة أزواج من الأرجل، وزوجان من الأجنحة، والبطن يفتقر إلى الزوائد. ومعظم الحشرات لها عيون مركبة، وعيون بسيطة، ووسائل معقدة أخرى للإحساس ببيئاتها. يظهر كثير من الحشرات تحولًا بسيطًا أو كاملًا.

5-34 قبيلة شوكية الجلد: شوكية الجلد



الرخويات والحلقيات والمفصليات التي نوقشت سابقًا هي أولية الفم. يتميز أفراد قبيلة شوكيات الجلد التي سنصفها هنا بوجود تكوين جنيني ثانوي الفم **وهيكل داخلي Endoskeleton**. إن مصطلح شوكية الجلد يعني وجود أشواك في الجلد، مشيرًا إلى وجود هيكل داخلي من صفائح صلبة غنية بالكالسيوم تحت الجلد الرقيق (الشكل 34-36 أ).

تظهر شوكية الجلد تكوينًا جنينيًا ثانوي الفم ولها هيكل داخلي

شوكية الجلد مجموعة قديمة من حيوانات بحرية، ظهرت منذ 600 مليون سنة خلت تقريبًا، وتضم 6000 نوع حي تقريبًا. يتكون الفم، كما هو في ثانوية الفم الأخرى، ثانويًا في أثناء التكوين الجنيني.

عندما تتكون صفائح الهيكل الداخلي لشوكية الجلد أول مرة تكون مطمورة داخل الأنسجة الحية، ولهذا، فهي تشكل هيكلًا داخليًا حقيقيًا – على الرغم من أنه في الحيوانات البالغة لشوكية الجلد المعروفة جيدًا تكون الصفائح ملتحمة مشكلة صدفة صلبة.

الابتكار الآخر في شوكية الجلد هو تكوين نظام هيدروليكي للمساعدة على الحركة والتغذية. هذا النظام المملوء بالماء الذي يدعى **النظام المائي الوعائي Water-vascular system** مكون من قناة دائرية مركزية، يمتد منها خمس قنوات شعاعية في الجسم والأذرع.

بعض الحيوانات المألوفة جدًا التي تشاهدها على شاطئ البحر مثل نجم البحر، ونجم البحر الهش، وقنفذ البحر، ودولار الرمل، وخيار البحر، كلها شوكية الجلد. وكلها ذات تماثل شعاعي عندما تكون بالغة، على الرغم من أن تماثلها الشعاعي غير عادي، ويعتمد على وجود خمسة محاور تماثل. ولهذا، فإنه يقال عنها: إنها **ذات تماثل خماسي شعاعي Pentaradial symmetry**. وعلى الرغم من أن أنواعًا أخرى من الحيوانات متماثلة شعاعيًا، فإن أيًّا منها ليس له الأجهزة العضوية المعقدة التي لشوكية الجلد البالغة.

وعلى الرغم من توافر سجل أحافير مناسب، يمتد في الماضي في الحقبة الكمبرية، فإن نشأة شوكية الجلد تبقى غير واضحة. إذ يعتقد أنها تطورت من أسلاف ذات تماثل ثنائي؛ لأن يرقات شوكية الجلد ذات تماثل ثنائي. وإن التماثل الشعاعي الذي هو العلامة المميزة لشوكيات الجلد تطور لاحقًا في جسم البالغ.

خطة جسم شوكية الجلد ثنائية التماثل في اليرقات، لكنها خماسية شعاعية في البالغات

تعايش خطة جسم شوكية الجلد إزاحة رئيسة في أثناء التكوين الجنيني من تماثل ثنائي جانبي إلى تماثل شعاعي. وبسبب كون أجسام شوكية الجلد شعاعية التماثل، فإن المصطلحات التي تستخدم لوصف أجسام الحيوانات ثنائية التماثل لا يمكن تطبيقها هنا: فظهري وبطني وأمامي وخلفي ليس لها معنى دون وجود رأس أو ذيل. سنناقش تركيب جسم شوكية الجلد، بدلًا من ذلك، بدلالة أفواهها التي تُعرف **السطح الفمي Oral surface** لها.

تزحف معظم شوكية الجلد على سطوحها الفمية على الرغم من أنه في خيار البحر يقع محور الحيوان أفقيًّا، وهو يزحف وسطحه الفمي في الأمام. أما زنابق البحر، فإن سطحها الفمي يقع في الجهة المقابلة للأرضية التي يعيش عليها الحيوان، وهي صورة معاكسة لمعظم شوكيات الجلد الأخرى.

يتألف الجهاز العصبي من **حلقة عصبية مركزية Nerve ring** تنشأ منها أفرع، والحيوان قادر على إعطاء أنماط معقدة للاستجابة، ولكن ليس هناك مركزية في الوظيفة.

الهيكل الداخلي

لشوكية الجلد بشرة رقيقة تحتوي آلافًا من خلايا عصبية حسية، وتمتد فوق الهيكل الداخلي المكون، إما من صفائح متحركة، أو ثابتة غنية بالكالسيوم تدعى **عظيمات Ossicles**. تكون العظيمات في بعض شوكيات الجلد كنجوم البحر، وخيار البحر مبعثرة متباعدة، وجدار الجسم مرن. وتكون العظيمات في أنواع أخرى خاصة القنفذيات (قنافذ البحر ودولار البحر) متحدة وتشكل صدفة صلبة. وفي كثير من الحالات تحمل هذه الصفائح أشواكًا.

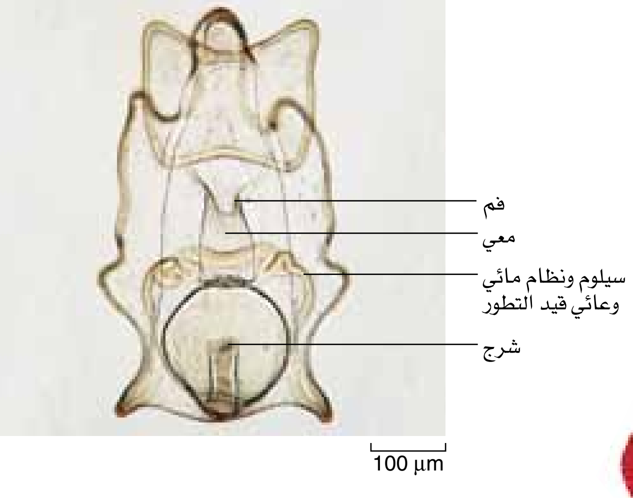
صفة مهمة أخرى لهذه القبيلة هي وجود نسيج كولاجيني قابل للتحول، وهو يمكن أن يتباين في قوامه من نسيج صلب مطاطي إلى ضعيف سائل. هذا النسيج المدهش مسؤول عن كثير من المزايا الخاصة لشوكية الجلد كالقدرة على فصل أجزاء الجسم بسرعة. فنجم البحر مثلًا يستطيع أن يفقد ذراعًا، إذا كان ذلك ضروريًّا من أجل البقاء، ثم ينمو ليكون ذراعًا جديدًا. وإن هذا النسيج مسؤول عن درجات القوام المختلفة الملاحظة في خيار البحر، حيث يمكن أن يتغير من صلب تقريبًا إلى مرن في غضون ثوانٍ.

الصفائح في أجزاء محددة من جسم بعض شوكية الجلد تكون مثقبة، تمتد خلال هذه الثقوب **أقدام أنبوبية Tube feet**، وهي جزء من النظام المائي الوعائي الذي هو صفة مميزة لهذه القبيلة.

النظام المائي الوعائي

ينبثق النظام المائي الوعائي لشوكيات الجلد بشكل شعاعي من قناة حلقية تحيط بمريء الحيوان. تمتد خمس **قنوات شعاعية Radial canals** تحدد مواقعها مبكرًا في أثناء التكوين الجنيني في كل من الأجزاء الخمسة للجسم، وبهذا تحدد التماثل الأساسي (الشكل 34-36). يدخل الماء النظام المائي الوعائي خلال **المصفاة Madriporite**، وهي صفيحة تشبه الغربال على سطح الحيوان، ويتدفق إلى القناة الدائرية خلال أنبوب، هو قناة الحَجَر التي سميت هكذا بسبب حلقات كربونات الكالسيوم المحيطة بها. تمتد القنوات الشعاعية الخمس بدورها خلال أفرع جانبية قصيرة إلى داخل الأقدام الأنبوبية المجوفة (الشكل 34-36ب).

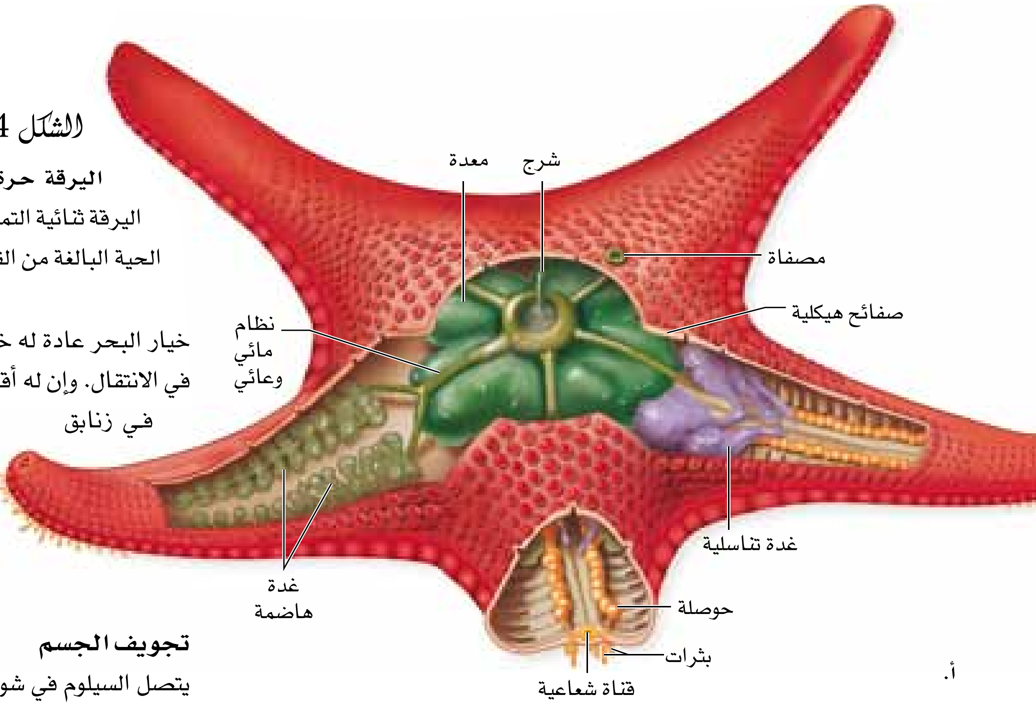
في بعض شوكيات الجلد، كل قدم أنبوبي له ممص عند نهايته، وفي بعضها الآخر تكون الممصات غائبة. هناك كيس عضلي عند قاعدة كل قدم أنبوبي يدعى **الحوصلة Ampulla** يحتوي سائلًا. عندما تنقبض الحوصلة يُمنع السائل من دخول القناة الشعاعية عن طريق صمام في اتجاه واحد، ويُجبر على الدخول في القدم الأنبوبي فيسبب امتداده. عندما يمتد، يستطيع القدم أن يثبت نفسه إلى سطح ما، أو إلى أي جسم آخر. تنقبض العضلات الطولية في جوار القدم الأنبوبي عندها مسببة انثناء القدم. ويسمح ارتخاء عضلات الحوصلة للسائل أن يتدفق عائدًا إلى الحوصلة ما يسحب الجسم في اتجاه القدم. بهذا العمل المنسق لعدد هائل من الأقدام الأنبوبية الصغيرة الضعيفة كلٌّ على حدة يستطيع الحيوان أن يتحرك على أرضية البحر.



الشكل 34-37

اليرقة حرة السباحة لنجم البحر الشائع *Asterias rubens*. تقترح اليرقة ثنائية التماثل أن أسلاف شوكية الجلد لم تكن شعاعية التماثل كالأعضاء الحية البالغة من القبيلة.

خيار البحر عادة له خمسة صفوف من أقدام أنبوبية على سطح الجسم تستخدم في الانتقال. وإن له أقدامًا أنبوبية محورة حول تجويف الفم تستخدم في التغذية. في زنابق البحر، تنشأ الأقدام الأنبوبية من فروع في الأذرع، تمتد من حواف كأس متجهة إلى أعلى. يأخذ الحيوان الغذاء من الماء المحيط باستخدام هذه الأقدام الأنبوبية. وتكون الأقدام الأنبوبية في نجم البحر الهش مدببة ومتخصصة في التغذية.



أ.

ب.

الشكل 34-36

قبيلة شوكية الجلد. أ. شوكية الجلد مثل نجم البحر (طائفة النجميات) هي سيلوميات ثانوية الفم من حيث نمط التكوين الجنيني، ولها هيكل داخلي مكون من صفائح غنية بالكالسيوم. النظام المائي الوعائي مبين هنا بالتفصيل. تسمح القنوات الشعاعية للماء بالتدفق إلى داخل الأنابيب القدمية. وعندما تنقبض الحوصلة في كل قدم أنبوبي، يمتد الأنبوب، ويتعلق بالسطح الذي يعيش عليه الحيوان. لاحقًا، تنقبض عضلات القدم الأنبوبي، فينثني هذا القدم، ويسحب الحيوان نحو الأمام. ب. الأقدام الأنبوبية التي ليس لها ممصات في نجم البحر *Ludia magnifica*، وهي ممدودة.

تجويف الجسم

يتصل السيلوم في شوكيات الجلد، وهو كبير نسبيًّا، مع نظام معقد من الأنابيب، ويساعد في الدوران والتنفس. وفي نجم البحر، يتم التنفس وإزالة الفضلات عبر الجلد من خلال امتدادات إصبعية صغيرة للسيلوم تدعى البثرات (الشكل 34-36) وهي مغطاة بطبقة رقيقة من الجلد، وتبرز خلال جدار الجسم لتعمل بوصفها خياشيم.

التجديد والتكاثر

كثير من شوكيات الجلد قادر على تجديد الأجزاء المفقودة، وبعضها خاصة نجوم البحر، ونجوم البحر الهشة تسقط أجزاء مختلفة من الجسم عندما تُهاجَم (التقطع الذاتي). في قليل من شوكية الجلد، يتم التكاثر اللاجنسي بالانشقاق، والأجزاء المتكسرة من نجم البحر يمكن أحيانًا أن تتجدد إلى حيوان كامل. بعض نجم البحر الهش الأصغر، خاصة الأنواع الاستوائية تتكاثر بشكل منتظم بالتكسر إلى جزأين متساويين، حيث يتجدد كل نصف إلى حيوان كامل.

وعلى الرغم من قدرة كثير من شوكية الجلد على التكسر إلى أجزاء والتجدد، فإن معظم التكاثر في القبيلة هو جنسي وخارجي. فالأجناس في معظم شوكية الجلد منفصلة، على الرغم من وجود فروق خارجية قليلة بين كلا الجنسين. تتحرر الجاميتات بشكل عام إلى عمود الماء، حيث يحدث الإخصاب. عادة، تتطوّر البيوض المخصبة إلى يرقات حرة السباحة ثنائية التماثل (انظر الشكل 34-37)، وهي تختلف بشكل كبير عن يرقة حاملة العُرف التي نشاهدها في الحيوانات الحلزونية، مثل الرخويات والحلقيات. تتطور هذه اليرقات مع العوالق حتى تتحول خلال سلسلة من المراحل إلى الشكل البالغ الأقل حركة.

الشكل 34–38

التنوع في شوكية الجلد. أ. نجم البحر *Oreaster occidentalis* (طائفة النجميات) في خليج كاليفورنيا. **ب.** خيار البحر ذو الثآليل *Parastichopus parvimensis* (طائفة كلية الصفائح) من الفلبين. **جـ.** قنفذ البحر الاستوائي للجنس *Echinometra* (طائفة الشوكيات). **د.** النجم الريشي (طائفة الزنابق) *Comatheria* من إندونيسيا. **هـ.** نجم البحر الهش المبهرج *Ophioderma ensiferum* (طائفة ذيل الأفعى).

شوكيات الجلد لها خمس طوائف

هناك أكثر من عشرين طائفة منقرضة لشوكيات الجلد، وخمس إضافية أفرادها حية، (1) الزنبقيات، زنابق البحر وريش البحر، (2) النجميات، كنجوم البحر ولؤلؤية البحر، (3) طائفة ذيل الأفعى، نجوم البحر الهش، (4) الشوكيات، قنفذ البحر ودولار الرمل، (5) كلية الصفائح المدرعة، خيار البحر (الشكل 34-38). تظهر طوائف شوكية الجلد كلها خطة جسم أساسية خماسية الأجزاء، على الرغم من أن التماثل الأساسي للقبيلة غير واضح في بعضها. حتى خيار البحر الذي يشبه النبات المسمى باسمه له خمسة تجاويف شعاعية تمتد على طول جسمه. وسنصف هنا ثلاثًا من الطوائف الحية، أما الاثنتان الباقيتان، وهما **الزنبقيات Crinoidea** (زنابق البحر وريش البحر، **وكلية الصفائح Holothuroidea** (خيار البحر) فقد نوقشتا باختصار في الأجزاء السابقة.

طائفة النجميات: نجوم البحر

نجوم البحر من **طائفة النجميات Asteroidea** هي أكثر شوكيات الجلد المألوفة. وهي من بين أهم المفترسات في الأنظمة البحرية، وتتراوح في الحجم من سنتيمتر إلى متر عرضًا. تتوافر نجوم البحر بكثرة في منطقة المد، ولكنها توجد أيضًا على أعماق قد تصل إلى 10,000 متر، ويوجد 1500 نوع تقريبًا من نجوم البحر في العالم.

يتكون جسم نجم البحر من قرص مركزي يتداخل تدريجيًا مع الأذرع. وعلى الرغم من أن معظم نجوم البحر لها خمسة أذرع، فإن أفراد بعض العائلات لها أكثر من ذلك بكثير، ونموذجيًّا بمضاعفات الرقم خمسة. الجسم مسطح بعض الشيء، ومرن، ويغطى ببشرة ذات صبغة. تشمل النجميات الآن لؤلؤية البحر التي اكتشفت عام 1986، والتي كانت تعدّ فيما مضى طائفة خاصة من شوكيات الجلد.

طائفة ذيل الأفعى: نجم البحر الهش

ينتمي نجم البحر الهش، من **طائفة ذيل الأفعى Ophiuroidea**، إلى الطائفة الأكبر من شوكيات الجلد من حيث عدد الأنواع (نحو 2000)، وهي ربما تكون الأكثر وفرة. تتجنب الضوء، وهي نشطة في الليل، لذا، فهي غامضة كتومة.

نجوم البحر لها أذرع رفيعة متفرعة، وهي الأكثر انتقالًا بين شوكيات الجلد، وتتحرك بسحب نفسها بالتجذيف فوق السطح الذي تعيش عليه بأن تحرك أذرعها غالبًا في أزواج أو مجموعات من جانب إلى آخر.

تستخدم بعض نجوم البحر الهشة أذرعها للسباحة، وهي عادة غير مألوفة بين شوكيات الجلد. لنجوم البحر الهشة خمسة أذرع كما هو حال نجوم البحر، وهي شديدة القرابة بنجوم البحر، ولكن لها اختلافات شكلية عدة، أحدها هو أن أقدامها الأنبوبية تفتقر إلى الحوصلات، وليس لها ممصات، وتستخدم في التغذية، لا في الانتقال.

طائفة الشوكيات: قنفذ البحر ودولار الرمل

تفتقر أعضاء **طائفة الشوكيات Echinoidea** إلى أذرع متميزة، لكن لها خطة الجسم ذات الخمسة أجزاء، كما لشوكيات الجلد جميعها. تبرز خمسة صفوف من الأقدام الأنبوبية خلال صفائح الهيكل الكلسي. قنافذ البحر لها أشواك أسطوانية تبرز من الهيكل وتساعدها على الحماية من المفترسات. تشكل الطائفة قرابة 950 نوعًا حيًّا، وبسبب وجود الصفائح الكلسية، فإن قنافذ البحر ودولار الرمل محفوظة جيدًا في سجل الأحافير، حيث هناك أكثر من 5000 نوع قديم إضافي موصوف.

شوكية الجلد هي أوليات فم، تتصف بتماثلٍ خماسي شعاعي في البالغ. لها صفائح غنيةٌ بالكالسيوم مميّزة لها تدعى عظيمات، وتشكل الهيكل الداخلي، ولها نظامٌ مائيٌ وعائي فريد يتضمن أقدامًا أنبوبية مجوفة. كثير من شوكيات الجلد تستطيع تجديد أجزائها المفقودة، وقد تتطور حيوانات كاملة أحيانًا من أجزاء مفقودة. التكاثر الجنسي خارجي، وينتجُ يرقاتٍ من العوالق ذات التماثل ثنائي جانبي.

الطوائف الخمس لشوكيات الجلد هي النجميات، وطائفة ذيل الأفعى، والشوكيات، والزنبقيات وكلية الصفائح المدرعة، وتظهر جميعها تماثلًا خماسيًّا شعاعيًا.

مراجعة المفاهيم

34-1 قبيلة الرخويات: الرخويات

الرخويات متنوعةٌ بشكلٍ غير عادي وتتميز بوجود سيلوم مختزل حول القلب.

- خطة جسم الرخويات معقدة، فهي ذات تماثل جانبي ثنائي على الرغم من أن هذا التماثل اختفى في أثناء تطور معدية الفم (الشكل 34-3).
- تتركز الأعضاء الهضمية والإخراجية والتكاثرية في الكتلة الحشوية (الشكل 34-3).
- العباءة هي طبقة بَشرية سميكة ظهرية من الجلد، تُغطي الجسم، وتشكل تجويف العباءة الذي يضم أعضاء التنفس أو الخياشيم المشطية، وفتحات الأعضاء الهضمية والإخراجية والتكاثرية.
- يستخدم القدم في الانتقال، والتعلق، والإمساك بالغذاء، أو في خليط من هذه الوظائف.
- تُفرز الطبقة الخارجية من العباءة الصدفة الغنية بالكالسيوم، وهي للوقاية بشكلٍ أساسي. بعض الرخويات لها أصداف داخلية أو مختزلة.
- لمُعظم الرخويات باستثناء ثنائية المصراع مبرد، وهو عضوٌ ثاقب يشبه اللسان ويُستخدم في التغذية. ثنائية المصراع تستخدم الخياشيم لترشيح الغذاء من الماء (الشكل 34-4).
- معظم الرخويات لها جهازٌ دوريٌ مفتوح.
- معظم الرخويات لها ذكرٌ وأنثى متميزان، وباستثناء معدية القدم، يكون الإخصاب خارجيًّا، والبيوض المخصبة تمرُ بتفلُج حلزوني. يتطور الجنين إلى يرقة حاملة عُرف حُرة السباحة، وقد يتطور إلى يرقةٍ حاملة الغشاء، وهي حرة السباحة، وتستقر خارج الماء.
- لقبيلة الرخويات أربع طوائف، هي: حاملة متعددة الصفائح، ومعدية القدم، وثنائية المصراع، ورأسية القدم.

34-2 قبيلة الحلقيات: الديدان الحلقية

تتكون خطة جسم الحلقيات من قطع تشبه الحلقات مكررة، ومع ذلك فأفراد هذه القبيلة ليست ذات أصلٍ واحد (شكل 34-13).

- الحلقات تمتد على طول الجسم، وهي مفصولةٌ بحواجز مملوءة بالسائل تشكل هيكلًا هيدروستاتيكيًّا، وكُلٌ منها تحتوي نفريديا مزدوجة.
- الحبل العصبي البطني يربط العقد العصبية في كل قطعة واحدة بالأخرى وبالدماغ. وتحتوي الحلقات الأمامية والخلفية مستقبلاتٍ متخصصة للضوء واللمس والمواد الكيميائية.
- الحلقيات لها جهازٌ دوري مغلقٌ ظهري متصلٌ بأوعية بطنية عن طريق خمسة قلوبٍ تضخ الدم.
- الحلقيات لها أعضاءٌ هضميةٌ متخصصة ونفريديا، ويتم تبادل الأكسجين وثاني أكسيد الكربون خلال الجلد.
- كل حلقة تمتلك بشكل نموذجي أشواكًا، وهي أهلاب كيتينية تساعد على تعلق الدودة.
- تقليديًّا الحلقيات مقسمة إلى ثلاث طوائف، ولكن من المحتمل أن هذا التصنيف سوف يتغير قريبًا. المجموعات التقليدية هي: متعددة الأشواك، وقليلة الأشواك، والعلق الطبي.

34-3 حاملة العَجَل: الحيوانات الزهرية وذراعية القدم

طَورت الزهريات وذراعية القدم بصورةٍ التقائية حامل العجل، وهو حافة دائرية أو على شكل حرف U حول الفم، وتحمل صفًّا أو اثنين من مجساتٍ مهدبة. وظيفة حامل العجل هي التبادل الغازي، وجمع الغذاء.

- تُبدي معظم أفراد القبيلتين تفلُّجًا شعاعيًّا، وتتطور كثانوية الفم.
- في الزهريات أو خارجية الشرج يفتح الشرج خارج حامل العجل (شكل34-18).
- تُشكل الزهريات مستعمرات، وتنتج حجرةً كيتينية تدعى حجيرة.
- ذراعية القدم والفورونيد هي ذات عجلٍ مفردة. الشرج يفتح داخل حامل العجل وجسمها محاطٌ بصدفتين متكلستين ظهرية وبطنية وليستا جانبيتين، كما في ثنائية المصراع (الأشكال 34-19، 34-20).

34-4 قبيلة المفصليات: مفصليات الأرجل

تتميز المفصليات بوجود زوائد متمفصلة، وهيكل خارجي، وعضلاتٍ تتعلق داخل الهيكل الخارجي (الأشكال 34-22، 34-24).

- الزوائد المتمفصلة قد تتحور إلى أجزاء فم، وقرون استشعار أو أرجل، والمفاصل تعمل بوصفها نقطة ارتكاز لتشكل روافع.
- الهيكل الخارجي مكون من كايتين وبروتين، ويجب أن ينسلخ من أجل نمو الحيوان المفصلي. قد يحتوي الهيكل الخارجي لبعض المفصليات على بلورات الكالسيوم.
- المفصليات مقسمة الجسم، وبعض القطع متخصصة على هيئة مجموعاتٍ وظيفية كالرأس، والصدر، والبطن.
- كثير من المفصليات لها عيون مركبة من أوماتيديا مستقلة، وبعضها لها عيون بسيطة (الشكل 34-23).
- المفصليات لها جهازٌ دوريٌ مفتوح وجهازٌ عصبيٌ يسيطر عليه دماغ مثبط.
- حشرات اليابسة ومتعددة الأرجل والعنكبوتيات لها نظامٌ إخراجيٌ يتألف من أنابيب ملبيجي التي تُخرج حمض البوليك أو الجوانين.
- للعنكبوتيات زوائد أمامية متخصصة هي الخطافات. وتعمل بوصفها أنياب سُم أو كلابات. يوجد خلف الخطافات لوامس قدمية، يمكن أن تتخصص بوصفها أعضاء جماع، ولاسعات وأعضاء حسية.
- القشريات لها ثلاث قطع وظيفية: الأماميتان تتحدان لتشكلا رأس صدر. ولها زوجان من قرون الاستشعار، وثلاثة أزواج من الزوائد للتغذية، وأزواج مختلفة من الأرجل، وزوائد على البطن. معظم القشريات تتطور خلال مرحلة نوبليس (الأشكال 34-28، 34-30).
- تضم القشريات أعضاء حرة السباحة أو تعيش على اليابسة، وتضم عشرية الأقدام والبرنقيل المستقل.
- الحشرات، أو سداسية الأقدام متنوعةٌ بشكل غير عادي، ولها ثلاثة أزواج من الأرجل، وقد يكون لها أجنحة. الصفات الداخلية شبيهةٌ بالتي في المفصليات الأخرى ما عدا أن المعي الأمامي والخلفي مبطنان بالجليد، والهضم الكيميائي يحدث في المعي المتوسط. إضافة إلى العيون المركبة للحشرات توجد أشواكٌ حسية، وغشاء طبلة للصوت، وتستخدم الفيرمونات للتواصل.

34-5 قبيلة شوكية الجلد: شوكية الجلد

تتميز شوكيات الجلد بتكوين جنيني ثانوي الفم وهيكل داخلي.

- يرقات شوكية الجلد ثنائية جانبية والبالغة شعاعية خماسية. تركيب جسم البالغ يُناقش عادة بالنسبة إلى الفم ذي الموقع البطني (شكل34-36).
- لشوكية الجلد نظام مائي وعائي يساعد على الحركة والتغذية.
- لشوكية الجلد بشرة رقيقة تحتوي خلايا حسية عصبية تمتد فوق الهيكل الداخلي الذي يتكون من عظيمات متحركة أو ثابتة غنية بالكالسيوم.
- يساعد السيلوم الكبير في الدورة الدموية والتنفس.
- التكاثر في شوكية الجلد جنسي وخارجي، على الرغم من أن كثيرًا منها قادر على تجديد الأجزاء أو القطع المفقودة التي يمكن أن تتطور إلى حيوانات كاملة بالغة.
- هناك خمس طوائف من شوكية الجلد، هي: الزنبقيات، والنجميات، وطائفة ذيل الأفعى، والشوكيات، وكلية الصفائح.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. التركيب التنفسي الفعال في الرخويات هو:
   أ. النفريديا. ب. المبرد (الراديولا).
   جـ. الخياشيم المشطية. د. يرقة حاملة الغشاء.

2. الالتواء ميزة فريدة في:
   أ. ثنائية المصراع. ب. معدية القدم.
   جـ. الكايتون. د. رأسية القدم.

3. الذكاء العالي والسلوك المعقد خاصية في:
   أ. رأسية القدم. ب. متعددة الأشواك.
   جـ. خيشومية القدم. د. شوكية الجلد.

4. التقسيم المتتالي صفة أساسية لقبيلة:
   أ. الرخويات. ب. خيشومية القدم.
   جـ. الحيوانات الزهرية. د. الحلقيات.

5. واحدة من أشكال الحلقيات الآتية ليس خُنثى:
   أ. دودة الأرض. ب. العلق.
   جـ. متعددة الأشواك. د. الحلقيات جميعها خناث.

6. في الحلقيات، التركيب المعتمد على الكايتين ويساعد على عملية الانتقال هو:
   أ. السرج. ب. الأشواك.
   جـ. الحواجز. د. نظائر القدم.

7. الصفات المميزة للزهريات وخيشومية القدم تتمثل في وجود:
   أ. السيلوم. ب. التقسيم.
   جـ. الأشواك. د. يرقة حاملة العجل.

8. القبيلة الأكثر نجاحًا على الكوكب بالنسبة إلى عددها هي:
   أ. الرخويات. ب. المفصليات.
   جـ. شوكية الجلد. د. الحلقيات.

9. الصفة التي لا توجد في المفصليات هي:
   أ. الزوائد المتمفصلة. ب. التقسيم.
   جـ. الجهاز الدوري المغلق. د. عقد عصبية مقسمة.

10. حقيقة كون المفصليات تنسلخ يعني أنها تعدّ:
    أ. حلزونيات. ب. حيوانات انسلاخية.
    جـ. ثانوية الفم. د. نظيرة الحيوانات.

11. طائفة المفصليات التي تمتلك خطافات هي:
    أ. ذات المئة قدم. ب. القشريات.
    جـ. سداسية الأقدام. د. العنكبوتيات.

12. عشرية الأقدام هي:
    أ. ذات المئة قدم وذات الألف قدم. ب. البرنقيل.
    جـ. القراد والحلم. د. جراد البحر والقريدس.

13. الصفة التي تفصل ثنائية الأجنحة وغشائية الأجنحة هي:
    أ. نوع الجناح. ب. نوع أجزاء الفم.
    جـ. نوع الأرجل. د. طريقة التكاثر.

14. اعتمادًا على خاصية أولية الفم- ثانوية الفم، القبيلة الأكثر قرابة مع الحبليات هي:
    أ. الحلقيات. ب. المفصليات.
    جـ. شوكية الجلد. د. الرخويات.

15. التركيب الذي ليس مكونًا للجهاز المائي الوعائي في شوكية الجلد هو:
    أ. العظيمات. ب. الحوصلة.
    جـ. القنوات الشعاعية. د. المصفاة.

أسئلة تحدٍّ

1. اكتشف العلماء في خليج شيسابيك أن انخفاض أعداد ثنائية المصراع في الخليج (خاصة المحار والأسكالوب) أدى إلى زيادة حادة في تلوث مياه الخليج. ما الصفة في هذه المجموعة التي يمكن أن تُعزى لهذه الملاحظة؟

2. الكايتين موجود في عدد من اللافقريات السيلومية، وموجود أيضًا في الفطريات. ماذا يدلك ذلك حول نشأة هذه المادة وأهميتها؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 35

الفقريات

Vertebrates

مقدّمة

تُظهر أعضاء قبيلة الحبليات تغيرات واسعة في الهيكل الداخلي مقارنة بما هو مُشاهد في شوكيات الجلد. فكما رأيت في الفصل الـ 34، فإن الهيكل الداخلي لشوكيات الجلد يشبه الهيكل الخارجي للمفصليات من ناحية وظيفية، فهو صدفة صلبة تحيط بالجسم، وترتبط العضلات على سطحها الداخلي. تستخدم الحبليات نوعًا مختلفًا جدًا من الهيكل الداخلي، فهو هيكل داخلي حقًا. تتميز أعضاء قبيلة الحبليات بوجود قضيب مرن يتطور على طول ظهر الجنين. والعضلات المتصلة بهذا القضيب سمحت للحبليات الأوائل أن تؤرجح أجسامها من جانب إلى آخر، سابحة خلال الماء. هذا التقدم التطوري الأساسي -أي تعليق العضلات بتركيب داخلي- وضع الحبليات على مسار تطوري أدى إلى ظهور الفقريات، وقاد—أول مرة- إلى ظهور حيوانات كبيرة الحجم حقًا.

موجز المفاهيم

1-35 الحبليات

2-35 الحبليات اللافقرية

- *الزقّيات لها أشكال الحبليات اليرقية بشكل واضح.*
- *السُّهيم حبليات بحرية صغيرة.*

3-35 الحبليات الفقرية

- *الفقريات لها فقرات، ورأس متميز، وسمات أخرى.*
- *نشأت الفقريات منذ نصف بليون سنة خلت: نظرة عامة.*

4-35 الأسماك

- *تتميز الأسماك بخمس صفات أساسية.*
- *أسماك القرش بهياكلها الغضروفية أصبحت مفترسات سائدة.*
- *تسود الأسماك العظمية معظم المياه.*
- *المسار التطوري نحو اليابسة عبر من خلال الأسماك ذات الزعانف المفصصة.*

5-35 البرمائيات

- *البرمائيات الحية لها خمس سمات مميزة.*
- *قهرت البرمائيات تحديات اليابسة.*
- *تنتمي البرمائيات الحديثة إلى ثلاث مجموعات.*

6-35 الزواحف

- *تبدي الزواحف ثلاث سمات أساسية مميزة.*
- *سادت الزواحف الأرض مدة 250 مليون سنة.*
- *تنتمي الزواحف الحديثة إلى أربع مجموعات.*

7-35 الطيور

- *الريش والهيكل العظمي خفيف الوزن صفتان أساسيتان للطيور.*
- *ظهرت الطيور منذ نحو 150 مليون سنة.*
- *الطيور الحديثة بالغة التنوع، ولكنها تشترك في صفات عدة مميزة.*

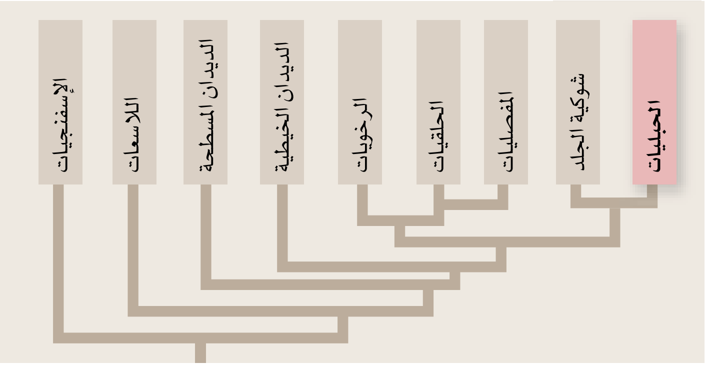
8-35 الثدييات

- *للثدييات شعر، وغدد لبنية، وخصائص أخرى.*
- *انشقت الثدييات منذ نحو 220 مليون سنة.*
- *ضفت الثدييات في ثلاث مجموعات، أكبرها الثدييات الجرابية.*

9-35 تطور الرئيسيات

- *السلالات شبيهة الإنسان قادت إلى الإنسان الأول.*
- *القردة الجنوبية كانت من أوائل الإنسانيات.*
- *ظهر الجنس Homo منذ نحو مليوني سنة.*

1-35 الحبليـات



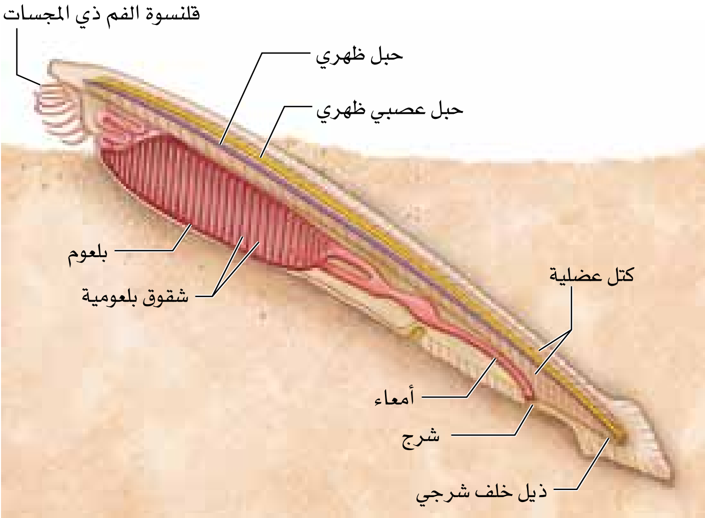
الحبليات (قبيلة الحبليات) حيوانات سيلومية ثانوية الفم، والأكثر قرابة لها في المملكة الحيوانية شوكيات الجلد التي تشكل كل ما تبقى من ثانوية الفم. هناك 56.000 نوع من الحبليات تقريبًا، وهي قبيلة تشمل الأسماك، والبرمائيات، والزواحف، والطيور، والثدييات.

تتميز الحبليات بأربع صفات أدت دورًا مهمًا في تطور القبيلة (الشكل 35-1) هي:

1. **حبل عصبي Nerve cord** مجوف واحد، يمر تحت السطح الظهري للحيوان. وفي الفقريات، يتمايز الحبل العصبي الظهري إلى دماغ، وحبل شوكي.
2. **حبل ظهري Notochord**: قضيب مرن يتكون على الجانب الظهري للمعي الابتدائي في الجنين المبكر، وهو موجود في بعض مراحل التكوين الجنيني في الحبليات جميعها. يقع الحبل الظهري تحت الحبل العصبي مباشرة، وقد يستمر في بعض الحبليات طوال الحياة، لكنه يستبدل به في بعضها الآخر في أثناء التكوين الجنيني العمود الفقري الذي يتشكل حول الحبل العصبي.
3. **شقوق بلعومية Pharyngeal slits** تربط البلعوم، وهو أنبوب عضلي يربط تجويف الفم بالمرىء، مع البيئة الخارجية. وفي فقريات اليابسة لا تربط الشقوق البلعوم بالبيئة الخارجية. ولهذا، فإنها سميت تفضيلًا **الجيوب البلعومية Pharyngeal pouches**. توجد الجيوب البلعومية في أجنة الفقريات جميعها. وهي تصبح شقوقًا، وتفتح إلى الخارج في الحيوانات ذات الخياشيم، لكنها تختفي في تلك التي تفتقر إلى الخياشيم. إن وجود هذه التراكيب في أجنة الفقريات كلها يقدم دليلًا على تحدرها جميعها من بيئة مائية.
4. **ذيل خلف الشرج Postanal tail** يمتد إلى ما بعد فتحة الشرج، على الأقل في أثناء التكوين الجنيني. الحيوانات الأخرى جميعها تقريبًا لها شرج طرفي الموقع.

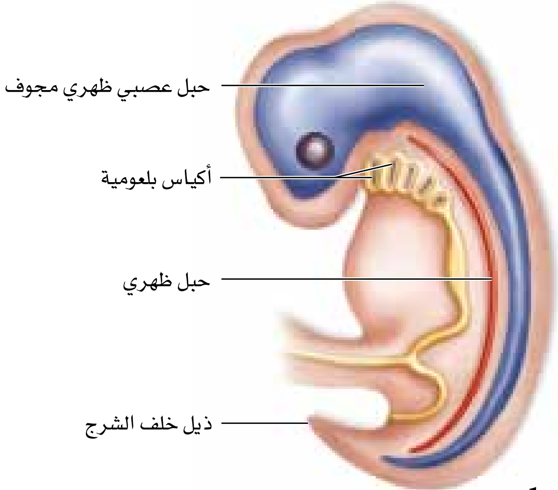
الشكل 35-2

جنين الفأر. عند 11.5 يوم من التكوين الجنيني يكون الميزودرم مقسمًا إلى قطع تدعى قطعًا عضلية (تصطبغ باللون الداكن في الصورة) ما يعكس الطبيعة المقسمة للحبليات جميعها.



الشكل 35-3

قبيلة الحبليات: الحبليات، الفقريات، والزقيّات، والسهيم كلها حبليات، وهي حيوانات سيلومية ذات حبل ظهري مرن يعطي مقاومة لانقباض العضلات، ويسمح بحركات جانبية سريعة للجسم. تمتلك الحبليات شقوقًا أو أكياسًا بلعومية (تعكس سلفها المائي والبيئة الحالية لبعضها) وحبلًا عصبيًا ظهريًا أجوف. في الفقريات حل العمود الفقري محل الحبل الظهري في أثناء التكوين الجنيني.



الشكل 35-1

الصفات الرئيسية الأربع للحبليات، كما تبدو في جنين عام.

الحبليات جميعها لها هذه الصفات الأربع المميزة لها في مرحلة ما من حياتها. فالإنسان مثلًا عندما يكون جنينًا يمتلك أكياسًا بلعومية، وحبلًا عصبيًّا ظهريًّا، وذيلًا خلف الشرج، وحبلًا ظهريًّا. وعندما يصبح بالغًا يبقى الحبل العصبي، ويستبدل بالحبل الظهري العمود الفقري، وتُفقد كل الأكياس البلعومية باستثناء زوج واحد منها يشكل قناتي أوستاكيوس التي تربط الأذن الوسطى بالبلعوم. أما الذيل خلف الشرج فيضمر مشكلًا عظمة الذيل أو العصعص.

هناك عدد من الصفات الأخرى التي تُميز الحبليات بشكل أساسي عن الحيوانات الأخرى. فعضلات الحبليات مرتبة في كتل مقسمة تؤثر في التنظيم الأساسي لجسم الحيوان الحبلي، ويمكن مشاهدتها بوضوح في أجنة هذه القبيلة (الشكل 35-2). معظم الحبليات لها هيكل داخلي تعمل العضلات ضده. وهذا الهيكل الداخلي أو الحبل الظهري (الشكل 35-3) يجعل القدرة على الحركة والانتقال ميزة أساسية لهذه المجموعة.

تتميز الحبليات بوجود حبل عصبي ظهري أجوف، وحبل ظهري، وأكياس بلعومية وذيل خلف الشرج، في مرحلة ما من تكوينها الجنيني. الحبل الظهري المرن يعلق العضلات الداخلية، ويسمح بحركة واسعة وسريعة.

2-35 الحبليات اللافقرية

يمكن تقسيم قبيلة الحبليات إلى قبائل ثلاث: اثنتان منها لا فقريتان هما: ذيلية الحبل، ورأسية الحبل، والثالثة هي الفقريات. لا تشكل الحبليات اللافقرية فقرات أو عظامًا أخرى، وفي حالة ذيلية الحبل، فإن الشكل البالغ منها يختلف كثيرًا عما نتوقعه من هيئة الحبليات.

الزقيّات لها أشكال الحبليات اليرقية بشكل واضح

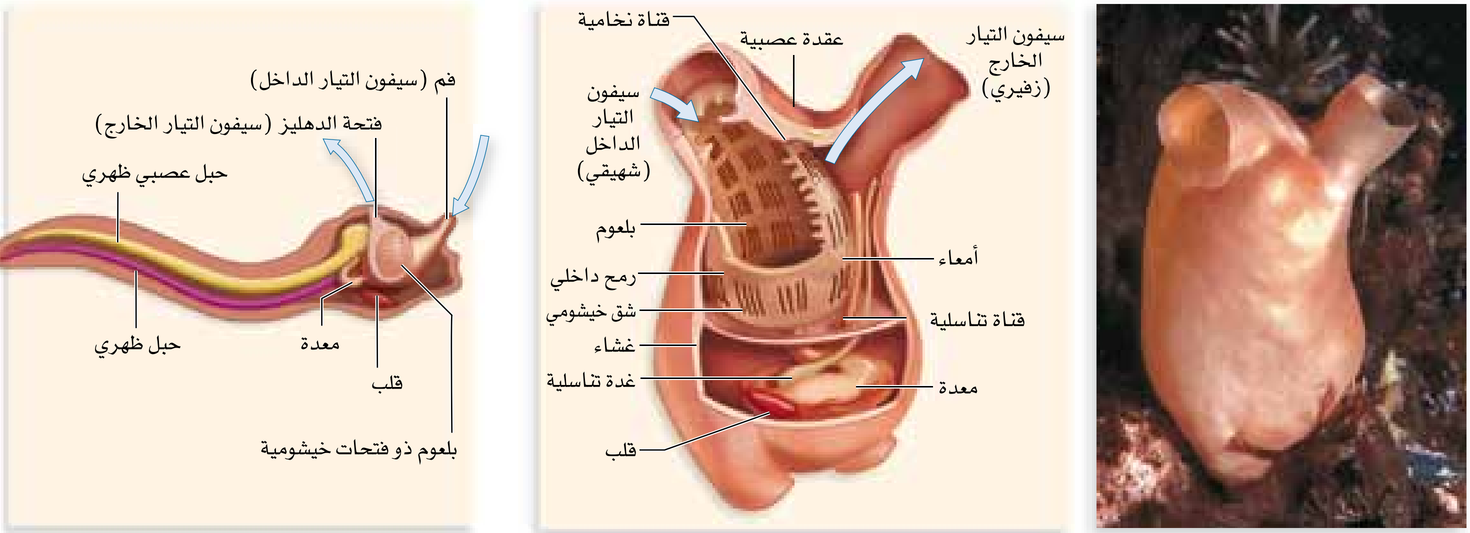
الزقيّات والسالبا (تحت قبيلة ذيلية الحبل **Urochordata**) مجموعة مكونة من 1250 نوعًا من الحيوانات البحرية. معظم هذه الحيوانات تكون غير متحركة، وهي بالغة، واليرقات فقط لديها حبل ظهري، وحبل عصبي. وهي لا تبدي، عندما تكون بالغة، تجويف جسم ملحوظًا ولا إشارات واضحة للتقسيم (الشكل 35-4أ، ب).

معظم الأنواع توجد في المياه الضحلة، في حين أن بعضها يوجد على أعماق كبيرة. في بعض الزقيات، يكوّن الحيوان البالغ مستعمرات، ويعيش في كتل أو مجموعات على أرضية المحيط. البلعوم مبطن بكثير من الأهداب التي تؤدي حركتها إلى جرّ تيار من الماء إليه، وتُحتجز دقائق الغذاء المجهرية في طبقة من المخاط يُفرزها تركيب يدعى الرمح الداخلي *Endostyle*.

تمتلك يرقات الزقيات، التي تشبه أبا ذنيبة بوضوح، كل السمات الأساسية المميزة للحبليات، وتعطي مؤشرًا على أن لها تشكيلة الصفات الأكثر بدائيةً الموجودة في أي حيوان حبلي (الشكل 35-4 جـ).

اليرقات هنا لا تتغذى، ولها مَعْي بدائي التطور، وهي تبقى حرة السباحة أيامًا عدة فقط قبل أن تستقر في القعر، وتعلق نفسها بوسط مناسب عن طريق ممص.

تتغير الزقيّات كثيرًا عند نضجها، وهي تكيف نفسها في أثناء التكوين الجنيني لتصبح مستقرة وترشيحية التغذية لدرجة يصعب معها تتبع علاقاتها التطورية بمجرد تفحص الحيوان البالغ فقط. تفرز الزقيّات البالغة **غشاءً Tunic**، وهو كيس صلب مكون أساسًا من السليلوز، وهي المادة التي توجد بشكل واسع في جدران الخلايا النباتية والطحالب، ولكن نادرًا ما توجد في الحيوانات. يحيط هذا الكيس بالحيوان، وهو يعطي القبيلة اسمها. الزقيّات التي تشكل مستعمرات قد يكون لها كيس مشترك، وفتحة واحدة مشتركة نحو الخارج.



أ. ب. جـ.

الشكل 35-4

الزقيات (قبيلة الحبليات، تحت قبيلة ذيلية الحبل). أ. مشمش البحر *Halocynthia auranthium* كالزقيات الأخرى لا يتحرك وهو بالغ، لكنه مثبت بشكل جيد إلى قعر البحر. **ب.** شكل تخطيطي لتركيب حيوان زقي بالغ. **جـ.** شكل تخطيطي لتركيب يرقة الزقيات، مبينًا شكلها المميز الذي يشبه أبا ذنيبة. تشبه الزقيات اليرقية السلف المشترك المفترض للحبليات.

تحتفظ إحدى مجموعات ذيلية الحبل، وهي اليرقانيات Larvacea، بالذيل والحبل الظهري في أثناء طور البلوغ. وتتضمن إحدى النظريات التي تفسر أصل الفقريات وجود شكل يرقي، ربما الشكل اليرقي للزقيّات، اكتسب القدرة على التكاثر.

السّهيم حبليات بحرية صغيرة

أعطي السُّهيم (**تحت قبيلة رأسية الحبل Cephalochordata**) اسمه لأنه يشبه سهمًا صغيرًا، وهو سكين جراحي صغير ذو حدين. توجد هذه الحبليات عديمة القشور والحراشف، التي يصل طولها بضعة سنتمترات فقط، بشكل واسع في المياه الضحلة في محيطات العالم. هناك نحو 23 نوعًا تنتمي لهذه القبيلة، ومعظمها تنتمي للجنس *Branchiostoma* الذي كان يدعى سابقًا *Amphioxus* وهو الاسم الذي لا يزال شائع الاستعمال. يمتد الحبل الظهري في السهيم، على كامل طول الحبل العصبي الظهري، وهو يستمر خلال كامل حياة الحيوان.

يقضي السُّهيم معظم وقته مدفونًا جزئيًّا في الرمل، أو في القعر، ولا يبرز منه إلاّ نهايته الأمامية (الشكل 35-5). وهو يستطيع السباحة، إلا أنه نادرًا ما يقوم بذلك. يمكن بسهولة رؤية عضلات الحيوان من خلال جلده الرقيق الشفاف على هيئة سلسلة من الكتل المتميزة التي تدعى القطع العضلية. وللسُّهيم عدد من شقوق الخيشوم البلعومية أكبر بكثير مما لدى الأسماك. الجلد في السُّهيم يفتقر إلى الصبغة، ومكون من طبقة واحدة من الخلايا، ما يجعله مختلفًا عن جلد الفقريات متعدد الطبقات. جسم السُّهيم مدبب في كلتا نهايتيه، ولا يوجد له رأس متميز ولا تراكيب حسية، باستثناء مستقبلات ضوئية ذات صبغة.

يتغذى السُّهيم على العوالق المجهرية، مستخدمًا تيارًا تحدثه الأهداب التي تبطن قلنسوة الفم، والبلعوم، وفتحات الخياشيم. تشكل شقوق الخياشيم مخرجًا للماء، وتُعدّ تكيفًا للتغذية الترشيحية. تبرز قلنسوة الفم خارج الفم، وتحمل مجسات حسية تشكل حلقة حول الرأس.

الشكل 35-5

السُّهيم. حيوانا سُهيم *Branchiostoma lanceolatum* (قبيلة الحبليات، تحت قبيلة رأسية الحبل) مدفونان جزئيًّا في حصى من الأصداف، وتبرز منهما مقدمتهما الأمامية. القطع العضلية تظهر بوضوح هنا.

يشير الاكتشاف الحديث لأشكال أحافير شبيهة بالسهيم الحي في صخور عمرها 550 مليون سنة إلى قدم هذه المجموعة. وإن الدراسات الحديثة باستخدام التصنيف الجزيئي تقدم مزيدًا من الدعم للفرضية التي تقول: إن السُّهيم هو الأقرب إلى الفقريات.

الحبليات اللافقرية، وتشمل الزقيات والسُّهيم، لها حبل ظهري، وليس لها فقرات أو عظام. وهي الأوثق صلة بالفقريات.

35-3 الحبليات الفقرية

الفقريات (تحت قبيلة الفقريات Vertebrata) هي حبليات ذات عمود شوكي، وقد جاء اسم الفقريات من القطع العظمية أو الغضروفية المفردة المسماة الفقرات، التي تشكل هذا العمود.

الفقريات لها فقرات، ورأس متميز، وسمات أخرى

تختلف الفقريات عن الزقيات والسُّهيم في أمرين مهمين، هما:

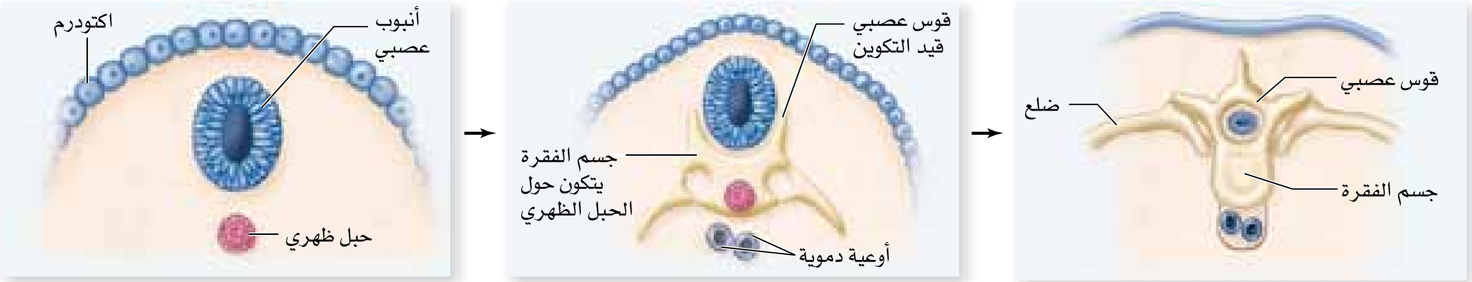
العمود الفقري Vertebral column في الفقريات جميعها، باستثناء الأسماك الأولى، استبدل العمود الفقري بالحبل الظهري في أثناء مسار التكوين الجنيني (الشكل 35-6). والعمودُ الفقريُّ سلسلةٌ من فقرات عظمية أو غضروفية تحيط، وتحمي الحبل العصبي الظهري مثل كُم الرداء.

الرأس Head للفقريات واضح وبالغ التمايز، وفيه ثلاثة أزواج من أعضاء الحس المتطورة، والدماغ محاط تمامًا بصندوق واحد هو الجمجمة أو القحف، المصنوع من العظم أو الغضروف. إضافة إلى هاتين الصفتين الأساسيتين، تختلف الفقريات عن الحبليات الأخرى في جوانب مهمة أخرى (الشكل 35-7).

العرف العصبي تسهم مجموعة متميزة من الخلايا الجنينية تدعى **العرف العصبي Neural crest** في التكوين الجنيني لكثير من تراكيب الفقريات. تتطور هذه الخلايا على عُرف الأنبوب العصبي، عندما يتشكل بانغماد الصفيحة العصبية وانفصالها (انظر الفصل الـ 53 للتفصيل). تهاجر خلايا العُرف العصبي بعد ذلك لمواقع مختلفة من الجنين قيد التطور، حيث تسهم في تكوين تراكيب مختلفة عدة.

الأعضاء الداخلية تشمل الأعضاء الداخلية المميزة للفقريات الكبد، والكلى، والغدد الصماء. فالغدد الصماء اللاقنوية تفرز هرمونات تساعد على تنظيم كثير من وظائف الجسم. وللفقريات جميعها قلب، وجهاز دوري مغلق، وتختلف الفقريات بشكل واضح عن الحيوانات الأخرى في وظائفها الدورية والإخراجية.

الهيكل الداخلي: يتكون الهيكل الداخلي لمعظم الفقريات من الغضروف أو العظم، وهما نسيج متخصص يحتوي أليافًا من بروتين كولاجين متراصة معًا (انظر الفصل الـ 47). يحتوي العظم كذلك بلورات من ملح فوسفات الكالسيوم، والميزة الكبرى للعظم على الكايتين بوصفه مواد تركيبية، هي أن العظم نسيج حي ديناميكي قوي، ولكنه غير هش. إن الهيكل الداخلي للفقريات يتيح مجالاً لجسم أكبر، ولقوة حركة غير عادية تميز هذه المجموعة.



الشكل 35–6

التكوين الجنيني للفقرة. في أثناء تطور التكوين الجنيني، يحاط الحبل الظهري المرن بغطاء غضروفي أو عظمي هو جسم الفقرة الذي يحل في النهاية محل الحبل الظهري. يحمي الأنبوب العصبي قوسًا فوق الفقرة. ويعمل العمود الفقري بوصفه تركيبًا قضيبيًّا مرنًا وقويًّا تنقبض نحوه العضلات، عندما تسبح الحيوانات أو تتحرك.

نشأت الفقريات منذ نصف بليون سنة خلت: نظرة عامة

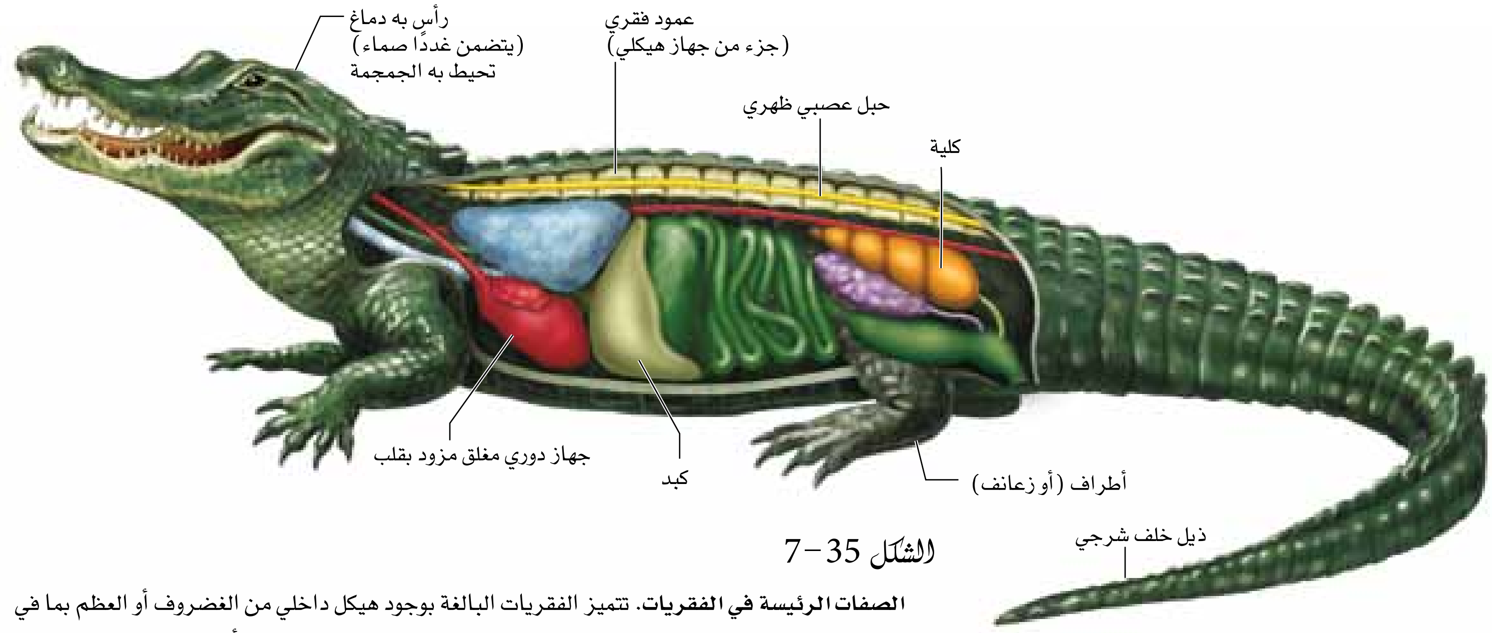
نشأت الفقريات الأوائل في المحيط منذ 545 مليون سنة في أثناء العصر الكمبري. وقد بدا كثير منها، كما لو كان سُجقًا مفلحطًا حيث، الفم في إحدى النهايات، والزعنفة في الطرف الآخر. وقد شكل ظهور الفك المتمفصل تقدمًا كبيرًا، إذ فتح خيارًا جديدًا لجمع الطعام، حيث أصبحت الأسماك ذات الفكوك هي المخلوقات الأوسع انتشارًا في البحر. أما أحفادها، أي البرمائيات، فقد غزت اليابسة، وأعطت بدورها الزواحف منذ نحو 300 مليون سنة خلت. وفي خلال خمسين مليون سنة حلت الزواحف محل البرمائيات لتصبح أوسع فقريات اليابسة انتشارًا، وهذه الزواحف هي الأكثر تكيفًا للعيش خارج الماء.

مع نجاح الزواحف، أصبحت الفقريات حقًّا المخلوقات الأوسع انتشارًا على الأرض. وقد تطورت أنواع عدة من الزواحف، وتراوحت في الحجم، من صغيرة كالدجاجة أو أصغر إلى كبيرة بحجم الشاحنة، بما في ذلك ما يطير منها أو ما يسبح. ومن بين هذه الأشكال تطورت زواحف أعطت النوعين الرئيسين المتبقيين من فقريات اليابسة: الطيور والثدييات.

لقد ظهرت الديناصورات والثدييات في الوقت نفسه تقريبًا في سجلات الأحافير منذ 220 مليون سنة خلت. وقد سادت الديناصورات الأرض مدة تزيد على 150 مليون سنة. وخلال هذه الحقبة التي تعادل 1.5 مليون قرن، لم يكن أكبر الثدييات يتجاوز حجم كلب متوسط الحجم. بعدئذ، وفي أثناء الانقراض الجماعي الذي حدث في العصر الطباشيري اختفت الديناصورات فجأة. وفي غياب الديناصورات احتلت الطيور والثدييات مكانها، وأصبحت شائعة ومتنوعة.

إن تاريخ الفقريات كان سلسلة من الإنجازات التطورية التي سمحت لها بغزو اليابسة أولًا ثم الهواء. في هذا الفصل، سوف نفحص الإنجازات التطورية الرئيسة التي سمحت للفقريات بغزو اليابسة بنجاح. وكما سنرى، فإن هذا الغزو شكل إنجازات تطورية مترنحة، وتضمن تغيرات أساسية في كثير من أنظمة الجسم.

الفقريات، وهي المجموعة الحبلية الرئيسة، تتميز بوجود عمود فقري، ورأس متميز، إضافة إلى اختلافات أخرى، كالجهاز الدوري المغلق، والأعضاء الأخرى. ظهرت الفقريات منذ 470 مليون عام.



الشكل 35–7

الصفات الرئيسة في الفقريات. تتميز الفقريات البالغة بوجود هيكل داخلي من الغضروف أو العظم بما في ذلك العمود الفقري والجمجمة. وتتميز الفقريات بصفات عدة داخلية وخارجية أخرى.

4-35 الأسماك

تشكل الأسماك أكثر من نصف الفقريات. وقد هيأت الأسماك، وهي مجموعة الفقريات الأكثر تنوعًا، الأساس التطوري لغزو اليابسة من قبل البرمائيات. وهكذا يمكن النظر إلى البرمائيات من نواحٍ عدة على أنها "أسماك خرجت من المياه".

تبدأ قصة تطور الفقريات من البحار القديمة في العصر الكمبري (545-490 مليون سنة خلت)، عندما ظهرت أول مرة حيوانات ذات عظم ظهري. يبين الشكل 35-8 الصفات الرئيسة للفقريات التي ظهرت لاحقًا. فالأسماك الأولى التي كانت تتلوى داخل المياه دون فكوك أو أسنان، كانت تمتص جزيئات الطعام الصغيرة من أرضية المحيط، كما تفعل مكنسة كهربائية صغيرة في تنظيف الغبار. وقد كان معظمها أقل من قدم طولًا، وتتنفس بالخياشيم، ولم يكن لها زعانف مزدوجة أو فقرات (على الرغمً من أن بعضها كانت لها فقرات أثرية)، ولكنها كانت ذات رأس، وذنب بدائي يدفعها خلال الماء.

وقد كانت هذه الأسماك البسيطة هي الفقريات الوحيدة مدة 50 مليون سنة، أي في أثناء الحقبة الأردوفيشية (490-438 مليون سنة خلت). بنهاية تلك الحقبة، طورت الأسماك زعانف بدائية لمساعدتها على السباحة، وطورت دروعًا ضخمة من العظم للحماية. وقد ظهرت أولى الأسماك ذات الفكوك خلال الحقبة السيلورية (438-408 مليون سنة خلت)، كما جاء مع ذلك نمط جديد للتغذية.

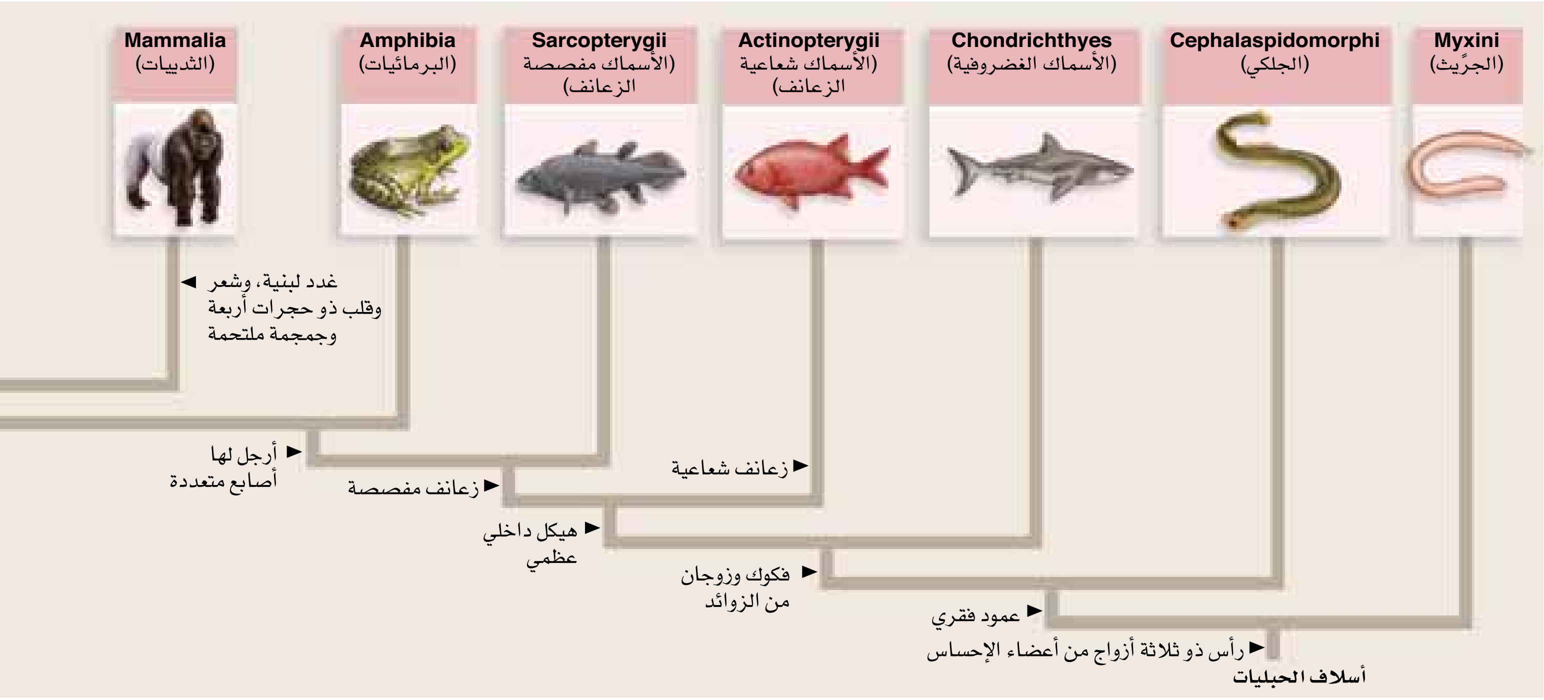
تتميز الأسماك بخمس صفات أساسية

تتميز الأسماك بشكل واضح في الحجم، والشكل، واللون، والمظهر. فالقرش الحوت يتجاوز 18 مترًا طولًا، وسمك القوبيون لا يتجاوز حجم الإظفر (الشكل 35-9). وبعضها يعيش في البحار المتجمدة، في حين يعيش بعضها الآخر في المياه العذبة الدافئة، ويقضي بعض آخر مدة طويلة من الوقت خارج الماء. وعلى الرغم من هذا التباين، فإن الأسماك جميعها لها صفات مشتركة مهمة:

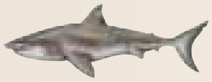
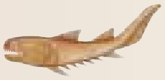
الشكل 35-9

الأسماك. الأسماك أكثر الفقريات تنوعًا، وتضم أنواعًا أكثر من باقي الفقريات مجتمعة. في الأعلى الحنكليس الشريط *Rhinomuraena quaesita*، في الأسفل إلى اليسار تنين البحر الورقي *Phycodurus eques* وفي الأسفل إلى اليمين سمك التونا ذو الزعنفة الصفراء *Thunnus albacares*.

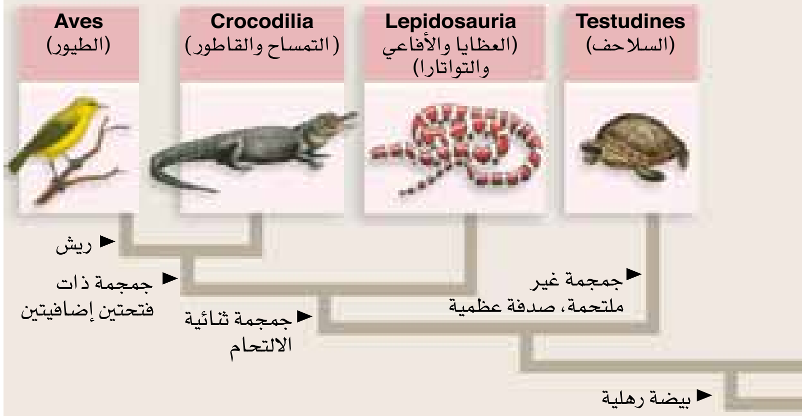
1. **العمود الفقري.** للأسماك هيكل داخلي ذو عمود عظمي أو غضروفي يحيط بالحبل العصبي الظهري، وجمجمة عظمية أو غضروفية تحيط بالدماغ. والاستثناء من ذلك أسماك الجَرّيث واللامبري أو الجلكي عديمة الفكوك. ففي الجرّيث توجد جمجمة غضروفية، لكن الفقرات غائبة، إذ يستمر الحبل الظهري في تقديم الدعامة. وفي الجلكي يوجد هيكل غضروفي، وحبل ظهري، وتوجد فقرات غضروفية أثرية تحيط بالحبل الظهري في أماكن محددة.



الجدول 35-1 طوائف الأسماك الرئيسة

الطائفة	أمثلة نموذجية	الصفات الرئيسة	العدد التقريبي للأنواع الحية
Actinopterygii **الأسماك شعاعية الزعانف**	الأسماك شعاعية الزعانف	المجموعة الأكثر تنوعًا بين الفقريات، لها مثانة سباحة وهيكل عظمي، وزعانف مزدوجة تدعمها أشعة عظمية.	30,000
Sarcopterygii **الأسماك مفصصة الزعانف**	الأسماك مفصصة الزعانف	مجموعة من الأسماك العظمية معظمها منقرض، أسلاف البرمائيات، زعانف مزدوجة مفصصة.	8
Chondrichthyes **الأسماك الغضروفية**	القرش، والوَرْنك، والراي 	هيكل غضروفي، ليس لها مثانة سباحة، إخصاب داخلي.	750
Myxini **الجرّيث**	الجرّيث	ليس لها فكوك ولا زعانف مزدوجة، مترممة، غالبًا عمياء، لكن لها حاسة شم متطورة.	30
Cephalspidomorphi **ذات الرأس المدرع**	الجلكي (اللامبري)	ليس لها فكوك ولا زعانف ومعظمها منقرض، أنواع منها طفيلية، تتكاثر جميعها في الماء العذب.	35
Placodermi **صفائحية الجلد**	الأسماك المدرعة	لها فكوك، ورأسها مغطى بدرع ثقيل، كثير منها كان ضخمًا.	منقرضة
Acanthodii **الأسماك الشوكية** Ostracodermi **صدفية الجلد**	الأسماك الشوكية 	لها فكوك، وجميعها منقرض الآن، زعانف مزدوجة مدعمة بأشواك حادة، صفائح الرأس عظمية، وبقية الهيكل غضروفي.	منقرضة

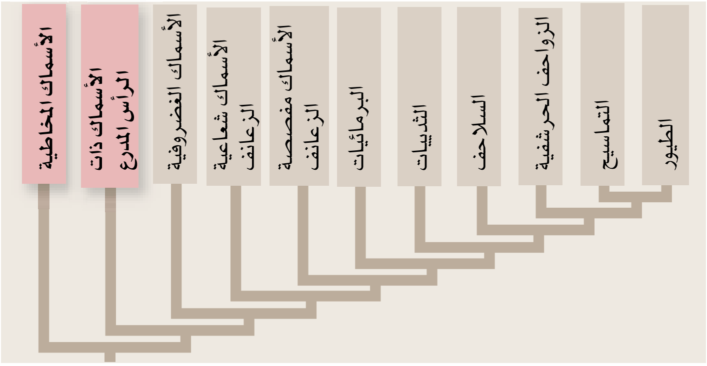
2. **الفكوك والزوائد المزدوجة.** باستثناء الجرّيث والجلكي، فإن الأسماك جميعها لها فكوك وزوائد مزدوجة، وهي صفات تشاهد أيضًا في رباعيات الأقدام (انظر الشكل 35-8). وقد سمحت الفكوك لهذه الأسماك أن تقبض على فرائس أكبر حجمًا وأكثر نشاطًا. معظم الأسماك لها زوجان من الزعانف: زوج من الزعانف الصدرية على الكتف، وزوج من الزعانف الحوضية عند الحوض. وقد أصبحت هذه الأزواج ملتحمة في الأسماك ذات الزعانف المفصصة.



الشكل 35-8

شجرة النشوء النوعي للفقريات الحية: بعض الصفات الرئيسة التي تطورت بين مجموعات الفقريات مبينة في شجرة النسب هذه.

3. **الخياشيم الداخلية.** الأسماك مخلوقات تقطن الماء، لذا فعليها استخراج الأكسجين المذاب من الماء المحيط بها. وهي تقوم بذلك بتوجيه تدفق الماء عبر أفواهها وفوق خياشيمها (انظر الفصل الـ 49). تتكون الخياشيم من خيوط رفيعة من الأنسجة الغنية بالأوعية الدموية.
4. **جهاز دموي ذو دورة واحدة.** يُضخ الدم من القلب إلى الخياشيم، ويمر الدم المحمل بالأكسجين من هذه الخياشيم إلى بقية الجسم، ثم يعود إلى القلب. والقلب مضخة أنبوبية عضلية تتكون من أربع حجرات تنقبض على التوالي.
5. **النواقص التغذوية.** الأسماك ليست قادرة على بناء الأحماض الأمينية العطرية (فنيل ألانين، وتربتوفان، وتايروسين، انظر الفصل الـ 3)، ولهذا عليها أن تستهلك هذه الأحماض في غذائها. إن عدم القدرة هذه ورثها كل ما نسل منها من فقريات.



الأسماك الأولى

لم يكن للأسماك الأولى فكوك، فبدلًا من ذلك كان لها فقط فم في الطرف الأمامي للجسم يمكن فتحه لالتهام الطعام. وتعيش إحدى المجموعات الآن، وهي الأسماك عديمة الفكوك، تحت اسم أسماك الجريث (طائفة الأسماك المخاطية، الجدول-35 1) والجلكي (طائفة ذات الرأس المدرع).

المجموعة الأخرى، وهي ذات الجلد المُصدف، دروع رؤوسها فقط مصنوعة من العظم، أما هيكلها الداخلي المعقد فهو مبني من الغضروف. يقطن كثير من أسماك الجلد المصدّف القعر، ولها فم دون فكوك يقبع تحت رأس مسطح وعيون على السطح العلوي. عاشت أسماك الجلد المصدّف في حقبتي الأردوفيشي والسيلوري (490 –408 مليون سنة خلت) لكي تنقرض تمامًا تقريبًا مع نهاية الحقبة الديفونية (408-360 مليون سنة خلت).

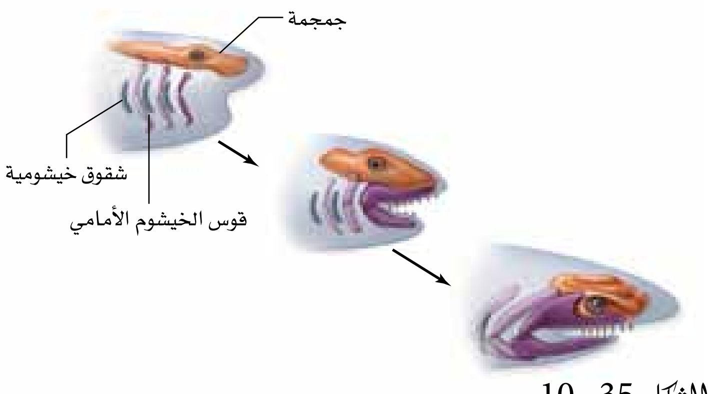
تطور الفك

شكل التطور الجنيني للفك في الحقبة السيلورية تطورًا أساسيًّا مهمًّا. فالفكوك نشأت من القوس الأمامي لسلسلة من الأقواس–دعامات مصنوعة من الغضروف استعملت لتدعيم الأنسجة بين شقوق الخياشيم لإبقائها مفتوحة (الشكل 35-10). وهذا التحول لا يبدو جذريًّا كما يبدو الأمر للوهلة الأولى.

يتشكل كل قوس خيشومي من غضاريف عدة (تطورت لاحقًا لتصبح عظامًا) مرتبة بصورة تشبه تقريبًا حرف V مقلوبًا على جانبه، وتتجه حافته المدببة نحو الخارج. ولو تخيلنا التحام الزوج الأمامي من الأقواس في الأعلى وفي الأسفل مع وجود تمفصل عند الحافة المدببة، فإنه قد تكون لدينا الفك البدائي للفقريات. لا يلتحم النصف العلوي للفك بالجمجمة مباشرة إلا عند الجانب الخلفي. أما الأسنان، فتتطور على الفكوك من حراشف جلدية متحورة تبطن الفم.

تمتلك الأسماك المدرعة المسماة صفائحية الجلد، والأسماك المسماة ذوات الأشواك فكوكًا. الأسماك الشوكية كانت شائعة جدًا خلال الحقبة الديفونية المبكرة، إذ حلت بشكل كبير محل الأسماك صدفية الجلد، ولكنها أصبحت منقرضة هي الأخرى مع نهاية العصر البرمي. وهي كصدفية الجلد، لديها هيكل داخلي من الغضروف، لكن حراشفها تحتوي صفائح صغيرة من العظم، ما يلقي ظلالًا على الدور الأعظم الذي سيؤديه العظم في مستقبل الفقريات. أما الأسماك الشوكية فكانت مفترسات ذوات فكوك، وكانت أفضل سباحةً من صدفية الجلد؛ إذ كان لها سبع زعانف لتساعد على السباحة، وجميع هذه الزعانف معززة بأشواك قوية ما أعطاها اسم ذوات الأشواك. في الوقت الحاضر لا توجد أسماك شوكية حية.

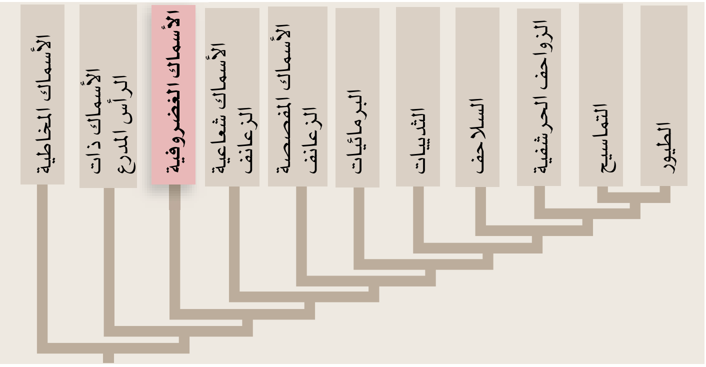
أصبحت الأسماك ذات الصفائح الجلدية والدرع الثقيلة شائعة في منتصف الحقبة الديفونية. تتكون إحدى المجموعات الناجحة والمتنوعة جدًا من سبع رتب من ذات الصفائح الجلدية، سادت البحار قرب نهاية الحقبة الديفونية لكي تصبح منقرضة في نهاية تلك الحقبة نفسها. وقد كانت فكوك ذات الصفائح الجلدية أكثر تطورًا من فكوك الأسماك الشوكية الأكثر بدائية، فالفك العلوي ملتحم مع الجمجمة، والجمجمة متمفصلة مع الكتف. وقد وصل كثير من تلك الصفائح إلى أحجام هائلة؛ إذ زاد بعضها على 30 قدمًا طولًا، وكان طول جمجمتها قدمين، وقضمتها هائلة.



الشكل 35–10

تطور الفك. تطورت الفكوك من أقواس الخياشيم الأمامية لأسماك قديمة عديمة الفكوك.

أسماك القرش بهياكلها الغضروفية أصبحت مفترسات سائدة



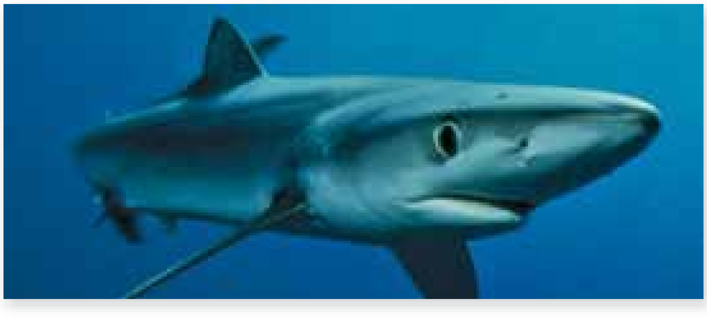
اختفت الفقريات الأوائل كلها في نهاية الحقبة الديفونية تقريبًا، وحلت محلها أسماك القرش والأسماك العظمية في واحد من أعظم الانقراضات الجماعية التي حدثت في تاريخ الأرض (انظر الفصل الـ 22). نشأت أسماك القرش والأسماك العظمية أول مرة في بداية الحقبة الديفونية، نحو 400 مليون سنة خلت. تحسَّن تركيب الفك في هذه الأسماك، إذ تحول الجزء العلوي للقوس الخيشومي الأول بعد الفك إلى تركيب دعامي يربط مؤخرة الفك السفلي بمؤخرة الجمجمة، ما سمح للفم أن يفتح بصورة أوسع مما كان ممكنًا من قبل.

أصبحت أسماك القرش هي المفترسات السائدة في البحار في أثناء الحقبة الطباشيرية (360-280 مليون سنة خلت). فالقرش (طائفة **الأسماك الغضروفية**) له هيكل مكون من الغضروف، كالأسماك البدائية، ولكنه تكلس، ودُعم بحبيبات من كربونات الكالسيوم التي ترسبت في الطبقات الخارجية من الغضروف، فكانت النتيجة هيكلًا خفيفًا جدًا، ولكنه قوي.

والقرش سباح ماهر؛ فهو يتمتع بشكل انسيابي وزعانف مزدوجة، وهيكل خفيف ومرن (الشكل 35-11). فالزعانف الصدرية واسعة بشكل خاص، وتندفع للخارج كجناحي طائرة، وهذه هي وظيفتها، إذ تضيف قوة دفع تعادل قوة الدفع نحو الأسفل التي تحدثها الزعنفة الذيلية. إنَّ أسماك القرش مفترسات عدوانية، وبعض أسماك القرش الأولى بلغت أحجامًا هائلة.

تطور الأسنان

كانت أسماك القرش من أوائل الفقريات التي تُطور أسنانًا. هذه الأسنان تطورت من حراشف خشنة على الجلد، ولم تكن مزروعة في الفك، كأسنان الإنسان، بل تستقر فوق الفك. لذا، فهي ليست راسية بقوة في الفك، ويمكن أن تُفقد بسهولة. تترتب الأسنان في فم القرش في 20 صفًّا تقريبًا، والأسنان الأمامية تقوم بالعض



الشكل 35–11

الأسماك الغضروفية. أفراد هذه الطائفة مثل القرش الأزرق *Prionace glauca* مفترسات بشكل رئيس أو مترممات.

والقطع، والأسنان في الخلف تنمو وتنتظر دورها. فعندما ينكسر أحد الأسنان أو يتآكل، فإن بديلًا له يتقدم نحو الأمام من الصف اللاحق. وقد يستخدم القرش الواحد خلال حياته أكثر من 20.000 سن.

جلد القرش مغطى بحراشف صغيرة تشبه الأسنان، وهي تعطي ملمسًا خشنًا يشبه ورق الزجاج. والحراشف هنا كالأسنان تستبدل بشكل مستمر في أثناء حياة سمك القرش.

نظام الخط الجانبي

تمتلك أسماك القرش والأسماك العظمية نظام خط جانبيًّا كامل التطور. يتكون نظام الخط الجانبي من سلسلة من أعضاء الحس تبرز في قناة تحت سطح الجلد، وتمتد على طول جسم السمكة، وتفتح نحو الخارج عن طريق سلسلة من النقر الغائرة. ويؤدي مرور الماء على جسم السمكة إلى إجبار الماء على المرور بهذه القناة عبر النقر. والنقر مرتبة، بحيث إن بعضها يجري تنبيهه بغض النظر عن اتجاه حركة الماء. إن تفاصيل وظيفة نظام الخط الجانبي موصوفة في الفصل الـ 45. وبمعنى حقيقي، فإن نظام الخط الجانبي في السمكة يعادل السمع.

التكاثر في الأسماك الغضروفية

يختلف التكاثر في طائفة الأسماك الغضروفية عنه في الأسماك الأخرى. بيوض القرش تخصب داخليًّا. في أثناء الجماع، يقبض الذكر على الأنثى عن طريق زعانف محورة تدعى **الحاضنات Claspers** ويجري المني من الذكور إلى داخل الأنثى خلال تجاويف في الحاضنات نفسها. وعلى الرغم من أن أنواعًا قليلة تضع بيوضًا مخصبة، فإن بيوض معظم الأنواع تتطور داخل جسم الأنثى، وتولد الصغار حية.

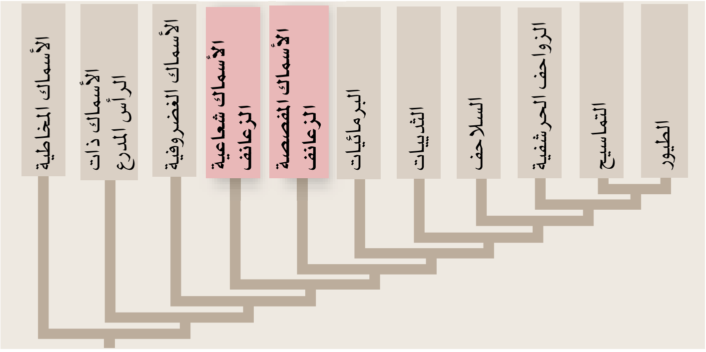
يقود هذا النظام التكاثري أسماك القرش في الوقت الحاضر إلى حتفها. فنظرًا لطول مدة الحمل وقلة عدد النسل الناتج، فإن القرش غير قادر على التعافي بسرعة من انخفاض تجمعاته السكانية. ولسوء الحظ، فإن أسماك القرش تُصطاد بشكل مكثف في الوقت الحاضر نظرًا لانتشار استعمال زعانفها كحساء مرغوب في آسيا وأماكن أخرى. نتيجة لذلك، تتناقص تجمعات أسماك القرش بشكل كبير، وهناك تخوف من أن أنواعًا عدة منها تواجه الانقراض سريعًا.

تطور أسماك القرش

إن كثيرًا من الخطوط التطورية المبكرة لأسماك القرش ماتت في أثناء الانقراض الجماعي الكبير عند نهاية الحقبة البرمية (248 مليون سنة خلت). أما ما بقي منها فقد عايش انفجارًا تنوعيًّا خلال الحقبة الوسيطة (248-65 مليون سنة خلت)، حيث ظهرت معظم المجموعات الحديثة من القرش. فأسماك الوَرْنك والراي، وهي أقارب للقرش مفلطحة ظهر بطنيًّا، تطورت في مثل هذا الوقت، أي ما يقارب 200 مليون سنة بعد ظهور القرش.

تسود الأسماك العظمية معظم المياه

تطورت الأسماك العظمية في الوقت نفسه الذي تطورت فيه أسماك القرش، أي منذ قرابة 400 مليون سنة، ولكنها سلكت طريقًا تطوريًّا مختلفًا. فبدلًا من اكتساب



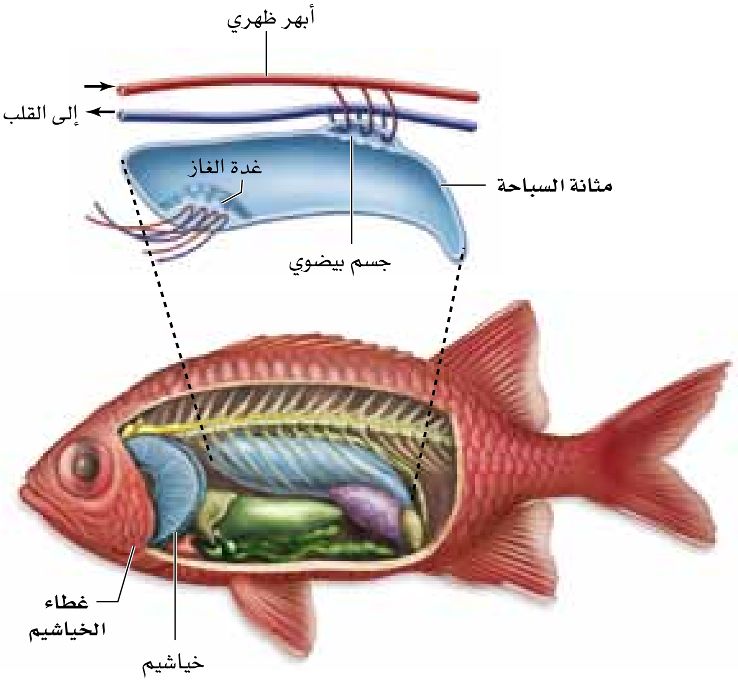
السرعة من خلال الخفة، كما فعلت أسماك القرش، نجد أن الأسماك العظمية تبنت هيكلًا داخليًّا ثقيلًا مصنوعًا بكامله من العظام.

العظم قوي، ويشكل قاعدة تقبض العضلات نحوها. لم يتعظم الهيكل الداخلي وحده، ولكن تعظمت الأغطية الخارجية للصفائح والحراشف. معظم الأسماك العظمية لها زعانف متحركة، وحراشف رقيقة جدًا، وذيل كامل التناظر (يحفظ السمكة على خط مستقيم، وهي تشق طريقها في الماء). الأسماك العظمية أكثر مجموعات الأسماك تنوعًا بل أكثر من الفقريات. فهناك مجموعات عدة من الرتب التي تضم أكثر من 30,000 نوع حي. تحقق النجاح الملحوظ للأسماك العظمية من سلسلة من التكيفات المهمة التي مكنتها من أن تسود الحياة في الماء. ومن هذه التكيفات مثانة السباحة وغطاء الخياشيم (الشكل 35 - 12).

مثانة السباحة

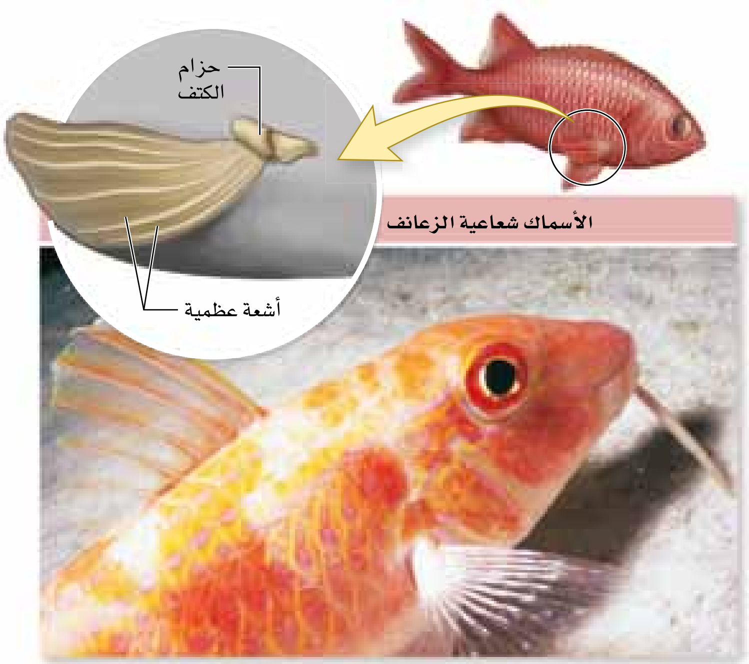
على الرغم من أن العظام أثقل من الهيكل الغضروفي، فإن الأسماك العظمية لا تزال قابلة للطفو بسبب امتلاكها **مثانة السباحة Swim bladder**، وهي كيس مملوء بالغاز يسمح لها بتنظيم كثافتها، بحيث تبقى معلقة عند أي عمق في الماء دون مجهود. أما أسماك القرش في المقابل، فإن عليها أن تتحرك خلال الماء، أو أن تغطس؛ لأن أجسامها أكثر كثافة من الماء، ولا تحتوي مثانة سباحة.

في الأسماك العظمية البدائية، مثانة السباحة هي جيب خارجي ظهري من البلعوم، وينشأ بعد الحنجرة، وفي هذه الأنواع، تملأ السمكة مثانة السباحة بابتلاع الهواء عند سطح الماء. وفي معظم الأسماك العظمية الحديثة، تكون مثانة السباحة عضوًا مستقلًا، وتمتلئ أو تفرغ داخليًّا من الغازات التي هي غالبًا من النتروجين والأكسجين.

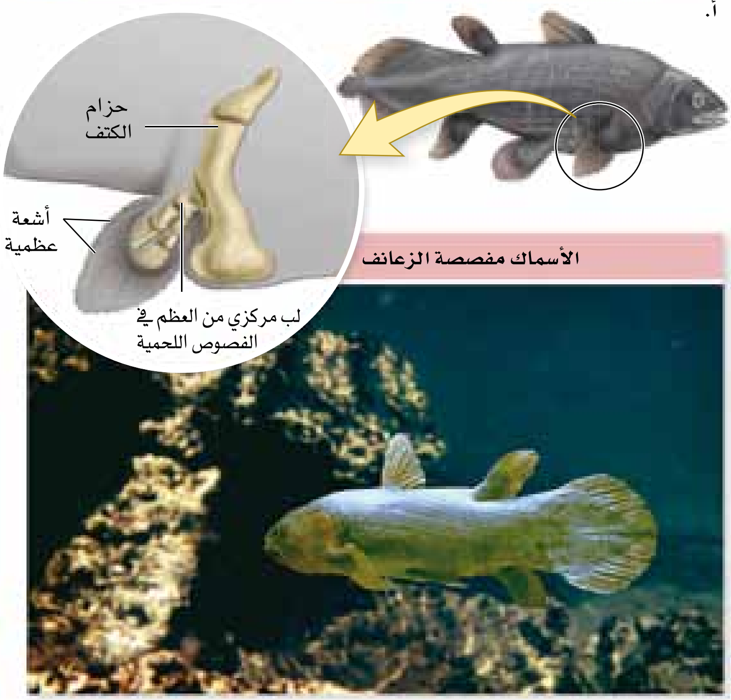


الشكل 35 - 12

رسم تخطيطي لمثانة السباحة. تستخدم الأسماك العظمية هذا التركيب، الذي تطور على هيئة جيب خارجي ظهري من البلعوم، من أجل السيطرة على كثافتها في الماء. يمكن أن تُملأ مثانة السباحة أو تُفرغ من الغازات؛ للسماح للسمكة بالسيطرة على كثافتها في الماء. تؤخذ الغازات من الدم، حيث تفرز غدة الغاز الغازات إلى مثانة السباحة، ويتحرر الغاز من المثانة نحو الدم ثانية عن طريق صمام عضلي هو الجسم البيضوي.



أ.



ب.

الشكل 35-13

الأسماك الشعاعية الزعانف والمفصصة الزعانف.

أ. الأسماك شعاعية الزعانف كالسمكة الملاك الكورية المبينة في الصورة، تتميز بزعانف ذات أشعة عظمية متوازية فقط.

ب. الأسماك مفصصة الزعانف لها لب مركزي من العظم، إضافة إلى الأشعة العظمية. السمكة ذات الأشواك المجوفة *Latimeria chalumnae*، وهي سمكة مفصصة الزعانف العظمية، اكتشفت في غرب المحيط الهندي عام 1938. تمثل هذه السمكة مجموعة من الأسماك، كان يعتقد أنها انقرضت منذ 70 مليون سنة. وبينما كان العلماء يدرسون الأنواع الحية في بيئاتها الطبيعية على أعماق تتراوح بين 100-200 متر عثروا عليها تنجرف مع التيارات وتصطاد أسماكًا أخرى في الليل. بعض أفرادها يبلغ 3 أمتار طولًا، ولها مثانة سباحة رفيعة ومملوءة بالدهون.

كيف تتدبر الأسماك العظمية هذه الحيلة المدهشة؟ تحصل السمكة على الغازات من الدم باستخدام غدة متميزة تطلق الغازات إلى المثانة عندما ترغب السمكة في المزيد من الطفو. وعندما ترغب في الغوص، يعاد امتصاص الغازات إلى تيار الدم خلال تركيب يدعى الجسم البيضوي. وهناك مجموعة من العوامل الفيزيولوجية التي تسيطر على تبادل الغازات بين تيار الدم والمثانة.

غطاء الخياشيم

لدى معظم الأسماك العظمية صفيحة صلبة تدعى **غطاء الخياشيم Operculum**، الذي يغطي الخياشيم على كل من جانبي الرأس. إن ثني غطاء الخياشيم يسمح للسمكة العظمية بضخ الماء فوق الخياشيم. الخياشيم معلقة في الشقوق البلعومية التي تشكل ممرًّا بين البلعوم وخارج جسم السمكة. وعندما يُغلق غطاء الخياشيم يُغلق هذا المخرج تمامًا.

عندما تفتح الفم، فإن غلق غطاء الخياشيم يزيد حجم تجويف الفم، ويندفع الماء إلى داخله، وعندما تغلق الفم، فإن فتح غطاء الخياشيم يقلل حجم تجويف الفم ما يجبر الماء على المرور فوق الخياشيم في اتجاه الخارج.

إن استخدام هذا «المنفاخ» الفعال يمكِّن الأسماك العظمية من تمرير الماء فوق الخياشيم، وهي لاتزال ساكنة في الماء. وهذا ما تفعله السمكة الذهبية عندما تبدو أنها تبتلع شيئًا في حوض أسماك الزينة.

المسار التطوري نحو اليابسة مرّ من خلال الأسماك ذات الزعانف المفصصة

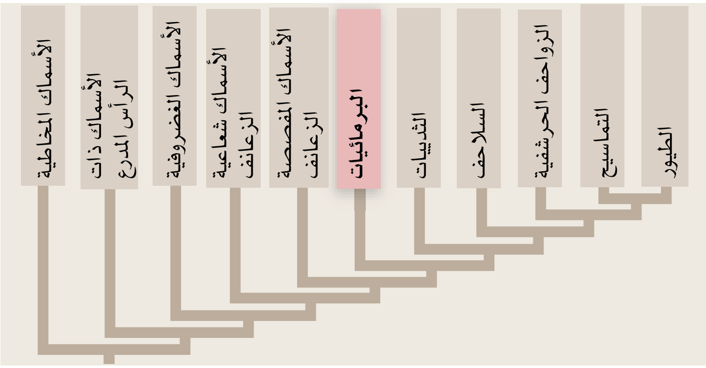
تُشكل الأسماك ذات الزعانف الشعاعية (**طائفة مشطية الأجنحة** (الزعانف) **Actinopterygii** الشكل 35-13 أ)، والأسماك ذات الزعانف المفصصة (**طائفة لحمية الأجنحة** (الزعانف) **Sarcopterygii**- مجموعتين كبيرتين من الأسماك العظمية. تختلف المجموعتان في تركيب زعانفهما (الشكل35-13 ب). ففي الأسماك ذات الزعانف الشعاعية، يتكون الهيكل الداخلي للزعنفة من أشعة عظمية متوازية تدعم كل زعنفة، وتعطيها صلابة. وليس هناك عضلات ضمن الزعانف، بل إن الزعانف تحركها عضلات ضمن الجسم.

في المقابل، الأسماك ذات الزعانف المفصصة لها زعانف مزدوجة، تتألف من فص عضلي لحمي طويل (ومن هنا جاء اسمها) مدعوم بلب مركزي من العظام التي تشكل مفاصل كاملة التمفصل مع بعضها. وهناك أشعة عظمية فقط عند قمة كل زعنفة مفصصة. وإن العضلات ضمن كل فص يمكن أن تحرك أشعة الزعنفة بشكل مستقل إحداها عن الأخرى، وهو إنجاز لا يمكن لأي سمكة شعاعية الزعانف أن تفعله.

تطورت الأسماك ذات الزعانف المفصصة منذ 390 مليون سنة تقريبًا، أي بعد أول ظهور للأسماك العظمية بمدة وجيزة. ويوجد منها في الوقت الحاضر ثمانية أنواع فقط: نوعان من ذات الأشواك المجوفة (الشكل 35-13ب) وستة أنواع من الأسماك الرئوية. وعلى الرغم من ندرتها في الوقت الحاضر، فإن أسماك ذات الزعانف المفصصة أدت دورًا مهمًّا في مسار تطور الفقريات، إذ من المؤكد أن البرمائيات تطورت في الغالب من الأسماك ذات الزعانف المفصصة.

تُعَدُّ الأسماك من أوائل الفقريات. وتتميز بالخياشيم، وبوجود جهاز دوري ذي دورة واحدة. الأسماك الغضروفية كالقرش تُعدّ سابحات سريعة، وتطورت بوصفها مفترسات سائدة. والأسماك العظمية، وهي ناجحة جدًا، لها ميزات خاصة كمثانة السباحة، وغطاء الخياشيم، إضافة إلى الهياكل المتعظمة.

5-35 البرمائيـات



تنحدر الضفادع والسلمندرات والديدان العمياء ذات الجلد الرطب من الأسماك مباشرة. هذه الأشكال هي الوحيدة المتبقية على قيد الحياة من أصل مجموعة ناجحة جدًا تدعى البرمائيات (طائفة **البرمائيات Amphibia**)، وهي أوائل الفقريات التي تمشي على اليابسة. معظم برمائيات الوقت الراهن صغيرة، وتعيش دون أن يكترث بها الإنسان، ولكنها تُعدّ من بين فقريات اليابسة الأكثر عددًا. وقد أدت البرمائيات في هذا العالم أدوارًا مهمةً جدًا في الشبكات الغذائية على اليابسة.

البرمائيات الحية لها خمس سمات مميزة

صنّف علماء الأحياء الأنواع الحية من البرمائيات في ثلاث رتب (الجدول 35-2): 1) خمسة آلاف نوع من الضفادع والعلجوم تقع ضمن 22 عائلة تشكل معًا رتبة عديمة الذيل. 2) 500 نوع من السلمندر والسمندل تقع ضمن 9 عائلات تشكل معًا رتبة الذيليات. 3) 170 نوعًا (6 عائلات) من مخلوقات تشبه الديدان، وغالبًا عمياء تدعى الديدان العمياء، وهي تعيش في المناطق الاستوائية، وتشكل رتبة عديمة الأقدام. هذه البرمائيات جميعها لها صفات عدة مميزة مشتركة:

1. **الأرجل**: الضفادع ومعظم السلمندرات لها أربع أرجل، وتستطيع الحركة على اليابسة بشكل جيد. وقد شكلت الأرجل أحد التكيفات المهمة للحركة على اليابسة. أما الديدان العمياء فقد فقدت أرجلها في أثناء مسار تكيفها للوجود داخل الجحور.
2. **الرئات**: تمتلك معظم البرمائيات زوجًا من الرئات على الرغم من أن السطوح الداخلية لها ذات مساحة سطحية أقل بكثير من رئات الزواحف أو الثدييات. تتنفس البرمائيات بخفض قعر الفم؛ لكي تمتص الهواء، ثم تعود لرفعه ثانية لدفع الهواء نحو رئاتها (انظر الفصل الـ 49).
3. **التنفس الجلدي**: الضفادع، والسلمندرات، والديدان العمياء جميعها تساند التنفس الرئوي لكونها تتنفس من خلال الجلد الذي تبقيه رطبًا، وله مساحة سطحية واسعة.
4. **الأوردة الرئوية**: بعد ضخ الدم نحو الرئتين، يقوم وريدان رئويان واسعان بإعادة الدم المحمل بالأكسجين إلى القلب لإعادة ضخه. وبهذه الطريقة، فإن الدم المحمل بالأكسجين يضخ إلى الأنسجة بضغط أعلى كثيرًا.
5. **القلب المقسوم جزئيًا**: يقوم جدار فاصل بمنع الدم المشبع بالأكسجين العائد من الرئتين من الاختلاط بالدم غير المشبع بالأكسجين العائد إلى القلب من بقية الجسم. لهذا، فالدورة الدموية مقسومة إلى مسارين منفصلين: رئوي وجهازي. لكن الفصل غير كامل؛ لأنه لا يوجد فاصل في إحدى غرف القلب، وهي البطين (انظر الفصل الـ 49).

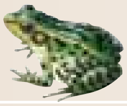
هناك صفات عدة متخصصة تشترك بها كل برمائيات الوقت الحاضر. ففي الرتب الثلاث هناك منطقة ضعف بين قاعدة السن وتاجه، وإن لها نوعًا خاصًا من خلايا العصي الحسيّة في شبكية العين تدعى «العصا الخضراء» وهي غير معروفة الوظيفة بعد.

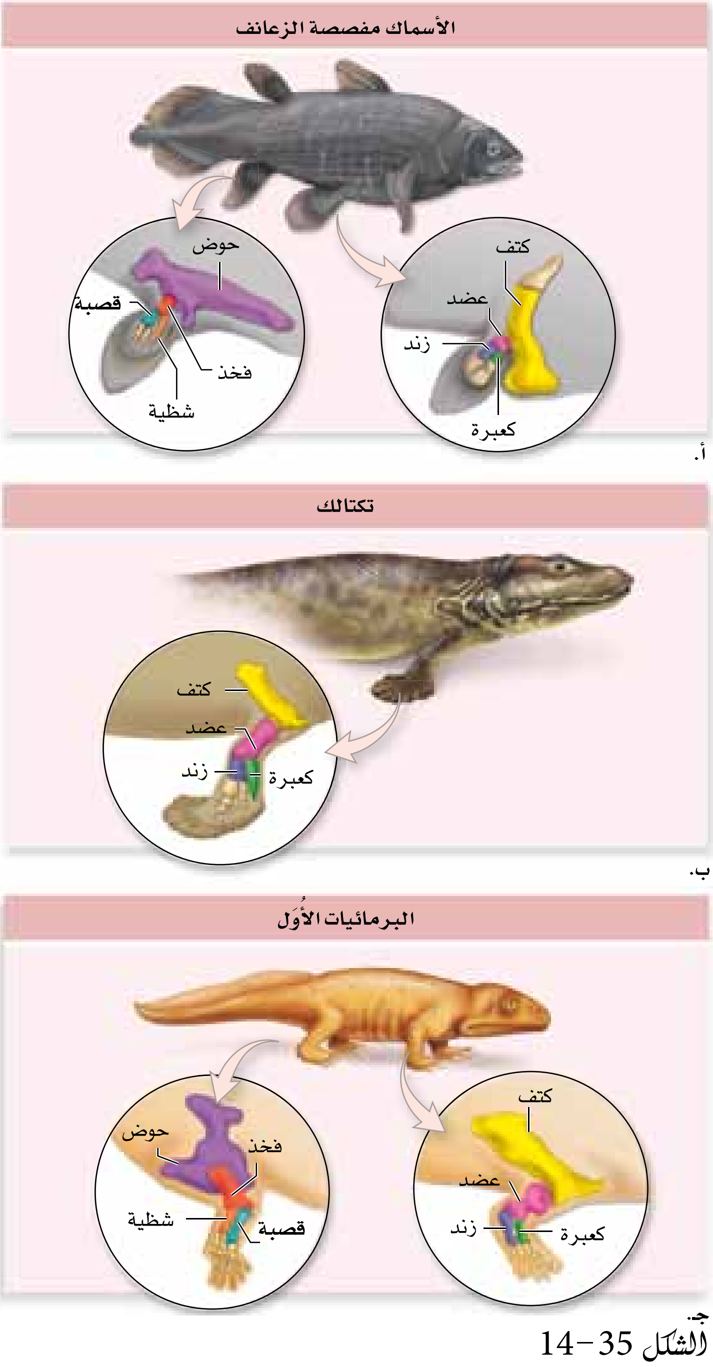
قهرت البرمائيات تحديات اليابسة

إن كلمة برمائي تعني "مزدوج الحياة"، وهو تعبير يعبر بشكل جيد عن صفة أساسية من صفات برمائيات الوقت الحاضر، ما يعكس قدرتها على العيش في عالمين–عالم الماء ذي الأسلاف من الأسماك، وعالم اليابسة الذي قامت بغزوه أولًا. وسنراجع هنا التاريخ المتقلب لهذه المجموعة، التي انقرض معظم أعضائها منذ 200 مليون سنة تقريبًا. ثم سنفحص بالمزيد من التفصيل حال الأنواع القليلة الباقية من البرمائيات.

لقد واجه غزو الفقريات لليابسة عددًا من التحديات المهمة:

- فنظرًا لأن أسلاف البرمائيات كان لها أجسام كبيرة نسبيًا، فإن إسناد وزن الجسم على اليابسة وتحريكه من مكان إلى آخر شكل تحديًا كبيرًا (الشكل 35-14) وهكذا، فقد نشأت الأرجل لسد هذه الحاجة.
- على الرغم من توافر الأكسجين للخياشيم في الهواء أكثر منه في الماء، فإن التركيب الرقيق للخياشيم يتطلب رفع الماء لها لدعمها، ولهذا فإنها لن تعمل في الهواء. لذا، فإن وجود طرق أخرى للحصول على الأكسجين يصبح ضروريًا.

الجدول 35-2	**رتب البرمائيـات**		
الرتبة	**أمثلة نموذجية**	**الصفات المميزة الأساسية**	**العدد التقريبي للأنواع الحية**
عديمة الذنب	الضفدع والعلجوم 	جسم متراص دون ذنب، رأس كبير ملتحم مع الجذع، الأطراف الخلفية متخصصة بالقفز.	5,000
الذيليات	السلمندر والسمندل	جسم رفيع، ذنب طويل وأطراف تنطلق على هيئة زوايا قوائم مع الجسم.	500
عديمة الأطراف	الديدان العمياء	مجموعة استوائية ذات جسم يشبه الأفعى، ليس لها أطراف، ذنب صغير أو معدوم.	170



الشكل 35–14

مقارنة بين أطراف الأسماك مفصصة الزعانف، وتكتالك، والبرمائيات الابتدائية. أ. سمكة مفصصة الزعانف: بعض هذه الحيوانات ربما يمكنها السير على اليابسة. **ب.** تكتالك: عظام الكتف والطرف الأمامي تشبه تلك التي للبرمائيات، لكن الزعانف تشبه تلك التي للأسماك مفصصة الزعانف. لم تكن متحجرة تكتالك تحتوي الأطراف الخلفية عندما عثر عليها. **ج.** البرمائيات البدائية. كما يبين تركيب هيكلها، أرجل هذه الحيوانات يمكن أن تخدم بصورة أفضل من تلك التي لأسلافها في الحركة على اليابسة.

- يتطلب توفير كميات كبيرة من الأكسجين للعضلات الأكبر التي ستقوم بالحركة على اليابسة، حدوث تحوير في القلب والدورة الدموية.
- التكاثر يجب أن يتم في الماء؛ لكي لا تجف البيوض.
- والأكثر أهمية ألا يجف الجسم نفسه.

البرمائيات الأولى

لقد حلت البرمائيات مشكلاتها جزئيًّا فقط، ومع ذلك فإن الحلول كانت ناجحة، حيث استطاعت البرمائيات العيش مدة 350 مليون سنة، فالتطور إذن لا يعتمد على وجود حلول مثالية، بل على حلول قابلة للتطبيق.

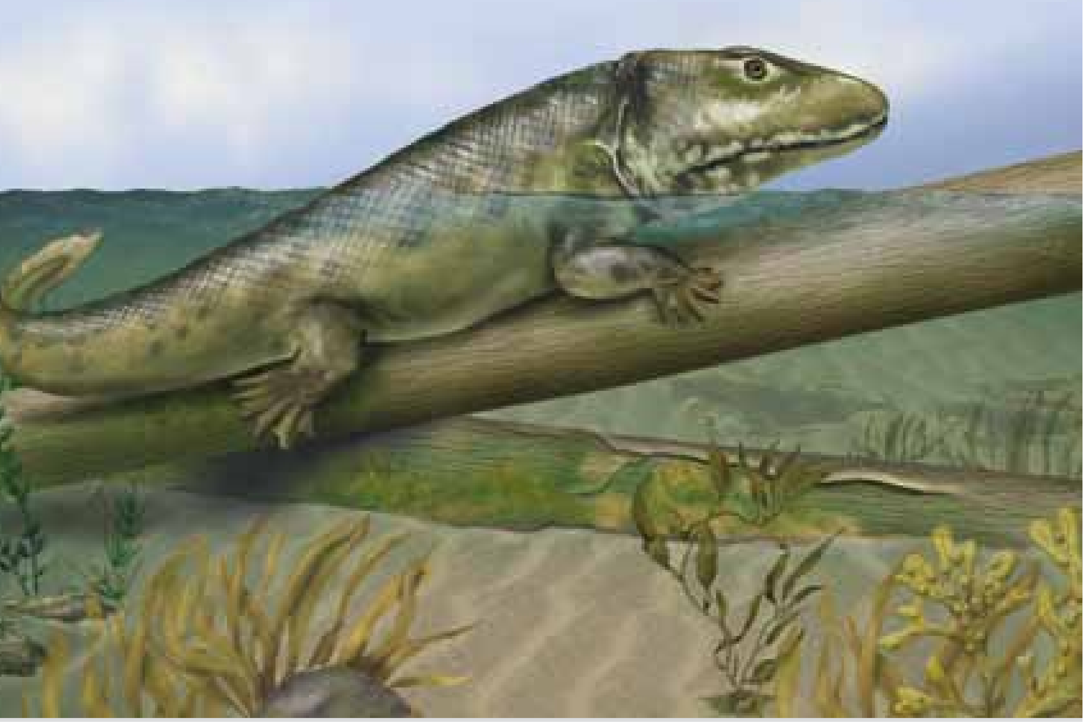
يتفق علماء الأحافير على أن البرمائيات نشأت من الأسماك ذات الزعانف المفصصة. لقد وجدت متحجرة إكثيوستيجا *Ichthyostega*، وهي واحدة من أقدم أحافير البرمائيات (الشكل 35-15)، في صخور عمرها 370 مليون سنة في غرينلند. في ذلك الوقت، كانت غرينلند جزءًا من قارة أمريكا الشمالية الحالية، وتقع قرب خط الاستواء. وقد وُجدت أحافير البرمائيات جميعها في المئة مليون سنة اللاحقة في أمريكا الشمالية. ولم تنتشر البرمائيات في العالم إلا عندما اندمجت قارة آسيا والقارات الجنوبية مع أمريكا الشمالية لتشكيل القارة العملاقة بانجيا.

لقد كان إكثيوستيغا حيوانًا قوي البناء، وذا أرجل أمامية متينة ومدعمة بعظام الكتف. وبخلاف عظام السمكة، لم تعد عظام الكتف هنا مرتبطة بالجمجمة، ولهذا فالأطراف قادرة على إسناد وزن الحيوان. وحيث إنَّ الأطراف الخلفية كانت أشبه بزعانف الحوت في شكلها، فإن من المحتمل أن إكثيوستيغا كان يتحرك كما تفعل الفقمة، إذ تشكل الأطراف الأمامية قوة للدفع في اتجاه الحركة، وتجر الأطراف الخلفية بقية الجسم جرًّا. ولكي تقوى عظام الظهر أكثر، فقد تشكلت أضلاع طويلة وعريضة ومتداخلة مع بعضها، وكونت قفصًا صلبًا للرئتين والقلب. لقد كان القفص الصدري هذا صلبًا لدرجة أنه لم يكن ممكنًا زيادة سعته أو إنقاصه من أجل التنفس. بدلًا من ذلك، فإن الحيوان ربما حصل على الأكسجين كما تفعل برمائيات العصر الحاضر، أي بخفض قاعدة الفم، وسحب الهواء، ثم رفعها ثانية لدفع الهواء نحو القصبة الهوائية والرئتين، وقد وجدت متحجرة انتقالية مهمة بين الأسماك والبرمائي إكثيوستيغا عام 2006 في شمالي كندا. عاشت هذه المتحجرة واسمها تكتالك *Tiktaalik* منذ 375 مليون سنة، وكان لها خياشيم وحراشف كالأسماك، وعنق كالبرمائيات. لكن الأكثر أهمية هو شكل أطرافها الأمامية (الشكل 35-14): فالكتف، والذراع الأمامي، وعظام الرسغ كانت تشبه عظام البرمائيات، ولكن في نهاية الطرف كانت توجد زعنفة مفصصة بدلًا من أصابع البرمائيات. ومن ناحية بيئية، فإن متحجرة تكتالك التي كان يبلغ طولها ثلاثة أمتار هي مرحلة وسطى بين الأسماك والبرمائيات، وربما كانت تقضي معظم وقتها في الماء، ولكنها كانت قادرة على جر نفسها نحو اليابسة للإمساك بالغذاء، أو للهرب من الأعداء.

ارتفاع البرمائيات وهبوطها

لقد تمكنت البرمائيات، بحركتها نحو اليابسة، من استغلال مصادر عدة والوصول إلى بيئات جديدة. فالبرمائيات أصبحت شائعة في أثناء الحقبة الطباشيرية (360-280 مليون سنة خلت). وهناك أربع عشرة عائلة معروفة من البرمائيات عاشت في مطلع الحقبة الطباشيرية، وكلها تقريبًا كانت مائية، أو شبه مائية مثل متحجرة إكثيوستيغا (الشكل 35-15). وفي نهاية الحقبة الطباشيرية، كان معظم أمريكا الشمالية مغطى بمستنقعات استوائية ضحلة، حيث عاشت 34 عائلة من البرمائيات في هذه البيئة اليابسة الرطبة متشاطرة العيش مع أنواع من الديناصورات، وبعض الزواحف الأولى.

في الحقبة البرمية المبكرة التي أعقبت ذلك (280-248 مليون سنة خلت)، حدث تغير ملحوظ بين البرمائيات–فقد بدأت بمغادرة السبخات نحو الأراضي الجافة. وقد كان لكثير من البرمائيات اليابسة صفائح عظمية، ودروع تحمي أجسامها،



الشكل 35–15

كانت البرمائيات أول الفقريات التي مشت على اليابسة. أحد أوائل البرمائيات كان إكثيوستيجا *Ichthyostega*، وكان له أطراف فعالة في الزحف على اليابسة، وله حاسة شم متطورة وخطم متطاول، وتراكيب أذن متقدمة لالتقاط الأصوات المحمولة بالهواء. وعلى الرغم من صفاته هذه، فإن إكثيوستيجا الذي عاش منذ 350 مليون سنة، كان لها شبه بالأسماك من حيث المظهر العام، وربما يكون قد مكث الجزء الأكبر من حياته في الماء.

ونمت في الحجم لتصبح في مثل حجم حصان قزم. ويشير الحجم الكبير، ووجود الحماية على أجسامها إلى أن هذه البرمائيات لم تستخدم جلدها في التنفس كما تفعل برمائيات اليوم، بل كان لها جلد غير نفاذ ليمنع تبخر الماء. وهكذا، فإنها اعتمدت تمامًا على رئاتها من أجل التنفس. في منتصف الحقبة البرمية، كان هناك 40 عائلة من البرمائيات، 25% منها كانت لا تزال شبه مائية مثل إكثيوستيغا و 60% من البرمائيات كانت تعيش على اليابسة تمامًا، 15% كانت تعيش على وسط شبه يابس. وقد شكل ذلك قمة نجاح البرمائيات، ودعيت تلك الحقبة أحيانًا بعصر البرمائيات.

تطورت الزواحف من البرمائيات في نهاية الحقبة البرمية. فقد أصبحت إحدى المجموعات، ثيرابسدا أو "وجه الوحش" شائعة وطردت البرمائيات من بيئتها اليابسة، واستحوذت عليها. وقد أصبحت ثيرابسيدا فقريات اليابسة السائدة عقب الانقراض الجماعي الكبير الذي حدث في نهاية الحقبة البرمية، وأصبح معظم البرمائيات مائيًّا. واستمر هذا التوجه في الحقبة الثلاثية (248-213 مليون سنة خلت) حيث شهدت هذه الحقبة الانقراض النهائي للبرمائيات من على اليابسة.

تنتمي البرمائيات الحديثة إلى ثلاث مجموعات

تحدرت البرمائيات الحديثة جميعها من ثلاث عوائل من البرمائيات التي استطاعت البقاء خلال عصر الديناصورات. خلال الحقبة الثلثية (65-2 مليون سنة خلت)، نجحت البرمائيات ذات الجلد الرطب في غزو البيئات الرطبة في العالم كله، حيث يوجد منها اليوم أكثر من 5600 نوع موزعة على 37 عائلة مختلفة، تشكل رُتبًا ثلاثًا، هي: عديمة الذنب، والذيليات، وعديمة الأطراف.

رُتبة عديمة الذنب: الضفادع والعلجوم

تعيش الضفادع والعلاجيم، وهي برمائيات عديمة الذنب، في بيئات متعددة تتراوح بين الصحراء، والجبال، إلى البرك والمستنقعات (الشكل 35-16 أ). الضفادع لها جلد ناعم رطب وجسم عريض، وأرجل خلفية طويلة تجعل منها قافزات رائعة. تعيش معظم الضفادع في الماء أو قربه على الرغم من أن بعض الأنواع الاستوائية تعيش على الأشجار.

يختلف العلجوم عن الضفدع، في أن له جلدًا جافًّا ذا نتوءات، وأرجله قصيرة، ومتكيف جدًا مع البيئات الجافة. لا يشكل العلجوم مجموعة وحيدة الأصل، بمعنى

رتبة عديمة الذنب

أ.

رتبة الذيليات

ب.

رتبة عديمة الأطراف

ج.

الشكل 35–16

طائفة البرمائيات. أ. الضفدع الشجري ذو العيون الحمراء *Agalychnis callidryas* من رتبة عديمة الأطراف. **ب.** السلمندر النمر البالغ *Ambystoma tigrinum* من رتبة الذيليات. **ج.** الدودة العمياء *Caecilia tentaculata* من رتبة عديمة الأطراف.

أن أنواع العلجوم ليست أقرب إلى بعضها مما هي لبعض أنواع الضفادع. فمصطلح العلجوم *Toad* يُطلق على البرمائيات عديمة الذنب التي تكيفت مع البيئات الجافة بتطويرها حزمة من الميزات التكيفية. هذا التطور الالتقائي حدث مرات عدة بين برمائيات عديمة الذنب متباعدة القرابة.

تعود معظم الضفادع والعلاجيم إلى الماء للتكاثر، فتضع بيوضها في الماء مباشرة. تفتقر بيوضها إلى أغشية خارجية منيعة ضد الماء، وهي قد تجف بسرعة على اليابسة. تُخصب البيوض خارجيًّا وتفقس منتجة أشكالًا يرقية سابحة تدعى أبا ذنيبة. يعيش أبو ذنيبة في الماء حيث يتغذى عادة على طحالب دقيقة. بعد أن ينمو إلى حجم مناسب، يتطور جسم أبي ذنيبة إلى شكل الضفدع البالغ.

رتبة الذيليات: السلمندرات

السلمندرات ذات أجسام متطاولة، وذنب طويل، وجلد ناعم رطب (الشكل 35–16ب). يتراوح طولها بين بضعة إنشات إلى قدم، على الرغم من أن السلمندرات الآسيوية العملاقة من الجنس *Andrias* يبلغ طولها مترًا ونصف المتر، وتزن قرابة 33 كجم. تعيش معظم السلمندرات في الأماكن الرطبة، وتحت الحجارة والأخشاب وأوراق النباتات الاستوائية، ويعيش بعض السلمندرات في الماء بشكل كامل.

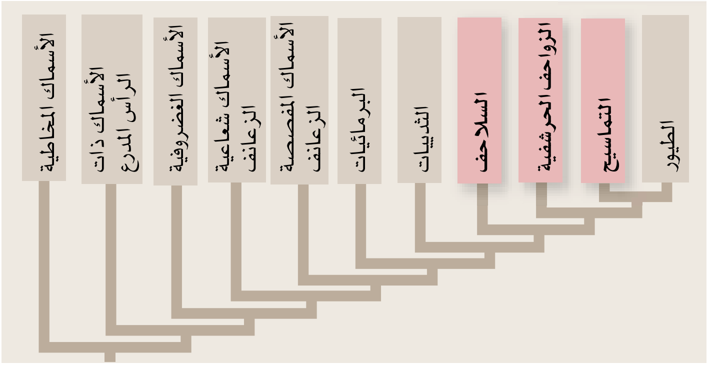
تضع السلمندرات بيوضها في الماء أو في الأماكن الرطبة، ومعظمها تمارس نوعًا من التلقيح الداخلي، تلتقط فيه الأنثى كتلًا من المني يضعها الذكر. تمر معظم السلمندرات، كعديمة الذنب، بمرحلة يرقية قبل التحول إلى بالغ، لكنها تختلف عن عديمة الذنب في أن أبا ذنيبة يختلف كثيرًا عن الضفدع البالغ، في حين تشبه الأطوار اليرقية للسلمندرات الحيوان البالغ على الرغم من أن هذه الأطوار تعيش في الماء، ولها خياشيم خارجية تختفي في أثناء مراحل التطور.

رتبة عديمة الأطراف: الديدان العمياء *Caecilians*

أفراد رتبة عديمة الأطراف من الديدان العمياء (تدعى أيضًا Gymnophiona)، هي مجموعة شديدة التخصص من برمائيات استوائية تعيش في الجحور (الشكل 35–16 جـ). هذه المخلوقات عديمة الأطراف، وهي تشبه الديدان، ويتراوح طولها بين 30 سنتمترًا و 1.3 متر. لها عيون صغيرة، والغالب أن تكون عمياء، وهي تشبه الديدان، لكن لها فكوكًا ذات أسنان، تتغذى على الديدان، وبعض لافقريات التربة، والتلقيح داخلي.

ظهرت البرمائيات على اليابسة منذ نحو 370 مليون سنة. تتميز بوجود جلد رطب وأرجل (فقدت في بعض الأنواع)، ورئات، وجهاز دوري معقد ومقسم. تعتمد معظم الأنواع على البيئة المائية من أجل التكاثر.

6-35 الزواحف



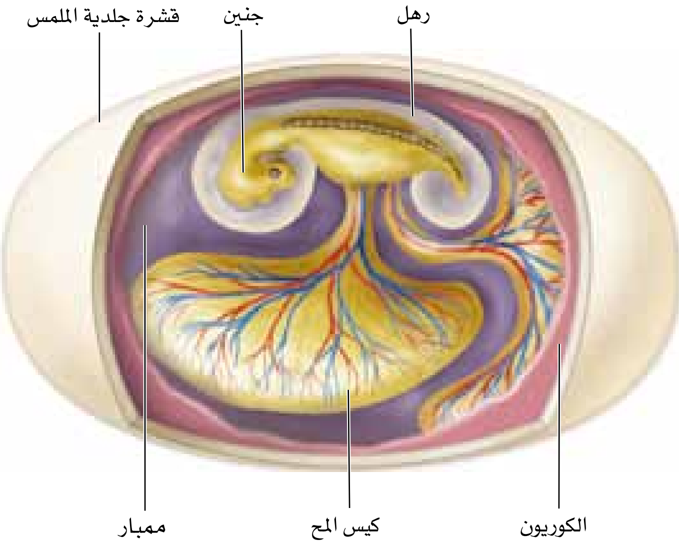
إذا تخيلنا أن البرمائيات مسوّدة مخطوط للبقاء على اليابسة، فإن الزواحف هي الكتاب المتكامل. فقد حسنت الزواحف من الحلول التي قدمتها البرمائيات للتحديات الخمسة التي واجهتها للعيش على اليابسة. فتنظيم الأرجل تطور ليدعم وزن الجسم بشكل أكثر فعالية، ما سمح للزواحف أن تكون ذات أجسام أكبر، وأن تركض كذلك. وأصبح القلب والرئتان أكثر فعالية، وأصبح الجلد مغطى بصفائح جافة أو حراشف؛ لتقليل فقد الماء، وغُلفت البيوض بغطاء مانع لنفاذ الماء.

يعيش الآن على الأرض أكثر من 7000 نوع من **الزواحف** (طائفة الزواحف **Reptilia**). تشكل الزواحف مجموعة حافظت على وجودها في عالم اليوم، إذ إن هناك أنواعًا حية من الأفاعي والعظايا أكثر مما لدى الثدييات.

تبدي الزواحف ثلاث سمات أساسية مميزة

تتشاطر الزواحف الحية جميعها بعض الصفات الأساسية المميزة لها، التي احتفظت بها منذ أن أبعدت البرمائيات التي كانت فقريات اليابسة السائدة، وحلت محلها. من بين هذه الصفات المهمة:

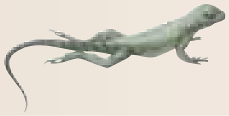
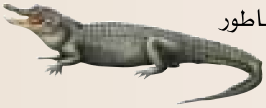
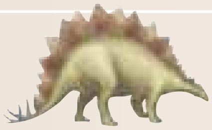
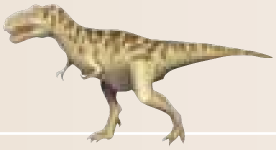
1. **البيوض الرهلية Amniotic eggs**: كان على البرمائيات وَضْع بيوضها في الماء، أو في بيئة رطبة لكي تتجنب الجفاف. أما معظم الزواحف فتضع بيوضًا مقاومة لتبخر الماء، وتحتوي مصدرًا للغذاء (المح)، ولها سلسلة من أربعة أغشية، هي: كيس المح، والرهل، والممبار، والكوريون (غشاء المشيمة) (الشكل 35–17). كل واحد من هذه الأغشية يجعل من البيضة نظامًا مستقلًّا وقابلًا للحياة. تمتلك كل الزواحف الحديثة إضافة إلى الطيور والثدييات هذا النمط نفسه من الأغشية ضمن البيضة، ولهذا تعرف هذه الطوائف الثلاث **بالرهليات Amniotes**.



الشكل 35–17

البيضة المانعة لنفاذ الماء. تعد البيضة الرهلية الصفة الأهم التي سمحت للزواحف بالعيش في تشكيلة واسعة من البيئات اليابسة.

الجدول 3-35 رتب الزواحف الرئيسة

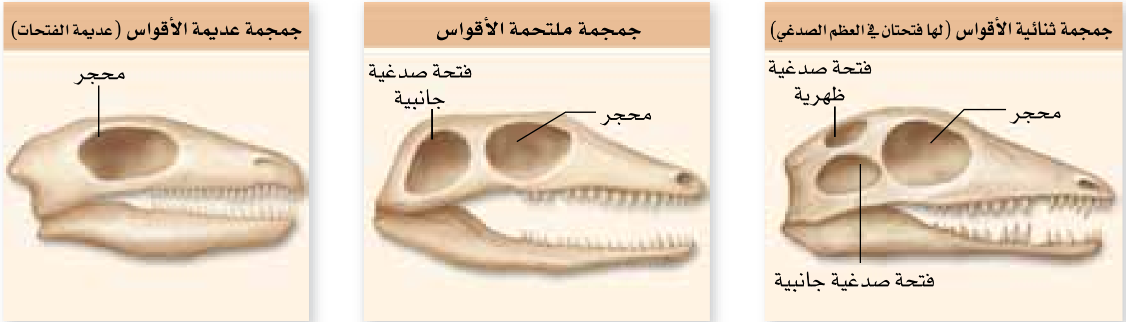
الرتبة	مثال نموذجي		الخصائص الأساسية	العدد التقريبي للأنواع الحية
ذوات الحراشف، تحت رتبة الزواحف الحقيقية	العظايا		عظايا، تنبثق الأطراف على هيئة زوايا قوائم على الجسم، الشرج شق عرضي، أغلبها حيوانات تعيش على اليابسة.	3,800
ذوات الحراشف، تحت رتبة الأفاعي	الأفاعي		أفاعٍ، ليس لها أرجل، تتحرك بالسعي أو الانزلاق، الجلد الحرشفي ينسلخ بشكل دوري، معظمها حيوانات يابسة.	3,000
ذوات الخطم (خطمية الرأس)	تواتارا		المتبقي الوحيد من مجموعة كانت ناضجة، واختفت قبل الديناصورات، أسنان إسفينية متحدة ليس لها جيوب تستقر بها، عين بدائية ثالثة تحت جلد الجبهة.	2
السلاحف	السلاحف والسلاحف البرية والسلاحف البحرية		زواحف ذات درع، وصدفة ذات صفائح عظمية تلتحم بها الفقرات والأضلاع، منقارها حاد ومتقرن وليس به أسنان.	250
التماسيح	التمساح والقاطور		زواحف متقدمة، قلبها له أربع حجرات وأسنانها منغرزة بالفك، الشرج شق طولي، أقرب الزواحف الحية إلى الطيور.	25
زواحف ذات ورك يشبه الطيور Ornithischia	ستيجوسور		ديناصور له عظمتا حوض تتجهان إلى الخلف، كما في حوض الطيور، عاشبة، الأرجل تحت الجسم.	منقرضة
الزواحف الوركية Saurichia	تيرانوسور		ديناصور له عظمة حوض تتجه نحو الأمام والأخرى إلى الخلف، كما في حوض العظايا. آكل للنبات واللحوم، الأرجل تحت الجسم، تطورت منها الطيور.	منقرضة
الزواحف المجنحة	تيروسور (الزاحف المجنح)		زواحف طيارة، الأجنحة مصنوعة من الجلد الممتد بين الأصبع الرابع والجسم، البعد بين نهايتي الجناح في الأشكال المبكرة 60 سم، وفي الأشكال المتأخرة نحو 8 م.	منقرضة
أقارب الزواحف	قريب الزواحف		زواحف بحرية برميلية الشكل ذات أسنان كبيرة وحادة، وزعانف تشبه المجداف، بعضها له رقبة تشبه الأفعى، ويصل طولها ضعف طول الجسم.	منقرضة
الزواحف الطيور	الزاحف الطائر إكثيوسور		زواحف بحرية انسيابية يشابه جسمها في نواحٍ عدة أسماك القرش والأسماك الحديثة.	منقرضة

يقع الغشاء الخارجي للبيضة، وهو **الكوريون Chorion** تحت القشرة المسامية مباشرة، وهو يمنع نفاذ الماء، لكنه يسمح بتبادل الغازات التنفسية. أما **الرهل Amnion** فيحيط بالجنين المتطور ضمن تجويف مملوء بالسائل. ويزود **كيس المح Yolk sac** الجنين بالغذاء القادم من المح عن طريق أوعية دموية تربطه بمعي الجنين. أما **الممبار Allantois** فيحيط بتجويف تخرج إليه النواتج الضارة للجنين.

2. **الجلد الجاف**: تمتلك معظم البرمائيات الحية جلدًا رطبًا، وعليها أن تبقى في أماكن رطبة لتتجنب الجفاف. أما الزواحف فلها جلد جاف، ومانع لتبخر الماء، إذ توجد طبقة من الحراشف تغطي أجسامها، وتمنع فقد الماء. تتطور الحراشف من خلايا سطحية مملوءة بالكيراتين، وهو البروتين نفسه الذي يشكل المخالب، والأظافر، والشعر، وريش الطيور.

الشكل 35–18

جماجم مجموعة الزواحف. تُميز مجموعة الزواحف بعدد الفتحات الموجودة على جانب الرأس خلف المحجر: صفر لعديمة الأقواس، 1 لملتحمة الأقواس، 2 لثنائية الأقواس.



3. **التنفس الصدري**: تتنفس البرمائيات بعصر حنجرتها لضخ الهواء نحو الرئتين، وهذا أمر يقيِّد قدرتها على التنفس لتكون محدودة بحجم الفم فقط. أما الزواحف فقد طورت تنفسًا رئويًا، إذ تُوسع أو تُضيق حجم القفص الصدري، ما يسبب دخول الهواء إلى الرئتين أو يجبره على الخروج منهما. فقدرة هذا النظام إذن محددة بحجم الرئتين فقط.

سادت الزواحف الأرض مدة 250 مليون سنة

خلال مدة 250 مليون سنة، كانت الزواحف فقريات اليابسة الضخمة السائدة، وخلال هذه المدة ظهرت سلاسل مختلفة من مجموعات الزواحف، ثم اختفت.

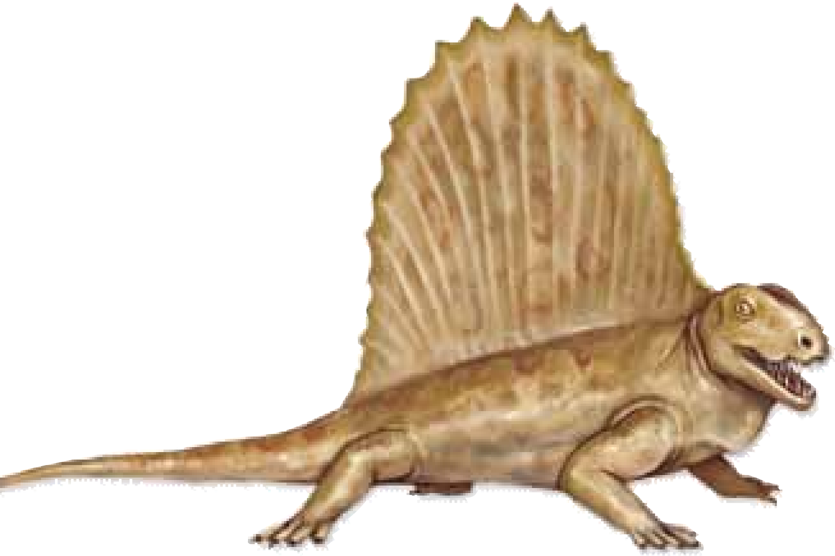
ملتحمة الأقواس (سينابدا) *Synapsida*

إحدى الصفات المهمة في تصنيف الزواحف هي وجود عدد من الفتحات خلف العيون (الشكل 35-18). تتعلق عضلات فك الزواحف بهذه الثقوب، ما يسمح لها أن تقضم بقوة أكبر. أولى المجموعات التي سادت كانت ملتحمة الأقواس (**سينابدا Synapsida**) التي كان لجمجمتها زوج من الفتحات الصدغية خلف فتحات العيون.

الزواحف الحوضية (**بيليكوسور Pelycosaurs**) مجموعة مهمة من ملتحمة الوجه الأولى، وقد سادت مدة 50 مليون سنة، وشكلت 70% تقريبًا من فقريات اليابسة، وقد وزنت بعض الأنواع قرابة 200 كجم. وقد تمكنت هذه الزواحف بما لديها من أسنان طويلة حادة وشبيهة بالسكين، أول مرة بين فقريات اليابسة، من قتل حيوانات أخرى بحجمها (الشكل 35 - 19).

استُبدلت الزواحف الحوضية منذ نحو 250 مليون سنة بنوع آخر من ملتحمة الأقواس، يدعى وجه الوحش أو ثيرابسدا (الشكل 35-20). تشير بعض الأدلة إلى أن هذه المجموعة الأخيرة كانت من ذوات الدم الحار، وقادرة على توليد الحرارة داخليًّا، وربما امتلكت بعض الشعر أيضًا، وقد مكن هذا ثيرابسدا من أن تكون أكثر نشاطًا من الفقريات الأخرى عندما كان الشتاء طويلًا وباردًا.

كانت الزواحف ثيرابسدا فقريات اليابسة السائدة لما يقارب 20 مليون سنة (تدعى أيضًا زواحف شبيهة الثدييات)، إلى أن استبدلت بشكل كبير منذ نحو 230 مليون سنة بمجموعة أخرى من الزواحف تدعى ذات القوسين. انقرضت معظم ثيرابسدا منذ 170 مليون سنة، لكن مجموعة واحدة بقيت، وأنجبت أنسالًا تعيش حتى اليوم، وهي الثدييات.



الشكل 35–19

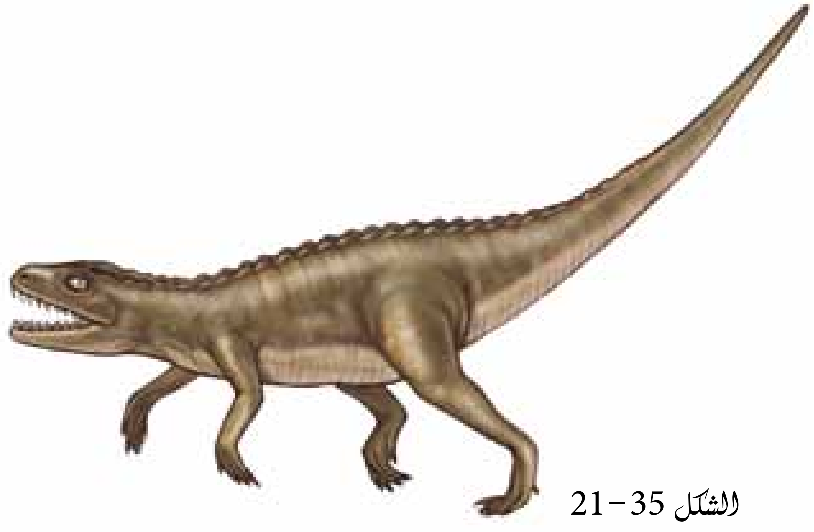
الزواحف الحوضية (بيليكوسور). الجنس *Dimetrodon* هو زاحف حوضي آكل للحوم، وله شراع ظهري، ربما كان ينظم درجة حرارة الجسم بتبديد الحرارة أو جمعها عند الاستدفاء بالشمس.

الشكل 35–20

وجه الوحش: هذا الحيوان الصغير يشبه ابن عرس، وينتمي إلى الجنس *Megazostrodon* وربما كان له فرو. هذا الحيوان الذي عاش في الحقبة الترياسية (الثلاثية) يشبه إلى حد كبير الثدييات الحديثة، لدرجة أقنعت بعض العلماء بوصفه أوائل الثدييات.

الزواحف ذات الأقواس *Archosaurs*

ذات القوسين هي زواحف لها جمجمة، فيها زوجان من الثقوب الصدغية، وقد كانت كالبرمائيات والزواحف المبكرة من ذوات الدم البارد. وقد وجدت تشكيلة من ذات القوسين في الحقبة الثلاثية (الترياسية) (213-248 مليون سنة خلت)، لكن مجموعة منها، وهي الزواحف القوسية كانت ذات أهمية تطورية خاصة؛ لأنها أنتجت التماسيح، والزواحف المجنحة، والديناصورات، والطيور (الشكل 35-21).



الشكل 35–21

زاحف مبكر من ذات الأقواس. هذا الجنس *Euparkeria* كان له صفوف من صفائح عظمية على طول جانبي العمود الفقري، كالذي نشاهده في التماسيح الحديثة والقاطور.

كان من بين الزواحف ذات الأقواس أضخم حيوانات شهدها العالم حتى الآن وأوائل فقريات اليابسة ذات الرِّجْلين التي تقف وتمشي على قدمين. بانتهاء الحقبة الثلاثية، تطورت إحدى مجموعات الزواحف القوسية لتعطي الديناصورات.

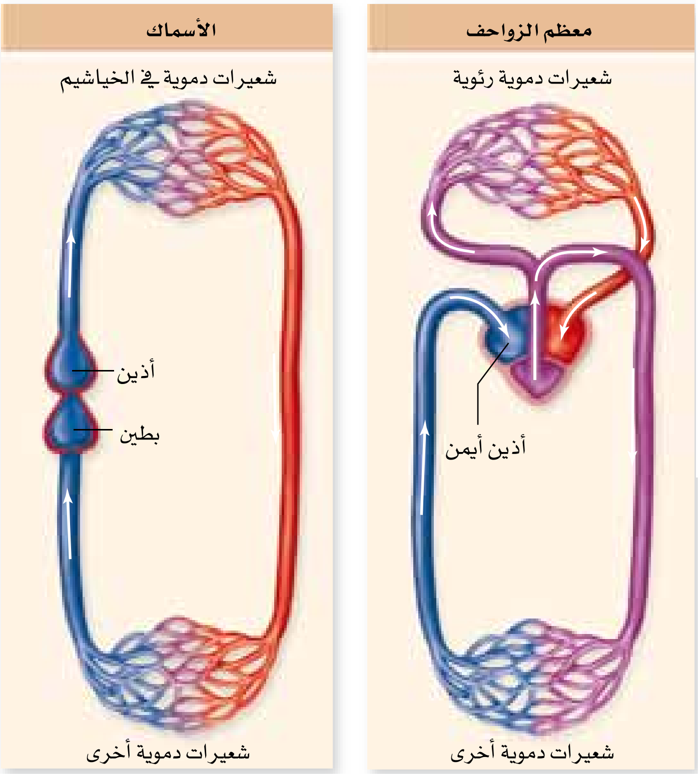
تطورت الديناصورات منذ نحو 220 مليون سنة، وبخلاف ثنائية الرِّجْلين ثنائية الأقواس كانت أرجلها متموضعة تحت جسمها تمامًا (الشكل 35-22). وضع هذا التصميم وزن الجسم مباشرة فوق الأرجل ما سمح للديناصورات أن تركض بسرعة كبيرة وبرشاقة. في مرحلة لاحقة، طوّر أنواع عدة من الديناصورات أحجامًا ضخمة، فعادت إلى وضع ذي أربع أرجل لإسناد وزنها الهائل. واستمرت الديناصورات في البقاء لتصبح أكثر فقاريات اليابسة نجاحًا، فسادت الأرض أكثر من 150 مليون سنة. لكن الديناصورات جميعها انقرضت فجأة منذ 65 مليون سنة تقريبًا، نتيجة لأثر كويكب على ما يبدو.

الصفات المهمة للزواحف الحديثة

عند تخيل تركيب البيضة الأمنيوتية، يمكن القول: إن الزواحف والرهليات الأخرى لا تمارس التلقيح الخارجي، كما تفعل معظم البرمائيات. فالحيوانات المنوية

الشكل 35–22

هيكل أعيد بناؤه للزاحف *Afrovenator*. هذا المخلوق آكل للحوم، ويمشي على قدمين، وكان طوله نحو 30 قدمًا، وعاش في إفريقيا منذ 130 مليون سنة تقريبًا.



أ. ب.

الشكل 35–23

مقارنة بين الدورة الدموية للزواحف وللأسماك. **أ.** في معظم الزواحف، الدم المحمل بالأكسجين (أحمر) يعاد ضخه بعد مغادرته الرئتين، وتبقى الدورة الدموية لبقية الجسم قوية ونشطة. **ب.** الدم في الأسماك يتدفق من الخياشيم مباشرة إلى بقية الجسم ما يعطي دورة دموية بطيئة.

ليست قادرة على اختراق الحواجز الغشائية التي تحمي البيضة. بدلًا من ذلك، يضع الذكر المني داخل الأنثى، فيلقح المني البيوض قبل أن تتكون عليها الأغشية الواقية، وهذا يدعى الإخصاب الداخلي.

طرأ تحسن على الجهاز الدوري للزواحف، إضافة إلى ما كان لدى البرمائيات والأسماك، ما زود الجسم بالأكسجين بكفاءة (الشكل 35-23). تحقق هذا الإنجاز بامتداد حاجز ضمن القلب ابتداءً من الأذين، وامتدادًا نحو البطين. هذا الحاجز أنشأ جدارًا جزئيًّا يميل لتقليل مزج الدم قليل الأكسجين بالدم الغني بالأكسجين ضمن البطين. في التماسيح، يقسم هذا الحاجز البطين تمامًا، ما يشكل أربع حجرات، كما هو حال قلب الطيور والثدييات (وربما كما فعلت الديناصورات).

الزواحف الحية جميعها **خارجية الحرارة Ectothermic** (كانت تسمى ذوات الدم البارد سابقًا)، وهي تحصل على الحرارة من مصادر خارجية. في المقابل، فالحيوانات **داخلية الحرارة Endothermic** قادرة على توليد الحرارة داخليًّا (انظر الفصل الـ 50). وعلى الرغم من أن الزواحف خارجية الحرارة، فإن ذلك لا يعني أنها لم تكن قادرة على تنظيم درجة حرارة أجسامها. فكثير من الأنواع كانت قادرة على تنظيم درجة الحرارة بدقة، وذلك بالحركة نحو الشمس أو بعيدًا عنها. بهذه الطريقة، تستطيع بعض عظايا الصحراء أن تُبقي أجسامها على درجة حرارة ثابتة خلال النهار بأكمله. أما في الأيام الغائمة، أو في الأنواع التي تعيش في بيئات ظليلة، فإن هذا التنظيم الحراري لا يكون ممكنًا، وفي مثل هذه الحالات تكون درجة حرارة الجسم كدرجة حرارة البيئة المحيطة نفسها.

أ. ب.

الشكل 35-24

الرتب الحية للزواحف. أ . السلاحف: السلحفاة ذات البطن الأحمر *Pseudemys rubriventris* (اليمين) تستدفئ بالشمس، وهي طريقة فعالة، بها تنظم الحيوانات خارجية الحرارة درجة حرارة أجسامها. الصدفة التي تشبه القبة للسلاحف البرية كسلحفاة نجمة سريلانكا التي نشاهدها هنا *Geochelone elegans* تعطي حماية ضد المفترس، وهي عادة سلاحف برية تمامًا. **ب.** تواتارا *Sphenodom punctatus*: الأعضاء المتبقية الوحيدة من مجموعة خطمية الرأس القديمة. وعلى الرغم من أنها تشبه العظايا، فإن السلف المشترك لخطمية الرأس وللعظايا انشق منذ 250 مليون سنة. **جـ.** الحرشفيات: عظايا مطوقة *Crotaphytus collaris* تبدو إلى اليمين وأفعى خضراء ملساء *Liochlorophis vernalis* إلى اليسار. **د.** التماسيح: معظم التماسيح كالنوع المبين في الشكل *Crocodylus acutus* والغريال *Gavialis gangeticus* (اليسار) تشبه الطيور والثدييات في أن لها قلبًا مكونًا من أربع حجرات، الزواحف الأخرى جميعها لها قلب بثلاث حجرات. التماسيح كالطيور أشد قرابة بالديناصورات منها ببقية الزواحف الحية الأخرى.

تنتمي الزواحف الحديثة إلى أربع مجموعات

تضم الرتب الأربع الحية للزواحف نحو 7000 نوع. توجد الزواحف في العالم كله باستثناء المناطق الأبرد، إذ لا يسمح كونها خارجية الحرارة بالبقاء. الزواحف من أكثر فقريات اليابسة عددًا وتنوعًا.

رتبة السلاحف: السلاحف *Order Chelonia*

تتكون رتبة السلاحف (الشكل 35-24 أ) من 250 نوعًا تقريبًا من السلاحف (معظمها مائية) والسلاحف البرية (وهي برية). تفتقر السلاحف بأنواعها إلى الأسنان لكن لها منقارًا حادًّا. وتختلف عن الزواحف الأخرى جميعها بأن أجسامها محاطة بصدفة واقية، ومعظمها قادر على سحب رأسه وأرجله إلى داخل الصدفة؛ لتوفير حماية كاملة من المفترس.

تتكون الصدفة من جزأين رئيسين: الذَّبل وهو درع ظهرية، والصدر وهو جزء بطني. ومن أجل التزام أساسي بهذا التصميم الهيكلي للصدفة، نجد أن الفقرات والأضلاع لمعظم أنواع السلاحف تتحد مع داخل الذبل، ويأتي معظم الدعم من خلال تعلق العضلات من الصدفة.

وبينما نجد أن معظم السلاحف البرية ذات صدفة تشبه القبة، ويستطيع الحيوان أن يتراجع برأسه وأطرافه داخلها، نجد أن السلاحف القاطنة في الماء انسيابية الشكل وذات صدفة قرصية تسمح بالدوران في الماء. تمتلك سلاحف المياه العذبة أصابع ذات وَتَرَة (غشاء بين الأصابع)، أما السلاحف البحرية، فقد تحورت أطرافها الأمامية إلى زعانف.

وعلى الرغم من أن السلاحف البحرية تقضي معظم وقتها في البحر، فإن عليها العودة إلى اليابسة لوضع بيوضها. ويقطع كثير من الأنواع مسافات طويلة للقيام بذلك، فسلاحف الأطلسي الخضراء *Chelonia mydas* تهاجر من أماكن تغذيتها على شواطئ البرازيل إلى جزر أسنشن في منتصف الأطلسي الجنوبي - وهي مسافة تزيد على 2000 كم - لوضع البيوض على الشواطئ نفسها التي فقست هي عليها.

رتبة خطمية الرأس: تواتارا *Order Rhynchocephalia*

تضم رتبة خطمية الرأس اليوم نوعين فقط من التواتارا، وهي حيوانات كبيرة تشبه العظايا، ويصل طولها نحو نصف متر (الشكل 35-24 ب). المكان الوحيد الذي يوجد به هذان النوعان المهددان بالانقراض هو تجمع جزر صغيرة قرب سواحل نيوزيلندا. إن التنوع المحدود لخطمية الرأس الحديثة يناقض الماضي التطوري الخصب لها: ففي الحقبة الثلاثية، عايشت خطمية الرأس إشعاعًا تكيفيًّا كبيرًا، فأعطت أنواعًا عدة اختلفت في أحجامها وبيئاتها.

إحدى الصفات غير العادية للتواتارا (ولبعض العظايا)، هي وجود "عين ثالثة" غير واضحة على قمة رأسها تدعى "العين الجدارية"، هذه العين، التي تختفي تحت طبقة رقيقة من الحراشف، لها عدسة وشبكية ومرتبطة بأعصاب إلى الدماغ. لماذا تكون عينًا إذا غطيت؟ قد تعمل العين الجدارية على تحذير الحيوان، عندما يكون قد تعرض للكثير من الشمس ما يعطيه حماية ضد ارتفاع درجة الحرارة. التواتارا، وبخلاف معظم الزواحف، يكون أعظم نشاطًا على درجات الحرارة المنخفضة، فهو يحفر في أثناء النهار، ويتغذى ليلًا على الحشرات والديدان وحيوانات أخرى صغيرة.

تعد خطمية الرأس الأوثق قرابة بالأفاعي والعظايا، وكلها تشكل مجموعة تدعى الزواحف الحرشفية Lepidosauria.

رتبة الحرشفيات

جـ

رتبة التماسيح

د.

رتبة ذوات الحراشف (الحرشفيات): العظايا والأفاعي *Order Squamata*
تضم رتبة الحرشفيات (الشكل 35-24جـ) 3800 نوع من العظايا، ونحو 3000 نوع من الأفاعي. إحدى الصفات المميزة لهذه الرتبة هي وجود زوج من أعضاء الجماع في الذكر. إضافة إلى ذلك، فقد سمحت تغيرات في كل من الرأس والفك بقوة وحركة أكبر. فمعظم العظايا والأفاعي هي آكلة لحوم تفترس الحشرات والحيوانات الصغيرة، وهذه التحسينات التي طرأت على تصميم الفك أسهمت بقوة في نجاحها التطوري.

تتميز الأفاعي التي تطورت من سلف من العظايا، بغياب الأطراف وبوجود الجفون المتحركة والأذن الخارجية، إضافة إلى وجود عدد كبير من الفقرات (يصل أحيانًا إلى 300 فقرة). إن فقدان الأطراف تطور في الحقيقة أكثر من عشر مرات في الزواحف، ولكن الأفاعي تشكل الحالة الأكثر تطرفًا في هذا الاتجاه.

تشمل العظايا الشائعة الإيجوانا، والحرباء، والوَزَغة (أبو بريص) والأنول، ومعظمها حيوانات يصل طولها إلى أقل من قدم. تعود أكبر العظايا إلى عائلة الوَرَل، وأكبر عظايا هذه العائلة تنين الكمودو في إندونيسيا الذي يصل إلى 3 أمتار طولًا، وقد يزن 100 كجم. تختلف كذلك الأفاعي في الطول من بضعة إنشات إلى أكثر من 10 أمتار.

تعتمد معظم العظايا والأفاعي على الرشاقة والسرعة في الإمساك بالفريسة وتجنب المفترس. هناك نوعان سامان فقط من العظايا هما: وحش الهيليّة Gila الذي يعيش في جنوب غرب الولايات المتحدة، والعظاءة ذات الخرز التي تعيش في غرب المكسيك. كذلك، فإن معظم أنواع الأفاعي غير سامة، فمن بين 13 عائلة من الأفاعي توجد 4 منها سامة: ذات الأنياب الثابتة، وتضم الكوبرا، والكُرَيْت، وأفاعي المرجان، والأفاعي البحرية، والأفاعي الخبيثة ذات الأسنان المتحركة (الصل-وسيدة الأجمات، والأفاعي المجلجلة، وأفعى المُقَسِين وذات الرأس النحاسي)، وبعض الثعابين (أفعى الأشجار، والإفريقية، وأفعى الأغصان). كثير من العظايا، كالأنول، والسقنقور، والوَزَغة لها القدرة على فقد ذيلها وتجديده بآخر غيره، وهذه القدرة تمكنها من الهرب من المفترس.

رتبة التماسيح: التمساح والقاطور (التمساح الأمريكي)
Order Crocodylia
تضم رتبة التماسيح 25 نوعًا من زواحف عملاقة مائية في الأصل (الشكل 35-24د). تضم الرتبة إضافة إلى التمساح والقاطور حيوانين أقل شيوعًا، هما: الكَيْمَن الأمريكي والغريال الهندي. وعلى الرغم من أن التماسيح جميعها متشابهة تقريبًا في الوقت الحاضر، فقط أظهرت تنوعًا عظيمًا في الماضي، ويشمل ذلك أنواعًا كانت برية تمامًا، وأخرى وصل طولها أكثر من خمسين قدمًا.

التماسيح غالبًا حيوانات ليلية تعيش في الماء أو قربه في المناطق الاستوائية، وشبه الاستوائية في إفريقيا، وآسيا، وأمريكا. فالتمساح الأمريكي *Crocodylus acutus* موجود في جنوب فلوريدا، وكوبا، وفي المناطق الاستوائية لأمريكا الوسطى. أما تمساح النيل *Crocodylus niloticus* وتمساح مصاب الأنهار *Crocodylus porosus* فيمكن أن يصلا إلى حجم ضخم، وهما يتسببان في كثير من الإصابات القاتلة كل عام.

هناك نوعان من القاطور؛ أحدهما يعيش في جنوب الولايات المتحدة *Alligator mississippiensis* والنوع الآخر مهدد بالانقراض، ويعيش في الصين *Alligator sinensis*. أما الكيمن، وهو شبيه بالقاطور فيعيش في أمريكا الوسطى، والغريال هو مجموعة من التماسيح آكلة للأسماك ذات خطم رفيع طويل، وتعيش في الهند وبورما.

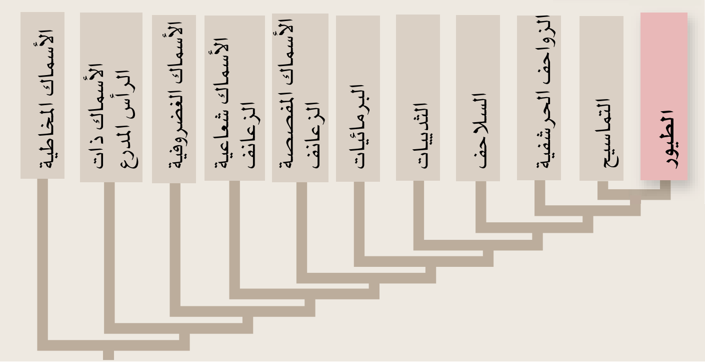
التماسيح جميعها آكلة للحوم، وهي تصطاد بطريقة السرقة، إذ تنتظر في كمين لفريستها، ثم تنقض عليها بعنف. أجسامها متكيفة تمامًا مع هذا الشكل من الصيد؛ فالعيون تقع في أعلى الرأس وفتحات المناخر على قمة الخطم، وهكذا ترى وتتنفس، في حين تستلقي بهدوء تحت الماء تقريبًا. أفواه التماسيح كبيرة جدًا ومعززة بأسنان حادة ورقبة قوية، وهناك صمام في مؤخرة الفم يمنع الماء من دخول الممرات التنفسية، عندما يتغذى التمساح تحت الماء.

تشبه التماسيح الطيور في الكثير من الطرق أكثر مما تشبه الزواحف الحية الأخرى. فالتماسيح مثلًا تبني أعشاشًا، وتعتني بصغارها (صفات تشترك بها مع بعض الديناصورات على الأقل) ولها قلب من أربع حجرات كالطيور.

لماذا تعد التماسيح أكثر شبهًا بالطيور منها بالزواحف الأخرى؟ يتفق معظم علماء الأحياء على أن الطيور هي في الحقيقة الخَلَف المباشر للديناصورات. التماسيح والطيور كلاهما أكثر قرابة للديناصورات ولبعضهما، مما هما للعظايا والأفاعي.

كثير من مجموعات الزواحف الرئيسة التي سادت الحياة على الأرض مدة 250 مليون سنة انقرضت الآن. الرتب الأربع الحية من الزواحف تشمل السلاحف، وتواتارا، والعظايا والأفاعي، والتماسيح.

الطيـور



يكمن نجاح الطيور في تطوير تركيب فريد في عالم الحيوان – أي الريش. يُعدّ الريش الذي تطور من حراشف الزواحف تكيفًا مثاليًّا للطيران، إذ يعمل كسطح انسيابي حامل خفيف الوزن يمكن استبداله بسهولة إذا ما تهتك (وليس كالأجنحة الجلدية للخفاش والزواحف المجنحة المنقرضة الذي يكون حساسًا).

تعد **الطيور** اليوم (طائفة الطيور **Aves**) الأكثر تنوعًا بين فقريات اليابسة، إذ تضم 28 رتبة، تحتوي ما مجموعه 166 عائلة، ونحو 8600 نوع (الجدول 35-4).

الريش والهيكل العظمي خفيف الوزن صفتان أساسيتان للطيور

تفتقر الطيور الحديثة إلى الأسنان، ولها ذيل أثري، ولكنها لا تزال تحتفظ بكثير من صفات الزواحف. فمثلًا تضع الطيور بيوضًا رهلية (أمنيوتية)، وإن حراشف الزواحف موجودة على الأقدام والأجزاء السفلى من أرجل الطيور.

هناك ميزتان رئيستان تميزان الطيور عن الزواحف الحية:

1. **الريش:** حراشف زواحف متحورة لتؤدي وظيفتين، هما: تقدم قوة رفع للطيران، وتحفظ الحرارة. ويجمع تركيب الريش بين المرونة القصوى والقوة وخفة الوزن (الشكل 35-25).

الشكل 35-25

ريشة. الجزء المكبر يبين الأفرع الثانوية والشعرات وكيف ترتبط مع بعضها عن طريق شعيرات وخطافات مجهرية.

يتطور الريش من نقر صغيرة في الجلد تدعى الجراب، وفي ريشة طيران نموذجية، ينبثق محور الريشة من الجراب، كما تنبثق أزواج من الرِّيَش (البنود) من جانبي المحور المتعاكسين. وعند النضج يكون لكل بند كثير من الأفرع تدعى شعرات، ولكل من هذه نتوءات تدعى شعيرات تكون مزودة بخطافات مجهرية. تربط الخطافات الشعرات ببعضها ما يعطي الريشة سطحًا متصلًا وقويًّا، لكنه مرن في شكله.

يمكن استبدال الريش كما هو حال الحراشف، والريش مميز للطيور دون غيرها من الحيوانات الحية، ولكن دليل الأحافير الحديث يقترح أن بعض الديناصورات كان لها ريش أيضًا.

2. **هيكل الطيران.** عظام الطيور رقيقة ومجوفة، وكثير منها ملتحمة، ما يجعل هيكل الطيور أكثر متانة من هيكل العضلات في أثناء الطيران. تأتي قوة الطيران النشط من عضلات صدر كبيرة تشكل 30% تقريبًا من كامل وزن الطائر. تمتد هذه العضلات من الجناح، وتتعلق بعظمة الصدر التي تضخمت كثيرًا، وحملت تركيبًا بارزًا يشبه الزورق تتعلق به العضلات. تتعلق عضلات الصدر كذلك بعظام الترقوة الملتحمة التي تشكل معًا ما يدعى عظمة الترقوة، ولا توجد فقريات حية لها عظام ترقوة ملتحمة، أو عظمة صدر كالزورق.

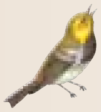
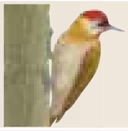
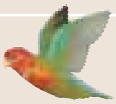
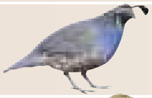
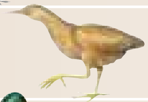
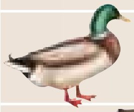
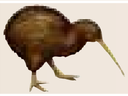
ظهرت الطيور منذ نحو 150 مليون سنة

وجدت أول متحجرة للطيور، وتدعى *Archaeopteryx* منذ 150 مليون سنة (الشكل 22-13؛ 35-26)، وذلك عام 1862 في مقلع للحجارة في بافاريا بألمانيا، حيث خُتم انطباع ريشها بوضوح في الصخور. يتشاطر هيكل أركيوبتركس كثيرًا من الصفات مع الديناصورات ذات الأقدام الصغيرة. كان حجم أركيوبتركس بحجم الغراب، ولها جمجمة ذات أسنان، والقليل من عظامها ملتحم مع بعضه، وقد جرى الاعتقاد أن عظامها كانت مصمتة، وليست مجوفة كعظام الطيور، وقد كان لها ذنب طويل يشبه أذناب الزواحف، ولم تكن عظمة الصدر متضخمة، كما في الطيور الحديثة، لتعليق عضلات الطيران. وأخيرًا، فإن تركيب هيكل الطرف الأمامي كان مطابقًا تقريبًا لمثيله في الديناصورات ذات الأقدام.

الشكل 35-26

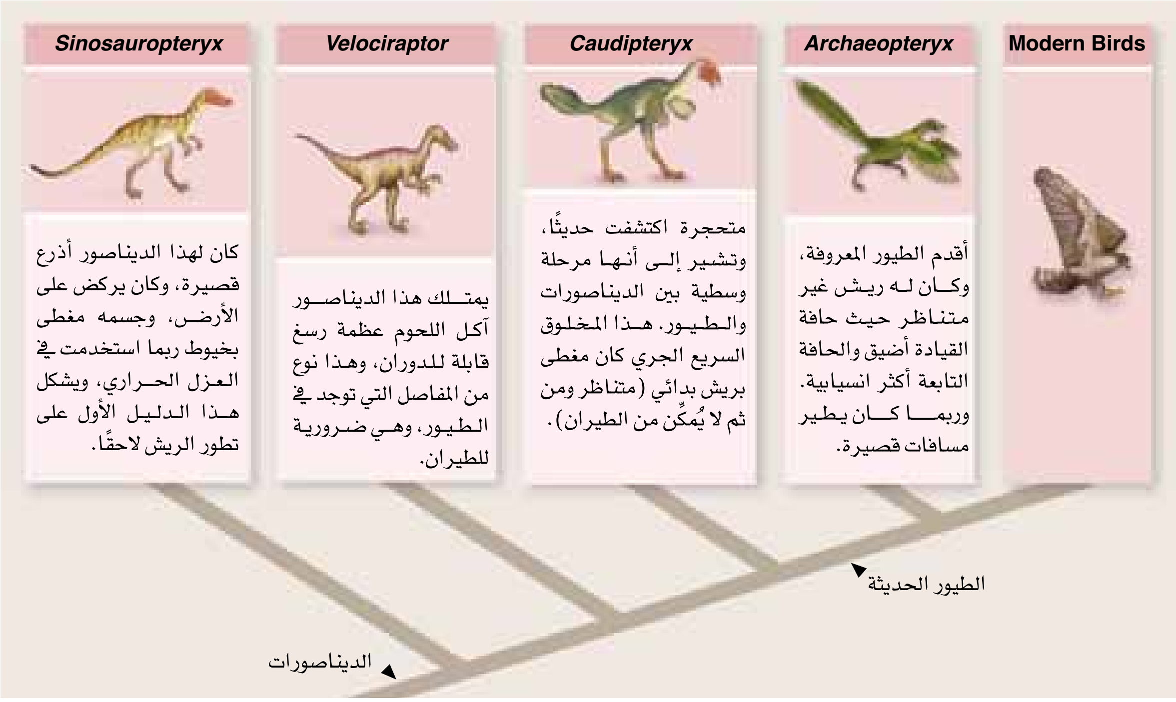
متحجرة أركيوبتركس *Archaeopteryx*. كانت متحجرة أركيوبتركس شديدة القرابة مع أسلافها من الديناصورات التي تمشي على قدمين، وكانت في حجم الغراب، وعاشت في غابات وسط أوروبا منذ 150 مليون سنة. لا يعرف اللون الحقيقي لريش هذه المتحجرات.

الجدول 35-4 رتب الطيور الرئيسة

الرتبة	أمثلة نموذجية	الصفات المميزة الأساسية	العدد التقريبي للأنواع الحية
Passeriformes	الغراب، الطائر المحاكي، أبو الحناء، الدوري، الزرزور، الهازجة 	الطيور المغردة. أعضاء صوت متطورة جدًا، أقدام جاثمة، تعتني بصغارها.	5276 (الأكبر بين الطيور 60% من الأنواع)
Apodiformes	الطائر الطنان، السّمامة.	سريعة الطيران. أرجل قصيرة، جسم صغير، ضربات أجنحة سريعة.	428
Piciformes	دليل المناحل، الطُّوقان، نقار الخشب 	نقار الخشب أو الطوقان. أقدام للقبض، منقار حاد كالإزميل يستطيع كسر الخشب.	383
Psittaciformes	الببغاء، الببغاء ذات العرف 	الببغاوات. منقار قوي كبير لكسر البذور، أعضاء صوت متطورة.	340
Charadriiformes	الأوَك، النورس، الزقزاق، الطيطوى، الخرشنة	طيور الشاطئ. أرجل طويلة رفيعة، منقار فاحص.	331
Columbiformes	الحمام، والحمام البري	الحمام. أقدام جاثمة، جسم مستدير قوي.	303
Falconiformes	النسر، الباز، الصقر	طيور نهارية مفترسة. آكلة لحوم، بصر حاد، منقار حاد مدبب لتمزيق اللحم، نشطة في أثناء النهار.	288
Galliformes	الدجاج، السلوى (السُّماني)، التَّدْرُج 	طيور الصيد. لها قدرة محدودة على الطيران، أجسامها مستديرة.	268
Gruiformes	الواق، الكُركي، الغراء، التفليق 	طيور المستنقعات. أرجل طويلة، أشكال جسم متنوعة، تقطن السبخات والمياه الضحلة.	209
Anseriformes	البط، الإوز، الإوز العراقي 	طيور الماء. أصابع ذات غشاء، منقار عريض ذو حواف للترشيح.	150
Strigiformes	بوم الحظائر، البوم الصيّاح	البوم. طيور ليلية مفترسة، منقار قوي، أقدام قوية.	146
Ciconiiformes	البلشون (مالك الحزين)، اللقلق، أبو منجل	طيور مخوضة. أرجل طويلة، أجسام كبيرة.	114
Procellariformes	القَطْرَس، طائر النوء	طيور بحرية. منقار يشبه الأنبوب، قادر على الطيران مدّة طويلة من الزمن.	104
Sphenisciformes	البطريق الإمبراطور، البطريق ذو العرف	البطاريق. بحرية، أجنحة متحورة للسباحة، عديم الطيران، يوجد في نصف الكرة الجنوبي فقط، غطاء سميك من الريش العازل.	18
Dinornithiformes	الكيوي 	الكيوي. عديم الطيران، صغير، مقصور على نيوزيلندا.	2
Struthioniformes	النعام	النعام. أرجل جري قوية. عديم الطيران، إصبعان فقط، كبير الحجم.	1

الشكل 35–27

المسار التطوري حتى الطيور. يُجمع العلماء جميعهم تقريبًا على قبول النظرية القائلة: إن الطيور تحدرت مباشرة من ديناصورات ذات أقدام.



ونظرًا لخصائص الديناصور الكثيرة التي امتلكتها أركيوبتركس، فقد صنفت هذه المتحجرات في البداية على أنها الزاحف *Compsognathus*، وهو ديناصور صغير من ذوات الأقدام، وله حجم مماثل تقريبًا، إلى أن تم اكتشاف الريش على المتحجرات. إن ما جعل من متحجرة أركيوترکس طائرًا متميزًا هو وجود الريش على أجنحتها وذيلها.

إن التشابه المذهل بين أركيوبتركس وكمبسوقناثس قاد معظم علماء الأحافير إلى الاستنتاج أن آركيوبتركس هي سليلة الديناصورات–وبالفعل تعد الطيور الحديثة هي ديناصورات ذات ريش. وبعض العلماء يتحدث مازحًا بالقول إنه: "يحشو الديناصور" من أجل عشاء العيد. وقد قاد الاكتشاف الحديث الذي تم في الصين، لمتحجرات الديناصورات ذات الريش إلى إسناد كبير لهذا الاستنتاج.

فالديناصور كوديبرتكس *Caudipteryx* حلقة وسطية واضحة بين أركيوبتركس والديناصورات، إذ إن له ريشًا كبيرًا على ذيله وأذرعه، ولكن له أيضًا كثير من صفات الديناصورات مثل *Velociraptor* (الشكل 35-27)، وحيث إن أذرع كوديبترکس كانت أقصر من أن تستخدم أجنحة، فإن الريش هنا لم يتطور من أجل الطيران، ولكن من أجل العزل، كما هو حال الفراء في الثدييات.

إن الطيران قدرة حققتها أنواع محددة من الديناصورات، عندما طورت أذرعًا أطول، وتسمى هذه الديناصورات الطيور. وعلى الرغم من قرابتها للديناصورات، فإن الطيور تبدي ثلاثة ابتكارات تطورية، هي: الريش، والعظام المجوفة، والآليات الفيزيولوجية المتمثلة في الرئات الفعالة جدًا التي سمحت بطيران قوي ومتواصل.

مع بداية الحقبة الطباشيرية، أي منذ ملايين عدة من السنين فقط بعد وجود أركيوبتركس، ظهرت تشكيلة متنوعة من الطيور لديها كثير من صفات الطيور الحديثة. فالمتحجرات التي اكتشفت خلال السنوات الأخيرة في منغوليا، وإسبانيا، والصين كشفت عن وجود تشكيلة واسعة من طيور ذات أسنان، وعظام مجوفة، وعظمة صدر لإدامة الطيران (الشكل 35-28). وكشفت متحجرات أخرى طيور غوص متخصصة جدًا، ولا تطير. إن الطيور المتنوعة في الحقبة الطباشيرية تقاسمت الفضاء مع الزواحف المجنحة مدة 70 مليون سنة.

الشكل 35–28

متحجرة للطيور من العصر الكربوني المبكر. كان للجنس *Confuciornis* ريش ذنب طويل. بعض النماذج المتحجرة لهذا النوع كانت تفتقر إلى ريش الذنب الطويل ما يشير إلى أن هذه الصفة كانت موجودة فقط في جنس واحد، كما هو الحال في بعض الطيور الحديثة.

إن سجل أحافير الطيور غير متكامل؛ لأن انطباع الريش لا يتحجر بشكل جيد، وأن عظام الطيور الحديثة مجوفة وهشة. ولهذا، فقد اشتقت العلاقات بين 166 عائلة تشكل الطيورالحديثة من دراسات التشريح، ودرجة تشابه DNA بين الطيور الحية.

الطيور الحديثة بالغة التنوع
ولكنها تشترك في صفات عدة مميزة

تُعدّ الطيور غير القادرة على الطيران، كالنعامة، أقدم الطيور الحية. وقد ظهرت الطيور المائية كالبط والإوز بعد ذلك في مطلع الحقبة الطباشيرية، وتبعتها مجموعات متنوعة من نقار الخشب، والببغاوات، والسمامة، والبوم. وتطورت في منتصف الحقبة الطباشيرية رتبة العصافير التي تشكل 60% من أنواع الطيور اليوم. وبشكل عام، هناك 28 رتبة من الطيور تضم أكبرها أكثر من 5000 نوع (الشكل 35-29).

يمكن للمرء معرفة الكثير من المعلومات عن بيئة الطائر وغذائه بتفحص منقاره وقدميه. فالطيور آكلة اللحوم مثلًا كالبوم لها مخالب معقوفة للإمساك بالفريسة، ومناقير حادة لتمزيقها إربًا. أما منقار البط فهو مسطح لإزاحة الطين، ومناقير الحسون قصيرة وسميكة لكسر البذور.

وقد مكنت تكيفات الطيور الكثيرة من الاستجابة لمتطلبات الطاقة الهائلة المطلوبة للطيران بما في ذلك تكيفات تنفسية ودورية أخرى تتعلق بتنظيم حرارة الجسم.

التنفس الفعال

تستهلك عضلات الطيران كميات كبيرة من الأكسجين في أثناء الطيران النشط، فقد كانت رئات الزواحف ذات مساحة سطحية داخلية محدودة، ولم تكن كافية تقريبًا لامتصاص الأكسجين المطلوب، ورئات الثدييات ذات مساحة سطحية أكبر. أما رئات الطيور فقد واجهت هذا التحدي بتصميم مختلف جذريًّا.

عندما يحدث الشهيق في الطائر، فإن الهواء يمر متجاوزًا الرئة إلى سلسلة من الأكياس الهوائية واقعة قرب العظام المجوفة للظهر وداخلها. من هناك، ينتقل الهواء إلى الرئات، ثم إلى مجموعة من أكياس الهواء الأمامية قبل أن يخرج بعملية الزفير. ولأن الهواء يعبر كامل المسافة خلال الرئة في اتجاه واحد، فإن تبادل الغازات يكون فعالًا جدًا. وسنصف التنفس في الطيور بتفصيل أكبر في الفصل الـ 49.

الدورة الدموية الفعالة

إن الأيض المتسارع المطلوب لتزويد الطاقة للطيران النشط يتطلب أيضًا دورة دموية فعالة، بحيث إن الأكسجين الذي حصلت عليه الرئة يمكن نقله بسرعة إلى عضلات الطيران. وفي قلب معظم الزواحف الحية، يختلط الدم الغني بالأكسجين من الرئة مع الدم الفقير بالأكسجين العائد من بقية الجسم؛ لأن الحاجز بين البطينين غير مكتمل. في الطيور، الحاجز الذي يقسم البطين إلى حجرتين مكتمل تمامًا، والدورتان الدمويتان لا تمتزجان، ولهذا فإن عضلات الطيران تحصل على دم محمل بالأكسجين (انظر الفصل الـ 49).

بالمقارنة مع الزواحف والفقريات الأخرى، للطيور نبض قلب متسارع، فقلب الطائر الطنان يضرب نحو 600 ضربة في الدقيقة، وطائر القُرقُف ينبض قلبه 1000 مرة في الدقيقة. وفي المقابل، فإن قلب النعامة مثلًا ينبض 70 مرة في الدقيقة فقط، وهو معدل نبض القلب في الإنسان نفسه.

توليد الحرارة داخليًا *Endothermy*

الطيور كالثدييات، حيوانات داخلية الحرارة. ويعتقد كثير من علماء الأحافير أن الديناصورات التي تطورت منها الطيور كانت داخلية الحرارة أيضًا. تحافظ الطيور على درجة حرارة أعلى بشكل واضح من معظم الثدييات، فهي تتراوح بين 40° - 42° س (درجة حرارة جسم الإنسان هي 37° س). ويُشكل الريش عازلًا ممتازًا؛ فهو يساعد على حفظ حرارة الجسم.

تسمح درجة الحرارة العالية التي تُحافظ عليها بتوليد الحرارة داخليًّا للأيض في عضلات الطيران بأن يسير بخطى سريعة ليزود ATP الضروري ليقود عملية انقباض العضلات.

للطيور أكبر تباين في الأنواع بين فقريات اليابسة. متحجرة أركيوبترِكس، وهي أقدم متحجرة للطيور تُبدي صفات مشتركة بين الطيور والديناصور ثيرابسدا. تتميز الطيور الحديثة بوجود الريش، ووجود الحراشف على الأرجل والأقدام، وهيكل عظمي رقيق ومجوف، وأكياس هواء مساعدة، وقلب ذي أربع حجرات. تضع الطيور بيوضًا رهلية، وهي داخلية درجة الحرارة.

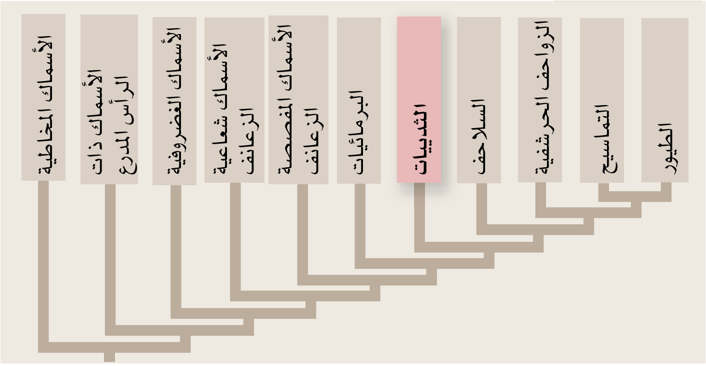
رتبة العصافير

أ. ب. ج. د.

الشكل 35-29

تنوع رتبة العصافير، وهي الرتبة الأكبر بين الطيور. أ. مهاجر الصيف، *Prianga rubra*؛ ب. الدَّرس النيلي *Passerina cyanea*؛ ج. القيق (أبو زريق) *Cyanositta stelleri*؛ د. المِمْراح *Dolichonyx oryzivorus*.

8-35 الثدييــات



هناك نحو 4500 نوع حي من **الثدييات** (طائفة **الثدييات** class **Mammalia**) وهو العدد الأقل من الأنواع في أي من الطوائف الخمس للفقريات. معظم الفقريات الضخمة التي تقطن اليابسة هي ثدييات. فعندما ننظر إلى السهوب الإفريقية مثلًا، فإننا نرى ثدييات كبيرة كالأسد والزرافة، والغزال، والوعل. لكن الثدييات النموذجية لا تكون بهذا الحجم عادة، فمن بين 4500 نوع هناك 3200 نوع من القوارض، والخفاش، والزَّبابة، والخلد.

للثدييات شعر وغدد لبنية وخصائص أخرى

تتميز الثدييات عن بقية طوائف الفقريات الأخرى بصفتين أساسيتين، هما: الشعر والغدد اللبنية، ولكن لديها أيضًا صفات عدة ملاحظة أخرى:

1. **الشعر**: الثدييات جميعها لها شعر، حتى تلك الحيوانات التي تبدو كأنها دون شعر كالحوت والدلفين، فإن لها شعيرات حسية على خطمها. إن تطور الفراء والقدرة على تنظيم درجة الحرارة مكنا الثدييات من غزو بيئات أبرد، لم تتمكن الزواحف خارجية الحرارة من أن تقطنها. الثدييات داخلية الحرارة تحافظ بشكل نموذجي على درجة حرارة جسم أعلى من درجة حرارة الوسط المحيط. فوجود طبقة كثيفة تحت الجلد في كثير من الثدييات يخفض كمية الحرارة المفقودة.

إحدى الوظائف الأخرى للشعر هي التمويه. فلون فراء الحيوان الثديي ونمطه يتماهى عادة مع الخلفية التي يعيش عليها الحيوان. ففأر صغير بني اللون لا يبدو واضحًا عمليًا على أرضية غابة مغطاة بأوراق الأشجار البنية، وإن التخطيط البرتقالي والأسود للنمر البنغالي يختفي مع اللون البرتقالي-البني للحشائش الطويلة، التي يصطاد بها النمر فريسته. يقوم الشعر كذلك بوظيفة حسية. فشوارب الهر أو الكلب صلبة شديدة الحساسية للمس. والحيوانات التي تنشط ليلًا، أو التي تعيش في الجحور، تعتمد غالبًا على هذه الشوارب؛ لتحديد موقع الفريسة، أو لتجنب الاصطدام بالعوائق. ويُستخدم الشعر أخيرًا بوصفه سلاحًا دفاعيًا، فالشّيْهم (النيص) والقنفذ يحميان نفسيهما عن طريق شعر صلب طويل حاد يدعى الأشواك.

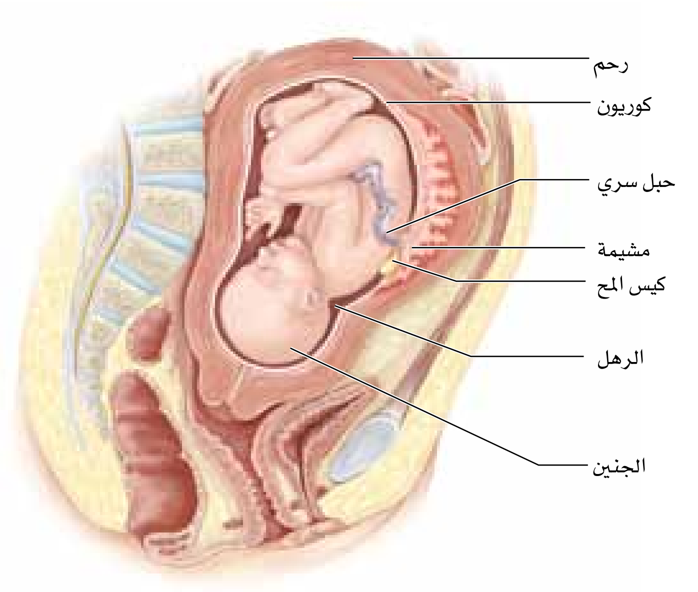
ولا يشبه شعر الثدييات ريش الطيور الذي تطور من حراشف الزواحف، فالشعر هنا هو شكل مختلف تمامًا من تراكيب الجلد. فشعرة الثدييات المفردة طويلة، وهي خيط غني بالبروتين يمتد من أساس منتفخ تحت الجلد يعرف بجراب الشعرة. والخيط مؤلف في الغالب من خلايا ميتة مملوءة ببروتين كيراتين الليفي.

2. **الغدد اللبنية (الأثداء)**: تمتلك كل إناث الثدييات غددًا لبنية تفرز الحليب. وتولد صغار الثدييات دون أسنان، فتمتص هذا الحليب بوصفه غذاءً أساسيًا لها. وحتى صغار الحيتان ترضع حليب أمهاتها. إنَّ الحليب غذاء غني جدًا بالطاقة (حليب الإنسان به 750 سعرًا كبيرًا في كل لتر)، وهو مهم ليسد احتياجات صغار الثدييات ذات النمو المتسارع من الطاقة العالية. ويأتي نحو 50% من الطاقة في الحليب من الدهون.

3. **داخلية الحرارة**: كما ذكرنا سابقًا، الثدييات داخلية الحرارة، وهو تكيف مهم سمح لها بأن تنشط في أي وقت من الليل أو النهار، وأن تقطن بيئات متطرفة تمتد من الصحراء وحتى حقول الجليد. كذلك، فالدورة الدموية الفعالة بفعل القلب ذي الحجرات الأربع والتنفس الفعال بفعل وجود الحجاب الحاجز (طبقة خاصة من العضلات تحت القفص الصدري تساعد على التنفس)، كل ذلك جعل معدل الأيض عاليًا، وهو ما يعتمد عليه تنظيم درجة الحرارة داخليًا.

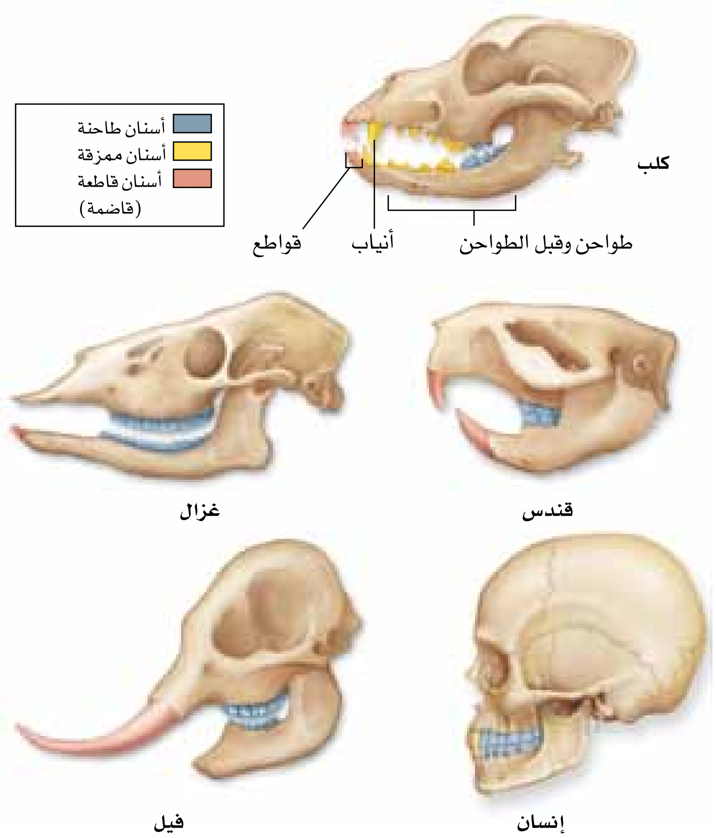
4. **المشيمة**: في معظم أنواع الثدييات، تحمل الأنثى الجنين قيد التكوين داخليًا في الرحم وتغذيه من خلال المشيمة، ثم تلده صغيرًا جدًا. **المشيمة Placenta** هي عضو متخصص بجلب تيار دم الجنين ليكون على مقربة من تيار دم الأم (الشكل 35-30). يمكن أن يمر الماء والغذاء والأكسجين عبر المشيمة من الأم إلى الجنين، كما تعبر الفضلات نحو دم الأم لتخرج خارجًا.

إضافة إلى هذه الصفات الرئيسة، طورت سلالات الثدييات تكيفات عدة أخرى في بعض المجموعات. وهذه تشمل الأسنان المتخصصة، وقدرة حيوانات الرعي على هضم النباتات، والحوافر، والقرون المكونة من الكيراتين، وتكيفات للطيران في الخفاش.



الشكل 35-30

المشيمة. تميز المشيمة المجموعة الأكبر من الثدييات، وهي الثدييات المشيمية. تطورت المشيمة من الأغشية في البيضة الرهلية، أما الحبل السري فقد تطور من الممبار. يشكل الكوريون، وهو الجزء الخارجي من البيضة الرهلية، معظم المشيمة نفسها. تقوم المشيمة بالوظيفة المتوقعة من الرئات والأمعاء والكلى في الجنين، وكل ذلك دون امتزاج دم كلّ من الأم والجنين.



الشكل 35–31

للثدييات أنواع مختلفة من الأسنان المتخصصة. آكلة اللحوم كالكلاب لها أنياب تمزق بها الغذاء؛ بعض الأسنان كالطواحن وقبل الطواحن في الكلاب أيضًا قادرة على التمزيق. آكلة الأعشاب كالغزال لها أسنان قواطع تعمل كالإزميل في قطع الحشائش، أما الطواحن فهي مصممة لطحن النباتات. في القندس تسود الأسنان القاطعة كالإزميل. في الفيل أصبحت القواطع أسلحة متخصصة، أما الطواحن فتقوم بطحن الحشائش. الإنسان مختلف (مختلط) التغذية ولديه الأنواع الثلاثة: للطحن والتمزيق والقضم.

الأسنان المتخصصة

للثدييات أنواع مختلفة من الأسنان التي تخصصت بشكل كبير لمواءمة عاداتها الغذائية المحددة (الشكل 35-31). ومن الممكن عادة تحديد نوع غذاء الحيوان الثديي بالنظر إلى أسنانه. فأنياب الكلب الطويلة مثلًا تناسب تمامًا عملية العض والإمساك بالفريسة، وإن أسنانه الطواحن وقبل الطواحن مثلثة وحادة لتمزيق قطع اللحم التي تشكل غذاءه.

في المقابل، فإن أسنان آكلات العشب الكبيرة كالغزال تفتقر إلى الأنياب، وبدلًا من ذلك يقضم الغزال ملء فمه من النباتات عن طريق قواطع عريضة كالإزميل موجودة في فكه الأسفل. وطواحن الغزال كبيرة ومغطاة بنتوءات لتطحن أنسجة النبات القاسية وتقطعها بفعالية.

هضم النبات

معظم الثدييات هي آكلات عشب، إذ غالبًا ما تتغذى على النباتات فقط. ويشكل السليلوز الجزء الأكبر من جسم النبات، وهو مصدر أساسي للغذاء في الثدييات العاشبة. ليس للثدييات أنزيمات تحطم الروابط بين جزيئات الجلوكوز في السليلوز. وتعتمد الثدييات آكلة العشب على شراكة تكافلية مع البكتيريا الموجودة في قنواتها الهضمية، التي تمتلك الأنزيمات المحطمة للسليلوز.

الثدييات؛ كالأبقار، والجاموس، والوعل، والماعز، والغزال، والزرافة لها كرش تخمير كبير ذو أربع حجرات مشتق من المريء والمعدة معًا. الحجرة الأولى، وهي الأكبر تحتوي كثافة عالية من البكتيريا المحللة للسليلوز، وتمر المادة النباتية التي يتناولها الحيوان إلى هذه الحجرة، حيث تهاجم البكتيريا السليلوز. ثم تهضم المواد بشكل أكثر في بقية الحجرات الثلاث.

القوارض، والخيول، والأرانب، والفيلة من ناحية أخرى، لها معدة صغيرة نسبيًّا وتهضم السليلوز بدلًا من ذلك كما يفعل النمل الأبيض، أي في أمعائها. فالبكتيريا التي تنجز هضم السليلوز هنا تعيش في كيس يدعى الأعور يتفرع من نهاية الأمعاء الدقيقة.

وحتى مع وجود كل هذه التكيفات المعقدة لهضم السليلوز، فإن ملء الفم من النباتات ليس مغذيًا كملء الفم باللحم، ولهذا فإن على العواشب التهام كميات كبيرة من النباتات لتحقق تغذية كافية. فالفيل يتناول 135-150 كجم من الغذاء النباتي كل يوم.

تطور الحوافر والقرون

يشكل الكراتين، وهو بروتين الشعر، تراكيب نباتية أخرى كالمخالب، والحوافر والأظافر. والحوافر هي وسادة من الكيراتين تستقر على أصابع الخيول، والأبقار، والأغنام، والوعول، وثدييات الجري الأخرى، والوسادة هنا تكون صلبة ومتقرنة، تحمي الأصابع، وتمتص الصدمات.

تتكون قرون الأبقار، والأغنام، والوعول من لب من العظم محاط بغمد من الكراتين. واللب العظمي متحد مع الجمجمة، ولهذا لا تنسلخ القرون.

قرون الغزال مصنوعة من العظم، وليس من الكيراتين، والغزال الذكر تنسلخ قرونه كل عام، وبينما هي تنمو في أثناء الصيف تغطى قرون الغزال بطبقة رقيقة مخملية من الجلد.

الثدييات الطائرة: الخفاش

الخفاش هو الحيوان الثديي الوحيد القادر على الطيران النشط (الشكل 35 – 32). جناح الخفاش هو أطراف أمامية متحورة، كأجنحة الطيور والزواحف المجنحة. وجناح الخفاش غشاء جلدي تمتد داخله عضلات فوق عظام أربعة أصابع. وتتصل حواف الغشاء بجوانب الجسم حتى الأرجل الخلفية. وعندما ترتاح الخفافيش، يفضل معظمها التعلق بصورة مقلوبة عن طريق مخالب الأصابع.

الشكل 35–32

الخفاش حذوة الحصان الأعظم *Rhinolophus ferrumequinum*. الخفافيش هي الثدييات الوحيدة القادرة على الطيران.

تشكل الخفافيش ثاني أكبر رتبة من الثدييات بعد القوارض. ولقد كانت ناجحة على وجه الخصوص؛ لأن أنواعًا عدة منها استطاعت استغلال مصدر للغذاء لم تتمكن معظم الطيور من استخدامه ألا وهو الحشرات الطائرة ليلًا.

كيف توجه الخفافيش طيرانها في أثناء الظلام؟ لقد بين عالم الأحياء الإيطالي سبالنزانو في أواخر القرن الثامن عشر أن الخفاش الأعمى لا يزال قادرًا على الملاحة دون الاصطدام بالعوائق، وهو كذلك قادر على اصطياد الحشرات. فمن الواضح إذن أن الخفاش يستخدم حاسة أخرى غير الرؤية للملاحة في أثناء الظلام. وعندما قام سبالنزانو بسد أذني الخفاش كان الأخير غير قادر على الملاحة الصحيحة، واصطدم بالعوائق، فاستنتج سبالنزانو أن الخفاش يستخدم السمع في أثناء الملاحة في الليل (الفصل الـ 45 يصف استخدام الخفاش رجع الصدى عند طيرانه في الظلام).

انشقت الثدييات منذ نحو 220 مليون سنة

لقد ظهرت الثدييات منذ وقت ظهور الديناصورات، أي منذ 220 مليون سنة. ولم تكن الثدييات الأولى آنذاك إلا مخلوقات صغيرة تشبه الزّبابة تعيش على الأشجار، وتتغذى على الحشرات، حيث شكلت مكونًا صغيرًا على اليابسة التي سرعان ما سادتها الديناصورات. وتشير الأحافير إلى أن الثدييات الأولى كان لها محاجر عيون كبيرة ما يشكل دليلًا على أنها ربما كانت نشطة في أثناء الليل. وقد كان للثدييات الأوائل كذلك عظمة فك سفلي واحدة. يبين سجل الأحافير كذلك حدوث تغير في الديناصورات ثيرابسدا (التي تعد أسلاف الثدييات) من فك سفلي شبيه بفك الزواحف – مكون من عظام عدة – إلى فك أقرب ما يكون إلى فك الثدييات، وقد هاجرت عظمتان من العظام المشكلة لمفصل فك ثيرابسدا لتدخلا الأذن الوسطى للثدييات، وتلتئمان مع عظمة ثالثة كانت موجودة هناك لتعطي معًا العظام الثلاثة التي تضخم الأصوات بصورة أفضل من أذن الزواحف.

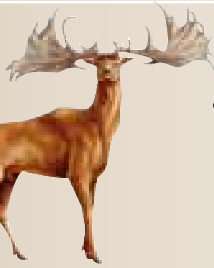
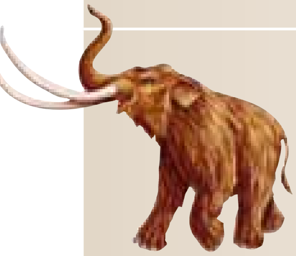
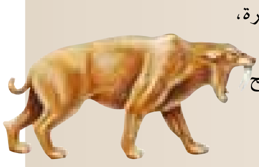
عصر الثدييات

عند نهاية الحقبة الطباشيرية، منذ 65 مليون سنة، انقرضت الديناصورات مع كثير من حيوانات اليابسة والبحار، لكن الثدييات استمرت في البقاء، ربما بسبب العزل الحراري الذي قدمه لها الفراء. وفي الحقبة الثلاثية (استمرت من 65-2 مليون سنة خلت) تنوعت الثدييات بسرعة، واحتلت كثيرًا من الأدوار البيئية التي كانت تحتلها الديناصورات.

وقد وصلت الثدييات أوج تنوعها قرب نهاية الحقبة الثلاثية، نحو 15 مليون سنة خلت. في ذلك الوقت، سادت ظروف استوائية معظم العالم. خلال الخمسة عشر مليون سنة الأخيرة، تغير مناخ العالم، وتناقصت المساحات التي كانت تغطيها الظروف الاستوائية ما سبب انخفاضًا في العدد الإجمالي لأنواع الثدييات (الجدول 35-5).

صُنِّفت الثدييات في ثلاث مجموعات، أكبرها الثدييات الجرابية

كانت الثدييات مجموعة صغيرة من حيوانات صغيرة آكلة للحشرات والأعشاب مدة 155 مليون سنة، في الوقت الذي كانت فيه الديناصورات تسود الأرض. أكثر الثدييات بدائية كان ينتمي لطائفة **الوحوش الأوائل Prototheria**. معظم هذه الوحوش الأوائل كانت صغيرة، وكانت تشبه الزّبابة الحديثة، وكانت جميعها تضع بيضًا، وكانت أسلافها الزواحف ملتحمة الوجه. إن المجموعة الوحيدة الباقية من الوحوش الأوائل هي وحيدة المسلك Monotremes.

الجدول 35-5	بعض مجموعات الثدييات المنقرضة	
المجموعة	**الوصف**	
دببة الكهوف	كانت كثير في العصور الجليدية، هذا الدب الضخم كان نباتيًّا بشكل رئيس، وكان ينام في أثناء الشتاء في مجموعات كبيرة.	
الأيل (الإلكة) الأيرلندي	ليس أيلًا ولا أيرلنديا كما يشير الاسم بل هو غزال. يعد *Megaloceros* أكبر غزال عاش على الأرض، إذ تمتد المسافة بين قرونه إلى 12 قدمًا. شوهد في رسومات بكهوف في فرنسا، وانقرض منذ نحو 2500 سنة.	
الماموث	على الرغم من وجود نوعين حيين من الفيلة اليوم، إلا أن عائلة الفيلة كانت أكثر تنوعًا خلال الحقبة الثلاثية. كثير منها كان متكيفًا جدًا للبرد كالماموث ذي الفرو الطويل الأشعث.	
الكسلان الأرضي العملاق	كان *Megatherium* عملاقًا طوله 20 قدمًا، ويزن ثلاثة أطنان، وكان بحجم الفيل الحديث.	
القطط مسيّفة الأسنان	تفتح فكوك هذه القطط الكبيرة، التي تصل إلى حجم الأسود، بزاوية مقدارها 120° لتسمح للحيوان بغرز زوج ضخم من الأسنان العلوية التي تشبه السيف في الفريسة.	

المجموعة الرئيسة الثانية من الثدييات هي تحت **طائفة الوحوش Theria** وهي حيوانات ولودة (تلد صغارًا حية). والمجموعتان الحيَّتان من هذه الوحوش هما الجرابيات أو الثدييات الجرابية، وتشمل (الكنجارو، والأبوسوم، والكوالا) والثدييات المشيمية (الكلاب، والقطط، والحصان، والإنسان، ومعظم الثدييات الأخرى).

وحيدة المسلك: ثدييات بيوضة

يشكل منقار البط *Ornithorhynchus anatinus* ونوعان آخران من آكلات النمل حيوانات وحيدة المسلك الحية المتبقية (الشكل 35-33 أ). ووحيدة المسلك هي الحيوانات الثديية الحية الوحيدة التي تضع بيضًا. تركيب الكتف والحوض لها يشبه كثيرًا الزواحف الأولى أكثر من أي ثدييات حية. كذلك، فلوحيدة المسلك، كما للزواحف، مجمَع، وفتحة وحيدة للتخلص من البراز والبول ونواتج التكاثر خارج الجسم.

الشكل 35–33

الثدييات الحديثة: أ. وحيدة المسلك. آكل النمل ذو الأنف القصير *Tachyglossus aculeatus* (اليسار) ومنقار البط *Ornithorhynchus anatinus* (اليمين)، **ب.** الجرابي، الكنجر الأحمر *Macropus rufus* (اليسار) والأبوسوم *Didelphis verginiana* (اليمين). **جـ.** الثدييات المشيمية، الأسد *Panthera leo* (اليسار) والدلفين *Tursiops truncatus* (اليمين).

وعلى الرغم من احتفاظها ببعض خصائص الزواحف، فإن وحيدة المسلك لها صفات ثديية تشخيصية: عظمة واحدة على كل جانب من الفك السفلي، وفراء، وغدد لبنية. وتشرب صغار وحيدة المسلك حليب أمهاتها بعد فقسها من البيوض. والإناث تفتقر إلى حلمة متطورة للثدي، وبدلًا من ذلك، فإن الحليب يتدفق على فراء الأم، ويقوم الصغير بلعقه عن طريق لسانه.

يوجد منقار البط في أستراليا، ويعيش معظم حياته في الماء، فهو سبّاح ماهر. ويستخدم منقاره بصورة مشابهة جدًا لما يفعله البط، إذ يغرسه في الطين ليستخرج ما به من ديدان أو حيوانات لينة أخرى. آكلات النمل الأسترالية *Tachyglossus aculeatus* (آكل النمل ذو الأنف القصير) وآكلات النمل من غينيا الجديدة *Zaglossus bruijni* (آكل النمل ذو الأنف الطويل) لهما مخالب حادة قوية تستخدم في الحفر وصنع الجحور. يتحرى آكل النمل عن طريق خطمه عن الحشرات خاصة النمل والنمل الأبيض.

الجرابيات: ثدييات ذات كيس

يكمن الفرق بين **الجرابيات Marsupials** (الشكل 35-33 ب) والثدييات الأخرى في نمط تكوينها الجنيني. ففي الجرابيات، تحاط البيضة المخصبة بأغشية الكوريون والرهل، ولكن تتشكل قشرة حولها، كما هو حال وحيدة المسلك. ويتغذى جنين الجرابيات معظم مدة تكوينه الجنيني على كمية المح الكبيرة الموجودة في البيضة. وتتشكل قبل الولادة بوقت قصير من غشاء الكوريون مشيمة لا تعمر طويلًا. بعد ذلك- فورًا- يلد جنين الجرابيات، أحيانًا في مدة ثمانية أيام من الإخصاب. يخرج الجنين صغيرًا ودون شعر، ويزحف نحو جراب أمه، حيث يلتصق بحلمة الغدة اللبنية، ويستمر في تطوره الجنيني.

تطورت الثدييات الجرابية قبل الثدييات المشيمية بوقت قصير منذ نحو 125 مليون سنة. تعيش معظم الجرابيات في الوقت الحاضر في أستراليا وأمريكا الجنوبية، وهي مناطق عانت فترات طويلة من الانعزال الجغرافي. وتنوعت الجرابيات كثيرًا في أستراليا وغينيا الجديدة لتحتل أدوارًا بيئية تملؤها الثدييات المشيمية في أماكن أخرى من العالم (انظر الشكل 22 - 20). أما الثدييات المشيمية في أستراليا وغينيا الجديدة فقد وصلت هناك حديثًا نسبيًّا وفي بعض الحالات أدخلها الإنسان. ويشكل أبوسوم فرجينيا *Didelphis virginiana* الجرابي الوحيد الموجود في أمريكا الشمالية، حيث هاجر إليها عن طريق أمريكا الوسطى خلال الثلاثة ملايين سنة الأخيرة.

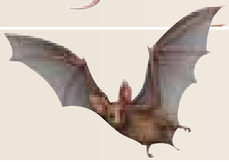
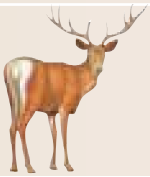
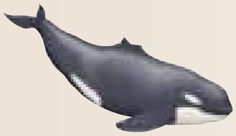
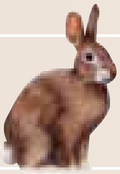
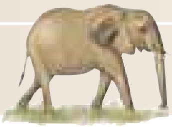
الثدييات المشيمية: *Placental mammals*

تتشكل المشيمة التي يتغذى عن طريقها الجنين خلال تكوينه الجنيني كاملًا في الرحم في الثدييات المشيمية (الشكل 35-33 ج). تقع معظم أنواع الثدييات التي تعيش اليوم، بما في ذلك الإنسان، ضمن هذه المجموعة. فمن بين 19 رتبة من الثدييات الحية، 17 منها هي ثدييات مشيمية (على الرغم من أن بعض العلماء يضعون الجرابيات في أربع رتب لا رتبة واحدة). ويبين الجدول 35 – 6 (صفحة 708) بعضًا من هذه الرتب. إنها مجموعة بالغة التنوع، وتتراوح في الحجم من 1.5 جم للزّبابة القزم وحتى الحيتان التي تزن 100,000 كجم.

تتشكل المشيمة في أثناء مراحل التكوين الجنيني المبكرة. الأوعية الدموية للأم وللجنين غزيرة في المشيمة، والمواد يمكن تبادلها بفعالية كبيرة بين تيار الدم للأم وللنسل (انظر الشكل 35 - 30). تتكون مشيمة الجنين من أغشية الممبار والكوريون. في الثدييات المشيمية يحتاج الصغير إلى مدة معقولة من التطور قبل ولادته، وهذا خلاف الحال في الجرابيات.

لم تكن الثدييات مجموعة رئيسة إلا بعد اختفاء الديناصورات. الثدييات هي الحيوانات الوحيدة التي لها شعر وغدد لبنية. تشمل التخصصات الأخرى في الثدييات تكوّن المشيمة والأسنان المصممة لتناسب نوع الغذاء والأجهزة الحسية المتخصصة. يمكن تمييز ثلاث مجموعات من الثدييات في الوقت الحاضر، هي: وحيدة المسلك، والجرابيات، والثدييات المشيمية.

الجدول 6-35 رتب الثدييات المشيمية الرئيسة

الرتبة	أمثلة نموذجية	الصفات الأساسية	العدد التقريبي للأنواع الحية
القوارض	القُندس، الفأر، الشّيْهم، الجرذ	صغيرة وآكلة للنباتات. أسنان قواطع كالإزميل.	1814
مجنحة الأيدي (الخفاشيات)	الخفاش 	ثدييات طائرة. آكلة للفواكه والحشرات بشكل رئيس، أصابع طويلة، أجنحة غشائية رقيقة، ليلية غالبًا، توجه طيرانها برجع الصدى.	986
آكلة الحشرات	الخُلد، الزّبابة	ثدييات صغيرة حافرة. آكلة للحشرات، أكثر الثدييات المشيمية بدائية، تقضي معظم وقتها تحت سطح الأرض.	390
آكلة اللحوم	الدب، القط، الراكون، ابن عرس، الكلب	مفترسات آكلة اللحوم. الأسنان متكيفة لتمزيق اللحم، ليس لها عائلات متوطنة في أستراليا.	274
الرئيسيات	القردة، الإنسان، السعادين، الليمور	قاطنات الأشجار. حجم الدماغ كبير، رؤية بصرية موجودة للعينين، إبهام مقابل للأصابع، مجموعة تطورت من خط تفرع مبكرًا من ثدييات أخرى.	233
زوجية الحافر	الأبقار، الغزال، الزراف، الخنازير 	حيوانات ذات حافر بإصبعين أو أربع. معظم الأنواع عاشبات مجترة.	211
الحوتيات	الدلفين، خنزير البحر، الحوت 	ثدييات بحرية تمامًا. جسم انسيابي، أطراف أمامية متحورة إلى زعانف، لا توجد أطراف خلفية، فتحات لنفخ الهواء على قمة الرأس، لا يوجد شعر إلا على الخطم.	79
الأرنبيات	الأرنب، الأرنب البري، البِيكة 	قافزات تشبه القوارض. أربع قواطع عليا (بدلًا من اثنتين في القوارض)، أرجل خلفية أطول من الأمامية وهو تكيفٌ للقفز.	69
المدرّعات	آكل النمل، الأرماديللو، الكسلان	عديمة الأسنان آكلة للحشرات. كثير منها عديم الأسنان، ولكن بعضها لديه أسنان مدببة مضمحلة.	30
مفردة الحافر	الحصان، الكركدن (وحيد القرن)، التابير	ثدييات ذات حوافر بأصابع مفردة العدد. آكلات أعشاب متكيفة للقضم.	17
ذوات الخرطوم	الفيلة 	آكلات أعشاب ذات خرطوم طويل. القاطعان العلويان متطاولان كالأنياب، أكبر حيوانات اليابسة الحية.	2

9-35 تطور الرئيسيات

الرئيسيات Primates هي مجموعة الثدييات التي نشأ منها النوع الإنساني. طورت الرئيسيات صفتين مميزتين سمحتا للمجموعة أن تنجح بوصفها حيوانات آكلة للحشرات قاطنة للأشجار.

1. **أصابع يد وأصابع قدم قابضة**: تختلف الرئيسيات عن السنجاب والزّبابة، وكلاهما ذات أقدام بمخالب، في أن الرئيسيات لها أيدٍ وأقدام تمكنها من القبض والتعلق بالأغصان وإمساك الغذاء، واستخدام الأدوات في بعض الرئيسيات. الإصبع الأول (أو الإبهام) في معظم الرئيسيات يقابل بقية الأصابع، وبعض الأصابع على الأقل، إن لم يكن جميعها، توجد لها أظافر.
2. **الرؤية الثنائية بالعينين Binocular vision**: تختلف الرئيسيات عن الزبابة والسنجاب اللذين يوجد لكل منهما عين على كل جانب من الرأس، في أن عيني الرئيسيات تحركتا في اتجاه الأمام إلى مقدمة الوجه. هذا الأمر ينتج رؤية متداخلة من كلتا العينين ما يسمح للحيوان بتقدير مسافة الأشياء التي يراها بدقة، وهو أمر ضروري لحيوان يتحرك خلال الأشجار، ويحاول الإمساك بالغذاء.

هناك ثدييات أخرى ذات رؤية ثنائية، مثلًا المفترسات آكلة اللحوم، ولكن الرئيسيات وحدها لها صفتا الرؤية الثنائية واليد القابضة، ما يجعل منها مجموعة متكيفة بشكل جيد لبيئة الغابات.

السلالات شبيهة الإنسان قادت إلى الإنسان الأول

منذ نحو 40 مليون سنة، انقسمت الرئيسيات الأولى إلى مجموعتين: قبل القردة وشبيهة الإنسان. تشبه قبل **القردة Prosimians** تزاوجًا بين السنجاب والقطط، وقد كانت شائعة في أمريكا الشمالية وأوروبا وآسيا وإفريقيا. يعيش قليل من قبل القردة اليوم–الليمور واللّوْرس (الليمور الهندي) والتَّرْسير (الشكل 35-34). إضافة إلى الأصابع القابضة والرؤية الموحدة بالعينين، تمتلك قبل القردة عيونًا واسعة، وحدة إبصار كبيرة. معظم قبل القردة ليلية المعيشة، وهي تتغذى على الفواكه، والأوراق، والأزهار. إن كثيرًا من أنواع الليمور له ذنب طويل للتوازن.

شبيهة الإنسان *Anthropoids*

تضم شبيهة الإنسان القردة، والسعادين، والإنسان، وهي غالبًا نشطة في أثناء النهار، وتتغذى بشكل رئيس على الفواكه والأوراق. وقد صاحب الانتخاب الطبيعي تغيرات عدة في تصميم العينين، بما في ذلك رؤية الألوان التي تعد تكيفًا للتغذية النهارية. ويسيطر دماغ كبير الحجم على الحواس المتطورة، ويشكل صندوق الدماغ جزءًا كبيرًا من الرأس.

الشكل 35-34

قبل القردة. التَّرْسير *Tarsius* هو من مجموعة قبل القردة، ويعيش في آسيا الاستوائية، ويظهر الصفات المميزة للرئيسيات: أصابع قابضة، ورؤية ثنائية بالعينين.

تعيش شبيهة الإنسان، مثلها مثل مجموعة قبل القردة القليلة ذات التغذية النهارية، في مجموعات وتبدي تفاعلًا اجتماعيًّا معقدًا. وهي تميل إلى العناية بصغارها مددًا طويلة، ما يسمح بمدة طفولة طويلة مهمة لتطور الدماغ وللتعلم.

منذ 30 مليون سنة تقريبًا، هاجرت بعض شبيهة الإنسان إلى أمريكا الجنوبية، ويمكن التعرف بسهولة إلى ما تناسل منها من مخلوقات سميت سعادين العالم الجديد (الشكل 35-35أ): هذه الحيوانات جميعها تعيش على الأشجار، ولها أنوف مسطحة واسعة، ولكثير منها ذنب طويل يستخدم في الإمساك بالأشياء.

أما شبيهة الإنسان التي بقيت في إفريقيا، فقد أعطت سلالتين: سعادين العالم القديم (الشكل 35-35ب) والإنسانيات (القردة والإنسان الشكل 35-35ج). تشمل سعادين العالم القديم أنواعًا شجرية وأخرى تقطن الأرض، وليس لأي منها ذنب معدٌّ للإمساك، وفتحتا المنخر لها متقاربتان من بعضهما، وأنوفهما تتجه نحو الأسفل، وبعضها لها مخدة من جلد متصلب على الكفل للجلوس الطويل.

الإنسانيات Hominoids

تشمل الإنسانيات القردة **وعائلة الإنسان Hominids** التي تضم الإنسان المعاصر وأسلافه المباشرة. تتألف القردة الحية من الغابون (الجنس *Hylobates*)، وإنسان الغاب *Pongo Pan*، والشمبانزي *Pan*، والغوريلا *Gorilla*. تمتلك القردة أدمغة أكبر من السعادين، وهي تفتقر إلى الذنب. والقردة الحية جميعها، باستثناء الغابون، أكبر حجمًا من السعادين. تُبدي القردة سلوكًا تكيفيًّا هو الأكبر بين الثدييات باستثناء الإنسان. وقد كانت القردة شائعة الانتشار في إفريقيا وآسيا، ولكنها نادرة اليوم، وهي تعيش في مناطق صغيرة نسبيًّا. ولا توجد القردة في أمريكا الشمالية أو الجنوبية.

أ. ب. ج.

الشكل 35-35

شبيهة الإنسان.

أ. سعادين العالم الجديد، السعدان السنجاب *Saimiri oerstedii*.

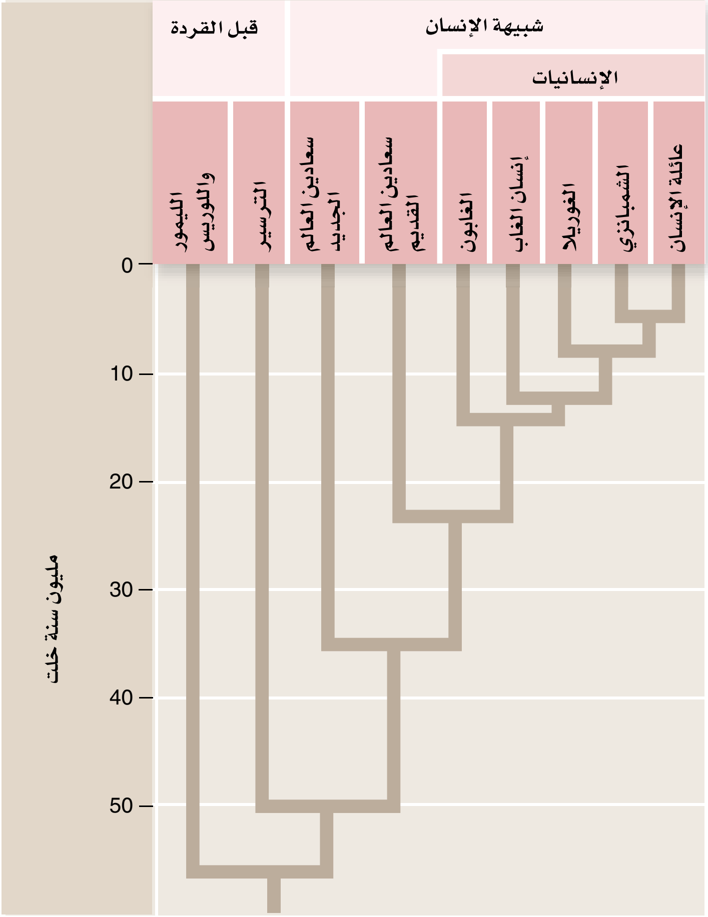
ب. سعادين العالم القديم، الميمون *Mandrillus sphinx*.

جـ. الإنسانيات، الغوريلا *Gorilla gorilla* (اليسار) والإنسان *Homo sapiens* (اليمين).

قدمت لنا دراسات DNA الكثير من المعلومات عن تطور القردة الحية. فالقردة الآسيوية تطورت أولًا، حيث انشقت سلالة القردة معطية الغابون منذ ما يقارب 15 مليون سنة، في حين انشق إنسان الغاب منذ نحو 10 ملايين سنة (الشكل 35-36) ولم يكن أي من السلالتين ذا قرابة وثيقة بالإنسان.

أما القردة الإفريقية فقد تطورت حديثًا، أي منذ 6 إلى 10 ملايين سنة خلت. هذه القردة هي أكثر الأقارب الحية صلة بالإنسان. ومجموعة "القردة" التصنيفية مجموعة متوازية الأصول، فبعض القردة هي أكثر قرابة لعائلة الإنسان مما هي للقردة الأخرى. ولهذا، فإن بعض علماء التصنيف يرون ضرورة وضع الإنسان والقردة الإفريقية في العائلة الحيوانية نفسها، التي تدعى عائلة الإنسان Hominidae.

تشير أحافير عائلة الإنسان المبكر (الإنسان وأسلافه المباشرة) التي سنصفها في جزء لاحق، إلى أن السلف المشترك لعائلة الإنسان كان أكثر شبهًا بالشمبانزي منه بالغوريلا. ويقدر العلماء، اعتمادًا على الفروق الوراثية، أن الغوريلا انشقت عن الخط المؤدي إلى الشمبانزي والإنسان منذ قرابة 8 ملايين سنة.



الشكل 35-36

الشجرة التطورية للرئيسيات. انشقت قبل القردة مبكرًا في أثناء تطور الرئيسيات، في حين انشقت عائلة الإنسان حديثًا جدًا. تشكل القردة مجموعة متوازية الأصول؛ لأن بعض القردة أوثق قرابة ببعض الأنواع من غير القردة (عائلة الإنسان) منها بالقردة الأخرى.

بعد مدة وجيزة من انشقاق الغوريلا، انشق السلف المشترك لعائلة الإنسان عن خط الشمبانزي ليبدأ رحلة تطورية تقود إلى الإنسان. وحيث إن هذا الانشقاق تم حديثًا جدًا، فإنه لم يتوافر وقت كافٍ لتراكم فروق وراثية بين الإنسان والشمبانزي. فعلى سبيل المثال، يختلف جزيء هيموجلوبين الإنسان عن نظيره في الشمبانزي في حمض أميني واحد فقط. وبشكل عام، فإن الإنسان والشمبانزي يظهران مستوى من التشابه الوراثي لا يوجد عادة إلا بين أنواع وثيقة القرابة، وتنتمي إلى الجنس نفسه.

مقارنة القرود مع عائلة الإنسان

يعتقد أن السلف المشترك للقردة ولعائلة الإنسان كان مخلوقًا متسلقًا شجريًا. وقد عكس معظم التطور اللاحق للإنسانيات مقاربات مختلفة لأمر الحركة والانتقال. فعائلة الإنسان أصبحت ثنائية الأرجل، وكانت تمشي قائمة، في حين طورت القردة السير على البراجم (مفردها بُرْجُمة، وهي مفاصل الأصابع في اليد والرجل)، ملقية ثقل جسمها على السطح الظهري لأصابعها (في المقابل، كانت السعادين تسير باستعمال راحة اليدين).

وابتعد الإنسان عن القردة في نواحٍ عدة من التشريح المتعلق بالانتقال المعتمد على رِجْلين. فنظرًا لأن الإنسان يمشي على رِجْلين، فإن العمود الفقري أكثر تقوسًا منه للقردة، والحبل الشوكي للإنسان يخرج من أسفل الجمجمة لا من مؤخرتها. والحوض في الإنسان أصبح أعرض، وله شكل زبدية أو سلطانية، والعظام تنحني نحو الأمام؛ لكي تركز وزن الجسم فوق الأرجل. إضافة إلى الاختلافات في نسب الورك والركبة والقدم.

ولأن الإنسان يمشي على رِجْلين، فإنه يحمل معظم وزن الجسم على الأطراف السفلى التي يبلغ وزنها 32 - 38% من وزن الجسم، وهي أطول من الأطراف العليا. في الإنسان، لا تحمل الأطراف العليا وزن الجسم، بل تشكل 7-9% من وزنه فقط. تمشي القردة الإفريقية على أربع أرجل، حيث تحمل الأطراف العليا والسفلى وزن الجسم؛ فالغوريلا أطرافها العليا أطول، وتشكل 14 - 16% من وزن الجسم، أما الأطراف السفلى الأقصر قليلًا، فتشكل نحو 18% من الوزن.

القردة الجنوبية كانت من أوائل الإنسانيات

أصبح مُناخ العالم أكثر برودة منذ 5-10 ملايين سنة، وتلاشت الغابات الإفريقية الكبرى لتحل مكانها بشكل كبير مناطق السفانا ومناطق الأشجار المفتوحة. واستجابة لهذه التغيرات، تطور نوع جديد من الإنسانيات، كان يمشي على رِجْلين. صنفت هذه الإنسانيات على أنها عائلة الإنسان، أي الخط التطوري الذي أنتج الإنسان.

تضم المجموعات الرئيسية لعائلة الإنسان 3 - 7 أنواع تنتمي إلى الجنس *Homo* (اعتمادًا على كيفية احتسابها)، وسبعة أنواع من القرود الجنوبية *Astralopithecus* الأقدم وذات الدماغ الأصغر، وسلالات عدة أقدم من ذلك. وفي كل حالة، وحيثما وجدت الأحافير التي تسمح بالتحليل، فإن عائلة الإنسان ذات رِجْلين، وهي سمة مميزة لتطور هذه العائلة.

في السنوات الأخيرة وجد العلماء سلسلة مدهشة من أحافير عائلة الإنسان المبكرة التي تمتد إلى الوراء 6-7 ملايين سنة، وحيث كانت هذه الأحافير تحتوي مزيجًا من الصفات البدائية والحديثة، فإنها سببت اضطرابًا كبيرًا في دراسة عائلة الإنسان الأولى. وعلى الرغم من أن إدخال هذه الأحافير ضمن عائلة الإنسان يبدو مبررًا، إلا أن عددًا قليلًا فقط من النماذج كان قد اكتشف، وهي لا تقدم معلومات تكفي لتحديد علاقاتها بالقردة الجنوبية وبالإنسان بدرجة من اليقين. ولهذا، فإن البحث لا يزال جاريًا عن المزيد من متحجرات عائلة الإنسان الأولى.

القردة الجنوبية الأولى *Early Australopithecines*
تعتمد معرفتنا للقردة الجنوبية على مئات الأحافير التي وجدت جميعها في جنوب إفريقيا وشرقها (باستثناء واحدة عثر عليها في تشاد بغرب إفريقيا). يعتقد أن القردة الجنوبية كانت قد عاشت فوق منطقة واسعة في إفريقيا، ولكن الصخور ذات العمر المناسب التي قد تحتوي هذه المتحجرات لم يتم الكشف عنها في المناطق الأخرى. ويبدو أن تطور عائلة الإنسان قد بدأ بإشعاع أولي لأنواع عدة. فالأنواع السبعة التي تم تشخيصها حتى الآن تشكل دليلًا قويًّا على أن القردة الجنوبية كانت مجموعة متنوعة.

كانت عائلة الإنسان الأولى تضم أفرادًا وزن كل منها نحو 18كجم وطوله قرابة متر واحد، أما نظام أسنانها فقد كان إنسانيًّا متميزًا، ولكن أدمغتها لم تكن لتتجاوز أدمغة القرود، أي ما يقارب 500 سم أو أقل. أما دماغ الجنس *Homo* للمقارنة فهو عادة أكبر من 600 سم، ودماغ الإنسان الحديث *Homo sapiens* فهو في المعدل 1350سم.

يُشير تركيب متحجرات القردة الجنوبية إلى أنها كانت تمشي قائمة. ويشمل الدليل على المشي على رِجْلين وجود 69 بصمة رِجل (آثار الخطوات) في منطقة ليتولي بشرق إفريقيا. فقد عثر على خطوات تشير إلى مسير شخصين: أحدهما أكبر من الآخر، جنبًا إلى جنب وبصورة قائمة لمسافة 27 مترًا، وكانت آثار خطواتهما محفوظة في طبقة من الرماد البركاني عمرها 3.7 ملايين سنة. ومن المهم ملاحظة أن الأصبع الأكبر لم يكن يميل جانبًا كما في السعادين أو القردة، ما يشير إلى أن هذه الخطوات كانت لعائلة الإنسان دون شك.

السير على رِجْلين *Bipedalism*
تُؤرخ ظاهرة السير على رِجْلين لبداية ظهور عائلة الإنسان. ويبدو أن هذه الظاهرة تطورت عندما غادرت القردة الجنوبية الغابات الكثيفة، واتجهت نحو أراضي الحشائش ومناطق الأشجار المفتوحة.

خضعت فكرة أيهما تطور أولًا: السير على رِجْلين أم الدماغ الأكبر حجمًا، للكثير من الجدل لبعض الوقت. إحدى مدارس التفكير تفترض أن أدمغة عائلة الإنسان تضخمت أولًا، ثم أصبحت عائلة الإنسان تسير على قدمين. مدرسة أخرى ترى أن السير على قدمين كان متطلبًا سابقًا للأدمغة الكبرى، وحجتها في ذلك أن السير على قدمين حرر الأطراف الأمامية لصنع الأدوات واستخدامها ما قاد إلى تطور أدمغة كبرى. وقد حسمت الأحافير المستخرجة من الأرض في إفريقيا هذا الجدل، إذ تبين أن السير على قدمين يعود إلى 4 ملايين سنة خلت، حيث؛ مفصل الركبة، والحوض، وعظام الرجل كلها تظهر الصفات المميزة للوضع القائم. أما توسع الدماغ بشكل ملحوظ، من ناحية أخرى، فإنه لم يظهر إلا منذ نحو مليوني سنة. ففي تطور عائلة الإنسان كان واضحًا أن المسير بوضع قائم سبق ظهور دماغ كبير الحجم.

أما سبب تطور المسير على قدمين في عائلة الإنسان فقد بقي موضوعًا خاضعًا للجدل. فالأدوات لم تظهر إلا منذ 2.5 مليون سنة، ولهذا فصناعة الأدوات لم تكن سببًا محتملًا. إحدى الأفكار البديلة تقترح أن السير قائمًا هو أسرع، ويحتاج طاقة أقل من السير على أربع، وأن الوضع القائم يسمح لعائلة الإنسان بالتقاط الثمار من الأشجار، وأن ترى من فوق الحشائش الطويلة، كذلك يقلل الوضع القائم مساحة سطح الجسم المعرضة لأشعة الشمس، ويسمح للغوص في الماء لعائلة الإنسان شبه المائية. ويحرر الوضع القائم الأطراف الأمامية للذكور لجلب الطعام للإناث، ويشجع على إنشاء علاقات بين الأزواج. هذه الاقتراحات جميعها لها مؤيدوها، ولكن أيًّا منها لم يُقبل عالميًّا، وهكذا يبقى أصل المسير على قدمين، وهو الحدث الأساسي في تطور عائلة الإنسان لغزًا.

تضم الرئيسيات قبل القرود وشبيهة الإنسان. تشكل القرود، والسعادين، وعائلة الإنسان مجموعة واحدة هي شبيهة الإنسان. تطور المسير على قدمين - والسير قائمًا - يؤرخ لبداية تطور عائلة الإنسان، على الرغم من أن أحدًا لا يعرف بشكل قاطع سبب تطور المسير على قدمين. إن جذور شجرة تطور عائلة الإنسان معروفة فقط بصورة غير كاملة، ولكن يبدو أنها بدأت من القردة الجنوبية.

ظهر الجنس *Homo* منذ نحو مليوني سنة

الإنسان الأول (الجنس *Homo*) تطور من أسلافه من القرود الجنوبية منذ نحو مليوني سنة. لم يتم تشخيص السلف بدقة متناهية، ولكن يعتقد بشكل شائع أنه *Austrlopithecus afarensis*. تم الكشف في خلال الثلاثين عامًا الأخيرة عن عدد من الأحافير المهمة للجنس المبكر. وقد أدى هذا إلى تغذية الاكتشافات الحقلية بمزيد من الطاقة، ما مكن من اكتشافات جديدة تعلن بشكل مستمر، ففي كل عام تصبح قاعدة شجرة تطور الإنسان أكثر وضوحًا. والسرد التاريخي المقبل يشكل مثالًا جيدًا على الأعمال العلمية التي هي قيد الإنجاز، وإن كنا نعتقد أن هذا السرد سوف يتغير مستقبلًا بفعل الاكتشافات المستقبلية.

الإنسان الأول *Homo habilis*
في مطلع الستينيات من القرن الماضي، وجدت أدوات حجرية مبعثرة بين عظام آدمية بالقرب من الموقع الذي استخرج منه *Australopithecus boisei*. وعلى الرغم من أن المتحجرات كانت مهشمة لدرجة كبيرة، فإن عملية إعادة وضع القطع المتعددة مع بعضها أشارت إلى أن حجم الدماغ كان نحو 680 سم، وهو أضخم من دماغ القرود الجنوبية الذي يتراوح بين 400-550سم. ونظرًا لارتباطه بالأدوات الحجرية فقد سُمي هذا الإنسان الأول *Homo habilis*، الذي يعني "الإنسان الماهر"، وقد أشارت الهياكل العظمية الجزئية المكتشفة عام 1986 إلى أن *Homo habilis* كان صغير القامة، وكانت ذراعاه أطول من رجليه، وهيكله يشبه كثيرًا هيكل *Australopithecus* (القرود الجنوبية). وبسبب شبهه العام بهذه القرود الجنوبية، فإن عددًا من الباحثين تشككوا في أن هذا هو متحجر الإنسان.

كم كان الإنسان الأول *Homo* متنوعًا؟
لم يتم العثور إلا على عدد قليل من أحافير الجنس *Homo*، ولهذا نشأ جدل كبير حول ضرورة جمعها معًا في نوع واحد هو الإنسان الماهر *H.habilis* أو تشعيبها إلى ثلاثة أنواع: *H. rudolfensis*، *H. habilis*، *H. ergaster* وإذا تم قبول هذا التشعيب، فإن الرأي الذي يقبله عدد متزايد من العلماء هو أن الجنس *Homo* عايش إشعاعًا تكيفيًّا، وكان النوع. *H rudolfensis* هو النوع الأكثر قدمًا، ويعقبه *H. habilis* ثم *H. ergaster* وبسبب هيكله الحديث، فقد أعتقد أن *H. ergaster* (الشكل 35-38) هو السلف الأكثر احتمالًا لأنواع الإنسان المقبلة.

الخروج من إفريقيا: الإنسان القائم *Homo erectus*
إن الصورة التي لدينا عما كان عليه الإنسان من الجنس *Homo* تنقصها التفاصيل؛ لأنها تعتمد على عدد قليل من العينات. ولكن لدينا معلومات أكثر عن النوع الذي حل محله، وهو الإنسان القائم *H. erectus*.

الإنسان القائم كان أكبر حجمًا بكثير من الإنسان الماهر *H. habilis*، فقد كان طوله نحو 1.5 متر، وكان له دماغ أكبر، 1000سم تقريبًا، وقد كان يمشي قائمًا. كان لجمجمته حواف بارزة عند الحواجب، وكان له فك مستدير كالإنسان الحديث. والأكثر إثارة من كل ذلك أن شكل الجمجمة من الداخل يشير إلى أن الإنسان القائم كان قادرًا على الكلام. ولأن الإنسان القائم كان أكثر نجاحًا من الإنسان الماهر، فقد انتشر بسرعة في إفريقيا وهاجر خلال المليون سنة المقبلة إلى أوروبا وآسيا. كان الإنسان الماهر، وهو نوع اجتماعي، يعيش في قبائل من 20-50 شخصًا، وغالبًا ما كان يقطن الكهوف. وقد اصطادوا بنجاح حيوانات كبيرة الحجم وذبحوها باستخدام أدوات الصوان، والعظم، وطبخوها باستخدام النار. وقد وجد موقع في الصين يحتوي على بقايا خيول، ودببة، وفيلة، ووحيد القرن.

عاش الإنسان القائم مدّة تزيد على مليون سنة، وهي مدة أطول مما عاشه أي نوع إنساني آخر. واختفى هذا الإنسان الشديد التكيف من إفريقيا منذ قرابة 500,000 سنة، عندما بدأ الإنسان الحديث يظهر. ومن المثير للاهتمام، أنه عاش في آسيا مدة أطول، واختفى منذ 250,000 سنة فقط.

إضافة جديدة لعائلة الإنسان: إنسان فلورس *Homo floresiensis*

عام 2004 ذهل العالم بإعلان اكتشاف متحجرة لنوع إنساني جديد من جزيرة فلورس الصغيرة بإندونيسيا (الشكل 35-39). كان إنسان فلورس قميء القامة بشكل ملاحظ، إذ يصل طوله مترًا واحدًا، وكان حجم جمجمته 380 سم، وقد أطلق عليه بسرعة لقب الجنـيّ (العفريت) إشارة إلى أبطال ثلاثية تولكين "سيد الخواتم". وقد كان مذهلًا أيضًا عمر المتحجرات، إذ كان عمر أصغرها 15,000 سنة تقريبًا.

وعلى الرغم من حداثتها، فإن عددًا من هياكلها أوحت للعلماء بأن إنسان فلورس كان أوثق قرابة بالإنسان القائم منه بالإنسان الحكيم *Homo sapiens* الحالي. فإذا كان ذلك صحيحًا (وهذا ما لا يتفق عليه كل العلماء)، فإن النتيجة تعني أن سلالة الإنسان القائم بقيت مدة أطول بكثير مما كان يعتقد سابقًا - حتى وقتنا الحاضر تقريبًا. إن ذلك يعني أيضًا أنه حتى وقت قريب لم يكن الإنسان الحكيم هو النوع الإنساني الوحيد على الكوكب. وتستطيع فقط أن تتكهن حول كيف كان التفاعل بين إنسان فلورس والإنسان الحكيم، وكيف تأثر هذا التفاعل بالفروق الكبيرة في حجم الجسم.

لماذا طور إنسان فلورس حجمًا صغيرًا كهذا؟ إنه أمر غير معروف على الرغم من إشارة بعض الخبراء إلى ظاهرة "القَزَم في الجزر"، التي لوحظ بها أن أنواع الثدييات تتطور لتكون أصغر حجمًا بكثير على الجزر. وبالفعل، فإن إنسان فلورس، تعايش مع أنواع صغيرة الحجم من الفيلة التي عاشت على جزيرة فلورس، وتغذى عليها، ولكنها انقرضت هي بدورها. هذه الحقائق أحيت الاهتمام بتفسير ظاهرة القَزَم في الجزر ثانية.

الإنسان الحديث *Modern humans*

دخلت الرحلة التطورية مرحلتها النهائية عندما ظهر الإنسان الحديث أول مرة في إفريقيا منذ ما يقارب 600,000 سنة. ويدرج الباحثون المهتمون بتنوع الإنسان ثلاثة أنواع من الإنسان الحديث، هي: إنسان إثيوبيا *Homo heidelbergensis* وإنسان وادي نيندر *H.neanderthalensis*. والإنسان الحكيم *Homo sapiens*. لكن باحثين آخرين يجمعون الأنواع الثلاثة في نوع واحد هو الإنسان الحكيم *H. sapiens* حيث تعني كلمة *sapiens* حكيم.

عرف أقدم أنواع الإنسان الحديث *H.heidelbergensis* من دراسة متحجرة عثر عليها في إثيوبيا عمرها 600,000 سنة. وعلى الرغم من أنه تعايش في الوقت نفسه مع الإنسان القائم في إفريقيا، فإن إنسان إثيوبيا كانت له صفات تشريحية متقدمة تشمل وجود قارب عظمي (حز عظمي) يمتد على طول الخط الوسطي للجمجمة، وحافة سميكة فوق محجري العينين ودماغ ضخم. كذلك كانت جبهته وعظام منخريه شبيهة جدًا بمثيلاتها في الإنسان الحكيم.

وعندما أصبح الإنسان القائم أكثر ندرة، أي منذ نحو 130,000 سنة، وصل نوع جديد من الإنسان إلى أوروبا قادمًا من إفريقيا. يعتقد أن إنسان وادي النيندر *H.neanderthalensis* تفرع من خط سلفي يقود إلى الإنسان الحديث منذ قرابة 500,000 سنة. وعند مقارنته بالإنسان الحديث، فقد كان إنسان وادي النيندر قصيرًا ممتلئًا ومبنيًّا بشكل قوي، وجمجمته كانت ضخمة، ذات وجه بارز، وحواف عظمية سميكة الحواجب، وكانت محفظة الدماغ واسعة.

إنسان وادي كرو- ماجنون *Cro- Magnon*
وإنسان وادي نيندر *Neanderthals*

سُمي إنسان وادي نيندر (يصنفه بعض علماء الأحافير بوصفه نوعًا مستقلًا، *H.neanderthalensis*) بهذا الاسم نسبة لوادي نيندر في ألمانيا الذي اكتشفت فيه أحافيره الأولى عام 1856. كان في البداية نادرًا في أوروبا، ولكنه أصبح أكثر وفرة لاحقًا في أوروبا وآسيا، حتى أصبح شائعًا قبل 70,000 سنة تقريبًا.

الشكل 35-38

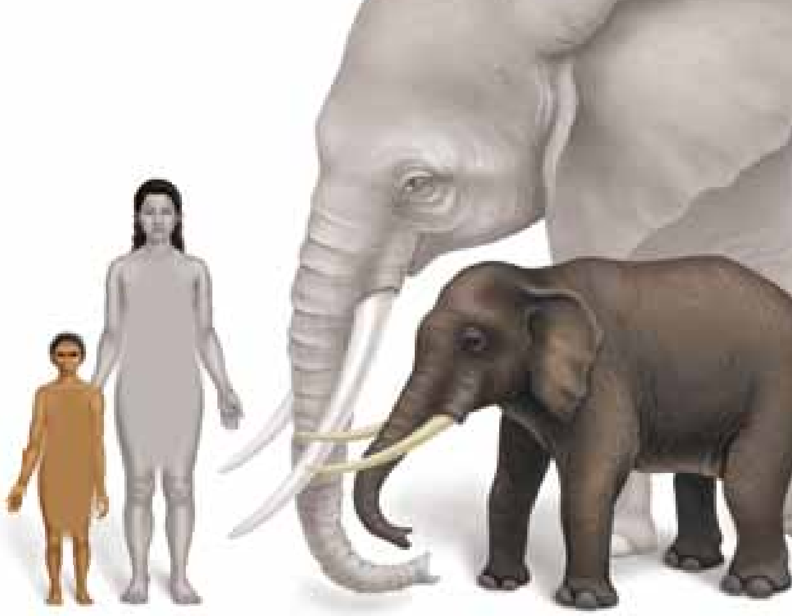
الجنس *Homo* المبكر: هذه جمجمة فتى، يبدو أنه مات في مرحلة المراهقة المبكرة، عمرها 1.6 مليون سنة، وقد صنفت في النوع *Homo ergaster* وكان طوله نحو 1.5 متر ووزنه 47 كجم.

وأخيرًا، انتشر إنسان ذو مظهر حديث عبر سيبيريا إلى أمريكا الشمالية، حيث وصل هناك منذ 13,000 سنة تقريبًا، بعد أن بدأ الجليد يتراجع، وكان لا يزال هناك جسر من اليابسة يربط سيبيريا بألاسكا. ومنذ 10,000 سنة كان هناك نحو 5 ملايين شخص يقطنون العالم كله (قارن ذلك بأكثر من 6 بلايين في الوقت الحاضر).

نوعنا الإنساني: الإنسان الحكيم *Homo sapiens*

الإنسان الحكيم هو النوع الوحيد الحي من الجنس *Homo* ، وهو بالفعل الوحيد المتبقي من عائلة الإنسان. أفضل المتحجرات للإنسان الحكيم كانت 20 هيكلًا محفوظة بشكل جيد مع جماجمها، عثر عليها في كهف بالقرب من الناصرة في فلسطين. وتقدر تقنيات تقدير العمر الحديثة أن هذه العظام البشرية عمرها يتراوح بين 90,000-100,000 سنة. الجمجمة كانت حديثة في مظهرها وحجمها، وذات محفظة دماغ مرتفعة وقصيرة، وجبهة عمودية مع ثنية حاجب خفيفة فقط، وحجم جمجمة يقارب 1550 سم. نحن بني البشر نتجنا عن حيوانات بعملية التطور. وقد تميز تطورنا بزيادة مستمرة في حجم الدماغ، ما ميزنا عن باقي الحيوانات بطرق متعددة: أولًا، الإنسان قادر على صنع الأدوات واستخدامها بشكل فعّال، وهي قدرة تعد مسؤولة، أكثر من أي شيء آخر عن موقعنا السيادي في مملكة الحيوان. ثانيًا، على الرغم من أننا لسنا الحيوان الوحيد القادر على التفكير المفاهيمي، لكننا الوحيد الذي صقل هذه القدرة، ووسعها حتى أصبحت سمة مميزة للنوع. ثالثًا، نحن نستخدم اللغة الرمزية، ونستطيع باستخدام الكلمات تشكيل مفاهيم نتجت عن خبراتنا، ونقل خبراتنا المتراكمة من جيل إلى آخر.

لقد شهد الإنسان دون غيره من الحيوانات الأخرى تطورًا حضاريًّا واسعًا. فمن خلال الحضارة، أوجدنا طرقًا لتغيير بيئتنا وصقلها بدلًا من التغير التطوري استجابة لمتطلبات هذه البيئة. نحن نسيطر على مستقبلنا البيولوجي بطريقة لم تكن ممكنة من قبل، وهذه قوة كامنة مدهشة ومسؤولية مثيرة للرعب.



الشكل 35-39

إنسان فلورس *Homo floresiensis*. هذا النوع القميء الحجم (قارن أنثى الإنسان الحديث إلى اليمين بأنثى إنسان فلورس على اليسار) عاش فوق جزيرة فلورس، وتغذى على أنواع قزمة من الفيلة *Stegodon sondaari* كان يعيش أيضًا في فلورس.

صنع إنسان نيندر أدوات متنوعة تضم أدوات الكشط، ورؤوس رماح، وفؤوسًا يدوية، وعاش في أكواخ أو مغاور. كان إنسان نيندر يعتني بالمصابين والمرضى من أفراد نوعه، وكان في الغالب يدفن موتاه، وغالبًا ما يدفن معهم طعامًا وأسلحة وأزهارًا. إن هذا الاهتمام بالموتى يشير إلى أنه كان يؤمن بالحياة بعد الموت، وهذا يشكل أول دليل على خصائص التفكير الرمزي لدى الإنسان الحديث.

اختفت أحافير إنسان نيندر فجأة من سجل الأحافير منذ نحو 34,000 سنة، وحل محلها أحافير الإنسان الحكيم الذي يدعى إنسان كرو- ماجنون (سمي باسم وادي كرو-ماجنون بفرنسا، حيث اكتشفت متحجراته هناك أول مرة). ونستطيع التكهن فقط حول سبب حصول هذا الإحلال المفاجئ، ولكنه كان تامًّا في أوروبا في مدة قصيرة من الوقت.

تشير خطوط عدة من الأدلة إلى أن إنسان كرو- ماجنون جاء من إفريقيا- حيث وجدت هناك متحجرات، معظم صفاتها حديثة، لكن عمرها قد يصل إلى 100,000 سنة. ويبدو أن إنسان كرو-ماجنون حل محل إنسان نيندر تمامًا في الشرق الأوسط منذ 40,000 سنة، ومن ثم انتشر عبر أوروبا. إن التحليل الحديث لمادة DNA لإنسان نيندر تبين أنها متميزة تمامًا عن DNA لإنسان كرو-ماجنون، ما يشير إلى أن النوعين لم يتزاوجا فيما بينهما، على الرغم من أن العلماء جميعًا لا يتفقون على هذا الأمر. إن إنسان نيندر هو من أبناء عمومتنا ولم يكن سلفًا ا لنا. كان لإنسان كرو-ماجنون الذي حل محل إنسان نيندر تنظيم اجتماعي معقد، ويعتقد أنه كان لديه قابلية لغوية كاملة، ويمكن مشاهدة رسوم جميلة وتفصيلية صنعها إنسان كرو-ماجنون على جدران الكهوف في كامل أوروبا (الشكل 35-40).

الشكل 35-40

رسومات إنسان كرو-ماجنون. تظهر هذه الرسومات التي عثر عليها عام 1995 في كهف بفرنسا أن وحيد القرن كان من بين الحيوانات التي صورها.

الشكل 35–41

أنماط الاختلافات الوراثية في المجموعات السكانية الإنسانية تختلف عن أنماط اختلافات تلون الجلد.
أ. الاختلافات الوراثية في النوع *Homo sapiens*. المناطق المتشابهة في اللون بالصورة هي الأكثر تشابهًا من ناحية وراثية بناءً على كثير من المواقع الجينية للأنزيمات ومجموعات الدم.
ب. التشابه بين بني البشر في لون الجلد. في الصورة، يعكس لون المنطقة تلوين الجلد بين الناس الذين يقطنونها أصلًا.

أ.

ب.

السلالات البشرية *Human races*

الإنسان كباقي الأنواع الأخرى تمايز في صفاته، بينما كان ينتشر خلال العالم كله. فالتجمعات السكانية المحلية في منطقة ما غالبًا ما تختلف بشكل كبير عن تلك التي تعيش في منطقة أخرى. فمثلًا، سكان شمالي أوروبا غالبًا ذوو شعر أشقر، وبشرة فاتحة اللون وعيون زرق، في حين أن الأفارقة غالبًا ذوو شعر أسود، وبشرة دكناء وعيون بنية. تؤدي هذه الصفات دورًا في تكيف هذه المجموعات السكانية مع بيئاتها. وتكون مجموعات الدم المرتبطة بالمناعة ضد الأمراض أكثر شيوعًا في مناطق جغرافية معينة، وإن الجلد الداكن اللون يقي الجسم من الآثار المدمرة للأشعة فوق البنفسجية التي تكون أكثر قوة في المناطق الاستوائية منها في المناطق المعتدلة.

السلالات البشرية كلها قادرة على التزاوج مع بعضها، وإنتاج نسل خصب. والسبب الذي يجعل البشر يختارون القيام بذلك أم لا هو نفسي أو سلوكي (ثقافي) فقط.

إن عدد المجموعات التي يمكن تقسيم النوع الإنساني لها منطقيًّا كان مسألة جدل مدة طويلة. إذ يقسم بعض علماء السلالات البشرية المعاصرين البشر إلى نحو 30 سلالة، في حين يقسمهم بعضهم الآخر إلى ثلاث سلالات هي: القوقازي، والزنجي، والشرقي. ويعد الهنود الأمريكان والبوشمان (في أمريكا الجنوبية) والأروميون (من أستراليا) أمثلة لوحدات متميزة بشكل خاص، ويمكن اعتبارها أحيانًا مجموعات متميزة.

تكمن المشكلة في تصنيف البشر أو المخلوقات الأخرى إلى سلالات بهذه الطريقة في أن الصفات المستخدمة في تحديد السلالة لا تكون عادة مترابطة مع بعضها، ولهذا فإن تحديد السلالة سيكون عشوائيًّا دائمًا. الإنسان يوجهه البصر عادة، نتيجة لذلك فإننا نعتمد على حاسة البصر – بشكل أساسي لون الجلد–لتحديد السلالة. ولكن عندما نتفحص صفات أخرى كمجموعات الدم مثلًا، فإن أنماط الاختلاف لا تتطابق بشكل جيد مع السلالات التي حددناها بصريًّا. وبالفعل إذا كان علينا تقسيم النوع الإنساني إلى وحدات اعتمادًا على التشابه الوراثي الإجمالي، فإن التقسيم سيكون مختلفًا عما هو عليه لو اعتمدنا لون الجلد وصفات بصرية أخرى (الشكل 35–41).

في النوع الإنساني، ليس من الممكن ببساطة أن نضع حدودًا واضحة تميز السلالات، وتعكس التباين البيولوجي، وتنتج مجموعات محددة تمامًا. السبب في ذلك واضح وبسيط؛ فالمجموعات المختلفة من البشر كانت تختلط مع بعضها بشكل دائم، وتتزاوج مع بعضها عبر مجرى التاريخ. فتدفق الجينات المستمر منع النوع الإنساني من التجزؤ إلى أنواع متمايزة. أما تلك الصفات التي تمايزت بين المجموعات، كلون الجلد، فإنها تُعدّ أمثلة تقليدية للتعارض بين تدفق الجينات والانتخاب الطبيعي. وكما رأيت في الفصل الـ 20، فعندما يكون الانتخاب الطبيعي قويًّا بما فيه الكفاية، كما هو حال التلوين الداكن في المناطق الاستوائية، يمكن للمجموعات أن تتمايز حتى بوجود تدفق الجينات. ومع ذلك، فإنه حتى في هذه الحالات سيستمر تدفق الجينات لضمان بقاء المجموعات متجانسة نسبيًّا للاختلافات الوراثية عند مواقع جينية أخرى.

لهذا السبب، فإن القليل من الاختلافات في النوع الإنساني تمثل اختلافات بين السلالات الموصوفة. وقد بينت إحدى الدراسات بالفعل أن نحو 8% فقط من كل الاختلافات الوراثية بين البشر يمكن اعتمادها بوصفها فروقًا بين مجموعات السلالات البشرية. بعبارة أخرى، إن مجموعات السلالات البشرية لا تصف بشكل جيد الأغلبية الكبيرة من الاختلافات الوراثية التي توجد في الإنسان. ولهذا، فإن معظم علماء الأحياء الحديثين يرفضون التصنيف السلالي (العرقي) للإنسان، ولا يعدونه عاكسًا لأنماط التمايز البيولوجي في النوع الإنساني. وهذا يُعدّ أساسًا بيولوجيًّا منطقيًّا للتعامل مع كل إنسان على أساس جدارته، وليس على أساس أنه ينتمي لسلالة محددة.

تطورت أنواع عدة من الجنس *Homo* في إفريقيا، بعضها هاجر من هناك إلى أوروبا وآسيا. الإنسان الحكيم، وهو نوعنا البشري، يبدو أنه تطور في إفريقيا ومثله مثل الإنسان القائم قبله هاجر إلى أوروبا وآسيا. الإنسان الحكيم محترف في استخدام التفكير المفاهيمي واستخدام الأدوات، وهو الحيوان الوحيد الذي يستخدم اللغة الرمزية. لا تعكس السلالات البشرية أنماطًا ذات أساس من التمايز البيولوجي.

مراجعة المفاهيم

35-1 الحبليات

الحبليات حيوانات سيلومية ثانوية الفم ذات قرابة وثيقة بشوكيات الجلد.

- تشترك الحبليات في أربع صفات مميزة في مرحلة ما من تكوينها الجنيني، هي: حبل عصبي مجوف مفرد، وحبل ظهري مرن، وشقوق بلعومية، وذيل يمتد خلف الشرج (الشكل 35-1).

35-2 الحبليات اللافقرية

يمكن تقسيم قبيلة الحبليات إلى تحت قبائل ثلاث: الفقريات، وذيلية الحبل، ورأسية الحبل، والأخيرتان ليستا من الفقريات.

- يرقة ذيلية الحبل متحركة لها حبل ظهري وحبل عصبي، لكن الحيوان البالغ غير متحرك، وليس له تجويف جسم كبير، ولا يبدي أي إشارة واضحة للتقسيم. كثير منها لها غشاء مكون من السليلوز بشكل أساسي (الشكل 35-4).
- رأسية الحبل لها حبل ظهري دائم يمتد على طول الحبل العصبي الظهري، ولها قطع عضلية مقسمة، وجلد مكون من طبقة واحدة من الخلايا، لكن ليس لها عظام أو رأس متميز عندما تكون بالغة (الشكل 35-3).

35-3 الحبليات الفقرية

الفقريات حبليات ذات عمود فقري مكون من فقرات عظمية أو غضروفية.

- تنفصل الفقريات عن قبائل الحبليات الأخرى؛ لأن لها عمودًا فقريًّا يحيط بالحبل العصبي الظهري ويحميه، ولها رأس متمايز جدًا، وبه أعضاء للإحساس.
- للفقريات أعراف (ثنيات) عصبية خلال مراحل التكوين الجنيني، وأعضاء داخلية، وهيكل داخلي مكون من فوسفات الكالسيوم (الشكل 35-6، 35-7).

35-4 الأسماك

أكثر من نصف الفقريات أسماك (الشكل 35-8).

- تتميز الأسماك بصفات عدة أساسية، هي: عمود فقري من العظم أو الغضروف، وفكوك وزوائد مزدوجة، وخياشيم داخلية، وجهاز دوري مغلق.
- تطور الفك من أقواس الخياشيم الداخلية للأسماك عديمة الفكوك القديمة (الشكل 35 - 10).
- للأسماك نظام خط جانبي يرصد التغيرات في أمواج الضغط.
- لمعظم الأسماك العظمية، غطاء خياشيم يحمي الخياشيم والأسماك الغضروفية تفتقر لذلك الغطاء.
- تنتمي الأسماك العظمية، إما إلى الأسماك ذات الزعانف الشعاعية Actinopterygii أو إلى الأسماك ذات الزعانف المفصصة Sarcopterygii.
- الأسماك ذات الزعانف الشعاعية لها زعانف مدعمة بأشعة عظمية متوازية، والأسماك ذات الزعانف المفصصة لها فصوص عضلية، وعظام تشكل مفاصل كاملة التمفصل مع بعضها (الشكل 35-13).

35-5 البرمائيات

البرمائيات فقريات ذات جلد رطب تحدرت مباشرة من الأسماك.

- للبرمائيات الحية خمس صفات مميزة، هي: أرجل، ورئات، وتنفس جلدي، وأوردة، وقلب مقسم جزئيًّا.
- تسبب غزو البرمائيات لليابسة في مشكلات عدة للمخلوقات التي عاش أسلافها في الماء مثل: دعم وزن الجسم الكبير، والتنفس خارج الماء، ومنع جفاف الجسم.
- تنتمي البرمائيات الحديثة لثلاث مجموعات: عديمة الذنب أو الضفادع والعلجوم وليس لها ذنب وهي بالغ؛ الذيليات المتطاولة أو السلمندرات؛ وعديمة الأطراف أو الديدان العمياء عديمة الأرجل.

35-6 الزواحف

الزواحف أنواع تعيش على اليابسة بشكل أساسي، ولها جلد جاف وذو حراشف.

- تتميز الزواحف بثلاث صفات أساسية، هي: بيضة رهلية مانعة لفقد الماء، وجلد مانع لفقد الماء، وتنفس صدري (الشكل 35-17).
- تستخدم الزواحف الضغط السالب لملء رئاتها بالهواء، ويُنتج هذا الضغط السالب توسعًا في تجويف القفص الصدري وسحب الهواء إلى الداخل.
- تمارس الزواحف الحديثة الإخصاب الداخلي، وهي خارجية الحرارة، إذ تحصل على الحرارة من مصادر خارج الجسم.
- تنتمي الزواحف الحديثة إلى أربع مجموعات، هي: السلاحف، ورأسية الخطم أو التواتارا، والحرشفيات كالعظايا والأفاعي، والتماسيح بأنواعها كالتمساح والقاطور.

35-7 الطيور

تُعدّ الطيور الأكثر تنوعًا بين فقريات اليابسة، وهي تمتلك تكيفًا متميزًا هو الريش (35-25 وجدول 35 - 4).

- الصفتان الأساسيتان للطيور هما: حراشف الزواحف المتحورة إلى ريش يحفظ الحرارة، ويشكل قوة رفع عند الطيران، وهيكل عظمي خفيف للطيران.
- تطورت الطيور من ديناصور ثيرابودا (الشكل 35-27).
- تشترك الطيور الحديثة في صفات عدة مميزة؛ التنفس والدورة الدموية الفعالة، وإنها داخلية الحرارة.

35-8 الثدييات

تطورت الثدييات من زواحف ثيرابسدا، وهي تتميز بسهولة عن باقي طوائف الفقريات.

- تتميز الثدييات بوجود الفراء والغدد اللبنية.
- الثدييات داخلية الحرارة، وفي معظمها يحدث التكوين الجنيني داخل الرحم والجنين يرتبط بالأم عن طريق المشيمة.
- للثدييات أسنان تلائم نوع غذائها، ومعظمها آكلات للعشب.
- الثدييات الحديثة تصنف إما إلى الوحوش الأولية، أو وحيدة المسلك التي تضع بيضًا ذا قشور، أو إلى الوحوش الولودة.
- تضم الوحوش الجرابيات التي تطور بها الجنين بشكل أساسي خارج الجسم في كيس أو جراب، والثدييات المشيمية.

35-9 تطور الرئيسيات (الشكل 35-36)

الرئيسيات ثدييات أعطت النوع الإنساني الذي ننتمي إليه.

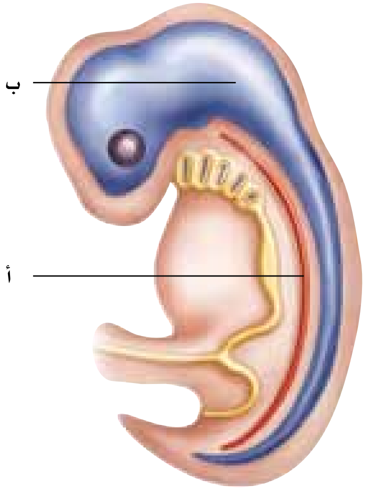
- تشترك الرئيسيات في ابتكارين: الأصابع القابضة، والرؤية الثنائية بالعينين معًا.
- الرئيسيات الأوائل أعطت قبل القردة التي تشمل الليمور، واللورس، والتَّرسير، وشبيهة الإنسان تضم السعادين، والقرود، والإنسان.
- الإنسانيات تشمل القردة وعائلة الإنسان.
- إحدى العلامات المميزة لتطور عائلة الإنسان هي الوضع القائم، والانتقال باستخدام القدمين. أما القردة فتمشي ببعض الميل.
- ظهر الجنس *Homo* منذ نحو مليوني سنة تقريبًا من أسلاف من القردة الجنوبية.
- من الصفات الشائعة لأنواع الجنس *Homo* حجما الجسم والدماغ الكبيران.
- الإنسان الحكيم هو النوع الوحيد المتبقي من الجنس *Homo* وهو محترف في استعمال الأفكار المفاهيمية، والأدوات، واللغة الرمزية.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. فيما يتعلق بأنواع الحبليات جميعها، واحد مما يأتي غير صحيح:
   - أ. الحبليات ثانوية الفم.
   - ب. الحبل الظهري موجود في الجنين.
   - جـ. الحبل الظهري محاط بالعظم والغضروف.
   - د. كلها لها ذيل يمتد خلف الشرج في أثناء التكوين الجنيني.
2. في الشكل الآتي تمثل (أ) ________ وتمثل (ب) ________
   - أ. جهازًا هضميًّا كاملًا، حبلًا ظهريًّا.
   - ب. حبلًا شوكيًّا، حبلًا عصبيًّا.
   - جـ. حبلًا ظهريًّا، حبلًا عصبيًّا.
   - د. شقوقًا بلعومية، حبلًا ظهريًّا.



3. في أثناء التكوين الجنيني، توجد الأعراف العصبية في كل الحبليات الآتية، باستثناء:
   - أ. رأسية الحبل.   ب. الزواحف.
   - جـ. الطيور.   د. الثدييات.
4. الجهاز الدوري المغلق ذو الدورة الواحدة يميز كل:
   - أ. البرمائيات.   ب. الطيور.
   - جـ. الزواحف.   د. الأسماك.
5. تطور ________ في الأسماك العظمية ليعادل أثر كثافة العظم المتزايدة.
   - أ. الخياشيم.   ب. الفكوك.
   - جـ. مثانة السباحة.   د. الأسنان.
6. تطورت البرمائيات من مجموعة الأسماك:
   - أ. شعاعية الزعانف.   ب. مفصصة الزعانف.
   - جـ. الغضروفية.   د. الأسماك الشوكية.
7. تمثل إكثيوستيجا:
   - أ. الحبليات الأولى.   ب. زواحف ذات ريش.
   - جـ. أول البرمائيات.   د. سمكة غضروفية مبكرة.
8. يُعدّ تطور الوريد الرئوي مهمًّا للبرمائيات؛ لأنه:
   - أ. يحرك الأكسجين من الرئتين وإليها.
   - ب. يزيد معدل الأيض.
   - جـ. يزيد دورة الدم إلى الدماغ.
   - د. لا شيء مما ذكر.
9. أول مجموعة من الحيوانات استخدمت البيضة الرهلية كانت:
   - أ. الطيور.   ب. الثدييات.
   - جـ. البرمائيات.   د. الزواحف.
10. المجموعة التي تفتقر إلى قلب ذي أربع حجرات هي:
    - أ. الطيور.   ب. الزواحف.
    - جـ. الثدييات.   د. البرمائيات.
11. واحدة مما يأتي ليست من خصائص الزواحف:
    - أ. التنفس الجلدي.   ب. البيضة الرهلية.
    - جـ. التنفس الصدري.   د. جلد جاف مانع لتبخر الماء.
12. واحدة من التكيفات التطورية الآتية يسمح للطيور لتصبح كفأة في أثناء الطيران:
    - أ. تركيب الريش.   ب. درجة حرارة أيض مرتفعة.
    - جـ. زيادة فعالية التنفس.   د. لا شيء مما ذكر.
13. مجموعة الثدييات الأكثر قرابة للزواحف هي:
    - أ. ثيرابسدا.   ب. الجرابيات.
    - جـ. وحيدة المسلك.   د. الثدييات المشيمية.
14. المجموعة التي تضم القردة والإنسان وأسلافها المباشرة فقط هي:
    - أ. الإنسانيات.   ب. الرئيسيات.
    - جـ. شبيهة الإنسان.   د. الثدييات المشيمية.
15. النوع الأول من عائلة الإنسان الذي انتقل من إفريقيا في مجموعات اجتماعية هو:
    - أ. الإنسان الماهر   *Homo habilis*.
    - ب. الإنسان القائم   *Homo erectus*.
    - جـ. الإنسان الحكيم   *Homo sapiens*.
    - د. إنسان فلورس   *Homo floresiensis*.

أسئلة تحدٍّ

1. يعتقد بعض العلماء أن الريش تطور أصلًا للقيام بوظيفة العزل، ولم يتطور من أجل الطيران. ما الفوائد التي يمكن أن تجنيها الطيور الأوائل عديمة الطيران من هذا الأمر؟
2. يعتقد بعض الناس أن الديناصورات لم تنقرض، وإنما هي بيننا اليوم. ما الدليل الذي يمكن أن يستخدم لدعم هذه المقولة؟
3. يقول بعض الناس: إن الإنسان تطور من القردة، ومع ذلك، فإن هذه المقولة ليست صحيحة حقًّا. لماذا؟

ARIS™
هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 36

شكل النبات

Plant Form

مقدّمة

قد لا تكون درجة التشابه بين نبات الصبار، والسحلبية، وشجرة الخشب القاسي واضحة من النظرة الأولى، إلا أن معظم النباتات تتوحد في أساسيات بنائها. وتظهر هذه الوَحْدة في كيفية بنائها ونموّها وتصنيع غذائها ونقله، وفي تنظيم تطورها. في هذا الفصل، سنعالج كيفية بناء نبات وعائي، وسوف نركز على الخلايا، والأنسجة، والأجزاء المكونة لنبات مكتمل النمو. إن الجذور والسيقان التي تعطي النبات المكتمل ميزاته البنائية فوق سطح الأرض وتحتها هي نتاج نهائي لمخطط أساسي للنبات تم وضعه أساسًا في أثناء مراحل تكوّن الأجنة، وهي العملية التي سنستكشفها كاملة في هذا الفصل.

موجز المفاهيم

1-36 تنظيم جسم النبات: نظرة عامة

- *للنباتات الوعائية جذور وسيقان.*
- *تتكون الجذور والسيقان من ثلاثة أنواع من الأنسجة.*
- *تُحدد الأنسجة المرستيمية خطط الجسم في أثناء حياة النبات.*

2-36 الأنسجة النباتية

- *يكوّن نسيج البشرة مع البيئة سطحًا بينيًّا واقيًا.*
- *تقوم خلايا الأنسجة الأساسية بكثير من الوظائف، بما في ذلك التخزين والبناء الضوئي والدعم.*
- *ينقل النسيج الوعائي الماء والمواد الغذائية عبر النبات.*

3-36 الجذور: تراكيب للتثبيت والامتصاص

- *تكيف الجذور للنمو تحت الأرض، وامتصاص الماء، والمواد المذابة.*
- *تقوم الجذور المتحورة بوظائف متخصصة.*

4-36 السيقان: دعامات للأعضاء فوق سطح الأرض

- *تحمل السيقان الأوراق والأزهار، وتدعم وزن النبات.*
- *تقوم السيقان المتحورة بالتكاثر الخضري، وتخزين المواد الغذائية.*

5-36 الأوراق: أعضاء البناء الضوئي

- *تمثل التراكيب الخارجية للورقة المظهر الوعائي الخارجي.*
- *تنظم التراكيب الداخلية للورقة التبادل الغازي، والتبخر.*
- *الأوراق المتحورة أجزاء متعددة الاستعمالات.*

1-36 تنظيم جسم النبات: نظرة عامة

كما علمت في الفصل الـ 30، فإن المملكة النباتية ذات تنوع كبير، ليس فقط فيما بين قبائلها، وإنما أيضًا فيما بين الأنواع. لم تُظهر النباتات الوعائية البدائية، التي انقرض كثير منها، تمايزًا واضحًا لجسم النبات، بحيث تظهر أجزاء متخصصة مثل الجذور والأوراق.

وفي النباتات الوعائية الحديثة، يعكس وجود هذه الأجزاء زيادة في التخصص، خصوصًا فيما يتعلق باحتياجات الحياة على الأرض. فالحصول على الماء، على سبيل المثال، هو تحدٍّ على اليابسة، والجذور متكيفة لامتصاصه من التربة. تظهر الأوراق والجذور والسيقان والزهور تباينًا في الحجم والعدد من نبات لآخر. إن تطور شكل هذه الأجزاء من النبات وتركيبها يخضع لسيطرة محكمة جدًا، إلا أن بعض نواحي تطور الورقة، والساق، والجذر تبدي مرونة معقولة. ويؤكد هذا الفصل النواحي الموحِّدة لشكل النبات باستعمال النباتات الزهرية بوصفها نموذجًا.

للنباتات الوعائية جذور وسيقان

يتكون النبات الوعائي من نظامي الجذر والساق (الشكل 36-1). تنمو الجذور والسيقان عند مقدماتها التي تسمى القمم (ومفردها قمة Apex).

ويقوم **النظام الجذري Root System** بتثبيت النبات، واختراق التربة، حيث يمتص منها الماء والأيونات اللازمة لتغذية النبات. وغالبًا ما يكون النظام الجذري واسعًا، ويمكن للجذور النامية أن تعطي قوة كبيرة لتحريك المواد في أثناء استطالتها وتوسعها. وقد تطورت الجذور لاحقًا بعد السيقان (النظام الخضري) لتواكب النمو على اليابسة.

يتكون **النظام الخضري** (نظام الساق) **Shoot System** من السيقان وأوراقها. وتقوم السيقان بعمل منصة لحمل الأوراق، التي هي الأجزاء الأساسية لعملية البناء الضوئي. إن ترتيب الأوراق وحجمها إضافة لبعض الصفات الأخرى للأوراق مهمة جدًا في عملية إنتاج النبات للغذاء؛ حيث تتكون الأزهار وأعضاء التكاثر الأخرى، وأخيرًا، الثمار والبذور على الساق النامية (وسيتم الحديث عن الشكل الخارجي للزهرة، وتكاثر النبات في الفصل الـ 42).

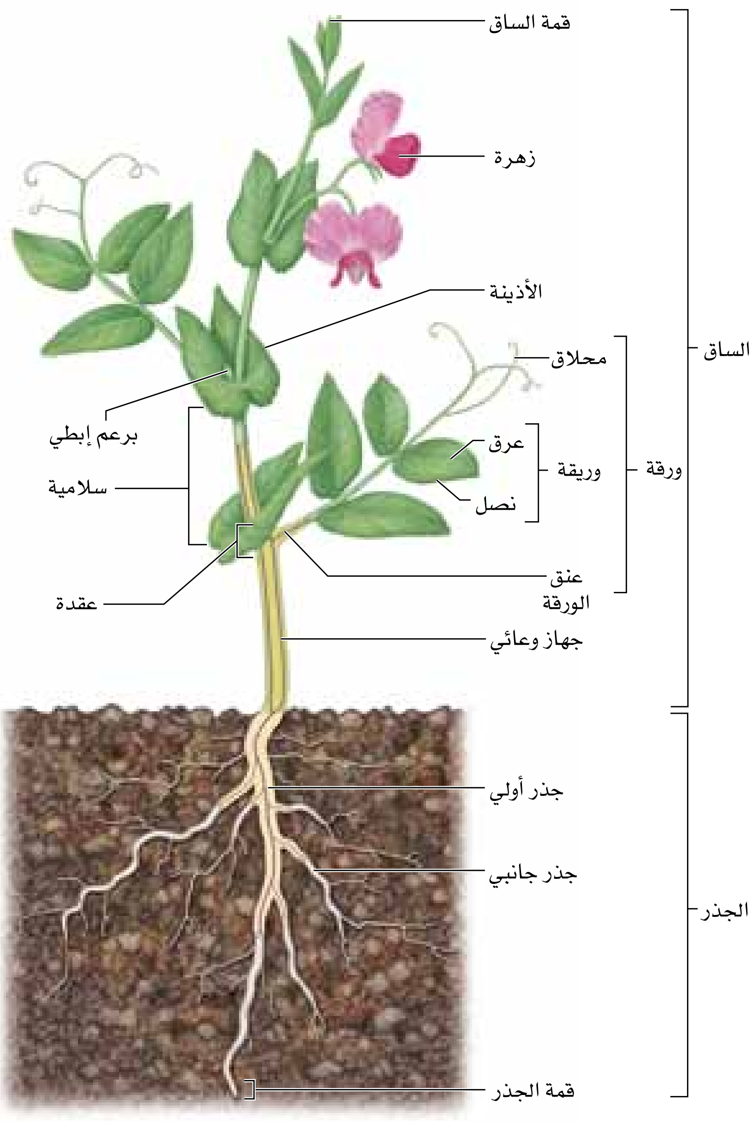
تتكون وحدة الساق الخضري من السلامية، والعقدة، والورقة، والبرعم الإبطي، ولا تشمل التراكيب التكاثرية. والبرعم الإبطي هو قمة ساق جانبية، تمكن النبات من التفرع أو تعويض الساق الرئيسة، إذا تم رعيه من قبل الحيوانات العاشبة. وللبرعم الإبطي القدرة على إعادة تكوين الساق الأولية. عند انتقال النبات للمرحلة التكاثرية من التطور، يمكن لهذه البراعم الإبطية أن تنتج زهورًا، أو سيقانًا زهرية.

تتكون الجذور والسيقان من ثلاثة أنواع من الأنسجة

تحوي الأوراق، والجذور، والسيقان ثلاثة أنواع أساسية من الأنسجة: **الأدمة Dermal**، **والنسيج الأساسي Ground**، **والوعائي Vascular**. وكما هي الحال في أعضاء أجسام الحيوانات، فإن هذه الأنسجة تتكون من نوع أو أكثر من الخلايا. وحيث إن كلًّا من هذه الأنسجة يمتد عبر الجذور والسيقان، فإنه يطلق عليها اسم **الأنظمة النسيجية Tissue Systems**.

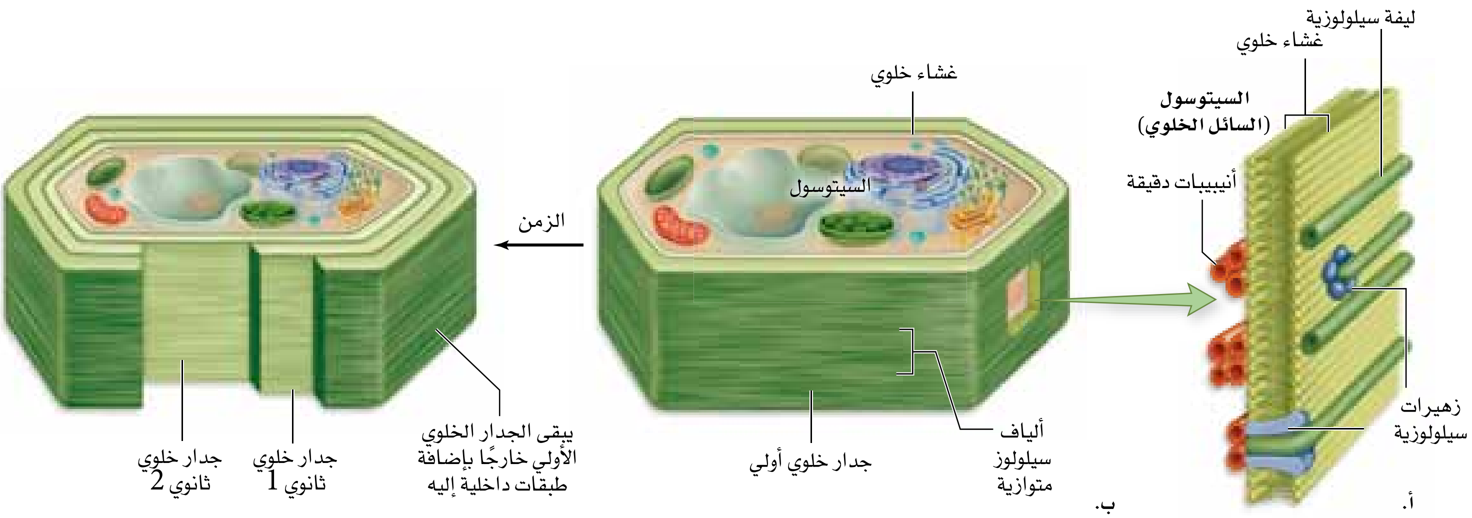
ويمكن تمييز أنواع الخلايا النباتية، سواء أكانت حية أم ميتة، من خلال حجم فجواتها عند اكتمال نموها، ومن خلال سمك الإفرازات في جدرها السيلولوزية، التي هي الصفة المميزة للخلايا النباتية (انظر الفصل الـ 4 لمراجعة تركيب الخلية). فبعض الخلايا له جدار خلوي ابتدائي من السيلولوز فقط يبنى على الغشاء الخلوي. ويتم تموضع الأنيبيبات داخل الخلية، وهي التي تحدد توجُّه الألياف السيلولوزية (الشكل 36-2أ). إن الخلايا الداعمة للنبات تحوي جدارًا خلويًّا مدعمًا بقوة بكثير من طبقات السيلولوز. ويتم ترتيب طبقات السيلولوز بزوايا مع الطبقات المجاورة لها، كما هي في حالة الخشب الرقائقي (المُطابَق)، وهذا بدوره يحسن قوة الجدار الخلوي (الشكل 36-2ب).

يتكون نسيج الأدمة، الذي هو البشرة بشكل أساسي، من طبقة واحدة من الخلايا في معظم النباتات، ويشكل طبقة خارجية واقية للنبات. وفي معظم النباتات، تتم إضافة طبقة شمعية للبشرة الخارجية للحد من فقدان الماء، وأثر الأشعة فوق البنفسجية المؤذي، وهو تكيف أساسي للحياة على اليابسة. أما النباتات



الشكل 36-1

رسم تخطيطي لجسم النبات. تشكل الجذور والسيقان المتفرعة جسم النبات. فكل جذر أو ساق له قمة للنمو. وتنشأ الأوراق عند عقد السيقان التي تحوي براعم إبطية، يمكنها البقاء كامنة أو النمو لتكون أفرعًا جانبية أو أزهارًا. ويمكن للورقة أن تكون ذات نصل بسيط أو تتكون من أجزاء عدة، كما هو مبين هنا. وترتبط الجذور والأوراق والسيقان كلها بالنسيج الوعائي (الناقل).



الشكل 36-2

بناء الجدار الخلوي النباتي. أ. السيلولوز عبارة عن مبلمر من الجلوكوز، يتم إنتاجه في زهيرات مكونة للسيلولوز في غشاء الخلية لبناء الجدار الخلوي. ويتم وضع ألياف السيلولوز موازية للأنيبيبات الدقيقة داخل الغشاء الخلوي. تضاف مواد إضافية لتدعيم الجدار الخلوي، وجعله منيعًا لمرور الماء في بعض أنواع الخلايا. **ب.** تعمل بعض الخلايا على تكوين طبقات إضافية من السيلولوز، ما يؤدي لزيادة القوة الميكانيكية للجدار الخلوي، ولأن السيلولوز يصنّع في الخلية، فإن الطبقات القديمة منه ستكون على خارج الجدار الخلوي. وتمتلك جميع الخلايا جدارًا خلويًّا أوليًّا، أما الطبقات الإضافية من السيلولوز واللجنين فتسهم في تشكيل الجدار الخلوي الثانوي.

الصحراوية المخزنة للماء، فلها طبقات إضافية من الشمع، وفي بعض الحالات يكون نسيج الأدمة واسع الانتشار، ويكوّن القلف في الأشجار.

وتقوم بعض خلايا النسيج الأساسي بالتخزين والبناء الضوئي والإفراز. في حين تدعم الأنسجة الأساسية الأخرى المحتوية على الألياف النبات، وتحافظ عليه. في الملابس القطنية، يتكون القماش أساسًا من ألياف نسيج القطن الأساسي.

تنقل الأنسجة الوعائية بنقل السوائل، والمواد المذابة لجميع أجزاء الجسم. وأحد هذه الأنسجة الوعائية، وهو الخشب، ينقل الماء والمعادن المذابة. أما النوع الثاني من هذه الأنسجة الوعائية، وهو اللحاء، فينقل المحلول المحتوي على المواد الغذائية، بما في ذلك السكروز، وسيتم التعرض لكل من هذه الأنسجة ووظائفها الكثيرة بشكل مفصل أكثر في الأجزاء اللاحقة.

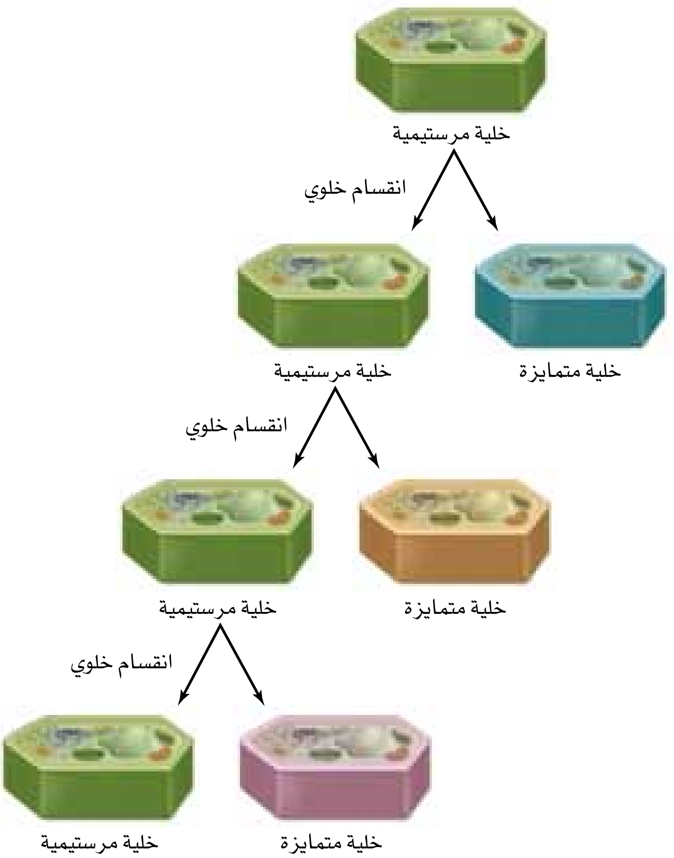
تحدد الأنسجة المرستيمية خطط الجسم في أثناء حياة النبات

عند بداية نمو البذرة، يوجد جزء صغير فقط من النبات المكتمل فيها. ومع أن خلايا الجنين يمكنها الانقسام والتمايز لتكوين كثير من أنواع الخلايا، إلا أن مصير معظم الخلايا البالغة أكثر تقييدًا. ويعتمد التطور اللاحق لجسم النبات على أنشطة المرستيم، وهي خلايا متخصصة توجد في السيقان والجذور، وفي أجزاء أخرى من النبات.

نظرة عامة على المرستيمات

تتكون **المرستيمات Meristems** من كتل من الخلايا الصغيرة ذات السيتوبلازم الكثيف، والأنوية الكبيرة نسبيًّا التي تعمل بوصفها خلايا جذعية، كما هو في الحيوان، بمعنى أن خلية واحدة تنقسم لتعطي خليتين، تبقى إحداهما مرستيمية في حين تتمايز الأخرى لتشكل جسم النبات (الشكل 36-3). وبهذه الطريقة، يتجدّد عدد الخلايا المرستيمية المولدة باستمرار.

وتدعم أدلة الوراثة الجزيئية فرضية أن الخلايا الجذعية الحيوانية والخلايا المرستيمية للنبات يمكن أن تشترك في مسارات عملية التعبير عن الجينات.



الشكل 36-3

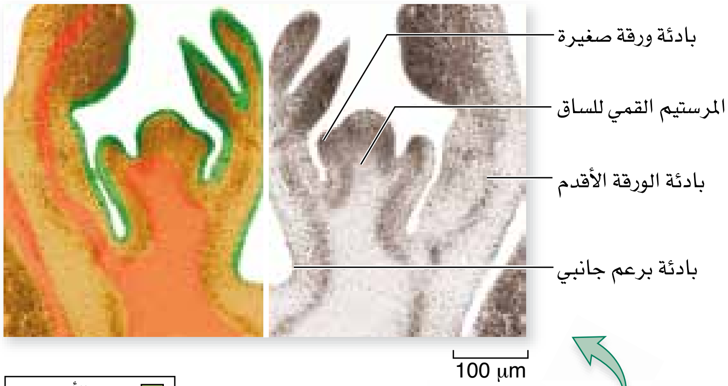
انقسام الخلية المرستيمية. تتكون المرستيمات النباتية من انقسام خلايا مكونة خلية جديدة متمايزة، وخلية أخرى تستمر بوصفها خلية مرستيمية.

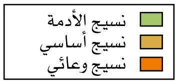
يستعمل علماء الحياة كلمة الخلايا المرستيمية بدلًا من الخلايا الجذعية Stem cells لتجنب الالتباس؛ لأن كلمة Stem تعني أيضًا الساق التي تمثل النظام الخضري.

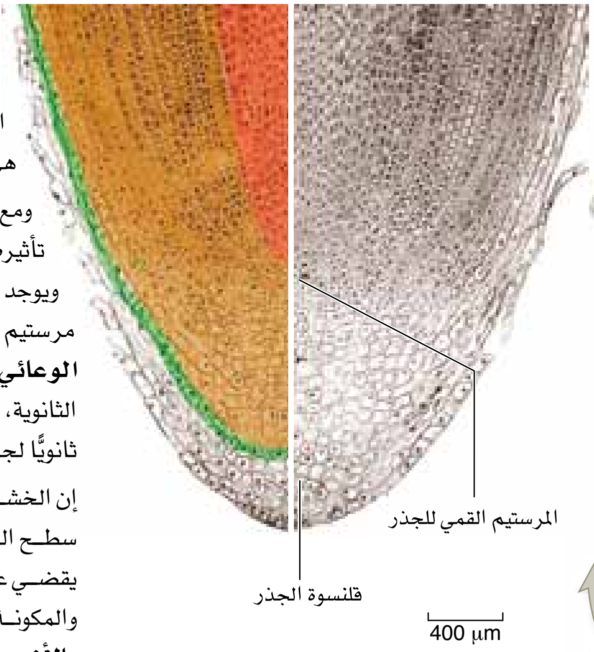
وتتم استطالة الجذور والسيقان نتيجة للانقسام المستمر للخلايا، وما يتبع ذلك من استطالة الخلايا الناجمة عن **المرستيم القمي Apical meristems**. وفي بعض النباتات الوعائية، بما فيها الأشجار والشجيرات، يزيد **المرستيم الجانبي Lateral meristems** قطري الجذر والساق.

المرستيم القمي *Apical meristems*

يقع المرستيم القمي في نهايات (قمم) السيقان والجذور (الشكل 36-4). وفي أوقات النمو، تنقسم خلايا المرستيم القمي، وتضيف باستمرار المزيد من الخلايا على هذه القمم. تسمى الأنسجة الناتجة عن المرستيم القمي **الأنسجة الأولية Primary Tissues**. إن تمدد الجذر والساق واستطالتهما يكوّن ما هو معروف







الشكل 36 – 4

المرستيم القمي. تمد المرستيمات القمية للساق والجذر جسم النبات فوق سطح الأرض وتحته. وتحمي بادئات الأوراق مرستيم الساق الغض، في حين أن مرستيم الجذر ينتج قلنسوة واقية إضافة إلى نسيج الجذر الجديد.

الجسم الأولي للنبات Primary plant body. يشمل الجسم الأولي للنبات الأجزاء الغضة، والطرية من الجذور، والسيقان للشجرة أو الشجيرة، أو كل الجسم في بعض النباتات.

ويتكون المرستيم القمي في كل من الجذور والسيقان من خلايا طرية تحتاج إلى الحماية (انظر الشكل 36-4). ويتم الحفاظ على المرستيم القمي في الجذر بقلنسوة الجذر التي سنصف تشريحها لاحقًا. تُنتج خلايا هذه القلنسوات عن طريق مرستيم الجذر، ويتم تقشرها واستبدالها في أثناء نمو الجذر في التربة. وبالمقارنة، فإن بدايات الورقة تحمي المرستيم القمي النامي للساق الذي يكون حساسًا جدًا، وبصورة خاصة للجفاف الناجم عن تعرضه للهواء والشمس.

يكوّن المرستيم القمي ثلاثة أنظمة نسيجية من خلال المبادرة بتكوين **المرستيمات الأولية Primary Meristem**. وهذه المرستيمات الثلاث الأولية هي: **البشرة الابتدائية Protoderm** التي تكون البشرة، **والكمبيوم الأولي Procombium** الذي يكون الأنسجة الوعائية الأولية (الخشب الأولي واللحاء الأولي بشكل أساسي)، **والمرستيم الأساسي Ground Meristem** الذي يتمايز أكثر مكونًا النسيج الأساسي.

وفي بعض النباتات، مثل ذيل الحصان والذرة، يظهر **المرستيم السلامي Intercalary** في سلاميات الساق (وهي المسافات بين ارتباطات الأوراق)، ما يؤدي لإطالة السلاميات. وإذا سرت في حقل ذرة في إحدى الأمسيات الصيفية الهادئة، عندما يصل ارتفاع النبات إلى الركبة، يمكن أن تسمع حفيفًا ناعمًا، وسبب هذا الصوت هو سرعة نمو مرستيم السلاميات. حيث إن مقدار استطالة الساق الحاصل في وقت قصير جدًا مدهش حقًّا.

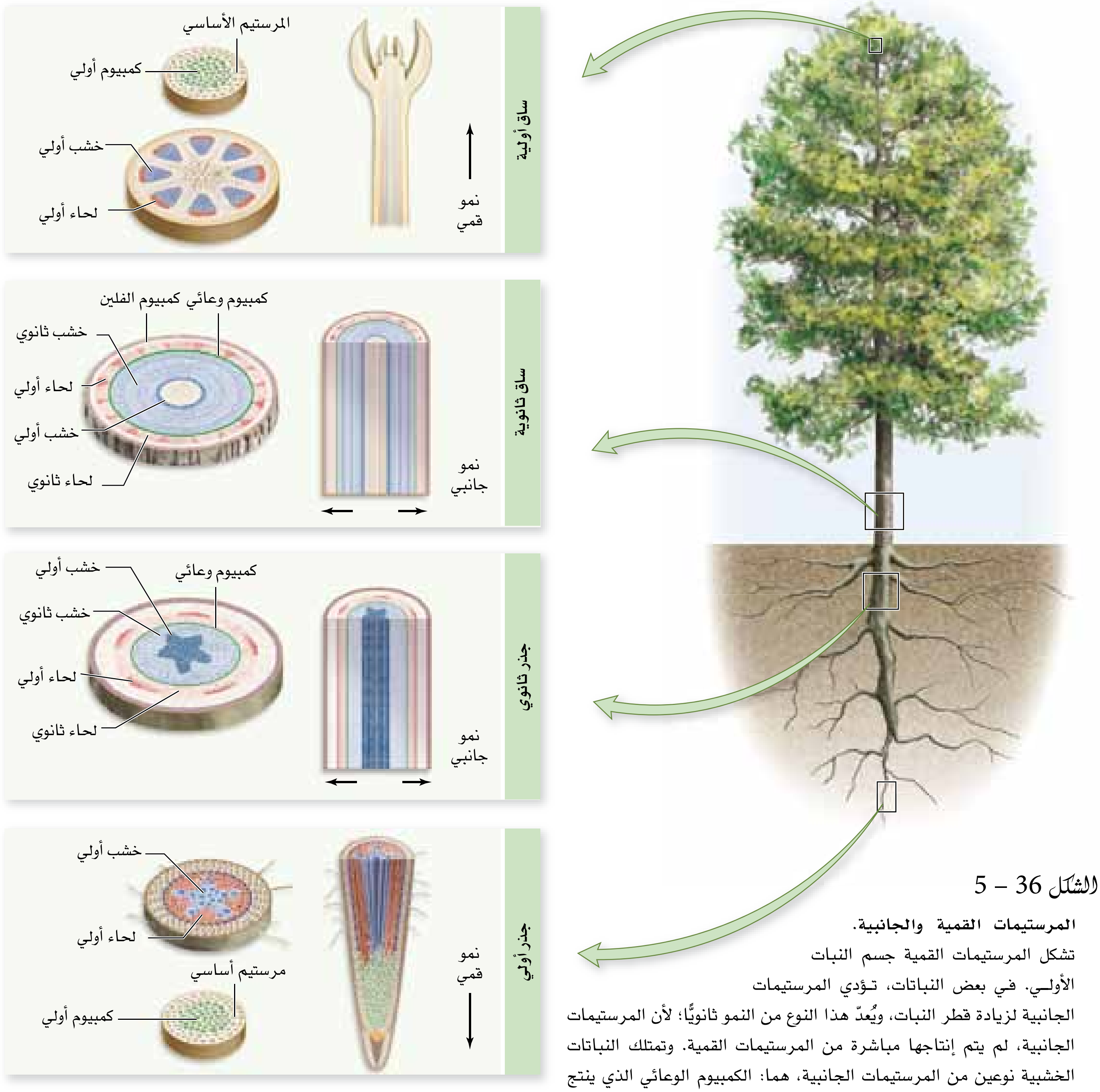
المرستيمات الجانبية

يبدي كثير من النباتات العشبية (ذات السيقان اللحمية وليس الخشبية) نموًّا أوليًّا فقط، في حين أن النباتات الأخرى تنمو **نموًّا ثانويًّا Secondary growth** ويمكن أيضًا أن يؤدي لزيادة كبيرة في قطرها. ويتم النمو الثانوي من خلال المرستيم الجانبي، وهو أسطوانات جانبية في النسيج المرستيمي في الساق، والجذور تؤدي لزيادة القطر في ذوات البذور المعراة ومعظم ذوات البذور المغطاة، بحيث تبقى نباتات وحيدة الفلقة هي الاستثناء الرئيس (شكل 36 – 5).

ومع أن النمو الثانوي يزيد القطر في بعض النباتات غير الخشبية، إلا أن تأثيره أكبر في النباتات الخشبية، التي تحوي اثنين من المرستيمات الجانبية. ويوجد في لحاء الساق الخشبية **كمبيوم الفلين Cork cambium**، وهو مرستيم جانبي ينتج القلف الخارجي للشجرة، ونجد تحت القلف **الكمبيوم الوعائي Vascular cambium**، وهو مرستيم جانبي ينتج الأنسجة الوعائية الثانوية، ويتكون بين الخشب واللحاء في الأسطوانة الوعائية مضيفًا نسيجًا وعائيًّا ثانويًّا لجانبي الأسطوانة.

إن الخشب الثانوي هو المكون الرئيس للخشب، واللحاء الثانوي قريب جدًا من سطح الساق الخشبية، وإزالة طبقة القلف عن الشجرة يؤدي لإيذاء اللحاء، وقد يقضي على الشجرة في النهاية. تُعرف الأنسجة المتكونة من المرستيم الجانبي، والمكونة لمعظم جذع الشجرة وفروعها، والجذور القديمة للأشجار والشجيرات **بالأنسجة الثانوية Secondary tissues** وتسمى، بمجموعها، **الجسم الثانوي للنبات Secondary plant body**.

تحدِّد المرستيمات أنظمة السيقان والجذور لجسم النبات الأولي والثانوي، وتتمايز الخلايا المشتقة من المرستيمات في الجذور والسيقان لتعطي أحد ثلاثة أنظمة نسيجية، هي: نسيج الأدمة، والنسيج الأساسي، والنسيج الوعائي.



الشكل 36 – 5

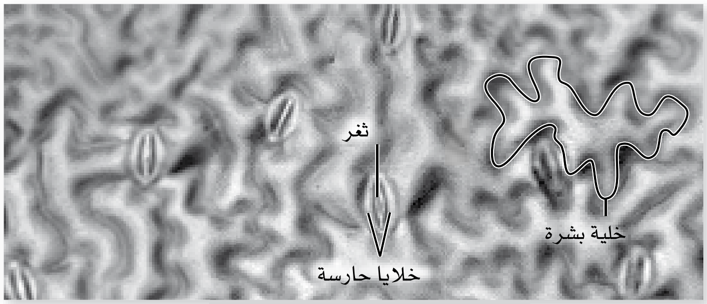
المرستيمات القمية والجانبية. تشكل المرستيمات القمية جسم النبات الأولي. في بعض النباتات، تؤدي المرستيمات الجانبية لزيادة قطر النبات، ويُعدّ هذا النوع من النمو ثانويًّا؛ لأن المرستيمات الجانبية، لم يتم إنتاجها مباشرة من المرستيمات القمية. وتمتلك النباتات الخشبية نوعين من المرستيمات الجانبية، هما: الكمبيوم الوعائي الذي ينتج أنسجة الخشب واللحاء، وكمبيوم الفلين الذي ينتج قلف الشجرة.

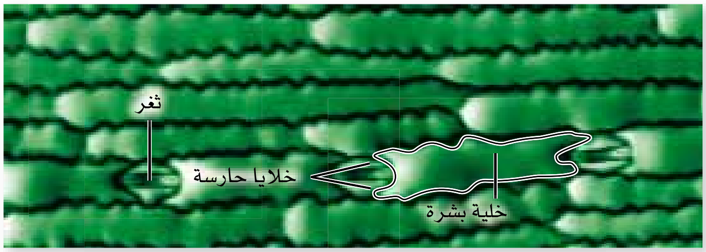
2-36 الأنسجة النباتية

يمكن تمييز ثلاثة أصناف من الأنسجة في جسم النبات، هي: (1) نسيج الأدمة على السطوح الخارجية، ويقوم بوظيفة وقائية. (2) النسيج الأساسي الذي يكون أنواعًا عدة من الأنسجة الداخلية التي تشارك في عملية البناء الضوئي، وتقوم بوظائف التخزين، أو توفير دعامة لبنية النبات. (3) النسيج الوعائي الذي ينقل الماء والمواد الغذائية.

يكوّن نسيج البشرة مع البيئة سطحًا بينيًّا واقيًا

يكوّن نسيج الأدمة المشتق من الجنين أو المرستيم القمي **البشرة Epidermis**. هذا النسيج مكون من طبقة واحدة من الخلايا في معظم النباتات، ويشكل الطبقة الخارجية الواقية لها. وفي أجزاء النباتات اليافعة المكشوفة، تكون البشرة مغطاة بطبقة من **الكيوتين** (الجليدين) **Cutin** الدهنية، المكونة من الكيوتيكل





الشكل 36 – 6

الثغور. أ. الثغر هو فراغ بين خليتين حارستين، تنظمان حجم الفتحة. تتوزع الثغور بالتساوي في البشرة في ذوات الفلقة وذوات الفلقتين، إلا أن النمط مختلف. **ب.** ورقة بازيلاء ذات توزيع عشوائي للثغور. **جـ.** ورقة ذرة (فلقة واحدة) حيث تتوزع الثغور بصفوف وبالتساوي. وتبين هذه الصورة المأخوذة بالمجهر الإلكتروني تنوع أشكال الأوراق في النباتات، حيث إن بعض خلايا النبات تشبه الصندوق، كما في الذرة (ج)، في حين بعضها الآخر غير منتظمة الشكل، كما في أشكال قطع الأحجية، ومثال ذلك خلايا بشرة نبات البازيلاء (ب).

(الجُليد) **Cuticle**. ففي النباتات العصارية الصحراوية، يمكن إضافة طبقات عدة من الشمع للكيوتيكل؛ لمنع فقدان الماء، والحماية من الأذى الذي تسببه الأشعة فوق البنفسجية. وفي بعض الحالات يكون نسيج الأدمة أكثر امتدادًا، ويشكل قلف الشجرة.

تغطي **خلايا البشرة Epidermal Cells**، التي تنشأ من البشرة الأولية، كل أجزاء الجسم الأولي للنبات، ويوجد عدد من أنواع الخلايا المتخصصة في البشرة، من بينها الخلايا الحارسة، والشعيرات، والشعيرات الجذرية.

الخلايا الحارسة

الخلايا الحارسة Guard Cells أزواجٌ من الخلايا تشبه النقانق، وتحيط بجانبي الثغر، وهو فتحة تشبه الفم في البشرة. وتحوي الخلايا الحارسة البلاستيدات الخضراء بخلاف خلايا البشرة.

وتوجد الثغور في خلايا بشرة الورقة (الشكل 36-6أ)، وأحيانًا في أجزاء أخرى من النبات مثل السيقان والثمار. وتتم عمليات مرور الأكسجين، وثاني أكسيد الكربون، وكذلك انتشار الماء على هيئة بخار عبر هذه الثغور بصورة حصرية. وهناك ما بين 1000 إلى أكثر من مليون ثغر لكل سم مربع من سطح الورقة. وفي كثير من النباتات، نجد أن الثغور ذات وجود أكبر في البشرة السفلى منها في البشرة العليا، ما يساعد على تقليل فقدان الماء إلى حده الأدنى. وإن بعض النباتات تحوي ثغورًا في البشرة السفلى فقط، و في القليل من النباتات تكون الثغور في البشرة العليا فقط، كما هي الحال في زنابق الماء، وذلك لتعظيم التبادل الغازي إلى حده الأقصى.

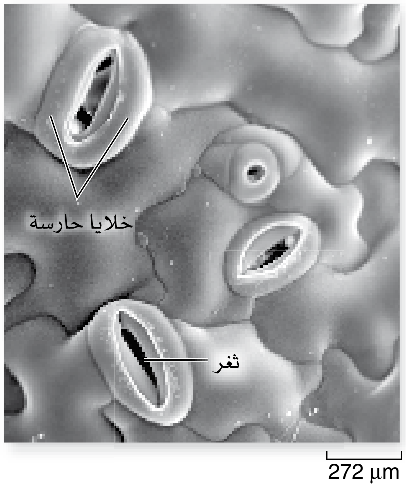
إن تكوّن الخلية الحارسة ناجم عن انقسام غير متناظر للخلية، منتجًا خلية حارسة وأخرى مساعدة، لفتح الثغور وإغلاقها. لقد أثار هذا النمط من الانقسام غير المتناظر الذي أدى لتوزيع الثقوب، حيرة علماء بيولوجيا التشكل (الشكل 36-6ب وجـ). وتقدم الطفرات «المرتبكة» في تحديد مكان الثغور، معلومات عن زمن بدء تكوين الثغور، وعن نوع التواصل بين الخلايا، الذي يؤدي لتكوين الخلايا الحارسة للثغور. فعلى سبيل المثال، نجد أن الطفرات متعددة الأفواه *TMM* الحاصلة في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis*، تعطل النمط الطبيعي لانقسام الخلية الذي يؤدي لتباعد الثغور مكانيًّا (الشكل 36-7). وقد بينت الدراسات على هذا الجين، وعلى جينات أنماط توزيع الثغور، وجود شبكة منظمة من الاتصال بين خلية وأخرى تبين موقع الخلية بالنسبة إلى الخلايا الأخرى، ومن ثم تحديد مصيرها. إن الجين *TMM* يشفّر مستقبلًا مرتبطًا بالغشاء، وهذا المستقبِلُ جزءٌ من عملية الترميز التي تسيطر على عملية انقسام الخلية غير المتناظر.

الشعيرات *Trichomes*

الشعيرات عبارة عن نموات خلوية أو متعددة الخلايا، تنشأ من البشرة، وتشبه الشعرة (شكل36-8). وهي تكثر على السيقان، والأوراق، وأعضاء التكاثر. وإن

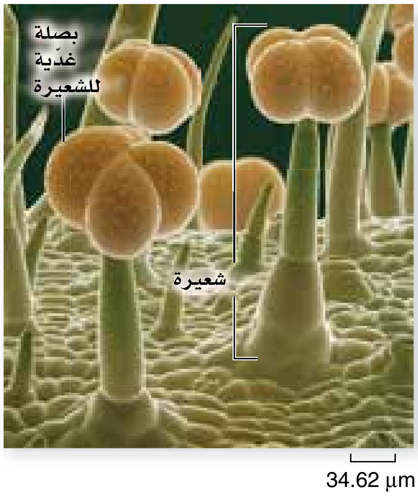
الشكل 36 – 7

الطفرة متعددة الأفواه (الفتحات) في الثغور. تفتقر هذه الطفرة من نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* إلى إشارة ضرورية لتباعد الثغور. وعادة ما يقوم زوج من خلايا الثغور قيد التمايز بتثبيط تمايز الخلية المجاورة لتصبح خلية حارسة.



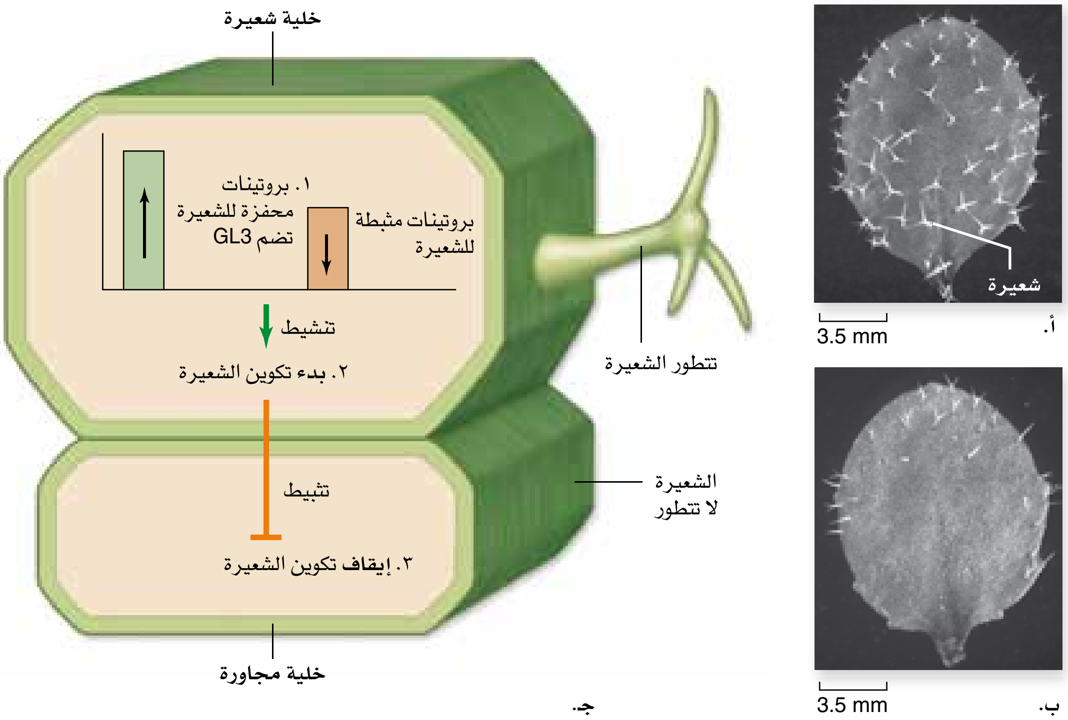
الشكل 36 – 8

الشعيرات. هذه الشعيرات ذات اللون البني، والرؤوس المنتفخة في نبات البندورة، شعيرات غدية، تفرز مواد تؤدي لالتصاق الحشرات بها.



الشكل 36 – 9

أنماط الشعيرات. بينت الطفرات في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* وجود جينات ذات دور في تنظيم توزيع الشعيرات وتشكلها. أ. الطراز البري. **ب.** طفرة *glaborous3*، وهي طفرة فشلت في بدء تشكيل الشعيرة. **جـ.** عند وجود ما يكفي من مادة GL3 في الخلية، ويكون مستوى البروتين المثبط لتكوين الشعيرة منخفضًا جدًا، فإن الخلية سوف تكوّن الشعيرة. وعند بدء الخلية بتكوين الشعيرة، فإنها تؤشر للخلايا المجاورة، وتمنعها من تكوين الشعيرات.



الورقة الزغبية أو الصوفية تكون مغطاة بالشعيرات التي يمكن مشاهدتها بوضوح باستعمال العدسة الصغيرة في مجهر. وتحافظ هذه الشعيرات على برودة سطوح الأوراق، وتقلل التبخر من خلال تغطيتها لفتحات الثغور. وقد تختلف الشعيرات بدرجة كبيرة في الشكل، فبعضها يتكون من خلية واحدة، في حين أن بعضها الآخر متعدد الخلايا، وبعض منها غدية، وغالبًا ما تفرز مواد لزجة أو سامة لمقاومة تغذية الحيوانات آكلة العشب عليها.

لقد تم التعرف إلى الجينات المنظمة لتكوين الشعيرات بما فيها *GLABROUS3* (*GL3*) (شكل 36-9). عند وصول البروتين المحفِّز لتكوين الشعيرة مثل GL3 إلى مستوى العتبة مقارنة بالبروتين المثبط لتكوينها، تتحول خلية البشرة إلى شعيرة، حيث تقوم إشارات من هذه الشعيرة الخلوية بمنع الخلايا المجاورة من تفعيل جينات إنشاء شعيرة جديدة (انظر الشكل 36-9).

الشعيرات الجذرية

الشعيرات الجذرية هي امتدادات أنبوبية للخلايا المفردة من البشرة، توجد في منطقة خلف قمم الجذور الصغيرة النامية (الشكل 36-10). ببساطة، الشعيرة الجذرية امتداد لخلية البشرة، وهي ليست خلية منفصلة، فليس هناك أي حاجز يفصل الشعيرة عن بقية الخلية. وتقوم الشعيرات الجذرية بتوفير الاتصال الحميم مع حبيبات التربة المحيطة، وتزيد بدرجة كبيرة المساحة السطحية للجذور، وفعالية الامتصاص.

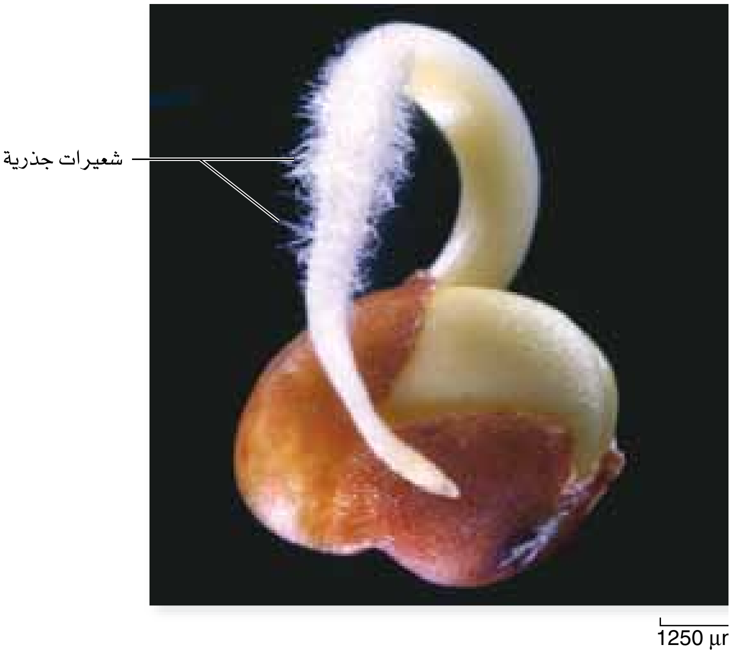
ومع تقدم الجذر في النمو، يبقى مدى منطقة الشعيرات الجذرية ثابتًا تقريبًا، حيث يتم التخلص من الشعيرات القديمة، في حين تتكون شعيرات جديدة عند القمة النامية. ويتم امتصاص معظم الماء والمعادن عبر الشعيرات الجذرية خصوصًا في النباتات العشبية. ويجب عدم الخلط بين الشعيرات الجذرية، والجذور الجانبية المكونة من تراكيب متعددة الخلايا ومتأصلة في عمق الجذر.

لقد افتقرت النباتات اليابسة الأولى للجذور التي تشكلت من السيقان فيما بعد. وبالنظر إلى هذا الأصل العام، فليس من المدهش أن تؤدي بعض الجينات التي يحتاج إليها تمايز الشعيرات والثغور في خلايا بشرة السيقان دورًا في تشكل الشعيرات الجذرية.

تنعدم الشعيرات الجذرية، عندما يتوسع جهاز نسيج البشرة ليكون كمبيوم الفلين الذي يسهم في البشرة المحيطية (القلف الخارجي) لجذع الشجرة أو الجذر. وتقوم البشرة المحيطة Periderm مقام البشرة، عند تمددها وتكسرها بسبب التمدد الشعاعي للمحور عن طريق الكمبيوم الوعائي. وتتكون البشرة المحيطة من:

استقصاء

حدد ثلاثًا من صفات أنسجة الأدمة القابلة للتكيف مع نمط العيش على اليابسة، وبيّن لماذا تعد هذه الصفات ذات فائدة؟



الشكل 36 – 10

الشعيرات الجذرية. نوع من خلايا البشرة، التي تزيد المساحة السطحية للجذر لتحسين امتصاص الماء والمعادن.

خلايا الفلين، وكمبيوم الفلين، والخلايا البرنشيمية المسماة الفيلوديرم التي ينتجها كمبيوم الفلين.

تقوم خلايا الأنسجة الأساسية بكثير من الوظائف، بما في ذلك التخزين والبناء الضوئي والدعم

يتكون النسيج الأساسي بشكل رئيس من خلايا برنشيمية رقيقة الجدار، وتقوم بوظائف التخزين والبناء الضوئي والإفراز. وإن بعض النسيج الأساسي المكون من خلايا كولنشيمية وسكلارنشيمية يعمل على توفير الدعم والوقاية.

النسيج البرنشيمي *Parenchyma*

إن **الخلايا البرنشيمية Parenchyma cells** هي الأكثر شيوعًا في الخلايا النباتية. وهي تمتلك فجوات كبيرة وجدرًا رقيقة. في البداية، تكون ذات شكل كروي تقريبًا، ومن ثُمّ تتدافع هذه الخلايا المحتوية على البروتوبلاست الحي ضد بعضها مباشرة بعد تكوينها، فتتخذ أشكالًا أخرى، وغالبًا ما تنتهي بأحد عشر إلى سبعة عشر ضلعًا.

يمكن للخلايا البرنشيمية أن تعيش سنوات عدة، وتعمل على تخزين الماء والغذاء وفي البناء الضوئي والإفراز. وهي الأكثر وجودًا في الأنسجة الأولية، وإنها توجد بنسبة أقل في الأنسجة الثانوية (الشكل 36-11أ). تمتلك معظم الخلايا البرنشيمية جدرًا أولية، بُنيت في أثناء نضج الخلايا. الخلايا البرنشيمية أقل تخصصًا من خلايا النبات الأخرى، مع أن هناك كثيرًا من درجات التنوع، لتأدية وظائف خاصة مثل إفراز الرحيق، والراتنج، أو تخزين المواد الحليبية، والبروتينات، والمخلفات الأيضية.

يوجد في الخلايا البرنشيمية أنوية فعالة قادرة على الانقسام، وهي تبقى في العادة حية بعد اكتمال نضجها. وفي بعض النباتات (الصبار مثلًا) قد تعمر مدة تزيد على مئة سنة. إن الجزء الأكبر من الخلايا في الفواكه مثل التفاح هي برنشيمية، ويحوي بعضها البلاستيدات الخضراء، خصوصًا في الأوراق، وفي الأجزاء الخارجية من السيقان العشبية. ويسمى مثل هذا النسيج البرنشيمي القادر على البناء الضوئي النسيج الكلورنشيمي *Chlorenchyma*.

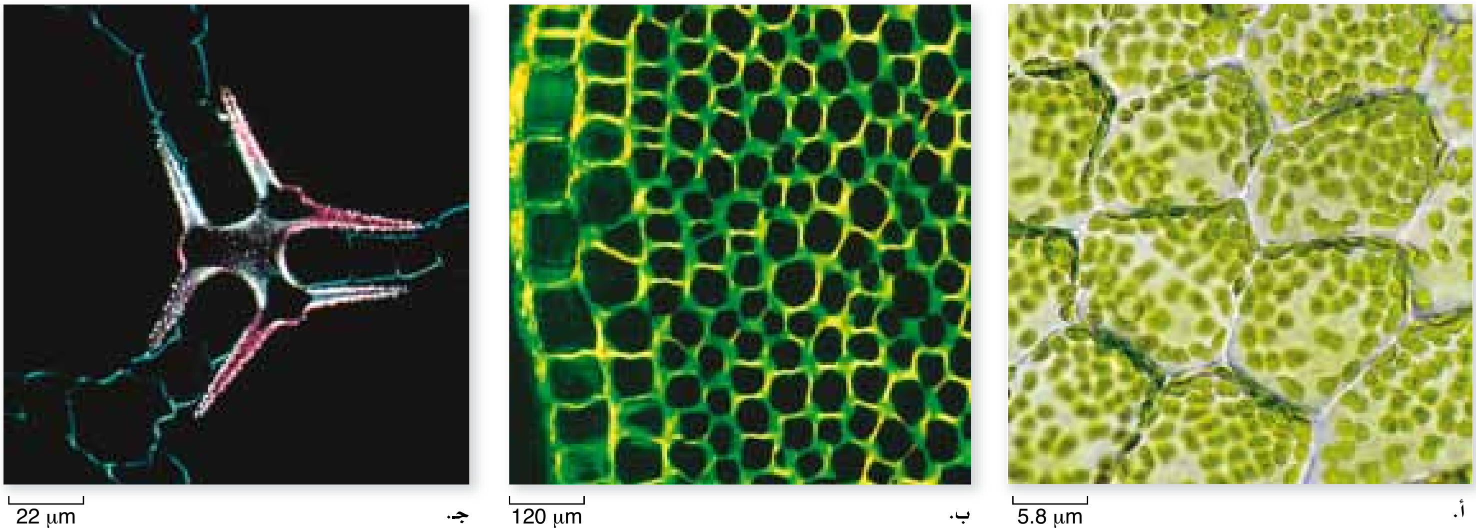
النسيج الكولنشيمي *Collenchyma*

إذا ما علقت ألياف الكرفس بين أسنانك يومًا ما، فسيكون مألوفًا لديك درجة قوة الخلايا الكولنشيمية ومرونتها. كما الحال في الخلايا البرنشيمية، تحوي الخلايا الكولنشيمية البروتوبلاست الحي، ويمكنها أن تعيش سنوات عدة. وهذه الخلايا، التي عادة ما يكون طولها أكبر من عرضها، ذات جدر تختلف في سمكها (شكل36-11ب). وتوفر الخلايا الكولنشيمية المرنة دعامة لأعضاء النبات، ما يتيح لها الانحناء دون أن تتكسر. وغالبًا ما تكوِّن أشرطة أو أسطوانات مستمرة تحت بشرة الساق أو حوامل الأوراق، وكذلك على طول العروق في الأوراق. وتوفر أشرطة الكولنشيما المزيد من الدعم للساق في جسم النبات الأولي.

النسيج السكلارنشيمي *Sclerenchyma*

تمتلك **الخلايا السكلارنشيمية** جدرًا متينة وسميكة، وبخلاف الخلايا الكولنشيمية والبرنشيمية، فليس فيها بروتوبلاست حي عند اكتمالها. وغالبًا ما تكون جدرها الخلوية الثانوية مشبعة بمادة **اللجنين Lignin**، وهي مادة عالية البلمرة والتشعب، ما يؤدي لجعل الجدار الخلوي أكثر متانة. فعلى سبيل المثال، نجد أن اللجنين مكون أساسي في الخشب، ويشار للجدر الخلوية المحتوية على اللجنين بأنها ملجننة. اللجنين ذو وجود عام في جدر الخلايا النباتية التي تقوم بوظيفة تركيبية أو ميكانيكية، ونجد بعض الخلايا تحوي اللجنين مخزونًا في الجدر الخلوية الأولية والثانوية أيضًا.

وتوجد السكلارنشيما على شكلين عامين، هما: الألياف *Fibers*، والخلايا الصخرية *Sclereids*؛ فالألياف خلايا طويلة مغزلية، تتجمع عادة على هيئة أشرطة. فالقماش مثلًا، يتم نسجه من خيوط من الألياف السكلارنشيمية الواقعة في اللحاء في نبات الكتان *Linum spp*. أمّا الخلايا الصخرية فهي تتنوع في شكلها، إلا أنها غالبًا متفرعة. ويمكن أن تكون مفردة أو على شكل مجموعة؛ وهي ليست متطاولة،

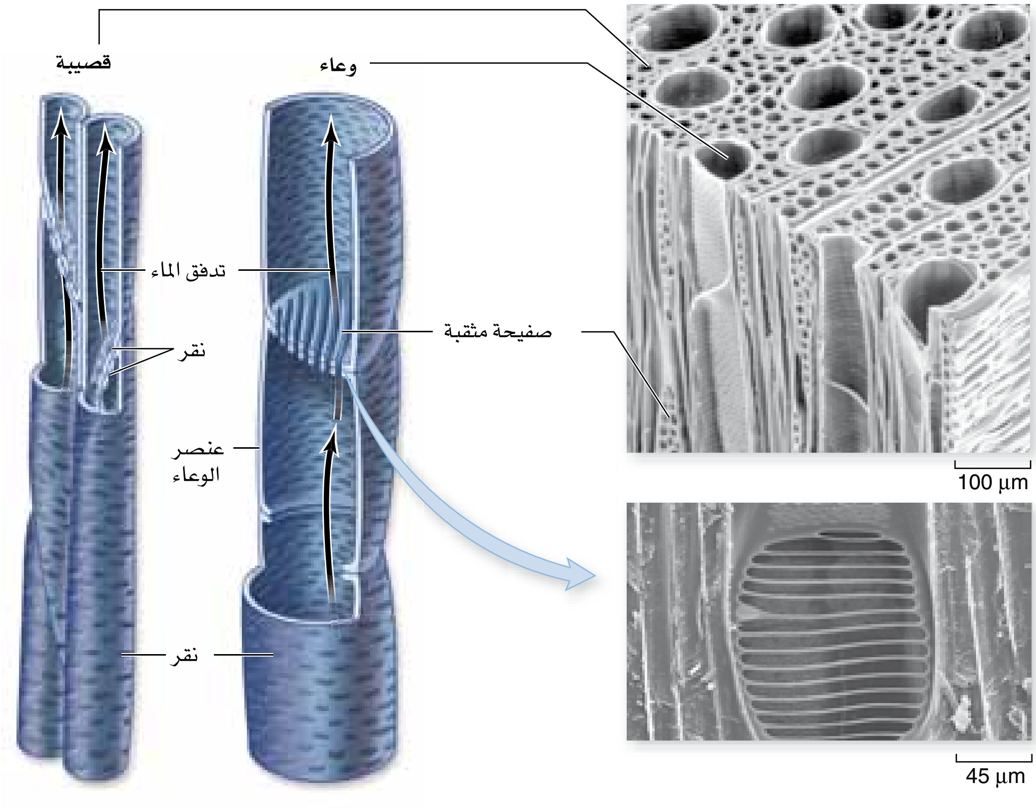


الشكل 36-11

الأنواع الثلاثة من النسيج الأساسي. أ. الخلايا البرنشيمية. تشاهد هنا فقط الجدر الابتدائية للخلايا في المقطع العرضي للخلايا البرنشيمية من نبات عشبي. ب. الخلايا الكولنشيمية. تشاهد الجدر الجانبية السميكة في مقطع عرضي لخلايا من ساق صغيرة من نبات البيلسان *Sambucus*. وفي الأنواع الأخرى من الخلايا الكولنشيمية نجد المناطق السميكة في زوايا الخلايا، أو في أنواع أخرى من الأشرطة. جـ. الخلايا الصخرية. في هذه العينة من لب الإجّاص، تم صبغ تجمعات من الخلايا الصخرية (الخلايا الحجرية) بالأحمر. وتبين الخلايا ذات الجدار الرقيق المصبوغة بالأخضر الخلايا البرنشيمية. وتعطي هذه التجمعات الإجّاص قوامه الحبيبي. والخلايا الصخرية هي نوع واحد من النسيج السكلارنشيمي الذي يضم الألياف أيضًا.

الشكل 36 – 12

مقارنة بين القصيبات وعناصر الأوعية. يمر الماء في القصيبات من خلية إلى أخرى عن طريق النقر. وفي عناصر الأوعية يمر الماء عن طريق قضبان الصفائح المثقبة لمادة الجدار (كما هو مبين في صورة المجهر الإلكتروني في الشكل). في خشب معراة البذور، تنقل القصيبات الماء وتوفر دعامة، وفي معظم أنواع مغطاة البذور تكون الأوعية موجودة إضافة للقصيبات. هذان النوعان من الخلايا ينقلان الماء، وتوفر الألياف دعامة إضافية. إن خشب القيقب الأحمر *Acer rubrum* يحوي قصيبات وأوعية، كما هو مبين في صورة المجهر الإلكتروني في هذا الشكل.



بل يمكن أن تتخذ أشكالًا عدة شاملة الشكل النجمي. يتسبب وجود هذه الخلايا الصخرية في القوام الحبيبي الخاص بالإجّاص، حيث تنتشر في الطبقة اللحمية الناعمة من الثمرة (الشكل 36-11ج). وتقوم هذه الأنواع من الخلايا الصلبة، وذات الجدار الخلوي السميك بتقوية الأنسجة التي توجد فيها.

ينقل النسيج الوعائي الماء والمواد الغذائية عبر النبات

كما ذكرنا سابقًا، يحتوي النسيج الوعائي نوعين من الأنسجة الناقلة: الخشب *Xylem* الذي ينقل الماء والمعادن المذابة، واللحاء *Phloem* الذي ينقل محلول الكربوهيدرات، وبشكل رئيس السكروز المستعمل غذاءً من قِبل النبات. وينقل اللحاء الهرمونات والأحماض ومواد أخرى ضرورية لنمو النبات، ويختلف الخشب واللحاء في كلّ من التركيب والوظيفة.

الخشب Xylem

الخشب، وهو المكون الأساس الناقل للماء في الأنسجة النباتية، يحوي عادة خليطًا من الأوعية *Vessels*، هي عبارة عن أنابيب مكونة من خلايا أسطوانية جوفاء ميتة مرتبة على التوالي، ومن القصيبات *Tracheids* التي هي خلايا ميتة تستدق عند نهايتها، وتتجمع مع بعضها (الشكل 36-12). والخشب الأولي مشتق من الكمبيوم الأولي الذي ينتجه المرستيم القمي، وأما الخشب الثانوي فيكوّنه الكمبيوم الوعائي، وهو مرستيم جانبي. ويتكون ما يسمى الخشب بلغة العامة من الخشب الثانوي المتراكم.

في بعض النباتات (غير مغطاة البذور)، القصيبات هي الخلايا الوحيدة الناقلة للماء، حيث يمر الماء في جريان مستمر عبر الخشب من الجذور صاعدًا في السيقان، ومن ثم إلى الأوراق. عند وصول الماء الأوراق، فإن الكثير منه ينتشر على شكل بخار في الفراغات بين الخلايا، ثم يخرج من الأوراق إلى الهواء المحيط، وعبر الثغور بصورة رئيسة. ويسمى انتشار بخار الماء من النبات **عملية النتح** **Transpiration** (الفصل الـ 38). إضافة لنقل الماء والمعادن المذابة، والأيونات غير العضوية مثل النترات والفوسفات، يوفر الخشب دعامة لجسم النبات.

تكون عناصر الأوعية أقصر وأعرض من القصيبات. وعند ملاحظتها، باستعمال المجهر، نجدها تشبه علب المشروبات الغازية بعد إزالة نهاياتها. وتمتلك عناصر الأوعية والقصيبات جدرًا ثانوية سميكة وملجننة، وليس فيها بروتوبلاست حي عند اكتمالها. ويتم إنتاج اللجنين من الخلايا، ويفرز لتقوية الجدار الخلوي السيلولوزي قبل موت البروتوبلاست مخلفًا الجدار الخلوي فقط.

تحوي القصيبات نقرًا *Pits*، هي عبارة عن مساحات صغيرة إهليجية إلى دائرية، حيث لا يوجد أي ترسب لخشب ثانوي. تكون نقر الخلايا المتجاورة مواجهة لبعضها، ويمر تيار الماء المستمر عبر هذه النقر من قصيبة إلى أخرى. في المقابل، فإن عناصر الوعاء المتصلة عند نهاياتها يمكن أن تكون مفتوحة بالكامل تقريبًا، ويمكن أن يكون هناك قواطع أو قطع من مادة الجدار الخلوي عبر النهايات المفتوحة (انظر الشكل 36-12). ويبدو أن الأوعية تنقل الماء بفعالية أكثر من خطوط القصيبات المتراكبة. ونعرف ذلك جزئيًّا؛ لأن عناصر الأوعية قد تطورت من القصيبات بصورة مستقلة في كثير من المجموعات النباتية، ما يشير إلى تفضيلها بالانتخاب الطبيعي.

إضافة للخلايا الناقلة، يحتوي الخشب بصورة نموذجية أليافًا وخلايا برنشيمية (خلايا النسيج الأساسي)، ويحتمل أن بعض أنواع الألياف تطورت من القصيبات، وأصبحت متخصصة للتقوية، وليس للنقل. أما الخلايا البرنشيمية، التي تنتج من قبل طلائع الأشعة *Ray initials* في الكمبيوم الوعائي فتتشكل عادة على شكل صفوف أفقية تدعى الأشعة *Rays*، وتعمل على النقل الجانبي وخزن الغذاء. (وكلمة طلائع مصطلح آخر للخلية المرستيمية، حيث تنقسم لإنتاج طلائع أخرى وخلية قادرة على التمايز).

وفي مقطع عرضي للجذور والسيقان الخشبية، يمكن رؤية امتداد الأشعة من وسط الخشب، كما في أشعة العجلة. الألياف متوافرة بشكل كبير في بعض أنواع الخشب، كما في البلوط *Quercus spp.*، حيث يكون الخشب كثيفًا وثقيلًا. إن ترتيب هذه الخلايا وخلايا أخرى في الخشب يجعل من الممكن التعرف إلى معظم أجناس النبات.

قبل أكثر من 2000 سنة، كان الورق كما نعرفه الآن يصنع في الصين من خلال طحن نباتات عشبية في الماء، ومن ثم عزل طبقة رقيقة من أنسجة اللحاء على شاشة. ولم يتم التعرف إلى سر صناعة الورق خارج الصين قبل القرن الثالث. وفي هذه الأيام ولتزايد الطلب على الورق، تتم تلبية الاحتياجات من خلال استخلاص ألياف الخشب من أخشاب البيسية الطرية نسبيًّا والمحتوية على ألياف شعاعية بنسبة أقل من البلوط. ويُنتج الجدار الخلوي الغني باللجنين الورق البني الذي غالبًا ما يتم تبييضه. إضافة إلى ذلك، فإن نباتات أخرى متعددة تم تطويرها بوصفها مصادر للورق بما في ذلك التِّيل والقنّب. ويتكون ورق العملة الأمريكية من 75% من القطن و 25% من الكتان.

اللحاء *Phloem*

يشكل اللحاءُ، الواقع في الجزء الخارجي من الجذور والسيقان، النسيج الأساسي لنقل الغذاء في النباتات الوعائية. وإذا تمت إزالة حزام كبير من القلف (حلقة اللحاء) نزولًا إلى الكمبيوم الوعائي، فإن النبات سيموت حتمًا بسبب تجويع الجذور. تتم عملية نقل الغذاء في اللحاء من خلال نوعين من الخلايا المستطيلة؛ الخلايا الغربالية وأعضاء الأنبوبة الغربالية. تحوي النباتات الوعائية عديمة البذور، ومعراة البذور خلايا غربالية فقط؛ ومعظم مغطاة البذور تحوي أعضاء الأنابيب الغربالية. وكلا النوعين من الخلايا يحوي مجاميع من الثقوب تعرف بالمساحات الغربالية؛ لأن الجدر الخلوية تشبه الغرابيل. توجد المناطق الغربالية بوفرة في النهايات المتراكبة للخلايا، وهي تصل البروتوبلاست في الخلايا الغربالية المتجاورة وأعضاء الأنابيب الغربالية. هذه الأنواع من الخلايا جميعها حية، إلا أن معظم الخلايا الغربالية، وأفراد الأنابيب الغربالية تفتقر للنواة عند نضجها.

وفي أعضاء الأنابيب الغربالية، يلاحظ أن بعض المناطق الغربالية ذات ثقوب كبيرة، وتسمى الصفائح الغربالية (الشكل 36-13). وتترتب أفراد الأنابيب الغربالية طرفًا لطرف على التوالي، مكونة بذلك سلسلة طولية تسمى الأنابيب الغربالية. والخلايا الغربالية أقل تخصصًا من الأنابيب الغربالية، والثقوب في كل مساحاتها الغربالية ذات قطر متشابه تقريبًا. أما الأنابيب الغربالية فمتخصصة أكثر، ويفترض أنها أكثر فعالية من الخلايا الغربالية.

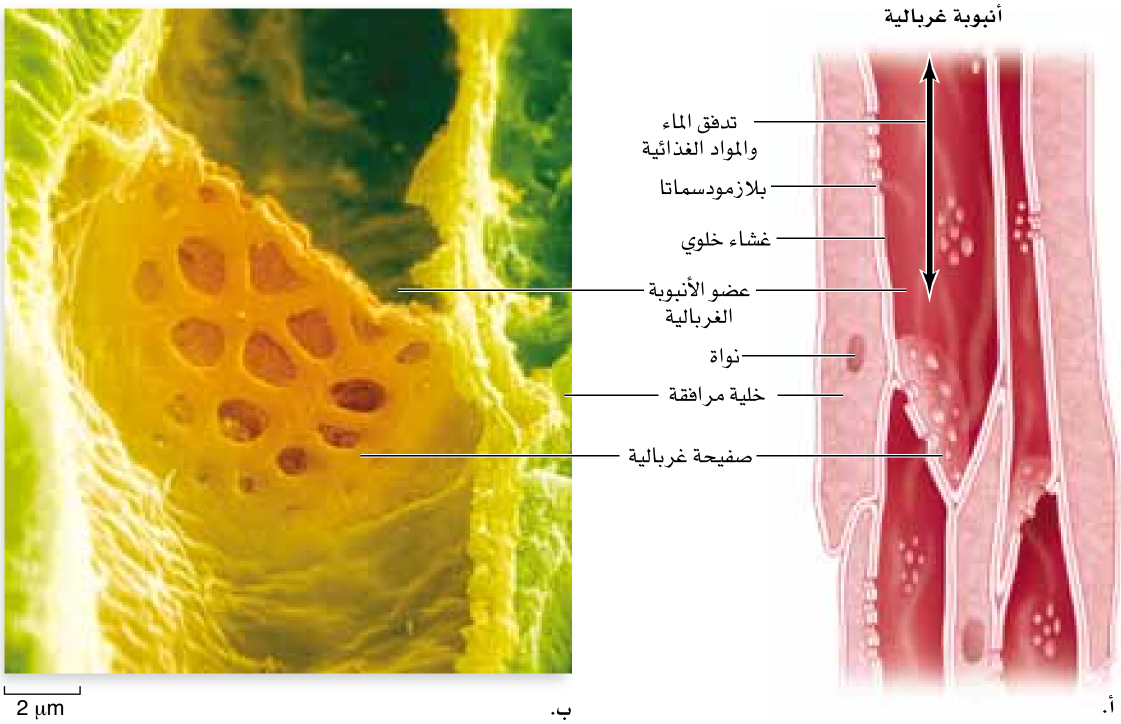
إن كل واحدة من الأنبوبة الغربالية مرتبطة بالخلية البرنشيمية المتخصصة المسماة الخلية المرافقة *Companion cell*. وتقوم الخلايا المرافقة على ما يبدو ببعض الوظيفة الأيضية اللازمة للحفاظ على الأنابيب الغربالية المرتبطة بها. ففي مغطاة البذور، تقوم خلية عادية بدائية بانقسام غير متناظر لإنتاج خلية أنبوبة غربالية وخليتها المرافقة. وتحتوي الخلية المرافقة كل مكونات الخلية البرنشيمية العادية، بما فيها الأنوية، والكثير من **البلازمودسماتا Plasmodesmata** (التي تشكل الاتصال السيتوبلازمي بين الخلايا المتجاورة) تصل السيتوبلازم بها بالخلايا الأنبوبية الغربالية المرتبطة بها.

تحوي الخلايا الغربالية في النباتات اللازهرية خلايا ألبومينية، تعمل عمل الخلايا المرافقة، ولكنها، بخلاف الخلية المرافقة، ليست بالضرورة مشتقة من الخلية الأم نفسها، التي تعطي الخلية الغربالية المرتبطة بها. ويلاحظ أن الألياف والخلايا البرنشيمية غالبًا ما تكون موجودة بكثرة في اللحاء.

تتكون أنظمة الأدمة، والنسيج الأساسي، والوعائي من كثير من أنواع الخلايا. وتوفر أنسجة الأدمة الوقاية، في حين أن الأنسجة الوعائية تحسن النقل عبر النبات. أما النسيج الأساسي فيقوم بوظائف أيضية وتركيبية، وفي عملية التخزين كذلك.

الشكل 36-13

الأنبوبة الغربالية. أ. خلايا الأنبوبة الغربالية مكدسة، حيث توفر الصفائح الغربالية الاتصال، وتشكل الخلية الضيقة ذات النواة على يمين الأنبوبة الغربالية الخلية المرافقة. تغذي هذه الخلية الأنابيب الغربالية التي لها غشاء بلازمي وتفتقر للنواة. ب. عند النظر من الأعلى للصفيحة الغربالية في لحاء القرع، يتبين وجود ثقوب يمر عبرها السكروز والهرمونات. الصور من الدكتور ريتشارد كسل والدكتورة جين شيه (المرئيات غير المحدودة).



3-36 الجـــذور: تراكيب للتثبيت والامتصاص

للجذور نمط تنظيمي وتطوري أبسط من ذلك الذي للسيقان، وسوف ندرسها أولًا. ويجب أن نتذكر، مع ذلك، أن الجذور ظهرت بعد السيقان، وأنها تشكل ابتكارًا للعيش على اليابسة.

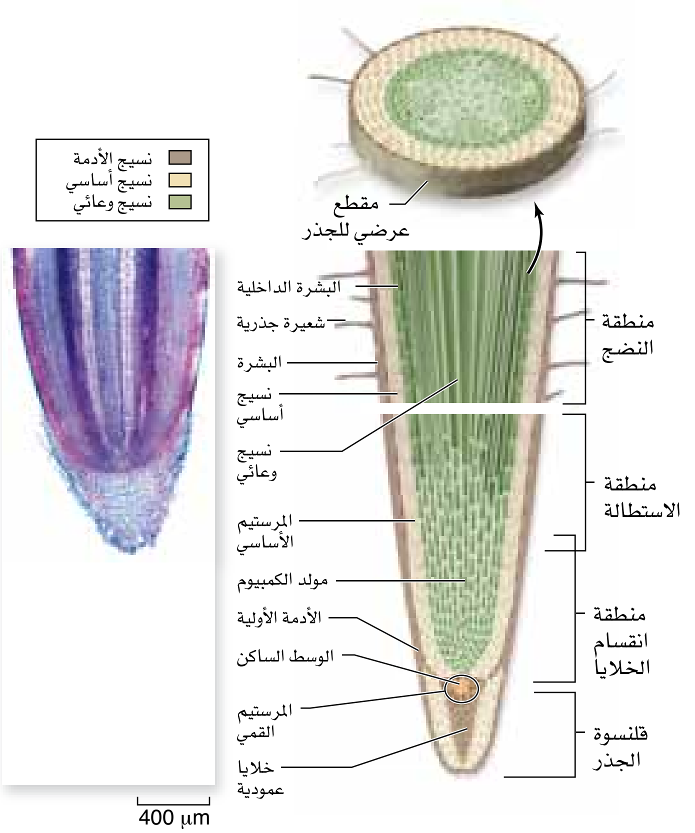
تتكيف الجذور للنمو تحت الأرض وامتصاص الماء والمواد المذابة

هناك أربع مناطق يمكن النظر إليها عمومًا عند دراسة الجذور النامية هي: قلنسوة الجذر، ومنطقة انقسام الخلايا، ومنطقة الاستطالة، ومنطقة النضج (الشكل 36-14). وتكون الحدود بين المناطق الثلاثة الأخيرة غير واضحة تمامًا.

وعند انقسام بادئات القمة، تشكل الخلايا الجديدة التي ستنتهي عند قمة الجذر خلايا قلنسوة الجذر. أما الخلايا التي ستبقى في الاتجاه المعاكس، فتمر عبر المناطق الثلاث الأخرى، قبل أن تنتهي من عملية التمايز. وعند النظر في هذه المناطق المختلفة، تخيل دائمًا أن قمة الجذر تتعمق في التربة نحو الأسفل، وتنمو بفعالية. إن هذا يعاكس الانطباع الثابت للجذر الذي تنقله لنا الصور والأشكال.

قلنسوة الجذر *Root cap*

ليس هناك في الساق ما يقابل قلنسوة الجذر. إنها مكونة من نوعين من الخلايا: الخلايا العمودية الداخلية *Columella cells* (التي تشبه الأعمدة)، والخارجية، وهي خلايا قلنسوة الجذر *Root cap cells* الجانبية، التي تستمر في التكون من المرستيم



الشكل 36-14

تركيب الجذر. قمة الجذر في الذرة *Zea mays*.

القمي للجذر. وفي بعض النباتات ذات الجذور الكبيرة، تبدو القلنسوة بوضوح، ووظيفتها الرئيسة حماية الأنسجة الطرية خلفها، عندما يؤدي النمو لامتداد الجذر عبر حبيبات التربة المحرشة غالبًا. تفرز أجسام جولجي الموجودة في الخلايا الخارجية للقلنسوة مادة مخاطية، وتطلقها عبر جدر الخلايا إلى الخارج. وتتجدد خلايا القلنسوة من الداخل؛ لأنّ معدل حياتها أقل من أسبوع، وتكون هذه العملية مصحوبة بتكون مادة مخاطية مقللة للاحتكاك، وتسهل تحرك الجذر في التربة. هذه المادة اللزجة، توفّر أيضًا وسطًا لنمو البكتيريا المفيدة والمثبتة للنيتروجين في جذور نباتات مثل البقوليات. وتتكون قلنسوة جذرية جديدة عندما تتم إزالة الموجودة قصدًا أو بصورة عارضة.

تعمل القلنسوة على إدراك الجاذبية. وتكون الخلايا العمودية عالية التخصص، وذات شبكة أندوبلازمية في الأطراف، وتكون النواة متموضعة في وسط الخلية أو أعلاها. وهي لا تحتوي فجوات كبيرة. تحتوي الخلايا العمودية البلاستيدات النشوية *Amyloplasts* (المحتوية على حبيبات النشا) التي تقوم بالتجمع على جوانب الخلايا التي تواجه فعل الجاذبية. وعند وضع نبات مزروع في وعاء على جانبه، تندفع البلاستيدات النشوية للأسفل في الاتجاه الأقرب لمصدر الجاذبية، وتنحني الجذور في ذلك الاتجاه.

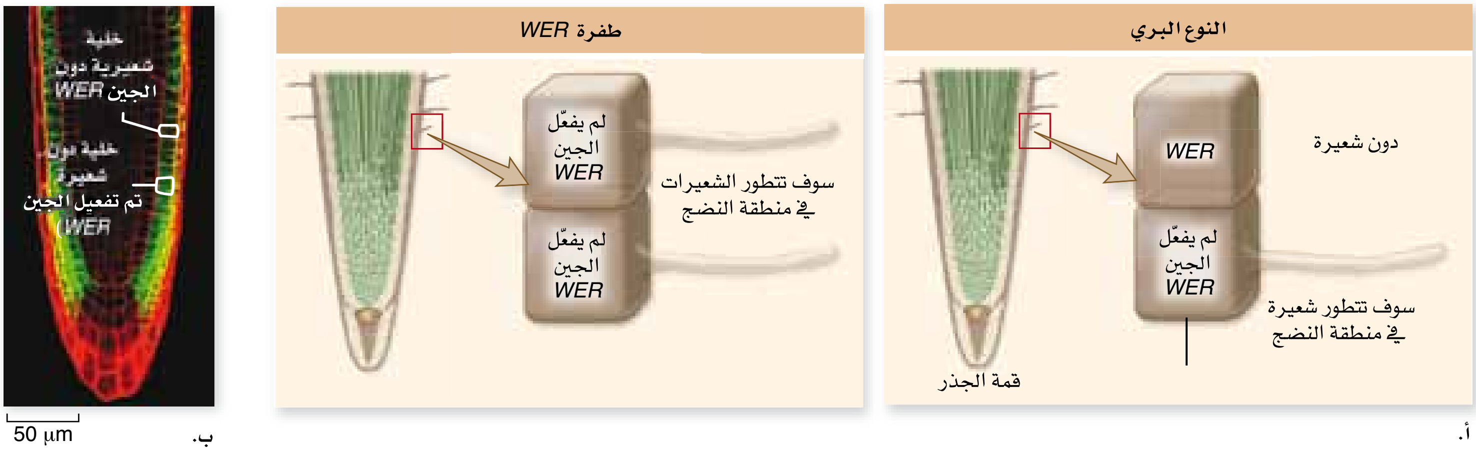
وقد استعمل الليزر لقتل خلايا عمودية منفردة في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis*. لقد وجد أن خليتين فقط كافيتان للإحساس بالجاذبية! إن طبيعة الاستجابة للجاذبية غير معروفة بالضبط، إلا أن بعض الأدلة تشير إلى أن أيونات الكالسيوم في البلاستيدات النشوية تؤثر في توزيع هرمونات النمو (الأكسين في هذه الحالة) في الخلايا. وقد توجد آليات ترميز عدة، حيث لوحظ أن انحناء الجذور يتم بغياب الأكسين. والفرضية الحالية تقول: إن إشارة كهربائية تتحرك من الخلايا العمودية في اتجاه الخلايا في منطقة الاستطالة (وهي المنطقة الأقرب لمنطقة الانقسام في الخلية).

منطقة انقسام الخلية

يقع المرستيم القمي في وسط قمة الجذر في المنطقة المحمية بالقلنسوة الجذرية. يحدث معظم النشاط في **منطقة انقسام الخلية Zone of cell division** هذه تجاه أطراف المرستيم، حيث تنقسم الخلايا كل 12-36 ساعة، وغالبًا بصورة دورية، حيث تصل أعلى درجة انقسام مرة أو مرتين في اليوم.

إن معظم هذه الخلايا مكعبة الشكل أساسًا، وبها فجوات صغيرة ونواة وسطية كبيرة نسبيًّا. والخلايا سريعة الانقسام هذه هي خلايا جديدة ناتجة عن المرستيم القمي. وهناك مجموعة من الخلايا في وسط مرستيم الجذر القمي، تسمى الوسط الساكن *Quiescent center*، إذ قليلًا ما تنقسم. إن وجود هذا الوسط الساكن مفهوم، إذا فكرنا في كرة صلبة تتمدد، حيث يترتب على السطح الخارجي أن يتمدد بسرعة أكبر من الوسط. تنقسم خلايا المرستيم القمي الجديدة دون تأخير، مكونة الأنسجة الأولية الثلاثة التي نوقشت سابقًا، وهي: الأدمة الأولية، والكمبيوم الأولي، والمرستيم الأساسي.

وقد تم التعرف إلى جينات في الجذور البسيطة لنبات رشاد الجدران مسؤولة عن تنظيم أنماط هذه الأجهزة النسيجية. ويبدأ تحديد أنماط هذه الخلايا في هذه المنطقة، إلا أن التعبير التشريحي والشكلي الخارجي لهذه الأنماط لا يتم الإفصاح عنه إلا عند وصول الخلايا منطقة النضج.



الشكل 36 – 15

تفعيل (التعبير عن) الجين النسيجي المتخصص. أ . يتم تفعيل جين *WEREWOLF* في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* في بعض خلايا البشرة، وليس في كلها، فيمنع تكون الشعيرة الجذرية، وتكوّن طفرة *wer* مغطاة بالشعيرات الجذرية. **ب.** يرتبط مثير *wer* بعملية تشفير الجين المسؤول عن بروتين أخضر متوهج، ويستعمل لإنتاج نباتات عابرة جينيًّا. ويبين التوهج الأخضر خلايا البشرة غير الشعيرية، حيث يُفعّل الجين. ويبين اللون الأحمر حدود الخلايا.

فعلى سبيل المثال، نجد أن الجين *WEREWOLF (WER)* ضروري لتنميط نوعي خلايا بشرة الجذر، تلك الحاملة للشعيرات الجذرية، والأخرى الفاقدة لها (الشكل 36-15). وتحمل النباتات الحاملة للطفرة *wer* المزيد من الشعيرات الجذرية؛ لأن *WER* ضروري لمنع تكون الشعيرة الجذرية في النباتات الفاقدة لهذه الشعيرات في خلايا البشرة. وبالصورة نفسها، فإن جين *SCARECROW (SCR)* ضروري في تمايز الخلايا الأساسية (الشكل 36-16). تخضع خلية مرستيمية أساسية لانقسام غير متناظر، يؤدي لظهور أسطوانتين من الخلايا من واحدة، إذا وُجد جين *SCR*. وتصبح طبقة الخلايا الخارجية النسيج الأساسي، وتعمل على وظيفة التخزين. أما الطبقة الخلوية الداخلية فتكوّن البشرة الداخلية التي تنظم حركة الماء والمواد المذابة عبر المحور الوعائي للجذر (انظر الشكل 36-5). تكوّن الطفرة *scr* في المقابل طبقة واحدة من الخلايا، التي تحوي صفات خلايا البشرة الداخلية والخلايا الأساسية.

ويوضح *SCR* أهمية توجه انقسام الخلية. وإذا تغيّر مكان الخلية بسبب خطأ في انقسامها أو قتل خلية أخرى، فإن الخلية تتشكل اعتمادًا على موضعها الجديد.

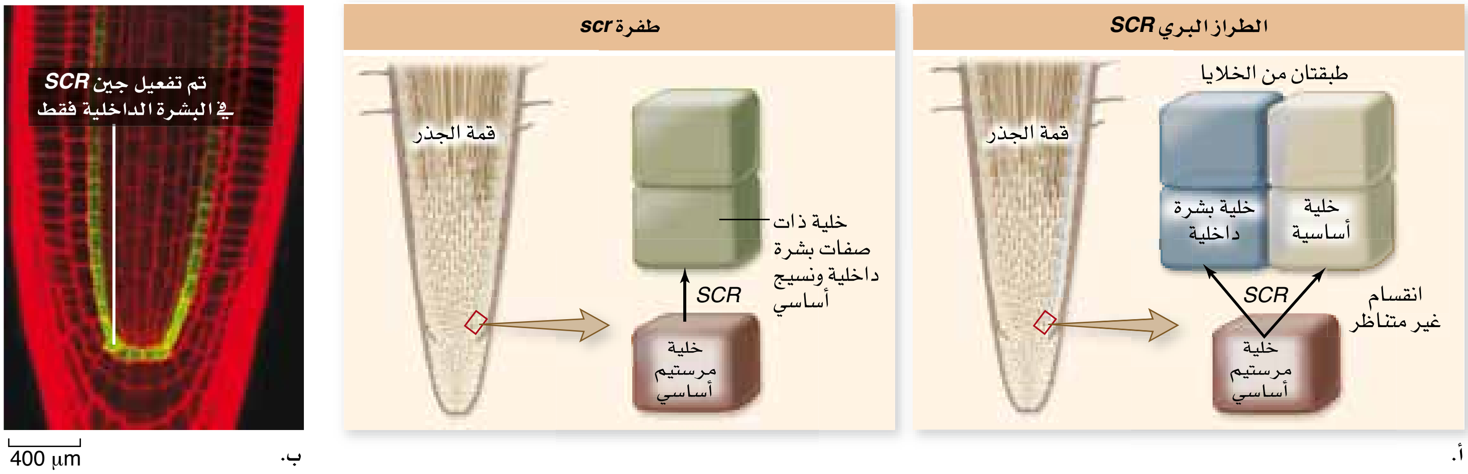
ويتحدد مصير معظم الخلايا النباتية من خلال مكانها نسبة إلى الخلايا الأخرى.

منطقة الاستطالة *Zone of elongation*

تستطيل الجذور في منطقة الاستطالة؛ لأن طول الخلايا الناتجة عن المرستيم الأولي يصبح أكبر مرات عدة من عرضها، ويزداد عرضها قليلًا كذلك. وتتحد الفجوات الصغيرة، وتنمو لتشكل 90% أو أكثر من حجم كل خلية. ولا تحدث بعدها أي زيادة في حجم الخلايا فوق منطقة الاستطالة. وتبقى الأجزاء المكتملة الناضجة ساكنة طوال حياة النبات باستثناء زيادة في القطر.

منطقة النضج *Zone of maturation*

تتمايز الخلايا التي تمت استطالتها في منطقة الاستطالة، لتصبح أنواع خلايا متخصصة في منطقة النضج (الشكل 36-14). وتنضج خلايا أسطوانة سطح الجذر لتعطي خلايا البشرة، التي تحتوي على كيوتيكل رقيق جدًا، وتشمل خلايا شعيرات جذرية وأخرى دون شعيرات. ومع أن الشعيرات الجذرية غير مرئية حتى



الشكل 36–16

ينظّم جين SCARECROW انقسام الخلية غير المتناظر. أ. هناك حاجة لجين *SCR* لإتمام الانقسام الخلوي غير المتناظر المؤدي لتمايز الخلايا الجديدة، إلى خلايا بشرة داخلية وخلايا أساسية. **ب.** تم إلحاق محفز الجين *SCR* لجين مسؤول عن بروتين أخضر متوهج. فُعِّلَ الجين *SCR* فقط في خلايا البشرة الداخلية، وليس في الخلايا الأساسية.

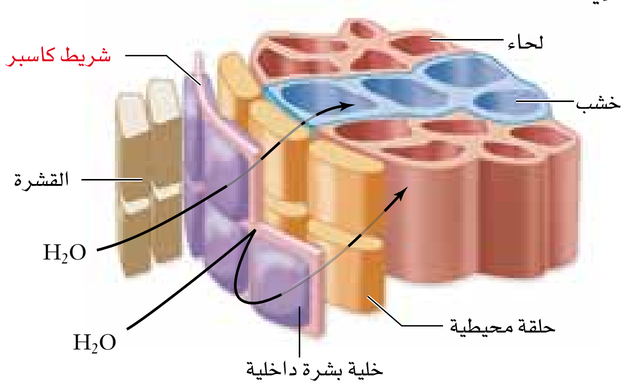
هذه المرحلة من التكون، فإن مصيرها قد تحدد من قبل كما رأيت في أنماط تفعيل *WER* (انظر الشكل 36-15).

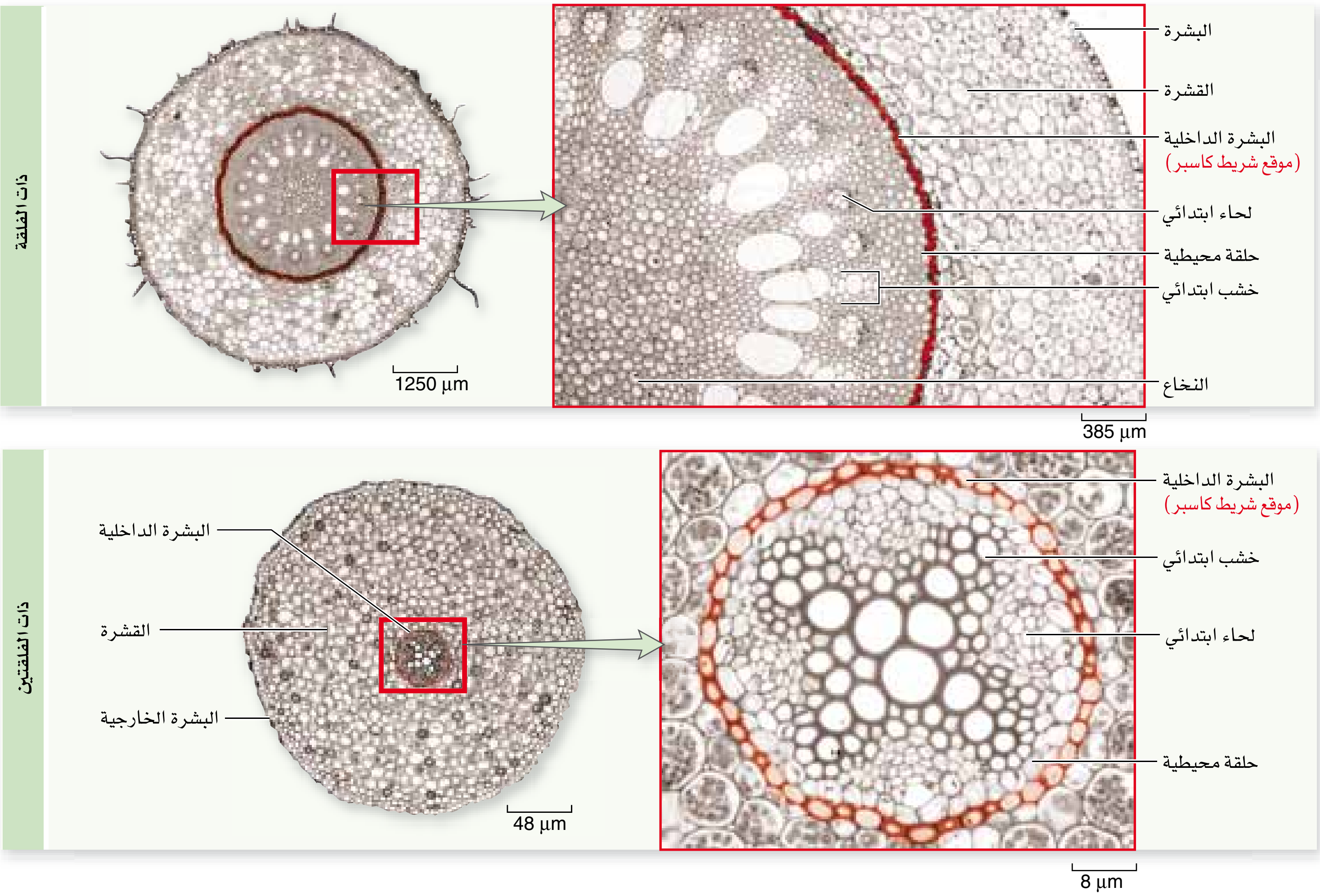
ويمكن أن تغطي الشعيرات الجذرية أكثر من 37,000 سم مربع من سطح الجذر، وتصل بلايين عدة للنبات الواحد. وهي تؤدي لزيادة كبيرة في المساحة السطحية للجذر، ما يؤدي لزيادة القدرة الامتصاصية له. وتدخل البكتيريا المثبتة للنيتروجين الجوي إلى النبات من خلال الشعيرات الجذرية، محولة النيتروجين لنوع قابل للاستعمال من قبل البقوليات. وعند دخول هذه البكتيريا للنبات، فإنها توجهه لبناء عقد حولها لتثبيت النيتروجين (انظر الفصل الـ 39).

تُنتج الخلايا البرنشيمية عن طريق المرستيم الأساسي الواقع مباشرة في داخل البشرة. يسمى هذا النسيج **القشرة Cortex**، ويمكن أن يكون عرضه طبقات عدة من الخلايا التي تعمل على تخزين الغذاء. وكما تم وصفه، فإن الحد الداخلي للقشرة يتمايز مكونًا أسطوانة من طبقة واحدة من **البشرة الداخلية Endodermis**، بعد عملية انقسام غير متناظرة، تم تنظيمها عن طريق جين *SCR* (الشكل 36-16 والشكل 36 – 17).

ويتم ترصيع (تشبيع) الجدر الأولية للبشرة بمادة سوبرين *Suberin*، وهي مادة دهنية غير نفاذة للماء. ويتم إنتاج هذا السوبرين على شكل حلقات، تسمى **شريط كاسبر Casparian strip**، الذي يحيط كل جدار خلية بشرة مجاورة بشكل عمودي على سطح الجذر (انظر الشكل 36-17). وتمنع هذه الخطوط عملية النقل بين الخلايا، ويكون السطحان الموازيان لسطح الجذر الطريقَ الوحيد نحو النسيج الوعائي للجذر، حيث يسيطر الغشاء الخلوي على كل ما يمر خلاله.

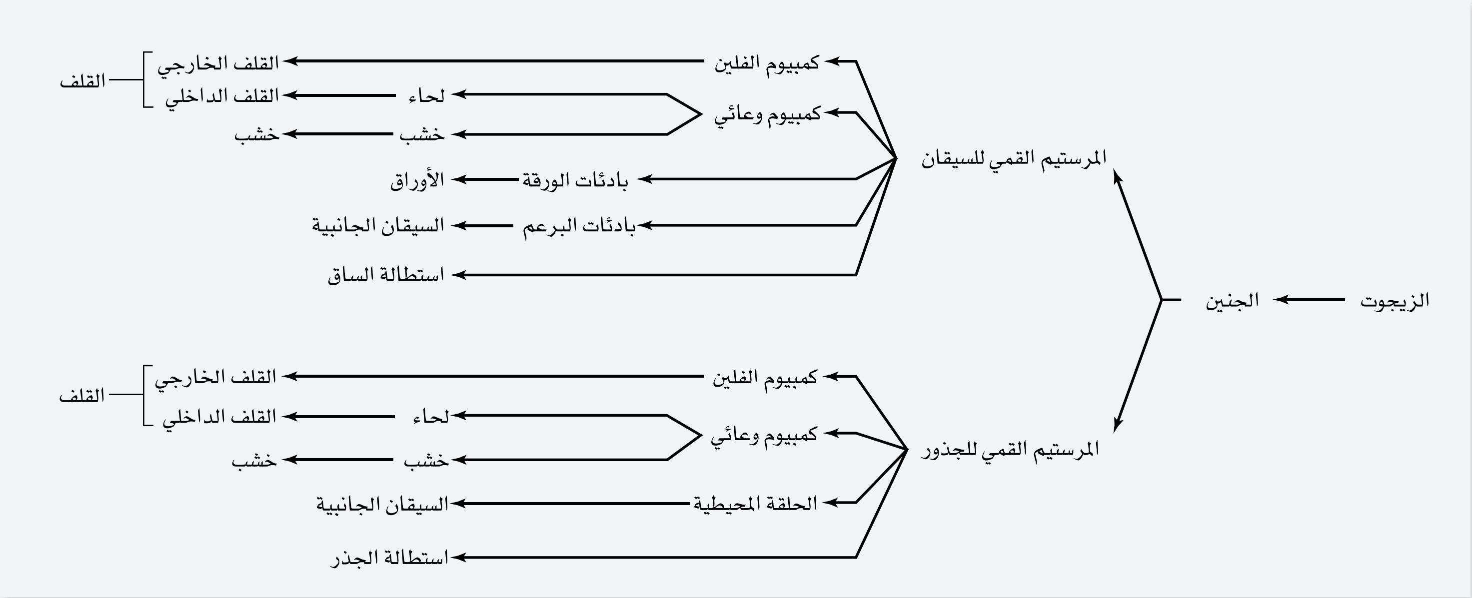
ويُشار إلى كل الأنسجة الموجودة داخل البشرة الداخلية عمومًا **بالأسطوانة Stele**. نجد بجانب البشرة الداخلية مباشرة، وإلى الداخل منها أسطوانة من الخلايا





الشكل 36–17

مقطع عرضي في منطقة النضج في الجذر. تحوي ذوات الفلقة وذوات الفلقتين أشرطة كاسبر، كما هو مبين في المقطع العرضي لنبات البريار الأخضر (العليق) *Smilax* وحيد الفلقة ونبات الحوذان *Ranunculus* ثنائي الفلقة. شريط كاسبر هو حلقة مقاومة للماء، تجبر الماء والمعادن على العبور عبر الأغشية البلازمية، وليس عبر الفراغات في الجدر الخلوية.



الشكل 36 – 18

مراحل التمايز في الأنسجة النباتية

البرنشيمية التي تعرف **بالحلقة المحيطية** (البريسيكل) **Pericycle**. وتنقسم خلايا الحلقة المحيطية حتى بعد نضجها، ويمكنها أن تعطي جذورًا جانبية، وفي ذوات الفلقتين، المرستيمين الجانبيين، أي الكمبيوم الوعائي وكمبيوم الفلين.

تتمايز الخلايا الناقلة للماء في الخشب الأولي، لتكون محورًا صلبًا في وسط جذور ذوات الفلقتين الصغيرة. وفي مقطع عرضي لجذر ذوات الفلقتين الحقيقية، يشكل المحور الوسطي للخشب الابتدائي غالبًا شكلًا نجميًّا، وله ما بين ذراعين إلى أذرع عدة شعاعية، تشير في اتجاه الحلقة المحيطية (انظر الشكل 36-17). وأمّا في جذور ذوات الفلقة الواحدة، وبعض ثنائية الفلقة، فنلاحظ الخشب الابتدائي في حزم وعائية محددة، تترتب على شكل حلقة تحيط بالخلايا البرنشيمية التي تسمى النخاع *Pith* في وسط الجذر تمامًا (انظر الشكل 36 - 17). ويتكون اللحاء الابتدائي من خلايا منشغلة في نقل الغذاء، وتتمايز في مجموعات من الخلايا مجاورة للخشب في جذور ذوات الفلقة وذوات الفلقتين.

وفي ذوات الفلقتين الحقيقية، ونباتات أخرى ذات نمو ثانوي، يصبح جزء من الحلقة المحيطية والخلايا البرنشيمية بين اللحاء والخشب الكمبيوم الوعائي للجذر الذي يبدأ إنتاج الخشب الثانوي إلى الداخل واللحاء الثانوي إلى الخارج. وفي النهاية، نجد أن الأنسجة الثانوية تتخذ شكل أسطوانات متحدة المركز، ويتحطم اللحاء الابتدائي والقشرة والبشرة، ويتم التخلص منها بإضافة الأنسجة الثانوية الجديدة.

وفي الحلقة المحيطية في النباتات الخشبية، يسهم كمبيوم الفلين في تكوين القلف الخارجي، حيث سيتم بحث ذلك بالتفصيل عند النظر إلى السيقان. وفي حالة النمو الثانوي في ذوات الفلقتين الحقيقية، فإن كل شيء خارج الأسطوانة يتم فقده، والاستعاضة عنه بالقلف. ويلخص (الشكل 36-18) عملية التمايز التي تحدث في نسيج نباتي.

الشكل 36–19

خمسة أنواع من الجذور المتحورة. **أ.** الجذور الإسنادية للذرة التي تنشأ من الساق، وتحفظ النبات قائمًا. **ب.** ترتبط السحلبيات الهوائية بالأشجار بعيدًا عن التربة الاستوائية. وجذورها متكيفة للحصول على الماء من الهواء، وليس من التربة. **جـ.** الحوامل التنفسية هي نموات خارجية إسفنجية تنمو من الجذر السفلي. **د.** جذر خازن للماء يزن أكثر من 25 كجم. **هـ.** الجذور الدعامية لشجرة التين الاستوائي.

أ.

ب.

تقوم الجذور المتحورة بوظائف متخصصة

تُنتج معظم النباتات إما مجموعًا جذريًّا رئيسًا يتميز بجذر كبير منفرد مع جذور فرعية صغيرة، أو مجموعًا جذريًّا ليفيًّا مكونًا من كثير من الجذور الصغيرة ذات الأقطار المتشابهة. ومع ذلك، فإن بعض النباتات تحمل جذورًا متحورة لأداء وظائف متخصصة، إضافة إلى تلك الوظيفة المتعلقة بعملية التثبيت والامتصاص.

ولا تتكون كل الجذور من جذور موجودة أصلًا. فكل جذر يظهر على طول الساق أو في مكان غير مكان جذر النبات، يطلق عليه **الجذر العرضي Adventitious**. فعلى سبيل المثال، نجد النباتات المتسلقة، مثل اللبلاب، تنتج جذورًا من سيقانها، ما يمكنها من تثبيت السيقان على الجذوع أو الجدران. ويعتمد تكوين الجذور العرضية في نبات اللبلاب على المرحلة التطورية للسيقان، فعند دخول السيقان مرحلة النضج التطوري، لا تعود قادرة على إنشاء هذه الجذور، وسنبحث فيما يأتي وظائف الجذور المتحورة.

الجذور الإسنادية Prop Roots تنتج بعض وحيدة الفلقة مثل الذرة جذورًا عرضية من الأجزاء السفلى في الساق، وهذه الجذور الدعامية تنمو في اتجاه التربة، وتساعد النبات على مقاومة الرياح (الشكل 36-19أ).

الجذور الهوائية Arial Roots السحلبيات الهوائية التي تتعلق على أغصان الأشجار، وتنمو غير متصلة مع التربة (إلا أنها غير طفيلية)، لها جذور تمتد في الهواء (الشكل 36-19ب)، وتحمل بعض هذه الجذور الهوائية بشرة سميكة مكونة من طبقات عدة من الخلايا، وهذا تكيف لتقليل فقدان الماء. ويمكن لهذه الجذور أن تكون خضراء وقادرة على القيام بعملية البناء الضوئي، كما هي الحال في نبات الفانيلا *Vanilla planifolia*.

الجذور التنفسية Pneumatophores يمكن لبعض النباتات التي تنمو في المستنقعات والأماكن الرطبة الأخرى أن تنتج من جذورها المغمورة تحت الماء نموات إسفنجية خارجية تسمى الحوامل التنفسية *Pneumatophores*. وتمتد هذه الأجسام عادة سنتمترات عدة فوق سطح الماء، ما يساعد على توفير الأكسجين للجذور تحتها (الشكل 36-19ج).

الجذور الانقباضية Contractile Roots إن الجذور في أبصال الزنابق، وفي كثير من النباتات الأخرى مثل الهندباء تنقبض من خلال اتخاذ شكل الحلزون؛ لشد النبات لعمق أكثر في التربة كل عام إلى أن تصل إلى منطقة ذات حرارة ثابتة. ويمكن للجذور الانقباض بما يعادل طولها الأصلي من خلال تحلزنها كبرغي، نتيجة لزيادة سمك الخلايا وانقباضها.

الجذور المتطفلة Parasitic Roots تنتج سيقان بعض النباتات المفتقرة للكلوروفيل، كما في نبات الهالوك *Cusscuta* spp جذورًا تشبه الأوتاد، تسمى الماصات *Haustoria*، وتخترق النبات العائل الذي تلتف حوله. وتقيم الماصات اتصالًا بالأنسجة الناقلة للعائل، وتتطفل عليه فعليًّا.

الجذور الخازنة للغذاء Food Storage Roots يُنتج الخشب في الجذور المتفرعة للبطاطا الحلوة والنباتات المشابهة، وعلى فترات، كثيرًا من الخلايا البرنشيمية الإضافية التي تخزن كميات كبيرة من النشويات. وتحوي نباتات مثل: الجزر، والبنجر، والفجل، والقرع، والجزر الأبيض تشكيلات من السيقان والجذور التي تقوم بوظيفة خزن الغذاء أيضًا. وتبين قطاعات عرضية في هذه الجذور تعدد حلقات النمو الثانوي.

جذور خزن الماء Water Storage Roots يقوم بعض أفراد العائلة القرعية (القثائية)، خصوصًا تلك التي تنمو في المناطق الجافة بإنتاج جذور لخزن الماء، يصل وزنها إلى 50 كجم أو أكثر (الشكل 36-19د).

الجذور الدعامية Buttress Roots يلاحظ في بعض أنواع التين والنباتات الاستوائية الأخرى إنتاج جذور دعامية ضخمة عند قاعدة الجذع، وتوفر هذه درجة عالية من الثبات (الشكل 36-19هـ).

يتكون النظام الجذري من المرستيم القمي المحمي بقلنسوة الجذر، وتقوم الجذور الجانبية والشعيرات الجذرية بزيادة كمية الماء والمعادن التي يمكن نقلها عبر الأنسجة الوعائية لبقية أجزاء النبات. وتحسّن الجذور المتحورة واحدة أو أكثر من الصفات الرئيسة للنظام الجذري.

ج.

د.

هـ.

4-36 السيقان: دعامات للأعضاء فوق سطح الأرض

تتشكل التراكيب الداعمة للنظام الخضري في النباتات الوعائية من كتلة السيقان الممتدة من النظام الجذري تحت سطح التربة إلى الهواء، حيث تصل أحيانًا إلى ارتفاعات كبيرة. ومعروف أن السيقان الصلبة القادرة على الارتفاع عكس الجاذبية تشكل تكيفًا قديمًا مكّن هذه النباتات من الانتقال إلى الأنظمة البيئية لليابسة.

تحمل السيقان الأوراق والأزهار وتدعم وزن النبات

كما هي الحال في الجذور، تحوي السيقان ثلاثة أنواع من الأنسجة النباتية. وتخضع السيقان أيضًا للنمو الناتج عن انقسام الخلايا في المرستيم الجانبي والقمي. ويمكن النظر للساق، على أنه المحور الذي تنمو منه السيقان أو الأعضاء الأخرى. وتكون المرستيمات القمية للساق قادرة على إنتاج هذه السيقان والأعضاء الجديدة.

التركيب الخارجي للساق

ينشئ المرستيم القمي الخضري أنسجة الساق، وينتج بصورة مستمرة انتفاخات (البادئات) قادرة على التشكل لتعطي الأوراق وسيقانًا أخرى أو حتى زهورًا (الشكل 36-2). ويمكن أن تترتب الأوراق على شكل حلزون حول المحور، أو أن تتكون في أزواج متقابلة، أو متبادلة مع بعضها، وقد توجد على شكل دوائر من ثلاث أو أكثر (الشكل 36-21). الترتيب الحلزوني هو الأكثر شيوعًا، فلأسباب غير مفهومة، يميل تسلسل الأوراق إلى التموضع على زوايا 137.5 فيما بينها.

وهذه الزاوية ترتبط بالوسيط الذهبي، وهي نسبة رياضية موجودة في الطبيعة. فهي زاوية التفاف الأصداف في بعض الرخويات. وقد تم استعمال الوسيط الذهبي هذا في فن العمارة التقليدي اليوناني (كما هي الحال في أبعاد جدران هيكل الآلهة في اليونان)، وكذلك في الفن الحديث (على سبيل المثال في لوحات موندريان). في النباتات، يمكن أن يوفر هذا النمط لترتيب الأوراق، المسمى **تصنيف ترتيب الأوراق Phyllotaxy**، الوضع الأمثل لتعرض الأوراق لضوء الشمس.

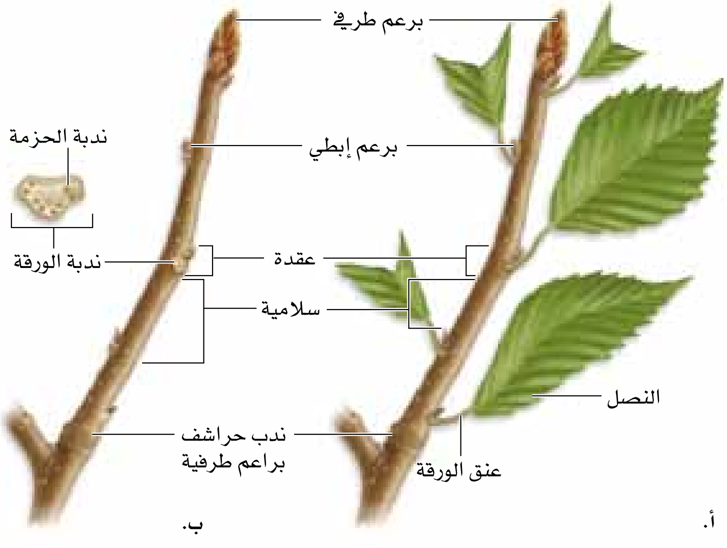
إن منطقة ارتباط الورقة بالساق تسمى **العقدة Node** ومنطقة الجذر بين عقدتين تسمى **السلامية Internode**. وعادة ما يكون للورقة نصل منبسط، وأحيانًا عنق، والزاوية بين العنق أو النصل والساق تسمى **الإبط Axil**. وينتج كل إبط **برعمًا إبطيًا Axillary Bud**. وهذا البرعم هو نتاج المرستيم القمي الخضري الابتدائي، وهو نفسه مرستيم قمي خضري. وغالبًا ما تتشكل البراعم الإبطية لتكوّن أغصانًا تحمل الأوراق أو قد تكوّن الزهور.

لا تنتج سيقان ذوات الفلقة الواحدة ولا ذوات الفلقتين العشبية الكمبيوم الفليني. فالساق في هذه النباتات عادة ما تكون خضراء وقادرة على البناء الضوئي، على الأقل في الخلايا الخارجية للقشرة المحتوية على البلاستيدات الخضراء. وفي العادة، فإن السيقان العشبية تحوي الثغور، ومن المحتمل أن تحوي كثيرًا من أنواع الشعيرات.

ويمكن للسيقان الخشبية الاستمرار عددًا من السنين، وتطور علامات مميزة، إضافة إلى الأعضاء الأصلية المتكونة (الشكل 36-22). وعادة ما تسبب البراعم الجانبية استطالة النظام الخضري خلال موسم النمو. إن بعض البراعم مثل تلك التي

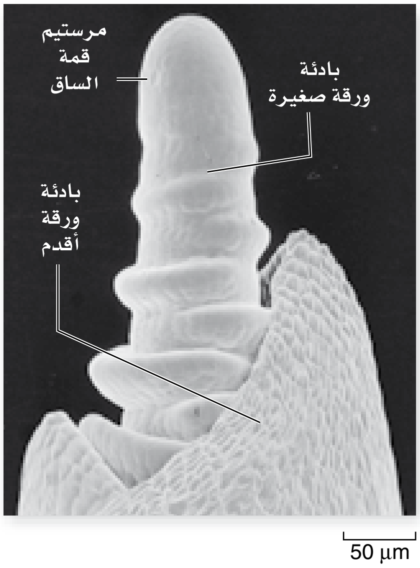
الشكل 36-21

أنواع ترتيب الأوراق. الأنواع العامة الثلاث لترتيب الأوراق، هي المتبادلة والمتقابلة والحلقية.



الشكل 36 – 22

غصن نبات خشبي. أ. في الصيف. ب. في الشتاء.



الشكل 36-20

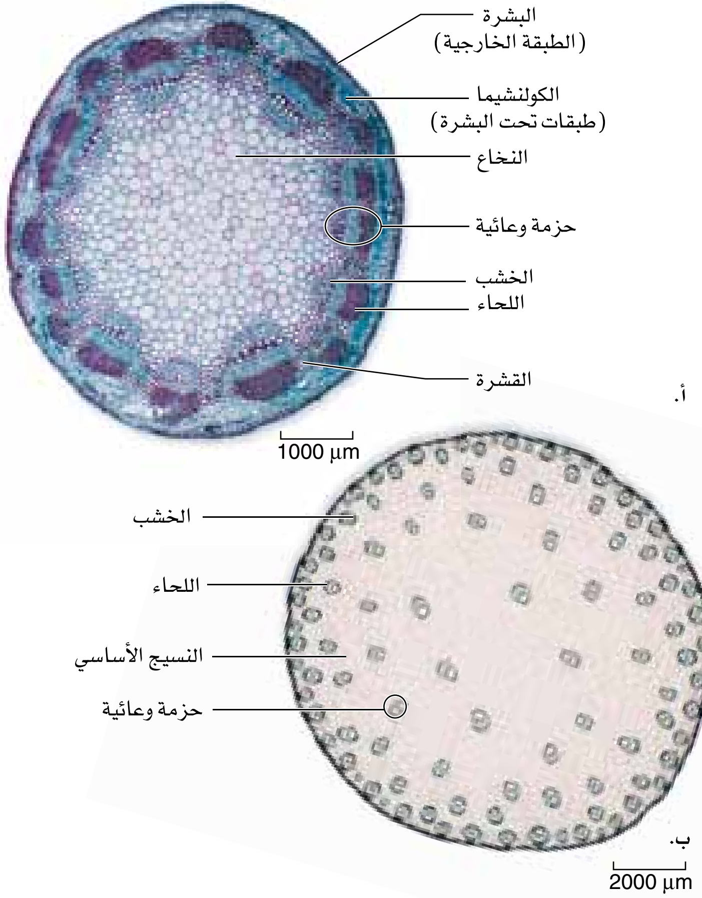
قمة الساق. صورة بالمجهر الإلكتروني الماسح للمرستيم القمي للقمح *Triticum*.

في الجيرانيوم (إبرة الراعي) غير محمية، إلا أن معظم براعم النباتات الخشبية (غير العشبية) محمية بحراشف البرعم الشتوي التي تسقط تاركة ندبًا صغيرة لحراشف البراعم في أثناء تمدد البراعم وقت النمو.

تحمل بعض الأغصان الصغيرة ندبًا صغيرة ذات أصول مختلفة. يتطور زوج من الزوائد الشبيهة بالفراشة، والمسماة الأذينات *Stipules*، عند قاعدة بعض الأوراق. ويمكن لهذه الأذينات أن تسقط تاركة ندب الأذينات. وعند تساقط أوراق النبات في الخريف، فإنها تترك ندبًا ورقية مع ندب حزم صغيرة، مشيرة إلى مكان الارتباط الوعائي. ويمكن الاعتماد على الشكل، والحجم، وبعض الصفات الأخرى لندب الأوراق للتعرف إلى أنواع النباتات متساقطة الأوراق عند تعريتها (انظر الشكل 36-22).

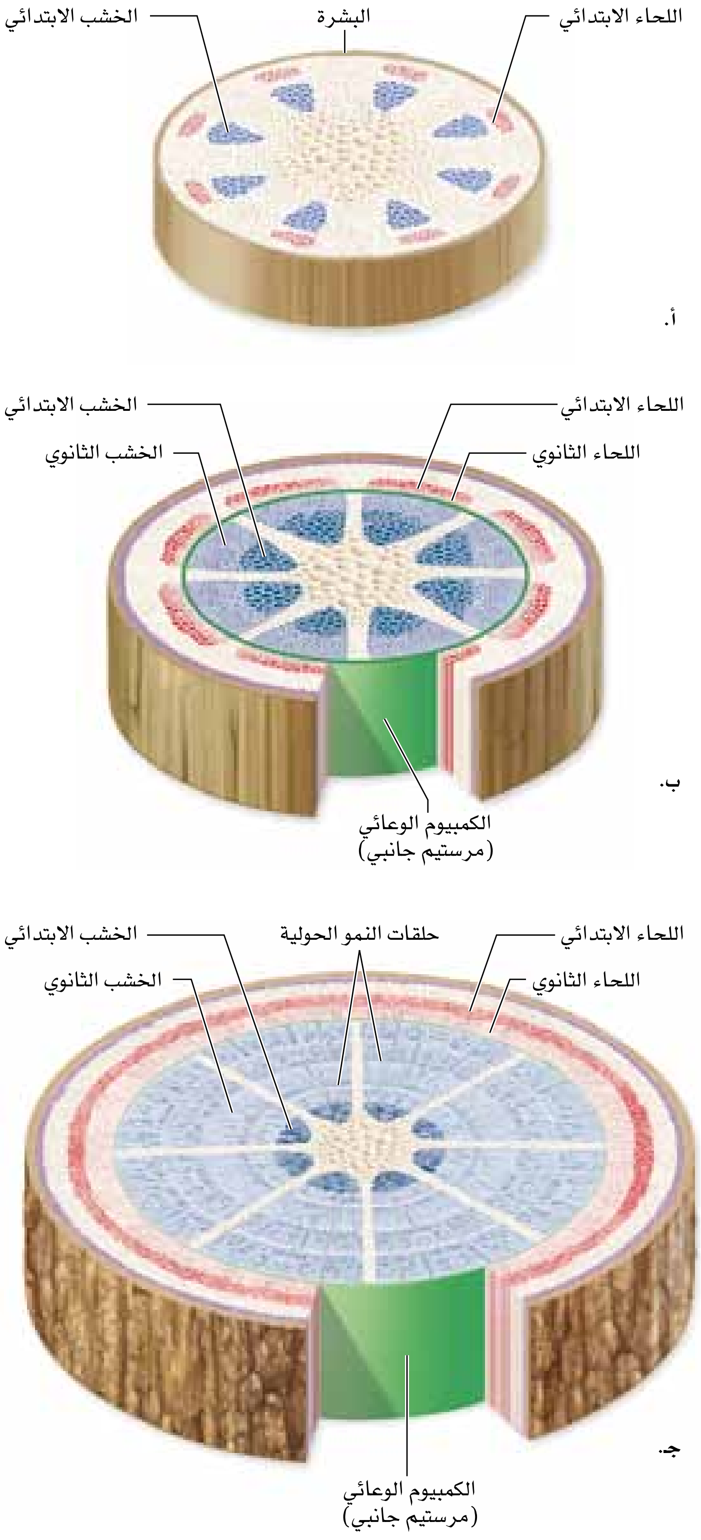
التركيب الداخلي للساق

الصفة الرئيسة المميزة لساق ذوات الفلقة وذوات الفلقتين الحقيقية هي ترتيب نظام النسيج الوعائي (الشكل 36-23). معظم الحزم الوعائية في ذوات الفلقة متناثرة عبر النظام النسيجي الأساسي، في حين أن النسيج الوعائي في ذوات الفلقتين الحقيقية يكون مرتبًا في حلقة ذات نسيج أساسي داخلي (النخاع)، ونسيج أساسي خارجي (القشرة). ويرتبط ترتيب النسيج الوعائي مباشرة بقدرة الساق على النمو الثانوي. ففي ذوات الفلقتين الحقيقية، يتكون الكمبيوم الوعائي بين الخشب الابتدائي واللحاء الابتدائي (الشكل 36-24).



الشكل 36 – 23

السيقان. مقطع عرضي لساقٍ صغيرة في (أ) ثنائي الفلقة حقيقي، نبات دوار الشمس المعروف *Helianthus annus*، حيث تترتب الحزم الوعائية حول الجزء الخارجي من الساق. **ب.** وحيد الفلقة *Zea mays*، الذرة، حيث تتبعثر الحزم الوعائية.

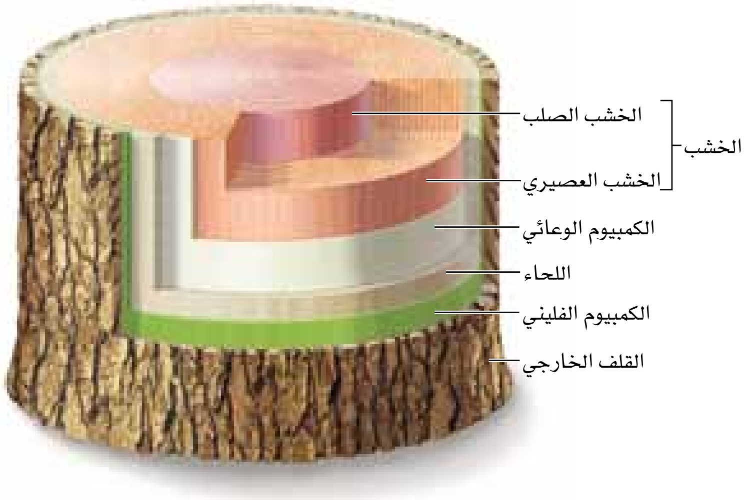


الشكل 36 – 24

النمو الثانوي. أ. يستمر النسيج الابتدائي في الاستطالة في ذوات الفلقتين، قبل بدء النمو الثانوي، لينتج المرستيم القمي نموًّا ابتدائيًّا. **ب.** عند ابتداء النمو الثانوي، ينتج الكمبيوم الوعائي أنسجة ثانوية، ويزداد قطر الساق. **ج.** في هذه الساق ذات الأربع سنوات عمرًا، تستمر الأنسجة الثانوية في النمو العرضي، ويزداد الجذع سمكًا وتخشبًا. لاحظ أن الكمبيوم الوعائي يكون أسطوانة، تمتد محوريًّا (أعلى وأسفل) في الجذور والسيقان التي تحويها.

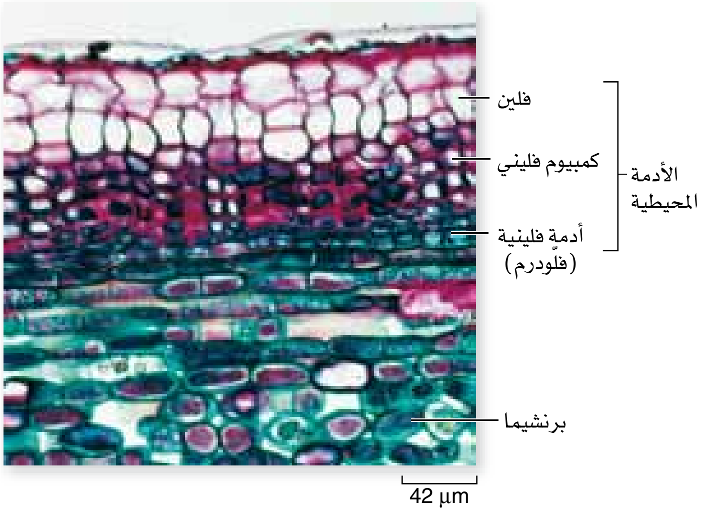
في الكثير من الحالات تشبه هذه لعبة وصل النقاط، حيث إن الكمبيوم الوعائي يربط حلقة الحزم الوعائية الابتدائية. ليس هناك طريقة منطقية لربط النسيج الوعائي الابتدائي لذوات الفلقة بصورة تسمح بزيادة موحدة في نموها المحيطي. وبافتقار ذوات الفلقة للكمبيوم الوعائي، فلا يتم بها نمو ثانوي.

وتدلل الحلقات في جذع الشجرة على أنماط النمو الحولي في الكمبيوم الوعائي؛ حيث يتغير حجم الخلايا اعتمادًا على ظروف النمو (الشكل 36-25). تتكون الخلايا الكبيرة تحت ظروف نمو جيدة مناسبة، كما في أشهر الصيف في المناطق المعتدلة. وتشير الحلقات ذات الخلايا الصغيرة للفصول ذات النمو المحدود. وفي ذوات الفلقتين الخشبية ومغطاة البذور، يظهر كمبيوم ثانٍ، وهو كمبيوم الفلين في القشرة الخارجية (أحيانًا في البشرة أو اللحاء)؛ وينتج خلايا فلينية صندوقية للخارج، ويمكنها إنتاج خلايا الفلّودرم التي تشبه الخلايا البرنشيمية نحو الداخل (الشكل 36-26).



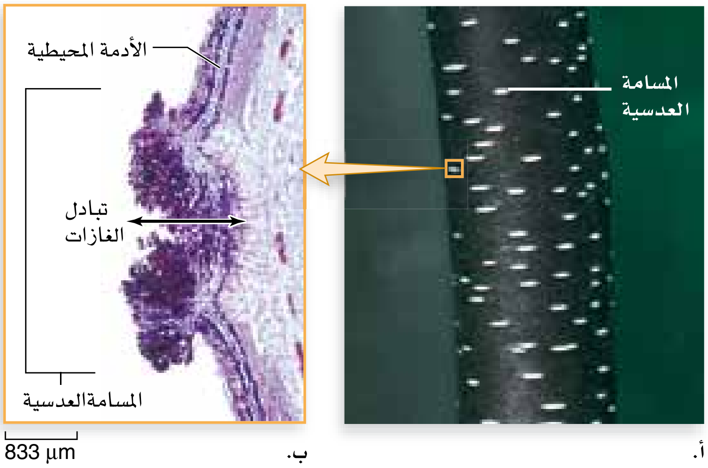
الشكل 36 – 25

ساق شجرة. يكوّن الكمبيوم الوعائي حلقات من الخشب (الخشب العصيري، والخشب الصلب غير الناقل) واللحاء، في حين ينتج كمبيوم الفلين الفلين.



الشكل 36 – 26

مقطع من الأدمة المحيطية. مرحلة مبكرة في تطور الأدمة المحيطية في الحور القطني *Populus* sp.



الشكل 36 – 27

المسامات العدسية أ. المسامات العدسية، وهي المناطق المتعددة الصغيرة الباهتة اللون والمرتفعة، مبينة هنا على قلف شجرة الكرز *Prunus cerasifera*، وهي تسمح بتبادل الغاز بين الجو المحيط، والنسيج الحي مباشرة تحت القلف في النباتات الخشبية. **ب.** مقطع عرضي في العديسة في ساق نبات البيلسان *Sambucus canadensis*.

ويشار بشكل عام لكل من الكمبيوم الفليني، والفلين، والأدمة الفلينية بالأدمة المحيطية *Periderm* (انظر الشكل 36-26). ويشكل النسيج الفليني، الذي ترصعت خلاياه بمادة طاردة للماء وهي السوبرين، القلف الخارجي *Outer bark*. ونسيج الفلين يمنع الماء والغذاء عن البشرة، حيث تموت وتنفصل. في السيقان الصغيرة، يتم تبادل الغازات بين أنسجة الساق والهواء خلال الثغور إلا أنه مع إنتاج كمبيوم الفلين، فإنه ينتج أيضًا كميات من الخلايا التي تفتقر للسوبرين تحت الثغور. تسمح هذه الخلايا المفتقرة للسوبرين باستمرار تبادل الغازات، ويطلق عليها المسامات العدسية *Lenticels* (الشكل 36-27).

تقوم السيقان المتحورة بالتكاثر الخضري، وتخزين المواد الغذائية

مع أن معظم السيقان تنمو قائمة، إلا أن بعضها يتحور لخدمة أغراض خاصة، تشمل التكاثر الخضري الطبيعي. وفي الحقيقة، فإن الانتشار الواسع لعمليات التكثير التجاري والخاص للنباتات، غالبًا ما يتضمن قطع سيقان متحورة إلى قطع صغيرة، حيث تتم بعدها زراعتها لتنتج نباتات جديدة. وعندما تصبح السيقان المتحورة اللاحقة مألوفة لديك، فعليك أن تتذكر أن السيقان عليها أوراق عند العقد مع سلاميات بينها، وبراعم على إبط الأوراق، في حين أن الجذور ليس لها أوراق أو براعم إبطية.

الأبصال Bulbs للأبصال والزنابق سيقان منتفخة تحت الأرض، وهي في الحقيقة براعم كبيرة ذات جذور عرضيّة في قواعدها (شكل36-28أ). ويتكون معظم البصلة من أوراق لحمية مرتبطة بساق صغيرة. وفي نبات البصل، تكون الأوراق اللحمية محاطة بأوراق حرشفية رقيقة، وتشكل قواعد للأوراق الطويلة الخضراء فوق سطح التربة.

الكورمات (السيقان الكعبية) Corms تُنتج نباتات مثل الزعفران، والجلاديولا، ونباتات الحديقة العشبية الأخرى الكورمات التي تشبه الأبصال. عند قطع الكورمة هذه إلى نصفين، فإنها لا تحمل أوراقًا لحمية، وبدلًا من ذلك، فإن غالبية الكورمات تتكون من الساق مع القليل من الأوراق البنية غير الفاعلة، على الخارج، وتحتها بعض الجذور العرضية.

الشكل 36–28

أنواع السيقان المتحورة.

الرايزومات Rhizomes تنتج النباتات المعمرة، والخنشارية، والسوسن الملتحي، وكثير من النباتات الأخرى الرايزومات، التي هي سيقان أفقية تنمو تحت الأرض، وغالبًا قريبة من السطح (الشكل 36 - 28ب). ولكل عقدة ورقة حرشفية صغيرة جدًا مع برعم إبطي؛ وهناك أوراق أكبر قادرة على البناء الضوئي يمكن إنتاجها عند قمة الرايزوم. تنتج الجذور العرضية على طول هذه الساق العرضية، وبصورة رئيسة على السطح السفلي.

السيقان الزاحفة والهوائية Runners and Stolons تنتج نباتات الفراولة سيقانًا أفقية، ذات سلاميات طويلة، التي لا تشبه الرايزومات في أنها تنمو على سطح الأرض، وليس تحتها. ويمكن لزاحفات عدة أن تتوزع خارجة من نبات واحد (الشكل 36-28جـ). ويستعمل بعض علماء الحياة كلمة الساق الهوائية Stolon ملازمة للزاحفات Runner، وبعضها الآخر يستخدم السيقان الهوائية لوصف سيقان ذات سلاميات طويلة (لكن دون جذور) تنمو تحت الأرض، كما في البطاطا *Solanum sp.*، مع أن البطاطا نفسها نوع آخر من السيقان المتحورة، وهي الدرنات.

الدرنات Tubers يمكن أن تتجمع النشويات في نبات البطاطا في قمم الرايزومات التي تنتفخ مكونة الدرنات، وتموت الرايزومات بعد نضج الدرنات (الشكل 36-28د). وعيون البطاطا هي براعم إبطية، تتكون في إبط الأوراق الحرشفية. وأمّا الأوراق الحرشفية الموجودة عند بدء تكون البطاطا فتسقط في الحال، تاركة ندبًا ورقية مجاورة لكل عين بطاطا ناضجة.

المحاليق (اللوالب) Tendrils تنتج كثير من النباتات المتسلقة مثل العنب واللبلاب الإنجليزي سيقانًا تعرف بالمحاليق، تلتف على الدعامات، وتساعد على التسلق (الشكل 36-28هـ). وإن بعض المحاليق الأخرى مثل تلك التي في البازيلاء والقرع، هي في الحقيقة أوراق أو وريقات متحورة.

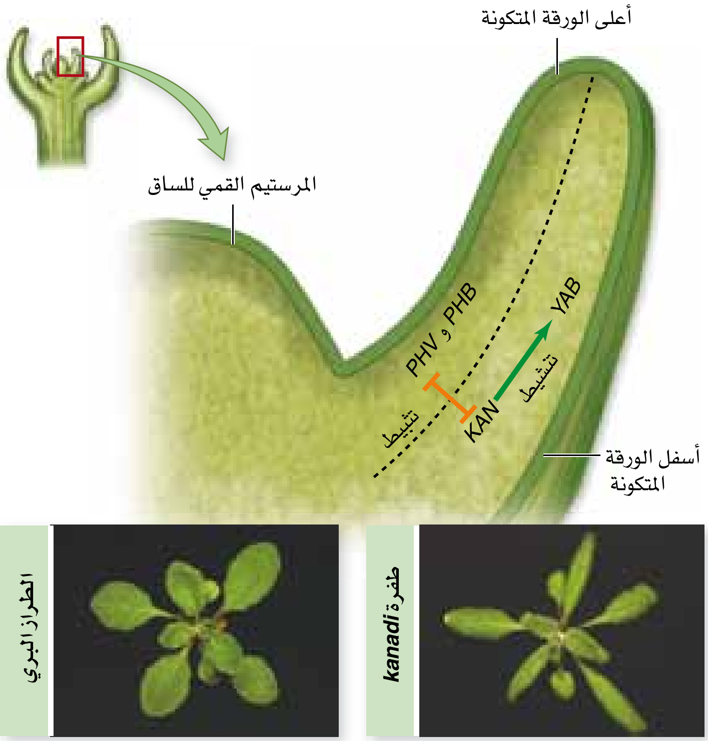
السيقان الورقية Cladophylls تنتج الصباريات وكثير من النباتات الأخرى سيقانًا منبسطة قادرة على البناء الضوئي تسمى السيقان الورقية، وهي تشبه الأوراق (شكل36- 28و). وفي الصباريات تكون الأوراق الحقيقية أشواكًا متحورة (انظر القسم الآتي).

يوسع نظام الساق (النظام الخضري) الجسم الابتدائي والثانوي للنبات بإنتاج سيقان إبطية وأعضاء تشمل الأوراق والمحاليق والأزهار. ويمكن للسيقان المتحورة أن تزيد القدرة التخزينية والبناء الضوئي.

5-36 الأوراق: أعضاء البناء الضوئي

إن الأوراق التي تبدأ على شكل بادئات بالمرستيم القمي (انظر الشكل 36-20) أساسية للحياة، كما نعرفها؛ لأنها المركز الأساسي لعملية البناء الضوئي على اليابسة، موفرة بذلك أساسًا للسلسلة الغذائية. وتنتشر الأوراق بتوسع الخلية وانقسامها. وكما هي الأذرع والأرجل في الإنسان، فالأوراق تراكيب محددة، وهذا يعني أن نموها يتوقف بعد النضج. وحيث إن الأوراق ذات أهمية للنبات، فإن صفات مثل كيفية ترتيبها، وشكلها، وحجمها، وتركيبها الداخلي تُعدّ ذات أهمية عالية، ويمكن أن تختلف كثيرًا. إن الأنماط المختلفة لها القيم التكيفية نفسها في البيئات المختلفة.

والأوراق هي امتدادات للمرستيم القمي للسيقان ولتطور الساق. وعند ظهورها أولًا على شكل بادئات، تكون غير ملتزمة بتكوين الأوراق. فقد بينت تجارب مخبرية صحة ذلك، حيث تم عزل بادئات أوراق صغيرة من الخنشار ونباتات أخرى، وتم تنميتها نسيجيًا. فإذا كانت البادئات صغيرة جدًا، فإنها سوف تكون ساقًا كاملة بدلًا من الورقة. ويحدث تموضع بادئات الأوراق وانقسام الخلايا الأولي، قبل أن تصبح هذه الخلايا ملتزمة بمسلك التكوين الجنيني للورقة.



الشكل 36 – 29

تكون الجزأين العلوي والسفلي في الأوراق. إن كثيرًا من الجينات تشكل ورقة نبات رشاد الجدران ذات السطحين العلوي والسفلي المتميزين. هذه الجينات تشمل *YABBY (YAB)* ، *KANDI (KAN)* ، *PHAVOLUTA (PHV)* ، *PHABULOSA (PHB)*. إن *RNA* لكل من *PHB* و *YAB* محدِّد للجزء العلوي من الورقة، في حين أن *KAN* و *YAB* يتم تفعيلها في خلايا الجزء الأسفل من الورقة. وتوجد علاقة تضادية بين *PHB* و *KAN*، ما يؤدي لتحديد تفعيل كل واحد منهما لمنطقة منفصلة من الورقة. يؤدي *KAN* لتفعيل *YABBY* ولتطور الجزء السفلي من الورقة. ودون وجود *KAN*، فإن كلًّا من سطحي الورقة سيتطور ليعطي الجزء العلوي منها.

تمثل التراكيب الخارجية للورقة المظهر الوعائي الخارجي

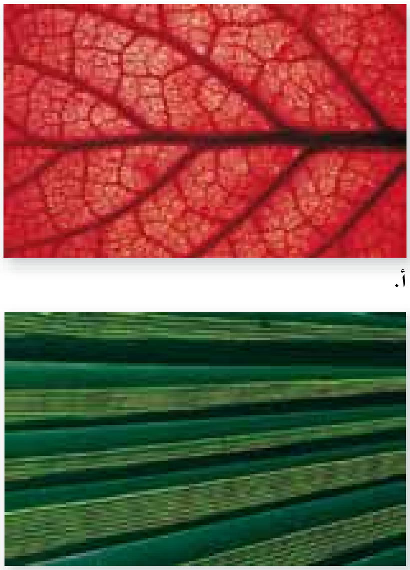
تقع الأوراق في مجموعتين مختلفتين في المظهر الخارجي، ما يمكن أن يعكس فروقًا في الأصل التطوري. **فالورقة الدقيقة Microphyll** هي ورقة بعرق واحد، يتفرع من الأسطوانة الوعائية للساق، ولا يمتد على طول الورقة. الأوراق الدقيقة غالبًا ما تكون صغيرة ومرتبطة مبدئيًا مع اللحاء (انظر الشكل 30)، ومعظم النباتات لها أوراق تسمى **الأوراق الكبيرة Megaphylls** التي تمتلك كثيرًا من العروق.

لغالبية أوراق ذوات الفلقتين الحقيقية نجد نصلًا *Blade* مسطحًا، وعنقًا رفيعة *Petiole*. ويعكس تسطح النصل انتقالًا من التماثل الشعاعي إلى التماثل الظهري–البطني (القمة–القاعدة). ويؤدي تسطح الورقة لزيادة سطح منطقة البناء الضوئي، ويبدو أن علماء الحياة على وشك بداية فهم كيفية هذا الانتقال من خلال دراسة طفرات، تفتقر للقمة والقاعدة المميزتين، وتحليل هذه الطفرات (الشكل 36-29).

إضافة إلى ذلك، فإن زوجًا من الأذينات يمكن وجوده عند قاعدة العنق، وهذه الأذينات يمكن أن تكون شبيهة بالورقة، أو على هيئة شويكات متحورة (كما في الجراد الأسود *Robinia pseudo-aracia*) أو غدد كما في شجرة الخوخ ذات الأوراق الأرجوانية *Prunus cerasifera*، وتختلف كثيرًا في حجمها من المجهرية إلى ما يوازي نصف حجم نصل الورقة.

تفتقر الأعشاب وذات الفلقة الواحدة عادة للعنق، وتميل هذه الأوراق لتغليف الساق في اتجاه القاعدة. وتتكون العروق (مصطلح يستعمل لوصف الحزم الوعائية في الأوراق) من كل من الخشب واللحاء، وتتوزع في كل نصل الورقة. إن العروق الرئيسة متوازية في معظم ذوات الفلقة، في حين أن عروق ذوات الفلقتين تكوِّن شبكة منظمة دقيقة على الأغلب (الشكل 36-30).

يكون نصل الورقة على أشكال عدة؛ تتباين من البيضوي إلى المفصص بعمق، بحيث تظهر بوصفها وريقات منفصلة. ففي **الأوراق البسيطة Simple Leaves** (الشكل 36-31أ) كتلك التي في البنفسج، أو شجرة البتولا يكون النصل غير مقسم، إلا أن الأوراق البسيطة يمكن أن تكون مسننة، ومبعجة، أو مفصصة



الشكل 36 – 30

أوراق ذات الفلقتين الحقيقية وذات الفلقة الواحدة. أ. لأوراق ذات الفلقتين الحقيقية، مثل البنفسج الإفريقي من سريلانكا عروق شبكية. ب. لأوراق ذات الفلقة الواحدة مثل البلّميط (ضرب من النخل) عروق متوازية. ورقة ذات الفلقتين عوملت بالكيماويات؛ لجعلها شفافة، ثم صبغت بصبغة حمراء لتوضيح العروق بشكل تام.

الشكل 36–31

الأوراق البسيطة والمركبة. أ. ورقة بسيطة، حافتها مفصصة بشكل كبير، مأخوذة من شجرة بلوط *Quercus robur*. **ب.** ورقة مركبة ريشية مأخوذة من نبات السدر الجبلي *Sorbus sp*. الورقة المركبة ترتبط مع برعم جانبي واحد موجود، حيث يتصل عنق الورقة مع الساق. **جـ.** أوراق مركبة راحية لمتسلق فرجينيا *Parthenocissus quinquefolia*.

بأحجام مختلفة، كما في شجر البلوط والقيقب.

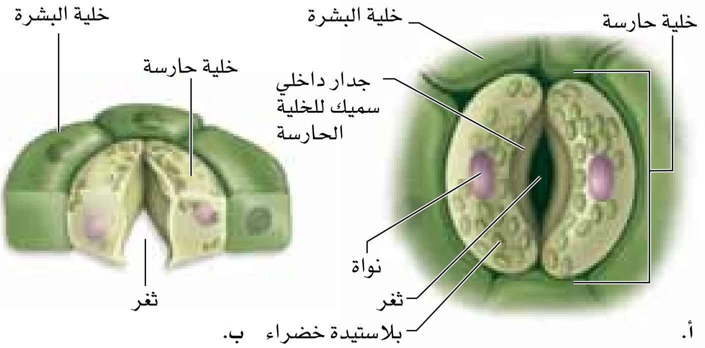
وفي **الأوراق المركبة Compound Leaves** (شكل36-31ب، جـ) كما في السدر، أو البيلسان الصندوقي، والجوز، فإن النصل مقسّم إلى وريقات، وتبقى العلاقة بين تطور الورقة المركبة والبسيطة سؤالًا مفتوحًا. لقد تمت مناقشة تفسيرين: الأول أن الورقة المركبة هي ورقة بسيطة عالية التفصص، أما الثاني فهو أن الورقة المركبة تستخدم برنامجًا تطوريًّا للسيقان، وكل وريقة كانت في مرحلة ما ورقة. ولمعالجة هذا السؤال، يستعمل الباحثون طفرات منفردة معروفًا عنها القدرة على تحويل الأوراق المركبة إلى أوراق بسيطة.

فإذا تم ترتيب الوريقات في أزواج على طول محور مركزي عام، فإن الورقة تبدو مركبة ريشية (الشكل 36 - 31 ب). أما إذا خرجت الوريقات من نقطة مشتركة عند نهاية النصل في العنق، فتكون الورقة مركبة راحية (شكل36-31جـ). وتوجد الأوراق الراحية المركبة في كستناء الحصان *Aesculus spp.* وفي متسلق فيرجينيا *Parthenocissus quinquefolia*. ويمكن أن يحمل نصل الورقة نفسها ترتيبات لعروقها مشابهة لترتيب النصل، وتسمى عندها معرّقة راحية أو ريشية.

تنظيم التراكيب الداخلية للورقة التبادل الغازي والتبخر

تغطي مجمل سطح الورقة بشرة شفافة، ولا تحوي معظم هذه الخلايا أي بلاستيدات خضراء. كما تم وصفه سابقًا، فإن للبشرة كيوتيكلًا شمعيًّا، ويمكن وجود أنواع مختلفة من الغدد والشعيرات. كذلك تحوي البشرة السفلى (وأحيانًا البشرة العليا) في معظم الأوراق كثيرًا من الشقوق أو الثغور الشبيهة بالفم، والمحاطة بالخلايا الحارسة (الشكل 36-32).

يسمى النسيج بين البشرتين العليا والسفلى **النسيج المتوسط Mesophyll**.



الشكل 36–32

ثغر. أ. منظر سطحي **ب.** منظر في مقطع عرضي.

وينتشر في هذا النسيج المتوسط كثير من العروق ذات الأحجام المختلفة. تحتوي معظم أوراق ذوات الفلقتين الحقيقية نوعين مميزين من النسيج المتوسط. بالقرب من البشرة العليا، نجد صفًّا واحدًا إلى صفوف عدة (اثنين في العادة) من الخلايا الكلورنشيمية (برانشيما بها بلاستيدات)، ذات شكل أسطواني متراصة بشدة، التي تكون النسيج المتوسط العمادي (الشكل 36-33). وتحوي بعض النباتات، مثل الأوكاليبتوس، أوراقًا تتدلى إلى الأسفل بدلًا من امتدادها أفقيًّا، ولها نسيج متوسط عمادي على جانبي الورقة؛ فليس هناك سطح علوي، في الواقع.

تقريبًا، نجد أن كل أوراق ذوات الفلقتين لها خلايا نسيج متوسط إسفنجي بين النسيج الوسطي العمادي والبشرة السفلى، وبوجود كثير من الفراغات البينية في كل النسيج. وتقوم الثغور والفراغات بين الخلوية المتصلة بعملية التبادل الغازي ومرور بخار الماء من الخلايا.

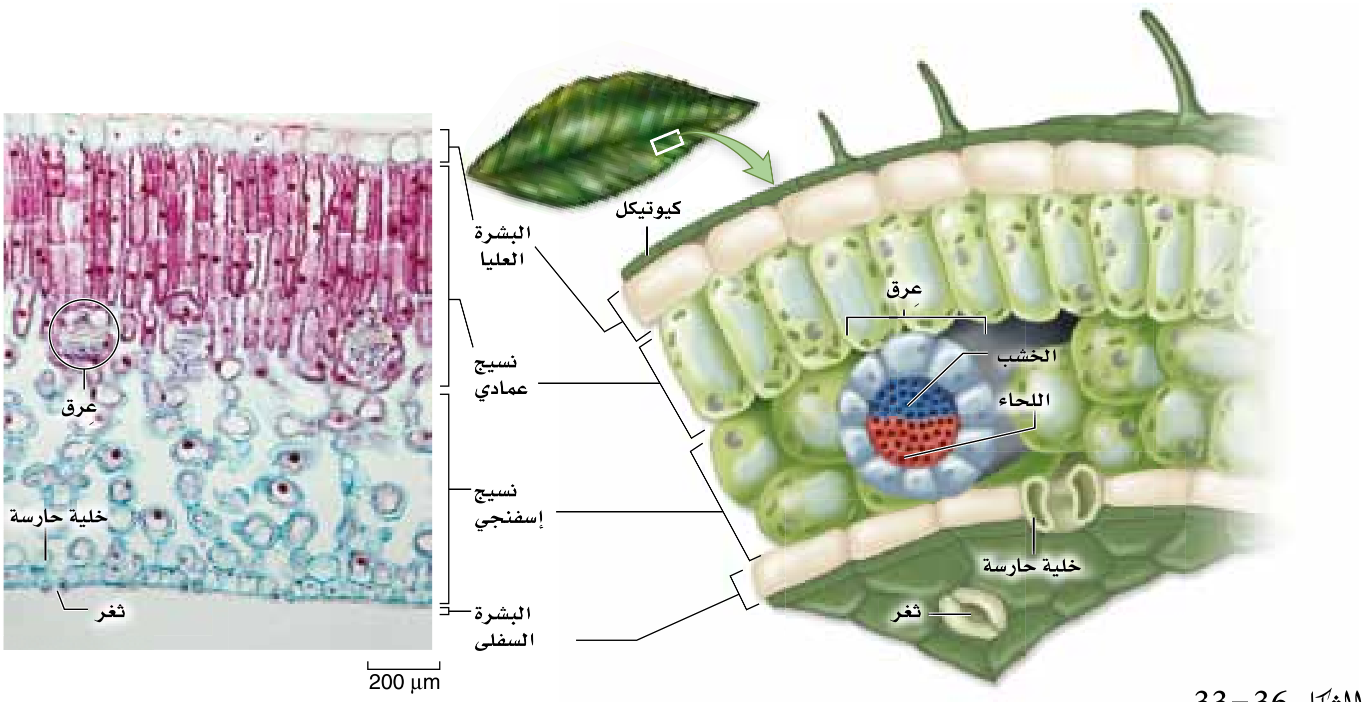
أما النسيج الوسطي في ذوات الفلقة الواحدة، فيكون غير متطور إلى نسيج وسطي عمادي وإسفنجي غالبًا. وهنا نجد القليل من التمييز بين البشرتين العليا والسفلى. بدلًا من ذلك، نجد أن الخلايا المحيطة بالنسيج الوعائي مميزة، وهي مركز تثبيت الكربون. وهذا الفرق التشريحي يتفق مع عملية بناء ضوئي معدَّلة كثيرًا، وهو البناء الضوئي رباعي الكربون، الذي يعمل على تعظيم كمية ثاني أكسيد الكربون إلى حدّها الأعلى، نسبةً إلى الأكسجين لتقليل فقدان الطاقة في أثناء التنفس الضوئي (انظر الفصل الـ 8). يرتبط تشريح الورقة مباشرة بدورها المتأرجح، للموازنة بين فقدان الماء والتبادل الغازي، ونقل منتجات عملية البناء الضوئي لمختلف أجزاء النبات.

الأوراق المتحورة أجزاء متعددة الاستعمالات

استعمرت النباتات كثيرًا من أنواع البيئات من الصحاري إلى البحيرات إلى الغابات المطيرة، وقد ظهرت تحورات الأعضاء النباتية؛ كي يتكيف كل نبات مع بيئته الخاصة. والأوراق بشكل خاص، طوّرت تكيفات مذهلة، وسنبحث فيما يأتي بعض هذه التحورات:

الأوراق الزهرية (القنابات). تحمل نباتات مثل البونسيته، والقرانيا أزهارًا صغيرة خضراء مصفرة نسبيًّا. إلا أن كلا النباتين يُنتج أوراقًا متحورة كبيرة تسمى القنابة *Bract* تكون غالبًا حمراء في البونسيته وبيضاء في القرانيا. تحيط هذه القنابات الزهرة الحقيقية، وتقوم بعمل البتلات الزُّخرفية نفسه. وفي نباتات أخرى، نجد أن هذه القنابات صغيرة جدًا وغير واضحة.

الأشواك المحورية. تتحور أوراق كثير من نباتات الصبار والباربري، ونباتات أخرى على شكل أشواك *Spines* (انظر الشكل 36-28و). ففي الصباريات يؤدي صغر مساحة الأوراق إلى تقليل فقدان الماء، وتعمل الأشواك الحادة على ردع المفترسات. ويجب عدم الخلط بين هذه الأشواك الصغيرة والأشواك *Thorns* الموجودة في نبات جراد العسل *Gleditsia triacanthos*، التي هي سيقان متحورة، أو الإبر الثاقبة الموجودة في توت العليق، وهي



الشكل 36–33

الورقة في مقطع عرضي. مقطع عبر الورقة، يبين ترتيب النسيج المتوسط العمادي، والإسفنجي، والحزمة الوعائية، أو العرق والبشرة مع أزواج خلايا حارسة تحيط بجانبي الثغر.

ببساطة نتوءات من البشرة أو القشرة الواقعة تحتها.

الأوراق التكاثرية. ينتج كثير من النباتات، وبالذات نبات الكلانشو، أوراقًا صغيرة، إلا أنها ممتدة على طول أطرافها. عند فصل كل واحد من هذه النباتات الصغيرة عن الورقة يتمكن هذا النبات من النمو والاستقلال ليصل إلى حجم نبتة كاملة. وتنتج نبتة الخنشار المتحرك *Asplenium rhizophyllum* نباتات صغيرة جديدة في أعلى سعفاتها. ومع أن كثيرًا من الأنواع قادرة على إعادة بناء نبات بالكامل من أنسجة أوراقها، إلا أن هذا التجديد يوجد في أنواع قليلة فقط.

أوراق النافذة. ينتج كثير من الأنواع النباتية التي تنمو في المناطق الجافة أوراقًا عصارية مخروطية، وذات قمم شفافة. تصبح هذه الأوراق مطمورة غالبًا في الرمل الذي تذروه الرياح، إلا أن أطرافها الشفافة ذات البشرة والجُليد السميكين تسمح بمرور الضوء للفراغات الداخلية. وتوفر هذه الخاصّيّة إتمام عملية البناء الضوئي تحت سطح الأرض.

أوراق الظل. تميل الأوراق المتكونة في الظل التي تتعرض للقليل من ضوء الشمس لأن تكون مساحتها السطحية كبيرة، وأقل سمكًا، وذات نسيج متوسط أقل من الأوراق على الشجرة نفسها التي تتعرض لضوء مباشر أكثر. ويلاحظ أن هذه المرونة في التكيف مذهلة، حيث يمكن أن تؤدي المؤشرات البيئية دورًا رئيسًا في التطور.

الأوراق آكلة الحشرات. من المعروف أن هناك ما يقارب 200 نوع من النباتات الزهرية، لها القدرة على امتلاك أوراق صائدة للحشرات، وبعضها يهضم الأجزاء الطرية منها. وتنمو النباتات ذات الأوراق الصائدة للحشرات غالبًا في المستنقعات التي تفتقر للعناصر التي يحتاج إليها النبات، أو أنها تحوي القليل من هذه العناصر، يضعف هذا الأمر قدرة النبات على استكمال عملياته الأيضية اللازمة للنمو والتكاثر. لذا، فهو يستكمل احتياجاته من خلال عمليات امتصاص المواد الغذائية الإضافية القادمة من المملكة الحيوانية.

نباتات الدورق (مثل سراسينيا *Sarracenia* ودارلنجتونيا *Darlingtonia* ونيبنثس *Nepenthes*) ذات أوراق مخروطية، يتجمع فيها ماء المطر. يكون الجزء الداخلي من هذه الأوراق أملس جدًا وقويًّا، ولكن توجد على جوانب هذه الأوراق شعيرات صلبة متجهة للأسفل. وعند سقوط حشرة ما داخل هذه الأوراق ستجد صعوبة في الخروج والنجاة، ومن ثم تسقط داخلها، تمتصّ الورقة المواد الغذائية الناتجة عن تحليل الحشرة عن طريق أنزيمات النبات نفسه، وبفعل البكتيريا أيضًا. ولبعض النباتات، كما في نبات ندى الشمس *Drosera* غدد تفرز مادة مخاطية لزجة تعمل على اصطياد الحشرات التي تُهضم فيما بعد عن طريق الأنزيمات.

إن مصيدة حشرات فينوس *Dionaea muscipula* تنتج أوراقًا تبدو منفصلة عند العرق الوسطي، بحيث إذا استثيرت شعيرات صغيرة على نصل الورقة عن طريق حشرة متحركة، فإن نصفي الورقة ينطبقان على الحشرة، وتقوم الأنزيمات بتحليل الأجزاء الطرية إلى مواد غذائية يمكن امتصاصها عبر سطح الورقة.

يُعَدُّ النيتروجين أكثر العناصر المطلوبة، ومن المدهش أن مصيدة حشرات فينوس لا يمكنها العيش في بيئة غنية بالنيتروجين. وربما يعزى هذا إلى مادّة كيميائية معقدة تكونت في أثناء عملية التطور أدت إلى قدرتها على اصطياد الحشرات وهضمها.

للأوراق أشكال عدة؛ لتعظيم القدرة على البناء الضوئي، وفي بعض الحالات لتوفير الحماية، أو للحصول على بعض المواد الغذائية. ولا بد من توازن دقيق في الأوراق بين التبادل الغازي لعملية البناء الضوئي وفقدان الماء من الثغور. في هذا الفصل، ركّزنا على تركيب جسم النبات شاملًا الشكل الخارجي بمجمله، والتركيب النسيجي. في الفصول اللاحقة سوف نقدم وظائف النبات بالتفصيل، حيث نبدأ في تطور النبات الخضري في الفصل المقبل.

مراجعة المفاهيم

36-1 تنظيم جسم النبات: نظرة عامة (شكل 36-1)

تمتلك النباتات الوعائية الحديثة كثيرًا من التراكيب المتخصصة التي هي تكيفات للحياة في بيئة اليابسة.

- تتكون النباتات الوعائية من نظامي الجذر والساق.
  - يقع النظام الجذري تحت سطح الأرض، وهو يثبت النبات، ويحصل له على الماء والمواد الغذائية.
  - يقع نظام الساق فوق سطح الأرض، ويتكون من سيقان للدعامة، وأوراق قادرة على البناء الضوئي، وأزهار للتكاثر.
- تحوي الجذور والسيقان والأوراق ثلاثة أنسجة أساسية، هي: الأدمة، والنسيج الأساسي، والنسيج الوعائي (سيتم بحثه في الجزء المقبل).
- يحوي المرستيم خلايا جذعية تعمل مثل الخلايا الجذعية الحيوانية، حيث تبقى إحدى الخلايا مرستيمية عند انقسامها، وتتمايز الأخرى إلى نسيج معين.
  - المرستيم القمي يوجد في أطراف الساق وبالقرب من أطراف الجذر، ويعطي ثلاثة أنسجة مرستيمية ابتدائية؛ الأدمة الابتدائية، والكمبيوم الابتدائي، والمرستيم الأساسي.
  - توجد المرستيمات الجانبية في النباتات القادرة على النمو الثانوي، وتعطي الكمبيوم الوعائي والكمبيوم الفليني، ما يؤدي لزيادة سمك الساق.

36-2 الأنسجة النباتية

تحتوي النباتات على ثلاثة أنظمة أساسية من الأنسجة، هي: الأدمة، والنسيج الأساسي، والنسيج الوعائي.

- يتكون نسيج الأدمة عادة من طبقة واحدة من الخلايا، ويكوّن البشرة الواقية المغطاة بالكيوتيكل (الجُليد) الدهني لمقاومة فقد الماء. وتشمل الخلايا المتخصصة في البشرة مايأتي:
  - الخلايا الحارسة المحيطة بالثغور، وتنظم مرور الماء والغازات.
  - الشعيرات، وهي نموات من بشرة الساق تشبه الشعرة وتحافظ على برودة الأوراق وتقلل التبخر، وبعضها غدي، ويفرز مادة تمنع التغذي على النباتات.
  - الشعيرات الجذرية، وهي امتدادات للبشرة الجذرية، وتؤدي لزيادة المساحة السطحية، وفعالية الامتصاص.
- تقوم الأنسجة الأساسية بوظائف متعددة مثل الدعم، والخزن، والبناء الضوئي.
- تتكون الأنسجة الوعائية من الخشب، واللحاء، وكلاهما ينقل المواد للنبات.
  - الخلايا الخشبية ميتة، وهي الناقل الرئيس للماء والمعادن في النبات.
  - خلايا اللحاء حية، وهي النسيج الناقل الأساس للغذاء في النباتات الوعائية (الشكل 36-13).

36-3 الجذور: تراكيب للتثبيت والامتصاص

تشكل الجذور التكيف الرئيس للحياة على البيئة اليابسة، وتقوم بتثبيت النبات وامتصاص المواد الغذائية والماء (الشكل 36-14).

- تحوي الجذور النامية أربع مناطق، هي: قلنسوة الجذر، ومنطقة انقسام الخلايا، ومنطقة الاستطالة، ومنطقة النضج.
- ينتج المرستيم الأساسي داخل البشرة الخلايا البرنشيمية لخزن الغذاء، ويكوّن البشرة الداخلية المشبعة بالسوبرين، أو بشريط كاسبر.
- كل الأنسجة الواقعة داخل البشرة الداخلية تدعى الأسطوانة الوعائية.
- يوجد بين البشرة الداخلية واللحاء أسطوانة من الخلايا المسماة الحلقة المحيطية، التي تكوّن الجذور الجانبية في ذوات الفلقة الواحدة أو الكمبيوم الوعائي والكمبيوم الفليني في ذوات الفلقتين الحقيقية.
- غالبًا، تمتلك نباتات ذات الفلقتين جذرًا وسطيًا وتديًا، يمتد عميقًا في التربة، في حين أن ذوات الفلقة الواحدة لها نظام جذري ليفي ضحل.
- غالبًا، تتكون الجذور العرضية من الساق، وليس من الجذر، وتساعد على تثبيت النبات.
- الجذور عالية التحور تكون للدعم والتثبيت، أو للحصول على الأكسجين، أو لخزن الماء والغذاء، أو للتطفل على نبات عائل.

36-4 السيقان: دعامات للأعضاء فوق سطح الأرض

تمتد السيقان في الهواء فوق سطح الأرض، وتدعّم الكتلة النباتية ضد الجاذبية.

- يُنتج المرستيم القمي للساق أنسجة الساق، وبادئات الأوراق، وبادئات البراعم التي تتطور مكونة الأوراق، والسيقان، والأزهار.
- ترتبط الأوراق بالسيقان عند العقد، وتسمى المسافات بين العقد السلاميات.
- الإبط هو المنطقة بين عنق الورقة والساق، ويتكون البرعم الإبطي في إبط ذوات الفلقتين.
- تحتوي ذوات الفلقة وذوات الفلقتين العشبية بلاستيدات خضراء وثغورًا، ويمكن أن توجد شعيرات، ولكنها لا تنتج الفلين.
- تحتوي السيقان الخشبية براعم جانبية على طولها، أما الأشجار متساقطة الأوراق، فتتكون لها أذينات عند فقدان الأوراق في الخريف.
- تتناثر الحزم الوعائية لذوات الفلقة الواحدة عشوائيًّا خلال النسيج الأساسي، في حين أنها في ذوات الفلقتين تترتب في حلقة، حيث يتكون الكمبيوم الوعائي بين الخشب الداخلي واللحاء الخارجي، ما يمكن من النمو الثانوي.
- يشير النخاع إلى الخلايا البرنشيمية الواقعة في مركز الساق.
- تحوي الأدمة المحيطية الكمبيوم الفليني، والفلين المشبع بمادة السوبرين الطاردة للماء.
- ينتج الكمبيوم الفليني المسامات العدسية وفيها خلايا لا تحوي السوبرين، وتسمح بتبادل الغازات.
- السيقان المتحورة تشمل: الأبصال، والكورمات، والرايزومات، والسيقان الزاحفة والهوائية، والدرنات، والمحاليق، والسيقان الورقية. تتكاثر هذه السيقان خضريًّا، وتخزن المواد الغذائية.

36-5 الأوراق: أعضاء البناء الضوئي

تشكل الأوراق المواقع الأساسية للبناء الضوئي، وتتضمن كثيرًا من التكيفات المختلفة في الشكل الخارجي (الشكل 36-33).

- هناك نوعان أساسيان من الأوراق: صغيرة وكبيرة.
- العروق والحزم الوعائية متوازية في ذوات الفلقة، وتشكل شبكة في ذات الفلقتين.
- تحوي أوراق معظم ذوات الفلقتين نصلًا مسطحًا وعنقًا رفيعًا، في حين أن ذوات الفلقة عادة لا تحوي عنقًا، بل تغلف الساق.
- يمكن أن يكون نصل الورقة بسيطًا غير مقسم، أو يكون مقسمًا إلى وريقات مرتبة في أنماط مختلفة.
- يشمل نسيج الورقة البشرة، وخلايا حارسة تحوي الكلوروفيل، والنسيج الوعائي وطبقتين من الخلايا الكلورنشيمية (النسيج المتوسط العمادي والإسفنجي) وتقعان بين البشرتين: العليا والسفلى.
- تكيفت الأوراق بصورة مدهشة للقيام بكثير من الوظائف: القنابات الزهرية، والأشواك، والوحدات التكاثرية، والوقائية، وصائدة الحشرات.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. قبل خمس عشرة سنة علّق والداك أرجوحة بساق منخفضة على شجرة كبيرة في ساحة منزلك. عندما تذهب للجلوس فيها اليوم، فإنك تحس بالارتفاع نفسه عن الأرض تمامًا كما كانت عندما جلست عليها أول مرة منذ خمس عشرة سنة. السبب في أن الأرجوحة ليست أعلى مما كانت عليه على الرغم من نمو الشجرة يعود إلى:
   أ. أن جذع الشجرة يبين فقط النمو الثانوي.
   ب. أن جذع الشجرة جزء من نظام النمو الابتدائي للنبات، ولا تحدث أي استطالة في ذلك الجزء من الشجرة.
   ج. أن الشجرة تفتقر للمرستيم القمي، وبذلك لا تنمو طولًا.
   د. أنك تهذي؛ لأنه من المستحيل أن تبقى الأرجوحة في مكانها، ولا ترتفع عن الأرض مع نمو الشجرة.
2. من ميزات النباتات النمو غير المحدود، وهذا النمو غير المحدود ممكن؛ لأن:
   أ. المنطقة المرستيمية للنمو الابتدائي تنتشر عبر كل جسم النبات.
   ب. كل أنواع الخلايا في النبات تعطي أنسجة مرستيمية على الأغلب.
   ج. الخلايا المرستيمية تحل محل بعضها بصورة مستمرة.
   د. كل الخلايا في النبات تستمر في الانقسام بصورة لانهائية.
3. لو أتيح لك وضع الحلقة المحيطية لجذر نبات في مكان طبقة البشرة، فإن أثر ذلك في نمو الجذر هو:
   أ. لن يحدث نمو ثانوي في المنطقة المكتملة النضج من الجذر.
   ب. سيقوم المرستيم القمي للجذر بإنتاج نسيج وعائي بدلًا من نسيج البشرة.
   ج. لا شيء يتغير؛ لأن الحلقة المحيطية توجد عادة بالقرب من طبقة البشرة في الجذر.
   د. سوف تنمو جذور جانبية من المنطقة الخارجية للجذر، وتفشل في الارتباط مع النسيج الوعائي.
4. الفرق الوحيد بين نظامي الجذور والسيقان في النباتات الوعائية هو:
   أ. لا يتمكن النظام الجذري من النمو الثانوي.
   ب. ينمو النظام الجذري نموًّا ثانويًّا، إلا أنه لا يكوّن القلف.
   ج. تحوي الأنظمة الجذرية مناطق مهمة لاستطالة الخلايا، في حين أن السيقان لا تحوي ذلك.
   د. يمكن للأنظمة الجذرية خزن احتياطات الغذاء، في حين أن السيقان لا تقوم بذلك.
5. عند تقشير البطاطا للعشاء، فإنك تزيل معظم:
   أ. نسيج البشرة. ب. النسيج الوعائي.
   ج. النسيج الأساسي. د. أ + ب.
6. يمكنك تحديد عمر شجرة البلوط من خلال عدّ الحلقات السنوية لـ ____________ والمكونة عن طريق ____________
   أ. الخشب الابتدائي/المرستيم القمي.
   ب. اللحاء الثانوي / الكمبيوم الوعائي.
   ج. نسيج البشرة / الكمبيوم الوعائي.
   د. الخشب الثانوي / الكمبيوم الوعائي.
7. يمكن الآن تنمية كثير من الخضروات بالزراعة المائية، حيث توجد جذور النبات مبدئيًّا في وسط مائي. واحد من التراكيب الجذرية الآتية لم يعد ذا فائدة في الزراعة المائية:
   أ. البشرة. ب. الخشب.
   ج. قلنسوة الجذر. د. الشعيرات.
8. تتشابه الشعيرات الجذرية والجذور الجانبية في الصفات كلها ما عدا:
   أ. كليهما يزيد المساحة السطحية الامتصاصية للجذر.
   ب. كليهما معمر عادة.
   ج. كليهما متعدد الخلايا.
   د. ب و ج.
9. واحد مما يأتي غير صحيح فيما يتعلق بسيقان النباتات الوعائية:
   أ. تتكون السيقان من قطع متكررة تحوي العقد والسلاميات.
   ب. يحدث النمو الابتدائي فقط في المرستيم القمي للسيقان.
   ج. يمكن أن تترتب الأنسجة الوعائية خارج الساق أو تنتشر خلاله.
   د. يمكن للسيقان أن تحوي ثغورًا.
10. تتكون أعضاء النبات من خلال:
   أ. انقسام الخلية في النسيج الجاميتي.
   ب. انقسام الخلية في النسيج المرستيمي.
   ج. هجرة الخلية إلى الموقع المناسب من النسيج.
   د. ترتيب المادة الوراثية في الخلايا المولدة، بحيث يتم تنشيط الجينات المتخصصة في ذلك العضو.
11. واحد من أنواع الخلايا النباتية الآتية في غير موقعه من حيث الوظيفة:
   أ. الخشب ونقل المواد الغذائية المعدنية.
   ب. اللحاء، حيث يعمل بوصفه جزءًا من القلف.
   ج. الشعيرات تقلل التبخر.
   د. الكولنشيما تقوم بعملية البناء الضوئي.
12. عند النظر لأنواع الخلايا في شجرة بلوط، حيث نبدأ من وسط الشجرة متجهين إلى الخارج، التسلسل الصحيح هو:
   أ. النخاع، الخشب الثانوي، الخشب الابتدائي، الكمبيوم الوعائي، اللحاء الابتدائي، اللحاء الثانوي، كمبيوم الفلين، الفلين.
   ب. النخاع، الخشب الابتدائي، الخشب الثانوي، الكمبيوم الوعائي، اللحاء الثانوي، اللحاء الابتدائي، الكمبيوم الفليني، الفلين.
   ج. النخاع، الخشب الابتدائي، الخشب الثانوي، الكمبيوم الوعائي، اللحاء الثانوي، اللحاء الابتدائي، الفلين، الكمبيوم الفليني.
   د. النخاع، اللحاء الابتدائي، اللحاء الثانوي، الكمبيوم الوعائي، الخشب الثانوي، الخشب الابتدائي، الكمبيوم الفليني، الفلين.
13. قمتَ بشراء منزل مطل بشكل رائع على الجبال، ولكن جارك قام بغرس مجموعة من الأشجار تحجب عنك هذا المنظر. وفي محاولة لإزالة الأشجار دون أن تكون مسؤولًا عن العمل، بدأت بتدريب عدد من حيوانات النيص للدخول إلى الساحة في الليل للقيام بعملية سرية، ولكي تكون عملية قتل الأشجار فعالة جدًا، فعليك بتدريب هذه الحيوانات للقيام بالإزالة الكلية لـ:
   أ. الكمبيوم الوعائي. ب. الكمبيوم الفليني.
   ج. الفلين. د. اللحاء الابتدائي.

أسئلة تحدٍّ

1. تقوم النباتات بكثير من التحورات للتعامل مع التحديات البيئية، عرّف الجذر والساق والورقة المحورة المحببة لديك، وابنِ قضية للدفاع عن أيها أحسن مثالًا لعضو نبات متحور.
2. لقد عرفت طفرة من نبات الذرة التي لا تتمكن من تمايز الخلايا الوعائية، كيف سيؤثر هذا في قيام النبات بوظائفه؟
3. إن الزيادة السكانية على كوكبنا تؤثر في قدرتنا على إنتاج الغذاء اللازم لهؤلاء، ولو كان بإمكانك هندسة نبات يتضمن مجموعة من المحاصيل، فما الصفات التي يمكن أن تدخلها إليه؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع .www.ravenbiology.com لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

37 الفصل

التّشكّل الخضري في النباتات

Vegetative Plant Development

مقدّمة

كيف تتطوّر البيضة المخصّبة إلى نبات كامل النضج؟ لأن الخلايا النباتية غير قادرة على الحركة، فإنّ توقيت كلّ انقسام خلوي واتجاهه يجب أنْ يُنَظَّمَ بعناية فائقة. تحتاج الخلايا إلى معلومات حول موقعها نسبة إلى الخلايا الأخرى. وبذلك فإنّ تخصصَ الخلايا عمليةٌ منظمةٌ. يكون الجنين المتّكون غضًّا، ولذلك تطورت مجموعة من التراكيب الواقية منذ أن بدأت حياة النباتات على اليابسة.

فعليًّا، يتكوّن جزء واحد من النّبات، عندما يظهر على سطح التربة، وتتشكّل الأجزاء الجديدة خلال مدة حياة النّبات.

موجز المفاهيم

1-37 تكوين الجنين

- تتقسم خليّة واحدة لتكون خطة جسم النّبات ثلاثي الأبعاد.
- تنتج خطة جسم النّبات خلال عملية التّكوين الْجنينيّ.
- تتشكّل المغذيات المخزونة خلال عملية التّكوين الْجنينيّ.

2-37 البذور

- تحمي البذور الجنين.
- التكيفات الخاصة بالبذور تحسّن فرص الحياة.

3-37 الثّمار

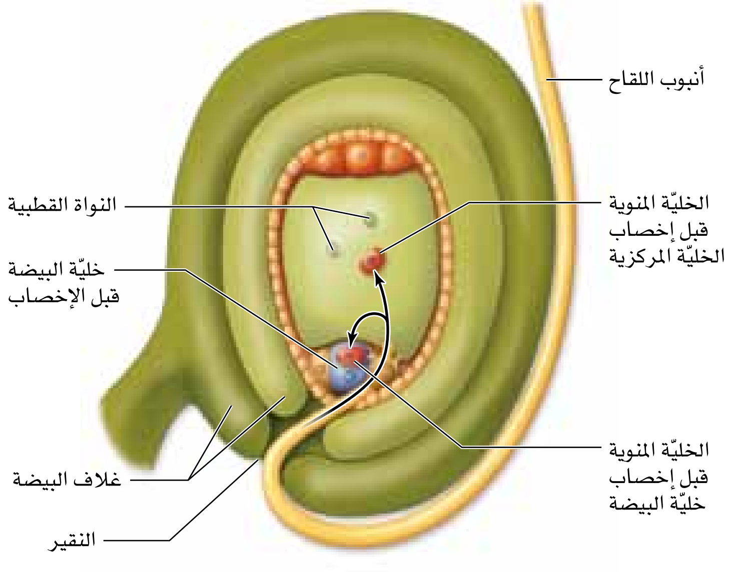
- يبدي شكل الثّمرة التكيفات الْبيئيّة.
- تُمكن الثّمار النباتات الزّهريّة من الوجود في مناطق شاسعة.

4-37 الإنبات

- تحفّز إشارات وظروف خارجية عملية الإنبات.
- يدعم الغذاء المخزون حياة البادرة النامية.
- تأخذ النباتات الحديثة موقعها في البيئة، وتبدأ بعملية البناء الضّوئي.

1-37 تكوين الجنين

يبدأ تطوّر الجنين بعد أنْ يتمّ إخصاب خليّة البيضة. وكما تم وصفه باختصار في (الفصل الـ 30)، يدخل أنبوب اللقاح خلال نموه إلى الكيس الْجنينيّ عبر واحدة من الخلايا المساعدة، حيث تخرج منه خليتان منويتان (الشكل 37-1). تخصب واحدة من الخلايا المنوية الخليّة المركزية بأنويتها القطبية، وتنقسم لتنتج تركيبًا غذائيًّا للجنين يُسمّى **الإندوسبرم Endosperm**. أما الخليّة المنوية الثانية فتخصب البيضة، وينتج **الزّيجوت Zygote** حيث ينقسم بعد ذلك مكونًا **الجنين.Embryo**



الشكل 37-1

الإخصاب يحفز التّكوين الْجنينيّ. تخصب خليّة البيضة داخل الكيس الْجنينيّ من إحدى الخلايا المنوية التي تخرج من أنبوب اللقاح، وتُخَصِّبُ الخليّةُ المنويةُ الثانيةُ الخليّةَ المركزيةَ لتكوين الإندوسبرم. يبين الشكل الخليّة المنوية قبل الإخصاب بقليل.

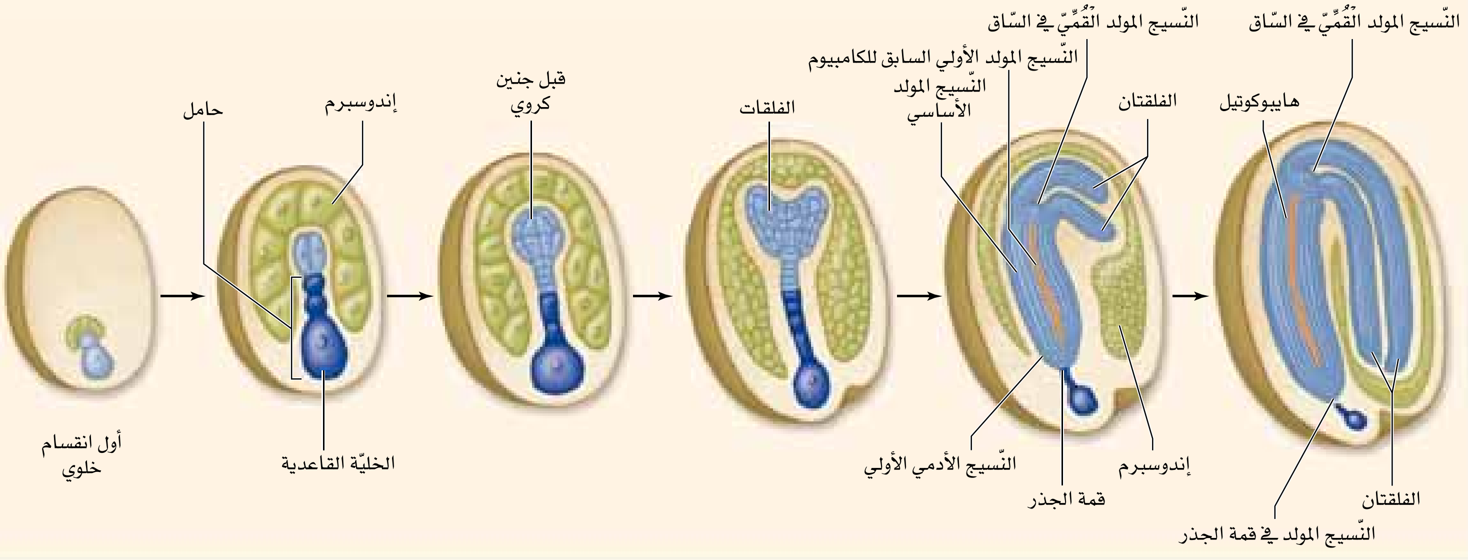
تنقسم خليّة واحدة لتكوّن خطة جسم النّبات ثلاثي الأبعاد

يكون الانقسام الأول للزيجوت (البويضة المخصبة) في النباتات الزّهريّة غير متناظر، ويُنتج خلايا ذات مصيرين مختلفين (الشكل 37-2). واحدةٌ من الخلايا الناتجة عن الانقسام صغيرةٌ، وذات سيتوبلازم كثيف. هذه الخليّة التي مصيرها موجه لتكوين الجنين تبدأ بالانقسام بشكل متكرر، وفي مستويات مختلفة مكوِّنة كرة من الخلايا. الخليّةُ الثانيةُ الناتجة عن الانقسام كبيرةُ الحجم، تدخل انقسامات متلاحقة مكوِّنة تركيبًا طويلًا يُسمّى **الحامل** (المعلّق) **Suspensor** الذي يوصل الجنين بالنّسيج المغذي للبذرة. ويوفر الحامل كذلك مسارًا لانتقال الغذاء إلى الجنين خلال تكوينه. ويتكوّن محور الجذر والمجموع الخضري في هذا الوقت. تكون الخلايا المجاورة للحامل مهيأة لتكوين الجذر، في حين تشكّل الخلايا الموجودةُ في الطرف الآخر من المحور المجموعَ الخضريَّ في النهاية.

البحث في الآليات التي تشكّل عدم تناظر في الانقسامات خلال تكوين الجنين النباتي عملية صعبة؛ لأن الزّيجوت يكون منغرسًا في الطّور الجاميتي الأنثوي، ومحاطًا بأنسجة الطّور البوغي (البويضة وأنسجة الخباء أو الكربلة) (الفصل الـ 30). ولفهم بيولوجية الخليّة خلال الانقسام الأول غير المتناظر للزيجوت، درس علماء الأحياء الطحلب البني المسمى فيوكس *Fucus*. ويجب الحذر عند مطابقة النتائج التي يتمّ الحصول عليها من الطحالب البنية، مع تلك التي تحصل في النباتات الزّهريّة خلال الانقسام غير المتناظر؛ لأنّ الأسلافَ المشتركةَ الأخيرةَ للطحالب البنية والنباتات الزّهريّة مخلوقاتٌ وحيدةُ الخليّةِ. ومَعَ هذا، فإنّ الانقسامات غير المتناظرة تعود إلى مراحل قديمة جدًا في شجرة الحياة وحتى في البكتيريا.

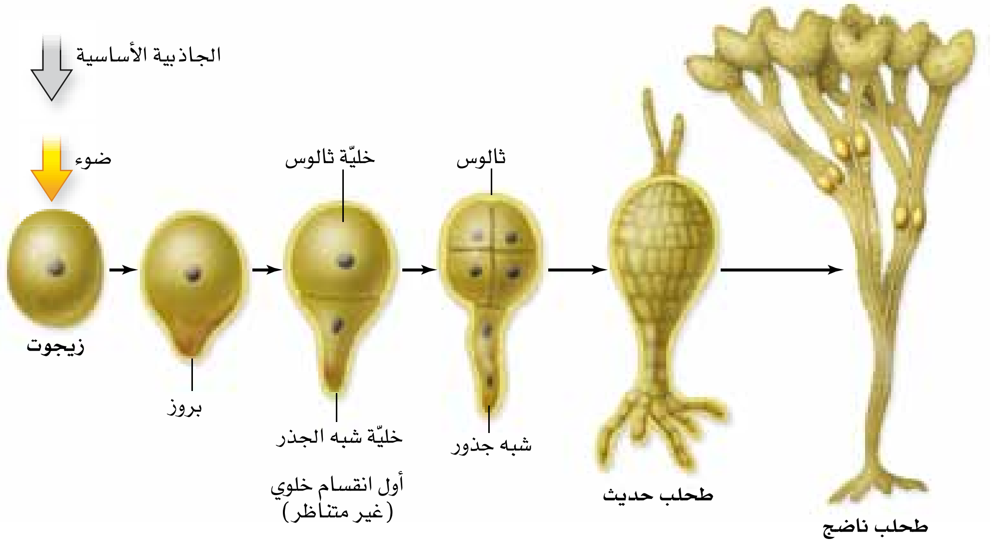
تطوّر الزّيجوت في الفيوكس

تخرج البيضة في الطحلب البني فيوكس *Fucus* قبل الإخصاب. لذا، لا توجد أنسجة إضافية تحيط بالزّيجوت، ما يسهل ملاحظة تطوره. يؤسس البروز الذي يظهر على أحد أطراف الزّيجوت للمحور العمودي. عندما يحصل الانقسام الخلوي،



الشكل 37–3

الانقسام غير المتناظر في زيجوت الفيوكس. إنّ التّوزيع غير المتناظر للمواد في الزّيجوت يؤدي إلى ظهور بروز في الموقع الذي سيحصل فيه الانقسام الأول. يؤدي هذا الانقسام إلى تكوين خليّة صغيرة تنقسم، وتكون أشباه الجذور، في حين تكوّن الخليّةُ الكبيرةُ بعد انقسامها الثالوسَ أو الجسمَ الأساسيَّ للطحلب. يحدد موقع دخول الخليّة المنوية المكان الذي ستتشكّل فيه الخليّة الصغيرة المكونة لأشباه الجذور، ولكن يمكن لكلّ من الضّوء والجاذبية تعديل هذا المكان للتأكد من أنّ أشباه الجذور ستخرج نحو الأسفل لتثبت الطحلب البنيّ. تُحْدِثُ تيارات كهربائية يدفعها الكالسيوم فرقًا في تركيز الجزيئات المشحونة التي تؤدي إلى إضعاف جدران الخليّة في الموقع الذي ستخرج منه أشباه الجذور. ويتمّ «خزن» مصير هاتين الخليّتين الناتجتين في ذاكرة مكونات الجدار الخلوي.



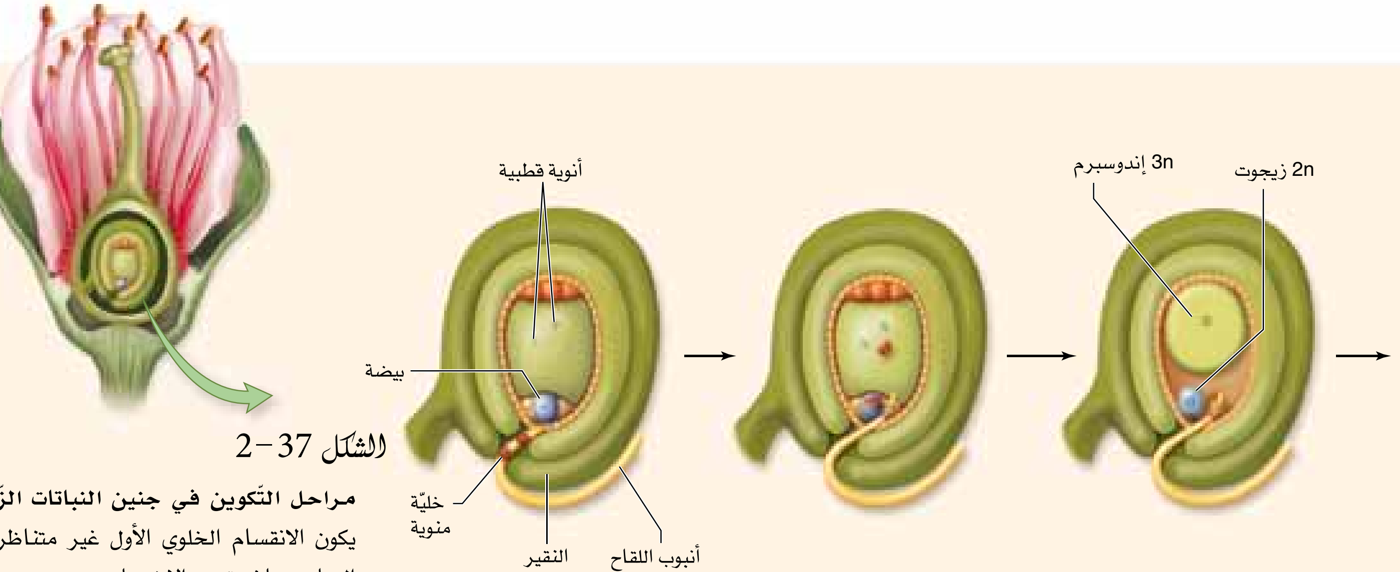
يصبح هذا البروز الخليّة الابنة الأصغر حجمًا. تتطوّر هذه الخليّة الصغيرة لتكوّن الزّوائد الْجذريّة التي تثبت الطحلب، في حين تشكّل الخليّةُ الكبيرة الجزءَ الأساسيّ في جسم الثالوس البوغي (الشكل 37-3).

يبدأ تكوّن هذا المحور في نقطة دخول الخليّة المنوية. ولكن يمكن تعديل هذا الموقع من خلال مؤثرات بيئية، وبشكل خاص الضّوء والجاذبية التي تضمن توجيه الزّوائد الْجذريّة (أشباه الجذور) نحو الأسفل والثالوس إلى الأعلى. إنّ تشكّل تدرجات تركيز داخلية مختلفة تؤدي إلى تحديد موقع تكوين أشباه الجذور استجابة للمؤثِّرات الْبيئيّة.

تعتمد القدرة على «تذكر» مكان تكوين أشباه الجذور على وجود جدار الخليّة. ففي بعض التجارب التي تمّت فيها إزالة أنزيمية لجدران خلايا فيوكس *Fucus* التي كان من المفروض أن تصبح إما أشباه جذور أو جسم النّبات، قامت هذه الخلايا بتكوين أيٍّ من هذه الأجزاء. يحتوي جدار الخلايا على أصناف مختلفة من السّكريّات والبروتينات المرتبطة بالتركيب الليفي للجدار. وقد أصبحت دراسة هوية المؤثرات التطورية في جدران الخلايا مجالًا مهمًّا في الأبحاث العلمية.

دراسة الطّفرات المتعلقة بالتّكوين الْجنينيّ

مكنت الأساليب الْوراثيّة من دراسة التطور غير المتناظر في النباتات الزّهريّة. فلقد أوضحت دراسةُ الطّفراتِ الأخطاءَ التي يمكن أنْ تحصل خلال التّكوين الْجنينيّ، التي تمكّن عادة من التّوصّل إلى آليات التّكوين الْجنينيّ الطّبيعيّ. فمثلًا الطّفرة في الحامل لنبات رشاد الجدران *Arabidopsis* تُحْدِثُ خللًا في التّكوين الْجنينيّ، وحصول تكوين شبه جنيني في الحامل (الشكل 37-4). لقد أدى



الشكل 37–2

مراحل التّكوين في جنين النباتات الزّهريّة. يكون الانقسام الخلوي الأول غير متناظر. يبدأ التمايز مباشرة بعد الإخصاب.

تحليل هذا النوع من الطّفرات إلى استنتاج أنّ وجود الجنين الطبيعي يمنع الحامل من تكوين جنين آخر.

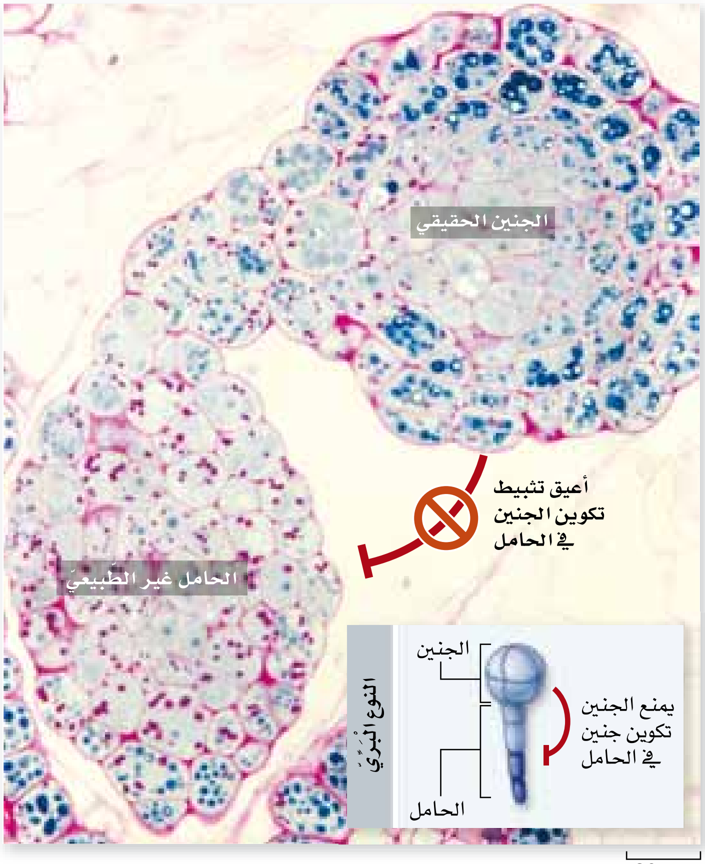
تنتج خطة جسم النبات خلال عملية التّكوين الْجنينيّ

يتكوّن الشكل والمظهر ثلاثي الأبعاد في النباتات من خلال تنظيم مستويات وأنماط الانقسام الخلوي. ولقد بينا قبل قليل كيف يظهر المحور العمودي (الجذري-الخضرى) خلال المراحل الأولى، وهذا ينطبق أيضًا على ظهور المحور القطري (المحور الداخلي - الخارجي) (الشكل 37-5). ومع أنّ الانقسام الأول يؤدى إلى تكوين صفّ واحد من الخلايا، إلا أنّ هذه الخلايا تبدأ بالانقسام في اتجاهات مختلفة منتجة جسمًا كرويًّا مصمتًا من الخلايا بأبعاد ثلاثية. ويزداد المحور الجذري- الخضري في الطول كلما انقسمت الخلايا مع تكوين جدران خلوية موازية للسطح.

ولتكوين المحور القطري؛ تتبادل الخلايا الانقسامات المتزامنة منتجة جدرانًا خلوية موازية ثم عمودية على سطح الجنين (الشكل 37-5). ويجب أنْ تنقسم الخلايا في اتجاهين في المستوى القطري لتحافظ على المحيط في بداية التّكوين. ويبدو مستوى الجسم المتكون كما هو موضح في (الشكل 37-6). ينتج النّسيج المولد الْقُمّيّ المكون من الخلايا ذات الانقسام المتسارع والموجودة في قمم الجذور والسيقان المحور الجذري- الخضري في المرحلة الكروية والأنسجة الأساسية الثلاث: الأدمي *Dermal* والأساسي *Ground* والوعائي *Vascular*. (انظر الفصل الـ 36) وتترتب هذه الأنسجة قطريًّا حول المحور الجذري- الخضري.

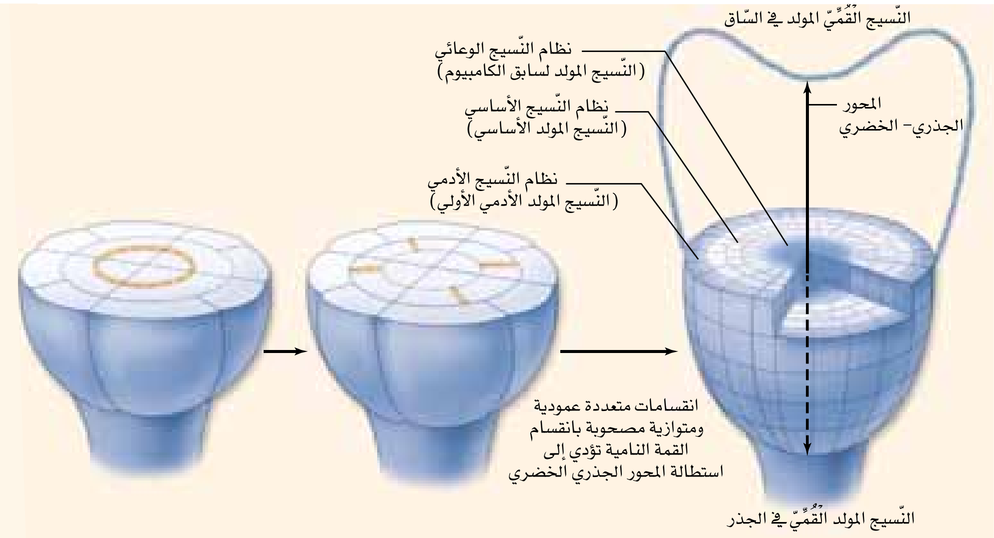
تكوين السّاق والجذور

كلّ من الأنسـجة المولدة للجذر والسّـاق عبارة عن نسيج مولد قمّيّ، ولكن التحكّم بهما يتمّ بشكل منفصل. ويدعم هذا الاستنتاج دراسة طفرة في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* غيـر المحتـوي على النّسـيج المولـد للسّـاق *Shootmeristemless* (*stm*) ويفشـل في تكوين مجموع خضـري حيّ، ولكنه ينتج مجموعًا جذريًّا (الشكل 37-7). لذا، فإنّ *STM* ضـروريٌّ لتكوين النّسـيج المولد للسـاق، ولا دور له في تشكيل النّسيج المولد للجذور.



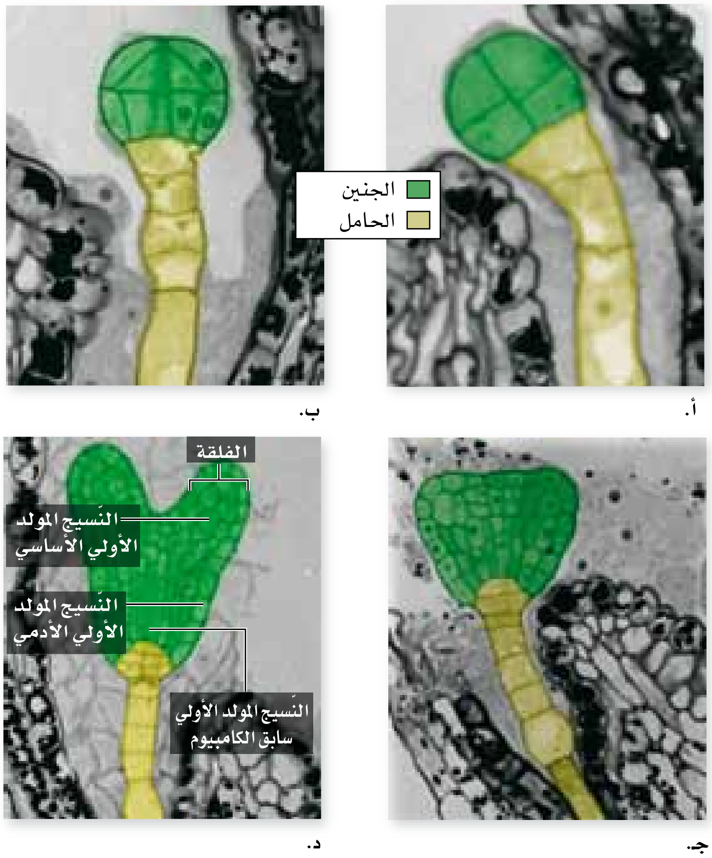
الشكل 37-4

يمنع الجنين تكوين جنين آخر من الحامل. هذه الطّفرة في الحامل (*sus*) في نباتات رشاد الجدران *Arabidopsis* تُحدِثُ خللًا خلال تكوين الجنين. إجهاض تكوين الجنين يؤدي إلى تكوين شبه جنين من الحامل. هناك حاجة إلى *SUS* لمنع تكوين الجنين من خلايا الحامل.



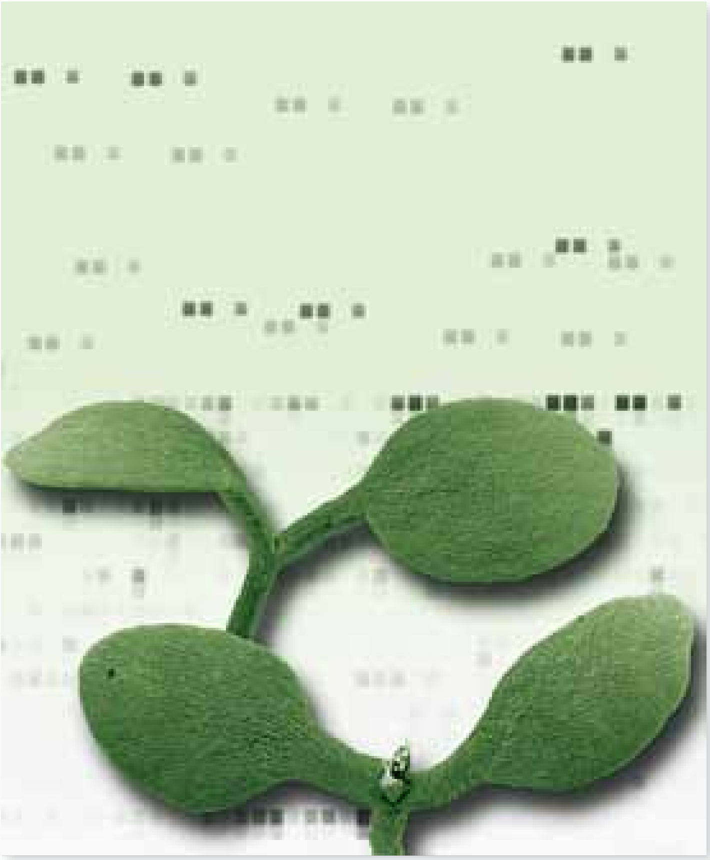
الشكل 37-5

تَشَكُّل محورين خلال التّكوين الْجنينيّ. يكونُ المحورُ الجذريّ - الخضريّ عموديًّا. ويُكوّن المحور القطري مستويين موازيين لسطح التربة. تصبح نهاياتُ المحور الجذري - الخضري الأنسجةَ المولدة للجذور والقمة النامية. تتكون ثلاثة أنظمة نسيجية حول المحور الجذري - الخضري العمودي. يُشكّل الجنين حلقات متحدة المركز من الخلايا حول المحور الجذري - الخضري من خلال تنظيم مستوى الانقسام في الخليّة. تتبادل الخلايا في مراحل التّكوين الْجنينيّ المبكرة بين انقسامات منسقة تنتج جدرانًا خلوية جديدة موازية لسطح الجنين، وانقسامات خلوية تنتج جدرانًا خلوية عمودية على سطح الجنين. يوضح الخطّ البرتقاليّ الجدران الجديدة المتشكلة. ويبين الشكل مستوى واحدًا من الخلايا الموازية للسطح. تضيف عملية الانقسام الخلوي مجموعة من الخلايا أسفل هذا المستوى وفوقه كلما ازداد طول المحور الجذري - الخضري.



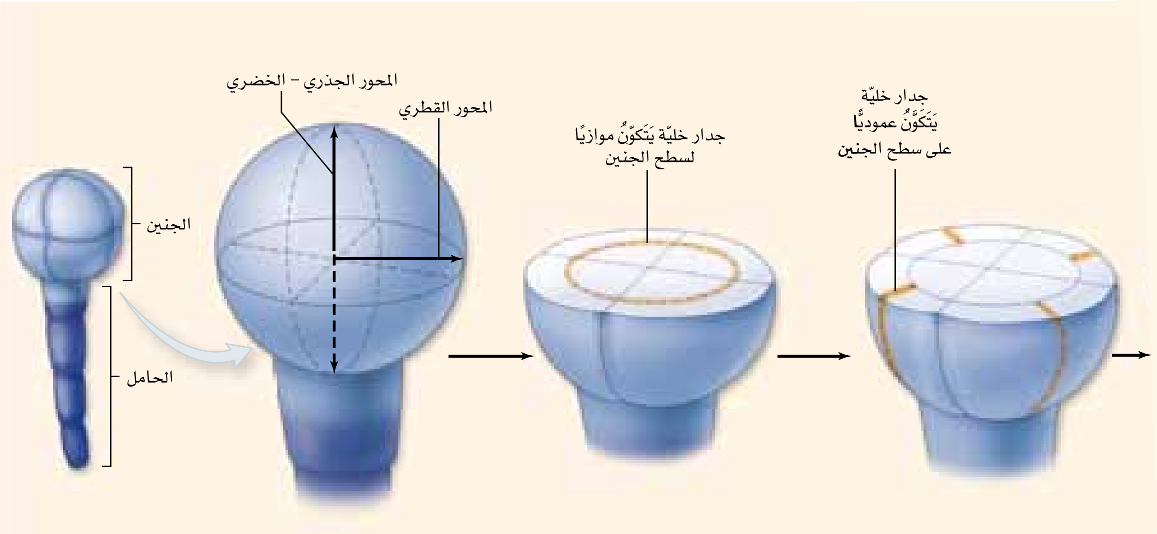
الشكل 37–6

المراحل الأولى في تكوين نبات رشاد الجدران *Arabidopsis thaliana*.
أ . تنتج مراحل الانقسام الأولى الجنين والحامل. **ب.** تُنْتِجُ المرحلةُ الكرويةُ من انقسامات في المحور الجذريّ– الخضريّ والمحور القطريّ. يحدث تمايز الخلايا مع تكوين النّسيج القمي المولد للجذور والسّاق، خلال هذه المرحلة **ج، د.** مرحلة شكل القلب: تبدو الفلقات (أوراق البذرة) الآن واضحة، وتستمر أنظمة الأنسجة الثلاث في التمايز.



الشكل 37–7

الطّفرات عديمة النّسيج المولد للساق ضرورية لتكوين السّاق. هناك جينات خاصة بالمجموع الخضري تحدد تكوين النّسيج المولد القِّمّيّ في السّاق، ولكنها ليست ضرورية لتكوين الجذور. الطّفرة *stm* لنبات رشاد الجدران *Arabidopsis* (موضح في الأعلى) له نسيج مولد للجذر، ولكنه يفشل في تكوين النّسيج المولد للساق بين الفلقتين. النوع الْبَرِّيّ *STM* مبين أسفل الطّفرة *stm* للمقارنة.



تحدد جينات *STM* إنتاج عامل استنساخ ضمن جينات تسمى الصّندوق الذّاتيّ Homeobox وبذا تشترك في الأساس التطوري للجينات *Hox* المهمة في تكوين خطة الجسم في الحيوانات (انظر الفصلين الـ 19 و 25). ولكن، وبالمقارنة مع الحيوانات، فإنّ الجينات المشابهة لـ *Hox* لها دور محدود في تنظيم مستوى جسم النّبات. هناك عائلات أخرى من الجينات المنتجة لعوامل الاستنساخ تمّ التعرف إليها التي لها دور أساسي في تحديد الأنماط في النباتات.

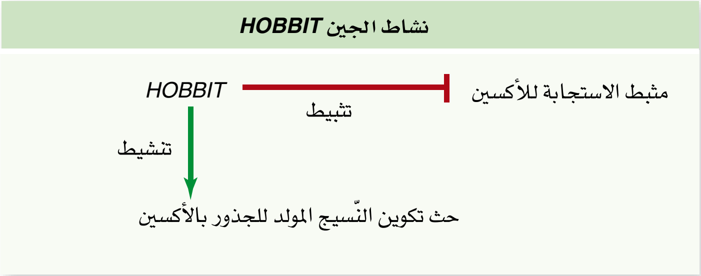
وبعكس *STM*، فإنّ *HOBBIT* ضروريٌّ لتكوين النّسيج المولّد للجذر، وليس للساق في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* (الشكل 37-7). الانقسام الخلوي في جنين النّبات hobbit يحدث في الاتجاه الخطأ، وبذلك لا يَتَكَوَّنُ نسيجٌ مولدٌ للجذر. يتراكم في النباتات نوع طفرة *hobbit* مثبط بيوكيميائي يمنع نشاط الجينات التي يحفزها الأكسين (أحد الهرمونات النباتية). وبالاعتماد على شكل النباتات الطافرة، فإنّ دور *HOBBIT* يبدو مانعًا لتكوين المثبط للجينات التي تحفزها الأكسينات، أو بشكل أبسط بروتينات *HOBBIT* تمكن الأكسين من تحفيز، أو التعبير عن جين، أو مجموعة من الجينات الضرورية لحصول الانقسام الخلوي الصحيح لتكوين النّسيج المولد للجذور (الأكسيناتُ صنفٌ من سبعة أصناف من الهرمونات التي تنظم الوظيفة والتّكوين الْجنينيّ في النباتات، وسوف نوضح هذه المجموعة من الهرمونات النباتية في الفصل الـ 41). إنّ واحدة من الطرق التي يحثّ فيها الأكسين تعبير الجينات هي من خلال تنشيط عوامل الاستنساخ. يحدد الجين إنتاج عامل استنساخ مرتبط بالأكسين (انظر الشكل 37-8). وكما هو الحال في *HOBBIT* فإنه ضروري لتكوين الجذور فقط، وليس لتكوين المجموع الخضري في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* وعند تنشيطه، يرتبط بروتين *MP* بالمحفز لجين آخر مؤديًا إلى استنساخ أحد الجينات، أو مجموعة من الجينات الضرورية لتكوين النّسيج المولد للجذور.

الشكل 37-8

التنظيم الْجنينيّ لتكوين المجموع الجذري الْجنينيّ في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis*. أ. HOBBIT ينشط تكوين الجذور المستحث عن طريق الأكسين، ويمنع تثبيط الاستجابة للأكسين. ب. لا يستطيع MONOPTEROS العمل كأحد عوامل الاستنساخ عند ارتباطه بالمثبط. يقوم الأكسين بإزالة المثبط من Monopteros وبذلك تنشط الجينات المسؤولة عن تكوين الجذور. الآلية المتعلقة بإزالة المثبط من Monopteros والمرتبط بالأكسين هي آلية معقدة وللتفاصيل (انظر الشكل 41-23). جـ. البادرة، من النوع الْبَرّيّ، تعتمد على الجينات التي تنشطها الأكسينات لتكوين الجذور الطبيعية خلال التّكوين الْجنينيّ. د. بادرات النوع *hobbit* لديها جُذامة (عقب أبتر) بدلًا من الجذور لأن الانقسامات غير الطبيعية تمنع تكوين النّسيج المولد للجذور. هـ. بادرات النوع *Monopteros* لديها مثبت سفلي، ولا جذور لها.

استقصاء

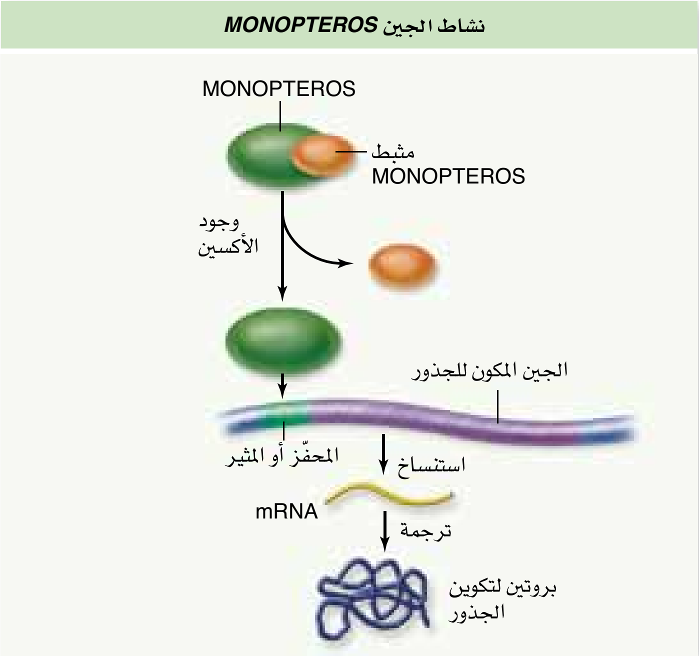
بالرجوع إلى (هـ)، اشرح سبب عدم قدرة هذه الطَفرة على إنتاج جذور خلال التّكوين الْجنينيّ.



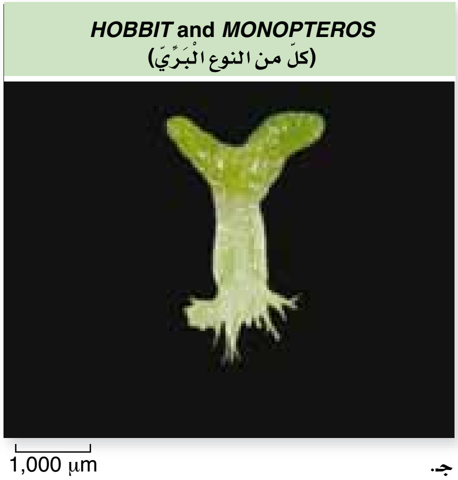
أ.

استقصاء

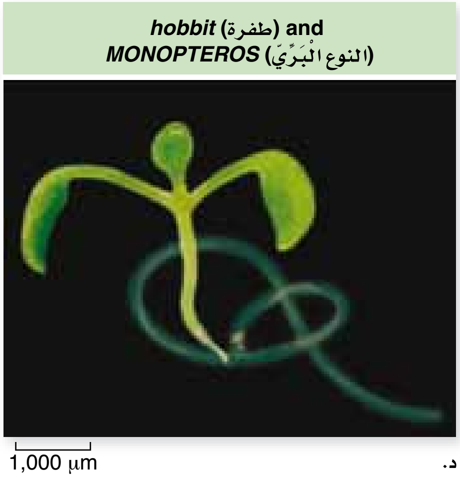
توقع مظهر النَبات الذي يوجد به طفرة في الجين MP التي تنتج بروتين MP غير القادر على الارتباط بالمثبط.



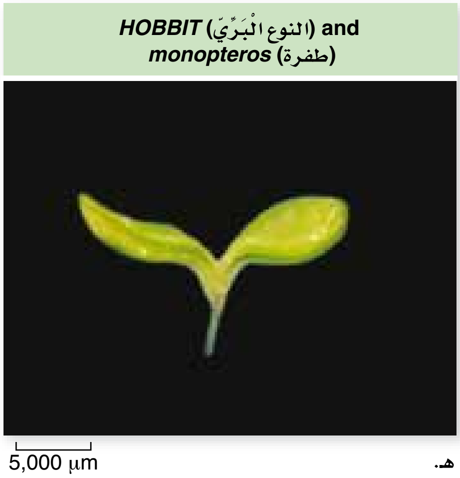
ب.



جـ.



د.

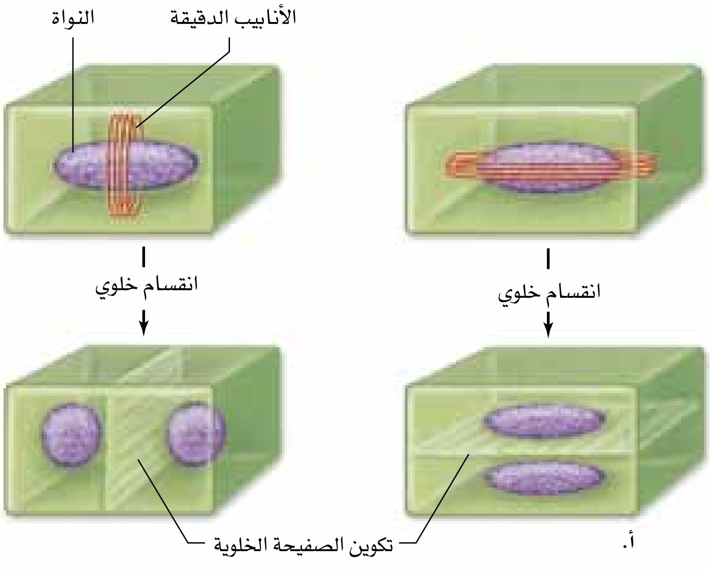


هـ.

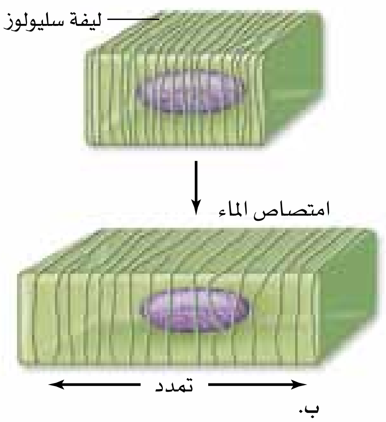
تكوين أنظمة الأنسجة الثلاث

تتمايز ثلاثة أنسجة أساسية تسمى الأنسجة المولدة الأولية *Primary meristems* خلال المدة التي يكون الجنين فيها بشكل كرة من الخلايا (تسمى المرحلة الكروية؛ انظر الشكل 37-6). النّسيج **الأدمي الأولي Protoderm** يتكوّن من الخلايا الخارجية لجنين النّبات، ويتشكل منه النّسيج الأدمي *Dermal tissue* (انظر الفصل الـ 36). تنقسم هذه الخلايا دائمًا بشكل تكون فيه الصفيحة الخلوية عمودية على مستوى سطح الجسم. يحمي النّسيجُ الأدمي النّباتَ من الجفاف، ويكوّن هذا النّسيجُ الثقوبَ التي تُسَهِّلُ عملية تبادل الغازات، وتقلل من خسارة الماء. أما النّسيج **المولد الأساسي Ground Meristem** فيكوّن معظم الأجزاء الداخلية للنبات، وتقوم الخلايا الناتجة عن النّسيج الأساسي *Ground tissue* بوظيفة خزن الماء والغذاء. وأخيرًا النّسيج الأولي سابق **الكامبيوم Procambium** ويوجد هذا النّسيج في لبّ الجنين، وتكوّن خلاياه النّسيجَ الوعائيَّ للنبات *Vascular tissue* التي تنقل الماء والغذاء.

خلال دراستك للتطور الَجنينيّ، ستلاحظ أنّ كثيرًا من أنماط التمايز المتشابهة يمكن مشاهدتها في الأنسجة المولدة القمية خلال الإنبات. وقد تمّ وصفها في الفصل الـ 36. ويكون مصير الخلايا محدودًا بشكل أكبر بعد انتهاء التّكوين الَجنينيّ، مع أنّ عددًا من الجينات الخاصة بالجنين لا يتمّ التعبير عنها. فمثلًا، جين *LEAFY COTYLEDON* في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* ينشط بداية التّكوين الَجنينيّ ونهايته، وقد يكون مسؤولًا عن المحافظة على البيئة الجنينية، ويمكن تنشيط هذا الجين في مراحل التّكوين المتأخرة باستخدام تقنية إعادة خلط DNA التي وُصِفَتْ في الفصل الـ 16. وعندما ينشط هذا الجين، يبدأ الجنين بتكوين الأوراق.



الشّكل 37-9



الانقسام والتمدد الخلوي

أ. يُحَـدِّدُ ترتيب الأنابيب الدقيقة مستوى تكوين الصفيحة الخلوية، وكذلك جدار الخليّة الحديث.

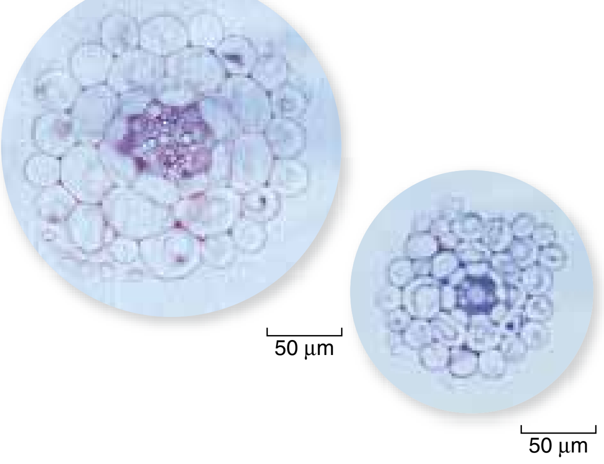
ب. لا تحتوي جوانب الخليّة النباتية جميعها كميات متساوية من التقوية السليولوزية. عند امتصاص الماء، تتمدد الخليّة في الاتجاه الذي يحتوي على أقل مستوى من تقوية الجدار.

التّشكّل

تعطى المرحلة الكروية الجنين قلبي الشكل. في بعض النباتات الزّهريّة، يكون للجنين بروزان (كما في ذوات الفلقتين الحقيقية مثل رشاد الجدران *A. thaliana* كما في الشكل 37-6 ج، د) وتركيبٌ كرويٌ ذو بروز على جانب واحد في مجموعة أخرى (ذوات الفلقة الواحدة) ويُسمّى هذا البروزُ **الفلقاتِ Cotyledons** (الورقة الأولية) التي تنتجها الخلايا الجنينية، وليس النّسيج المولد القُمِّيّ للساق الذي يبدأ التّشكّل في المرحلة الكروية. تحصل **عملية التّشكّل Morphogenesis** (تكوين الشكل) من تغيرات في مستوى الانقسام الخلوي ومعدّله (انظر الشكل 37-5).

ولأنّ الخلايا النباتية غير متحركة، فإنّ شكل النّبات يعتمد بشكل أساسي على مستوى انقسام الخلايا. ويتحكم فيه التغير في شكل الخلايا بعد تمددها نتيجة لدخول الماء فيها بالخاصية الأسموزية (الشكل 37-9). إنّ موقع الصفيحة الخلوية يحدد اتجاه الانقسام، ولكلّ من الأنابيب الدقيقة والآكتين دورٌ في تحديد موقع الصحيفة الخلوية. للهرمونات النباتية وعوامل أخرى تأثيرٌ في ترتيب حزم الأنابيب الدقيقة على السطح الداخلي للغشاء البلازمي؛ إذ تقوم هذه الأنابيب الدقيقة بتوجيه ترسب السليولوز في أثناء تكوين جدار الخليّة حول الخلايا الحديثة وخارجها (انظر الشكل 36-2) حيث تقوّى أربعة من الجوانب الستة للجدار بالسليولوز بشكل أكبر، وتصبح الخليّة قادرة على النمو والزيادة في الحجم في اتجاه الجانبين الأقل دعمًا وتقوية (الشكل 37-9 ب).

لقد تمّ الحصول على معلومات حول عملية التّشكّل على مستوى الخليّة من خلال نباتات طافرة قادرة على الانقسام، ولكن دون القدرة على التحكم في اتجاه أو مستوى التمدد في الخليّة. إنّ عدم تكوين النّسيج المولد للجذور في الطّفرة *hobbit* هو أحد الأمثلة على هذا. عندما يبدأ النّسيج الأولي سابق الكامبيوم في التمايز إلى الجذور ينظم الجين *WOODEN LEG*، (*WOL*) الشكل 37-10) انقسامًا حرجًا موازيًا لسطح الجذر. ودون هذا الانقسام، فإنّ أسطوانة الخلايا المتكونة التي يُفْتَرَضُ أنْ تكون اللحاء تكون مفقودة، ويتكوّن الخشب فقط، ما يعطي الجذر اسم «الرّجل الخشبيّة».



الشّكل 37-10

الجين WOODEN LEG ضروريّ لتكوين اللّحاء. يحتوي النّبات نوع طفرة *wol* (على اليمين) كمية أقل من النّسيج الوعائي من النّبات البَرِّيّ لرشاد الجدران *Arabidopsis* (على اليسار) الذي يتكوّن من الخشب فقط.

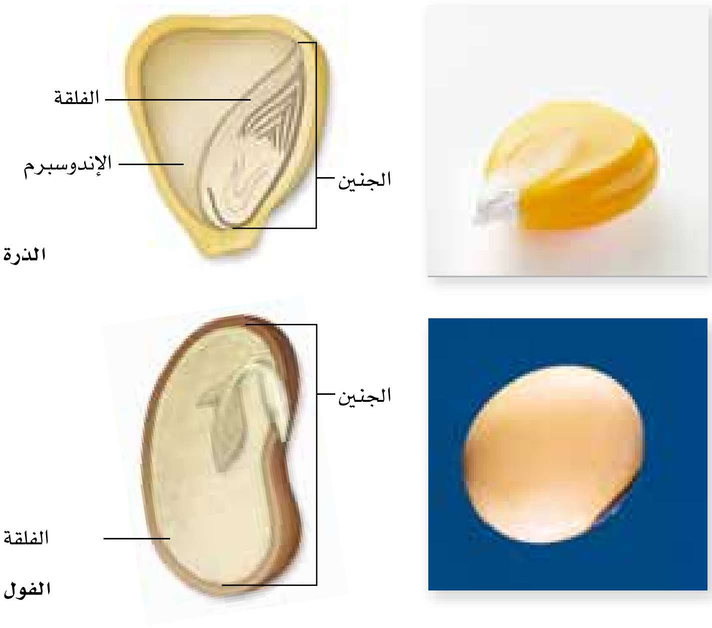
في بداية مراحل التّكوين الْجنينيّ، يمكن لمعظم الخلايا أن تشكّل أنواعًا كثيرة من الخلايا والأعضاء بما فيها الأوراق. عند استمرار عملية التّكوين، تتركز الخلايا ذات القدرات المتعددة في مناطق الخلايا المولدة. تتشكّل أنواع عدة من الأنسجة المولدة في الوقت الذي تكتمل فيه عملية التّكوين الْجنينيّ، وتدخل البذرة مرحلة السكون. بعد الإنبات، يستمر النّسيج المولد الْقُمِّيّ بإضافة الخلايا للجذور النامية وقمم المجموع الخضرى. مثلًا، تنقسم الخلايا المولدة القمية في نبات الذرة كلّ 12 ساعة، منتجة ½ مليون خليّة كلّ يوم في نبات الذرة النامي. ويمكن للأنسجة المولدة الجانبية أنْ تؤدي إلى زيادة سُمك بعض النباتات، ولكن الأنسجة المولدة بين العقدية في سيقان الأعشاب تؤدي إلى زيادة في الطول.

تتشكّل المغذيات المخزونة خلال عملية التّكوين الْجنينيّ

تحدث ثلاث خطوات رئيسة خلال التّكوين الْجنينيّ في النباتات الزّهريّة: الخطوة الأولى هي تكوين مصدر غذائي يوفر للجنين مصدرًا للطاقة خلال الإنبات، إلى أنْ يمتلك القدرة على القيام بالبناء الضّوئي. في النباتات الزّهريّة، يُنتج الإخصاب المزدوج الإندوسبرم للتغذية، وفي النباتات معراة البذور يكون الطّور الجاميتي الأنثوي مصدرًا للغذاء (انظر الفصل الـ 30). الخطوة الرئيسة الثانية هي تمايز أنسجة البويضة (من الطّور البوغي الأم) ليكوّن غلافًا صلبًا يوفر الحماية للجنين. تدخل البذرة عندئذ مرحلة السكون معلنة بذلك انتهاء عملية التّكوين الْجنينيّ. أما الخطوة الثالثة المهمة في النباتات الزّهريّة فهي تَحَوُّلُ جدار الخباء أو الكربلة إلى ثمرة، التي كثيرًا ما تصاحب التّكوين الْجنينيّ. وسوف يتمّ التطرق إلى كلّ من عمليات تكوين البذرة والإنبات إضافة إلى تكوين الثّمار في نهاية هذا الفصل، في حين سنركز في هذا الجزء على الغذاء المخزون.

يتمّ بناء النشا والدهون والبروتينات خلال مراحل التّكوين الْجنينيّ. توجد بروتينات التخزين في البذرة بكميات كبيرة؛ لأنّ الجينات المسؤولة عن تكوينها كانت الأولى التي قام علماء البيولوجيا الجزيئية باستنساخها. إنّ توفير مصادر غذائية هو أحد التطورات التي ترفع من قدرة الجنين على البقاء والعيش.

ينقل الطّورُ البوغي في النباتات الزّهريّة الغذاءَ عبر الحامل. (في النباتات معراة البذرة، يقوم الحامل فقط بدفع الجنين إلى موقع قريب من الطّور الجاميتي الكبير الأنثوي الذي يُعَدُّ المصدر الغذائي) يحدث هذا بالتزامن مع تكوين الإندوسبرم الذي يوجد في النباتات الزّهريّة فقط (لوحظ وجود الإخصاب المزدوج في نوع من النباتات معراة البذور هو *Ephedra*). ويكون تكوين الإندوسبرم موسعًا أو ضَيِّقًا.



الشكل 37-11

الإندوسبرم في بذور الذّرة والفول. تحتوي بذور الذرة على إندوسبرم يبقى عند نضج البذرة إلا أن الإندوسبرم يختفي في بذور الفول، وتقوم فلقات الجنين بوظائف تخزين الغذاء.

في نبات جوز الهند، يكون الإندوسبرم (الحليب) سائلًا، وفي الذرة صلبًا، وفي الذرة البيضاء يتمدد بالحرارة ليكون جزءًا أبيض قابلًا للأكل. في الفول والبازيلاء، يستخدم الإندوسبرم خلال تكوين الجنين، ويتمّ خزن الغذاء في الفلقات الطّريّة والسّميكة (الشكل 37-11). ولأن آلية البناء الضّوئي مُصَمّمة للاستجابة للضّوء فإنّ من الضروري قيام البذرة بخزن المواد الغذائية؛ لمساعدتها على الإنبات والنمو، إلى الوقت الذي يصبح فيه النّبات البوغي النامي قادرًا على القيام بعملية البناء الضّوئي. تستخدم البذور المغمورة في التربة بأعماق كبيرة غذاءها المخزون كلّه في عملية التّنفّس قبل الوصول إلى السّطح والضّوء القادم من الشّمس.

يتشكل المجموع الجذري - الخضري والمحور القطري خلال عملية التّكوين الْجنينيّ. الجنين الناضج له خطة جسم بسيطة، وله القدرة على بناء المجموع الجذري والخضري من الأنسجة المولدة القمية بعد الإنبات. إضافة إلى ذلك يخزّن الإندوسبرم أو الفلقات الغذاء.

2-37 البذور

تحصل أحداث ذات أهمية كبيرة خلال المراحل الأولى لتكوين الجنين في النباتات الزّهريّة:

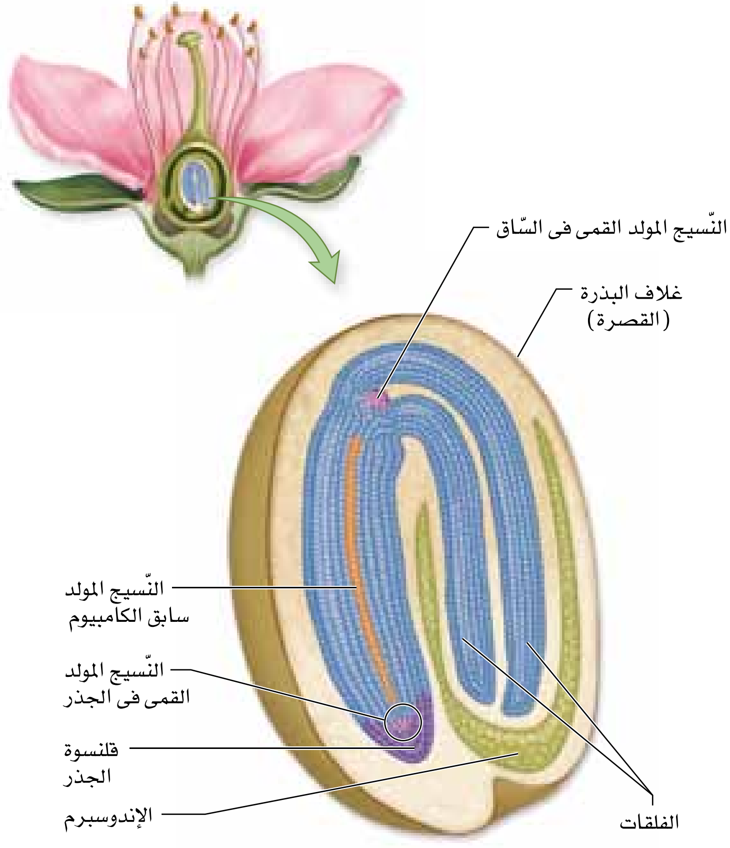
توقف التّكوين الْجنينيّ: في كثير من النباتات، تتوقف مراحل التّكوين الْجنينيّ مباشرة بعد تمايز الأنسجة المولدة والفلقات. الغلاف الخارجي - طبقات الخلايا الخارجية للبويضة - تشكّل **غلاف البذرة أو القصرة Seed Coat** غير المنفذ نسبيًّا الذي يحيط بالبذرة ذات الجنين الساكن والغذاء المخزون (الشكل 37-12).

تحمي البذورُ الجنينَ

تُعَدّ البذرةُ وسيلةً لانتشار الجنين إلى مناطق بعيدة. ونظرًا لكونها محاطة بطبقات واقية، فإنّ البذرة تمكّن الجنين النباتي من العيش في بيئات يمكن أنْ تميت النّبات الناضج.

وتُعدّ البذرة تطورًا مهمًّا لأربعة أسباب على الأقل، هي:

1. تحافظ البذرة على مرحلة السّكون خلال الظروف غير الملائمة، وتؤجل تكوّن النّبات ونموّه إلى المدة التي تتوافر فيها ظروف أفضل. وإذا كانت الظروف متوسطة، فإن النباتات تستطيع أنْ تجازف في السّماح لبعض البذور بالإنبات والإبقاء على بعضها الآخر في مراحل السّكون.
2. توفّر البذرةُ الحمايةَ القصوى للنبات الصّغير في مرحلة تكوينه الأكثر حساسية.
3. تحتوي البذور على الغذاء المخزون الذي يُمَكِّنُ النّبات اليانع من النّموّ والتّشكّل قبل أنْ يبدأ نشاط عملية البناء الضّوئي.
4. وربما قد يكون الأكثر أهمية هو أن البذور تطورت لتلائم الانتشار، وبذلك تُسَهِّلُ هجرة الطّرز الجينية النباتية إلى مواطن جديدة.

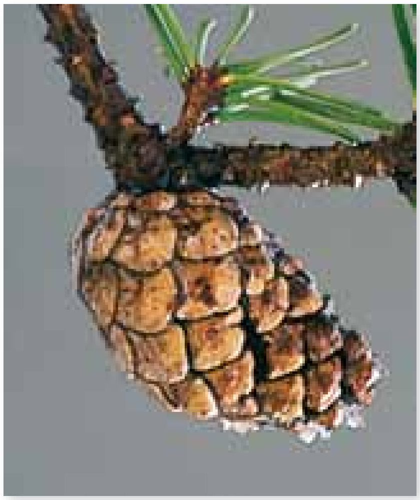


الشكل 37-12

تكوين البذرة. غُلُفُ البويضة الناضجة هذه في النّبات الزهري تكوِّنُ غلافَ البذرة. لاحظ نمو الفلقتين بشكل منحنٍ لتلائم الحجم المحدد للبذرة بصورة جيدة. في بعض الأجنة، يكون النّسيج القِمِّيّ المولد للمجموع الخضري قد بدأ تكوين بعض بادئات الأوراق.

استقصاء

هل هذا جنين لذات الفلقة أم لذات الفلقتين؟



أ.

ب.

الشكل 37-13

تساعد الحرائق على تحرر البذور في بعض أنواع الصنوبر. تستطيع الحرائق القضاء على نبات الصنوبر البالغ، ولكنها تشجع نموّ الجيل اللاّحق. أ. مخاريط نبات الصّنوبر محكمة الإغلاق، ولا تستطيع البذورُ التي تحميها الحراشف الانفصال والتّحرّر. ب. تؤدي الحرارة العالية إلى تحرّر البذور.

حال تشكّل غلاف البذرة، تتوقف معظم الأنشطة الحيوية في الجنين. وتحتوي البذرة الناضجة على ما يقارب 5-20% ماء. في هذه الظروف، تكون البذرة والنّبات الصغير داخلها على درجة عالية من الاستقرار. والسببُ في توقف نمّوها بشكل أساسي هو الجفافُ المتزايد والحادُّ في الجنين، والانخفاضُ المصاحبُ في الأنشطة الحيويّة. لا يمكن للإنبات أنْ يحدث إلاّ بعد وصول الماء والأكسجين إلى الجنين؛ في هذه الأثناء، يمكن أنْ يتشقق غلاف البذرة بالخدش، أو بالتجميد والتذويب المتعاقِبَيْن. والمعروف أنّ البذور في بعض النباتات تبقى حية مئات السنين، وفي بعض الحالات النادرة، آلاف السنوات.

التكيفات الخاصة بالبذور تحسن فرص الحياة

كثيرًا ما تساعد تحورات خاصة في ضمان إنبات البذور فقط تحت ظروف ملائمة. ففى بعض الأحيان، توجد البذور داخل مخاريط صلبة لا تنفتح إلا إذا تعرضت لحرارة النيران (الشكل 37-13). تؤدي هذه الخاصيّة إلى إنبات البذور في مناطق مفتوحة دمرت الحرائق نباتاتها، وأصبحت المواد الغذائية متوافرة بكميات كبيرة، بعد أن خرجت البذور من النباتات التي حُرِقَتْ.

تنبت بذور نباتات أخرى فقط عند غسل أحد المثبطات الكيميائية من غلاف البذرة وإزالته، وبذلك تضمن إنباتها فقط عند توافر كميات كافية من الماء. إضافة إلى أن بذورًا أخرى لا تنبت إلا بعد مرورها في أمعاء الطيور أو الثدييات أو بعد تقيئها، حيث يضعف غلاف البذرة، ويُضمن انتشار البذور. وفى بعض الحالات، يمكن أنْ تنبت بذور النباتات المنقرضة في بعض المناطق تحت ظروف بيئية أفضل، وبذلك تعود النّبات إلى تلك المنطقة.

تُمكّن البذورُ الأجنةَ من البقاء ساكنة مددًا طويلة من الزمن، بحيث تكون محفوظة من الظروف الْبيئيّة الصعبة. وتزداد القدرة على انتشار الجنين بسبب البذور.

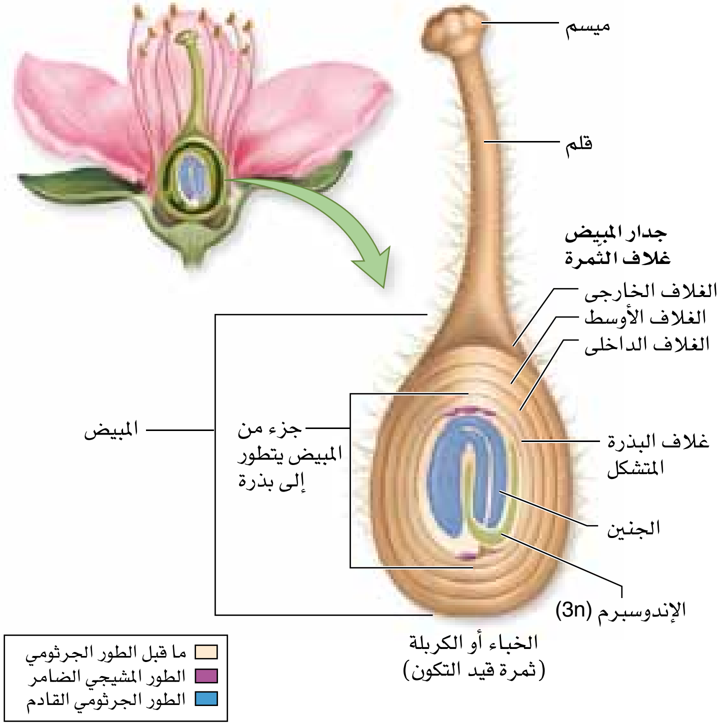
37-3 الثّمار

يعتمد بقاء أجنة النباتات الزّهريّة على قيد الحياة على تكوين الثّمرة، وتكوين البذرة أيضًا.

ببساطة، تعرف **الثّمار Fruits** بأنها مبايض (خباء أو كرابل) ناضجة. يبدأ مبيض الزهرة بالتحول إلى ثمرة خلال تكوين البذرة (الشكل 37-14). وفي بعض الحالات، يُسَبِّبُ وقوعُ حبوب اللقاح على الميسم بدءَ عمليات تكوين الثّمرة، ولكن على الأغلب، يتمّ تناسق في تكوين كلّ من الثّمرة، وغلاف البذرة، والجنين، والإندوسبرم بعد حصول عملية التّلقيح. ويمكن أحيانًا أن تتكون الثّمار دون تكوين البذور. ففي نبات الموز، على سبيل المثال، يحصل إجهاض للبذرة، ولكنها تنتج مبايض ناضجة صالحة للأكل. ولذلك، فإنّ الموز يتكاثر لاجنسيًّا؛ لأنه لا يُكَوِّنُ أجنَّةً.

يبدي شكل الثّمرة التكيفات البيئية

تتكون الثّمرة بطرق متعددة، وتظهر فيها أشكال عدة من التحورات الملائمة للانتشار. إن وجود ثلاث طبقات في غلاف المبيض الذي يُسمّى غلاف الثّمرة *Pericarp*، يمكن أن يؤدي إلى تكوين أشكال نهائية محددة مسؤولة عن التنوع في الثّمار؛ طريّ وجافّ وصلب. يوضح (الشكل 37-15) بعض الفروق بين أنواع من الثّمار.



الشكل 37-14

تكوين الثّمرة. غلاف الخباء أو الكربلة (المبيض) يتكوّن من ثلاث طبقات: الخارجية، والوسطى، والداخلية. وتدخل في تكوين الثّمرة في الأصناف النباتية المختلفة طبقةٌ واحدةٌ، أو هذه الطبقات جميعها.

استقصاء

يبين الشكل ثلاثة أجيال. اكتب مستوى العدد الكروموسومي للأنسجة في هذه الأجيال.

الثَمرة العنبية الحقيقية

أجزاء غلاف الثّمرة جميعها طرية، مع أنه قد توجد طبقة جلدية رقيقة. تحتوى الثمرة العنبية على عدد مضاعف من البذور فى واحد أو أكثر من المبايض. تحتوى زهرة البندورة على أربع كرابل مندمجة، وتحتوى كل كربلة على عدد من البويضات التى تتحول إلى بذور.

ثمرة بقولية

تنفتح على طول حافتي الكربلة مع وجود بذور مرتبطة بالحواف. الفول والبازيلاء، بعكس الثّمار الطرية، الطبقات الثلاث للمبيض لا تتغلظ بشكل كثيف. غلاف الثّمرة جاف بشكل تام عند النضج.

الشكل 37-15

أمثلة على بعض أنواع الثّمار. يبين الشكل الخصائص المميزة لكلّ نوع من أنواع الثّمار أسفل الصورة. الثّمار الجافة: تمثل البقوليات والسمارا ثمارًا جافة. تفتح البقوليات، وتخرج منها البذور، ولكن هذا لا يحصل في ثمار السمارا. الثّمار الطرية، الحسلة البسيطة، العنبية الحقيقية: تنشأ من زهرة واحدة ومبيض واحد مكون من واحد أو أكثر من الكرابل. الثّمارُ المتجمعةُ والثّمارُ المتضاعفةُ ثمارٌ مركبةٌ طريةٌ تنشأ من أزهار تحتوي على أكثر من مبيض، أو من مجموعة من الأزهار.

الثّمار البسيطة الطرية الحسلية

تحتوي على بذرة واحدة داخل جزء صلب: مثل الخوخ، والكرز. كلّ طبقة فى غلاف الثّمرة مختلفة فى التركيب والوظيفة، ويكوّن الغلافُ الداخليُّ الجزءَ الصّلب.

الثّمار المتجمعة

تتكون من مجموعة من المبايض لزهرة واحدة. مثل الفراولة، والتوت الأسود. بخلاف البندورة، لا تكون المبايض ملتحمة، ولا تغطى بغلاف متصل.

السمارة (ثمرة مجنحة)

غير متفتحة، لها أجنحة تتكون من الأنسجة الخارجية مثل ثمار القيقب.

الثّمار المضاعفة

تكون كلّ زهرة ثمرة حول ساق واحدة. تلتحم الثمار كما يحصل فى الأناناس.

أ.

ب.

ج.

د.

الشكل 37–16

الثّمار التي تنشرها الحيوانات. أ. الثّمار العنبية الحمراء اللامعة لنبات صريمة الجَدْي *Lonicera hispidula* شديدة الجذب للطيور. عندما تأكلها الطيور، قد تحملها إلى مسافات بعيدة، أما بداخلها أو ملتصقة بأرجلها أو أجزاء أخرى من الجسم، لأن لبّ الثّمار يحتوي موادّ لزجة. **ب.** سوف تعرف أنك اقتربت من ثمار نبات *Cenchrus incertus*، فأشواكها تمكنها من الالتصاق مع جسم أيّ من الحيوانات التي قد تمر بالقرب منها. **ج.** يمتلك نبات الهندباء الكاذب *Pyrrhopappus carolinianus* مظلة تجعلها قابلة للانتشار عن طريق الرّياح. **د** . تنبت ثمرة نبات نخل جوز الهند *Cocos nucifera* على الشواطئ الرّمليّة. تُعَدُّ ثمرة جوز الهند من أهم الثّمار للإنسان في المناطق الاستوائية، وقد انتشرت وتوطنت في كثير من الجزر من خلال جرفها مع أمواج الماء.

من ناحية التّكوين الْجنينيّ، تُعَدُّ الثّمارُ أعضاء مثيرةً للاهتمام؛ لأنها تحتوي على ثلاثة أطوار جنينية في عبوة واحدة. فغلاف البذرة والثّمرة تعود للطور البوغي السابق. وما يتبقى من الطّور الجاميتي الذي ينتج البيضة يوجد في البذرة المتشكلة، ويمثل الجنين الطّور البوغي اللاّحق.

تُمكن الثّمار النباتات الزّهريّة من الوجود في مناطق شاسعة

إضافة إلى الطرق المختلفة التي تتكون فيها الثّمار، فإنها تمتلك وسائل متخصصة للانتشار. الثّمار الطرية غالبًا ما تكون ذات ألوان كالأسود، والأزرق، والأحمر اللامع، وتنتشر هذه الثّمار في العادة عن طريق الطيور أو الفقريات الأخرى (الشكل 37-16أ). وتمامًا كما في الأزهار الحمراء، فإنّ الثّمار الحمراء تشير إلى وجود كميات كبيرة من الغذاء. وعندما تأكل الطيور أو الحيوانات الأخرى هذه الثّمار، فإنها تحمل بذورها من منطقة إلى أخرى، وبذلك تنقل النباتات من بيئة إلى أخرى. عادة، تحتاج مثل هذه البذور إلى وجود غلاف صلب مقاوم لأحماض المعدة والأنزيمات الهاضمة.

الثّمارُ ذات الأشواك والخطافات كما في نبات البَر الشوكي Burrs (الشكل 37-16ب) ممثلةٌ لأصناف كثيرة من النباتات الموجودة في الغابات الشمالية ذات الأوراق المتساقطة. مثل هذه الثّمار غالبًا ما تنتشر عن طريق الثدييات كالإنسان عندما تلتصق بالفرو أو الملابس. يقوم السنجاب وغيره من الثدييات المشابهة بنشر الثّمار وطمرها مثل البلوط والمكسرات الأخرى، وينبت بعضُها عند توافر الظروف الملائمة، مثل المدة التي تعقب ذوبان الثلج في الرّبيع.

الثّمار الأخرى مثل القيقب والدردار والمُران، لها أجنحة تساعدها على الانتشار عن طريق الرياح. أما السّحلبيّات فلها بذور صغيرة جدًا كجزيئات الغبار يمكن لها أن تنتشر عن طريق الرياح. ويُعَدُّ نبات الهندباء مثالًا آخر لنباتات تنتشر ثمارها عن طريق الرياح (الشكل 37-16ج)، وتنتشر نباتات أخرى مثل عشبة الحليب، والصفصاف، وخشب القطن بالطريقة نفسها. وهناك تحورات تمكن من الانتشار عن طريق الماء منها وجود فراغات هوائية محاطة بأغشية غير منفذة، تمنع نفاذ الماء. ينتشر جوز الهند وغيره من النباتات التي توجد على الشواطئ بصورة منتظمة بطفوها على سطح الماء (الشكل 37-16د). ويعد هذا النوع من الانتشار مهمًّا في وجود النباتات وتوطنها في الجزر البعيدة، مثل جزر هاواي.

لقد تمّ التوصل حسابيًّا إلى أن بذور 175 نوعًا من النباتات الزّهريّة قد وصل إلى جزيرة هاواي، وقد كان ثلث هذا العدد تقريبًا من أمريكا الشمالية. ومن ثمّ تمّ تطورها إلى نحو 970 نوعًا من الأنواع النباتية الموجودة هناك اليوم. بعض هذه البذور انتقل عن طريق الرّياح، وبعضها الآخر نُقِلَ عن طريق ريش الطيور وأمعائها، إضافة إلى أنواع أخرى وصل طافيًا عبر مياه المحيط الهادي. ويُعَدّ الانتشار مهمًّا حتى لنباتات الأراضي الأمريكية وهاواي، وهذه الأهمية تخص النباتات ذات البيئة المتقطعة، مثل أعالي الجبال، والمناطق المغمورة بالماء أو الصخور ذات الاتجاه الشمالي.

الثّمارُ ابتكارٌ في النباتات الزّهريّة؛ تتكون من جدار الخباء أو الكربلة لحماية البذور والمساهمة بشكل كبير في انتشار الأجنة.

4-37 الإنبات

عندما تكون الظروفُ مناسبةً يخرجُ الجنينُ من حالة الجفاف التي كان فيها، ويبدأ باستغلال الغذاء المخزون لينمو. تتضمن عملية **الإنبات Germination** عدة مراحل. ويميزها عادة **خروج الجذير Radicle** (الجذر الأولي) عبر غلاف البذرة.

تُحَفِّزُ إشارات وظروف خارجية عملية الإنبات

تبدأ عملية الإنبات عندما تمتص البذرةُ الماءَ، وتستأنف فيها عمليات الأيض. تستطيع البذرة امتصاص كميات كبيرة من الماء. ويؤدي الضغط الأسموزي المتولد داخل البذرة، والذي يكون كبيرًا، إلى تحطيم غلافها. فى هذه الأثناء، يُعَدُّ توافر الأكسجين ضروريا للجنين النامي. فالنباتات كالحيوانات تمامًا؛ تحتاج إلى الأكسجين للقيام بعملية التنفس الخلوي. إلا أن عددا قليلًا من النباتات لها بذور قادرة على الإنبات بنجاح تحت مستوى سطح الماء، فنبات الأرُزِ مثلا طوّرَ قدرة على تحمل الظروف اللاهوائية.

ومع أن البذور الساكنة قد تمتص كمية كافية من الماء، وتقوم بعملية التنفس، وتصنع البروتينات و RNA، ويبدو أنها تقوم بأيض طبيعى، إلا أنها لا تستطيع الإنبات دون وجود إشارات إضافية من البيئة. هذه الإشارات قد تكون ضوءا بطول موجة معينة، وبشدة مناسبة، أو مجموعة من الأيام ذات الحرارة المنخفضة، أو ببساطة مرور فترة حرارة ملائمة للإنبات.

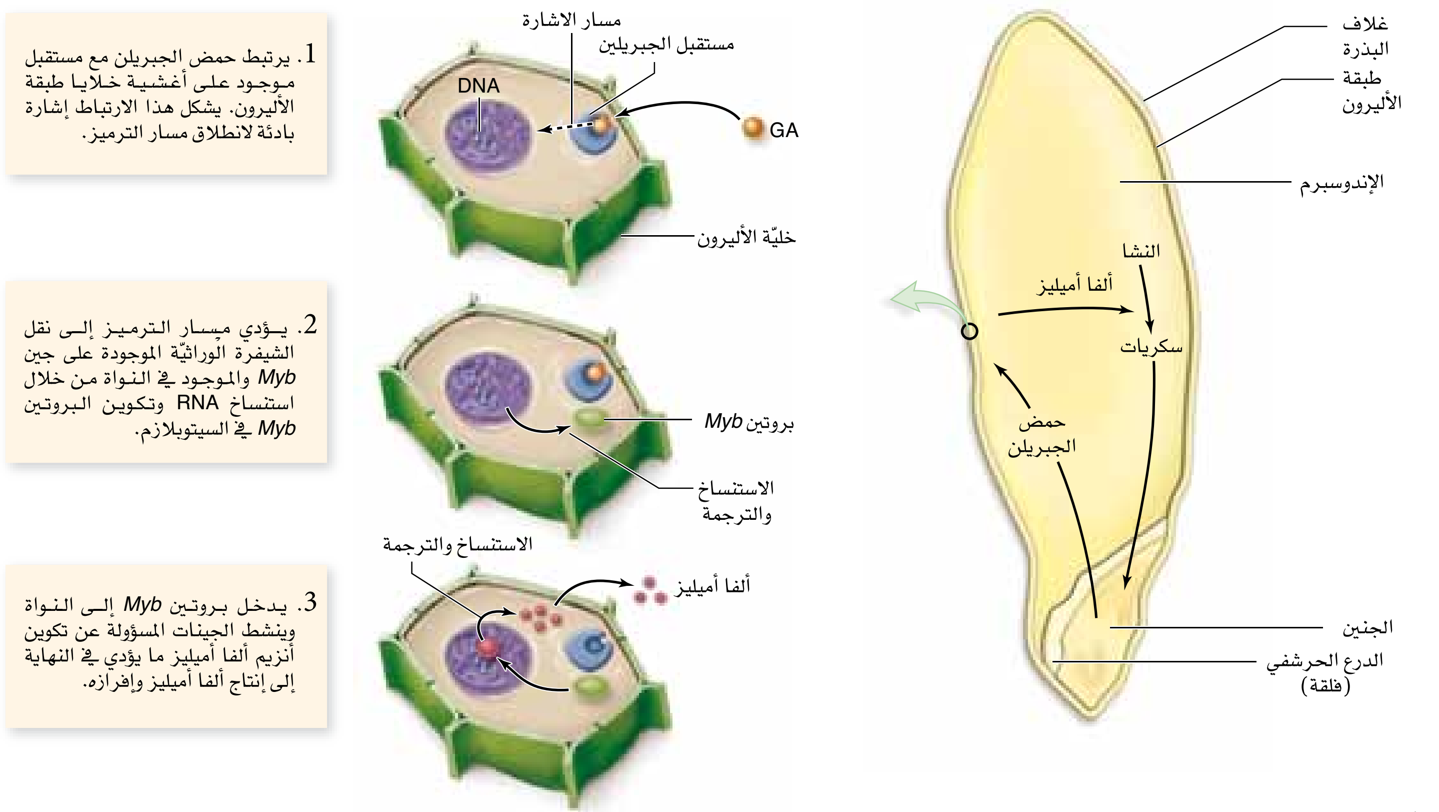
لا تنبت بذور عدة نباتات إلا إذا تمّ **ارتباعها Stratified**؛ أي بقاؤها لفترة زمنية معينة تحت درجات حرارة منخفضة. تمنع هذه الظاهرة نموَّ بذور النباتات التي توجد في المناطق ذات الفصول الباردة من الإنبات، حتى انتهاء فترة الشتاء، وبذلك تحمي النباتات اليانعة من ظروف البرودة القاسية.

تحدث عملية الإنبات تحت درجات حرارة تمتد من□5 إلى□30 س مع أن بعض الأصناف النباتية والبيئات لها مدى حراري أقل لحصول الإنبات. لا تنبت بعض أنواع البذور حتى تحت أفضل الظروف، وفى بعض الأنواع تبقى نسبة كبيرة من البذور ساكنة مدة غير محدودة من الزمن موفرة بذلك مستودعًا جينيًّا له أهمية تطورية كبيرة للمجموعات النباتية القادمة. وتسمى البذور، غير النابتة فى التربة في منطقة معينة **بنكَ البذورِ Seed bank**.

يدعم الغذاء المخزون حياة البادرة النامية

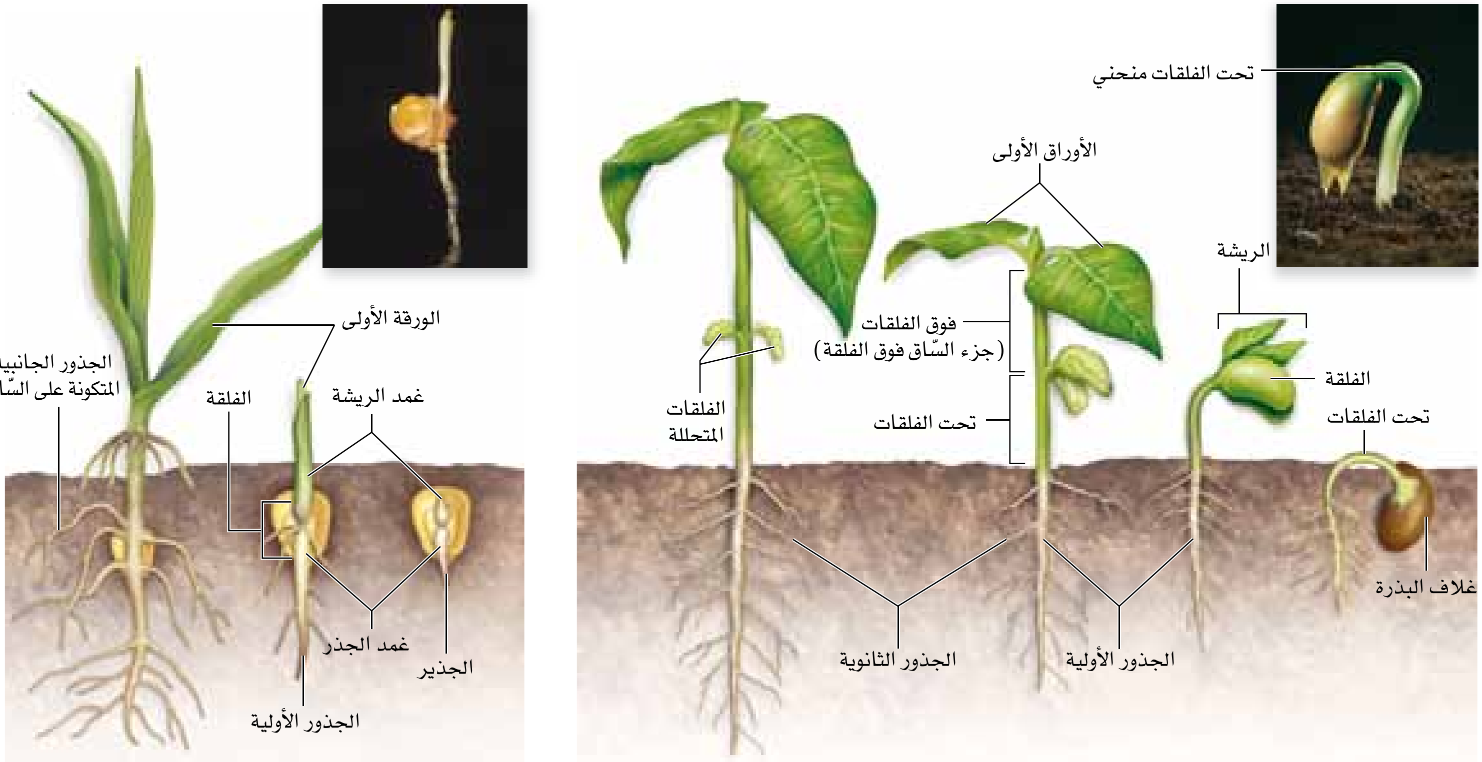
يحصل الإنبات عندما تصبح الظروف الداخلية والخارجية جميعها ملائمة. تحتاج عملية الإنبات وبداية تكون النبات إلى استهلاك الطاقة المخزونة في حبيبات النشا الموجودة داخل البلاستيدات **المخزنة للنشا** (بلاستيدات غير ملونة تخزّن النشا) **Amyloplasts**، وفي أجسام بروتينية. تُعَدُّ الزيوت والدهون غذاء مخزونًا في بعض أنواع البذور. خلال عملية الإنبات، يتمّ تبسيط هذه المواد وتحليلها لإنتاج كلّ من الجليسرول والأحماض الدهنية التي تستخدم لإنتاج الطاقة عبر عملية التنفس الخلوي، ويمكن تحويلها إلى سكر الجلوكوز. واعتمادًا على نوع النّبات، فإنّ أيًّا من هذه الأشكال من الغذاء المخزون يمكن أنْ يُخزَنَ في الجنين أو في الإندوسبرم.

في بذور الحبوب، تتحور الفلقة الأحادية إلى تركيب كبير يُسمّى **الدرعَ الحرشفيَّ Scutellum** (الشكل 37-17). يُستخدم الغذاء المخزون بكميات كبيرة في



الشكل 37-17

التنظيم الهرموني لنمو البادرات



الشكل 37–18 الإنبات.

المراحل المبينة هي: أ. نبات ثنائي الفلقة – الفاصوليا *Phaseolus vulgaris* و ب. نبات أحادي الفلقة – الذرة *Zea mays*. لاحظ أنّ انحناءَ تركيب يدعى تحت الفلقات (الجزء الموجودة أسفل الفلقات) يحمي القمة النامية الغضة في ساق نبات الفاصوليا خلال خروجها من التربة. تتمّ حماية جذير الذرة من خلال طبقة واقية تسمى غمدَ الجذر، إضافة إلى قلنسوة الجذر الموجودة في كلّ من الفاصوليا والذرة. يوفّرُ غلافٌ مكوّنٌ من مجموعة من الخلايا، ويدعى غمدَ الريشة بدلًا من تحت الفلقات الحمايةَ لقمة السّاق النابتة في الذّرة.

هذا التركيب في بداية عملية الإنبات. ويوفر الدرع الحرشفي لاحقًا خلال تكوين البادرة تركيبًا ناقلًا للغذاء من الإندوسبرم إلى أجزاء الجنين المختلفة.

يُعَدُّ استهلاك النشا المخزون خلال إنبات البذور من أفضل الأمثلة على كيفية عمل الهرمونات خلال التّكوين الْجنينيّ للنبات (الشكل 37-17). يقوم الجنين بإنتاج حمض الجبريلين – وهو هرمون يشكل إشارة للخلايا المشكلة للطبقة الخارجية من الإندوسبرم والمسماة **طبقة الأليرون Aleurone** لتبدأ بإنتاج الأنزيم ألفا أميليز. هذا الأنزيم مسؤول عن تحلل النشا الموجود في الإندوسبرم بشكل يدعى أميلوز إلى سكريات بسيطة تمر عبر الدرع الحرشفي إلى الجنين.

يستطيع حمض الأبسيسيك، وهو هرمون آخر مهم في إحداث السكون في البذور، أن يمنع تحلل النشا. وتنخفض مستويات هذا الحمض عندما تبدأ البذرة امتصاص الماء (عمل الهرمونات النباتية تمّ تغطيته في الفصل الـ 41).

تأخذ النباتات الحديثة موقعها في البيئة، وتبدأ بعملية البناء الضّوئي

خلال اندفاع الطّور البوغي عبر غلاف البذرة، توجه نفسها استجابة للبيئة، بحيث تنمو جذورها نحو الأسفل، وساقها نحو الأعلى. تتكون النموات الحديثة عن طريق أنسجة مولدة حساسة يتمّ حمايتها من أخطار البيئة إلى أنْ يصبح المجموع الخضري قادرًا على القيام بعملية البناء الضّوئي، ويبدأ تشكّل المراحل بعد الجنينية ونموّها. يوضح (الشكل 37-18) عملية الإنبات، وما يتبعها من عمليات تكوين جنيني لجسم النّبات في ثنائية الفلقات وأحادية الفلقة. تتمّ حماية السيقان والجذور المتكونة في النباتات والجذور المتكونة في النباتات أحادية الفلقة عن طريق طبقات نسيجية إضافية تُدعى غمد الرّيشة *Coleoptile* التي تحيط بالسويقة، وغمد الجذر *Coleorhiza* الذي يحيط بالجذير. إستراتيجيات أخرى تتمثل في وجود جزء منحنٍ من السّاق المتكون ليحمي السّاق خلال اندفاعها نحو سطح التربة، وبذلك فإنّ الأنسجة ذات الجدران القوية تساعد الاندفاع خلال التربة.

إنّ طريقة خروج الجذير والسويقة من البذرة خلال عمليات الإنبات تختلف من نبات إلى آخر؛ ففي معظم النباتات، يخرج الجذير قبل السويقة، ويقوم بتثبيت النّبات المتكون (البادرة) في التربة (انظر الشكل 37-18). في نباتات مثل البازيلاء والذرة، تبقى الفلقات تحت سطح التربة، وفي نباتات أخرى، مثل الفاصوليا، والفجل والأبصال، ترتفع الفلقات فوق سطح التربة. وفي هذه الحالة، قد تصبح الفلقات خضراء تساعد على عملية البناء الضّوئي، وتغذية النّبات المتكون، وقد تجفّ، وتتساقط بسرعة في حالات أخرى. وتعدّ المدة الزمنية من بداية عملية الإنبات إلى تكوين النّبات الحديث حرجةً لبقاء النّبات؛ لأنّ النّبات الحديث يتّصف بحساسية كبيرة للأمراض والجفاف.

تشترك عوامل داخلية وخارجية في تنظيم انطلاق عملية الإنبات، حيث يتبع ذلك انتقال الغذاء إلى الجنين لتغذيته إلى أن يتكوّن المجموع الخضري، وتتمكن النباتات من القيام بعملية البناء الضّوئي.

مراجعة المفاهيم

1-37 تكوين الجنين

تبدأ عمليات التّكوين الْجنينيّ في النباتات الزّهريّة عندما يتمّ إخصاب خليّة البويضة وانقسام الزّيجوت الناتج. الإخصاب الثنائي ينتج مصدرًا للغذاء - الإندوسبرم. (الشكل 37-1).

- الانقسام الأول في الزّيجوت غير متناظر، وينتج خليتين: إحداهما صغيرة والأخرى كبيرة، حيث تستمر كلاهما في الانقسام.
- تؤدي انقسامات الخليّة الكبيرة إلى تكوين الحامل الطويل الذي ينقل الغذاء إلى الجنين المتكون (الشكل 37-2).
- الانقسامات الأولى في الخليّة الصغيرة تؤدي إلى تكوين تركيب كروي يشكّل محور الجنين (الشكل 37-5).
- يعتمد محور الجذر - المجموع الخضري على موقع الخلايا نسبة إلى الحامل. فالخلايا القريبة من الحامل تصبح النّسيج القُمِّيّ النامي للجذر، في حين تكوّن الخلايا في الطرف الآخر النّسيجَ القُمِّيّ النامي للسويقة، ويتمّ تنظيم تكوين هذه الأنسجة بشكل منفصل.
- يتكوّن المحور القطري من الخلايا التي تنقسم لاحقًا بشكل موازٍ وعمودي على سطح الجنين.
- تتشكّل ثلاثة أنواع من الأنسجة بشكل قطري حول محور الجذر - المجموع الخضري، هي: النّسيج المولد للحزم الوعائية، والنّسيج المولد الأساسي، والنّسيج المولد الأدمي.
- يكوّن النّسيجُ الداخليُّ المولِّدُ للحزم الوعائيّة النّسيجَ الوعائيَّ لينقلَ الماء والغذاء.
- يكوّن النّسيجُ المولِّدُ الأساسيُّ معظمَ الأنسجة الجنينية التي تخزِّنُ الماء والغذاء.
- يكوّن النّسيجُ المولِّدُ الأدميُّ نسيجَ البشرة الذي يحمي النّبات من الجفاف، والثّغور التي تُنَظِّمُ تبادل الغازات، وتقلل من خسارة الماء.
- يتشكل الجنين النباتي نتيجة للاختلاف في مستوى ومعدل الانقسامات الخلوية وَتشَكُّل الخلايا.
- يتجدد شكل النّبات من خلال المستوى الذي تنقسم فيه خلاياه.
- تكوّن المرحلةُ الكرويةُ بروزاتٍ تسمى الفلقات، ويكون عددُها واحدةً (أحادية الفلقة) أو اثنتين (ثنائية الفلقة).
- يتشكل النّسيج المولد القُمِّيّ بنهاية عملية التّكوين الْجنينيّ، وتصبح البذور ساكنة.
- خلال التّكوين الْجنينيّ، تقوم النباتات الزّهريّة بثلاث خطوات مهمة وحرجة: أ- خزن الغذاء في الفلقات أو الإندوسبرم. ب- تمايز خلايا البويضة وأنسجتها لتكوين غلاف البذرة. جـ- تميز أنسجة الخباء أو الكربلة (المبيض) لتكوين الثّمار.

2-37 البذور (الشكل 37-12)

يحمي غلافُ البذرةِ غير المنفذ الجنينَ الساكنَ، ويمنعُ حصول الإنبات حتى يحين الوقت الذي تصبح فيه الظروف الْبيئيّة ملائمة.

- تُعدّ البذور تكيفية من خلال أربعة طرق، هي:
  1. تبقى ساكنة خلال الظروف غير الملائمة.
  2. تحمي النّبات المتكون عندما يكون شديد الحساسية.
  3. توفر الغذاء للجنين، حتى يحين الوقت الذي يصبح فيه قادرًا على إنتاج غذائه بنفسه.
  4. تسهل الانتشار.
- يتطلب الإنبات أن يصبح غلاف البذرة منفذًا لتمكين الماء والأكسجين من الوصول إلى الجنين.
- تضمن تحورات خاصة أن يتمّ الإنبات فقط عندما تصبح الظروف ملائمة. يمكن أن يصبح غلاف البذرة ضعيفًا من خلال الحرائق، أو عند مرور البذرة في الجهاز الهضمي لبعض الحيوانات، أو التجميد والتذويب المتتابعين.
- يحصل الإنبات في بعض النباتات فقط عند توافر كميات كافية من الماء لغسل بعض المواد الكيميائية المانعة لعملية الإنبات في غلاف البذرة.

3-37 الثّمار (الشكل 37-14)

يعتمد بقاء أجنة النباتات الزّهريّة على نضج البذور داخل الثّمار المتكونة.

- الثّمارُ مبايض ناضجة، ويتوافق تكوينها مع تطوّر كلّ من الجنين والإندوسبرم وغلاف البذرة.
- يعتمد نوع الثّمار على مصير غلاف الثّمرة (جدار الكربلة). فالثّمار قد تكون طرية أو صلبة، وقد تكون بسيطة (أحادية الكربلة)، أو متجمعة (مجموعة كرابل)، أو مضاعفة (أكثر من زهرة).
- الثّمار فريدة؛ لأنها تحتوي على أنسجة مثل غلاف البذرة المتشكل من الطّور البوغي السابق وبقايا الطّور الجاميتي المكون للبيضة والجنين، الذي يشكل الطّور البوغي القادم.
- تمتلك الثّمار آليات عدة تمكنها من الانتشار. فقد تؤكل وتنتقل عن طريق الحيوانات، وقد تُدْفَنُ في أماكن مختلفة عن طريق الحيوانات الآكلة للأعشاب. ويمكن أنْ تلتصق على بعض الحيوانات عن طريق الأشواك أو الخطافات، وبذلك تنتقل إلى مسافات طويلة. ويمكن أن تحملها الرّياح، أو تنتقل طافية على سطح الماء.

4-37 الإنبات

تحفز ظروف داخلية وخارجية عملية الإنبات التي يحددها ظهور الجذير أو الجذر الأولي عبر غلاف البذرة، حيث يقوم بتثبيت النّبات المتكون في التربة.

- تبدأ عملية الإنبات بعد امتصاص البذرة للماء والأكسجين اللازم للأنشطة الحيوية المختلفة.
- في كثير من الأحيان، تحتاج عملية الإنبات إلى إشارات بيئية مثل ضوء بطول موجات محددة، ودرجات حرارة ملائمة للإنبات، أو ارتباع (فترة من درجات الحرارة المنخفضة).
- تحتاج عملية الإنبات إلى مصدر للطاقة، مثل النشا المُخَزَّن في البلاستيدات المخزنة، أو البروتينات والدّهون والزّيوت.
- تبدأ عمليات أيض النشا من خلال نشاط هرمون حمض الجبريلين الذي يعطي الإشارة للطبقة الخارجية من الإندوسبرم، أي طبقة الأليرون لإنتاج أنزيم ألفا أميليز. ويمكن أنْ يُثَبَّط أيضُ النشا عن طريق حمض الأبسيسيك.
- تُحمى الجذور والسيقان المتكونة عن طريق أنسجة إضافية في النباتات أحادية الفلقة. وفي ثنائية الفلقة الحقيقية، يُمكن حمايتها عن طريق الجزء المنحنى من السّاق الذي يخرج أولًا قبل القمة النامية (الشكل 37-18).
- يمكن للفلقات الوجود تحت مستوى سطح التربة أو فوقه، ويمكن أنْ تصبح قادرة على القيام بعملية البناء الضّوئي. أو ببساطة، يمكن أن تجف، وتتساقط عند انتهاء محتوياتها من الغذاء المخزون.
- عندما يصبح المجموع الخضري قادرًا على القيام بعملية البناء الضّوئي، يدخل النّباتُ الغضُّ فترة التّكوين والنمو بعد الْجنينيّ.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. الطّفرة التي تفقد وظيفة الجين المشكل للحامل في نبات رشاد الجدران تؤدي إلى تكوين جنينين في البذرة. بعض دراسة التعبير عن هذا الجين في الأجنة البرية المبكرة تجد كمياتٍ كبيرةً من mRNA المستنسخ من جين الحامل في خلايا الحامل قيد التطور. الوظيفة المحتملة لبروتين الحامل هي:
   أ. حثّ تكوين النّسيج الّجنينيّ.
   ب. حثّ تكوين نسيج الحامل.
   ج. تثبيط التّكوين الّجنينيّ للحامل.
   د. تثبيط تكوين الحامل في الجنين.
2. يمكن للتكوين الّجنينيّ النباتي أن يتغير إذا عُكس عمل الجينات *SHOOTMERISTEMLESS (STM)*، و*MONOPTEROUS (MP)* بالصورة:
   أ. المحور الّجنينيّ - الحامل سوف يُعكس.
   ب. المحور الّجنينيّ - الحامل سوف يتضاعف.
   ج. المحور الّجنينيّ - المجموع الخضري سوف ينعكس.
   د. المحور الّجنينيّ - المجموع الخضري سوف يتضاعف.
3. الفرق الأكثر وضوحًا وخصوصًا بين التكوينين الجينيين: النباتي والحيواني هو:
   أ. تتكون النباتات من بيضة غير مخصبة، في حين تتكون الحيوانات من بيضة مخصبة.
   ب. بينما تحافظ الخلايا النباتية على موقعها بشكل نسبي بعد انقسامها، تتشكّل الحيوانات بطريقة تتضمن حركة الخلايا في الجنين.
   ج. أجنة النباتات تحتوي على مصدر غذائي، في حين أنّ على الأجنة الحيوانية الحصول على الغذاء منذ بداية تكوينها.
   د. تنتج الأجنة النباتية غذاءها من خلال عملية البناء الضّوئي.
4. الشيء الذي لا يظهر واضحًا عند النظر إلى الجنين النباتي هو:
   أ. القول: إنّ النّبات أحادي أو ثنائي الفلقات.
   ب. التنبؤ بالموقع الذي ستكون فيه السّاق.
   ج. التنبؤ بالموقع الذي سيكون فيه الجذر.
   د. معرفة الوقت الذي ستنبت فيه البذرة.
5. الشيء غير الصحيح بالنسبة إلى بذور النباتات الزّهريّة بعد نضجها هو:
   أ. يوجد الغذاء المخزون في الفلقات أو في الإندوسبرم.
   ب. كلّ من القمة النامية المولدة للساق والجذر موجودة.
   ج. تكون الأنسجة الناضجة متصلة مع الحامل.
   د. بقاء الجنين متصلا مع الحامل.
6. أطول مدة يمكن أن تبقى فيها البذرة ساكنة هي:
   أ. أيام. ب. أسابيع.
   ج. أشهر. د. سنوات.
7. الثّمار أعضاء معقدة مختصة في نشر البذور. النّسيج الذي لا يشارك في تكوين الثّمرة الناضجة هو النسيج:
   أ. البوغي من الطّور السابق. ب. الجاميتي من الطّور السابق.
   ج. البوغي من الطّور اللاحق. د. الجاميتي من الطّور اللاحق.
8. إذا أردت التأكد من أنّ البذرة ستفشل في الإنبات، فإنّ الطريقة الأكثر نجاحًا في هذا المجال هي:
   أ. منع تشرب الماء وامتصاصه. ب. منع الجفاف.
   ج. منع الإخصاب. د. منع الانتشار.
9. يؤثر فقدان الجين المسؤول عن تكوين أنزيم ألفا أميليز في إنبات البذور في أنه:
   أ. سوف يمنع تشرب البذور للماء.
   ب. سوف يصاب الجنين بالمجاعة.
   ج. لن يتشقق غلاف البذرة.
   د. سوف تنبت البذور قبل أوانها أو بشكل ناقص.
10. العبارة الخطأ في عملية التّكوين الّجنينيّ هي:
   أ. تؤدي الهرمونات دورًا بسيطًا في عملية التّكوين الّجنينيّ التامة.
   ب. كثير من خطوات التّكوين الّجنينيّ تحددها الجينات.
   ج. تتطوّر بادئات الجذور والسيقان خلال التّكوين الّجنينيّ.
   د. لا شيء مما ذكر.
11. العامل الذي يُعَدّ ضروريًا لعملية الإنبات هو:
   أ. الأكسجين. ب. ثاني أكسيد الكربون.
   ج. الضّوء. د. أ + ب.
12. الفلقات:
   أ. تنشأ من القمة النامية للساق.
   ب. تبقى نشطة مدة طويلة خلال حياة النّبات.
   ج. توجد على شكل أزواج في ثنائية الفلقة وواحدة في أحادية الفلقة.
   د. لا شيء مما ذكر.
13. إذا كان النّبات لا يحتوي على جين *WOODEN LEG* فإنه:
   أ. لن يكون قادرًا على نقل الماء إلى الأوراق.
   ب. سيكون خاليًا من اللحاء والخشب.
   ج. سيكون غير قادر على نقل الغذاء العضوي المتكون خلال عملية البناء الضّوئي.
   د. كلّ ما ذكر.
14. إذا كانت البذرة النابتة لا تحتوي على حامل، فمن المحتمل أنها:
   أ. لن تتطور لعدم نقل الغذاء من الإندوسبرم إلى الجنين.
   ب. سوف تقوم بعملية البناء الضّوئي حالًا.
   ج. سوف تنمو بسرعة لتصعد فوق سطح التربة.
   د. سوف تتكون بشكل صحيح.

أسئلة تحدٍّ

1. إذا كنتَ تقومُ بكتابة سيناريو فيلم خيال علمي عن أفضل طريقة حياة لحيوان ونبات يمكن أنْ تُستخدمَ لعمل نوع خارق من المخلوقات. اشرح أسس التّكوين النباتي التي ستدخلها في تكوين هذا النوع.
2. وُجِدَتْ أقدمُ البذور التي يمكن أن تنبت بنجاح في منطقة Yukon في المنطقة القطبية الكندية عام 1950. استخدام طريقة تحديد العمر بالكربون المشع يثبت أن عمر البذور نحو 10,000 سنة. اشرح الطرق أو الآليات التي استخدمَتْها هذه البذور لتبقى ساكنة هذه المدة الطويلة من الزمن.
3. كيف يمكن أن تكون نجاحات التكاثر في النباتات الزّهريّة قد تغيرت فيما لو تكونت البذور دون ثمار؟

ARIS™
هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 38

النقل في النباتات

Transport in Plants

مقدّمة

تعاني النباتات التي تعيش على سطح اليابسة تحديين مهمين: الحفاظ على توازن غذائي ومائي، وتوفير دعم تركيبي كافٍ لإبقاء النباتات تنمو بشكل قائم. ينقل النسيج الوعائي الماء والمعادن والمركبات العضوية مسافات كبيرة. وفي حين يسمح النمو الثانوي في النسيج الوعائي للأشجار أن تصل إلى ارتفاعات كبيرة، فإن التوازن المائي وحده يحافظ على النباتات العشبية بشكل قائم. تخيل الخلية النباتية كالبالون المائي الذي يضغط على الجوانب الداخلية لصندوق طري الجوانب مع بالونات أخرى/ خلايا صندوقية مرتبة فوق بعضها. إذا حصل في سلسلة البالونات تسريب مائي، فإن قوام هذا التركيب سوف يتلاشى وتنهار الصناديق. إن كيفية نقل الماء، والمعادن، والجزيئات العضوية بين الجذور والسيقان لنباتات صغيرة وطويلة ستشكل موضوع هذا الفصل.

موجز المفاهيم

38-1 آليات النقل

- تؤدي تغيرات موضعيّة إلى نقل المواد مسافات طويلة.
- تنظم القدرة المائية حركة الماء خلال النبات.
- تحفّز القنوات المائية الخاصية الأسموزية.
- التدرج في القدرة المائية من الجذور إلى الساق والأوراق يُمكّن النقل.

38-2 امتصاص الماء والمعادن

- توجد ثلاثة ممرات للنقل خلال الخلايا.
- النقل عبر البشرة الداخلية انتقائي (اختياري).

38-3 النقل في الخشب

- الضغط الجذري موجود حتى عند غياب النتح.
- الأوعية والقصيبات تهيئ للنقل الكُتَلي (الحجمي).

38-4 معدل النتح

- تفتح الثغور، وتغلق لتوازن احتياجات النبات من الماء وثاني أكسيد الكربون.
- يؤدي الضغط المائي في الخلايا الحارسة إلى فتح الثغور وإغلاقها.
- تؤثر العوامل البيئية في معدلات النتح.

38-5 الاستجابة للإجهاد المائي

- تتضمن تكيفات النبات للجفاف إستراتيجيات للحد من فقدان الماء.
- تتضمن استجابة النبات للغمر المائي بعض التغيرات الهرمونية قصيرة الأمد، وتكيفات طويلة الأمد.
- يتضمن تكيف النبات للملوحة الزائدة طرقًا للإزالة.

38-6 النقل في اللحاء

- تُنقل المواد العضوية في النبات إلى الأعلى وإلى الأسفل.
- الفرق في الضغط المائي يدفع عملية النقل في اللحاء.

1-38 آليات النقل

كيف يتم نقل الماء من الجذور إلى أعلى جزء في نبات بطول 10 طوابق؟ طوال حياة الإنسان كان الكثير يفكرون في سؤال كهذا. لا تحتوي النباتات على نسيج عضلي أو جهاز دوري كالحيوانات ليقوم بضخ السوائل لأجزائها كافة. وعلى كل حال، فإن الماء يتحرك عبر جدران الخلايا النباتية إلى بروتوبلازم الخلايا عبر وصلات خلوية تسمى البلاسودسماتا، والأغشية الخلوية، وعناصر ناقلة متصلة تغطي أجزاء النبات جميعها (الشكل 38–1). يدخل الماء أولًا إلى الجذور، ومن ثم ينتقل إلى الأوعية الخشبية، أو النسيج الوعائي الداخلي العميق في النبات. يصعد الماء في هذه الأوعية نتيجة لمجموعة من العوامل، وبعض هذا الماء يخرج من خلال الثغور في الأوراق (الشكل 38 – 2).

تؤدي تغيرات موضعية إلى نقل المواد مسافات طويلة

تنتقل جزيئات الماء والأملاح المذابة أطول المسافات في الأوعية الخشبية. فمثلًا، عند دخول الماء الأوعية الخشبية لنبات الخشب الأحمر، فإنه يمكن أن يُنقل إلى الأعلى مسافة تصل إلى 100م. بعض الدفع القادم من ضغط الماء الداخل إلى الجذور يشارك في هذا النقل، ولكن معظم القوة هي قوة السحب الناتجة عن عملية **النتح Transpiration** أو تبخر الماء من طبقات رقيقة في الثغور. تتكون قوى السحب هذه لأن جزيئات الماء متماسكة مع بعضها (قوى التماسك)، وملتصقة مع جدران الأوعية الخشبية (قوى الالتصاق). والنتيجة تكوين عمود ثابت من الماء يصل إلى ارتفاعات طويلة.

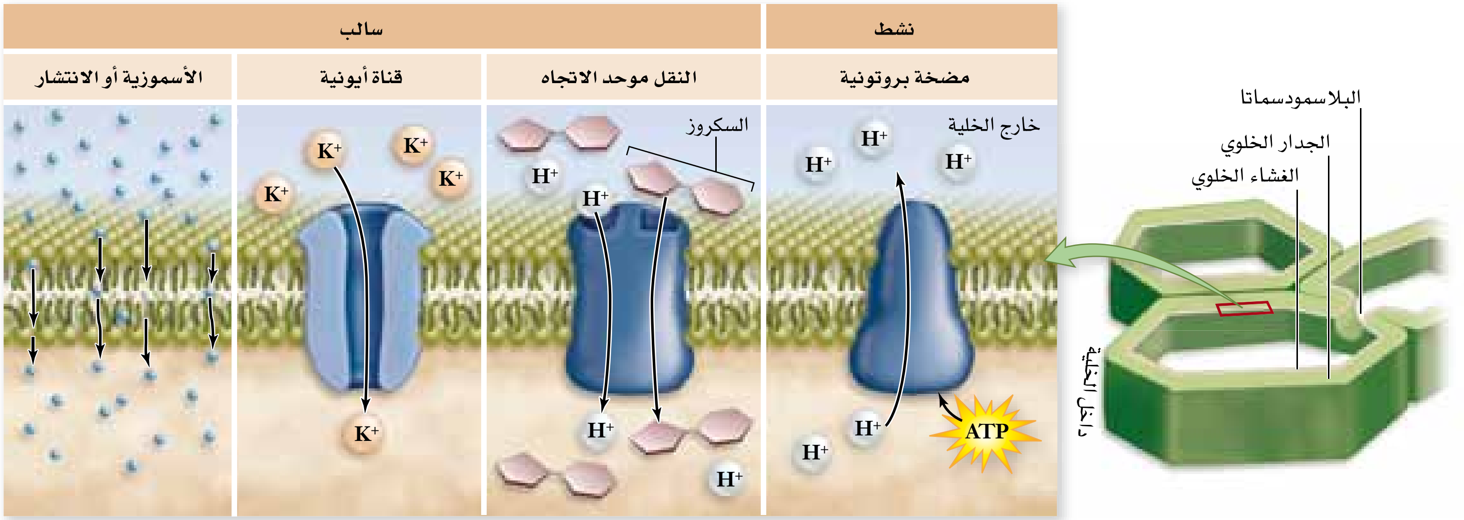
إن انتقال الماء على مستوى الخلية يقوم بدور مهم في النقل الكتلي (النقل بكميات كبيرة) للماء في النبات، ولكن إلى مسافات أقصر. ومع أن الماء يمكن أن ينتشر عبر الأغشية، فإن الأيونات المشحونة والمواد العضوية بما فيها السكروز، تحتاج إلى نواقل بروتينية لإدخالها عبر الأغشية. تكوِّن بعض البروتينات الموجودة في الأغشية قنوات تسمح للمواد بالانتشار من خلالها. تحتاج بعض النواقل البروتينية الأخرى إلى الطاقة لنقل المعادن والمغذيات الأخرى من تراكيز منخفضة إلى تراكيز أعلى. غالبًا، توفّر مضخاتُ البروتونات المعتمدة على ATP الطاقة للنقل النشط، حيث يؤدي نشاطها إلى تكوين فرق في تركيز البروتونات عبر الغشاء. التركيز غير المتساوي للأملاح (مثلًا الأيونات والجزيئات العضوية) تؤثر بدورها في حركة الماء عبر الأغشية. وباستخدام المعلومات حول تركيز الأملاح داخل الخلية وخارجها يمكن التنبؤ في اتجاه حركة الماء.

تنظم القدرة المائية حركة الماء خلال النبات

يشرح علماء النبات القوى التي تعمل على الماء داخل النبات بمصطلح القدرة. القدرة تمثل الطاقة الحرة (القدرة على عمل شيء؛ انظر الفصل الـ 6). **القدرة المائية Water potential** تختصر بالحرف اللاتيني psi (Ψ_w) وتستخدم للتعرف إلى الاتجاه الذي سيتحرك فيه الماء. من المهم تذكّر أن الماء يتحرك من الخلية أو المحلول الذي له قدرة مائية أعلى إلى الخلية أو المحلول الذي له قدرة مائية أقل. تقاس قيم القدرة المائية بوحدات ضغط تسمى **ميجاباسكال Megapascal (MPa)**. إذا فتحت حنفية المطبخ أو الحمام بشكل تام، فإن ضغط الماء يكون بين 0.2 و 0.3 ميجاباسكال.

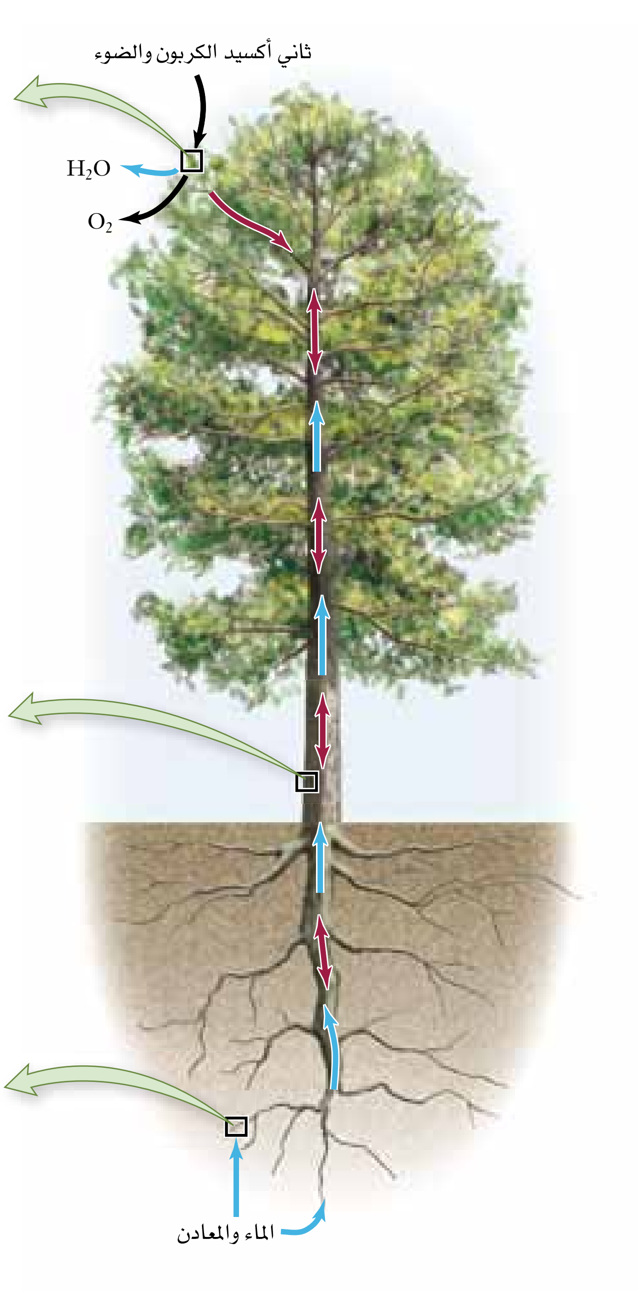
حركة الماء بالخاصية الأسموزية

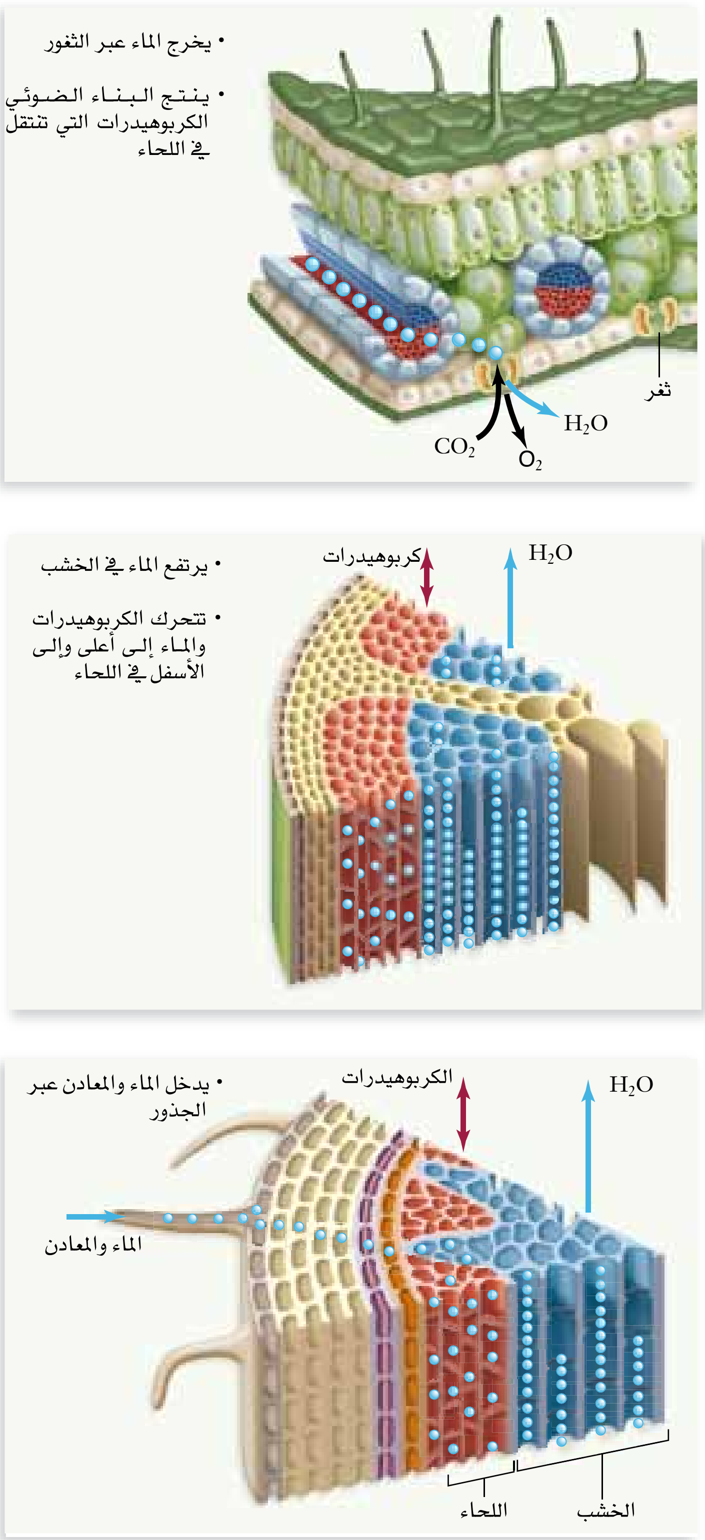
إذا وضعت خلية نباتية في الماء، فإن تركيز الأملاح داخلها أعلى من المحلول الخارجي، وبذلك يتحرك الماء إلى الخلية عن طريق **الخاصية الأسموزية Osmosis** وهذا أمر تتذكره من خلال مناقشة الأغشية في الفصل الـ 5. تتمدد الخلية، وتضغط على الجدار الخلوي، وتحدث ما يسمى الامتلاء *Turgid* ويؤدي ذلك إلى ازدياد ضغط الامتلاء داخل الخلية. وعلى العكس من ذلك، إذا وضعت الخلية في محلول ذي تركيز مرتفع من السكروز، فإن الماء يخرج من الخلية، ويقل ضغط الامتلاء، ويبتعد الغشاء عن جدار الخلية كلما صغر حجم الخلية. تسمى هذه العملية **البلزمة Plasmolysis**. وإذا فقدت الخلية كميات مائية كبيرة، فإنها ستموت. إن تغيرًا بسيطًا في حجم الخلية يؤدي إلى تغير كبير في ضغط الامتلاء، وعندما يساوي ضغط الامتلاء صفرًا، فإن معظم النباتات تصاب بالذبول.



الشكل 38–1

النقل بين الخلايا. يمكن للماء والمعادن والجزيئات العضوية أن تنتشر عبر الأغشية، إما بشكل نشط، أو غير نشط، عن طريق نواقل موجودة على الأغشية، أو تتحرك عبر البلاسمودسماتا.





الشكل 38-2

حركة الماء والمعادن عبر النبات. يبين هذا الشكل مسار حركة الماء والمعادن عند دخولها النبات، ومرورها خلاله، وخروجها منه.

حساب القدرة المائية

إن التغير في الضغط المائي الداخلي للخلايا يمكن معرفته بدقة من خلال احتساب القدرة المائية للخلية والمحلول المحيط بها. هناك مكونان يشكلان القدرة المائية، هما: (1) القوى الفيزيائية مثل الجدار الخلوي للخلية النباتية، وقوى الجاذبية الأرضية. (2) تركيز الأملاح في كل محلول.

وبمصطلحات القوى الفيزيائية، فإن مقدار قوى الجاذبية الأرضية صغير جدًا، وغالبًا ما يُهمل في الحسابات، إلا إذا تم التعامل مع نباتات طويلة. ويشار إلى ضغط الامتلاء الداخلي الناتج عن الضغط على جدار الخلية **بقدرة الضغط Pressure Potential** (Ψ_p). وكلما زاد ضغط الامتلاء، فإن Ψ_p تزداد. إن دورقًا يحتوي على الماء وكمية من السكروز المذاب غير محاط بغشاء خلوي أو جدار. المحاليل هنا ليس لها ضغط امتلاء، ومن ثم، فإن Ψ_p له = صفرًا **MPa**. (الشكل 38-3 أ).

تنشأ القدرة المائية أيضًا نتيجة للتوزيع غير المتساوي للأملاح على طرفي الغشاء، التي تؤدي إلى حصول الخاصية الأسموزية. إن الضغط على طرف الغشاء الذي

يحتوي على تركيز ملحي أكبر يمنع حصول الخاصية الأسموزية، وأقل قيمة للضغط تكفي لإيقاف هذه الخاصية تكون متناسبة مع **القدرة الأسموزية للمذاب Solute potential** (Ψs) (الشكل 38-3 ب). الماء النقي له قدرة أسموزية تساوي صفرًا، وكلما زاد تركيز الأملاح في المحلول، فإنها تؤدي إلى خفض القدرة الأسموزية Ψs (أصغر من صفر MPa). المحلول المحتوي على كمية أكبر من الأملاح له قدرة أسموزية أكثر سالبية، والماء يتحرك من المحلول الذي له قدرة أسموزية ذات قيمة سالبة قليلة إلى المحلول الذي له قيمة قدرة أسموزية Ψs أكثر سالبية. في (الشكل 38-3 جـ)، الخلية لها قدرة أسموزية Ψs أكثر سالبية من المحلول المحيط بها؛ وبذلك يتحرك الماء إلى داخل الخلية.

قيمة القدرة المائية الكلية للخلية النباتية هي مجموع قيم قدرة الضغط والقدرة الأسموزية؛ إنها تمثل القيمة الكلية لطاقة القدرة المائية في الخلية.

$$\Psi_w = \Psi_p + \Psi_s$$

عندما توضع الخلية في ماء نقي له قدرة مائية تساوي صفرًا - إلا إذا كان تحت ضغط - فإن الماء سوف يدخل الخلية؛ لأن القدرة المائية للخلية أكثر سالبية (الشكل 38-3 جـ). وعند وضع الخلية في محلول له قدرة مائية تساوي القدرة المائية للخلية، فإن الماء سيكون قادرًا على التحرك في الاتجاه الذي يؤدي إلى التوازن – كل من الخلية والمحلول لهما القدرة المائية نفسها Ψ_w (الشكل 38-4). ويمكن للقدرة الأسموزية Ψ_s وقدرة الضغط Ψ_p للمحلول والخلية أن يختلفا، ولكن المجموع (Ψ_w) يجب أن يكون متساويًا.

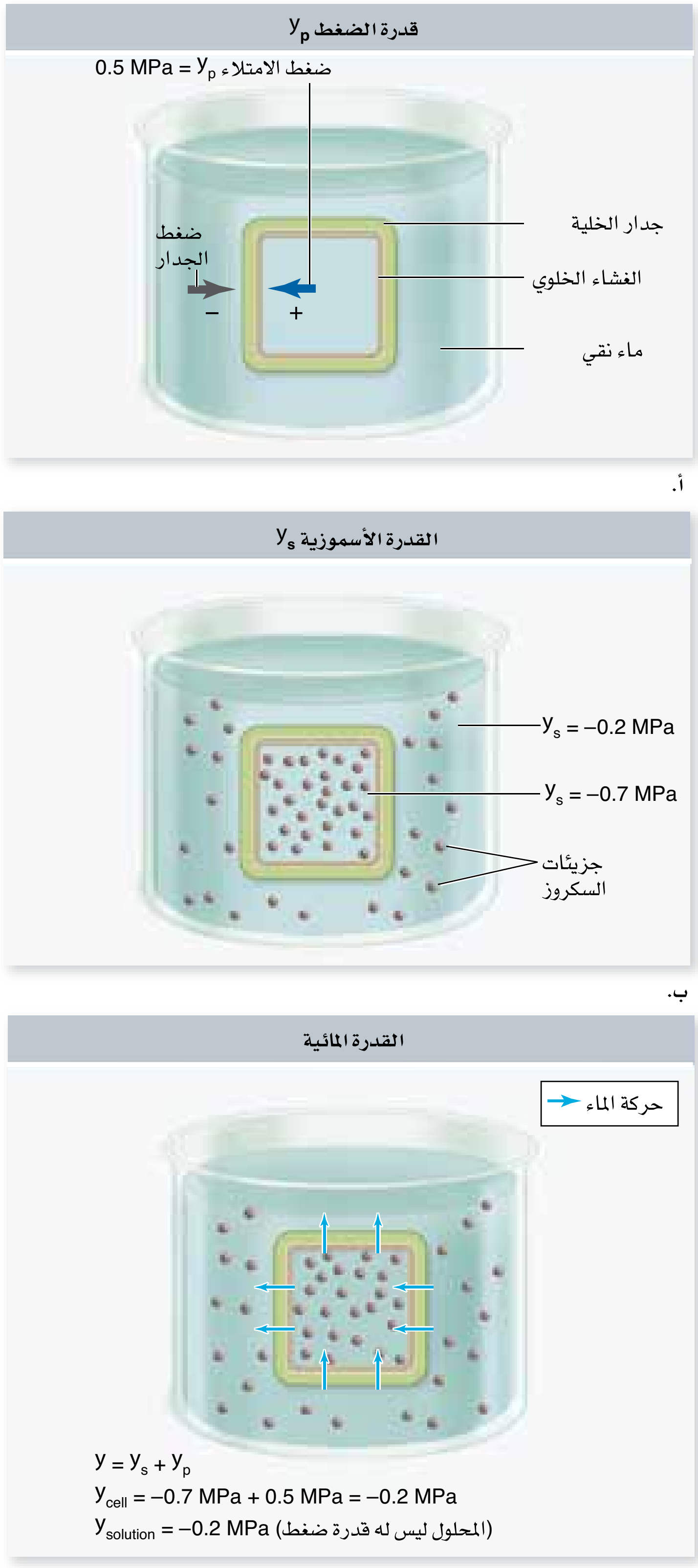
تحفز القنوات المائية الخاصية الأسموزية

مدة طويلة، اعتقد العلماء أن الماء يتحرك بالخاصية الأسموزية عبر طبقتي الدهون المفسفرة الموجودة في الغشاء البلازمي، ولكن وجد أن الماء يتحرك بسرعة تزيد على ما يتوقع أن يحصل من خلال الأسموزية فقط. أصبح معروفًا الآن، أن قنوات بروتينية خاصة بمرور الماء توجد في الأغشية تسارع الحركة الأسموزية للماء، وتدعى هذه القنوات الثقوب، أو **القنوات المائية Aquaporins** التي عرفتها في الفصل الـ 5 (الشكل 38-5). توجد هذه القنوات المختصة بنقل الماء في الخلايا النباتية والحيوانية على حد سواء، وفي النباتات توجد في الأغشية البلازمية وأغشية الفجوة المركزية، وتسمح للحركة الكُتَلِّية للماء عبر الغشاء.

هناك ما لا يقل عن 30 نوعًا من الجينات المسؤولة عن بناء البروتينات المشابهة لتلك الموجودة في القنوات المائية في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis*. تؤدي هذه القنوات إلى تسارع النقل الأسموزي للماء، ولكنها لا تغير اتجاه حركة الماء، ولها دور مهم في الحفاظ على التوازن المائي في الخلية، ونقل الماء إلى الأوعية الخشبية.

التّدرّج في القدرة المائية من الجذور إلى الساق والأوراق يُمكّن النقل.

تنظم القدرة المائية حركة الماء خلال أجزاء النبات جميعها، وخلال الأغشية الخلوية. وتُعدّ الجذور نقطة الدخول. يتحرك الماء من التربة إلى جسم النبات فقط إذا كانت القدرة المائية للتربة أعلى من القدرة المائية للجذور. تقلل إضافة الأسمدة الكيميائية بكميات كبيرة أو ظروف الجفاف القدرة المائية للتربة، وتحدد حركة الماء إلى النبات. يتحرك الماء في النبات مع اتجاه الفرق في القدرة المائية من التربة (حيث تكون القدرة المائية قريبة من الصفر، عندما تكون التربة رطبة) إلى المناطق المتتالية ذات القدرة المائية الأكثر سالبيةً في الجذور والسيقان والأوراق والهواء (الشكل 38-6، على صفحة 762). إن تبخر الماء في الورقة يحدث ضغطًا سالبًا أو قوى سحب (وهو مماثل للقدرة المائية السالبة) في الأوعية الخشبية التي تعمل على سحب الماء من الجذور إلى المناطق العلوية من النبات من خلال الساق. إن القدرة المائية المنخفضة جدًا في الأوراق لا يمكن تعليلها من



الشكل 38-3

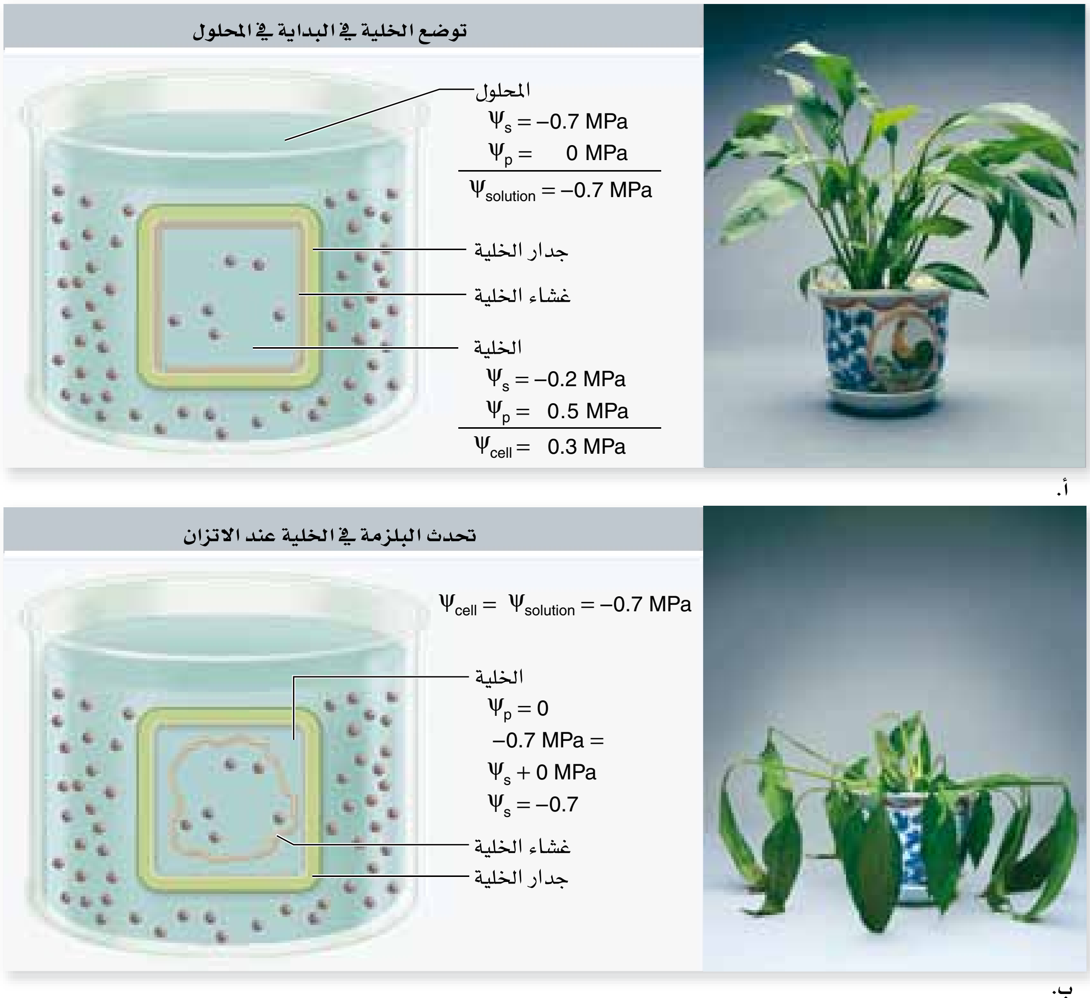
حساب قيمة القدرة المائية. أ. يضغط جدار الخلية في اتجاه معاكس لضغط الماء الداخلي للخلية. **ب.** باستخدام قيم القدرة الأسموزية المعطاة، تنبّأ في اتجاه حركة الماء اعتمادًا على قيم القدرة الأسموزية فقط. **جـ.** القدرة المائية الكلية = مجموع Ψ_S و Ψ_p. يتحرك الماء إلى داخل الخلية؛ لأن Ψ_w للمحلول يقل عن Ψ_w للخلية.

الشكل 38–4

القدرة المائية في وضع الاتزان.

أ . هذه الخلية لها في البداية قدرة مائية Ψ_w أعلى من المحلول المحيط بها.

ب. عند الاتزان الأسموزي، تكون القدرة المائية Ψ_w للخلية والمحلول متساويين. ونفترض أن الخلية موجودة في حجم كبير من محلول ذي تركيز ثابت. القدرة المائية النهائية Ψ_w للخلية يجب أن تكون مساوية للقدرة المائية للمحلول في البداية Ψ_w. عندما تتعرض الخلية إلى البلزمة، فإن Ψ_p = صفرًا. وكلما فقدت الخلية الماء، يزداد تركيز محلول الخلية.



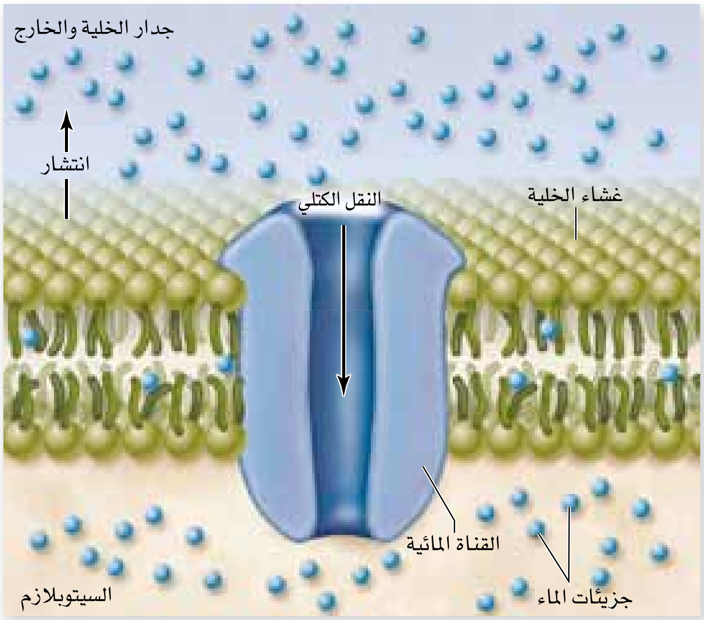
استقصاء

ما قيمة كلٍّ من: القدرة المائية Ψ_w، والقدرة الأسموزية Ψ_s، وقدرة الضغط Ψ_p للخلية في (أ) عند الاتزان إذا ما وُضعت في محلول له قدرة أسموزية Ψ_s تساوي -0.5؟

خلال عملية التبخر فقط. عند انتشار الماء من الأوعية الخشبية الدقيقة الموجودة في العروق المتفرعة للورقة، فإنها تشكل طبقة رقيقة على سطوح جدران خلايا النسيج المتوسط (الميزوفيل). وإذا كان السطح المشترك بين الماء والهواء مسطحًا، فإن القدرة المائية تكون أعلى مما لو كان السطح مموجًا.

القوة الدافعة للنتح هي الفرق في ضغط بخار الماء داخل الورقة، حيث الرطوبة النسبية تساوي 100% إلى أقل بكثير من 100% خارج الثغور. تعوض جزيئات الماء التي تخرج من الأوعية الخشبية عن جزيئات الماء التي تبخرت، وكلما زاد معدل التبخر، فإن الانتشار لا يستطيع أن يعوض عن جزيئات الماء جميعها. لذا، فإن الطبقة المائية الرقيقة تندفع إلى الخلف نحو جدار الخلية، وتصبح متموجة بدلًا من كونها ناعمةً. يؤدي هذا التغير إلى خفض قيم القدرة المائية، ومن ثم تزداد قوى السحب على عمود الماء في الأوعية الخشبية، وبذلك تزداد بشكل متزامن معدلات النتح. وليس من المستبعد أن يصل تغير القدرة المائية إلى 50 ضعفًا.

تشكل القدرة المائية أساسًا لفهم انتقال الماء إلى مسافات قريبة وبعيدة. وسوف نبين فيما تبقى من هذا الفصل كيفية النقل داخل الأنسجة والأعضاء النباتية المختلفة وبينها، بالتفصيل.



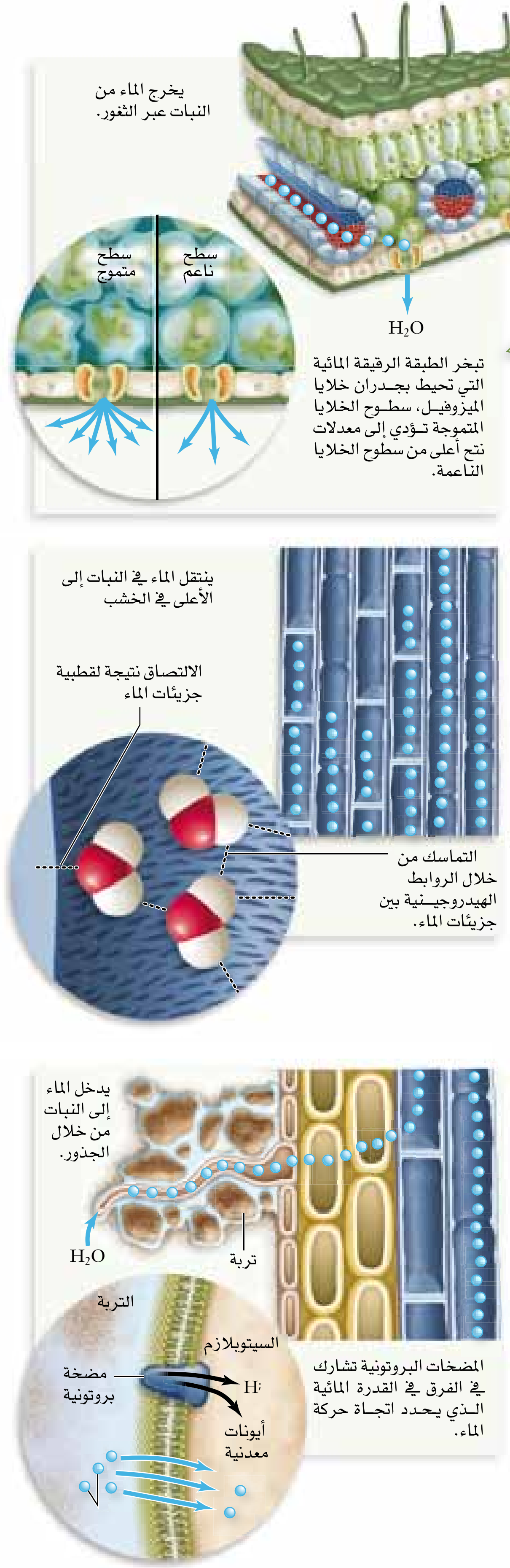
الشكل 38–5

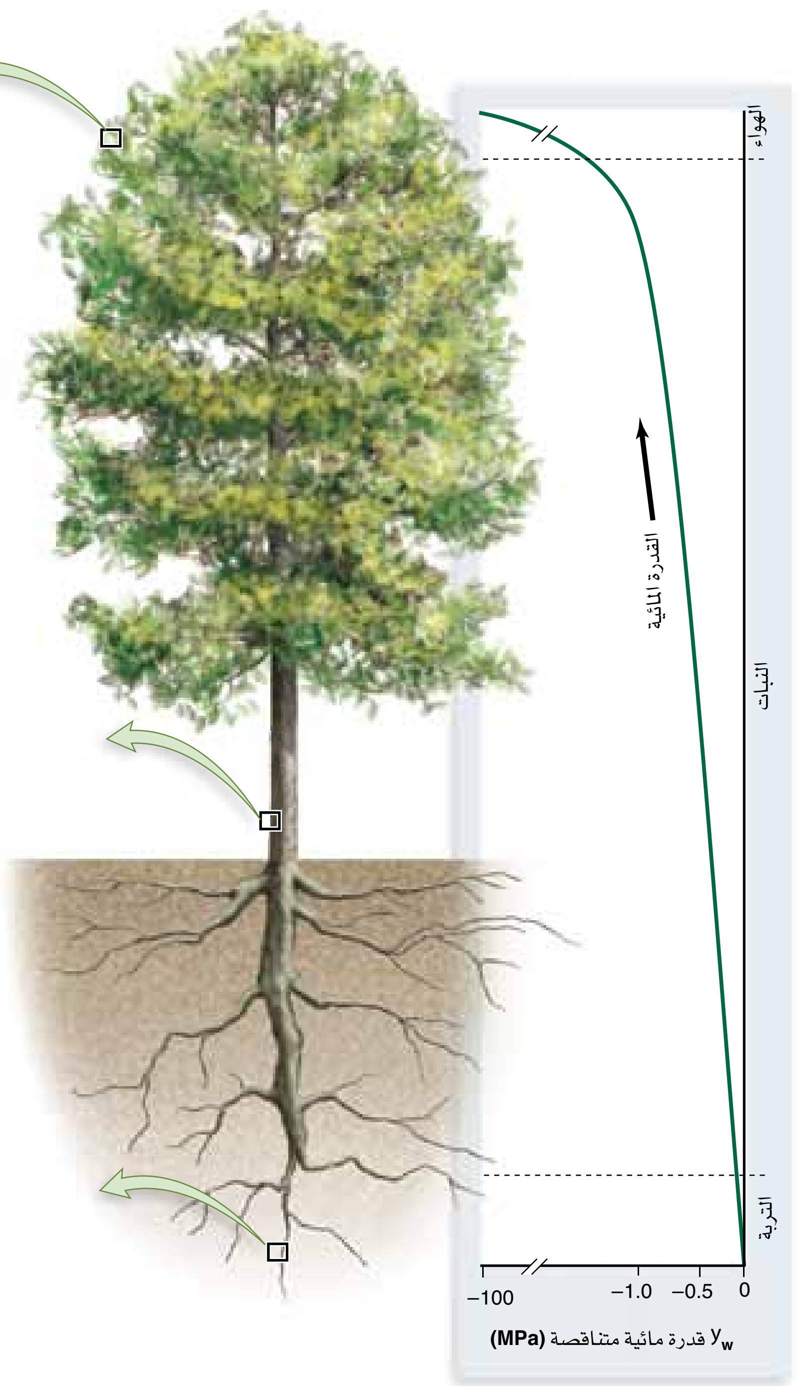
القنوات المائية. القنوات المائية مختصة لنقل الماء الموجود في الغشاء البلازمي، تزيد معدلات الأسموزية؛ لأنها تسمح بالانتقال الكتلي عبر الغشاء، ولكنها لا تغير اتجاه حركة الماء.

يتحرك الماء نحو القدرة المائية الأقل التي يحددها كل من تركيز الأملاح والضغط الفيزيائي. توفر القنوات المائية مسارًا يسارع معدلات انتقال الماء عبر الأغشية دون التأثير في اتجاه الحركة. يدفع الفرق في القدرة المائية الذي توفره عملية النتح حركة الماء في الأوعية الخشبية.

الشكل 38–6

القدرة المائية في الجذور والتربة أعلى منها في الأوراق العلوية. الماء المتبخر من الأوراق عبر الثغور يؤدي إلى حركة إضافية للماء إلى الأعلى في الأوعية الخشبية، وإلى دخول الماء إلى النبات عبر الجذور. تتناقص القدرة المائية بشكل كبير في الأوراق نتيجة لعملية النتح.





2-38 امتصاص الماء والمعادن

يتم امتصاص معظم الماء في النبات من خلال **الشعيرات الجذرية** التي توفر بمجموعها مساحة سطحية كبيرة (الشكل 38-7). وكما تعلمت في الفصل الـ 36، فإن الشعيرات الجذرية هي زوائد لخلايا البشرة في الجذور، توجد مباشرة خلف القمم النامية، وغالبًا ما تكون الشعيرات الجذرية ممتلئة بالماء؛ لأن قدرتها المائية أقل من القدرة المائية للتربة المحيطة بها.

ولأن تركيز الأيونات المعدنية في محلول التربة أقل بكثير من تركيزها في النبات، فإن دخول المعادن وتراكمها في خلايا الجذور يحتاج إلى استهلاك الطاقة (يوفرها ATP). يحتوي الغشاء البلازمي لخلايا الشعيرات الجذرية مجموعة متنوعة من القنوات البروتينية الناقلة التي تقوم من خلالها مضخات البروتون بنقل أيونات محددة حتى بعكس اتجاه تركيزها (ارجع إلى الشكل 38-1). بعد

الشكل 38-7

تزيد الشعيرات الجذرية مساحة السطح من أجل امتصاص المعادن والماء.

دخولها الجذور، تُنقل الأيونات، التي تعدّ مغذيات نباتية، عبر الأوعية الخشبية إلى مختلف أجزاء النبات. إن هذه المعادن المنقولة بشكل نشط مسؤولة عن المستوى العالي للقدرة الأسموزية في خلايا الشعيرات الجذرية، وعن امتلائها بالماء.

يمكن لمساحة السطح الماص للماء والأملاح المعدنية أن تزداد في بعض النباتات لتداخلها مع أنواع من الفطريات الجذرية غير الممرضة. تؤدي هذه الفطريات إلى زيادة الشبكة الماصة إلى مدى يبعد عن الشعيرات الجذرية، وهي ذات فائدة ملاحظة في امتصاص الفوسفور من التربة. لقد تم التطرق إلى الفطريات الجذرية بالتفصيل في (الفصل الـ 31). بعد امتصاص الماء والأملاح المعدنية من خلال الشعيرات الجذرية، يتم نقلها عبر طبقات الخلايا الموجودة في الجذور إلى أن تصل إلى الأنسجة الوعائية، حيث يعبر الماء والأملاح المعدنية الأوعية الخشبية، ويتم نقلها إلى أجزاء النبات المختلفة.

توجد ثلاثة ممرات للنقل خلال الخلايا

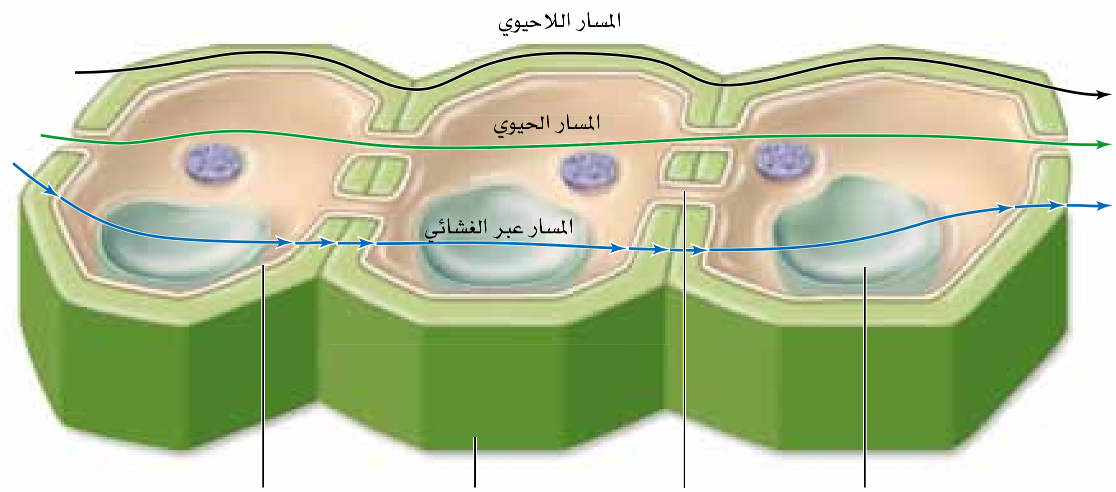
يمكن للماء والمعادن أن تسلك ثلاثة مسارات للوصول إلى النسيج الوعائي للجذر (الشكل 38-8)، هي: **المسار اللاحيوي Apoplast Route** الذي يتضمن الحركة من خلال جدران الخلايا والفراغات بينها، ويتجنب الانتقال عبر الأغشية. و**المسار الحيوي Symplast Route** الذي يشكل طريقًا متصلًا عبر ستيوبلازم الخلايا مرورًا بالبلاسمودسماتا. عندما تدخل الجزيئات الخلية يمكنها الانتقال إلى خلايا أخرى عبر قنوات سيتوبلازمية تسمى البلاسمودسماتا دون الحاجة إلى عبور الغشاء الخلوي. و**المسار عبر الغشائي Transmembrane Route** الذي يتضمن حركة عبر الأغشية بين الخلايا، وعبر أغشية الفجوة المركزية داخل الخلية، هذا المسار، يوفِّر أعلى مستوى من التحكم لدخول المواد وخروجها. ولا تعمل هذه المسارات الثلاثة بشكل منفرد، حيث يمكن للجزيئات أن تنتقل من مسار إلى آخر في أي وقت حتى تصل إلى البشرة الداخلية للجذور.

النقل عبر البشرة الداخلية انتقائي (اختياري)

في نهاية المطاف، تصل الجزيئات في رحلتها داخل خلايا الجذر إلى البشرة الداخلية. وفي هذه الطبقة، يكون الانتقال عبر جدران الخلايا غير ممكن لوجود ما يسمى أشرطة كاسبر. وكما وُصف في الفصل الـ 36، فإن الخلايا في حلقة البشرة الداخلية جميعها لها جدران متصلة مغطاة بطبقة شمعية عازلة للماء

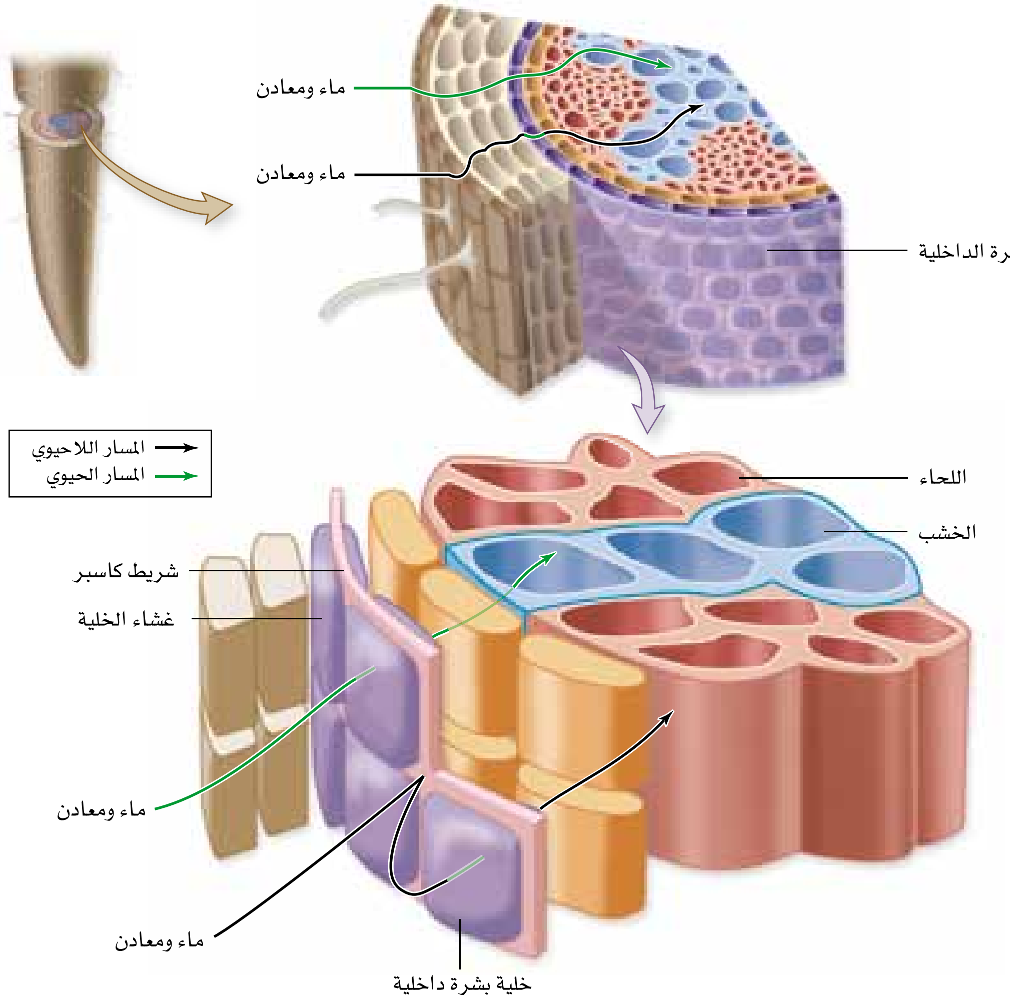
الشكل 38-8

مسارات النقل بين الخلايا



استقصاء

أي المسارات ستكون حركة الماء فيه هي الأسرع؟ هل سيكون هذا المسار هو الأنسب لنقل المغذيات إلى النبات دائمًا؟



الشكل 38-9

مسارات انتقال المعادن في الجذور. يتم امتصاص المعادن من خلال سطوح الجذور، وبشكل أساسي من خلال الشعيرات الجذرية. خلال عبورها القشرة، تسلك المعادن مسار الجدران الخلوية والفراغات بين الخلايا، أو تنقل بشكل مباشر عبر الأغشية الخلوية وسيتوبلازم الخلايا من خلية إلى أخرى عبر البلاسمودسماتا. عند وصولها إلى شريط كاسبر، عليها أن تعبر الخلايا من خلال الأغشية البلازمية للوصول إلى الأوعية الخشبية.

تدعى **سيوبرين Suberin** (الشكل 38-9). ولهذا، فإن على الجزيئات أن تمر عبر الغشاء البلازمي، وعبر سيتوبلازم خلايا البشرة الداخلية لتصل إلى الأوعية الخشبية. تنظم البشرة الداخلية، بتركيبها الفريد، إضافة إلى القشرة والبشرة، حركة الماء والمغذيات نحو الأوعية الخشبية حتى يتم تنظيم القدرة المائية، وتساعد على منع تسرب الماء خارج الجذور.

تدخل المعادن مع الماء، الجذر الذي توسعت مساحته السطحية كثيرًا بوجود الشعيرات الجذرية والفطريات الجذرية. يستطيع الماء والمعادن الانتقال بين جدران الخلايا خلال البلاسمودسماتا، أو عبر أغشية الخلايا. تجبر أشرطة كاسبر الماء أن ينتقل عبر أغشية خلايا البشرة الداخلية من أجل سيطرة أدق على تدفق الماء.

3-38 النقل في الخشب

يدخل المحلول المائي الذي يمر عبر أغشية خلايا البشرة الداخلية النسيج الوعائي للنبات، ثم إلى الأوعية الخشبية والقصيبات. يتم ضخ الأيونات بشكل نشط إلى داخل الجذر، أو قد تتحرك عبر الانتشار الميَسَّر. يقلل وجود هذه الأيونات القدرة المائية، ويؤدي إلى زيادة في الضغط المائي الداخلي نتيجة لدخول الماء بالخاصية الأسموزية.

الضغط الجذري موجود حتى عند غياب النتح

غالبًا، يحصل **الضغط الجذري Root pressure** في الليل بسبب استمرار تراكم الأيونات في الجذور، في الوقت الذي يكون فيه النتح عبر الأوراق قليلًا أو غير موجود. يؤدي هذا التراكم إلى زيادة تركيز الأيونات بشكل كبير في الخلايا ما يؤدي إلى دخول المزيد من الماء إلى خلايا الشعيرات الجذرية عن طريق الخاصية الأسموزية. إن نقل الأيونات يؤدي أيضًا إلى انخفاض Ψs للجذور، والنتيجة هي دخول الماء إلى النبات، ومن ثم إلى الأجزاء العلوية من خلال الأوعية الخشبية على الرغم من غياب النتح.

في ظروف معينة، يكون الضغط الجذري كبيرًا؛ لأن الماء يخرج من الجزء المقطوع من الساق ساعات عدة وحتى بضعة أيام. وعندما يكون الضغط الجذري كبيرًا، قد يدفع الماء إلى الأعلى نحو الأوراق، حيث يُفقد على شكل قطرات من السائل عبر عملية تسمى **الإدماع Guttation**. لا يستطيع الإدماع دفع الماء إلى مسافات عالية أو بسرعة كبيرة، وهو لا يتم عبر الثغور، ولكن من خلال مجموعة خاصة من الخلايا قريبة من نهايات العروق الصغيرة التي تقوم بهذه العملية فقط. ويُحدث الإدماع ما يسميه العامة الندى على الأوراق.

لا يستطيع الضغط الجذري فقط أن يفسر عملية النقل في الأوعية الخشبية، بل يوفر النتح القوة الأساسية التي تنقل الماء والأيونات من الجذور إلى الأوراق.

الأوعية والقصيبات تهيئ للنقل الكُتَلي (الحجمي)

للماء خاصية فطرية تتمثل في **مقاومة الشد Tensile strength** التي تنتج عن قوى التماسك بين جزيئات الماء، أي قدرتها على تكوين روابط هيدروجينية بين بعضها (انظر الفصل الـ 2). وهذان العاملان يشكلان أساس نظرية التماسك والشد للنقل الكتلي للماء في الأوعية الخشبية.

تتناسب مقاومة الشد في عمود من الماء عكسيًّا مع قطر العمود؛ بمعنى أنه إذا كان القطر صغيرًا تكون مقاومة الشد كبيرة. ولأن الأوعية الخشبية والقصيبات لها قطر صغير، فإن قوى التماسك بين جزيئات الماء بداخلها كبيرة. وتلتصق جزيئات الماء أيضًا مع جوانب الأوعية الخشبية، ما يؤدي إلى ثبات أكبر لعمود الماء.

ومع أن الأعمدة الضيقة المائية لها مقاومة شد أكبر، فإن من المستغرب أن الأوعية الخشبية التامة التي لها قطر أكبر من القصيبات توجد في كثير من النباتات. إن الاختلاف في قطر الأوعية والقصيبات له تأثير في حجم الماء الذي يمكن أن يمر عبر العمود يفوق تأثيره على مقاومة شدّ عمود الماء. إن حجم الماء الذى يمكن أن يمر من نقطة معينة في عمود الماء / ثانية يتناسب مع القوة الرابعة r^4 لنصف قطر العمود. فاذا تضاعف نصف قطر العمود، فإن هذا سيؤدى إلى زيادة بواقع 16 مرة في حجم السائل الذي يمر من خلال هذا العمود. وعند تساوي مساحة مقطع عرضى في الأوعية الخشبية، فإن النبات الذي له أوعية خشبية كبيرة في القطر يمكنه نَقْل كمية أكبر من الماء إلى المناطق العلوية ما يمكن أن ينقله نبات ذو قصيبات أضيق.

استقصاء

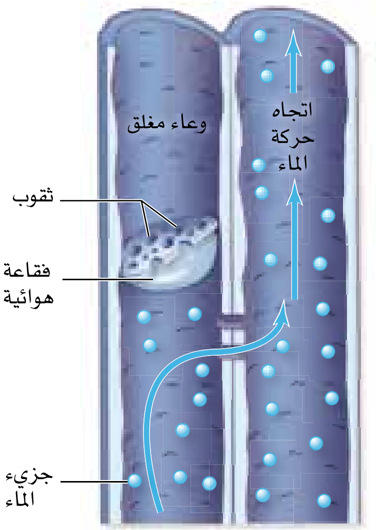
إذا أدى نوع من الطفرات إلى زيادة نصف قطر الأوعية الخشبية ثلاثة أضعاف ما كانت عليه أصلًا، فكيف سيكون تأثير هذه الطفرة في حركة الماء في النبات؟

تأثير الفجوات (التجَوُّف)

تعتمد مقاومة شد الماء على تواصل عمود الماء؛ ويؤدي دخول الفقاقيع الهوائية إلى عمود الماء إلى فقدانه قوى التماسك، وذلك عندما يُكسر أحد الأوعية الخشبية، أو يُقطع.

الفقاعة المملوءة بالهواء يمكن أن تتمدد، وتؤدي إلى إغلاق الأوعية الخشبية والقصيبات، وهذا الوضع يسمى **التجوف Cavitation** أو الانسداد. يوقف تكوين الفجوات نقل الماء، ويمكن أن يؤدي إلى جفاف النبات وموت بعض أجزائه أو موت النبات كله (الشكل 38-10).

يمكن أن يمنع التكيف في التركيب الداخلي حصول الفجوات بما في ذلك وجود مسارات بديلة لحركة الماء إذا توقفت الحركة في أحد المسارات. تتصل الأوعية الخشبية والقصيبات مع بعضها من خلال واحد أو أكثر من الثقوب في جدرانها، وغالبًا ما تكون الفقاقيع المتكونة أكبر حجمًا من الثقوب، وبذلك فإنها لا تمر من خلالها، ولا تؤدي إلى إيقاف عمل أوعية أخرى. يمكن أن يؤدي الانجماد أو تحطم الخلايا إلى تكوين فقاقيع هوائية صغيرة في الأوعية الخشبية. إن هذا التقطع في عمود الماء، يمكن أن يحدث عند تغير الطقس والحرارة في المواسم المختلفة. ووجود الفجوات هو أحد الأسباب التي تجعل الأوعية الخشبية القديمة غير قادرة على نقل الماء.



الشكل 38-10

التجَوُّف. يمكن لفقاعة هوائية أن تؤدي إلى انقطاع مقاومة الشد في عمود الماء. تكون الفقاقيع أكبر حجمًا من ثقوب الأوعية الخشبية، ولذلك فإنها يمكن أن تمنع الانتقال إلى الأوعية الخشبية المجاورة. الاتصال المتعدد بين الأوعية الخشبية والقصيبات يوفر مسارًا بديلًا، وبذلك يقلل من الخلل الذي قد يحصل نتيجة للتجوف.

نقل المعادن

تُعدّ الأوعية الخشبية والقصيبات ضرورية للنقل الكتلي للمعادن. في نهاية المطاف، توزع المعادن التي تم إدخالها بشكل نشط إلى الجذور من خلال أوعيتها الخشبة إلى مناطق النشاط المرتفع في النباتات. أحيانًا، يوجد الفوسفور، والبوتاسيوم، والنيتروجين، والحديد بكميات كبيرة في الأوعية الخشبية، في أوقات معينة (فصل معين). وفي كثير من النباتات، يحافظ هذا النمط من التركيز الأيوني على هذه المعادن الأساسية، حيث يمكن أن تنقل من الأجزاء الناضجة التي قد تتساقط كالأوراق إلى مناطق النمو الكثيف، مثل مناطق الأنسجة المولدة.

ويجب العلم أن المعادن التي تنتقل عبر الأوعية الخشبية يجب أن تنقل إلى الأعلى مع الماء. ولا تستطيع المعادن جميعها العودة إلى الأوعية الخشبية إذا ما خرجت منها. فالكالسيوم، وهو أحد العناصر الضرورية، لا يمكن أن ينتقل إلى أي مكان إذا ما تم ترسبه في موقع معين في النبات، ولكن يمكن لبعض المغذيات أن تنتقل في اللحاء.

تتصل الأوعية الخشبية والقصيبات معًا لتكون أنابيب مجوفة تمتد من الجذور إلى المجموع الخضري. توجد جزيئات الماء مجتمعة على شكل عمود متصل داخل الأوعية الخشبية، وتتحرك نحو الأعلى بسرعة عالية في الأوعية الخشبية ذات القطر الأوسع. يُحدِث تقطع عمود الماء عن طريق فقاقيع هوائية تجاويف تمنع أي نقل إضافي في هذا النظام المتصل من الأوعية الخشبية.

4-38 معدل النتح

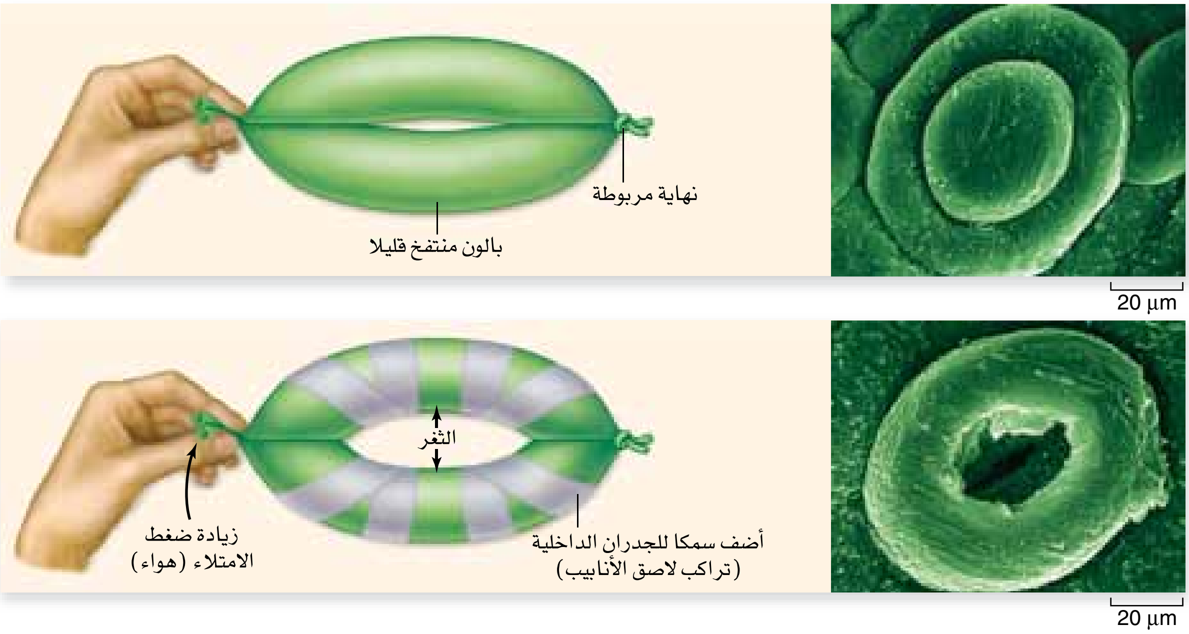
يتم فقدان ما يزيد على 90% من الماء الذي تمتصه الجذور إلى الجو. تتحرك جزيئات الماء من أطراف العروق إلى خلايا الميزوفيل، ومن سطح هذه الخلايا يتبخر إلى جيوب هوائية في الورقة. وكما تم توضيحه في الفصل الـ 36، فإن الفراغات الموجودة بين الخلايا تكون على اتصال مباشر مع الهواء الخارجي المحيط بالورقة عن طريق الثغور.

تفتح الثغور وتغلق لتوازن احتياجات النبات من الماء وثاني أكسيد الكربون

يُعدّ الماء ضروريًّا لأنشطة النبات المختلفة، ولكن النبات يفقده بشكل مستمر إلى الجو الخارجي. في الوقت نفسه، تحتاج عملية البناء الضوئي إلى ثاني أكسيد الكربون الذي يدخل إلى الخلايا الكلورنشيمية المحتوية على البلاستيدات

الشكل 38-11

يؤدي السمك غير المتماثل لجدران الخلايا الحارسة إلى فتح الثغور عندما تتمدد الخلايا الحارسة.



الخضراء من الجو الخارجي. لذا، فإن النباتات تعاني احتياجات متضاربة: الحاجة إلى تقليل خسارة الماء إلى الجو الخارجي والحاجة إلى إدخال ثاني أكسيد الكربون. وعليه، تطورت تراكيب خاصة مثل الثغور والكيوتيكل استجابة لحاجة واحدة أو للحاجتين معًا.

يعتمد معدل النتح على الظروف الجوية مثل نسبة الرطوبة والوقت في اليوم. وكما تم ذكره سابقًا، فإن النتح يقل في الليل عندما يكون الفرق في ضغط بخار الماء بين الورقة والجو الخارجي قليلًا. في النهار، يزيد الضوء درجة حرارة الورقة، في حين تبرد عملية النتح الأوراق من خلال التبخر.

وعلى الأمد القصير، يمكن لإغلاق الثغور أن ينظم خسارة الماء من النبات. وهذا يحصل في عدد من النباتات عند تعرضها لإجهاد مائي. ولكن من المفترض أن تفتح الثغور جزءًا من الوقت على الأقل لإدخال ثاني أكسيد الكربون. عند دخول ثاني أكسيد الكربون إلى الفراغات بين الخلوية يذوب في الماء قبل دخوله الخلايا، وبشكل أساسي في الماء الموجود على جدران الخلايا المحيطة بالفراغات بين الخلوية الموجودة إلى الداخل من الثغور. ويُبقي التدفق المتواصل للماء من الجذور إلى الأوراق جدران هذه الخلايا رطبة.

يؤدي الضغط المائي في الخلايا الحارسة إلى فتح الثغور وإغلاقها

لا تتميز الخليتان الحارستان اللتان تشبهان السجق في شكلهما والموجودتان على طرفي الثغر عن خلايا البشرة الأخرى فقط في الشكل، ولكنهما تعدان النوع الوحيد من خلايا البشرة الذي يحتوي على بلاستيدات خضراء إضافة إلى تركيب جدار مميز، إذ يكون سميكًا في المنطقة الداخلية، ورقيقًا في المناطق الأخرى، ما يؤدي إلى الانتفاخ والتقوس عند امتلائه بالماء.

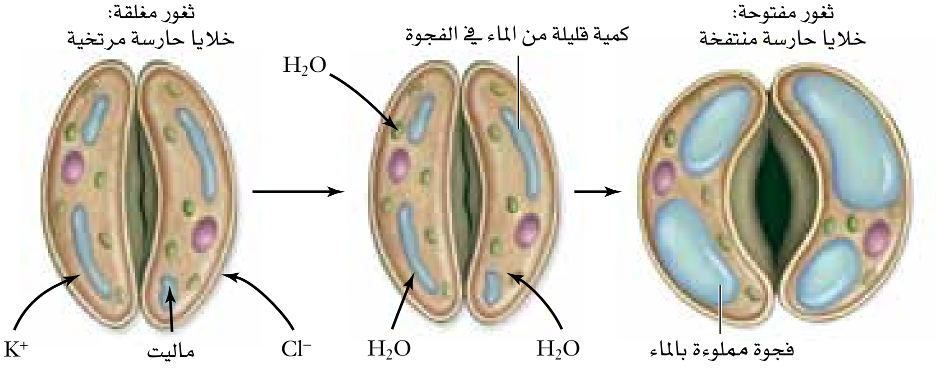
ويمكن أن تصنع نموذجًا لهذا التركيب إذا أخذت بالونين من النوع الطويل، وربطت النهاية المغلقة لكل منهما معًا، ونفختهما قليلًا مع الإمساك بالأطراف الأخرى المفتوحة معًا باليد، فإنك ستلاحظ وجود فراغ صغير بين البالونين. ألصق الآن حول البالونين لاصق الأنابيب كما هو مبين في (الشكل 38-11) (دون أن تسمح للهواء بالخروج منهما) وانفخهما بشكل إضافي، وأمسك الطرفين مرة أخرى، ستلاحظ أنك تُمسك "بخليتين حارستين" لهما شكل الدونت، وبينهما ثغر في المنتصف. تعتمد الخلايا الحارسة الحقيقية في فتحها وإغلاقها على دخول الماء وخروجه بدلًا من الهواء.

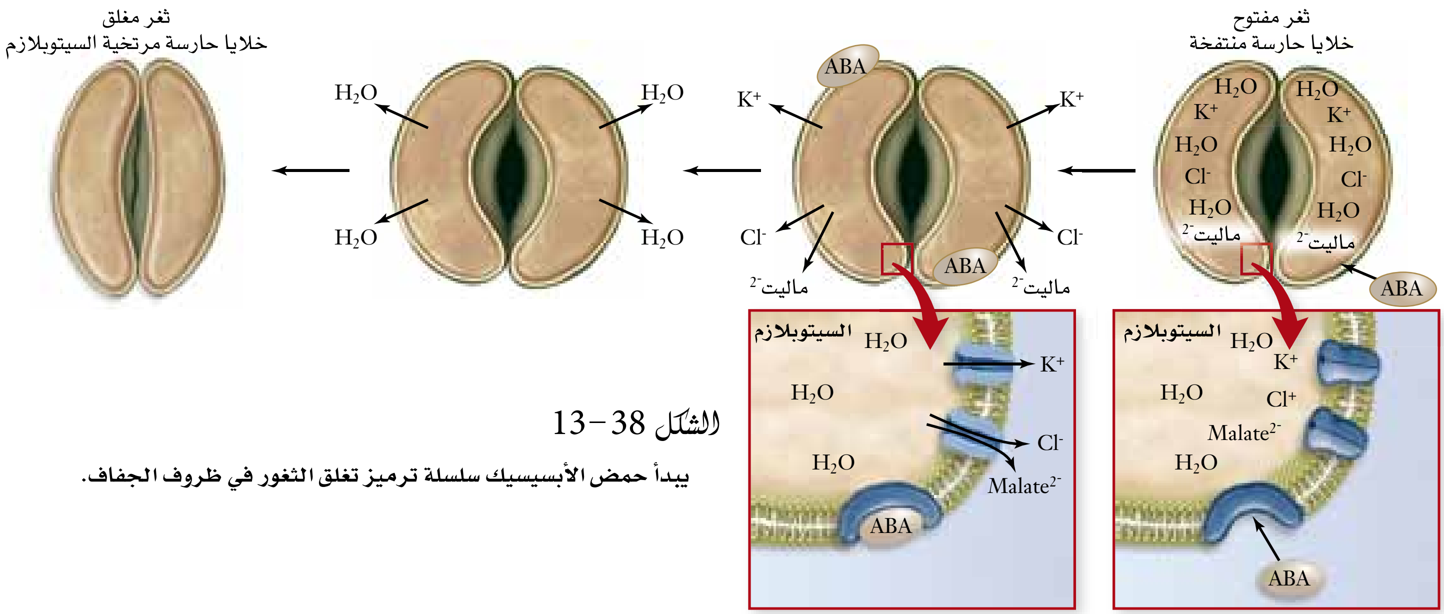
تتم الزيادة في الضغط الداخلي للخلايا الحارسة نتيجة لامتصاص أيونات البوتاسيوم والكلور والماليت. إن وجود هذه المواد بتراكيز عالية يؤدي إلى انخفاض القدرة المائية للخلايا الحارسة. وبذلك، فإن الماء يدخلها بالخاصية الأسموزية، فيتراكم فيها الماء وتنتفخ، وينفتح الثغر (الشكل 38-12). يتم الحصول على الطاقة اللازمة لحركة الأيونات عبر أغشية الخلايا الحارسة من مضخة البروتونات التي ينشطها ATP كما هو مبين في (الشكل 38-1).

تمتلئ الخلايا الحارسة في الكثير من النباتات بالماء بشكل منتظم في الصباح الباكر، عند حصول عملية البناء الضوئي، وتخسر الماء في المساء بغض النظر عن توافر الماء. خلال ساعات النهار، يتراكم السكروز في الخلايا الحارسة القادرة على القيام بعملية البناء الضوئي. لكن عملية ضخ السكروز خارج الخلايا الحارسة النشطة التي تتم في المساء تؤدي إلى فقد الماء من هذه الخلايا، وإلى إغلاق الثغور.

الشكل 38-12

كيف يفتح الثغر. عندما تُضَخُّ الأيونات إلى الخلايا الحارسة من الخلايا المجاورة، يزداد الضغط الداخلي في الخلايا الحارسة نتيجة لدخول الماء عن طريق الخاصية الأسموزية. تؤدي الزيادة في الضغط الداخلي إلى انتفاخ الخلايا الحارسة. ولأنّ جدرانها المحاذية للسطح الداخلي أسمك، فإن ذلك يؤدي إلى تقوس الخلايا الحارسة نحو الخارج، ما يؤدي إلى فتح الثغر.





الشكل 38–13

يبدأ حمض الأبسيسيك سلسلة ترميز تغلق الثغور في ظروف الجفاف.

تؤثر العوامل البيئية في معدلات النتح

تزداد معدلات النتح بالحرارة وسرعة الرياح؛ لأنها تؤدي إلى تبخر الماء بسرعة أكبر. وكلما ازدادت نسبة الرطوبة في الجو، فإن الفرقَ في القدرة المائية بين الورقة والجوّ يقلُّ. ولكن حتى في ظروف رطوبة جوية نسبية تساوي 95 %، فإن الفرق في ضغط البخار يكون كافيًا لاستمرار حدوث النتح. وعند المستويات الكارثية، حيث يصاب النبات بالذبول لعدم توافر كمية مناسبة من الماء يقل الضغط المائي الداخلي في الخلايا الحارسة إلى حد كبير قد يؤدي إلى إغلاق الثغور.

بينت الدلائل العملية وجود مسارات عدة تنظم فتح الثغور وإغلاقها. يؤدي **حمض الأبسيسيك Abscisic acid (ABA)** وهو أحد الهرمونات النباتية، موضح في الفصل الـ 42، دورًا أساسيًّا في السماح للبوتاسيوم بالخروج من الخلايا الحارسة بسرعة ما يؤدي إلى إغلاق الثغور استجابة لظروف الجفاف. يرتبط ABA مع مستقبل موجود في الغشاء البلازمي للخلايا الحارسة ما يؤدي إلى حصول سلسلة من التغيرات تفتح قنوات K^+ و Cl^- وأيونات الماليت. نتيجة لذلك، فإن خروج الماء يؤدي إلى انخفاض الضغط المائي الداخلي للخلايا الحارسة وإغلاقها (الشكل 38-13).

يؤثر تركيز CO_2، والضوء، والحرارة في فتح الثغور. فعندما يكون تركيز CO_2 في الخلايا الحارسة عاليًا، فإن هذا يدفع كثيرًا من النباتات إلى تضييق الثغور. في هذه الظروف، لا يحتاج النبات إلى كميات إضافية من CO_2، وبذلك فإنه يحافظ على الماء عند إغلاقه للثغور.

ينظم الضوء الأزرق فتح الثغور. يساعد هذا على زيادة الضغط المائي داخل الخلايا الحارسة ليفتح الثغور عندما تؤدي شدة الضوء لزيادة تبخر الماء لتبريد حرارة النبات. يحفز الضوء انتقال K^+ في اتجاه معاكس للفرق في التركيز. ينشِّط الضوء الأزرق بشكل محدد نقل H^+ ما يحدث تدرجًا في تركيز H^+ يدفع لفتح قنوات خاصة لدخول K^+.

ويمكن للثغور أن تغلق عند ارتفاع الحرارة إلى فوق المدى 30°س - 34°س وتكون العلاقات المائية غير مناسبة. وحتى يتمكن النبات من الاستمرار في تبادل الغازات، تفتح الثغور في الظلام عند انخفاض درجات الحرارة. تستطيع بعض النباتات الحصول على CO_2 في الليل بشكل معدَّل ليتم استخدامه في عملية البناء الضوئي في ساعات النهار. في الفصل الـ 9، عرفت ما يدعى أيض حمض الكراسوليسين **Crassulacean Acid Metabolism (CAM)** الذي يحدث في النباتات العصارية كنباتات الصبار. يحصل في هذه العملية النبات على CO_2 في الليل، ويخزنه بشكل مواد عضوية، حيث تتم إزالة CO_2 منها خلال النهار ليتم تثبيته، في حين تكون الثغور مغلقة. وعليه، فإن نباتات عائلة السيدوم CAM قادرة على المحافظة على الماء في البيئات الجافة.

تختلف معدلات النتح لتوازن الاحتياجات المتنافسة بين الحفاظ على الماء، وتبادل الغازات عند الثغور. تقلل مسارات البناء الضوئي البديلة من خسارة الماء عبر عملية النتح.

5-38 الاستجابة للإجهاد المائي

لأن النباتات لا تستطيع الانتقال عند تغير كميات الماء والأملاح المتوافرة لها بصورة بسيطة، فقد طورت تكيفات عدة للسماح لها بتحمل التغيرات البيئية بما فيها الجفاف والغمر، وتغير مستويات الملوحة.

تتضمن تكيفات النبات للجفاف إستراتيجيات للحدّ من فقدان الماء

لقد تطورت مجموعة من الآليات التي تنظم معدلات خسارة الماء في النبات. يوفر تنظيم إغلاق الثغور وفتحها استجابة سريعة. في حين توفر تحورات في شكل النبات حلولًا طويلة الأمد خلال فترات الجفاف. فمثلًا، يحدث السكون في أثناء الفترات الجافة من العام؛ وتتضمن آلية أخرى إسقاط الأوراق للحد من عملية النتح. يكثر وجود النباتات متساقطة الأوراق في المناطق التي تتعرض إلى فترات جفاف حادة في أوقات معينة من السنة. وبشكل عام، تحتفظ النباتات الحولية بالماء عندما تكون الظروف غير ملائمة بدخول فترة سكون على شكل بذور.

تفقد الأوراق السميكة والصلبة وذات العدد القليل نسبيًّا من الثغور –وغالبًا ذات الثغور الموجودة على السطح السفلي للورقة – ببطء أكبر مقارنة بالأوراق الكبيرة والطرية ذات الأعداد الكبيرة من الثغور. والأوراق المغطاة بكتل من الشعيرات

التي تشبه الصوف تعكس كمية كبيرة من إضاءة الشمس، وبذلك تقلل من الحمل الحراري للورقة، وتقلل الحاجة إلى تبخر الماء للتبريد.

تمتلك النباتات التي تعيش في المناطق الجافة أو شبه الجافة ثغورًا تكون غائرة في تجاويف على سطح الورقة (الشكل 38-14). داخل هذه التجاويف يتغير التوتر السطحي للماء، وبذلك تنخفض معدلات فقدان الماء.

تتضمن استجابة النبات للغمر المائي بعض التغيرات الهرمونية قصيرة الأمد وتكيفات طويلة الأمد

تتعرض النباتات لكميات كبيرة من الماء، وفي هذه الحالة، فإنها "تغرق" في الماء. يؤدي الغمر إلى نقص شديد في كميات الأكسجين في التربة، ويمنع نقل المعادن والسكريات في الجذور، وبذلك فإن الجذور تنمو بشكل غير طبيعي. وتتغير المستويات الهرمونية في النباتات المغمورة، فيزداد تركيز هرمون الإيثيلين الذي له دور في منع استطالة الجذور، بينما تقل كميات الجبريلين والسيتوكينين، وهي الهرمونات التي تحفز على تكوين جذور حديثة (انظر الفصل الـ 42). يؤدي هذا الخلل في مستوى الهرمونات إلى أنماط نمو غير طبيعية.

يُعَدُّ نقص الأكسجين من أهم المشكلات؛ لأنه يؤدي إلى انخفاض حاد في معدلات التنفس الخلوي. يحتوي الماء الراكد على كميات من الأكسجين أقل بكثير مما تحويه المياه المتحركة. وبشكل عام، فإن الغمر بالماء الراكد أكثر ضررًا للنباتات. إن ضرر الغمر الذي يحدث عندما يكون النبات ساكنًا أقل بكثير من ضرر الغمر عندما يكون النبات في حالة نمو نشط.

قد تؤدي التغيرات الفيزيائية التي تحدث في الجذور نتيجة لقلة الأكسجين إلى توقف حركة الماء في النبات. فعندما تكون الجذور مغمورة بالماء، فإن المعضلة هي أن أوراق هذا النبات قد تصاب بالجفاف، وهو أمر يبدو متناقضًا مع توافر الماء بكثرة. تستجيب بعض النباتات لظروف الغمر بتكوين عُديسات كبيرة (تسهل عملية تبادل الغازات) وجذور خاصة تصل إلى فوق مستوى الماء للقيام بتبادل الغازات.

وعندما تستطيع بعض النباتات البقاء إذا تعرضت إلى الغمر أحيانًا، فإن هناك نباتات أخرى متكيفة للعيش في الماء العذب. إحدى الطرق التي تتكيف بها النباتات للعيش في المياه هي تكوين نسيج خاص يسمى **النسيج الهوائي Aerenchyma**، وهو نسيج برانشيمي ذو خلايا غير متراصة، وذو فراغات هوائية كبيرة (الشكل 38-15). تمتلك زنابق الماء وكثير من النباتات المائية نسيجًا هوائيًّا كبيرًا. ويمكن أن ينقل الأكسجين من الأجزاء النباتية الموجودة فوق سطح الماء إلى المناطق السفلى من خلال مرورها عبر النسيج الهوائي، ويسمح هذا الأكسجين بحصول الأكسدة التنفسية حتى في الأجزاء المغمورة من النبات.

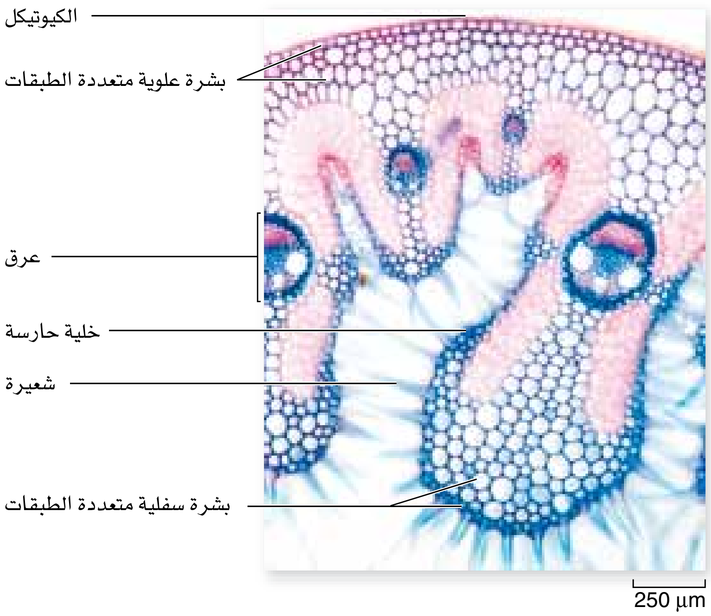
تكون بعض النباتات عادة نسيجًا هوائيًّا، في حين يكوّن بعضها الآخر الذي يتعرض إلى فترات من الغمر النسيجَ الهوائي عندما تستدعي الحاجة إلى ذلك. ففي نبات الذرة، تؤدي الزيادة في مستويات الإيثلين نتيجة للغمر إلى حث تكوين النسيج الهوائي.

يتضمن تكيف النبات للملوحة الزائدة طرقًا للإزالة

تكيف السلف الطحلبي للنباتات على الحياة في المياه العذبة بعد أن كان يعيش في المياه المالحة قبل انتقاله إلى اليابسة. يتضمن هذا التكيف تغيرًا كبيرًا في تنظيم التوازن الملحي.

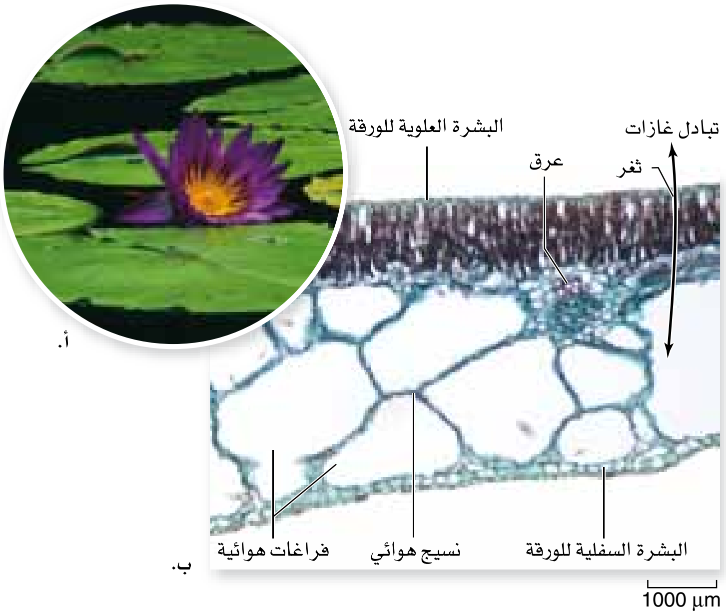
النمو في المياه المالحة

لا تحتاج نباتات كالمانجروف التي تنمو عادة في المناطق المغمورة بالمياه المالحة إلى تزويد أجزائها المغمورة بالأكسجين فقط، ولكنها تحتاج أيضًا إلى سيطرة على التوازن الملحي فيها. يجب أن تستبعد الأملاح، أو أن تفرز بشكل نشط أو تخفف بعد دخولها. يمتلك المانجروف الأسود *Avicennia Germinans* جذورًا طويلة أسفنجية مملوءة بالهواء، تنمو فوق الطين. تسمى هذه الجذورُ الجذورَ التنفسية (انظر الفصل الـ 36) وهي تحتوي على عديسات كبيرة في الأجزاء الموجودة فوق مستوى الماء يدخل من خلالها الأكسجين، حيث ينتقل إلى الأجزاء المغمورة من الجذور (الشكل 38-16). إضافة إلى ذلك، فإن



الشكل 38-14

التراكيب الداخلية لحماية الأوراق من الجفاف. الثغور الغائرة، ووجود الشعيرات بكثافة عالية، ووجود طبقات متعددة من خلايا البشرة تقلل خسارة الماء من هذه الورقة الموضحة في المقطع العرضي.د.



الشكل 38-15

النسيج الهوائي. يسهل هذا النسيج تبادل الغازات في النباتات المائية. أ. تطفو زنابق الماء على سطح الماء، فتجمع الأكسجين، وتنقله إلى الأجزاء المغمورة من النبات.

ب. الفراغات الهوائية الكبيرة في أوراق زنبق الماء توفر لها القدرة على الطفو. النسيج البرانشيمي الخاص الذي يشكل هذه الفراغات المفتوحة يدعى النسيج الهوائي. يتم تبادل الغازات من خلال الثغور الموجودة فقط على السطح العلوي للورقة.

امتلاك المانجروف أوراقًا عصارية تحتوي على كميات كبيرة من الماء تؤدي إلى تخفيف تركيز الأملاح التي تدخلها. كثير من النباتات التي تعيش في هذه الظروف إما أن تفرز كميات كبيرة من الأملاح، أو توقف امتصاص الأملاح على مستوى الجذور.

النمو في التربة المالحة

كثيرًا ما تنتج الزيادة في ملوحة التربة من تراكم الأملاح من عملية الري. حاليًا تحتوي 23% من الأراضي الزراعية في العالم على مستويات عالية من الأملاح، ويقلّل ذلك من إنتاجية المحاصيل. القدرة المائية المنخفضة للتربة المالحة تؤدي إلى إجهاد مائي للمحاصيل. يمكن للنباتات المحبة للملوحة أن تتحمل التراكيز العالية للأملاح، وآليات التحمل الملحي فيها لا تزال قيد الدراسة بهدف الحصول على نباتات مهجنة ذات قدرة على تحمل الأملاح. تنتج بعض هذه النباتات كميات كبيرة من المركبات العضوية داخل جذورها لتغير الفرق في القدرة المائية بين الجذور والتربة، حتى تتم عملية امتصاص الماء.

يقلل الماء الراكد من تركيز الأكسجين المتوافر للجذور. الجذور التنفسية هي أحد الابتكارات التي ترفع من تركيز الأكسجين في الجذور. تغير التراكيز الملحية العالية الفرق في القدرة المائية للنبات، وتمنع النتح، وقد تؤدي إلى موت النبات. تمتلك بعض النباتات الإمكانات التي تزيد من كفاءة امتصاص الماء عن طريق الجذور الموجودة في الماء المالح.

الشكل 38–16

كيف تحصل الأجزاء المغمورة من نبات المانجروف على الأكسجين. ينمو المانجروف الأسود (*Avicennia Germinans*) في مناطق غالبًا ما تكون مغمورة وجزء كبير من النبات عادة ما يكون مغمورًا بالماء. ولكن التحورات في الجذور التنفسية توفر الأكسجين للأجزاء المغمورة من النبات؛ لأن هذه الجذور تمتلك عددًا من العديسات الكبيرة. ينتشر الأكسجين إلى الجذور من خلال هذه العديسات، حيث ينتقل إلى النسيج الهوائي الكثيف، ومن ثم إلى باقي أجزاء النبات.

38-6 النقل في اللحاء

توزع معظم السكريات التي يتم تصنيعها في الأوراق والأجزاء الأخرى الخضراء في النبات عن طريق اللحاء إلى مختلف أجزاء النبات. تسمى هذه العملية **الانتقال Translocation**، وهي توفر الوحدات البنائية السكرية للجذور ومناطق النمو الأخرى في النبات. يتم تحويل السكريات المخزونة في أعضاء مثل الدرنات، التي عادة ما تكون على شكل نشا إلى سكريات قابلة للنقل مثل السكروز، وهي تنتقل في اللحاء. في هذا الجزء، سنناقش طرق نقل السائل المغذي الغني بالسكريات والمسمى **العصارة Sap** إلى أجزاء النبات المختلفة.

تنقل المواد العضوية في النبات إلى الأعلى وإلى الأسفل

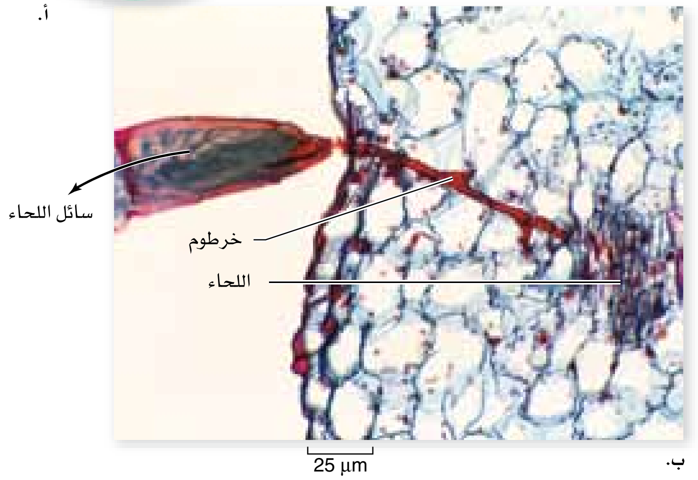
لقد تم تحديد المسار الذي تنتقل فيه السكريات والمواد الأخرى في النبات بدقة من خلال استخدام المواد المشعة، على الرغم من أن اللحاء نسيج ضعيف، وأن الانتقال خلاله يمكن أن يتأثر بشكل سلبي بسهولة. يمكن إضافة ثاني أكسيد الكربون المشع $^{14}CO_2$ إلى سكر الجلوكوز خلال عملية البناء الضوئي. تستخدم جزيئات الجلوكوز لبناء السكروز الذي ينتقل في اللحاء. هذه الدراسات، بينت أن السكروز ينتقل نحو الأعلى ونحو الأسفل في اللحاء. كانت مجموعة حشرات المنّ التي تستطيع امتصاص عصارة النبات من الأدوات المهمة التي استخدمت لفهم عملية الانتقال في اللحاء. تدفع حشرة المنّ بخرطومها داخل خلايا اللحاء في الأوراق والسيقان للحصول على السكر الموجود فيها. عندما يتم قطع خرطوم المنّ عندما يتغذى على عصارة النبات، فإن العصارة في اللحاء تستمر في الخروج من خلال هذا التركيب، حيث يمكن تجميعها بشكل نقي لتحليلها (الشكل 38-17)

الشكل 38–17

الحصول على الغذاء من اللحاء. أ. حشرة المنّ ومن ضمنها تلك الموضحة على طرف ورقة نبات تتغذى على المحتوى الغذائي الغني للحاء.

ب. تدعى أجزاء الفم الثاقبة في هذه الحشرة الخرطوم. عند فصل الخرطوم عن الحشرة خلال قيام الحشرة بامتصاص العصارة وبقاء الخرطوم في النبات، يستمر السائل الموجود في اللحاء في الخروج، حيث يمكن تجميعه وتحليله.

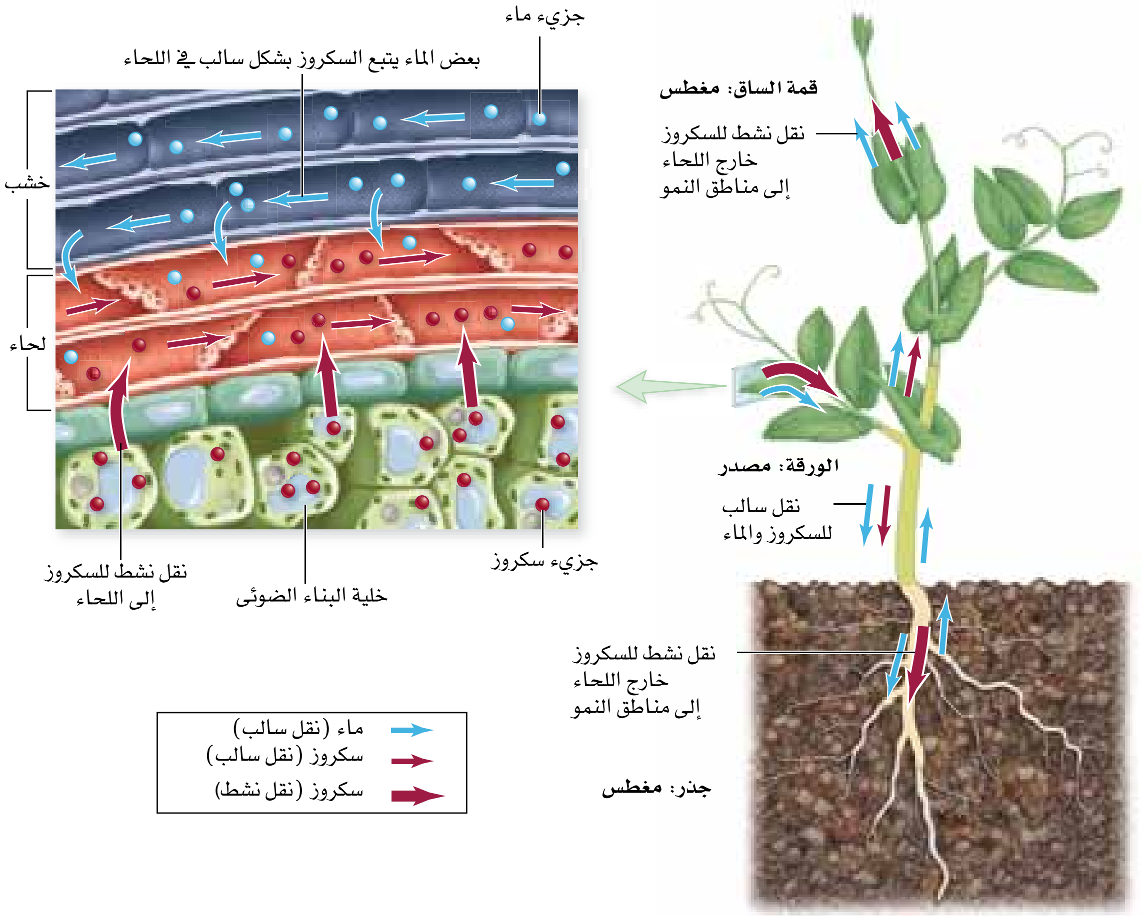
أ.



ب.

الشكل 38–18

شكل التدفق الكُتَلي. في هذا الشكل، تمثل النقط الحمراء جزيئات السكروز، وتمثل النقط الزرقاء جزيئات الماء. بعد انتقالها من خلايا الميزوفيل في الورقة أو أي جزء آخر من النبات إلى الخلايا الناقلة في اللحاء، تُنقل جزيئات السكروز إلى الأجزاء الأخرى في النبات عن طريق التدفق الكتلي، وتفرغ في المناطق التي تحتاج إليها.



عند تبخير السائل الموجود في اللحاء، وجد أنه يحتوي بين 10% إلى 25% مادة جافة التي جميعها تقريبًا هي مادة السكروز. وباستخدام حشرة المنّ للحصول على عينات من المواد ذات العلامة الإشعاعية، أوضح علماء النبات أن المواد في اللحاء تتحرك بسرعة كبيرة تصل إلى 50–100 سم / ساعة.

يقوم اللحاء أيضًا بنقل الهرمونات النباتية، وكما سيتم توضيحه في (الفصل الـ 42)، فإن الإشارات البيئية يمكن أن تؤدي إلى نقل سريع للهرمونات في النبات. وقد وضحت الدلائل الحديثة أن mRNA يستطيع الانتقال في اللحاء ما وفر آلية لم تكن معروفة من قبل حول عمليات الاتصال بين الخلايا المتباعدة.

الفرق في الضغط المائي يدفع عملية النقل في اللحاء

تُعدّ **نظرية التدفق بالضغط Pressure-Flow Theory** أوسع النماذج قبولًا بوصفها آلية تشرح انتقال محلول الكربوهيدرات عبر اللحاء. تتدفق الكربوهيدرات المذابة من المصدر *Source* وتتحرر في منطقة المغطس *Sink* حيث يتم استهلاكها. تشمل مصادر السكريات الأنسجة التي تقوم بعملية البناء الضوئي كخلايا الميزوفيل في الأوراق والأنسجة المخزنة للغذاء كخلايا القشرة في الجذور التي يمكن أن تكون إما مصدرًا، أو مغطسًا. توجد الأجزاء المستهلكة أيضًا في القمم النامية للجذور والسيقان، وفي الثمار النامية. وكما أن المصدر والمغطس يمكن أن يتبدلا مع الزمن بحسب الحاجة، فإن اتجاه النقل في اللحاء يمكن أن يتغير أيضًا.

في العملية التي تسمى **تحميل اللحاء Phloem Loading**، تدخل الكربوهيدرات وبشكل أساسي السكروز، الأنابيب الغربالية في العروق الدقيقة الموجودة في المصدّر. ينتقل بعض السكروز من خلايا الميزوفيل إلى الخلايا المرافقة والخلايا الغربالية عبر المسار الحيوي (انظر الشكل 38–8). يصل معظم السكروز إلى الخلايا الغربالية من خلال النقل في المسار اللاحيوي، ومن ثم ينتقل عبر الأغشية من خلال ناقل السكروز والبروتونات موحد الاتجاه (انظر الفصل الـ 5). هذه الخطوة المستهلكة للطاقة يدفعها مضخات بروتونية (انظر الشكل 38–1). توفر الخلايا المرافقة والخلايا البرانشيمية القريبة من الأنابيب الغربالية الطاقة بشكل ATP لدفع هذا النقل. وبخلاف الأوعية الخشبية والقصيبات، يجب أن تبقى الخلايا الغربالية حية حتى تشارك في النقل النشط.

يحدث التدفق الكتلي في الأنابيب الغربالية دون الحاجة إلى طاقة إضافية. ولوجود فرق في القدرة المائية بين الأنابيب الغربالية والأوعية الخشبية القريبة، فإن الماء ينتقل إلى الأنابيب الغربالية بالخاصية الأسموزية. وعليه، فإن الضغط المائي الداخلي يزداد في الأنابيب الغربالية. وهذا الضغط يدفع حركة السائل في اللحاء المنتشر في أجزاء النبات المختلفة. في المغطس، يتم إخراج السكروز والهرمونات بشكل نشط من الأنابيب الغربالية، فيتبعها الماء بالخاصية الأسموزية. ينخفض الضغط المائي الداخلي في منطقة الامتصاص، حيث يؤدي إلى التدفق الكتلي من منطقة الضغط المرتفع في مواقع المصدر إلى الضغط المنخفض في مواقع الامتصاص أو المغطس (الشكل 38–18). يعود معظم الماء في مواقع الامتصاص لينتشر نحو الأوعية الخشبية، حيث يعاد تدويره أو يُفْقد من خلال عملية النتح.

لا يحتاج انتقال السكروز والكربوهيدرات الأخرى داخل الأنابيب الغربالية إلى طاقة، ولكن الضغط اللازم لدفع هذه الحركة ينشأ من خلال عمليات تحميل هذه المواد التي تستهلك الطاقة في الأنابيب الغربالية وتفريغها.

تنقل السكريات والهرمونات عبر اللحاء من منطقة المصدر إلى منطقة المغطس من خلال آلية التدفق بالضغط. النقل النشط ضروري لتحميل المواد في مناطق المصدر. يغير التحميل في اللحاء القدرة المائية ما يقود إلى دخول الماء الذي يحمل المواد نحو منطقة المغطس. بخلاف النقل في الأوعية الخشنة يتم الانتقال في اللحاء باتجاهين.

مراجعة المفاهيم

38-1 آليات النقل (الشكل 38-2)

يتضمن انتقال الماء في النبات أشكالًا عدة لا تحتاج إلى نظام ضخ.

- لفهم كيفية انتقال الماء في النبات، يحتاج المرء إلى أن يعتمد على خصائص الماء، والخاصية الأسموزية، وأحداث على مستوى الخلية.
- مع أن الماء يمكن أن يدفع عن طريق الجذور، إلا أن القوى الأساسية هي قوى سحب للماء ناتجة عن عملية النتح. يشترك في نقل الماء الخاصية الأسموزية، وقوى التماسك والالتصاق.
- يمكن التعرف إلى اتجاه حركة الماء من خلال قيم القدرة المائية. يتحرك الماء إلى الخلية أو المحلول الذي يمتلك قدرة مائية منخفضة تمثل تراكيز أسموزية عالية (الشكل 38-3 و 38-4).
- في النباتات، القدرة المائية تساوي مجموع قدرة الضغط أو ضغط الماء الداخلي على جدار الخلية والقدرة الأسموزية للخلية (قدرة محلولها) والبيئة المحيطة.
- عند وضع الخلايا النباتية في محلول مرتفع القدرة المائية تمتلئ الخلايا بالماء، ويزداد ضغطها الداخلي، وعند وضع الخلايا في محلول قدرته المائية منخفضة، فإن الخلايا تنكمش، وقد تحدث لها عملية البلزمة.
- تسرع القنوات أو الثقوب المائية انتقال الماء بالخاصية الأسموزية، لكن لا تغير اتجاه حركة الماء (الشكل 38-5).
- في الخلاصة، ينتقل الماء إلى النبات إذا كانت القدرة المائية للتربة أكبر من القدرة المائية للجذور. فقدان الماء على حالة بخار من الأوراق تتيح قدرة مائية سالبة تسحب الماء إلى المناطق العلوية من النبات عبر الأوعية الخشبية.

38-2 امتصاص الماء والمعادن

تؤدي الشعيرات الجذرية والفطريات الجذرية إلى زيادة مساحة السطح الماص للماء والمعادن.

- تنقل المعادن بشكل نشط من التربة إلى الجذور، فتؤدي إلى زيادة القدرة الأسموزية الداخلية وجذب الماء.
- عند دخول الماء والمعادن إلى الجذور، فإنها يمكن أن تسلك ثلاثة مسارات للوصول إلى الأنسجة الوعائية في هذه الجذور.

(الشكل 38-8)

- المسار اللاحيوي يتضمن حركة على سطوح جدران الخلية والفراغات بين الخلايا.
- المسار الحيوي مسار سيتوبلازمي متصل بين الخلايا عن طريق البلاسمودسماتا.
- المسار عبر الأغشية يسمح بالتحكم في طبيعة المواد التي تدخل الخلية، أو تخرج منها.
- عند حركة الماء والمعادن نحو النسيج الناقل، يقوم شريط كاسبر بإجبار الماء والمعادن على الانتقال عبر أغشية خلايا البشرة الداخلية للتحكم بشكل دقيق في حركة المغذيات وتدفق الماء.

38-3 النقل في الخشب

يدخل المحلول المائي الذي يمر عبر الأغشية فى خلايا البشرة الداخلية إلى خلايا الخشب.

- يتشكل الضغط الجذري نتيجة النقل النشط للأيونات إلى خلايا الجذر ودخول الماء فيها بالخاصية الأسموزية، وله دور محدود في حركة الماء في النبات.
- الإدماع، أو تكوين الندى، هو فقدان للماء من خلال الأوراق عند ارتفاع مستويات الضغط الجذري.
- تعتمد مقاومة الشد في الماء على قوى التماسك والالتصاق الخاصة بالماء.
- تعتمد كمية الماء التي يمكن أن تنقل عبر الأوعية الخشبية على نصف قطر الوعاء الناقل. كلما كان قطر عمود الماء في الأوعية الناقلة صغيرًا، كانت مقاومة الشد المائي أكبر ما يؤدي إلى حركة لكميات أكبر من الماء. ولكن، كلما ازداد نصف قطر عمود الماء، كانت كمية الماء المنقولة مسافة معينة أكبر.
- يحدث التجوف إذا تقطع عمود الماء عن طريق فقاقيع هوائية، ويصبح عمود الماء غير متصل ما يؤدي إلى جفاف النبات وموته.
- يتم توزيع المعادن إلى أنسجة النمو النشط خلال حركة الماء العلوية في الأوعية الخشبية.

38-4 معدل النتح

مع أن معدلات النتح يمكن أن تكون معتدلة، إلا أن ما يزيد على 90% من الماء الذي يمتصه النبات يفقد من خلال التبخر.

- تحدث الخسارة الأساسية للماء عن طريق الثغور، عندما تُفتح للحصول على ثاني أكسيد الكربون وإطلاق الأكسجين (الشكل 38-12).
- يؤدي الضغط المائي الداخلي للخلايا الحارسة إلى فتح الثغور وإغلاقها. عندما تمتص الخلايا الحارسة الأملاح المعدنية تنخفض قدرتها المائية، وتدخل الماء بالخاصية الأسموزية. تُفتح الثغور عندما تمتلئ الخلايا الحارسة بالماء. في الليل، يتم إخراج السكروز خارج الخلايا الحارسة، فتنكمش الخلايا، وتغلق الثغور.
- يزداد معدل النتح مع الزيادة في درجة الحرارة وسرعة الرياح. ويقل معدله مع الزيادة في درجة الرطوبة النسبية.
- تغلق الثغور عند درجة الحرارة العالية، أو عندما يزداد تركيز CO_2، وتفتح عندما ينشط الضوء الأزرق دخول K^+ إلى داخل الخلايا الحارسة.
- تقلل مسارات البناء الضوئي البديلة، مثل CAM معدل النتح.

38-5 الاستجابة للإجهاد المائي

تكونت في النباتات أساليب للتكيف مع التغير في كميات الماء المتوافرة.

- يتضمن التكيف في النباتات لخفض فقدان الماء إغلاق الثغور، وخفض أعدادها، ووجود الثغور غائرة في الورقة، وفقدان الأوراق، والسكون، وتغطية الأوراق بطبقة شمعية وشعيرات وبرية.
- تكيفت النباتات للغمر المائي الذي يحرم الجذور من الأكسجين. تكوين العديسات والجذور العرضية من بين أنواع التكيف.
- تكوِّن النباتات المائية نسيجًا هوائيًّا لضمان نقل الأكسجين إلى أجزاء النبات الموجودة تحت سطح الماء (الشكل 38-15).
- النباتات التي تعيش في مياه مالحة لها جذور تنفسية لتبادل الغازات، وفرز الأملاح إلى الخارج.
- تزيد النباتات المحبة للملوحة من امتصاصها للماء من التربة المالحة بخفض القدرة المائية لجذورها باستخدام جزيئات عضوية.

38-6 النقل في اللحاء

تنقل معظم السكريات المتكونة خلال عملية البناء الضوئي، والهرمونات النباتية في اللحاء.

- تنقل المواد العضوية إلى الأعلى وإلى الأسفل في اللحاء.
- يتم معظم انتقال السكريات من المصدر إلى المغطس بسبب التغير في القدرة المائية لمحتويات اللحاء. في منطقة المصدر، يؤدي النقل النشط للسكريات إلى انخفاض القدرة المائية في اللحاء. انتقال الماء إلى اللحاء يرفع الضغط الداخلي، ويدفع محتويات اللحاء للتحرك نحو المنطقة الماصة (المغطس) حيث يتم خروج السكر من اللحاء إلى الخلايا الماصة بعملية نقل نشطة. يعود الماء لينتشر نحو الأوعية الخشبية القريبة ليتم استخدامه مرة أخرى (الشكل 38-18).

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. العبارة غير الدقيقة هي:
   - أ. ينقل الماء إلى المناطق ذات القدرة المائية المنخفضة.
   - ب. تنقل الأوعية الخشبية المواد إلى الأعلى، في حين ينقل اللحاء المواد نحو الأسفل في النباتات.
   - جـ. يتحرك الماء في الأوعية الخشبية بشكل أساسي نتيجة لخاصيتي التماسك والالتصاق الخاصتين بالماء.
   - د. انتقال الماء عبر الأغشية يكون غالبًا نتيجة للفرق في تركيز الأملاح.
2. يحتاج انتقال الماء من التربة عبر النبات نحو الجو الخارجي إلى قدرة مائية:
   - أ. تتناقص من التربة إلى الجو الخارجي.
   - ب. متزايدة من التربة إلى الجو الخارجي.
   - جـ. متساوية في التربة والنبات والجو الخارجي.
   - د. لا شيء مما ذكر.
3. إذا استطعت أن تسيطر على آلية فتح الثغور وأبقيتها مغلقة، فإن النبات:
   - أ. سوف ينخفض بناء السكريات فيه.
   - ب. سوف ينخفض انتقال الماء.
   - جـ. كل من أ و ب سوف يحصل إذا بقيت الثغور مغلقة.
   - د. لا شيء مما ذكر.
4. إذا وضعت خلية لها قدرة أسموزية = -4 MPa وقدرة ضغط = 0.2MPa في وعاء يحتوي على ماء نقي تحت ضغط = 0.5 MPa فسوف:
   - أ. يتحرك الماء إلى خارج الخلية. ب. يتحرك الماء إلى داخل الخلية.
   - جـ. تتحطم الخلية. د. تنفجر الخلية.
5. إذا استطعت إزالة القنوات المائية من غشاء الخلية، فسوف:
   - أ. تتوقف حركة الماء عبر الأغشية.
   - ب. لا تستطيع النباتات التحكم في اتجاه حركة الماء عبر الأغشية.
   - جـ. ينخفض معدل انتقال الماء عبر الغشاء.
   - د. تفقد الخلية امتلاءها، وتصبح مترهلة.
6. يتحرك جزيء من الماء في نبات. العملية التي لن توفر قوة دافعة لحركته على مستوى الخلية أو إلى مسافات بعيدة داخل النبات هي:
   - أ. الخاصية الأسموزية.
   - ب. الانتشار.
   - جـ. النتح.
   - د. كل ما ذكر قوى دافعة لحركة الماء.
7. العبارة غير الصحيحة حول نقل الماء والمعادن بين الخلايا في الجذور هي:
   - أ. المسار اللاحيوي ينقل الماء والمعادن عبر جدران الخلايا والفراغات بين الخلايا.
   - ب. المسار الحيوي ينقل المواد، الماء والمعادن عبر البلاسمودسماتا.
   - جـ. المسار عبر الأغشية يستخدم النقل عبر الأغشية بين الخلايا.
   - د. لا شيء مما ذكر.
8. إذا أزيل شريط كاسبر:
   - أ. فلن يتمكن الماء والمعادن من الوصول إلى الأوعية الخشبية.
   - ب. فستكون هناك انتقائية أقل للمواد التي يمكن أن تدخل الأوعية الخشبية.
   - جـ. فسيفقد الماء والمعادن من الأوعية الخشبية، وتعود إلى التربة.
   - د. فستتوقف حركة الماء والمعادن عبر جدران خلايا البشرة الداخلية.
9. تعتمد حركة الماء في الأوعية الخشبية على:
   - أ. قدرة جزيئات الماء على تكوين روابط هيدروجينية.
   - ب. النقل النشط.
   - جـ. تبخر الماء من سطح الورقة.
   - د. (أ و جـ).
10. عندما تغلق الثغور في الليل:
    - أ. لن تكون هناك قدرة مائية في الأوعية الخشبية.
    - ب. لن يستطيع الماء الخروج من الورقة.
    - جـ. تتوقف الجذور عن امتصاص الماء من التربة.
    - د. لا شيء مما ذكر.
11. إذا أردت أن تجبر الثغور على أن تفتح، فإن الشيء الذي يمكن أن يؤدي إلى ذلك هو:
    - أ. معاملة النبات بحمض الأبسيسيك (ABA).
    - ب. تحفيز حركة الماء إلى الخلايا الحارسة.
    - جـ. تحفيز حركة الماء خارج الخلايا الحارسة.
    - د. العمل على تجفيف خلايا البشرة المحيطة بالثغور، ومن ثم ابتعاد الخلايا الحارسة عن بعضها.
12. نفخ الماء للارتفاع في أنبوبة المشروبات تتشابه مع:
    - أ. الإدماع.
    - ب. الانتشار.
    - جـ. النقل الكتلي في الأوعية الخشبية.
    - د. الخاصية الأسموزية.
13. يدخل السكروز إلى خلايا الأنابيب الغربالية في اللحاء عن طريق:
    - أ. الخاصية الأسموزية.
    - ب. القدرة المائية.
    - جـ. النقل النشط.
    - د. عملية تنظم بالأكسينات.
14. العبارة التي تصف نظرية التدفق الكتلي بدقة هي:
    - أ. تنقل السكريات من المصدر إلى المغطس.
    - ب. تدخل السكريات إلى اللحاء بعملية نقل سالبة، في حين تخرج من اللحاء، من خلال عملية نقل نشطة.
    - جـ. تزيد الكربوهيدرات في اللحاء بالقرب من الأوراق كثافة محتويات اللحاء وبذلك تدفع حركتها إلى الأسفل نحو الجذور.
    - د. (أ و ب).

أسئلة تحدٍّ

1. الجذور متكيفة جدًا لامتصاص الماء من البيئة. ومع هذا، فإن النباتات التي تنمو في المناطق الرطبة جدًا لها جذور متخصصة في الحصول على الأكسجين. اشرح هذه التكيفات التركيبية في الجذور. ولماذا تُعدّ مهمة لبقاء النبات؟
2. يُعدّ التجوف في الأوعية الخشبية من أكثر التحديات لعمل الأوعية الخشبية في النباتات. تستطيع النباتات التعامل مع هذا الوضع؛ لأن الماء يمكن أن يحول مساره عند المنطقة التي أغلقت. بعض النباتات قادرة على إزالة الفقاقيع الهوائية من خلال تكوين ضغط إيجابي كافٍ لجعل هذه الفقاقيع تذوب في الماء. كيف يمكن أن يقوم النبات بهذا؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

39 الفصل

التّغذية النّباتيّة والتّربة

Plant Nutrition and Soils

مقدّمة

يحتاج بناء النبات إلى كمية كبيرة من الطّاقة. في هذا الفصل، سنتعرّف إلى المواد التي يحتاج إليها النبات إضافة إلى الطّاقة الشّمسيّة حتى يعيش. تحتاج النّباتات، كالحيوانات، إلى عدد من الْمغذّيات حتى تبقى بصحة جيدة. إذ يمكن أنْ يبطئَ عدمُ وجود أحد العناصر الأساسية نموَّ النّباتات، ويمكن أنْ يجعل النبات أكثر عرضة للأمراض، وقد يميتها. تحصل النّباتات على الْمغذّيات بشكل أساسي من عملية البناء الضّوئيّ ومن التّربة. وإضافة إلى تزويد النّباتات بالمغذيات، فإن التّربة تحتوي على بعض أنواع البكتيريا والأعفان التي تساعد النّباتات في الحصول على غذائها بشكل مناسب. ويؤدِّي الحصولُ على كميات كافية من النيتروجين بشكل خاص إلى مشكلةٍ؛ لأنّ النّباتات لا تستطيع تحويل النيتروجين الجوي إلى أحماض أمينية. بعض النّباتات يمكنها اصطياد الحيوانات وإفراز عصارات هاضمة لتوفير النيتروجين للامتصاص.

موجز المفاهيم

1-39 التّربة: الوسط الذي تعتمد عليه النّباتات

- *تتكوّن التّربة من معادن، ومواد عضوية، وماء، وهواء ومخلوقات حيّة.*
- *يعتمد توافر الماء والمعادن على خصائص التّربة.*
- *يمكن أن تؤدي زراعة النّباتات إلى خسارة التّربة ونقص المعادن.*
- *يؤثّر كلّ من pH والملوحة في توافر المعادن.*

2-39 الْمغذّيات النّباتيّة

- *تحتاج النّباتات إلى 9 مغذيات كبيرة و7 مغذيات صغيرة.*
- *الأمن الغذائيّ مرتبط بإنتاجية المحاصيل ومستوى الْمغذّيات.*

3-39 إستراتيجيات التّغذية الخاصة

- *يمكن أن توفّر البكتيريا التي تعيش بارتباط مع الجذور النيتروجين.*
- *الْفطريّات الْجذريّة تساعد عددًا كبيرًا من نباتات اليابسة.*
- *تصطاد النّباتاتُ الآكلةُ للحيواناتِ وتهضمها لاستخلاصِ مغذّيات إضافية.*
- *تستغل النباتات المتطفلة موارد نباتات أخرى.*

4-39 توازن الكربون – النيتروجين والتّغيّر الكوني

- *يمكن أنْ تغيّر زيادة مستويات ثاني أكسيد الكربون عملية البناء الضّوئيّ ومستويات الكربون في النبات.*
- *يمكن أنْ تؤثر زيادة درجة الحرارة في عملية التّنفّس، ومستويات الكربون في النبات.*

5-39 إزالة الملوّثات عن طريق النّباتات

- *يمكن إزالة ثلاثي كلور الإيثيلين عن طريق نبات الحَوْر.*
- *يمكن إزالة كميات محدودة من مادة ثلاثي نيتروتولوين.*
- *يمكن إزالة المعادن الثقيلة بنجاح وبتكلفة منخفضة.*

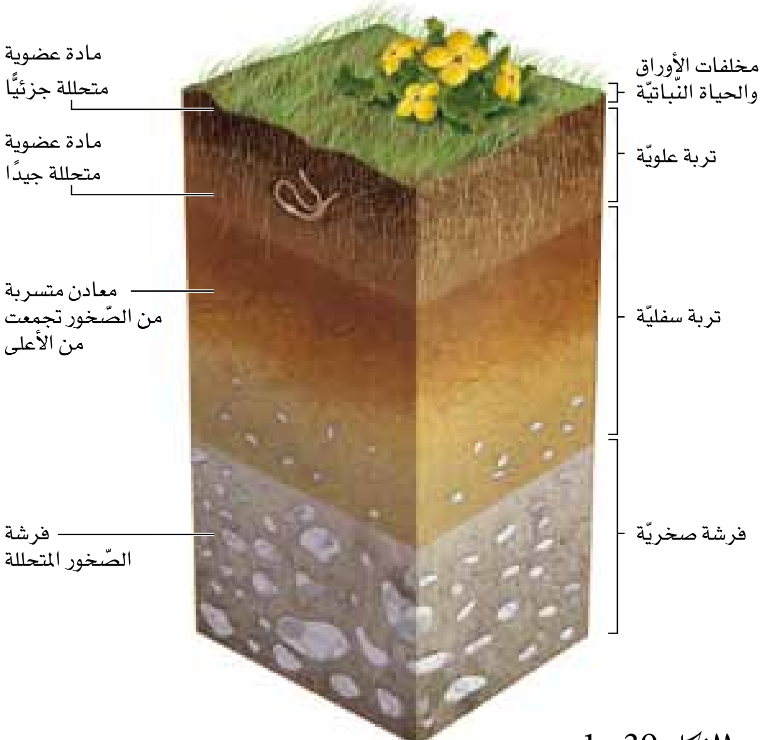
1-39 التّربة: الوسط الذي تعتمد عليه النّباتات

كثيرٌ من الأنشطة تدعم حياة النّباتات بخفاء في التّربة. التّربة **Soil** هي الجزء الخارجي من القشرة الأرضية المتحللة. تتكون التّربة من مكونات مختلطة تشمل كلًّا من الرمل، والصخور بأحجام مختلفة، والطّين، والطّمي، والدّبال، وأنواع مختلفة من المعادن والمواد الْعضويّة. وتوجد بين هذه المكونات ثقوبٌ وفراغات تحتوي على الماء والهواء.

تتكوّن التّربة من معادن، ومواد عضويّة، وماء، وهواء ومخلوقات حيّة

يختلف الجزء المعدني من التّربة باختلاف تركيب الصّخور. وتحتوي التّربة على قرابة 92 عنصرًا طبيعيًّا (الفصل الـ 2). معظم هذه العناصر موجود بشكل لاعضوي، تسمى عناصر معدنية *Minerals*. وتتكون معظم الصخور من أنواع مختلفة من العناصر المعدنية.

تحتوي التّربة كذلك على أعداد كبيرة من المخلوقات الدقيقة التي تحلل المواد، وتؤدي إلى دوران المخلفات الْعضويَّة. فمثلًا، يرتبط نحو 5 أطنان من الكربون بالمخلوقات الموجودة في هكتار من التّربة المزروعة بالقمح في إنجلترا. وتساوي هذه الكمية وزن 100 طن من الضأن.



الشكل 39-1

معظم الجذور تنمو في التّربة العلويّة. تغطي بقايا الأوراق والحيوانات الطبقةَ العلويّةَ للتربة المسماة التّربة العلوية. تحتوي التّربة العلويّة على مواد عضوية مثل الجذور، والحيوانات الصغيرة، والدّبال، والجزيئات المعدنية بأحجام مختلفة. تقع التّربة السفليّة أسفل التّربة العلوية، وتحتوي على جزيئات معدنية كبيرة، وكمية قليلة من المواد الْعضويَّة. تحت هذه الطبقة، توجد طبقات فرشة الصّخور، وهي التي تشكّل المادة الخام التي يتشكّل منها التراب عن طريق عملية طويلة من تفكّك الصخور وتحللها.

توجد معظم الجذور في الطبقة العلوية من **التّربة Topsoil** (الشكل 39-1)، التي هي خليط من الجزيئات المعدنية ذات الأحجام المختلفة (قطر معظمها أقل من 2 مم)، والمخلوقات الحية، **والدّبال Humus** الذي يتكوّن من مادة عضوية متحللة. تتميز التّربة العلوية بالكميات النسبية لمحتوياتها من الرّمل، والطّمي، والطّين. إن تركيب التّربة هو الذي يحدد مستوى ارتباط الماء والمعادن بجزيئات التّربة. فالرّمل يربط أقل مستوى من هذه الجزيئات، ولكن الطّين يربط الماء والمعادن بقوة كبيرة.

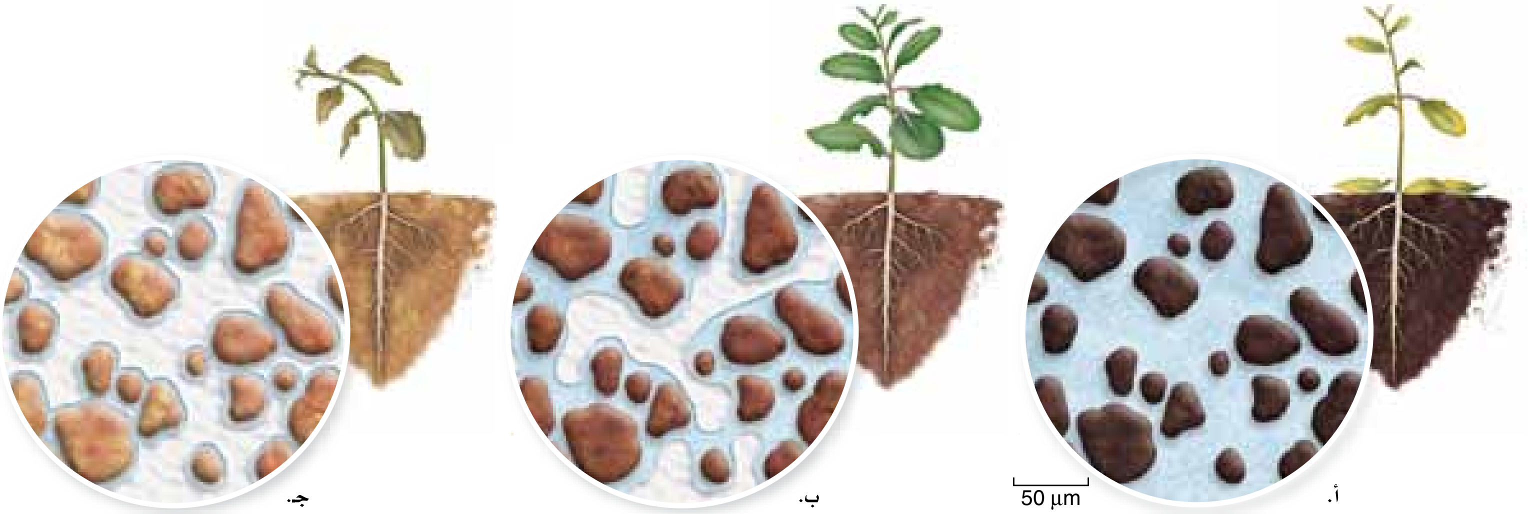
يعتمد توافر الماء والمعادن على خصائص التّربة

إن المعادن المذابة في الماء فقط، والموجودة في الفراغات، أو الثقوب الموجودة بين جزيئات التّربة، هي المتوافرة للامتصاص عبر الجذور. يحتوي سطح المعادن وجزيئات التّربة الْعضويَّة على شحناتٍ سالبة. الأيونات ذات الشّحنة السّالبة تبقى في المحلول، مكوّنة فرقًا في الشّحنة بين محلول التّربة وخلايا الجذور. وعليه، فإنّ الأيونات ذات الشّحنة الموجبة يكون لديها القابلية للخروج من الخلايا. تنقل مضخاتُ البروتون البروتوناتِ خارج الجذور لتكون فرقًا في القدرة الكهربائيّة للغشاء (-160 مليفولت). ويؤدي الفرق الكبير في كهروكيميائية الغشاء إلى دخول أيونات البوتاسيوم، وغيرها من الأيونات عبر قنوات. بعض الأيونات، وخاصة الأيونات ذات الشّحنة السّالبة تستخدم عملية النقل المترافق (الشكل 39-2). تؤثر القدرةُ الكهربائيّة للغشاء التي تحافظ عليها الجذور، والفرقُ في القدرة المائية داخل الجذور وخارجها على النّقل في الجذر (تم وصف القدرة المائيّة في الفصل الـ 38)

تشكل الثقوب نحو نصف حجم التّربة الكلّي، وقد تكون مملوءة بالماء أو الهواء، وذلك بحسب الوضع المائي. (الشكل 39-3). بعض الماء الموجود في التّربة لا يكون متوافرًا للنبات. وجزء من الماء الذي يصل إلى التّربة يمرّ من خلالها بسرعة نظرًا لقوى الجاذبيّة الأرضيّة. إن الماء الذي يصرف في الترب الرملية يشكّل كمية كبيرة. الجزء الآخر من الماء في التّربة يوجد في الثقوب الصغيرة التي غالبًا لا يقل قطرها عن 50 ميكرومترًا. يُشكل هذا الماء الجزء المتوافر للنبات. عندما

الشكل 39-2

دور شحنات التّربة في النقل. النقل النشط ضروري لحركة الأيونات ذات الشّحنة الموجبة إلى الشّعيرات الْجذريّة.



أ.　　ب.　　ج.

الشكل 39–3

يملأ الماء والهواء الفراغات بين جزيئات التّربة. أ. لا تستطيع الجذور التّنفّس دون وجود بعض الفراغات في التّربة من أجل التهوية. ب. التوازنُ بين الماء والهواء في التّربة ضروريٌّ لنموّ الجذور. ج. تؤدي كمية قليلة من الماء إلى خفض القدرة المائية للتربة، وتمنع النّتح في النّباتات.

يتناقص هذا الماء من خلال التبخر أو الامتصاص عن طريق الجذور، يصاب النبات بالذبول، ويموت لاحقًا، إلا إذا أُضيف الماء إلى التّربة. وكلما نضبت كمية الماء في المنطقة القريبة من الجذور؛ فإنّ القدرة المائية تقل، وهذا يساعد على حركة الماء نحو الجذور؛ لأنّ الماء في المنطقة البعيدة له قدرة مائية أكبر.

تركيبُ الأتربة متنوعٌ، وكلّ نوع من التّربة يوفر مجموعة من المُغذّيات النّباتيّة قد تكون كثيرة أو قليلة. إضافة إلى أنّ درجة الأحماضة والملوحة التي وُصفت سابقًا يمكن أنْ تؤثر في توافر الماء والمُغذّيات.

يمكن أن تؤدي زراعة النباتات إلى خسارة التّربة ونقص المعادن

عند فقدان التّربة العلوية بسبب التّعرية، أو نتيجة لهندسة التّربة، فإنّ قدرة الحمل المائي والعلاقات الغذائية في التّربة تتأثر بشكل سلبي. لقد تم فقدان 50 مليار طن تقريبًا من التّربة العلوية من الحقول في الولايات المتحدة خلال سنة واحدة. عند تغيّر الغطاء النباتي للتربة من خلال الحراثة والحصاد، فإنّ تعرية التّربة بالماء والرياح تزداد، وفي بعض الأحيان، بشكل كبير كما حصل في ثلاثينيات القرن الماضي في السهول الكبرى الشرقيّة الجنوبيّة للولايات المتحدة، حيث أصبحت هذه المنطقة تعرف بصحن الغبار. فقد أدى اجتماع الطّرق السيئة في الزّراعة، وعدد من سنوات الجفاف إلى زيادة في حساسية التّربة للتعرية بالرّياح (الشكل 39 - 4أ).

تركز أساليب الزّراعة الحديثة على الحدِّ من خسارة التّربة من خلال اتّباع الدّورة الزّراعيّة، وتنوع المحاصيل في الحقل، والحراثة المحافظة، وعدم حراثة محاصيل الخريف. تتضمن الحراثة المحافظة أقل درجة من الحراثة، بل عدم الحراثة أحيانًا؛ لمنع تعرية التربة.

إن الزيادة في استخدام الأسمدة في الزّراعة وفي الحدائق قد تؤدي إلى تلوّث كبير في المياه، وهذا مرتبط بنتائج سلبية مثل النّموّ الكثيف للطحالب في البحيرات (الفصلان الـ 56 و 57). إنّ المحافظة على مستوى المُغذّيات في التّربة ومنع انتقالها إلى البحيرات والجداول والأنهار يمكن أن يؤدي إلى زيادة في نموّ المحاصيل، ويقلل من تدمير الأنظمة البيئية.

أ.　　ب.

الشكل 39–4

تلف التّربة. أ. أدى الجفاف وأساليب الزّراعة السيئة إلى التّعري عن طريق الهواء في حقول السهول الكبيرة في جنوب شرق الولايات المتحدة في ثلاثينيات القرن الماضي. ب. صرف المناطق المالحة في العراق أدّى إلى تكوين صحارى مالحة.

إحدى المقاربات، وهي الزّراعة الخاصة في الموقع، تستخدم مستويات متنوعة من الأسمدة، يتم حسابها باستخدام الحاسوب، ونظام تحديد الموقع العالمي (GPS). يعتمد التطبيق متباين المعدل على معلومات تستند إلى تحليل عينات من التّربة حول مستوى المعادن في التّربة المحلية. من الطرق الأخرى، إدارة التّغذية المتكاملة التي ترفع مستوى إضافة الْمغذّيات باستخدام السماد الأخضر (مثل نبات الفصّة الذي يُطْمَرُ في التّربة) وروث الحيوانات والأسمدة اللاعضوية. السّماد الأخضر وروث الحيوانات يمتازان بتحرر الْمغذّيات بشكل بطيء حال تبسيطها بالمخلوقات المحللة، وبذلك يتم استخدام الْمغذّيات قبل غسلها بعيدًا. ويمكن استخدام طرق المحافظة هذه كلّها مجتمعة.

يؤثّر كلّ من pH والملوحة في توافر المعادن

أيُّ شيء يؤدي إلى تغيير الفرق في الضغط المائي، أو تغيّر توازن التركيز الأيوني بين الجذور والتّربة، يمكن أنْ يؤثّر في قدرة النبات على امتصاص الماء والمعادن. التّربة الحمضية (لها درجة أحماضة منخفضة) والتّربة المالحة (تركيز أملاح مرتفع) تشكل بيئات شديدة التّحدّي.

التّربة الحمضيّة

تؤثّر درجة حموضة التّربة في تحرّر المعادن من الصخور المفتتة. فمثلًا، يتحرّر الألمنيوم في درجة الأحماضة المنخفضة من الصّخور، وهذا العنصر سامّ لعدد من النّباتات. إضافة إلى ذلك، فإنّ الألمنيوم يرتبط مع معادن أخرى، ويجعلها غير مفيدة للنباتات.

تنمو معظم النّباتات بأفضل درجة على درجة الأحماضة المتعادلة. ولكن 26% من أراضي العالم الزراعية حمضية. في أمريكا الاستوائية، 68% من الأراضي حمضية. إنّ سمِّيَّة الألمنيوم قد تؤدي إلى انخفاض إنتاج محصول الذرة بمقدار أربعة أضعاف في الحقول الكولومبيّة.

أدت محاولات تهجين النّباتات في كولومبيا إلى إنتاج نباتات تقاوم سميّة الألمنيوم، فازدادت إنتاجية المحاصيل بنسبة 33%. وفي تجارب حقلية، كانت الزيادة مرتفعة، ووصلت إلى 70% مقارنة بالنّباتات التي لا تستطيع مقاومة سميّة الألمنيوم. إن قدرة النّباتات على امتصاص المعادن السامة يمكن أنْ تستخدم لتنظيف التّربة الملوثة. وسنتناول هذا الموضوع في نهاية هذا الفصل.

الملوحة

يُغَيِّرُ تراكمُ الأملاح والأيونات خاصة Na^+ و Cl^- في التّربة القدرةَ المائيةَ، ما يؤدي إلى خسارة النبات للماء. ما يقارب 23% من الأراضي الزراعية في العالم لها مستويات ملوحة عالية تقلل من نموّ النّباتات. تنتشر التّربة المالحة في المناطق الجافة، حيث يتم زيادة تركيز الأملاح في أثناء الرّي الذي يؤدي إلى تراكم هذه الأملاح في التّربة.

أحد الأمثلة الواضحة على ملوحة التّربة هو مهد الحضارات المسماة حضارة ما بين النهرين، التي سميت يومًا ما الهلال الخصيب لكثرة نباتاتها، هي الآن في الغالب صحراء. حصل التّصحّر على مدى قصير من الزّمن في جنوب العراق، حيث قام صدام حسين بتجفيف معظم الـ 20,000 كم^2 من المنطقة المغمورة- الأهوار، وذلك بتحويل مسار المياه، فتحولت المناطق المغمورة (الأهوار) إلى صحراء مالحة. ومع سقوط صدام حسين، تم تحطيم السدود، وأعيد الماء إلى منطقة الأهوار. عودة منطقة الأهوار إلى ما كانت عليه ليس مضمونًا، ولكن المنطقة التي دخلتها المياه وقلت نسبة الملوحة فيها يمكن أنْ تعود إلى ما كانت عليه.

تعتمد النّباتات على الْمغذّيات الموجودة في التّربة لحياتها. إن تركيب التّربة، ودرجة الأحماضة، والماء، والملوحة تحدد مدى توافر هذه الْمغذّيات للنبات.

2-39 المغذيات النباتية

المصدر الأساسي لتغذية النبات هو تثبيت ثاني أكسيد الكربون الهوائي، وتحويله إلى سكريّات بسيطة باستخدام طاقة الشّمس. يدخل ثاني أكسيد الكربون عبر الثغور. الأكسجين، وهو أحد نواتج عملية البناء الضّوئيّ الثانوية، وواحد من مكونات الهواء يُنقل عبر الثغور. يتم استخدام الأكسجين في التّنفّس الخلوي ليدفع عمليات النّموّ والحفاظ على حياة النّباتات.

لا يكفي ثاني أكسيد الكربون والطّاقة الضوئية لبناء جميع الجزيئات التي يحتاج إليها النبات جميعها، فإضافة إلى ذلك، تحتاج النّباتات إلى عددٍ من الْمغذّيات اللاعضوية. بعض هذه الْمغذّيات هي **الْمغذّيات الكبيرة Macronutrients** التي يحتاج إليها النبات بكميات كبيرة، والأخرى هي **الْمغذّيات الصغيرة Micronutrients** التي يحتاج إليها النبات بكميات قليلة جدًا. (الجدول 39-1).

تحتاج النّباتات إلى 9 مغذيات كبيرة و7 مغذيات صغيرة

الْمغذّيات الكبيرة التسعة، هي: الكربون، والأكسجين، والهيدروجين، وهي ثلاثة عناصر توجد في المواد الْعضويَّة جميعها، إضافة إلى النيتروجين (ضروري لتكوين الأحماض الأمينية) والبوتاسيوم، والكالسيوم، والماغنسيوم (مركز جزيء الكلوروفيل) والفوسفور والكبريت. كلّ من هذه الْمغذّيات يكوّن نحو 1% من وزن النبات الجاف أو قد يزيد كثيرًا على 1%، كما هو في حالة الكربون.

أمـا الْمغذّيـات الصغيـرة السبعة فهـي: الكلور، والحديـد، والمنجنيـز، والزنك، والبورون، والنحاس، والموليبدينم – تشكل من أقل من 1 إلى مئات عدة من الجزء فـي المليون في معظم النّباتـات. النقص في أيّ من هذه العناصـر يمكن أنْ يكون لـه أثر حاد في نموّ النّباتات (الشكل 39-5). تـم اكتشاف الْمغذّيات الكبيرة في القـرن الماضي، ولكن العناصر الصغيرة تم اكتشافها حديثًا، حيث تطورت الطرق التي أدت إلى تعريفها، والعمل على اكتشافها بهذه الكميات الصغيرة جدًا.

ويمكن تحديد احتياجات النبات الغذائية بزراعة النّباتات في وسط سائل محدد التركيب، بحيث تكون الجذور مغمورة في الماء ذي التهوية العالية، والمحتوي على الْمغذّيات. ولغرض الدراسة، يحتوي المحلول على العناصر الأساسية جميعها وبتركيز مناسب، ما عدا العنصر المراد دراسته. تترك النّباتات في هذا المحلول لتنمو، ويتم متابعة الأعراض التي قد تظهر على النّباتات، والتي قد تبين الحاجة إلى العنصر غير الموجود في المحلول (الشكل 39-6).

الجدول 39-1 المغذيات الأساسية للنباتات

العنصر	الشكل الرئيس الذي يتم امتصاصه	النسبة التقريبية في الوزن الجاف	مثال على الوظائف المهمة
المُغذِّيات الكبيرة			
الكربون	ثاني أكسيد الكربون	44	مكوِّن أساسي للمواد العُضويَّة
الأكسجين	O_2, H_2O	44	مكوِّن أساسي للمواد العُضويَّة
الهيدروجين	H_2O	6	مكوِّن أساسي للمواد العُضويَّة
النيتروجين	NO_3^-, NH_4^+	4 – 1	مكوِّن للأحماض الأمينية، والبروتينات والنيوكليوتايدات والأحماض النَّوويّة، والكلوروفيل
البوتاسيوم	K^+	6 – 0.5	بناء البروتين وعمل الثغور
الكالسيوم	Ca^{2+}	3.5 – 0.2	مكوِّن للجدار الخلوي، يحافظ على تركيب الغشاء الخلوي، منشِّط لبعض الأنزيمات
الماغنسيوم	Mg^{2+}	0.8 – 0.1	الغشاء الخلوي، منشِّط لبعض الأنزيمات مكوِّن للكلوروفيل، منشِّط لبعض الأنزيمات.
الفوسفور	$H_2PO_4^-$, HPO_4^-	0.8 – 0.1	مكوِّن ADP وATP، أحماض نووية، الدهون المفسفرة وبعض مرافقات الأنزيمات.
الكبريت	SO_4^{2-}	1 – 0.05	مكوِّن لبعض الأحماض الأمينية، والبروتين ومرافق الأنزيم أ
المُغذِّيات الصغيرة (التركيز / جزيء في المليون)			
الكلور	Cl^-	10.000 – 100	الأسموزية والتوازن الأيوني
الحديد	Fe^{2+}, Fe^{3+}	300 – 25	تكوين الكلوروفيل، السيتوكروم وأنزيم النيتروجينيز
المنجنيز	MN^{2+}	800 – 15	منشِّط لبعض الأنزيمات
الزنك	ZN^{2+}	100 – 15	منشِّط لبعض الأنزيمات، له دور في تكوين الكلوروفيل
البورون	BO_3^-, $B_4O_7^-$, or $H_2BO_3^-$	75 – 5	له دور في نقل السُّكَّريّات، وبناء الأحماض النَّوويّة
النحاس	Cu^2 or Cu^+	30 – 4	منشِّط، أو مكون لبعض الأنزيمات
الموليدنم	MoO_4^-	5 – 0.1	تثبيت النيتروجين واختزال النيترات

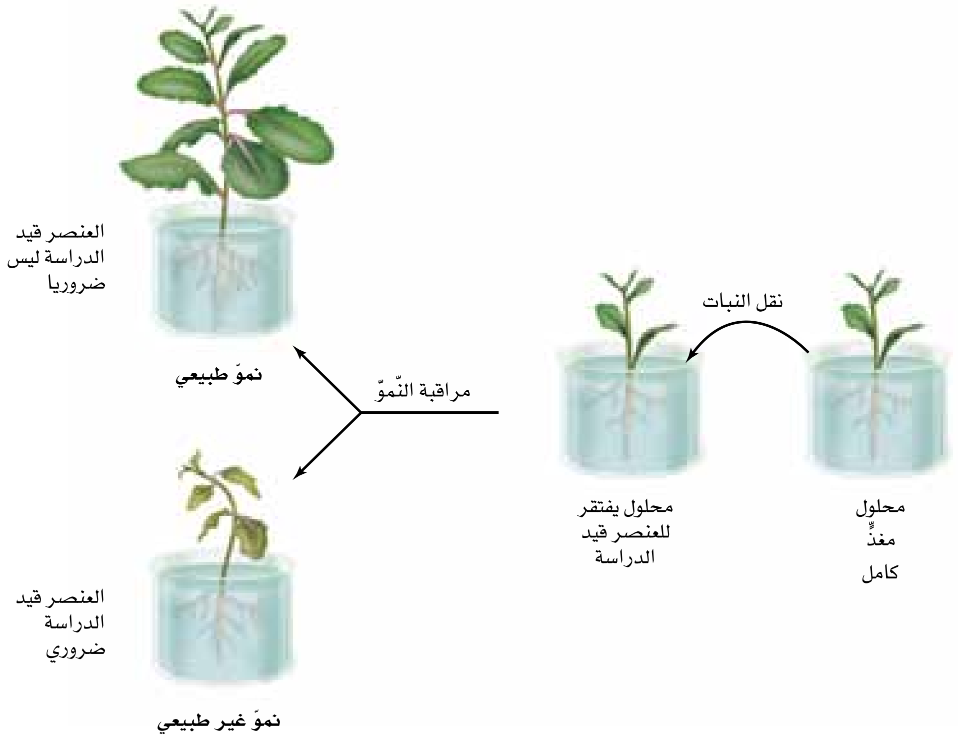
أ. ب. ج. د.

الشكل 39–5

نقص المعادن في النّباتات. أ. أوراق لنباتات القمح الطبيعية. **ب.** نقص الكلور في النّباتات مع تَبَرْقُش الأوراق (أوراق فيها بعض المناطق الميتة). **ج.** نباتات تعاني نقص النحاس، مع قمم أوراق جافة ومعوجّة. **د.** نباتات فيها نقص للزنك، مع تقزم النّموّ واصفرار (فقدان الكلوروفيل) في بعض المناطق على الأوراق. النتائج الزراعية لمثل هذا النقص واضحة، ويمكن لمُشاهِدٍ مُدَرَّبٍ أنْ يقرّر نقص العنصر الذي يؤثّر في النبات بمجرد فحصه.

الشكل 39-6

التَعرّف إلى حاجة النّباتات الغذائية. يُزرع النبات أولًا في محلول كامل الْمغذِّيات. يُنقل النبات بعد ذلك إلى محلول ينقصه أحد العناصر تحت الدراسة الذي يُعتقد أنه أساسي. يُتابعُ نموّ النّباتات وملاحظة أيّ أعراض غير طبيعية، مثل زوال لون الأوراق، أو النّموّ المتقزم. إذا كان نموّ النّباتات طبيعيًا، فيستنتج أنَّ العنصر الناقص ليس ضروريًا، أما إذا كان نموّ النبات غير طبيعي فيكون العنصر الناقص ضروريًا لنمو النبات.



ولتوضيح كم من الصِّغَر تكون الحاجة إلى الْمغذِّيات الصغيرة، فإنَّ الجرعةَ المثالية للموليبدينم التي تضاف إلى التّربة التي ينقصها هذا العنصر بشكل حاد في أستراليا تبلغ 34 جم (نحو قبضة اليد) لكلّ هكتار (مربع بطول ضلع = 100 م) مرة كلّ عشر سنوات. تنمو معظم النّباتات بشكل مناسب في الزراعات الهيدروبونية (أي في المحاليل المائية) إذا تمت تهوية الجذور بشكل جيد. ومع أن الطريقة مكلفة، إلا أنها تُستخدم بعض الأحيان لأغراض اقتصادية (الشكل 39-7). لقد جعلت الكيمياء التحليلية إمكانية تحليل العينات النّباتيّة أكثر سهولة على مستوى الجزيئات المختلفة.

الأمن الغذائيّ مرتبط بإنتاجية المحاصيل ومستوى الْمغذِّيات

يُعَدُّ مستوى الْمغذِّيات وإنتاج المحاصيل من الاهتمامات الكبيرة للإنسان. **الأمن الغذائيّ Food security** والابتعاد عن المجاعة هو مسعى عالمي. فزيادة القيمة الغذائية للمحاصيل الزراعية خاصة في الدول النامية يمكن أن يكون له فوائد جمّة على صحة الإنسان.

إن تحصين الغذاء وتدعيمه يشكل أحد مسارات الأبحاث الفعالة التي تركز على الطّرق التي يمكن من خلالها زيادة امتصاص المعادن وخزنها في الجذور والسيقان للاستهلاك البشري لاحقًا. فيمكن زيادة امتصاص الفوسفات، مثلًا، إذا كان ذوبانه في التّربة عاليًا. تم تعديل بعض النّباتات وراثيًا لتقوم بإفراز حمض الستريك (الليمون) وهو حمض عضوي يذيب الفوسفات. وفائدة إضافية، فإنّ حمض الستريك يرتبط بالألمنيوم، وهو عنصر سام للنباتات والحيوانات، فيمنع النبات من امتصاصها.

أما الْمغذِّيات الأخرى، مثل؛ الحديد، والمنجنيز، والزنك، فالغشاء الخلوي للخلايا يحتوي على نواقل تحدد امتصاصها. وقد تم استنسال الجينات التي تكوّن هذه النواقل في مخلوقات أخرى، وتم نقلها إلى بعض نباتات المحاصيل.

ولهذا، يمكن في النهاية أن تكون حبوب الإفطار مركزة بالمعادن الإضافية في أثناء نموّ الحبوب في الحقل، وذلك بالمقارنة مع ما يتم عند معالجتها في المصانع، حيث تُضاف المعادن في المصنع.

تحتاج النّباتات إلى مغذيات كبيرة وصغيرة، وهذه تتراكم غالبًا في الجذور عن طريق النقل النشط. يمكن أن يرفع التغيير الجيني في النّباتات - لزيادة قدرتها على امتصاص الْمغذِّيات - من قيمة النبات الغذائية للاستهلاك البشري.

الشكل 39-7

الزّراعة المائية (الهيدروبونية). توفّر التّربة الْمغذّيات والدعامة، ولكن يمكن لهاتين الوظيفتين أنْ تُستَبْدَلا في المزارع المائية. هنا تم وضع نباتات البندورة في الهواء، وتدور جذورها في حمام من المحلول المغذي.

3-39 إستراتيجيات التّغذية الخاصة

يمكن أن توفّر البكتيريا التي تعيش بارتباط مع الجذور النيتروجين

تحتاج النّباتات إلى الأمونيا (NH_3) أو النيترات لبناء الأحماض الأمينية. لكن معظم النيتروجين الهوائي على شكل غاز (N_2)، ولا تمتلك النّباتات المسارات الكيميائية (بما فيها أنزيم النيتروجينيز) الضرورية لتحويله إلى أمونيا. ولكن بعض البكتيريا لها القدرة على ذلك. وقد تطورت علاقة تعايشية بين بعض النّباتات وهذه البكتيريا. تعيش بعض البكتيريا بجوار الجذور، وبعضها الآخر تسكن داخل أنسجة خاصة يكوّنها النبات. لهذا؛ تسمى **العقد الْجذريّة Nodules** (الشكل 39-8).

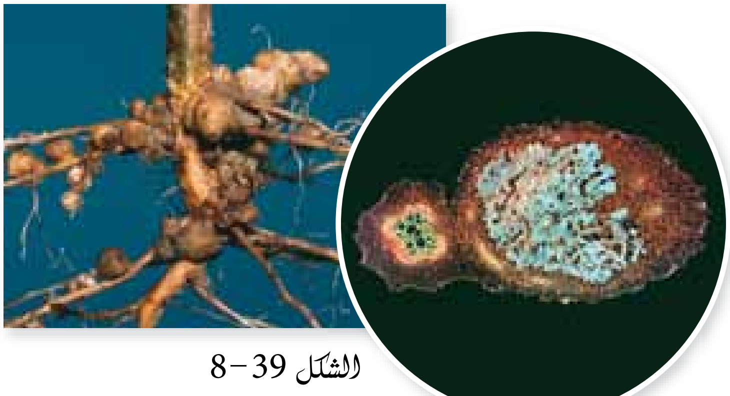
تستطيع البقوليّات وبعض أصناف النّباتات الأخرى أنْ تكوّن عقدًا جذرية. يكلف إسكان هذه البكتيريا النبات الطّاقة، ولكنها ذات فائدة كبيرة، خاصة عندما تكون التّربة قليلة النيتروجين. للحفاظ على الطّاقة، لا تستجيب الشعيرات الْجذريّة في البقوليات للمؤثّرات البكتيرية عندما يكون النيتروجين متوافرًا في التّربة بمستويات عالية.

تُعدُّ عملية تثبيت النيتروجين الجوي من أكثر العمليات المستهلكة للطاقة، التي تحدث في أيّ خلية. أين تكمن الصعوبة في إضافة H_2 إلى N_2؟ الإجابة عن ذلك تكمن في قوة الروابط الثلاث في N_2.

يحتاج أنزيم النيتروجينيز إلى 16 ATP لبناء جزيئين من NH_3. إن تصنيع NH_3 دون هذا الأنزيم يحتاج إلى أجهزة خاصة على حرارة °450 –°500 س و500 ضغط جوي، وهو أعلى بكثير مما يستطيع النبات تحمله للبقاء.

تحتاج بكتيريا الرايزوبيوم *Rhizobium* إلى الأكسجين والسّكّريّات لتوفير الطّاقة العالية اللازمة لحياتها بوصفها مثبتات للنيتروجين. يتم توفير السّكّريّات عبر الأنسجة الوعائية للنبات؛ ويتم تصنيع مادة الهيموجلوبين البقولية التي تشبه الهيموجلوبين الحيواني في النبات لتنظيم توفير الأكسجين للبكتيريا. تموت البكتيريا بسبب عدم توافر الأكسجين؛ ولكن أنزيم النيتروجينيز الموجود في هذه البكتيريا يجب أنْ يكون بعيدًا عن الأكسجين؛ لأنه يوقف نشاطه. يرتبط الهيموجلوبين البقولي بالأكسجين، وينظم مستوياته داخل العقد الْجذريّة ليوفر بيئة ملائمة لعمل أنزيم النيتروجينيز والتّنفّس الخلوي.

لكن كيف تلتقي بكتيريا الرايزوبيوم المثبتة للنيتروجين مع النبات البقولي (الشكل 39-9)؟ يتم انتقال إشارات كثيفة بين البكتيريا والنبات البقولي ليس فقط



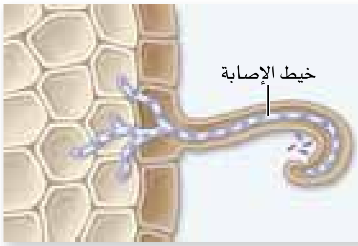
الشّكل 39-8

العقد الْجذريّة المثبتة للنيتروجين. شعيرة جذرية لنبات الفصّة تستضيف الرايزوبيوم، أي البكتيريا التي تثبت النيتروجين مقابل السّكّريّات.

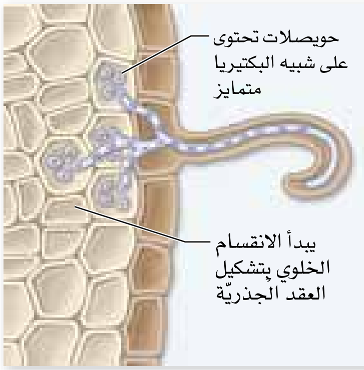
1. تنتج جذور البازيلاء فلافونويدات (مجموعة من المواد الدفاعية التي تُستَخدم أيضًا في صناعة الأصباغ الحمراء من ضمن وظائف عدة). وتنقل الفلافونويدات إلى الخلايا البكتيرية.

2. توفر الفلافونويدات إشارة للبكتيريا لإنتاج مركبات محتوية على السكر تسمى عوامل تكوين العقد الْجذريّة Nod (عوامل العقد).

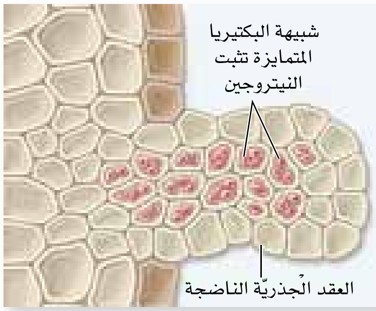
3. ترتبط عوامل تكوين العقد الْجذريّة على سطح الشعيرات الْجذريّة، وتحفز الشعيرات الْجذريّة لتنمو، وتنحني حول الرايزوبيوم.



4. يبدأ الرايزوبيوم بتكوين خيط الإصابة الذي ينمو في الشعيرات الْجذريّة، ويتجه نحو قشرة الجذر. يبدأ الرايزوبيوم بالسيطرة على انقسام الخلايا في القشرة والأسطوانة المحيطة في الجذر (انظر الفصل الـ 35).



5. يتغير شكل الرايزوبيوم، ويُسمّى الآن شبيه البكتيريا، حيث ينتج مادة رابطة للأكسجين – مجموعة الهيم التي ترتبط بالجلوبين مكونة الهيموجلوبين البقولي. يعطي هذا المركب اللون الأحمر للعقدة الْجذريّة، وتكون وظيفته مشابهة لوظيفة الهيموجلوبين، فهي توفر الأكسجين للخلايا شبيهة البكتيريا وذات معدلات التّنفّس المرتفع، ولكنها تعزل أنزيم النيتروجينيز عن الأكسجين.



6. تنتج شبيهة البكتيريا أنزيم النيتروجينيز الذي يبدأ بتثبيت النيتروجين الجوي لاستخدام النبات. وفي المقابل، يوفر النباتُ لها الموادَّ الْعضويَّة.

الشّكل 39-9

تكوين العقد الْجذريّة للرايزوبيوم.

الشكل 39–10

التكيفات الغذائية. أ. نبات عشبة الإبريق الآسيوي، *Nepenthes*. تدخل الحشرات هذا النبات، حيث يتمّ اصطيادها وهضمها. تجمع معقد من الحيوانات اللافقارية والطلائعيات يقطن هذا الدورق. **ب.** مصيدة الذباب فينوس. *Dionaea*. إذا لمست الحشرة شعيرتين من الشعيرات الموجودة على الورقة المتحورة، فإنَّ المصيدةَ تُغْلَق خلال مدة قصيرة من الزمن. يقوم النبات بإفراز الأنزيمات الهاضمة التي تطلق المواد النيتروجينية من الحشرة، حيث يقوم النبات بامتصاصها. **ج.** نبات ندى الشّمس *Drosera*. تصطاد الحشرات عن طريق إفرازات لاصقة، وتقوم باستخدام الأنزيمات الهاضمة للحصول على الْمغذِّيات من جسم الحشرات. **د.** دولاب الماء *Aldrovanda*. هذا النبات القريب جدًا من مصيدة الذباب فينوس، ينطبق ليغلق، ويمسك بالحيوانات المائية الصغيرة، ويقوم بهضمها. أصول هذا النبات المائي كانت نباتات تعيش على اليابسة.

للتعارف ومعرفة وجود الآخر، بل لمعرفة ما إذا كانت البكتيريا هي النوع المناسب والخاص بالنبات البقولي. ترتكز هذه العلاقة التعايشية المتطورة جدًا على التوافق الدقيق بين الأصناف. كلّ من فول الصويا والبازيلاء الخضراء نباتات بقولية. ولكن، كلّ منها يتعامل مع نوع خاص من بكتيريا الرايزبيوم لتكوين العلاقة التعايشية.

الْفطريّات الْجذريّة تساعد عددًا كبيرًا من نباتات اليابسة

لا يشكّل النيتروجين العنصر الوحيد الذي يصعب على النبات الحصول عليه دون مساعدة، ومع أنّ العلاقة التعايشية مع البكتيريا المثبتة للنيتروجين قليلة الحدوث، فإنّ العلاقة التعايشية مع أعفان الْفطريّات الْجذريّة توجد في 90% من النّباتات الوعائية تقريبًا. لقد تمَّ وصف هذه الأعفان بالتفصيل في الفصل الـ 31. وفيما يخصّ التّغذية النّباتيّة، فإنّ الْفطريّات الْجذريّة تؤدي دورًا مهمًّا في زيادة امتصاص الفوسفات ونقله إلى النبات، إضافة إلى تسهيل امتصاص بعض الْمغذِّيات الصّغيرة الأخرى. تقوم الْفطريّات الْجذريّة بوظيفة مهمة هي زيادة مساحة السّطح الماص للمغذيات بشكل كبير.

ويبدو أنّ الأعفان قد ساعدت النّباتات الأولية عديمة الجذور على العيش على اليابسة. وتشير الدلائل الآن إلى أنّ مسار الترميز الذي أدى إلى تكوين العلاقة التعايشية بين النّباتات وبعض أنواع الْفطريّات الْجذريّة تمّ استغلاله لتكوين العلاقة التعايشية بين الرايزوبيوم والنّباتات البقولية التي تكونت لاحقًا.

تصطاد النّباتاتُ الآكلة للحيوانات الحيواناتِ وتهضمها لاستخلاص مغذيات إضافية

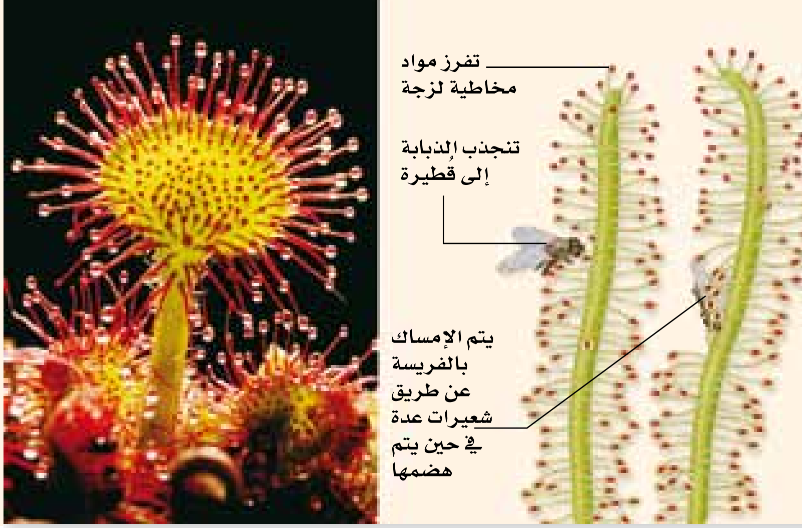
تستطيع بعض النّباتات الحصول على النيتروجين مباشرة من مخلوقات أخرى، كما يحصل في الحيوانات. تعيش معظم النّباتات آكلة الحيوانات في التّربة الحمضية الفقيرة بالنيتروجين العضوي. تتمكن النّباتات من خلال اصطياد الحيوانات الصغيرة وهضمها، وخاصة الحشرات، من الحصول على مورد نيتروجيني يمكنها من النّموّ في البيئات غير الملائمة. تمتلك النّباتات آكلة الحيوانات أوراقًا متحورة تلائم الإمساك بالفريسة. عادة، تهضم هذه النّباتات الفريسة عن طريق أنزيمات تفرزها غدد خاصة.

يجذب نبات الإبريق (أنواع *Nepenthes*) الحشرات عن طريق الألوان البراقة لتراكيب تشبه الزهرة ضمن تركيب الورقة المجوف الذي يشبه الجرّة، عن طريق رائحة خاصة، إضافة إلى إفرازات غنية بالسكريات (الشكل 39-10 أ). عند دخول الحشرة إلى الجرّة، تنزلق إلى الداخل، حيث تصل إلى تجويف الورقة المملوء بالماء والأنزيمات الهاضمة. توفر هذه الطريقة البسيطة لنبات الإبريق مصدرًا ثابتًا للنيتروجين.

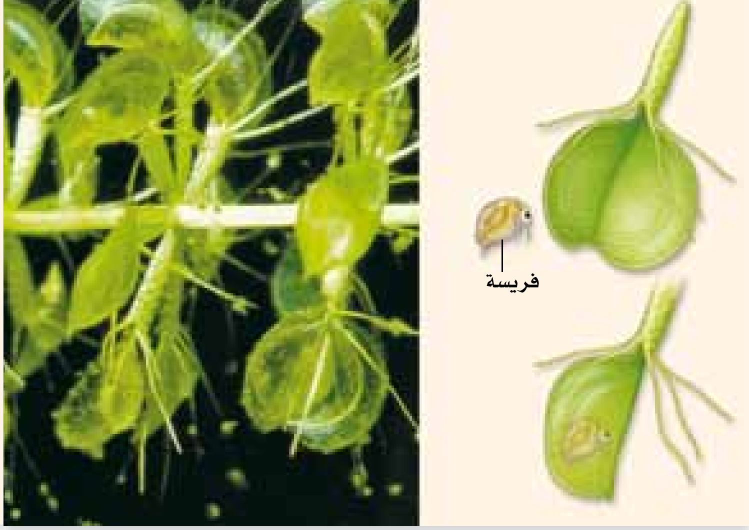
نبات مصيدة الذباب فينوس (*Dionaea muscipula*) الذي يعيش في مستنقعات شواطئ كارولينا الشمالية والجنوبية، له ثلاث شعيرات حساسة على كلّ حافة من حواف الورقة، وعند لمسها، فإنها تدفع نصفي الورقة إلى الإطباق بسرعة 100 مليثانية تقريبًا (الشكل 39-10ب). لقد أدهشت السرعة التي تغلق فيها المصيدة العلماء منذ عهد داروين. يمكن أنْ يكون السبب في هذه الحركة التّغيّر في الضغط المائي الداخلي؛ أما السرعة فتعود للشكل الهندسي المنحني للورقة، الذي يمكن أن ينطبق بين شكل محدب ومقعر.

عندما تطبق مصيدة الذباب فينوس على الفريسة داخل الورقة، تفرز الأنزيمات من سطح الورقة لتهضم الفريسة، وتستخدم مصيدة الذباب آلية نموّ خاصة للإغلاق، وليس فقط بمجرد حدوث انخفاض في الضغط المائي الداخلي. ولهذا السبب، فإنها تستطيع أن تفتح وتغلق مرات محدودة فقط. في أنواع نباتات *Drosera*، وهي مجموعة أخرى من النّباتات آكلة الحيوانات، تفرز شعيرات غُدية مادة لزجة مخاطية تمسك بالحيوانات الصغيرة، وتفرز أنزيمات هاضمة، وهي لا تغلق بشكل سريع (الشكل 39-10جـ). مصيدة الذباب فينوس وندى الشّمس يتشاطران سلفًا مشتركًا يفتقر إلى آلية الإطباق الخاصة بمجموعة النّباتات التي تصيد الحشرات (الشكل 39-11).

دولاب الماء الذي يعيش في البيئة المائية (*Aldrovanda vesicular*) هو أحد أقرب الأقرباء لمصايد الذباب. هذا النبات عديم الجذور، ويستخدم شعيرات محركة، وآلية إطباق تشبه مصيدة الذباب فينوس لإمساك الحيوانات الصغيرة وهضمها (الشكل 39 - 10 د). لقد بينت الدراسات النشوئية الجزيئية أنّ مصايد الذباب فينوس هي أنواع شقيقة لندى الشّمس، وتُكوّن سلالة أخوية. ويظهر



جـ.



د.

أنّ آلية الإطباق قد تطورت مرة واحدة فقط من أسلاف ندى الشّمس. ولهذا، فإنّ الأصل المشترك لنبات دولاب الماء كان نباتًا يعيش على اليابسة، ثُمَّ انتقل للعيش على الماء.

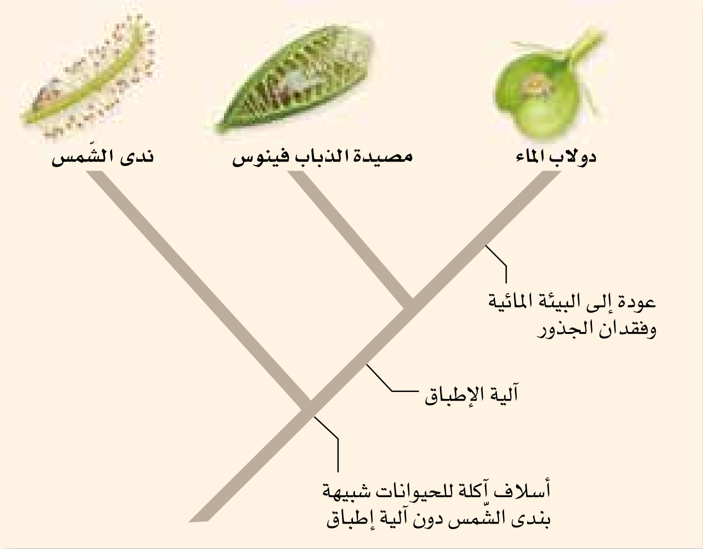
نباتات مثل حشيشة المثانة *Utricularia* هي نباتات مائية، ولكن يبدو أنّ لها أصلًا مختلفًا عن دولاب الماء، وآلية مختلفة في اصطياد المخلوقات. يتمّ دفع الحيوانات الصغيرة إلى الأوراق المشابهة للمثانة عن طريق حركة سريعة لغطاء يشبه الزنبرك، وبعدها تقوم الأوراق بهضم هذه الحيوانات.

تستغل النّباتات المتطفلة موارد نباتات أخرى

تتكون النّباتات المتطفلة من مجموعات تقوم بالبناء الضّوئيّ، وأخرى لا تقوم بها. هناك ما مجموعه 3000 نوع من النّباتات التي تحصل على مصدر غذائها من نباتات أخرى. تشمل تحورات هذه النّباتات تراكيب تدخل في الأنسجة الوعائية للنبات العائل، بحيث يتم سحب الْمغذّيات نحو النبات المتطفل. أحد الأمثلة هو نبات (*Cuscuta*. spp) الذي يبدو مثل خيط ثنائي بني اللون ملتف حول عائلِه. ولا يحتوي هذا النبات على الكلوروفيل، ويعتمد كليًّا في احتياجاته الغذائية على العائل.

يدخل نبات المزمار الهندي *Hypopitys uniflora* في الشجرة العائل من خلال خيوط العفن المكونة للفطريات الْجذريّة في العائل (الشكل 39-12). ويتكوّن الجزء الموجود فوق سطح الأرض من النبات من سيقان مزهرة.

يمكّن ابتكارُ الإستراتيجيات الغذائية بعضَ النّباتات من تجميع النيتروجين من البكتيريا والفوسفات من الأعفان. بعض الإستراتيجيات الغريبة تشمل اصطياد الحيوانات وهضمها. في حين تُدخل نباتات أخرى أجزاءها في مصدر الغذاء لنباتات عائل.



الشكل 39-11

العلاقات النشوئية بين النّباتات آكلة الحيوانات. تم اكتساب آلية الإطباق من خلال أصول نباتية مشتركة لمصيدة الذباب فينوس، والنبات المائي دولاب الماء. نبات الإبريق ليس له علاقة بهذه المجموعة.

الشكل 39-12

المزمار الهندي *Hypopitys uniflora*. يفتقر هذا النبات إلى الكلوروفيل، ويعتمد كليًّا على انتقال الغذاء من خلال دخول الْفطريّات الْجذريّة والجذور المرتبطة مع النّباتات الأخرى. يوجد المزمار الهندي بشكل كبير في غابات المناطق الشّماليّة الشّرقيّة للولايات المتحدة.

4-39 توازن الكربون – النيتروجين والتّغيّر الكونيّ

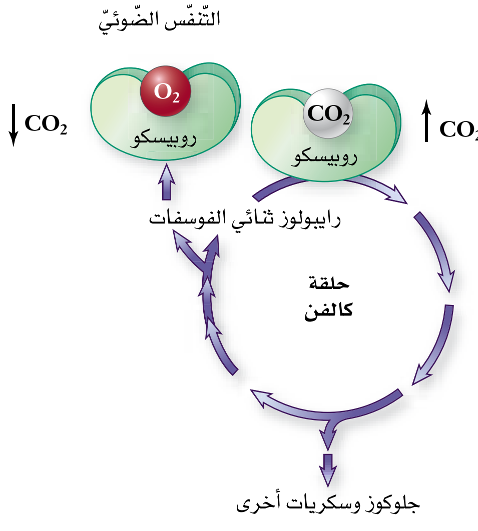
توصلت الهيئة الدولية للتّغير المُناخي (IPCC) التي أسستها الأمم المتحدة، ومنظمة المناخ العالمية إلى أنّ مستويات ثاني أكسيد الكربون قد وصلت إلى أعلى مستوى لها في 20 مليون سنة على الأقل. فقط في الـ 250 سنة الأخيرة، زادت كمية ثاني أكسيد الكربون في الجوّ بنسبة 31%، وهذا يتناسب مع الزيادة في أنشطة الإنسان بما فيها حرق الوقود الحجري.

إنّ التأثيرَ بعيد المدى لزيادة ثاني أكسيد الكربون معقدٌ، وليس مفهومًا تمامًا، ولكنه مرتبط بازدياد درجة الحرارة. توقعت هيئة (IPCC) أنّ درجة الحرارة السّطحية في العالم سوف تستمر في الارتفاع ما بين 1.4° – 5.8°س بحلول عام 2100، فوق مستوياته عام 1990. ويوضح الفصل الـ 57 الارتباط بين الزيادة في تركيز ثاني أكسيد الكربون والانحباس الحراري العالمي. نبين هنا كيف تؤثّر زيادة ثاني أكسيد الكربون في التّوازن الغذائيّ في النّباتات، وبالتحديد توازن الكربون والنيتروجين.

تُعَدُّ نسبة الكربون إلى النيتروجين في النّباتات مهمة لصحة النبات، وصحة النّباتات آكلة الحيوانات. ويمكن أنْ يغير تباين هذه النسبة التفاعل بين الحشرات والنّباتات، ويمكن كذلك أنْ يكون له تأثير مهم في تغذية الإنسان.

يمكن أن تغير زيادة مستويات ثاني أكسيد الكربون عملية البناء الضّوئيّ ومستويات الكربون في النّبات

سنبحث أولًا العلاقة بين البناء الضّوئيّ ومستويات ثاني أكسيد الكربون في الجو. السؤالان اللذان يتمّ طرحهما في هذا الجزء هما: (1) هل تؤدي الزيادة في ثاني أكسيد الكربون إلى زيادة معدل البناء الضّوئيّ؟ (2) هل تؤدي الزيادة في ثاني أكسيد الكربون إلى تغيّر نسبة الكربوهيدرات والبروتينات في النّباتات؟



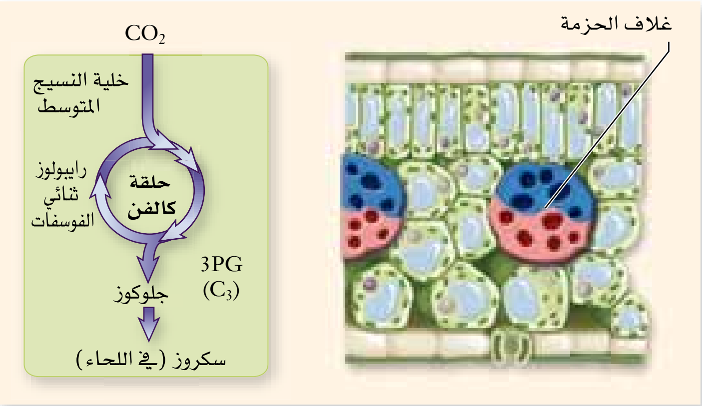
الشكل 39–13

التّنفّس الضّوئيّ. كلٌّ من ثاني أكسيد الكربون والأكسجين يتنافسان على الموقع النشط للأنزيم نفسه الذي يسهل التفاعل الأول في دورة كالفن. إذا ارتبط ثاني أكسيد الكربون، يتمّ إنتاج سكر ثلاثي الكربون يمكن أنْ يُستخدم لبناء الجلوكوز والسّكروز. أما إذا ارتبط الأكسجين فيحدث التّنفّس الضّوئيّ، وتستهلك الطّاقة لتحليل سكر خماسي الكربون دون إنتاج أيّ شيء مفيد. وكلما ازدادت نسبة ثاني أكسيد الكربون إلى الأكسجين، فإنّ تفاعلات دورة كالفن تنتج السّكّريّات بكميات أكبر.

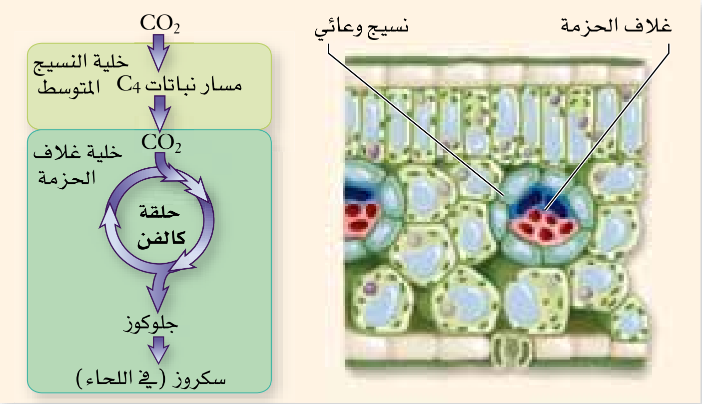
معدل البناء الضّوئيّ

تثبت **دورة كالفن Calvin cycle** ثاني أكسيد الكربون الموجود في الهواء إلى سكر (الفصل الـ 8). الخطوة الأولى في دورة كالفن يسيرها أكثر البروتينات انتشارًا على سطح الأرض، وهو الأنزيم روبيسكو (نازع كاربوكسيل ومؤكسد رايبولوز 1، 5 ثنائي الفوسفات، الذي أشرنا إليهِ في الفصل الـ 8). يمكن أنْ يربط الموقع النشط في هذا الأنزيم كلًّا من ثاني أكسيد الكربون والأكسجين، ويحفز إضافة أيّ من هذه الجزيئات إلى المركب خماسي الكربون رايبولوز 1، 5، ثنائي الفوسفات (الشكل 39-13). يستخدم ثاني أكسيد الكربون لإنتاج سكر ثلاثي الكربون يمكن استخدامه لتصنيع سكري الجلوكوز والسكروز. في المقابل، يستخدم الأكسجين في عملية التّنفّس الضّوئيّ الذي لا يؤدي إلى خزن الطّاقة أو الغذاء. ولهذا، فإنّ عمليةَ التّنفّس الضّوئيّ غيرُ مفيدة.

قد تذكر أنّ نباتات C_4 طورت تركيبًا داخليًّا ومسارًا كيميائيًّا فريدًا لخفض عملية التّنفّس الضّوئيّ (الشكل 39-14). لا يدخل ثاني أكسيد الكربون في تفاعلات دورة كالفن إلا بعد نقله عن طريق تفاعلات أخرى إلى الخلايا المحيطة بالحزمة الوعائية. في هذه الخلايا، يتزايد تركيز ثاني أكسيد الكربون نسبة إلى تركيز الأكسجين، وبذلك فإنّ ثاني أكسيد الكربون لا يكون له منافس قوي للارتباط مع الموقع النشط لأنزيم روبيسكو.



أ. مسار نباتات C_3



ب. مسار نباتات C_4

الشكل 39–14

تقلل نباتات C_4 من التّنفّس الضّوئيّ بتقييد حصول دورة كالفن في الخلايا المحيطة بالنسيج الوعائي فقط، حيث يكون مستوى الأكسجين منخفضًا.

أ. يحصل البناء الضّوئيّ في نباتات C_3 في خلايا النسيج المتوسط. ب. يستخدم البناء الضّوئيّ في نباتات C_4 تفاعلات إضافية لتحويل مسار الكربون إلى أعماق الورقة.

تصبح دورة كالفن في نباتات C_4 أكثر فعالية كلما زادت كميات ثاني أكسيد الكربون. لذا، من المنطق الافتراض أنّ الزيادة في تركيز ثاني أكسيد الكربون العالمية سوف تؤدي إلى زيادة في عملية البناء الضّوئيّ، ونموّ النّباتات. وبافتراض أنّ توافر المغذّيات في التّربة يبقى بمستويات ثابتة، فإنّ النّباتات التي تنمو بشكل سريع سوف تحتوي على كميات قليلة من المركبات النتروجينية، مثل البروتينات، ومستويات منخفضة من المعادن التي تمّ الحصول عليها من التّربة، وبذلك فإنّ نسبة الكربون إلى النيتروجين سوف تزداد.

الطريقةُ المُثلى لمعرفة كيف يؤثّر تركيز ثاني أكسيد الكربون في التّغذية النّباتيّة هي زراعةُ النّباتات في بيئة يكون فيها تركيز ثاني أكسيد الكربون تحت السّيطرة. التجارب باستخدام نباتات مزروعة في أوعية داخل حاضنات نموّ هي إحدى الطرق، ولكن يمكن الحصول على كمية أكبر من المعلومات من خلال زراعة النّباتات في المناطق الطبيعية التي يتم زيادة تركيز ثاني أكسيد الكربون فيها. فمثلًا، تحتوي غابة ديوك للتجارب على حلقات من الأبراج التي تطلق ثاني أكسيد الكربون نحو مركز الدورة (الشكل 39-15). تمتد هذه الحلقات 30 متر في قطرها، وتمكن إجراء الدراسة على مستوى النظام البيئي. مثل هذه الإمكانيات تمكن دراسات على المدى البعيد لفهم تأثير التّغيّر في الظروف الجوية على الأنظمة البيئية.

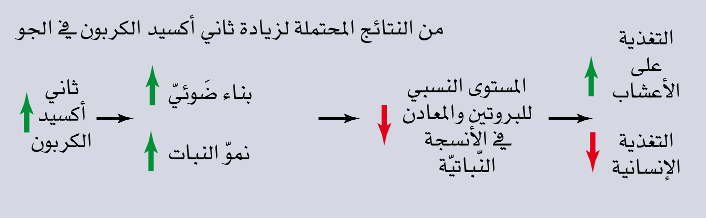
تؤدي هذه الدراسات إلى نتائج معقدة. فمثلًا، ازدادت مستويات البناء الضوئي بنسبة 40% في البطاطا التي زرعت في أوروبا بهذا الأسلوب، عند مضاعفة تركيز ثاني أكسيد الكربون. أما النّباتات المزروعة في أوعية، فغالبًا ما يزداد فيها معدل البناء الضّوئيّ في البداية، ولكنه ينخفض بعد ذلك مع الزمن، مرتبطًا بانخفاض مستويات إنتاج أنزيم روبيسكو. تأثرت الأنواع المختلفة من النّباتات في نظام البلوط- العشب في فلوريدا، بشكل مختلف عند زيادة نسبة ثاني أكسيد الكربون. ولكن خلال مدة ثلاث سنوات في غابة ديوك للأبحاث أنتجت النّباتات كمية أكبر من المادة الصلبة في الأجواء المغلفة بثاني أكسيد الكربون نسبة إلى النّباتات غير المغلفة به، إذا كانت التّربة تحتوي على كميات كافية من النيتروجين تناسب الزيادة في النّموّ. وبشكل عام، فإنّ الزيادة في ثاني أكسيد الكربون تؤدي إلى زيادة في المادة الصلبة، وأيضًا إلى زيادة في نسبة الكربون إلى النيتروجين.

نسبة البروتينات والسّكّريّات

تعلمت في بداية هذا الفصل أنّ توافر النيتروجين يحدد نموّ النّباتات، فكلما زاد تركيز ثاني أكسيد الكربون، فإنّ كميات أقل من النيتروجين ومغذيات كبيرة أخرى توجد في الأوراق. في هذه الحالة، على الحيوانات آكلة الأعشاب أنْ تأكل كمية أكبر من المادة الصلبة لتحصل على كميات مناسبة من الغذاء، وخاصة البروتينات. يلقى هذا الوضع اهتمامًا خاصًّا في الزّراعة، حيث يمكن أنْ يؤثّر في صحّة الإنسان. وعند الإصابة بالحشرات يمكن أن يكون أكثر تدميرًا إذا استهلك كلّ آكل للأعشاب مواد صلبة بكميات أكبر. ويمكن أن يؤدي هذا إلى نقص في البروتين في غذاء الإنسان، نظرًا لقلة النيتروجين في المحاصيل. ولكن من الصعب تعميم هذا الوضع على النّباتات جميعها.

إن الانخفاض النسبي في كمية النيتروجين في بعض النّباتات هو أكبر مما يُتوقع من الزيادة في تثبيت ثاني أكسيد الكربون وحده. إن الانخفاض الإضافي في إدماج النيتروجين في البروتينات فُسِّرَ بانخفاض عملية التّنفّس الضّوئيّ في النّباتات التي تستخدم بوصفها مصدرًا أساسيًّا للنيتروجين، ولكن ليس في النّباتات التي تستهلك الأمونيا. يمكن إذن أنْ تكون عملية التّنفّس الضّوئيّ المبددة للطاقة ضرورية لإضافة النيتروجين إلى البروتينات في بعض النّباتات.

يوضح هذا المثال كيف تعتمد التفاعلات الكيميائية على بعضها في تنظيم مستويات الكربون والنيتروجين. ومع أنّ التّغيّرَ العالميَّ مشكلةٌ على مستوى النظام البيئي، فإنّ التوقعات في تأثيره على المدى البعيد يرتكز على فهم الفسيولوجية المعقدة للتغذية النّباتيّة.



أ.

ب.

الشكل 39-15

زيادة مستوى ثاني أكسيد الكربون تجريبيًا. توفر حلقات ثاني أكسيد الكربون في غابة ديوك التجريبية، مقارنة على مستوى النظام البيئي للنباتات المزروعة على مستويات طبيعية أو مرتفعة من ثاني أكسيد الكربون. أ. كلّ حلقة 30 متر في القطر. ب. أبراج محيطة بالحلقات تنفث ثاني أكسيد الكربون إلى الداخل في ظروف تحكم دقيقة.

يمكن أنْ تؤثّر زيادة درجة الحرارة في عملية التّنفّس ومستويات الكربون في النّبات

يمكن أنْ يُستهلك ما يزيد على نصف السّكّريّات التي تنتجها النّباتات في عملية البناء الضّوئيّ يوميًّا في عملية التّنفّس في اليوم نفسه. إنّ كمية السّكّريّات المتوافرة للتنفس يمكن أنْ تتأثر بمستوى ثاني أكسيد الكربون في الجو، وبالبناء الضّوئيّ كما تم توضيحه. إضافة إلى هذا، فإنّ الارتفاع المتوقع في درجة الحرارة خلال القرن المقبل يمكن أنْ يؤثّر في معدل التّنفّس بطرق أخرى. وقد يؤثّر تغيّر معدلات التّنفّس في التّوازن الغذائيّ العام ونموّ النّباتات.

استقصاء

لماذا يتأثر التّنفّس في النّباتات بالتغير في درجات الحرارة للأمدين القريب والبعيد؟

لقد عرف علماء الأحياء منذ مدة طويلة أنّ معدلات التّنفّس حساسة لدرجة الحرارة في مجموعات كبيرة من النّباتات. لماذا يتغير معدل التّنفّس مع التّغيّر في درجة الحرارة؟ واحد من العوامل المهمة هو أثر درجة الحرارة في نشاط الأنزيمات (الفصل الـ 3). هذا التأثير له دور مهم خاصة في ظروف درجة الحرارة المنخفضة والمرتفعة التي تؤدي إلى فقدان طبيعة البروتينات.

إن الاستجابات المتعددة لتغيّر درجة الحرارة في معدل التّنفّس قد يكون تأثيرها على المدى القصير أكثر من تأثيرها على المدى البعيد. وهناك تزايد في الأدلة التي تبين أنّ معدلات التّنفّس تتكيف مع الزيادة في درجة الحرارة مع الزمن، وخاصة في الأوراق والجذور المتكونة بعد التّغيّر في درجة الحرارة. فخلال مدة طويلة وتحت ظروف درجة حرارة عالية، يمكن أن ينتهي النبات بمعدلات تنفس مساوية لما كان عليه المعدل تحت درجات الحرارة المنخفضة.

التّوازن بين الكربون والنيتروجين يؤثر في نموّ النّباتات وآكلات الأعشاب. يتوقع من التّغيّر في المناخ العالمي أن تتغير نسبة الكربون والنيتروجين من خلال زيادة مستوى ثاني أكسيد الكربون وارتفاع درجات الحرارة، وكلاهما سيؤثر في معدلات كلٍّ من التّنفّس والبناء الضّوئيّ.

5-39 إزالة الملوِّثات عن طريق النّباتات

تفتقر بعض القنوات والنواقل الموجودة في أغشية خلايا الجذر إلى النوعية المطلقة، ويمكن أن تمتص المعادن الثقيلة مثل الألمنيوم وغيره من المواد السامة. ومع أنّ امتصاص المواد السّامة في معظم الحالات يقتل النّموّ أو يحدّ منه إلا أن بعض النّباتات لديها القدرة على تجميع أو تحرير هذه المواد إلى الجو. هذه النّباتات قادرة على **المعالجة النّباتيّة للملوثات Phytoremediation** حيث تستخدم لتجميعها وتحليلها (الشكل 39-16).

يمكن إزالة ملوّثات البيئة المائية والتّربة بطرق عدة. فيمكن أنْ تقوم النّباتات بإفراز مواد من جذورها تحلل الملوّثات. وبشكل أكبر، فإنّ المواد الكيميائية الضارة يمكن أنْ تدخل الجذور، وبشكل تفضيلي يتم نقلها إلى المجموع الخضري، حيث يسهل إزالتها من الموقع. يمكن ببساطة خزن مواد أخرى في النبات، ويتم لاحقًا تجميع هذه النّباتات وتجفيفها، حيث يتم التخلص منها في موقع تخزين خاص.

فمثلًا، بعد كارثة المفاعل النووي في شرنوبل – شمال أوكرانيا، قامت نباتات دوار الشّمس بإزالة السيزيوم المشع بكفاءة من البحيرات المجاورة، حيث وضعت النّباتات طافية على سطح الماء، وتم تثبيتها عن طريق الإسفنج، حيث جمعت وجففت لاحقًا. ولأن نسبة الماء في نسيج النّباتات العشبية يصل إلى 85%، فإنّ تجفيف النبات المزيل للملوثات يمكن أن يقلل كمية السموم مثل السيزيوم المشع، ويحصرها في مساحة صغيرة. في هذا الجزء، سنوضح بعض طرق إزالة الملوّثات من التّربة.

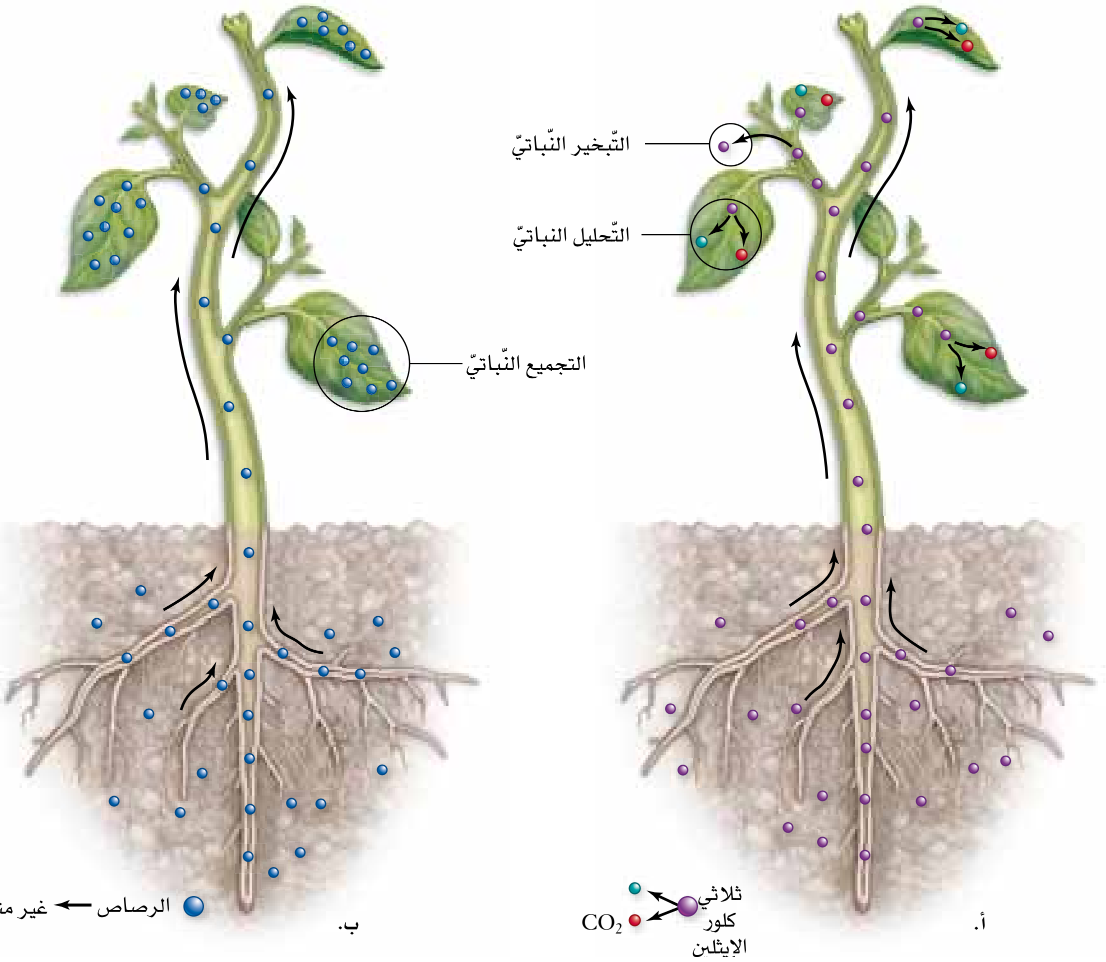
يمكن إزالة ثلاثي كلور الإيثلين عن طريق نبات الحَوْر

يُعَدُّ ثلاثي كلور الإيثلين مذيبًا متطايرًا يستخدم كثيرًا لإزالة البقع في صناعة التنظيف الجاف، وفي إزالة الشحوم عن الآلات والمحركات، وبوصفه مكوّنًا في الدهانات ومساحيق التجميل، وحتى في المخدّر الطّبيّ الإنساني والحيواني. ولسوء الحظّ تم التأكد من أنّ ثلاثيَّ كلور الإيثلين مادةٌ مسرطنةٌ، وأنّ التعرض للكلور قد يؤدي إلى تلف الكبد. عام 1980، رصدت دائرة المحافظة على البيئة مبالغ كبيرة لتنظيف المناطق الملوثة في الولايات المتحدة. وقد كانت 40% من المناطق المشمولة بالدّعم ملوثة بمادة ثلاثي كلور الإيثلين. كيف يمكن تنظيف 1900 هكتار من التّربة في المحطة الجوية لقوات البحرية– كاليفورنيا تحتوي على ثلاثي كلور الإيثلين تم استخدامه سابقًا لتنظيف الطائرات المقاتلة؟ المكبّات يمكن أنْ تعزل، ولكن لا تزيل هذه المادة المتطايرة. ويمكن أنْ يؤدي حرقها إلى إزالتها من الموقع، ولكنه قد يطلق مواد ضارة إلى الجو. ولذلك، فإنّ واحدةً من الطرق التي يمكن استغلالها هي استخدامُ النّباتات لإزالة ثلاثي كلور الإيثلين من التّربة.

يمكن للنباتات امتصاص المواد السامة من التّربة، وبذلك يتم إزالة المادة السامة وتركيزها في مكان آخر. من الطرق الأكثر نجاحًا هو أنْ يقوم النبات بتحليل هذه المواد إلى مواد غير سامة. توفّرُ نباتات الحَوْر مثل هذا الحل لإزالة ثلاثي كلور الإيثلين من المواقع الملوثة (الشكل 39-17). يستطيع هذا النبات امتصاص ثلاثي كلور الإيثلين بشكل طبيعي من التّربة، ويحلله إلى ثاني أكسيد الكربون وكلور.

نباتات أخرى تستطيع تحطيم ثلاثي كلور الإيثلين أيضًا، ولكن نبات الحَوْر يفوقها؛ لكونه أكبر حجمًا وفيه معدلات نتح عالية. فنبات حَوْر عمره 5 سنوات يستطيع أنْ ينقل ما بين 100 – 200 لتر من الماء من الجذور إلى الأوراق في اليوم الواحد. والنبات الذي ينتح أقل لن يستطيع إزالة كمية مساوية من ثلاثي كلور الإيثلين في اليوم الواحد.

ومع أنّ إزالة ثلاثي كلور الإيثلين باستخدام نبات الحَوْر قد يبدو الحل الأمثل، إلاّ أنّ هناك بعض المحددات، حيث يتحلل ثلاثي كلور الإيثلين جميعه بسرعة، ولأن معدلات النتح كبيرة في هذا النبات، فإنّ بعض ثلاثي كلور الإيثلين يدخل إلى الجو عن طريق الأوراق. فعندما يصل إلى الأوراق يكون نصف عمر ثلاثي كلور الإيثلين 9 ساعات (يتم تحلل 50% منه إلى جزيئات صغيرة خلال 9ساعات)، وبذلك يبدو واضحًا أن هناك ضرورة لتحديد مستوى أخطار هذه العملية قبل البدء بزراعة نباتات الحَوْر في كلّ موقع ملوث بثلاثي كلور الإيثلين.



الشكل 39–16

إزالة الملوِّثات باستخدام النّباتات. يمكن للنباتات استخدام الآلية نفسها لإزالة كلّ من المغذّيات والسموم من التّربة. أ. يمكن امتصاص ثلاثي كلور الإيثلين من خلال النّباتات وتحليله إلى ثاني أكسيد الكربون وكلور قبل أن يتم إخراجه إلى الجو الخارجي. هذه العملية تُسَمّى التحطيمَ عن طريق النّباتات. بعض ثلاثي كلور الإيثلين يتحرك بسرعة عبر الخشب، ولا يمكن تحطيمه قبل إزالته من خلال الثغور بشكل غازي من خلال عملية تُدعى التّبخّرَ من خلال النبات. ب. يمكن أنْ تمتص النّباتات سمومًا أخرى مثل المعادن الثقيلة كالرّصاص، ولكن لا تحطّمها. هذا النوع من التجميع النباتي يكون ذا فعالية كبيرة في إزالة السموم إذا ما تم خزنها في المجموع الخضري، حيث تُقطف، وتُزال المادة.

يتم تحطيم ثلاثي كلور الإيثلين المتبقي في النبات بشكل سريع، ويمكن استخدام الخشب بعد إزالة هذه الملوّثات. ولقد اقتُرح إزالة ما تبقى من ثلاثي كلور الإيثلين في الخشب عند معاملته لصناعة الورق. حديثًا، تمَّ الحصول على أصناف الحَوْر المعدّلة وراثيًّا، التي تمتلك القدرة على تحطيم ثلاثي كلور الإيثلين بمستوى يساوي 4 أضعاف ما يقوم به النبات غير المعدّل وراثيًّا.

وكما في أيّ خطة لتنظيف البيئة، فمن الضروري جدًا أنْ تقدّرَ الكميات التي يمكن إزالتها في الموقع عن طريق النّباتات، والحصول على هذه التقديرات يمكن أنْ يشكّل تحديًا. فالأخطار المحتملة يجب أنْ توزن مقابل الأخطار التي قد تسببها المادة الملوثة، خاصة عندما يكون التعديل الوراثي له دور.

الشكل 39–17

إزالة ثلاثي كلور الإيثلين عن طريق النّباتات. يفحص سلاح الجوّ الأمريكيّ تقانات تنظيف الملوِّثات باستخدام النّباتات لإزالة ثلاثي كلور الإيثلين في قاعدة سابقة لسلاح الجو في فورت ورث – تكساس.

يمكن إزالة كميات محدودة من مادة ثلاثي نيتروتولوين

إضافة إلى المواد المتطايرة مثل ثلاثي كلور الإيثلين، يمكن أنْ تكون إزالة الملوِّثات عن طريق النّباتات ملائمة للملوثات البيئية الأخرى بما فيها مادة ثلاثي نيتروتولوين (TNT) والمعادن الثقيلة.

نيتروتولوين مادة صلبة صفراء، استخدمت بشكل واسع في صناعة القنابل وغيرها من العتاد الحربي حتى عام 1980، ويوجد بقايا من هذه المادة الملوثة للبيئة حول المصانع التي كانت تنتجها. في بعض المناطق، هناك كميات كبيرة من نيتروتولوين يمكن تفجيرها. ولهذا، فإنّ حرقها ليس مناسبًا لإزالتها من معظم المواقع. إضافة إلى أنّ نيتروتولوين يمكن أنْ يتسرب إلى المياه الجوفية، وهذا موضع قلق؛ لأنّ نيتروتولوين مادة تسبب السّرطان، وترتبط بكثير من أمراض الكبد. يبقى نيتروتولوين في الغالب على سطح التّربة أو قريبًا منه، ويمكن أنْ يغسل بسهولة. يمكن أنْ يقوم نبات الفاصوليا (*Phaseolus vulgaris*) ونبات الحَوْر، ونبات ريشة الببغاء المائي (*Myriophyllum spicatum*) بامتصاص مستويات بسيطة من نيتروتولوين وتحطيمها، ولكن عندما تكون مستويات نيتروتولوين مرتفعة، فإنه يصبح سامًّا للنباتات.

يمكن إزالة المعادن الثقيلة بنجاح وبتكلفة منخفضة

تبقى المعادن الثقيلة مثل الزّرنيخ والكادميوم والرّصاص في التّربة مدة طويلة، وهي سامّة للحيوانات، حتى بكميات قليلة. معظم النّباتات حساسة لهذه المعادن الثقيلة السّامة، ولكن بعض الأصناف التي تعيش في مواقع قرب المناجم طوّرت إستراتيجيات لفصل بعض أنواع العناصر المعدنية عن باقي جسم النبات (الشكل 39 - 16ب)

لقد تم تعريف 40 نوعًا نباتيًّا لها القدرة على تجميع المعادن الثقيلة وتراكمها من التّربة. فمثلًا، نبات قريب لنباتات البروكلي والخردل يسمى *Brassica juncea* له فعالية خاصة في تجميع الرصاص في الساق والمجموع الخضري. ولكن لسوء الحظ، فهذا النبات صغير الحجم، وبطيء النّموّ، ويصبح بعد مدة مشبعًا بالرّصاص.

كيف يمكن للرّصاص والكادميوم أن يُنقلا من التّربة إلى أوراق النبات. هناك بعض المعلومات التي تبين أن أغشية خلايا الجذر قد تحتوي على نواقل لهذه المعادن تقوم بنقلها إلى الخشب من التّربة. حمض الستريك الذي ذُكرَ سابقًا يمكن أن يؤدي إلى تسارع في معدل نقل المعادن إلى الخشب. يتم حجز المعادن في فجوات خلايا الورقة والشعيرات الموجودة على الأوراق، وهي خلايا بشرة متحورة يمكن أنْ تخزّن كلًّا من الرصاص والكادميوم.

النّباتات ذات القدرة العالية على التراكم والتجميع لا تُعَدُّ حلًّا للتربة الملوثة بالمعادن، وذلك لوجود خطر في أنْ تقوم الحيوانات بالرّعي على النّباتات في المناطق الملوثة، التي تراكم بها كلٌّ من الرّصاص والكادميوم. وإنّ حصاد هذه النّباتات وجمعها وتجفيفها ليس أمرًا سهلًا. ومع هذا، فإنّ استخدام النّباتات للتخلّص من هذه الملوّثات لا يزال يشكل تكنولوجيا واعدة. وتشير تقديرات كلفة إزالة الملوّثات باستخدام النّباتات إلى أنها أقل كلفة بـ 50 – 80% من حفر هذه التّربة ونقلها إلى مكان آخر.

إن إزالة الملوّثات باستخدام النّباتات يمكن أنْ يوفّر حلًّا للتلوث الذي حصل عام 1998 من جراء حادثة مناجم أزنالوكولار في إسبانيا، حيث تحطم السد المحتوى على الطّين الناتج عن عمليات التعدين. ونتيجة لذلك، خرج منه 5 ملايين $م^3$ من الطين المكون من الزرنيخ، والكادميوم، والرّصاص والزّنك، وانتشر في قرابة ما يزيد على 4300 هكتار من الأراضي المجاورة (الشكل 39-18). تم إزالة معظم الطّين فيزيائيًّا، وطمر في أحد المناجم المفتوحة، وتجرى الآن محاولات لاستخدام النّباتات لإزالة ما تبقى من ملوثات في تلك الأراضي.

منذ أنْ حصل ذلك التّلوّث، بدأت ثلاثة أنواع من النّباتات لها القدرة على تجميع بعض المعادن وتراكمها بالنموّ في المنطقة. هذه النّباتات كبيرة نسبيًّا ويمكنها تجميع كميات كبيرة من هذه المعادن.

أ.

ب.

جـ.

الشكل 39–18

تسرب نفايات منجم أزنالوكولار. أ. عندما تحطم سد البحيرة التي تتجمع فيها نفايات المنجم، انطلقت 5 ملايين متر مكعب من الرواسب الطينية السوداء المحتوية على المعادن الثقيلة إلى متنزه وطني وإلى نهر جوادىامار. **ب.** أزيلت كميات كبيرة من الرواسب فيزيائيًّا. **جـ.** يبدو أن المعالجة النباتية للنفايات تشكل حلًّا واعدًا لما تبقى من المعادن الثقيلة.

تمتاز هذه النّباتات عن غيرها بأنها من الأنواع التي تعيش في تلك المنطقة والتي تُعَدُّ موطنها الأصلي. وبذلك تقل من الأخطار المرتبطة بإدخال نبات جديد قادر على الانتشار وإزالة هذا التلوث.

تستطيع النّباتات امتصاص المواد السامة الْعضويَّة والمعادن، وفي كثير من الأحيان باستخدام الآليات نفسها التي تمتص بها الْمغذّيات. إذا تمّ تحطيم هذه الملوّثات السّامة إلى مركبات غير سامة، فمن الممكن إزالة الملوّثات من المناطق الملوثة باستخدام النّباتات.

مراجعة المفاهيم

1-39 التّربة: الوسط الذي تعتمد عليه النّباتات

تمكّن التّربةُ النّباتات من الحياة، والتّربةُ خليطٌ من المعادن، والمغذّيات العضويَّة، والماء، والهواء والمخلوقات الحية الدقيقة (الشكل 39-1).

- الجزء المعدني من التّربة يختلف بحسب تركيب الصخور الموجودة أسفل منه.
- التّربةُ العلويّةُ خليطٌ من جزيئات لاعضوية ذات أحجام مختلفة، ومخلوقات حية، ودبال.
- يحدد تركيب التّربة كيفيّة ارتباط الماء والمغذّيات فيها.
- المعادن التي تحمل شحنة سالبة وجزيئات التّربة العضويَّة المحيطة بالجذور سوف تزيل الأيونات الموجبة من الجذور. لهذا، فإنّ عملية النقل النشط للأيونات الموجبة ضرورية لامتصاصها من خلال الجذور.
- يتكون ما يقارب من نصف حجم التّربة من فراغات مملوءة بالماء والهواء.
- تؤدي زراعة النّباتات إلى فقدان التّربة العلوية للمغذيات، ويؤدي استخدام الأسمدة، ومبيدات الحشرات ومبيدات الأعشاب في إنتاج المحاصيل إلى تلوث المياه.
- تفرز الترب الحمضية معادن سامة للنباتات.
- تغيّر الترب المالحة القدرة المائية، وتؤدي إلى فقدان الماء من النبات.

2-39 المغذيات النباتية

تشمل مغذيات النبات ثاني أكسيد الكربون، والأكسجين، والماء، ومعادن عدة يحتاج إليها النبات بكميات مختلفة (جدول 39-1).

- تحتاج النّباتات إلى تسعة مغذيات كبيرة تستخدمها النّباتات بكميات كبيرة تشمل: الكربون، والأكسجين، والهيدروجين، والنيتروجين، والبوتاسيوم، والكالسيوم، والماغنسيوم، والفوسفات، والكبريت.
- تحتاج النّباتات إلى سبعة مغذيات صغيرة، وتستخدمها بكميات قليلة جدًا تشمل: الكلور، والحديد، والمنجنيز، والزّنك، والبورون، والنحاس، والموليبدينم.
- تضيف بعض المراجع النيكل إلى المغذيات الصغيرة لتصبح ثمانية.
- زيادة مستوى المغذّيات في الغذاء من خلال الهندسة الوراثية والتعديل الجيني سوف يوفر فوائد صحية وأمنًا غذائيًا.

3-39 إستراتيجيات التّغذية الخاصة

عندما تكون المغذّيات غير متوافرة بسهولة، تطوّر النّباتاتُ علاقات تعايشيةً مَعَ بعض المخلوقات الأخرى، وقد تأكل الحيوانات، أو تصبح متطفّلة.

- للحصول على النيتروجين الضروري لبناء البروتينات، تكوّن بعضُ النّباتات علاقةً تعايشيةً مع بكتيريا الرايزوبيوم، التي توفر الأمونيا والنيترات مقابل السّكّريّات (الشكل 39-9).
- الفطريّات الجذريّة التعايشية تزيد من مساحة سطح الجذور في معظم النّباتات، وبذلك تسهّل امتصاص الفوسفات والمغذّيات الصغيرة.
- بعض النّباتات التي تعيش في التّربة الحمضية الفقيرة بالنيتروجين تحصل على مغذياتها بافتراس الحيوانات الصغيرة وهضمها (الشكل 39-10).
- النّباتات المتطفلة كثيرة، منها ما هو دون كلوروفيل، ويمتصّ المغذّيات من النبات العائل.

4-39 توازن الكربون- النيتروجين والتّغيّر الكونيّ

الزيادة في تركيز ثاني أكسيد الكربون والاحتباس الحراري يمكن أنْ يؤثّر في النّباتات وصحة الحيوانات آكلة النّباتات إضافة إلى التوازن الغذائيّ في النبات (الشكل 39-14).

- كلّما زاد تركيز ثاني أكسيد الكربون، تزداد معدلات البناء الضّوئيّ، ونموّ النبات. ولكن النّباتات تحتوي على كميات أقل من النيتروجين والمعادن في وحدة الوزن مؤدية إلى خفض المستوى المغذي لآكلة النّباتات.
- عندما تنخفض القيمة الغذائية، يجب استهلاك كميات أكبر من النّباتات للحصول على الكمية نفسها من المغذّيات، وهذا يؤدي إلى زيادة في خسارة النّباتات عن طريق المخلوقات الآكلة للنباتات.
- تكون معدلاتُ التّنفّس الضّوئيّ في النّباتات التي تستخدم NO_3^- بوصفه مصدرًا للنيتروجين منخفضةً نسبةً إلى تلك التي تستخدم الأمونيا، وهذا يؤدي إلى خسارة إضافية في النوعية الغذائية؛ لأنّ كميات الكربوهيدرات المتكونة تفوق كميات البروتين.
- كلما زادت درجة الحرارة المحيطة، يزداد معدل التّنفّس مؤديًا إلى تغيّر إضافي في التوازن الغذائيّ للنبات.

5-39 إزالة الملوّثات عن طريق النّباتات

يمكن استخدام النّباتات في إزالة الملوّثات من التّربة (الشكل 39-16).

- يمكن للنباتات أنْ تحلّل ملوثات التّربة إلى مواد غير سامة بعضها قد يتم إطلاقه في الجو.
- يمكن أنْ تقوم النّباتات بتجميع الملوّثات وتراكمها في مجموعها الخضري، حيث يمكن بعدها إزالة هذه الأجزاء وحصادها. الحيوانات التي تأكل هذه النّباتات قد تتعرض إلى تركيز عالٍ من المواد السامة.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. يؤثّر في توافر الْمغذّيات للنباتات:
   أ. درجة أحماضة التّربة. ب. درجة ملوحة التّربة.
   ج. تركيب التّربة. د. كلّ مما ذكر.

2. إذا أردت إجراء تجربة لمعرفة تأثير تراكيز مختلفة من الْمغذّيات الكبيرة في نموّ النبات في بيت زجاجي صغير في منزلك، فـأيّ من الْمغذّيات الكبيرة سوف يكون الأصعب في تنظيم تركيزه:
   أ. الكربون. ب. النيتروجين.
   ج. البوتاسيوم. د. الفوسفات.

3. إذا أجريت تجربة لتحديد الاحتياجات الغذائية لنبات تمَّ اكتشافه حديثًا، ووجدت أنّ النبات يموت لسبب ما عندما لا يوجد بورون في الوسط الذي ينمو فيه النبات، ولكن النبات يعيش بشكل جيد إذا أضيف البورون إلى الوسط بكمية قليلة تساوي 5 أجزاء في المليون. فإن هذه النتيجة تشير إلى أنّ البورون عنصرٌ:
   أ. كبير أساسيّ (ضروريّ). ب. صغير غير أساسيّ.
   ج. صغير أساسيّ. د. كبير غير أساسيّ.

4. أيّ من الآتي يمكن أنْ تقوم به لزيادة امتصاص العناصر المغذية في النّباتات:
   أ. خفض ذوبان العناصر.
   ب. إضافة عناصر أيونية ذات شحنة موجبة.
   ج. حراثة التّربة بشكل متكرر.
   د. تعديل النبات وراثيًّا لزيادة عدد النواقل الموجودة على غشاء خلايا الجذور.

5. أيّ من الآتي تقلل من توافر النيتروجين لنبات البازيلاء:
   أ. عدم قدرة النبات على إنتاج الفلافونويدات.
   ب. تكوين عوامل العقد Nod.
   ج. وجود الأكسجين في التّربة.
   د. إنتاج الهيموجلوبين البقولي.

6. الأنواع المختلفة من الأتربة تحتوي على فراغات مختلفة بين جزيئاتها. أيّ من العبارات الآتية صحيحة:
   أ. بعض الفراغات الموجودة في التّربة يجب أنْ تحتوي على الهواء؛ حتى يستطيع النّبات الْعَيْش.
   ب. كمية الماء التي يمكن أنْ تحملها التّربة تساوي كمية الماء التي يمتصّها النّبات.
   ج. مع أنّ التّربة الرملية تحتوي على فراغات كثيرة بين جزيئاتها، إلا أنها تفقد الماء بسرعة، بسبب انسياب الماء نحو الأعماق بفعل قوى الجاذبية الأرضية.
   د. كلّ ما ذكر.

7. بعض النّباتات مثل مصيدة الذباب فينوس، لها القدرة على هضم الحشرات. تفيد هذه الخاصية النبات؛ لأنه:
   أ. يحصل على الطّاقة من الحشرات المهضومة، ومن ثم تقوم بعملية البناء الضّوئيّ بمستويات قليلة.
   ب. يعيش في وسط فقير الْمغذّيات، وبذلك يتمكن من الحصول على بعض الْمغذّيات الكبيرة المهمة مثل النيتروجين.
   ج. حساس للحشرات آكلة النّباتات، وبذلك يحمي نفسه من هذه الحشرات.
   د. يحصل على الكربون من الحشرات، وبذلك يمكنه زيادة معدل البناء الضّوئيّ.

8. هناك خوف من زيادة تركيز ثاني أكسيد الكربون في الجو لعلاقته بالانحباس الحراري العالمي. ولكن زيادة كميات ثاني أكسيد الكربون الجوي يفترض أنْ تكون نظريًّا مساعدة لنمو النبات. أيّ من الآتي سيشكل أثرًا سلبيًّا في النّباتات نتيجة لزيادة مستويات ثاني أكسيد الكربون:
   أ. زيادة نسبة البروتين إلى الكربون في النّباتات.
   ب. الرعي الجائر (استهلاك النّباتات من قبل الحيوانات آكلة الأعشاب).
   ج. زيادة التّنفّس الضّوئيّ.
   د. كلّ مما ذكر.

9. إذا طُلب إليك أن تبين كيف يمكن إزالة ثلاثي كلور الإيثلين من منطقة ملوثة دون استخدام الحرق، أو أي طرق كيماوية، فكيف تقوم بهذا؟
   أ. زراعة نبات الحَوْر ليزيل الملوث من التّربة.
   ب. زراعة نبات الفاصوليا ليحلّ النيتروجين المثبت مكان ثلاثي كلور الإيثلين.
   ج. زراعة *Brassica* لتجميع ثلاثي كلور الإيثلين في أنسجة النبات.
   د. زراعة نبات المزمار الهندي؛ لأنه لا يتأثر بشكل سلبي من وجود ثلاثي كلور الإيثلين في التّربة.

10. أيّ من الآتي هو أكثر أنواع التحورات الغذائية في النّباتات:
   أ. تكوين علاقة تعايشية مع البكتيريا المثبتة للنيتروجين.
   ب. التّحول إلى آكل للحيوانات.
   ج. التّحول إلى التطفل.
   د. تكوين علاقة تعايشية مع الْفطريّات الْجذريّة.

11. يجب على النّباتات امتصاص الأيونات الموجبة بشكل نشط من التّربة؛ لأنّ:
   أ. الأيونات الموجبة في الجذور مسؤولة عن امتصاص الماء من التّربة.
   ب. محلول التّربة يحتوي بشكل أساسي على أيونات سالبة، وبذلك فإنّ الجذور تخسر الأيونات الموجبة بشكل مستمر.
   ج. الأيونات السّالبة داخل الجذور يجب أن تعادل عن طريق الأيونات الموجبة.
   د. لا شيء مما ذكر.

12. التّربة المالحة ضارة لنمو النّباتات؛ لأنّ:
   أ. الأملاح في التّربة تمنع الامتصاص النشط للمعادن من خلال النبات.
   ب. وجود الأملاح في التّربة يمنع النبات من امتصاص الماء عن طريق الخاصية الأسموزية.
   ج. الأملاح سامة للنباتات.
   د. لا شيء مما ذكر.

13. معظم النّباتات لها نموّ محدد؛ لأنّ النيتروجين بشكل عام موجود بشكل محدد في البيئة، مع أنّ النّباتات محاطة بأجواء غنية بالنيتروجين. لماذا لا تستطيع النّباتات الاستفادة من هذا المصدر النيتروجيني؟
   أ. غاز النيتروجين مرتبط بروابط قوية جدًا لا تستطيع النّباتات تحطيمها.
   ب. غاز النيتروجين لا يذوب في الماء.
   ج. لا يمكن تحطيم النيتروجين عن طريق أيّ من المخلوقات الحية.
   د. كلّ ما ذكر.

أسئلة تحدٍّ

1. إذا كنت ستأكل طنًّا (1000 كيلوجرام) من البطاطا. كم من المعادن الآتية ستكون قد أكلت تقريبًا:
   أ. نحاس، ما بين 0.4 – 3 جم.
   ب. زنك، ما بين 1.5 – 10 جم.
   ج. بوتاسيوم، ما بين 0.5 – 6%.
   د. حديد، ما بين 2.5 – 30 جم.

2. استخدم ما تعرفه حول إزالة الملوّثات عن طريق النّباتات لرسم إستراتيجية للبحث عن الذهب، دون القيام بعمليات حفر للتربة أو إتلاف لها.

3. أنت تعرف أنّ هناك زيادة في تركيز ثاني أكسيد الكربون في الجو. كيف تتوقع أنْ تتغيّر المجموعة العشبيّة من نباتات C_3 و C_4 مع الزّمن؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 40

استجابات النبات الدِّفاعية

Plant Defense Responses

مقدّمة

يتعرض النبات للهجوم المُتواصل من قِبَل الفيروسات، والبكتيريا، والفطريات، والحيوانات، وحتى النَّباتات الأخرى. وقد تطورت شبكة رائعة من آليات الدِّفاع لمنع هذا الغزو أو الحدّ منه. وقد خضعت كثير من العلاقات بين النبات-والآفة للتَّطور المُترافق، فيفوز النبات أحيانًا، وتفوز الآفة في أحيان أُخرى بوجود تكيفات هجومية جديدة. خط الدِّفاع الأول عند النبات هو جُدران خلوية سميكة مُغطاة بطبقة شمعية قوية. اللحاء، والأشواك، وحتى الشُّعيرات يُمكنها أن تمنع الحشرات الجائعة. وعندما يفشل خط الدِّفاع الأول هذا، فإنَّ مُستودعًا كيميائيًّا من المواد السامة ينتظرها. وكثير من هذه الجُزيئات ليس لها أي تأثير في النبات. وبعضها يتمُّ تعديله من قبل ميكروبات في أمعاء آكلات الأعشاب إلى مُركبات سامة. إنَّ الإبقاء على مُستودع المواد السامة يستهلك طاقة. لذا، فإنَّ أدوات بديلة للدِّفاع تستعمل استجابات مُحفِّزة للحماية من هجمات مُستقبلية أو لمنعها.

موجز المفاهيم

1-40 الدِّفاعات الفيزيائية

- *يُوفِّر نسيج البشرة خط الدِّفاع الأول.*
- *يُمكن للغُزاة اختراق دفاعات البشرة.*
- *يُمكن للبكتيريا والفطريات أن تكون مُفيدةً للنباتات أيضًا.*

2-40 دفاعات سامة

- *تُحافظ النباتات على مخازن كيميائية.*
- *يُمكن لنباتات أن تُسمِّم نباتات أخرى.*
- *الإنسان مُعرَّض لسموم النبات.*
- *قد يكون لنواتج الأيض الثانوية قيمة طبية.*

3-40 الحيوانات التي تحمي النباتات

4-40 استجابات جهازية ضد الغزاة

- *استجابات الجُرح تحمي النباتات من آكلات الأعشاب.*
- *استجابات الدِّفاع قد تكون نوعية ضد العامل المُمرض.*

1-40 الدفاعات الفيزيائية

لا يوجد ملاجئ أعاصير للأشجار. تُمثِّل الأعاصير والظروف البيئية المُتغيرة تهديدًا لحياة النباتات. من النَّاحية التَّركيبية، يُمكن للأشجار على الأغلب أن تتحمل الرِّياح الشديدة ووزن الثلج والجليد، ولكن هناك حدودًا، إذ يُمكن للرِّياح بعدها أن تقتلع شجرة، أو أن تكسر الجذع الرَّئيس لنبات صغير. تمنح البراعم الإبطية فُرصة ثانية عندما تنمو، وتُعوِّض الجذع المفقود (الشكل 40-1).

وعلى الرَّغم من أنَّ العوامل غير الحية مثل الطقس تُمثِّل تهديدًا حقيقيًّا للنبات، فإنَّ تهديدًا أكبر يُواجهه يوميًا من: الفيروسات، والبكتيريا، والفطريات، والحيوانات، والنباتات الأخرى. يُمكن لهذه الأعداء أن تستغل مصادر الغذاء في النباتات، أو أن تستعمل آليات مُضاعفة DNA لمُضاعفة نفسها. يقتل بعض الغُزاة خلايا النبات فورًا، مُسبِّبة التَّنقر (نسيج بني، وميت). وربما تستغل حشرات مُعينة لحاء النبات؛ بحثًا عن الكربوهيدرات، ولكنها تترك وراءها فيروسًا أو بكتيريا متنقلة.

الشكل 40-1

المجاميع الخضرية الاحتياطية. تُعطي المجاميع الخضرية الإبطية النباتات فُرصة ثانية، عندما ينكسر المجموع الخضري الطَّرفي، كما في حالة هذه الشَّجرة التي ضربتها عاصفة.

الشكل 40-2

حشرة نبات الفصة. هذا النَّوع المُعتدي مُشكلة زراعية؛ لأنَّه دخل دون وجود مُفترسات طبيعية له، وهو يتغذَّى على نبات الفصة.

يقل تهديد هذه المُهاجمات، عندما يكون لها مُفترسات طبيعية. أحد أعظم المشكلات مع أنواع من المُهاجمات غير المُستوطنة، مثل حشرة نبات الفصة (الشكل 40-2)، هو غياب المُفترسات الطبيعية في البيئة الجديدة.

يُوفِّر نسيج البشرة خط الدِّفاع الأول

أول خط دفاع تملكه النباتات جميعها هو نظام نسيج البشرة (انظر الفصل الـ36). تُفرز خلايا البشرة الشمع في النباتات جميعها، وهو خليط من دهون غير قطبية، وطبقات من مادة دهنية تحمي سطوح النبات المكشوفة من فقدان الماء والهجوم. أجزاء النبات فوق الأرض أيضًا مُغطاة **بالكيوتين Cutin**، وهو جزيء كبير مُكوَّن من أحماض دهنية طويلة السلسلة مُرتبطة مع بعضها. **والسوبرين Suberin**، وهو نُسخة أخرى من سلاسل أحماض دهنية مُترابطة موجود في جُدران خلايا أعضاء النبات تحت الأرضية؛ يُشكِّل السوبرين أشرطة كاسبر غير المُنفِّذة للماء في الجذور. تجمُّعات السيليكا، والشُّعيرات، واللحاء، وحتى الأشواك يُمكن أيضًا أن تحمي داخل النبات الغني بالغذاء.

يُمكن للغُزاة اختراق دفاعات البشرة

لسوء الحظ، يُمكن لهذه الدِّفاعات الخارجية أن تُخترق بطرق عدة. الجروح الميكانيكية تترك ممرًّا مفتوحًا يُمكن للميكروبات النَّفاذ من خلاله. وتستخدم الدِّيدان الأسطوانية المُتطفلة أجزاء فمها الحادة للدُّخول عبر الجدران الخلوية للنبات. يُنشِّط عملها هذا الخلايا النباتية على الانقسام، مُكوِّنة نموًا ورميًا، أو في الأنواع التي تلتصق بخلية نباتية واحدة، تجعل الخلية تتضخم، وتنقل الكربوهيدرات من النبات إلى الدُّودة الأسطوانية الجائعة (الشكل 40-3).

في بعض الأحيان، يُمكن أن يزيد مجرد وجود بكتيريا على سطح الورقة من أخطار الصَّقيع. تعمل البكتيريا بوصفها مواقع للتَّكاثف؛ حيث تُدمر بلورات الثلج المُتكوِّنة الأوراق بشدة.

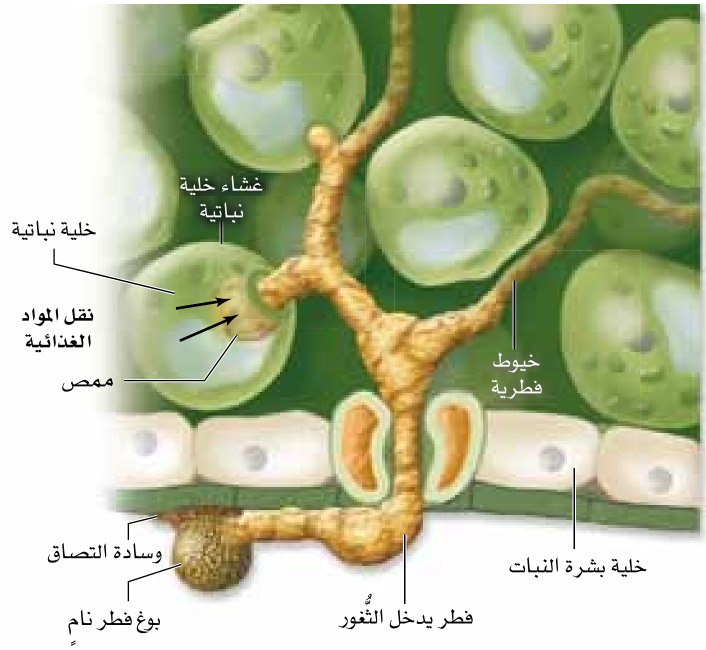
أ.

ب.

الشكل 40-3

الدِّيدان الأسطوانية تُهاجم جذور محصول نباتي. أ. تخترق الدُّودة بشرة الجذر. **ب.** تُشكِّل الدِّيدان الأسطوانية التي تعيش في عقد الجذور أورامًا على الجذور.

إنَّ من إستراتيجية الفطريات، البحث عن البُقعة الضعيفة في نظام البشرة، أي فتحات الثُّغور، للدُّخول إلى النبات. فقد تطوَّرت بعض الفطريات بشكل مُترافق مع نبات ذي فلقة واحدةٍ يملك ثغورًا مُتباعدة بشكل متساوٍ. هذه الفطريات على ما يبدو قادرة على قياس المسافة لتحديد فُتحات الثُّغور المُتباعدة بشكل متساوٍ قبل أن تغزو النبات. ويُبيِّن الشكل 40-4 مراحل غزو الفطريات، التي يُمكن أن تشمل الآتي:



الشكل 40-4

تدخل الفطريات خلسة من خلال الثُّغور. تخترق خيوط فطرية جدران الخلية، ولكن ليس الأغشية البلازمية. إن التَّقارب الشَّديد بين خيوط الفطريات والغشاء الخلوي للخلية النباتية يسمح بنقل المواد الغذائية من النبات إلى الفطر.

1. تهبط الأبواغ المحمولة عن طريق الهواء على الأوراق. يبرُز أنبوب نمو من البوغ. ويعد التَّعرف إلى المُضيف ضروريًّا لحدوث العدوى.
2. ينمو البوغ ويُشكِّل وسادة التصاق، سامحةً له بالاتصاق بالورقة.
3. تنمو الخيوط الفطرية خلال جدران الخلية، وتضغط على الغشاء الخلوي.
4. تتمايز الخيوط الفطرية إلى تراكيب مُتخصِّصة تدعى الممصّات. تتَّسع، وتُحاط بالغشاء الخلوي، وتبدأ بنقل المواد الغذائية.

يُمكن للبكتيريا والفطريات أن تكون مُفيدة للنبات أيضًا

تبادُل المنفعة والتَّطفل وجهان لعملة التَّطور. في الفصلين الـ(31 و39)، رأيت كيف أنَّ الفطريات الجذرية تستعمل آلية شبيهة بالتي ذُكرت سابقًا لتبادُل المنفعة بين النبات والفطر. في حالة العلاقة بين البقوليات والبكتيريا المُثبِّتة للنيتروجين، تبحث بكتيريا *Rhizobium* عن شعيرات جذرية، فتغزوها كما تغزو أنسجة أخرى، وتُكوِّن عُقدة جذرية. يُمكن لبكتيريا تربة أخرى أن تُشجِّع نمو النبات، وهذه تُدعى البكتيريا الجذرية المُشجِّعة لنمو النبات (PGPR). ويُشير تعبير رايزوبكتيريا *Rhizobacteria* إلى البكتيريا التي تعيش حول النظام الجذري، وتستفيد عادة من مُخرجات الجذور. في المُقابل، تُوفِّر هذه البكتيريا مواد تدعم نمو النبات. الأنواع *Azosporillum*، على سبيل المثال، تُوفِّر الجبرلينات، أو هرمونات النُّمو، لنباتات الأرز عندما تعيش بالقرب من النظام الجذري. يُمكن للبكتيريا الجذرية المُشجِّعة لنمو النبات (PGPR) أيضًا أن تحُد من نمو بكتيريا التُّربة المُمرضة.

جهاز أنسجة البشرة هو أول خط دفاع. السوبرين والكيوتين اللذان تُفرزهما أنسجة البشرة يمنعان الاعتداء، ويُقلِّلان فقدان الماء، ولكن الغُزاة طوَّروا إستراتيجيات لتجاوز هذه الحواجز. ليست كل البكتيريا والفطريات ضارة؛ فبعضها يُزوِّد النبات بمُركبات تُساعد على النُّمو.

2-40 دفاعات سامة

كثير من النباتات مُمتلئة بالسُّموم التي تقتل آكلات الأعشاب أو، على الأقل، تجعلها مريضة جدًا. أحد الأمثلة هو إنتاج السيانيد، (HCN). أكثر من 3000 نوع من النباتات تُنتج مُركبات مُحتوية على السيانيد، تُدعى سكريات سيانيدية *Cyanogenic glycosides*، تتكسَّر إلى سيانيد عندما تُبتلع. يُوقف السيانيد سلسلة نقل الإلكترونات، مُثبِّطًا التَّنفس الخلوي.

نبات الكاسافا (جنس *Manihot*)، مصدر غذاء رئيس للكثير من الأفارقة، غنيّ بالسكريات السيانيدية (خاصة، سموم مانيهوت) في الطَّبقات الخارجية للجذر الذي يُؤكل. وما لم تُقشَّر هذه الطبقات الخارجية، فإنَّ التَّأثير التَّراكمي لأكل الكاسافا يُمكن أن يكون قاتلًا.

إضافة إلى السُّموم التي تقتل، يُمكن للنَّبات أن ينتج سمومًا أخرى تجعل آكل الأعشاب المُفترض مريضًا، أو تُنفِّره بالنَّكهات أو الرَّوائح القوية.

تُحافظ النباتات على مخازن كيميائية

كيف نشأت مسارات البناء الحيوي التي تُنتج هذه السُّموم؟ تُشير أدلة مُتزايدة إلى أنَّ مسارات الأيض اللازمة للإبقاء على الحياة في النبات قد سلكت مسارات جانبية تطورية، أدَّت إلى إنتاج مخزون احتياطي من مواد كيميائية تُدعى مُركبات **أيضية ثانوية Secondary metabolites**. يؤثِّر كثير من هذه المُركبات في آكلات الأعشاب، كما تُؤثِّر في الإنسان (جدول 40-1).

يُمكن لمواد قلوية، تشمل الكافيين، والنيكوتين، والكوكائين، والمورفين، أن تُؤثِّر في عمليات خلوية عدة؛ إن لم يتمكَّن النبات من قتل مُهاجميه، فإنَّه يُسبِّب فرط تهيُّج لهم بالكافيين أو تهدئهم بالمورفين. على سبيل المثال، تستطيع دودة التبغ (*Manduca sexta*) أن تُجهز على حقل من نبات التبغ (الشكل 40-5)؛ وعلى الرغم من ذلك، يبدو أنَّ نبات التَّبغ البري يحتوي على مُستويات عالية من النيكوتين الذي يُميت هذه الدودة.

ترتبط مُركبات التانين مع البروتينات وتُعطِّلها. على سبيل المثال، بعضها يعمل عن طريق تثبيط أنزيمات تهضم البروتينات، ما يُقلِّل القيمة الغذائية لنسيج النبات. الحشرة التي تمرض بسبب تناول جُرعة عالية من مُركبات التانين يُحتمل أن تربط بين النَّكهة والمرض، وأن تتجنَّب هذا النَّوع من النبات بوصفه غذاء في المرة المقبلة. أما الجرعات القليلة، المُساوية للكمية التي يحصل عليها الإنسان من أكل تفاح أو توت بري، فمن غير المُحتمل أن تُسبِّب مشكلات هضمية كبيرة. الحيوانات، ومن ضمنها الإنسان، يُمكنها أن تتجنَّب الآثار التَّراكمية السَّامة لمُركبات الأيض الثانوية بأكل وجبات مُتنوعة.

الزُّيوت النباتية، خاصة تلك الموجودة في النباتات من العائلة الزَّعترية، وتشمل النعنع، والميرمية، ونعنع الماء، ونباتات أخرى عدة، تطرد الحشرات برائحتها القوية. وبتراكيز عالية، يُمكن أن يكون بعض هذه الزُّيوت سامًّا أيضًا إن ابتُلع.

لماذا لا تقتل السُّموم النبات؟ إحدى الإستراتيجيات هي أن يقوم النبات بحجز السُّم في تركيب مُحاط بغشاء، بحيث لا يتَّصل مع عمليات الأيض في الخلية. الحل الثاني هو إنتاج مادة ليست سامة إلا بعد أن تتعرَّض لعمليات الأيض، غالبًا من قبل كائنات دقيقة، في أمعاء الحيوان. تُعدّ السُّكريات السيانيدية مثالًا جيدًا على الحالة الثانية. يُفرز النبات السيانيد مُرتبطًا بسكر لا يُؤثِّر في سلاسل نقل الإلكترونات. ولكن حالما يبتلع الحيوان السُّكر السيانيدي، فإنَّ المُركب ينكسر أنزيميًّا، مُطلقًا السيانيد السَّام.

أدَّى التطور المُشترك إلى دفاعات ضد بعض سموم النبات. يُمكن للفراشة الاستوائية *Helioconius sara*، أن تحتجز السُّكريات السيانيدية التي تبتلعها من مصدر غذائها الوحيد، كرمة المحبة. يسمح مسار كيميائي أكثر إثارة للفراشة أن تكسر السُّكريات السيانيدية بشكل آمن، وأن تستعمل النيتروجين المُنطلق في أيض البروتين الخاص بها.

يُمكن لنباتات أن تُسمِّم نباتات أخرى

تحمي بعض السُّموم الكيميائية النباتات من نباتات أخرى. يحدث **الإمراض المقابل Allelopathy** عندما تقوم إشارة كيميائية أفرزتها جذور نبات ما بمنع نمو بذور مُجاورة أو تثبيط نمو نبات مُجاور. تُقلِّل هذه الإستراتيجية التَّظليل والمُنافسة على الغذاء، وتزيد من مقدرة استخدام ضوء الشمس المُتوهج للبناء الضوئي. يعمل الإمراض المقابل مع النباتات من النَّوع نفسه والنباتات من أنواع مُختلفة. تُعدّ أشجار الجوز الأسود (*Juglans nigra*) مثالًا جيدًا. ينمو القليل جدًا من الخُضرة تحت شجرة الجوز الأسود بسبب الإمراض المقابل (الشكل 40-6).

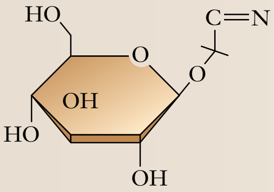
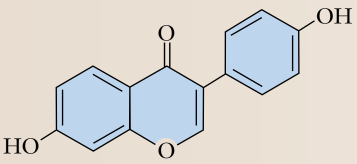
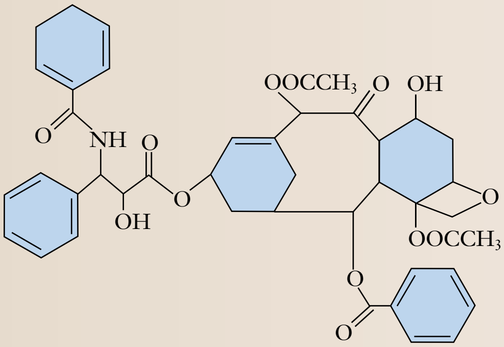
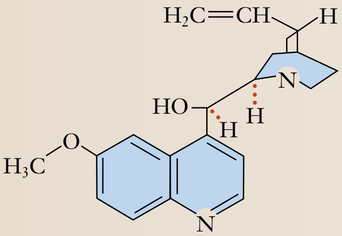
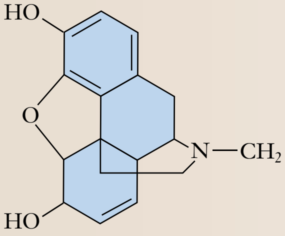
الشكل 40-5

يُمكن لآكلات الأعشاب أن تقتل النباتات. تستهلك ديدان التِّبغ المقرنة، *Manduca sexta*، كميات ضخمة من نسيج ورق التبغ، وأوراق البندورة كذلك.

الشكل 40-6

شجرة الجوز الأسود هي شجرة الإمراض المقابل. تموت الشُّجيرات عندما تلامس جذورها إفرازات جذور شجرة الجوز الأسود.

الجدول 1-40 **المُركبات الأيضية الثانوية**

المُركَّب	المصدر	التَّركيب	التَّأثير
سم مانيهوت (مانيهوتوكسين) (سكر سيانيدي)	كاساڤا *Manihot esculenta*		يتم أيضه لإطلاق سيانيد قاتل.
جنيستين (إستروجين نباتي)	فول الصويا *Glycine max*		مُشابه للإستروجين.
تاكسول (تيربين)	الطقسوس الأطلسي *Taxus brevifolia*		عقار ضدّ السَّرطان.
كوينين (قلويد)	قلف الكينا *Cinchona officinalis*		عقار مُضاد للملاريا.
مورفين (قلويد)	الأفيون (الخشخاش) *Papaver*		مزيل ألم مُخدِّر.

الإنسان معرّض لسموم النبات

لا يتسمَّم البشر من النباتات بسبب الإهمال فقط، وإنَّما عبر معظم التَّاريخ البشري، تسمَّم البشر عمدًا من قبل بشر آخرين استعملوا المُنتجات النباتية. فسقراط، وهو فيلسوف يوناني شهير عاش قبل 2400 سنة، حُكم عليه بالإعدام في أثينا، وقد مات بعد أن شرب مُستخلص نبات الشوكران المُحتوي على مُركب قلوي يشلّ نهايات الأعصاب المُحرِّكة.

مركب الرَّايسين، وهو مُركب قلوي يوجد في بذور الخروع (*Ricinus communis*)، قاتل أكثر بست مرات من السيانيد، وأكثر بمرتين من سُمّ الكوبرا. يُمكن لبذرة واحدة من هذا النبات، الذي لا يزال ينمو في حدائق الأزهار، أن تقتل فتى إن ابتلعها. تتحقق الوفاة لأنَّ الرَّايسين يعمل بوصفه بروتينًا يرتبط بالرَّايبوسوم، فيُوقف التَّرجمة (الشكل 40-7).

يوجد الرَّايسين في الإندوسبيرم داخل البذرة بصورة ثنائي الوحدة غير المُتجانس المكوّن من رايسين أ ورايسين ب، المُرتبطين برابطة واحدة ثُنائية الكبريت. ثنائي الوحدة هذا غير المُتجانس (سابق رايسين) غير سام، ولكن عندما تتكسر الرَّابطة ثنائية الكبريت في الإنسان أو الحيوان، يستهدف رايسين أ التَّرتيب GAGA للوحدة البنائية 28S في rRNA للرَّايبوسوم (تذكَّر أنَّ الرَّايبوسومات مُكوَّنة من RNA رايبوسومي وبروتين). يُمكن لجزيء واحد من الرَّايسين أن يُعطِّل 1500 رايبوسوم في الدَّقيقة، مُثبِّطًا عملية ترجمة البروتين.

عام 1978، كان اللاجئ السِّياسي البلغاري والمُنشق جورج ماركوف يقترب من ركوب الحافلة في لندن في طريقه للعمل في إذاعة BBC عندما شعر بوخزة ألم شديدة في فخذه. وقد تناول رجل بجانبه مظلة من على الأرض، وغادر بسرعة. لقد تمَّ حقن ماركوف عن طريق آلية في طرف المظلة فيها كرة مُعدنية بحجم دبوس الشَّعر تحتوي على 0.2 ملجم رايسين. تُوفي بعدها بأربعة أيام. بعد انهيار الاتحاد السوفيتي، كشف ضابط في استخبارات الاتحاد السوفيتي KGB خطط عملية القتل لمصلحة الحزب الشُّيوعي البلغاري الحاكم.

استقصاء

فسّر كيف أدّى الرَّايسين إلى موت ماركوف.

قد يكون لنواتج الأيض الثانوية قيمة طبية

إن الجهود البحثية الرئيسة حول نواتج الأيض الثانوية في النبات هي في تقدُّم مُستمر بسبب فوائدها المُحتملة، وكذلك خطرها على صحة البشر (راجع الجدول 40-1).

فول الصويا والإستروجينات النباتية

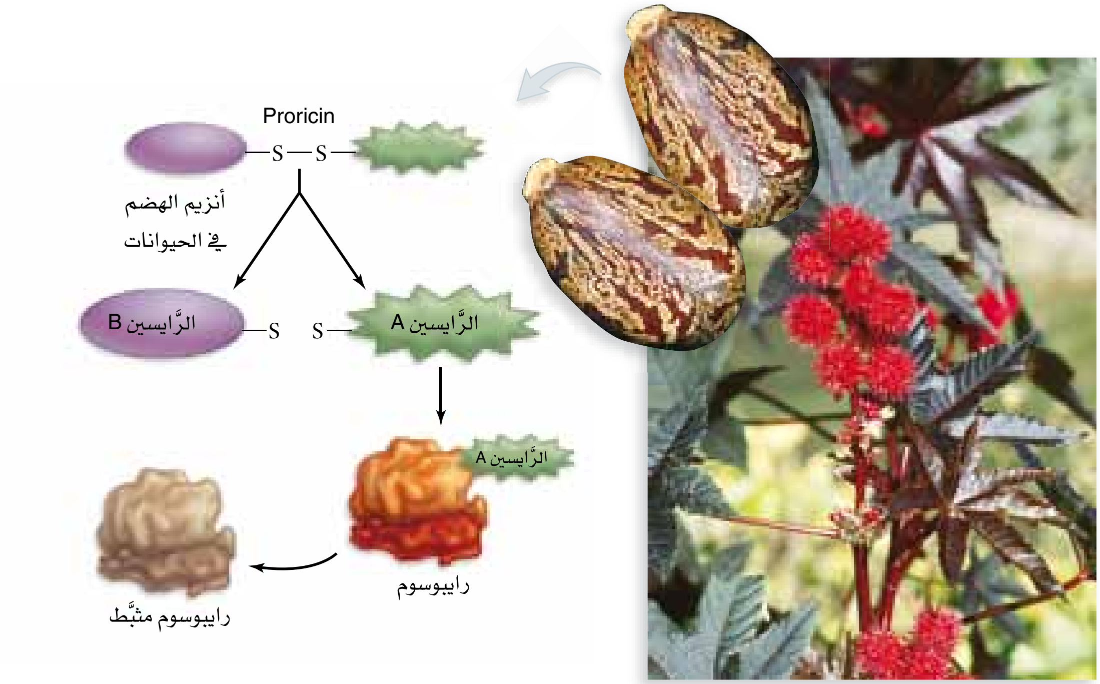
أحد الأمثلة هو وجود **الإستروجينات النباتية Phytoestrogens**، وهي مُركبات شبيهة جدًا بهرمون الإستروجين البشري، موجودة في مُنتجات فول الصويا. يوجد في نباتات فول الصويا، مُركب جينيستين أحد الإستروجينات النباتية.

تُثير الدراسات المُقارنة بين الشُّعوب الآسيوية التي تستهلك كميات كبيرة من أغذية الصويا والشُّعوب التي تتناول كميات قليلة منها أسئلة كثيرة وبعض النَّتائج المُتعارضة. فعلى سبيل المثال، ربما يكون سبب المُعدَّلات المُنخفضة لسرطان البروستاتا هو تنظيم مُستقبلات الأندروجين والإستروجين عن طريق الإستروجين النباتي. لقد تمَّ تسويق نبات الصويا بوصفه طريقة للتَّقليل من أعراض سن اليأس بسبب تناقص مُستويات الإستروجين في النِّساء كبيرات السِّن.

في البشر، يُمكن للإستروجين النباتي الغذائي أن يعبر المشيمة، ويُمكن أن يوجد في السائل الرهلي في الثُّلث الثاني من الحمل. لقد أثيرت أسئلة عن تأثير الإستروجينات النباتية على الأجنة المُتطوِّرة وحتى على الأطفال الذين يستهلكون حليب الصويا بسبب حساسيتهم لحليب البقر. وحيث إن الإشارات الهرمونية مُعقدة جدًا، فيلزم الكثير من الأبحاث لكي نفهم بشكل كامل كيف أو حتى إن كانت الإستروجينات النباتية تُؤثِّر في فسيولوجيا الإنسان وتكوينه الجنيني.

التاكسول وسرطان الثدي

التاكسول Taxol، مُركب أيضي ثانوي موجود في شجر الطقسوس الأطلسي (*Taxus brevifolia*)، مُقاوم فعّال للسَّرطان، خاصة سرطان الثدي. أثار اكتشاف القيمة الدَّوائية للتاكسول تحدِّيًا بيئيًّا. إذ واجه بقاء شجيرات الطقسوس الأطلسي تهديدًا، حيث إنَّ الشُّجيرات دُمِّرت من أجل استخلاص التاكسول. لحسن الحظ، أصبح بالإمكان تصنيع التاكسول في المُختبر.



الشكل 40-7

يُثبِّط الرَّايسين عملية التَّرجمة. عندما تتحرَّر وحدة رايسين أ من سابق رايسين، فإنَّه يرتبط مع rRNA في الرَّايبوسومات ويوقف ترجمة mRNA إلى بروتين.

ليس التاكسول الحالة الوحيدة لاكتشاف الأدوية في النباتات. وربما تُؤدي القيمة الدوائية الكامنة لكثير من النباتات إلى زيادة جهود المُحافظة على النباتات التي من المُتوقع أن تُؤدي للمُساهمة في صحة البشر. وعلى الرَّغم من نموٍّ صناعة الأدوية النباتية، إلا أنَّها بالتَّأكيد ليست مجالًا جديدًا. فحتى وقت قريب، كانت النباتات مصدر معظم الأدوية المستخدمة من قبل الإنسان.

الكوينين والملاريا

في القرن السابع عشر، كان الأنكا في البيرو يُعالجون الملاريا عن طريق شراب مصنوع من لُحاء أشجار الكينا. تُسبِّب الملاريا أربعة أنواع من طفيليات الملاريا البشرية من الجنس بلازموديوم، التي تحملها أنثى بعوض الأنوفيلس. يُعدّ النَّوع *Plasmodium falciparum* أكثر الأنواع الأربعة فتكًا. تشمل الأعراض ارتفاعًا شديدًا في درجة الحرارة واستفراغًا. يتغذَّى الطُّفيل على خلايا الدَّم الحمراء، ويُمكنه أن يُسبِّب الموت من فقر الدم أو من منع وصول الدَّم إلى الدِّماغ.

بحلول عام 1820، تمَّ التَّعرُّف إلى المادة الفعّالة في قلف شجر الكينا *Cinchona*، وهي **الكوينين Quinine** (انظر الجدول 40-1). في القرن التاسع عشر، استعمل جنود بريطانيون في الهند «ماءً مُنشِّطًا» يحتوي على الكوينين لمُكافحة الملاريا. لقد غطوا على طعم الكوينين المُر بشراب الجن الكحولي، مُخترعين أول شراب جن مُنشِّط. وعام 1944، قام روبرت وودورد، ووليام دورنج بتصنيع الكوينين. يُوجد اليوم كثير من الأدوية المُصنعة التي تُعالج الملاريا.

لقد حيّر العلماء مدة طويلة كيف يعمل الكوينين والنُّسخ المصنعة من عائلة هذا الدَّواء بالضَّبط. قد يُؤثِّر الكوينين في تضاعف DNA، وكذلك، عندما يكسر *P. flaciparum* الهيموجلوبين من خلايا الدَّم الحمراء داخل حويصلاته الحالَّة، فإنَّ شكلًا وسطيًّا سامًّا من الهيم ينطلق. قد يُعيق الكوينين تبلمر جُزيئات الهيم هذه لاحقًا، ما يُؤدي إلى تراكم جزيئات هيم سامة تُسمِّم الطُّفيل.

لسوء الحظ، ما زالت الملاريا حتى هذه الأيام تُشكِّل خطرًا رئيسًا على حياة الإنسان، مُسبِّبةً أكثر من مليون وفاة كل عام. يحدث 90% من هذه الوفيات في إفريقيا، وهناك ما يُقارب 300 مليون مُصاب بالملاريا. اكتسبت سُلالات *P. falciparum* مُقاومة للأدوية المُصنَّعة، والكوينين هو مرة أخرى العلاج المطلوب لبعض الحالات.

استعملت العلاجات العشبية قرونًا في مُعظم الحضارات. إن الاهتمام الجديد في العلاج المُعتمد على النبات أدَّى إلى صناعة نامية وغير مُنظَّمة. وعلى الرَّغم من أنَّ العلاج العشبي يبدو واعدًا، إلا أننا في حاجة للانتباه إلى أنَّ النبات يحتوي الكثير من مُركبات الأيض الثانوية، وكثير منها وُجد ليُسبِّب الأذى لآكلات الأعشاب، ومن ضمنها الإنسان.

أدت مسارات أيضية مُعدّلة إلى إنتاج سموم تحمي النباتات من آكلات الأعشاب. كذلك تمتلك مُركبات الأيض الثانوية مُستقبلًا دوائيًّا هائلًا.

3-40 الحيوانات التي تحمي النباتات

لم تطور الأنواع وصفاتها فقط عبر الزمن، ولكن تطورت العلاقات بين الأنواع كذلك. فعلى سبيل المثال، تطوُّر المُركبات الكيميائية التي تطرد آكلات الأعشاب ربما رافقه على الأغلب تكيُّف مع الوقت لجسم آكل الأعشاب لتحمُّل هذه المُركبات. يُدعى هذا النَّمط من التَّطور التَّطورَ المُترافق. في الفصل الـ (56)، سنُغطِّي تفاصيل التَّفاعلات بين الأنواع في المُجتمع. وسوف ندرس هنا حالتين لعلاقات بين الأنواع الحيوانية والأنواع النباتية يستفيد منها كلاهما، بتفاعل يُدعى تبادُل المنفعة **Mutualism**.

أشجار البُطم (الأكاسيا) والنمل

يوفِّر كثير من أنواع النَّمل جيوشًا صغيرة لحماية بعض أنواع شجر البُطم من آكلات الأعشاب الأخرى. ربما يقطن هذا النَّمل اللاسع بيتًا في شوكة مُتضخِّمة للشَّجرة؛ وقد تُهاجم حشرات أخرى (الشكل 40-8)، وفي بعض الأحيان ثدييات صغيرة ونباتات متسلقة نامية على سطح الشَّجرة. بعض أنواع شجر البُطم تُزوِّد نملها بسكر في أوعية رحيقية موجودة بعيدًا عن الأزهار، وحتى أجسام غذائية دهنية على أطراف الأوراق.

تكمن المُشكلة الوحيدة في طرد النَّمل للحشرات الأخرى بعيدًا في أنَّ أشجار البُطم تعتمد على النَّحل لتلقيح أزهارها. ما الذي يمنع النَّمل من التجمُّع ولسع النَّحلة التي تتوقف لكي تقوم بالتَّلقيح؟ يُشير الدليل إلى أنَّ الأزهار عندما تتفتَّح على أشجار البُطم، فإنَّها تُنتج نوعًا من المُركبات الكيميائية الطَّاردة للنَّمل، ولكن ليس للنَّحل. وهذا المُركب الكيميائي لم يتم تعرفه بعد.

الشكل 40-8

نمل يُهاجم جندبا لحماية شجرة بُطم «خاصة به». خلال التَّطور المترافق، احتمى النَّمل بأشجار البُطم، وهاجم أي آكلات أعشاب أخرى.

الدَّبابير المُتطفِّلة، ويرقات الفراش، والأوراق

يمتلئ نسيج الورقة بيرقات الفراش قبل أن تتحوَّل إلى حشرة عث أو فراشة. في بعض الحالات، تكفي مُثبِّطات أنزيم هاضم للبروتين في الأوراق لطرد اليرقات

الشكل 40–9

تُوفِّر الدَّبابير المُتطفِّلة حماية من آكلات الأعشاب.

الجائعة جدًا. ولكن بعض النَّباتات طوَّرت إستراتيجية أخرى: عندما تقوم اليرقة بالمضغ، تُؤدي استجابة الجُرح في النبات إلى إطلاق مُركب مُتطاير. يتطاير هذا المُركب في الهواء، وإن حدث وإنْ كانت أنثى دبور طفيلي تطير في الجوار، فإنَّها تنجذب مُباشرة إلى المصدر. سُمِّيت الدَّبابير المُتطفلة بهذا الاسم؛ لأنَّها تتطفَّل على اليرقات. يضع الدَّبور بيوضه المُلقَّحة في جسم اليرقة التي تتغذَّى على ورقة النَّبات. وتفقس هذه البيوض لتعطي يرقات، فتقتل هذه اليرقات المُنبثقة يرقة الفراشة، وتأكلها (الشكل 40-9).

أدَّى التطوُّر المُترافق المُعقَّد بين النباتات والحيوانات إلى ارتباطات تحمي النبات من الحيوانات الأخرى.

4-40 استجابات جهازية ضد الغُزاة

حتى الآن، ركَّزنا بشكل أساسي، على استجابات النبات الثابتة للتَّهديدات. مُعظم المواد الكيميائية الطاردة مثل السُّموم يتمُّ المُحافظة عليها بمُستويات ثابتة. إضافة إلى هذا، فإن التَّراكيب الشَّكلية مثل الأشواك أو الشُّعيرات التي تُساعد على الدِّفاع عن النباتات هي جزء من البرنامج التَّطوري الطَّبيعي. ولأنَّ هذه الدِّفاعات تبقى سواء أكان آكل الأعشاب أو المُهاجم موجودًا أم غائبًا، فإنَّ لها تأثيرًا سلبيًّا في استهلاك الطَّاقة. في المقابل، يُمكن الحفاظ على المصادر إن كانت الاستجابة للأزمة قابلة للتَّحفيز- أي، إن كان بالإمكان إطلاق الاستجابات الدِّفاعية فقط عند تمييز تهديد معيّن. في هذا الجزء، سنكتشف هذه الآليات الدِّفاعية القابلة للتَّحفيز.

استجابات الجُرح تحمي النباتات من آكلات الأعشاب

كما تعلَّمت قبل قليل في مثال الدَّبابير الطُّفيلية، ربما تحصل **استجابة الجُرح Wound response** عندما تُمضغ الورقة أو تُصاب. أحد النَّواتج المُنشِّطة هي تكوين مُثبِّطات أنزيم هاضم للبروتين. لا توجد هذه المواد الكيميائية السامة في المخزون الدِّفاعي، ولكن بدلًا من ذلك، فإنها تنتُج استجابة للجُرح.

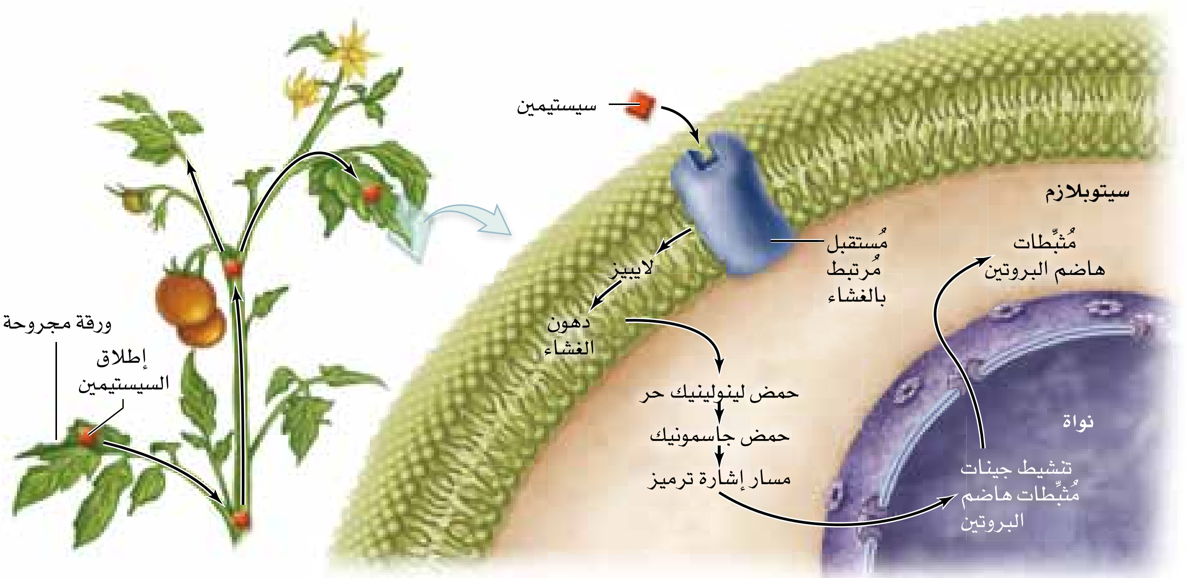
ترتبط مُثبِّطات هاضم البروتين مع أنزيمات هاضمة في أمعاء آكل الأعشاب. تنتُج مُثبِّطات هاضم البروتين في جميع أنحاء النبات، وليس فقط في منطقة الجُرح. كيف تصل الإشارة إلى الخلايا البعيدة في النبات لتُعطي مُثبِّطات هاضم البروتين؟ في نباتات البندورة، تسلسُل الأحداث الآتي هو المسؤول عن الاستجابة الجهازية (الشكل 40-10):

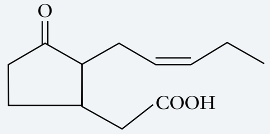
1. تُنتج الأوراق المجروحة ببتيدًا طوله 18 حمضًا أمينيًّا يُدعى **سيستيمين (الجهازي) Systemin** من بروتين خام أكبر حجمًا.
2. يتحرَّك سيستيمين خلال الفراغ بين جدران خلايا النَّسيج المجروح، ثُمَّ إلى داخل اللِّحاء القريب. ينتقل ببتيد الإشارة الصغير هذا خلال النَّبات في اللِّحاء.
3. ترتبط خلايا تحمل مُستقبل سيستيمين مع الببتيد، وهذا يُؤدي إلى إنتاج **حمض الجاسمونيك Jasmonic acid**.
4. يُحفِّز حمض الجاسمونيك التَّعبير الجيني، الذي يؤدي إلى إنتاج مُثبِّط هاضم البروتين.

وعلى الرَّغم من أنَّنا نعرف الكثير عن مسار الإشارة الذي يعمل فيه حمض الجاسمونيك، فإن هناك جزيئات أخرى تشترك في استجابة الجُرح. ويعد **حمض الساليسيلك Salicylic acid**، الذي يوجد في لِحاء نباتات مثل الصفصاف الأبيض (*Salix alba*) أحد الأمثلة. وعلى ما يبدو، فإن قِطَع الجدار الخلوي أيضًا إشارات مُهمة في تشجيع الاستجابة التَّحفيزية، كما سنُبيِّن بعد قليل.

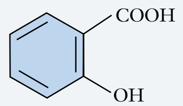
الشكل 40–10

استجابة الجُرح في البندورة. يُؤدي جرح ورقة بندورة إلى إنتاج حمض الجاسمونيك في أجزاء أخرى من النباتات. يبدأ حمض الجاسمونيك مسارات إشارة تُشغِّل جينات مطلوبة لتصنيع مُثبِّط هاضم البروتين.





حمض الجاسمونيك



حمض الساليسيلك

يُثير التَّلف الميكانيكي غير المرتبط بهجوم آكل الأعشاب استجابات الجُرح أيضًا، ويُمثِّل هذا تحدِّيًا في تصميم التجارب النباتية التي تتطلَّب قَطْعًا، أو بطريقة ما، إتلافًا ميكانيكيًا للنَّسيج. الضوابط التجريبية، التي يجب قطعها أو مُعاملتها بالطريقة نفسها كما في التجربة المعالجة، لكن دون مُعالجتها حقًّا، مُهمة بشكل خاص للتَّأكد من أنَّ التَّغيُّرات المُشاهدة ليست فقط بسبب استجابات الجُرح.

استجابات الدفاع قد تكون نوعية ضد العامل المُمرض

لا تعتمد استجابات الجُرح على نوع آكل الأعشاب أو أي عامل مُسبِّب للتَّلف، ولكن استجابات أخرى يُمكن أن يُحفِّزها مُسبِّب مرض مُعين يحمل أليلًا مُحدَّدًا في محتواه الجيني.

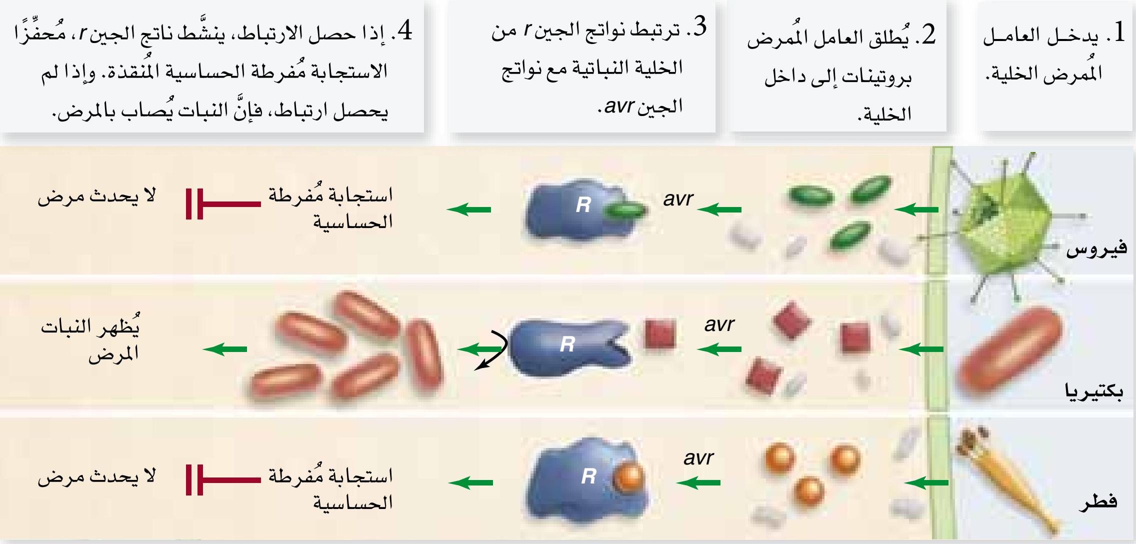
تمييز مُسبِّب المرض

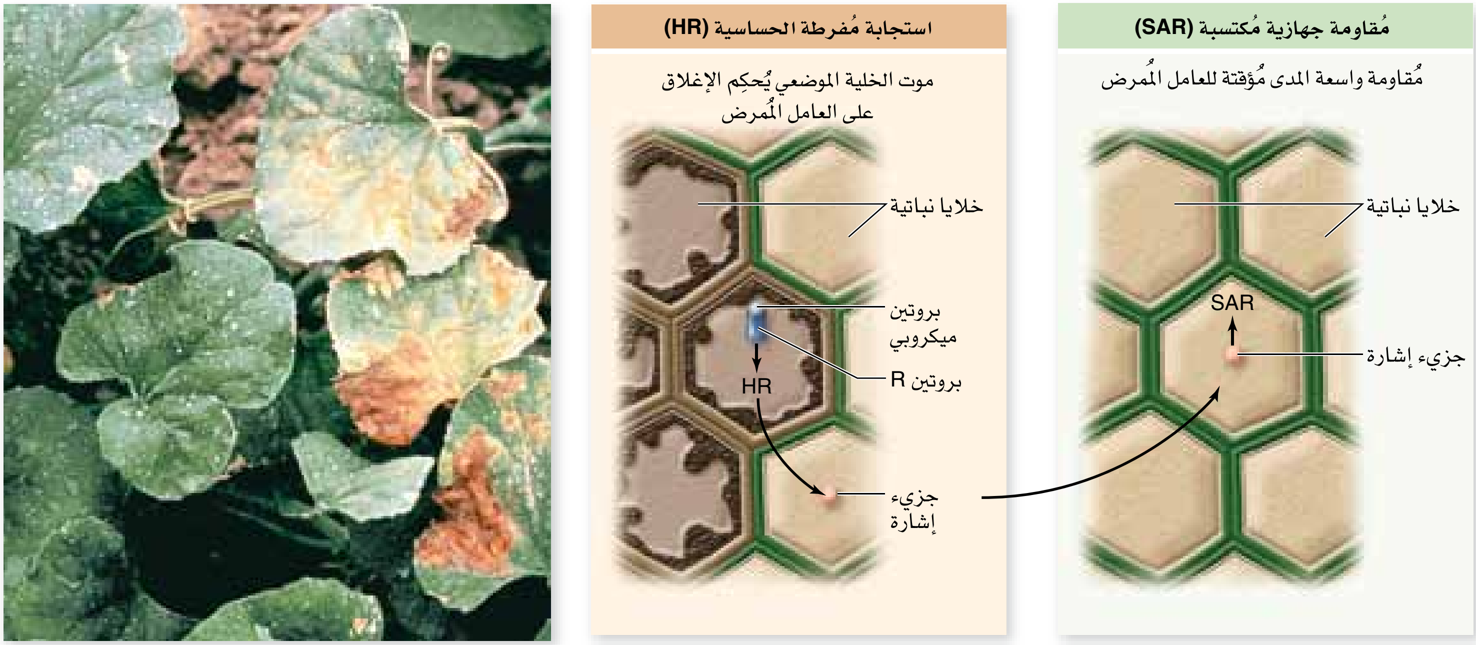
قبل نصف قرن، اقترح عالم الوراثة هـ. هـ. فلور Flor، وجود جين مُقاومة نباتي (R)، يتفاعل مُنتَجه مع مُنتَج جين غير نشط (avr) يحمله العامل المُمرض. غير نشط *Avirulent* تعني أنَّه لا يُسبِّب المرض. **العامل المُمرض غير النشط Avirulent pathogen** هو الذي يستخدم مصادر المُضيف لتكاثره ولاستخداماته الخاصة دون أن يُسبِّب له تلفًا شديدًا أو موتًا. يتفاعل الناتج البروتيني للجين avr الخاص بالعامل المُمرض مع البروتين الناتج عن الجين R الخاص بالنبات ليشير إلى وجود العامل الممرض. بهذه الطَّريقة، يُمكن للنَّبات أن يُجهِّز دفاعاته، مُؤكِّدًا بقاء العامل المُمرض غير مُمرض. وبخلاف ذلك، تظهر أعراض المرض إن لم يتم التَّعرف إلى بروتين العامل المُمرض (avr) من قِبَل النَّبات.

يُدعى اقتراح فلور فرضية **جين بجين Gene- for- gene hypothesis** (الشكل 40-11)، ولقد تمَّ استنساخ كثير من جينات avr و R في أنواع مُختلفة تمرضها ميكروبات وفطريات، وحتى حشرات في إحدى الحالات. وكان الدَّافع

الشكل 40–11

فرضية جين بجين. اقترح فلور أنَّ العوامل المُمرضة تمتلك جين عدم الإمراض (avr) الذي يُميِّز مُنتج جين المُقاومة في النبات (R). إذا كان الفيروس، أو البكتيريا، أو الفطر، أو الحشرة تملك ناتج جين avr الذي يُوافق ناتج الجين R، فإنَّ استجابة دفاعية ستحدث.





الشكل 40–12

استجابات النبات الدِّفاعية. في استجابات جين بجين، تتحفَّز سلسلة من الأحداث، فتُؤدي إلى موت الخلية الموضعي (*HR*) وإلى إنتاج إشارة مُتنقِّلة تُوفِّر مُقاومة طويلة الأمد في بقية النبات (*SAR*).

لهذا البحث بشكل جُزئي هو الفائدة الزِّراعية من التَّعرُّف إلى الجينات التي يُمكن إضافتها عن طريق تكنولوجيا الجينات إلى المحاصيل النباتية لحمايتها من الغُزاة.

إذن، يبدو واضحًا أنَّ النباتات وكثيرًا من مُسبِّبات المرض لها «توصلوا» إلى هذه التَّسوية، التي يتمُّ فيها الكشف والتَّعرُّف إلى مُهاجم غير مُمرض. في المُقابل، تجاوزت مُسبِّبات المرض المُمرضة دفاعات النبات وقتلته– ما أدى في الأغلب إلى موت مُسبِّب المرض أيضًا.

الدفاعات النوعية والاستجابات مُفرطة الحساسية

يُعرف الكثير اليوم عن مسارات تحويل الإشارة التي تأتي بعد التَّعرُّف إلى العامل المُمرض عن طريق مُنتج الجين *R*. تقود هذه المسارات إلى تحفيز **الاستجابة مُفرطة الحساسية Hypersensitive response (HR)**، التي تُؤدي إلى الموت السَّريع للخلايا حول مصدر الغزو، وأيضًا على المدى البعيد، المُقاومة على مُستوى النبات ككل (الشكلان 40-11 و40-12). إن استجابة جين بجين لا تحدث دومًا، ولكن النبات ما زال يمتلك استجابات دفاعية ضد مُسبِّبات الأمراض بشكل عام، وللجُرح الميكانيكي كذلك. أيضًا، ربما تعمل كربوهيدرات قِطع الجدار الخلوي بوصفها جُزيئات تعرُّف وترميز.

عندما يُهاجم النبات، ويحدث تعرُّف جين بجين، فإنَّ الاستجابة مُفرطة الحساسية تُؤدي إلى موت سريع للخلايا حول موقع الهجوم. هذا يُغلق النَّسيج المجروح لمنع العامل المُمرض أو الآفة من الانتقال إلى باقي النبات. يتمُّ إنتاج فوق أكسيد الهيدروجين وأكسيد النيتريك اللّذين قد يعملان بوصفهما إشارة لسلسلة من الأحداث الكيميائية الحيوية التي تُؤدي إلى الموت الموضعي لخلايا المُضيف. ربما يكون لهذه المُركبات الكيميائية أيضًا تأثيرات سلبية في العامل المُمرض، على الرَّغم من أنَّ آليات الحماية قد تطوَّرت بشكل مُترافق في بعض مُسبِّبات المرض.

تنتُج عوامل أخرى مُضادة للميكروبات تَشمل مركبات **فايتوأليكسينات Phytoalexins**، وهي مُركبات دفاعية كيميائية مُضادة للميكروبات. وإن أنواعًا مُختلفة من الجينات المُرتبطة بالإمراض يتمُّ التَّعبير عنها أيضًا، ويتم استخدام بروتيناتها إمّا بوصفها عوامل مُضادة للميكروبات، أو إشارات لأحداث أخرى تحمي النبات.

في حالة المُهاجمات المُمرضة التي لا تُميِّز الجين *R*، فإنَّ تغيُّرات موضعية في جدران الخلية تمنع جزئيًّا على الأقل العامل أو الآفة من التَّحرُّك أكثر داخل النبات. في هذه الحالة، لا تقع الاستجابة مُفرطة الحساسية، ولا تموت خلايا النبات الموضعية.

الحماية طويلة المدى

إضافة إلى الاستجابة مُفرطة الحساسية أو الاستجابات الموضعية الأخرى، فإنَّ النباتات قادرة على الاستجابة الجهازية للعامل المُمرض أو هجوم الآفة، بعملية تُدعى **المُقاومة المكتسبة جهازيًّا Systemic acquired resistance (SAR)** (انظر الشكل 40-12). تُؤدي مسارات عدَّة إلى مُقاومة واسعة المدى تبقى أيامًا عدة.

الإشارة طويلة المدى التي تُحفِّز المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا هي على الأغلب حمض الساليسيلك، بدلًا من سيستيمين، وهو الإشارة طويلة المسافة في استجابات الجُروح. على المُستوى الخلوي، يشترك حمض الجاسمونيك (وقد ذُكر سابقًا في الحديث عن مسارات استجابة الجُروح) في إشارات المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا. تسمح المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا للنبات أن يستجيب بسرعة أكبر إن تمَّت مُهاجمته ثانيةً. هذه الاستجابة، على كل حال، ليست كاستجابة الجهاز المناعي في البشر أو الثدييات، حيث توجد في الجسم أجسام مضادة (بروتينات) تتعرَّف إلى مولِّدات ضدّ مُحدَّدة (بروتينات غريبة). لا تُعدّ المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا مُتخصِّصة ولا طويلة الأمد.

يُحفِّز الجرح إطلاق جزيء ببتيد ترميز صغير يُدعى سيستيمين ينتقل خلال جسم النبات لتحفيز إنتاج مُثبطات أنزيم هاضم للبروتين. يُمكن للنباتات أن تُدافع عن نفسها ضد مُهاجم مُحدَّد بطرق تُذكرنا بالجهاز المناعي للحيوانات. عندما يتمُّ تمييز المُهاجم بآلية جين بجين يتمُّ تحفيز الاستجابة مُفرطة الحساسية. يتبع ذلك المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا التي تُزوِّد النبات بحماية عرضية من هجمات مُستقبلية.

مراجعة المفاهيم

40-1 الدِّفاعات الفيزيائية

يُمكن أن تكون التَّهديدات الحيوية مُحدِّدة للنباتات أكثر من العوامل اللاحيوية؛ لأنَّها تصل إلى مصادر الغذاء في النبات، أو تستغل DNA الخلية النَّباتية في التَّضاعف، أو تقتل النبات برمته.

- تُغطى أنسجة البشرة بالدهون، مثل كيوتين وسوبرين، اللذين يحميان النبات من فقدان الماء ومن الهجوم.
- تجمُّعات السيليكا وبروزات شكلية مثل الشُّعيرات، واللحاء، والأشواك تحمي بعض النباتات من التَّلف.
- على الرَّغم من آليات الدِّفاع يُمكن للتَّلف أن يقع عن طريق الثَّقب، أو المضغ، أو الدُّخول من خلال الثُّغور. يُمكن للبكتيريا أن تتسبَّب التَّلف؛ لأنَّها تُوفِّر مواقع لتكاثف الجليد.
- تُشكِّل الفطريات الجذرية وبكتيريا الجذور علاقات مُفيدة مع النباتات، وتُزوِّدها بالمواد الغذائية.

40-2 دفاعات سامة

تُنتج النباتات سمومًا تطرد المُفترسات، أو تجعلها مرضى، وقد يصل الأمر إلى قتلها (جدول 40-1، الشكل 40-7).

- يُمكن للنباتات أن تُنتج مُركبات أيضية ثانوية مثل المُركبات القلويدية، والتانينات، والزُّيوت؛ لحماية نفسها من المُفترسات.
- تحمي النباتات نفسها بحجز السُّموم داخل حويصلات من خلال إنتاج مركبات أيضية ليست سامة إلى أن يتمَّ ابتلاعها من قِبَل المُفترس.
- تُفرز نباتات الإمراض المقابل مُركبات كيميائية لتثبيط نمو البذور، أو لتثبيط نمو نباتات مُجاورة لتقليل التَّنافس على المصادر.
- المُركبات الأيضية الثانوية النباتية مثل الإستروجينات النباتية، وتاكسول، والكوينين لها قيمة دوائية للإنسان.

40-3 الحيوانات التي تحمي النباتات

التَّطور المُترافق المُعقَّد بين النباتات والحيوانات أدى إلى ارتباطات فيها منفعة مُشتركة.

- النَّمل وشجر البُطم طورا ارتباطًا يقوم به النَّمل بحماية الشَّجر فيزيائيًّا من مُهاجِمات أخرى، ويُوفِّر البُطم للنَّمل الغذاء والمأوى.
- خلال أكل اليرقات للأعشاب تُطلق بعض النباتات مُركبات كيميائية طيّارة تجذب دبابير طفيلية، تضع بيوضها في اليرقات، وتقتلها (الشكل 40-9).

40-4 استجابات جهازية ضد الغُزاة

يتمُّ حفظ مصادر الطَّاقة إذا أنتج النبات آلياتِ دفاع عند الحاجة إليها فقط.

- استجابات الجروح تفاعلات عامة لا تعتمد على العامل الذي يُسبِّب التَّلف. خلال هذه الاستجابات، تنتشر إشارة خلال النبات، مُحفِّزةً إنتاج مُثبِّطات أنزيم هاضم للبروتين ترتبط مع أنزيمات هاضمة في المُفترس (الشكل 40-10).
- يستخدم إنتاج مُثبطات هاضم البروتين مسارات إشارة تستعمل السيستيمين، وحمض الجاسمونيك، وحمض السليسليك.
- في كثير من النباتات، ربما يتمُّ التَّعرف إلى مركب، يُنتجه جين عامل ممرض غير نشط، من قِبَل بروتين جين R لنبات؛ يُسمَّى هذا فرضية جين بجين حتى إن كان التَّعرُّف إلى البروتينات التي تصنعها الجينات هو المُهم (الشكل 40-11).
- تعرُّفُ العامل المُمرض عن طريق مُنتَج الجين R يُحفِّز الاستجابة مُفرطة الحساسية (HR) التي تُؤدي إلى موت سريع للخلية في موقع الهجوم، وبهذا يتمُّ منع غزو أكثر للعامل المُمرض وحماية النبات.
- يُمكن للنباتات أن تنتج أيضًا عوامل مُضادة للميكروبات، مثل مركبات فايتوأليكسين.
- النباتات قادرة على الحماية طويلة الأمد من العوامل المُمرضة؛ وهذا يُسمَّى المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا (SAR).

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. إذا كنت عاملًا مُمرضًا للنبات، فإن أول عقبة أمام اختراق نبات مُضيف يجب عليك تجاوزها هي:
   - أ. السُّموم الكيميائية على سطح النبات.
   - ب. الحواجز الفيزيائية خارج النبات.
   - ج. الحراسة الحيوانية للنبات.
   - د. بروتينات مناعية في نسيج النبات.
2. يُمكن لخلايا البشرة في النبات أن تُفرز:
   - أ. سوبرينًا.
   - ب. شمعًا.
   - ج. كيوتينًا.
   - د. كل ما ذكر.
3. تتعرَّف عوامل مُمرضة فطرية إلى بعض النباتات على أساس ثقوب الثُّغور. الذي يُوفر للنباتات مُقاومة من العدوى الفطرية هو:
   - أ. إزالة الثُّغور جميعها من النَّبات.
   - ب. تغيير المسافات بين ثقوب الثُّغور من هذه النباتات.
   - ج. تقوية الجدار الخلوي في الخلايا الحارسة لثقوب الثُّغور.
   - د. زيادة أعداد الشُّعيرات على سطح هذه النباتات.
4. أبلغك زميلك احتمال إصابة النباتات جميعها في حديقتك بنوع من الفطريات أو البكتيريا. في ذلك الوقت، كانت النباتات تبدو بصحة مُمتازة بالنِّسبة إليك. أكثر الأعمال حكمة يُمكنك عمله هو:
   - أ. إزالة نباتاتك جميعها بسبب احتمالية موتها.
   - ب. رش نباتاتك بمواد كيميائية لإزالة كل البكتيريا والفطريات.
   - ج. إزالة نباتاتك، وتبديل التربة جميعها.
   - د. عدم فعل شيء؛ لأنَّ كثيرًا من هذه البكتيريا والفطريات مُفيد.
5. أكل جذر كاسافا غير مقشور يُمكن على الأغلب أن:
   - أ. يُؤدي إلى عسر هضم؛ لأنَّ قشور نبات الكاسافا صعبة الهضم.
   - ب. يجعلك تمرض؛ لأنَّ التُّربة على السَّطح ربما تحتوي على ميكروبات ضارة.
   - ج. يجعلك تمرض؛ لأنَّ القشور تحتوي على سكريات سيانيدية يُمكنها أن تُنتج السيانيد في الجهاز الهضمي.
   - د. تُؤذي أسنانك بسبب الحجارة الصغيرة التي توجد على سطح الجذر.
6. قـرَّرت أن تغرس حديقتك بشجرة الجوز الأسود الجميل في أحد الأطراف، وشجرة البلوط الأبيض في الطَّرف الثاني. وقد خاب أملك، على كل حال، عند عدم نمو بذور نباتات أخرى حول شجرة الجوز. سبب ذلك:
   - أ. حجب شجرة الجوز الكثير من الضوء، منع نمو البذور.
   - ب. تستهلك شجرة الجوز المواد الغذائية جميعها من التُّربة؛ لهذا تموت النباتات الصغيرة جوعًا.
   - ج. تُنتج شجرة الجوز سمومًا كيميائية تمنع نمو البذور.
   - د. جذور شجرة الجوز تستهلك الماء جميعه في التربة ما يمنع نمو البذور.
7. النباتيون الذين يتناولون في غذائهم كميات كبيرة من الصويا هم أقل احتمالًا للإصابة بسرطان البروستات؛ لأنَّ:
   - أ. الصويا تحتوي على دواء التاكسول المُضاد للسَّرطان.
   - ب. أكل اللحوم يزيد من احتمال الإصابة بسرطان البروستات، لذلك يُقلِّل تجنُّبه تمامًا في الغذاء فرصة الإصابة بالمرض.
   - ج. بروتين الصويا يمنع تراكم مولِّد الضِّد النوعي الخاص بالبروستات (PSA) المُرتبط بسرطان البروستات.
   - د. الصويا تحتوي على إستروجين نباتي ربما يُقلِّل من مُستقبلات الإستروجين والأندروجين في الذُّكور الذين يأكلون غذاءً غنيًّا بالصويا.
8. الماء المُنشِّط، المحتوي على الكوينين، طُوِّر أساسًا:
   - أ. بوصفه شرابًا مُمتعًا.
   - ب. لمُحاربة الملاريا.
   - ج. لتقليل أخطار السَّرطان.
   - د. بوصفه مُهدِّئًا ضعيفًا.
9. طوَّرت بعض النباتات علاقة تبادلية المنفعة مع الدَّبابير الطُّفيلية. هذه العلاقة التَّبادلية المنفعة لم تكن لتحدث لو:
   - أ. توقف النبات عن إنتاج الرَّحيق للدَّبور.
   - ب. توقف الدَّبور عن العيش على النبات.
   - ج. توقف النبات عن إنتاج مُركبات مُتطايرة تجذب الدَّبور.
   - د. جذب النبات الكثير من اليرقات.
10. أوراق البندورة ليست جيدة للأكل، السبب هو:
   - أ. عندما يتحطَّم نسيجها، فإنَّها تُطلق رائحة كريهة تجعل البشر يمرضون.
   - ب. لا تحتوي على أي مواد غذائية مُفيدة للحيوانات.
   - ج. تحتوي سمومًا كيميائية تجعل الحيوانات مريضة.
   - د. تُنتج مُثبِّطات هاضم البروتين التي توقف أنزيمات الهضم في الحيوانات عندما يتحطم نسيجها.
11. نبات ينقصه جينات R، من المُحتمل أن:
   - أ. يكون غير قادر على البناء الضوئي.
   - ب. يكون مُعرَّضًا للإصابة بعامل مُمرض.
   - ج. يكون مُعرَّضًا للافتراس من قِبَل آكل أعشاب.
   - د. يشل حركة الحيوانات التي تأكله.
12. إن كان عامل مُمرض يحمل الجين *avr* لم يتم التَّعرف إليه من قِبَل نبات، فإنَّ النبات على الأغلب سوف:
   - أ. يُصاب بالمرض.
   - ب. يُزيل العامل المُمرض؛ لأنَّه لم يتعرف إليه.
   - ج. يُنتج مُثبِّطات هاضمًا البروتين.
   - د. يُنتج جين R مُختلفًا.
13. جهازا المناعة للنبات وللحيوان يُمكنهما:
   - أ. تكوين ذاكرة عن عوامل مُمرضة سابقة؛ لكي تتعامل أحسن مع عدوى لاحقة.
   - ب. بدء التعبير عن البروتينات للمُساعدة على مُكافحة العدوى.
   - ج. قتل خلاياها الخاصة بها لمنع انتشار العدوى.
   - د. كل ما ذكر.
14. في الاستجابة مُفرطة الحساسية، يُمكن للنبات أن:
   - أ. يقتل خلاياه الخاصة به في موقع العدوى.
   - ب. يطلق فوق أكسيد الهيدروجين وحمض النتريك.
   - ج. يطلق مُضادات ميكروبات كيميائية.
   - د. كل ما ذكر.

أسئلة تحدٍّ

1. اعتمد العلاج بالأعشاب مدة طويلة على مُستخلصات نباتية لعلاج أمراض الإنسان. اذكر ثلاثة أمثلة على علاجات نباتية استُغلت في الصِّناعات الدوائية في العصر الحديث.
2. ارسم الأحداث التي تُرافق إصابة النبات بعدوى من عامل مُمرض فطري. ضمِّن تلك الإستراتيجيات التي يستعملها كلٌّ من العامل المُمرض والنَّبات المُضيف.
3. إذا أردت أن تجد دواء نباتيًّا جديدًا لمُكافحة السَّرطان، فكيف تبدأ خطواتك للتَّعرُّف إلى المُركبات الجديدة؟
4. يُعدّ أكل النبات من قبل العواشب، والإصابة بالآفات ومُسبِّبات المرض ضارًّا بالنِّسبة إلى النباتات. كثير من النباتات طوَّرت مواد سامة، أو مواد أيضية ثانوية، لإيذاء أو لردع هذه الأنشطة. لماذا لا تقوم كل النباتات بهذا؟ ولماذا لا تقوم النباتات بتكوين ترسانة كاملة للدِّفاعات؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

41 الفصل

أجهزة الإحساس في النباتات
Sensory System in Plants

مقدّمة

ترصد المخلوقات كلها بيئاتها وتتفاعل معها. وهذا ينطبق تحديدًا على النباتات. يتأثر بقاء النّبات ونموه بشكل حرج بالعوامل اللاحيوية التي تشمل الماء، والرِّياح، والضَّوء. إنّ تأثير البيئة المحلية على نموّ النّبات مسؤول أيضًا عن الكثير من التَّنوع في شكل النّبات البالغ داخل النَّوع الواحد. في هذا الفصل، سنستقصي كيف يرصد النّبات مثل هذه العوامل، ويُحوِّل هذه الإشارات لإطلاق استجابة فسيولوجية، أو استجابة نموٍّ، أو استجابة تطوّريّة. وعلى الرَّغم من أن الاستجابة يُمكن مُشاهدتها بشكل واضح على النّبات، فإن آلية الاستجابة تحدث على مُستوى الخليّة. يتمُّ إدراك الإشارة عندما تتفاعل مع جزيء مُستقبل، مُسبِّبةً تغيُّرًا في الشَّكل ومُعدِّلةً مقدرة المُستقبل على الارتباط مع جُزيئات إشارة. تؤدي الهرمونات دورًا مُهمًّا في نظام الإشارة الدَّاخلي الذي يُسبِّب الاستجابات البيئية، وهي مُرتبطة بطُرق عدّة مع البيئة.

موجز المفاهيم

1-41 الاستجابات للضَّوء

- تُحفِّز الفايتوكرومات تحويل الإشارة.
- كثير من استجابات النّموّ مُرتبطة بعمل الفايتوكروم.
- يُسهِّل P_{fr} التعبير عن جينات الاستجابة للضَّوء.
- يُؤثِّر الضَّوء في النّموّ الاتجاهي.
- السَّاعات (الإيقاعات) اليومية غير مُعتمدة على الضَّوء، ولكنه يُنظمها.

2-41 الاستجابات للجاذبية

- تصطف النباتات مع مجال الجاذبية: نظرة عامة.
- تنحني السِّيقان بعيدًا عن مركز الجاذبية.
- تنحني الجذور نحو مركز الجاذبية.

3-41 الاستجابات للمُنبهات الميكانيكية

- يُمكن أن يُحفِّز اللّمس استجابات نموّ غير مُنعكسة.
- الاستجابة المُنعكسة للَّمس والمُنبهات الأخرى تتضمَّن ضغط الامتلاء.

4-41 الاستجابات للماء ولدرجة الحرارة

- سكون النّبات استجابة لكلٍّ من الماء، ودرجة الحرارة، والضوء.
- يُمكن للنباتات أن تتحمَّل درجات الحرارة القصوى.

5-41 الهرمونات وأجهزة الإحساس

- الهرمونات التي تُوجِّه النّموّ تتوافق مع البيئة.
- يسمح الأوكسين باستطالة خطة جسم النّبات وتنظيمها.
- تُحفِّز هرمونات السايتوكاينين الانقسام الخلوي والتَّمايز.
- تُشجِّع هرمونات الجبريلين نموّ النّبات والاستفادة من المواد الغذائية.
- تُشبه هرمونات براسينوستيرويد (ستيرويدات اللفت) الهرمونات الحيوانية من ناحية تركيبية.
- تعمل هرمونات أوليغوساكارين (قليلة التسكّر) بوصفها جُزيئات إشارة دفاع.
- يُحفِّز الإيثيلين نضج الثِّمار، ويُساعد دفاعات النّبات.
- يُثبِّط حمض الأبسيسيك (حمض الفصل) النّموّ، ويُشجِّع السُّكون.

1-41 الاستجابات للضَّوء

تناولنا في الفصل الـ 8 تفاصيل البناء الضَّوئيّ، وهي العملية التي يُحوِّل النَّبات عن طريقها الطَّاقة الضَّوئية إلى طاقة روابط كيميائية. وصفنا الصِّبغات، وهي جُزيئات قادرة على امتصاص الطَّاقة الضَّوئية؛ وتعلَّمنا أنَّ جزيئات الكلوروفيل هي الصِّبغات الأولية في البناء الضَّوئيّ. تحتوي النباتات كذلك على صبغات أخرى، إحدى وظائف هذه الصِّبغات الأخرى هي اكتشاف الضَّوء، وتسهيل استجابة النّبات له عن طريق تمرير المعلومات.

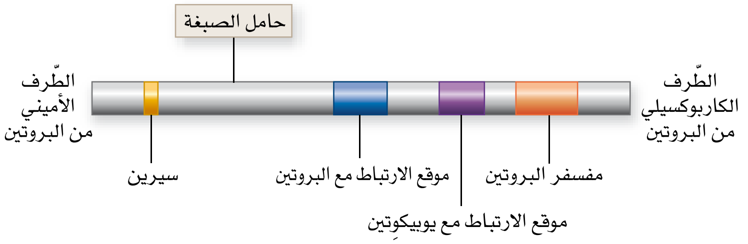
كثير من العوامل البيئية، ومن ضمنها الضَّوء، يُمكن أن تُحفِّز إنبات البذور، والإزهار، وكثير من الأحداث التَّطورية المُهمة في حياة النّبات. عملية **التَّشكُّل الضَّوئيّ Photomorphogenesis** هي تعبير يُستعمل للتَّطور الجنيني اللااتجاهي، المُحفَّز ضوئيًّا. ويُمكن أن تتسبَّب في تغيُّرات مُعقَّدة في الشَّكل، تشمل الإزهار.

وبخلاف عملية التَّشكُّل الضَّوئيّ، فإنّ **التَّأودات الضوئية Phototropisms** هي استجابات نموّ اتجاهية نحو الضَّوء. التَّشكُّل الضَّوئيّ والتّأوّد الضَّوئيّ كلاهما يُعوِّضان عن عجز النّبات عن الابتعاد عن الظُّروف البيئية غير المناسبة.

تُحفِّز الفايتوكرومات تحويل الإشارة

يتكوَّن **البروتين فايتوكروم (P) Phytochrome** (كلمة فايتوكروم تعني حرفيًّا صبغة النّبات) من جزأين: جزء صغير حسَّاس للضَّوء، يُدعى حامل الصبغة *Chromophore*، وجزء كبير يُدعى البروتين الكلي *Apoprotein* (الشكل 41-1). يُحفِّز البروتين الكلي مسار تحويل الإشارة مُؤديًا إلى استجابة بيولوجية مُحدَّدة.

يُوجد الفايتوكروم في مجموعات النباتات جميعها، وفي بعض أجناس الطَّحالب الخضراء، ولكن ليس في الطَّلائعيات الأخرى، أو البكتيريا، أو الفطريات. وربما نشأت أنظمة الفايتوكروم بين الطَّحالب الخضراء، وكانت موجودة في السلف المُشترك للنباتات.

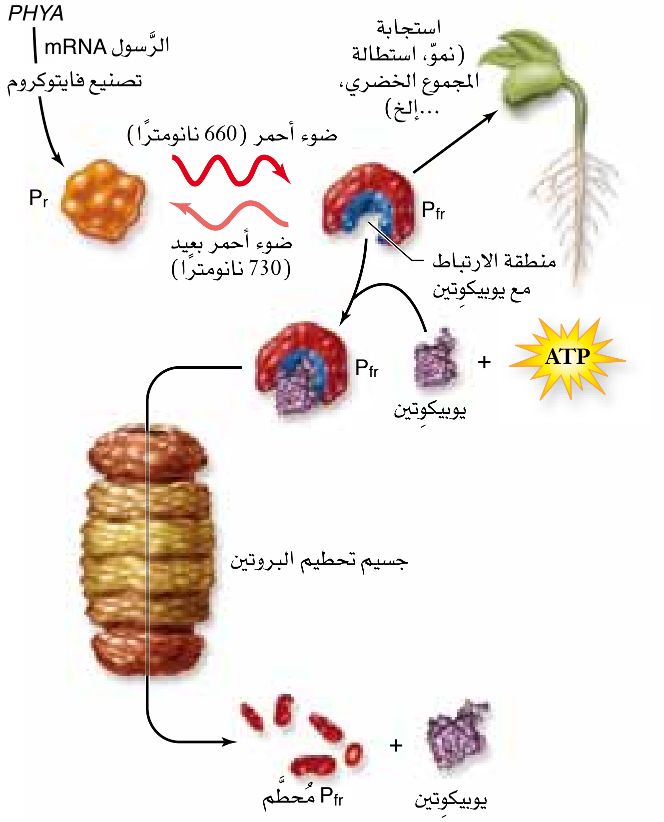


الشكل 41-1

الفايتوكروم. تمتلك الأجزاء المُختلفة لجزيء الفايتوكروم وظائف مُختلفة في تنظيم الضَّوء للنُّمو والتّطور. يتغيَّر شكل الفايتوكروم عندما تستجيب منطقة حامل الصبغة لكميات نسبية من الضَّوء الأحمر والضَّوء الأحمر البعيد. يُؤثِّر تغيّر الشَّكل في قُدرة الفايتوكروم على الارتباط مع بروتينات أخرى تُشارك في عملية الإشارة. تسمح مناطق الارتباط مع يوبيكوتِين بالتَّحطيم، وتسمح منطقة مفسفر البروتين بمزيد من إشارات الترميز عن طريق الفسفرة.

يوجد جزيء الفايتوكروم على شكلين يتحوَّل كلّ منهما إلى الآخر: الشَّكل الأول، **P_r**، يمتص الضَّوء الأحمر على طول موجي مقداره 660 نانومترًا؛ والشَّكل الثاني، **P_{fr}**، يمتص الضَّوء الأحمر البعيد على طول موجي مقداره 730 نانومترًا. الشَّكل P_r غير نشط بيولوجيًّا؛ ويتحوَّل إلى الشَّكل P_{fr}، النَّشط، عندما توجد فوتونات الضَّوء الأحمر. يتحوَّل الشَّكل P_{fr} مرة أخرى إلى الشَّكل P_r عندما تتوافر فوتونات الضَّوء الأحمر البعيد. بعبارة أخرى، تحدث التَّفاعلات البيولوجية التي تتأثر بالفايتوكروم عندما يوجد الجزيء P_{fr}. وعندما يحل الجزيء P_r مكان معظم الجزيء P_{fr}، فإن التَّفاعل لن يتم (الشكل 41-2).

يمتص الكلوروفيل الضَّوء الأحمر أيضًا، ولكنه ليس مُستقبلًا مثل الفايتوكروم. فبخلاف المُستقبلات التي تُحوِّل المعلومات، فإنّ الكلوروفيل يحوّل الطَّاقة.



الشكل 41-2

كيف يعمل الفايتوكروم. PHYA واحدٌ من خمسة جينات للفايتوكروم في رشاد الجدران. عندما يتعرَّض للضَّوء الأحمر، يتحوَّل P_r إلى P_{fr}، النَّشط الذي يُشجِّع الاستجابة في النّبات. يتحوَّل P_{fr} إلى P_r عندما يتعرَّض للضَّوء الأحمر البعيد. يتمُّ التَّحكُّم بكمية P_{fr} عن طريق تحطيم البروتين. يضع بروتين يوبيكوتِين علامة على P_{fr} لتحطيمه في جسيم تحطيم البروتين.

يتمُّ تنظيم كمية P_{fr} أيضًا عن طريق التَّكسير. يوبيكوِتين هو بروتين يضع علامة لـ P_{fr} لكي يتمَّ نقله إلى **جسيم تحطيم البروتين Proteasome**، وهو مُمزق للبروتينات يتكوَّن من 28 بروتينًا. يمتلك جسيمُ محطم البروتين قناةً في الوسط، وعندما تعبر البروتينات، يتمُّ قصها إلى أحماض أمينية تُستعمل لبناء بروتينات أخرى. يتمُّ التحكُّم بعملية وضع العلامة، وإعادة تدوير جزيء P_{fr} بدقة من أجل المُحافظة على كميات ثابتة من الفايتوكروم في الخليّة.

وعلى الرَّغم من أنَّنا غالبًا نُشير هنا إلى الفايتوكروم بوصفه جزيئًا واحدًا، إلا أنَّ جزيئات فايتوكروم عدة تمَّ التّعرّف إليها، ويبدو أنَّ لها وظائف مُحدَّدة. في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis*، تمَّ التّعرّف إلى خمسة أشكال من الفايتوكروم، من PHYA إلى PHYE، وكلها لها أدوار مُتداخلة، ولكنها مُتميِّزة في التَّحكُّم الضَّوئيّ بالنُّمو والتّطور.

كثير من استجابات النّموّ مُرتبطة بعمل الفايتوكروم

يشترك الفايتوكروم في كثير من استجابات النّموّ عند النباتات، بما في ذلك إنبات البذور، واستطالة المجموع الخضري، ورصد المسافات بين النباتات.

إنبات البذور

يُثبِّط الضَّوء الأحمر البعيد إنبات البذور، ويُحفِّزه الضَّوء الأحمر في كثير من النباتات. ولأنَّ الكلوروفيل يمتص الضَّوء الأحمر بشدَّة، ولكنه لا يمتص الضَّوء الأحمر البعيد، فإنَّ الضَّوء الرَّاشح عبر الأوراق الخضراء لقمم الأشجار فوق بذرة يحتوي كمية مُنخفضة من هذا الضَّوء. يُثبِّط الضَّوء الأحمر البعيد إنبات البذور بتحويل P_{fr} إلى الشَّكل غير النَّشط بيولوجيًّا P_r.

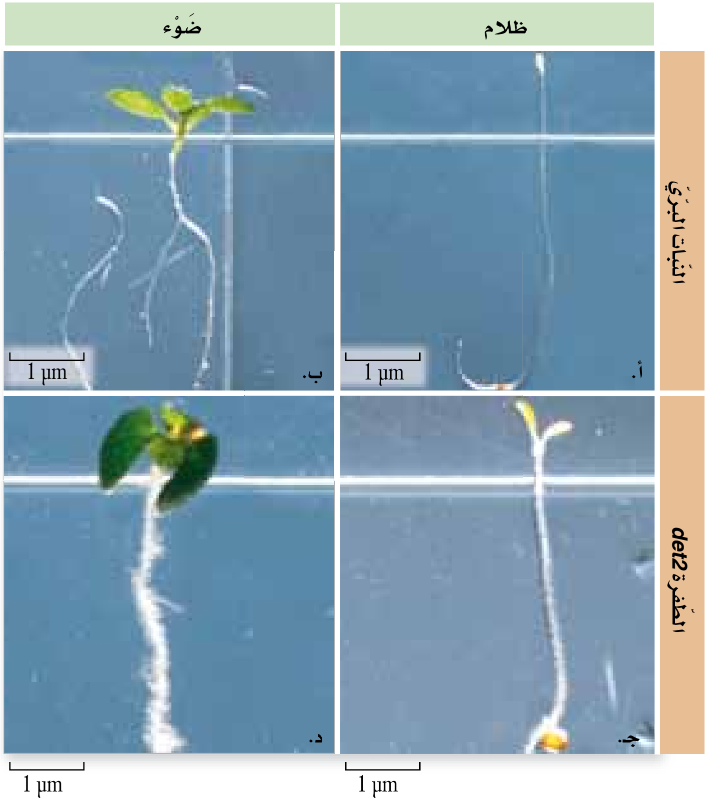
لهذا، فإنَّ البذورَ التي على الأرض تحت النباتات مُتساقطة الأوراق، والتي تفقد أوراقها في الشِّتاء، أكثرُ قابلية للإنبات في الرَّبيع بعد تحلُّل الأوراق، وتعرُّض البذور لأشعة الشَّمس المُباشرة، ولكمية أكبر من الضَّوء الأحمر. هذا التكيف يزيد بشكل كبير فُرص نشوء النّبات الصغير قبل أن تنمو أوراق النباتات الأطول، وتُكوِّن ظلًّا على النباتات الصَّغيرة، ويقل ضَوء الشَّمس المُتوافر للبناء الضَّوئيّ.

استطالة المجموع الخضري

إن سبب استطالة المجموع الخضري في النباتات الصّغيرة المحجوب عنها الضَّوء (تلك النباتات النَّحيلة الشَّاحبة بسبب تركها في الظَّلام) هو نقص الضَّوء الأحمر. يُصبح شكل هذه النباتات عاديًا عند تعرُّضها للَّون الأحمر، حيث تزداد كمية P_{fr}.

الاستطالةُ في **العتمة Etiolation** إستراتيجيةٌ لحفظ الطّاقة لمُساعدة النّبات على النّموّ في الظَّلام والوصول إلى الضَّوء قبل أن يموت. لا تُصبح النباتات خضراء اللَّون حتى يُصبح الضَّوء مُتوافرًا، فتقوم بتحويل الطَّاقة لاستطالة منطقة السلاميات بين العقد. هذه الإستراتيجية مُفيدة للنباتات الصغيرة عندما تنمو تحت الأرض، أو تحت غطاء من الأوراق.

نباتات رشاد الجدران التي بها طفرة عدم النّموّ في العتمة (*det2*) عندها استجابة ضعيفة للنُّمو في الظَّلام؛ إذ لا ينمو المجموع الخضري في القمة (الشكل 41-3). نباتات الطَّفرة *det2* تفقد أنزيمًا ضروريًّا للبناء الحيوي لهرمون براسينوسيترويد (يترجم حرفيًّا ستيرويد اللفت لاستخلاصه أولًا من حبوب اللقاح في اللفت)، ما جعل العلماء يظنون أنَّ جزيئات براسينوستيرويد تؤدي دورًا في استجابات النّبات نحو الضَّوء من خلال الفايتوكروم. (سنُناقش جزيئات براسينوستيرويد والهرمونات الأخرى لاحقًا في هذا الفصل).



الشَّكل 41-3

يتمُّ التَّحكم في النّموّ في الظلام عن طريق الضَّوء والجين *DET2* في نبات رشاد الجدران. *DET2* ضروريّ لنمو النباتات في الظَّلام.

رصد المسافات بين النباتات

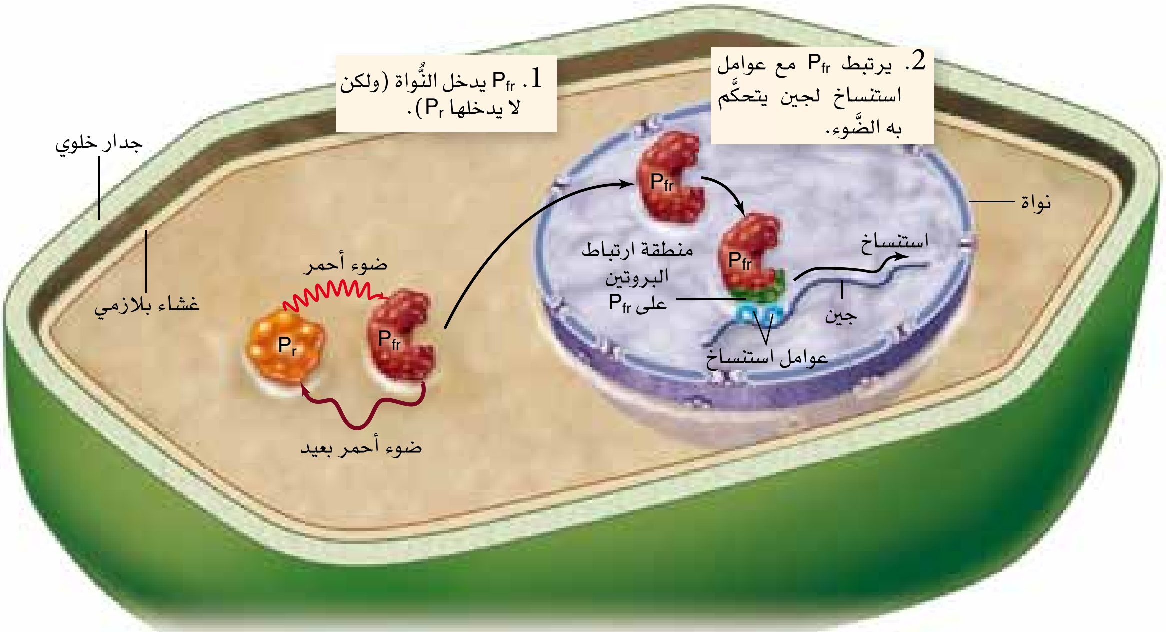
يُستعمل كلٌّ من الضَّوء الأحمر والأحمر البعيد كذلك لتحديد المسافات بين النباتات. مرة أخرى، تزيد ظلال الأوراق من كمية الضَّوء الأحمر البعيد بالنِّسبة له. تقيس النباتات بطريقة ما كمية الضَّوء الأحمر البعيد المُرتد عائدًا إليها من الأشجار المُجاورة. وكلما تقاربت النباتات، زادت كمية الضَّوء الأحمر البعيد بالنِّسبة إلى الضَّوء الأحمر الذي تُحس به، وزاد احتمال نموها طولًا، وهي إستراتيجية تُنافس فيها الأشجار الأخرى على ضَوْءِ الشَّمس. إن تمَّ تعطيل إحساسها بالضَّوء الأحمر البعيد عن طريق وضع طوق مانع للضَّوء حول السَّاق، فإنَّ استجابة الاستطالة ستتوقف.

يُسهِّل P_{fr} التعبير عن جينات الاستجابة للضَّوء

أكثر من 2500 جين، وتساوي 10% من المجموع الجيني لنبات رشاد الجدران، تشترك في الاستجابة البيولوجية التي تبدأ بالتغيُّر الشَّكلي الفراغي لأحد جزيئات الفايتوكروم استجابة للضَّوء الأحمر. تشترك جزيئات الفايتوكروم في الكثير من مسارات الإشارة التي تُؤدي إلى التَّعبير الجيني. تتضمَّن بعض المسارات مفسفر البروتين أو بروتينات G (تم وصفه في الفصل الـ 8).

الشكل 41-4

يدخل P_{fr} النواة ويتحكّم في التّعبير الجيني.



يوجد الفايتوكروم في السيتوبلازم، ولكنه يدخل النواة ليُسهِّل عملية استنساخ جينات الاستجابة للضّوء. عند تحول الجزيء P_r إلى الجزيء P_{fr}، يُمكنه أن ينتقل إلى النواة. عندما يُصبح داخل النواة، يرتبط الجزيء P_{fr} مع بروتينات أخرى ليشكِّل مُعقَّد استنساخ، يُؤدي إلى التعبير عن الجينات التي يتحكَّم بها الضَّوء (الشكل 41-4). يُعَدُّ موقعُ الارتباط مع البروتين على الفايتوكروم (انظر الشكل 41-1) ضروريًّا للتَّفاعل مع البروتينات التي تعمل بوصفها عوامل استنساخ.

يعمل الفايتوكروم أيضًا عبر مسارات إشارة مفسفر البروتين (بروتين كاينيز). عندما يتحوَّل الفايتوكروم إلى الشَّكل P_{fr}، فإنَّ منطقة مفسفر البروتين الخاصة به ربما تقوم بفسفرة الحمض الأميني سيرين، وتربطه مع النّهاية الأمينية (N) للفايتوكروم نفسه (فسفرة ذاتية)، أو ربما تُفسفر سيرين بروتينًا آخر مُشتركًا في إشارة الضَّوء (الشكل 41-5). تُحفِّز الفسفرة سلسلة من تفاعلات الإشارة التي يُمكنها أن تُنشِّط عوامل استنساخ تُؤدي إلى استنساخ جينات يتحكَّم فيها الضَّوء.

على الرَّغم من أنَّ الفايتوكروم يشترك في مسارات إشارة مُتعدِّدة، فإنَّه لا ينشط مُباشرة تلك الـ 10% من المجموع الجيني لنبات رشاد الجدران. بدلًا من ذلك، يُنشِّط الفايتوكروم التعبير عن جينات تنظيمية رئيسة تُدير التفاعلات المُعقَّدة التي تُؤدي إلى تغيُّر شكلي ضوئي وتأودات ضوئية. التَّعبير الجيني هو الخطوة الأولى فقط، مع أداء الهرمونات أدوارًا مُهمة أيضًا.

استقصاء

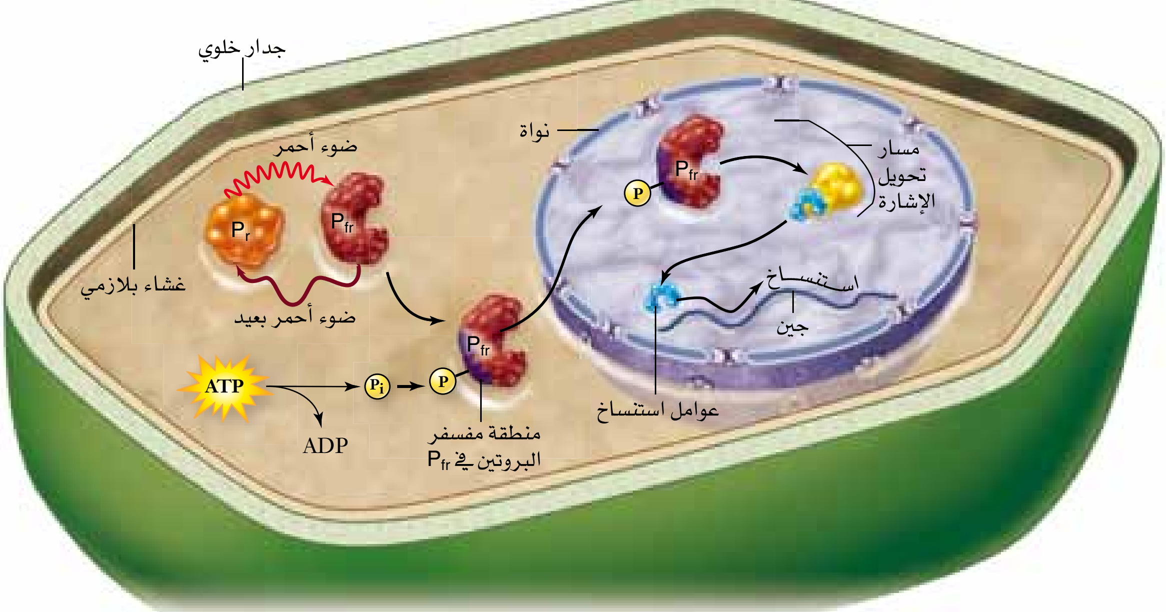
إذا أُعطيت بذرة لنبات بطفرة في موقع مفسفر بروتين الفايتوكروم، هل تتوقع أن تُشاهد أي استجابات تعتمد على الضَّوء الأحمر عند نموّ البذرة؟ فسِّر إجابتك.

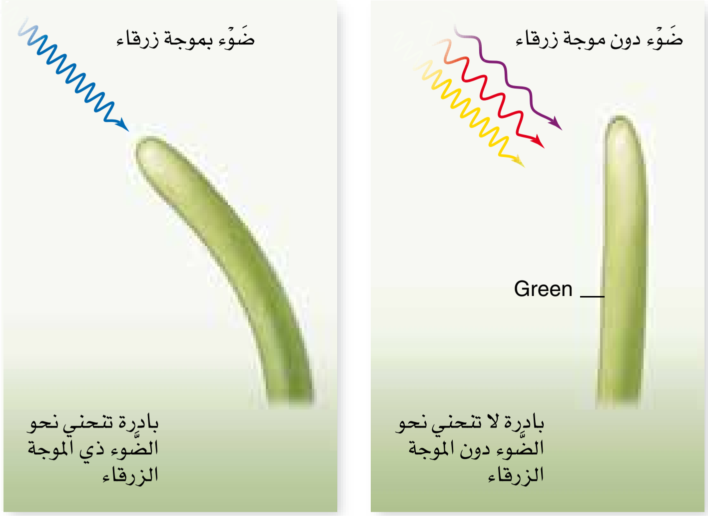
يُؤثر الضَّوء في النّموّ الاتجاهي

التَّأودات الضَّوئيّة *Phototropisms*، وهي استجابات نموّ اتجاهية، تُسهم في تباين شكل النّبات الكلي الذي نراه داخل النَّوع، مثل نموّ المجاميع الخضرية في اتجاه الضَّوء. التَّأودات – بالتَّحديد – مُثيرة للاهتمام؛ لأنَّها تتحدَّانا لكي نربط الإشارات البيئية مع الإحساس الخلوي بالإشارة، والتَّحويل إلى مسارات كيميائية حيوية، وفي النِّهاية استجابة نموّ مختلفة.

الشكل 41-5

منطقة كاينيز لـ P_{fr} تُفسفر P_{fr}، مُباشرة أو غير مُباشرة ما يُؤدي إلى تعبير جيني يتحكَّم فيه الضَّوء. في هذا المثال، تُؤدي الإشارة إلى إطلاق عامل استنساخ من مُعقَّد بروتيني.





الشّكل 41-6

التّأوّد الضّوئيّ. تنمو بادرات الشعير نحو الضَّوء ذي الموجة الزرقاء. تُشير الألوان إلى لون الضَّوء السَّاقط على البادرات. وتُشير الأسهم إلى اتجاه الضَّوء.

التّأوّد الضّوئيّ الإيجابي في السّيقان

استجابات التّأوّد الضَّوئيّ تشمل انحناء السِّيقان النَّامية وأجزاء النّبات الأخرى نحو مصادر الضَّوء ذي الطُّول الموجي الأزرق (مدى 460 نانومترًا) (الشكل 41-6). بشكل عام، السِّيقان موجبة التّأوّد الضّوئيّ، إذ تنمو نحو مصدر الضَّوء، ولكن مُعظم الجذور لا تستجيب للضَّوء، أو بحالات استثنائية، تُظهر استجابة ضَوْئِيَّة سالبة ضعيفة.

إن تفاعلات التّأوّد الضَّوئي للسِّيقان ذات قيمة تكيُّفية بشكل واضح، فهي تمنح النباتات تعرُّضًا أكبر للضَّوء المُتوافر. وإنها مُهمة أيضًا في تحديد نموّ أعضاء النّبات، ومن ثم، مظهر النّبات. قد تُظهر الأوراق المُنفردة أيضًا استجابات تأوّد ضَوْئِيٍّ؛ موقع الأوراق مُهم لفاعلية البناء الضَّوئيّ عند النّبات. ربما يكون الهرمون النباتي الأوكسين *Auxins*، المذكور في جزء لاحق، مُشتركًا في مُعظم استجابات النّموّ الضَّوئية للنباتات إن لم يكن في كلّها.

مُستقبلات الضَّوء الأزرق

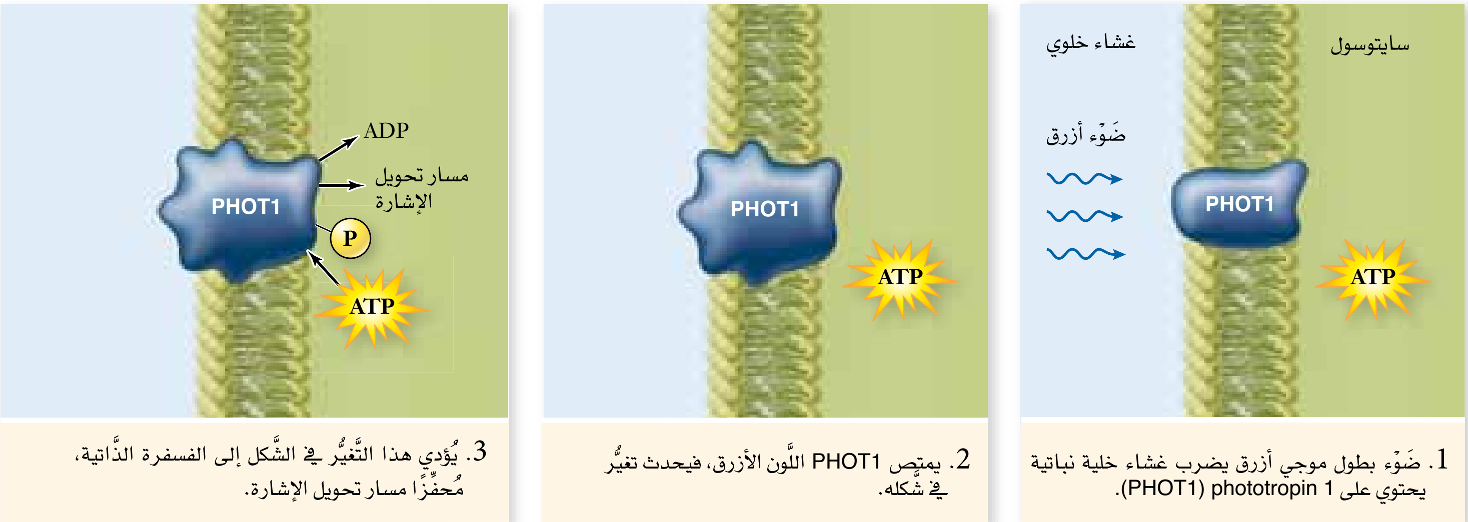
قاد التّعرّف الحديث إلى مُستقبلات اللّون الأزرق في النباتات إلى اكتشافات مُثيرة عن كيفية ربط الإشارة الضّوئية في النِّهاية مع استجابة تأود ضوئي. تمّ التّعرّف إلى مُستقبل ضوء أزرق يُدعى **فوتوتروبين 1 phototropin (PHOT1)** من خلال دراسة نبات ذي طفرة غياب التأود الضوئي.

يملك بروتين PHOT1 منطقتين حسَّاستين للضَّوء، تُغيِّران شكليهما استجابة للَّون الأزرق. يُنشِّط هذا التَّغيُّر منطقة أخرى على البروتين هي عبارة عن أنزيم مفسفِر (كاينيز). كلٌّ من PHOT1 ومُستقبل شبيه آخر، هو PHOT2، هما مُستقبلا مفسفِر خاصان بالنباتات. جزء من PHOT1 هو مفسفِر يقوم بالفسفرة الذَّاتية (الشكل 41-7). في الوقت الحالي، نفهم فقط الخطوات الأولى في عملية تحوُّل الإشارة هذه. وسوف يكون من المُثير إماطة اللِّثام عن قصة مسار تحويل الإشارة، ما سيُفسر كيفية نموّ النباتات نحو الضَّوء.

السَّاعات (الإيقاعات) اليومية غير مُعتمدة على الضَّوء، ولكنّه ينظمها

على الرَّغم من وجود إيقاعات أقصر، وكذلك أطول بكثير، فإنَّ **الإيقاعات اليومية Circadian rhythms** "حول اليوم" شائعة ومُنتشرة بشكل مُحدَّد بين المخلوقات حقيقية النّوى. إنَّها تربط دورة النَّهار واللَّيل على الأرض، على الرَّغم من أنَّها لا تحدث كل 24 ساعة تمامًا من حيث المدة الزَّمنية.

أول من عرَّف الإيقاعات اليومية هو عالِمُ الفلك الفرنسي، جين دي ميران، عام 1729، الذي درس نبات "السّت المستحيَّة" الحسَّاس (*Mimosa pudica*)، الذي يُغلق أوراقه في اللَّيل. عندما وضع دي ميران النباتات في ظلام تام، استمرت في "نومها" و "استيقاظها" كما لو كانت مُعرَّضة لليل ونهار. هذه واحدة من أربع خصائص من الإيقاع اليومي- إنَّه يجب أن يستمر في الحدوث في ظل غياب المُدخلات والأدلة الخارجية. ليس من الضرورة أن تتعرَّض النباتات ذات الإيقاع اليومي، حقيقة، لنمط من ضوء النَّهار أو العتمة لكي تحدث دورتها.



الشّكل 41-7

مُستقبل الضّوء الأزرق. يُنشِّط اللَّونُ الأزرقُ المنطقةَ الحسَّاسة للضَّوء لـ PHOT1، التي تحفِّز بدورها منطقة مفسفر PHOT1 لكي تتفسفر ذاتيًّا. هذه فقط الخطوة الأولى لمسار تحويل الإشارة الذي يُؤدي إلى التّأوّد الضّوئيّ.

إضافة إلى ذلك، يجب أن تكون مدة الإيقاع اليومي الزَّمنية 24 ساعة تقريبًا، وأنَّ الدورة يُمكن أن تُنظم أو أن يعاد ضبطها. على الرَّغم من أن النباتات التي تبقى في الظَّلام ستستمر في الدَّورة اليومية، فإنَّ مدة الدَّورة ربما تنزاح عن فترة النَّهار واللَّيل الحقيقية، فتُصبح غير مُتزامنة. في البيئة العادية، تنزاح الدَّورة إلى الدَّورة اليومية من خلال عمل الفايتوكروم ومُستقبلات الضَّوء الأزرق.

في حقيقيات النّوى الأخرى، ومن ضمنها الإنسان، هناك تناغمات يومية، ولربما جرَّبتَ اختلاف التَّوقيت عند سفرك بالطائرة قاطعًا مناطق عدَّة ذات توقيتات زمنية مختلفة. التَّعافي من اختلاف التَّوقيت يتطلب أن تنزاح إلى منطقة التَّوقيت الجديدة.

الميزة الأخرى للدَّورة اليومية، هي أنَّ الساعة يُمكنها أن تُعوِّض عن الفروق في درجات الحرارة، ولذلك تبقى الفترة ثابتة. هذه الميزة فريدة، بالاعتماد على ما نعرفه عن التَّفاعلات الكيميائية الحيوية؛ لأنَّ مُعظم مُعدَّلات التَّفاعلات تختلف بشكل واضح بالاعتماد على درجة الحرارة. توجد السَّاعات اليومية في كثير من المخلوقات، ويبدو أنها نشأت بشكل مُستقل مرات عدَّة.

تحدث تغيُّرات الإيقاع اليومي المُنعكسة في حركات الورقة بشكل نموذجي عن طريق تغيير ضغط الامتلاء للخلية؛ وسنصف هذه التَّغيُّرات في جزء لاحق.

على الرَّغم من أنَّ النباتات لا تستطيع التَّحرُّك بعيدًا عن الظُّروف المُثلى أو نحوها، فإنَّ بإمكانها أن تنمو وتتطوَّر استجابة للإشارات البيئية. يُغيِّر الضَّوء الأحمر شكل الفايتوكروم، ويُمكنه أن يُحفِّز عملية التَّشكُّل الضَّوئيّ. التَّأوُّدات الضَّوئية هي استجابة نموّ وحيدة الاتجاه نحو مصدر ضوء، هو غالبًا الأزرق. السَّاعات (الإيقاعات) اليومية هي ساعات ضبط داخلية تُحافظ على حركات النَّبات والاستجابات الأخرى مُتزامنة مع البيئة.

2-41 الاستجابات للجاذبية

عند إمالة نبات وتركه في مكانه، فإنَّ المجموع الخضري ينحني وينمو إلى الأعلى. يحدث الشَّيء نفسه عندما تدفع عاصفة نباتًا نحو أرض الحقل. هذه أمثلة على عملية **التَّأوُّد الأرضي Gravitropism**، أيّ استجابة النّبات لمجال الجاذبية الأرضية (الشكل 41-8؛ شاهد أيضًا مدخل الفصل). ولأنَّ النباتات تنمو أيضًا استجابة للضَّوء، فإنَّ فصل تأثيرات التَّأوّد الضَّوئيّ ضروري في دراسة التّأوّد الأرضي.

الشكل 41-8

استجابة النّبات للجاذبية. هذا النّبات وُضع أفقيًا وسُمِح له بالنُّمو لسبعة أيام. لاحظ الاستجابة الأرضية السَّلبية للمجموع الخضري.

استقصاء

أين تتوقع وجود التركيز الأعلى للأوكسين؟

تصطف النباتات مع مجال الجاذبية: نظرة عامة

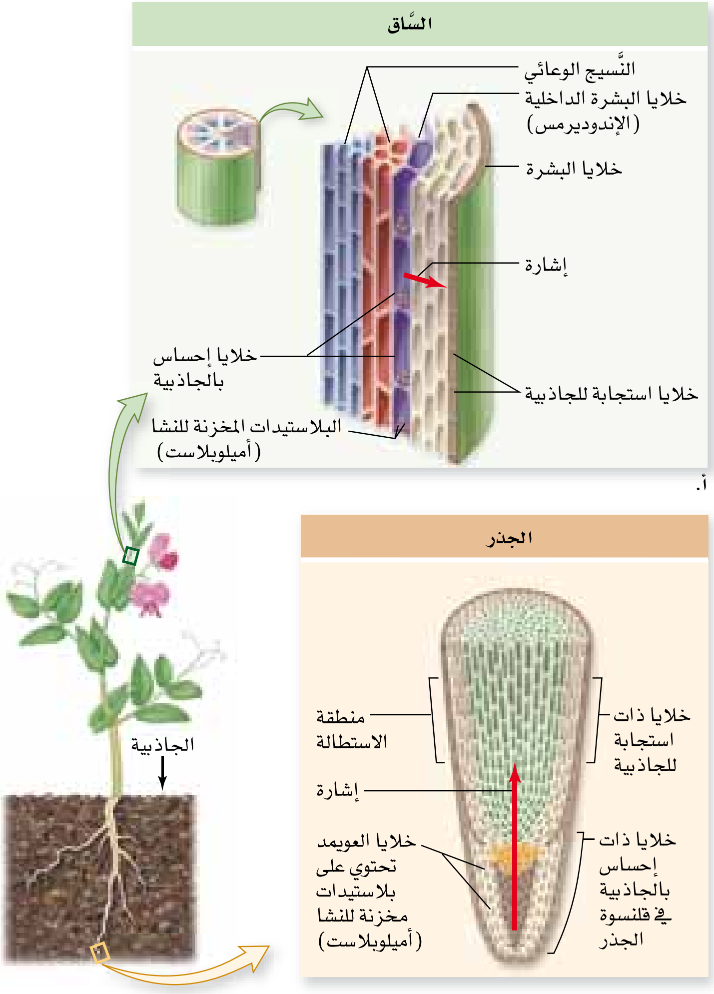
تُوجد استجابات التّأوّد الأرضي عند النّبات، عندما ينمو الجذر إلى الأسفل والمجموع الخضري نحو الأعلى. لماذا يمتلك المجموع الخضري استجابة تأود أرضي سلبية (ينمو بعيدًا عن مركز الجاذبية)، في حين يمتلك الجذر استجابة تأود أرضيّ إيجابية؟ يؤدي الأوكسين دورًا رئيسًا في استجابة التّأوّد الأرضي، ولكن يُمكن ألّا يكون الوحيد الذي ينقل معلومات الجاذبية الأرضية في النّبات.

سرَّعت القدرةُ على إجراء تجارب على مكوك الفضاء في بيئة خالية من الجاذبية الأرضية البحثَ في هذا المجال. وأضافت دراسة نباتات ذات طفرة في التّأوّد الأرضي أيضًا مزيدًا من المعلومات عن موضوع التّأوّد الأرضي. اقترح الباحثون أربع خطوات عامة تُؤدي إلى استجابة التّأوّد الأرضي، هي:

1. ترصد الخليّة الجاذبية الأرضية.
2. تُحوّل إشارة ميكانيكية إلى إشارة فسيولوجية في الخليّة التي أحسَّت بالجاذبية.
3. تُحوّل الإشارة الفسيولوجية في داخل الخليّة وفي خارجها إلى خلايا أخرى.
4. يحدث نموّ خلوي مُتمايز، مُؤثِّرًا في الخلايا في الجوانب "العُليا" و"السُّفلى" في الجذر، أو المجموع الخضري.

في الوقت الحالي، هناك جدل بين العلماء على خطوات الإحساس بالجاذبية. يتمُّ الإحساس بالجاذبية في المجموع الخضري على طول السَّاق في خلايا الإندوديرم التي تُحيط بالنَّسيج الوعائي (الشكل 41-9 أ)، وتحدث الإشارة في اتجاه خلايا البشرة الخارجية. أما في الجذور، فإن القلنسوةَ موقع الإحساس بالجاذبية، يجب أن تُحفِّز الإشارة استطالة خلوية مُتمايزة، وانقسامًا خلويًّا في منطقة الاستطالة (الشكل 41-9 ب).

في كلٍّ من المجاميع الخضرية والجذور، تغطس **بلاستيدات النَّشا Amyloplasts**، نحو مركز مجال الجاذبية الأرضية، وبذلك فهي ربما تكون مُشتركة في الإحساس بالجاذبية. تتفاعل بلاستيدات النَّشا مع الهيكل الخلوي. يؤدي الأوكسين دورًا واضحًا في نقل الإشارة بين الخلايا الحسَّاسة للجاذبية وتلك التي تحتوي على بلاستيدات نشا، والمكان الذي يحدث به النّموّ، لكن الرَّابط بين بلاستيدات النَّشا والأوكسين غير مفهوم بشكل كامل.



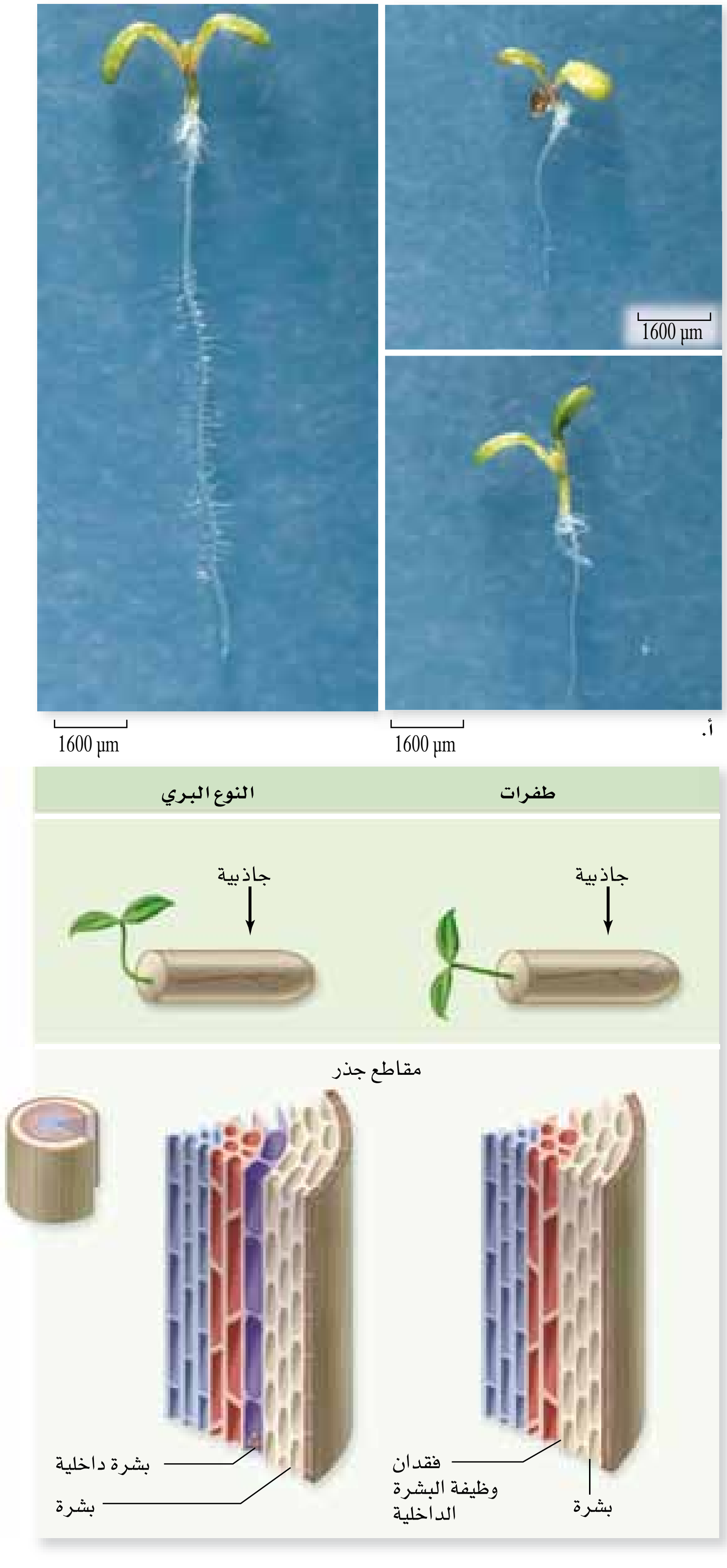
الشكل 41-9

مواقع الإحساس بالجاذبية والاستجابة لها في الجذور والمجاميع الخُضرية.

تنحني السِّيقان بعيدًا عن مركز الجاذبية

يجعل ازدياد تركيز الأوكسين على الجانب السُّفلي في السِّيقان الخلايا في تلك النَّاحية تنمو أكثر من الخلايا على الجانب العلوي. النَّتيجة هي انحناء السّاق إلى الأعلى بعكس قوة الجاذبية- بعبارة أخرى، استجابة جذب أرضي سالبة *Negative gravitropic response*. مثل هذه الفروق في تركيز الهرمون لم تُسجّل بصورة أفضل في الجذور. ومع ذلك، فسرعة نمو الجوانب العُليا للجذور المُتجهة أفقيًّا أسرع من نموّ الجوانب السُّفلى، مُسبِّبة نموّ الجذر في النِّهاية إلى الأسفل؛ تُسمى هذه الظاهرة استجابة جذب أرضي مُوجبة *Positive gravitropic response*.

تم تعريف نباتي رشاد الجدران؛ يحمل أحدهما طفرة الفزَّاعة، *Scarecrow (scr)*، والآخر طفرة الجذر القصير *Short root (shr)*، حيث لكلّ منهما طراز شكلي شاذّ للجذر، ولكن الطفرتين تؤثران أيضًا في التّأوّد الأرضي للمجموع الخضري (الشكل 41-10). الجينان كلاهما ضروريان للتَّطور الطَّبيعي للبشرة الداخلية (الإندوديرم) (انظر الشكل 36-16). دون بشرة داخلية فعالة بشكل تام، تفقد السِّيقان الاستجابة الطَّبيعية للجاذبية. تحمل خلايا البشرة الداخلية هذه بلاستيدات نشا في السِّيقان، وفي النباتات ذات الطَّفرة، تفشل البشرة الداخلية للسَّاق في التَّمايز وإنتاج بلاستيدات نشا حسَّاسة للجاذبية.



الشكل 41-10

بلاستيدات النَّشا في إندوديرم السَّاق مطلوبة للتَّأود الأرضي. أ. طفرات *scr* و *shr* في رشاد الجدران تمتلك تطوّر جذر غير طبيعي؛ لأنَّها لا تمتلك طبقة إندوديرم (بشرة داخلية) مُتمايزة بشكل تام. ب. يمتد خلل البشرة الداخلية في السَّاق، مانعًا الاستجابة مُوجبة التّأوّد الأرضي التي تحدث في الأنواع البرية.

تنحني الجذور نحو مركز الجاذبية

في الجذور، تقع الخلايا الحسَّاسة للجاذبية في القلنسوة، والخلايا التي تقوم بالنّموّ غير المُتماثل هي في الحقيقة موجودة في منطقة الاستطالة البعيدة، وهي الأقرب إلى القلنسوة. كيف تنتقل هذه المعلومات عبر هذه المسافة هو سؤال مُثير للاهتمام. ربما يؤدي الأوكسين دورًا، ولكن عند تثبيط نقل الأوكسين، وُجِدَ أنه لاتزال تحدث استجابة جذب أرضي في منطقة الاستطالة البعيدة. لقد افتُرِضَ وجودُ نوع من الإشارة الكهربائية التي تتضمن استقطابًا غشائيًّا، وقد فُحصت هذه الفرضيةُ على متن مكوك الفضاء. إلى الآن، لم يتم الحُكم على الآلية الصَّحيحة.

يؤكد العدد المُتزايد من طفرات الأوكسين في الجذور أنَّ للأوكسين دورًا في التَّأوّد الأرضي، على الرغم من أنَّه ربما ليس إشارة طويلة المدى بين قلنسوة الجذر ومنطقة الاستطالة. فالطَّفرات التي تُؤثِّر في دخول الأوكسين وخروجه يُمكن أن تلغي استجابة الجذب الأرضي عن طريق تغيير اتجاه نقل هذا الهرمون.

وقد تُفاجأ عندما تعلم أنَّ جذور بعض النباتات في الغابات المطرية الاستوائية، ربما تنمو فوق سيقان النباتات المُجاورة، بدلًا من نموّها الطَّبيعي كغيرها من الجذور. ويبدو أن مياه المطر تُذيب المواد الغذائية، أولًا، في أثناء مرورها عبر أوراق الجُزء العلوي من الغابة، وثانيًا، عند جريانها عبر جذوع الأشجار. يُعتمد على هذا الماء بوصفه مصدرًا مصدر للمواد الغذائية أكثر من تربة الغابة المطرية الفقيرة بالمواد الغذائية، حيث تنغرس النباتات. إنَّ تفسير هذه الظاهرة بالاعتماد على الفرضية الحالية يُعدّ تحدّيًا. لقد اقترح الباحثون أنَّ الجذور أكثر حساسية للأوكسين من المجاميع الخضرية، وأنَّ الأوكسين في الحقيقة ربما يُثبِّط النّموّ على الجهة السُّفلية من الجذور، مُسبِّبًا استجابة جذب أرضي مُوجبة. وربما تنخفض في هذه النباتات الاستوائية، حساسية الجذور للأوكسين.

عادة، يجعل التَّأوّد الأرضي، أو استجابة النباتات للجاذبية الأرضية، المجاميع الخضرية تنمو إلى الأعلى (تأود أرضي سلبي) في حين تنمو الجذور إلى الأسفل (تأود إيجابي).

3-41 الاستجابة للمُنبهات الميكانيكية

تستجيب النباتات للَّمس والمُنبهات الميكانيكية الأخرى بطرق عدَّة، بناءً على نوع النباتات والمُنبه. في بعض الحالات، تُغيِّر النباتات شكلها بصورة دائمة استجابةً لضغوط ميكانيكية، بعملية تُدعى **التَّشكُل اللَّمسي Thigmomorphogenesis**. يُمكن رؤية هذا التَّغيُّر في الاتجاه الذي تنمو فيه الأشجار، حيث تهبُّ الرِّياح من جهة واحدة. استجابات أخرى تكون مُنعكسة وتحدث في مدة قصيرة، كما عند سقوط أوراق نبات الميموزا (السّت المستحيّة) استجابة للَّمس. هذه الاستجابة ليست تأودًا، ولكنها حركات امتلاء تحدث بسبب تغيُّرات في ضغط الماء الدَّاخلي.

يُمكن أن يُحفِّز اللَّمس استجابات نموّ غير مُنعكسة

التَّأوّد اللّمسيّ Thigmotropism هو نموّ اتجاهي لنبات أو جزء منه استجابة لمُلامسته لجسم، كجسم حيوان، أو نبات آخر، أو حتى الرِّيح (الشكل 41-11). **الاستجابات اللَّمسية Thigmonastic responses** شبيهة بالتَّأوّد اللَّمسي، ما عدا أنَّ اتجاه الاستجابة يبقى كما هو بغض النَّظر عن اتجاه المُنبه.

النباتات الطويلة النَّحيلة أكثر احتمالًا لأن تنكسر عند هبوب الرِّياح أو في عاصفة مطرية من النباتات القصيرة عريضة السلاميات. الإشارات البيئية مثل الرِّياح دائمة الهبوب، أو احتكاك نبات مع آخر كافية لتحفيز تغيُّر شكلي يؤدي إلى منطقة سلاميات أسمك وأقصر. وفي بعض الأحيان، يُعَدُّ تكرار لمس نبات بأصبع كافٍ ليُسبِّب تغيُّرات في نموّ النّبات.

المحاليقُ *Tendrils* سيقانٌ مُتحورةٌ تستعملها بعض الأنواع لتُثبِّت نفسها في البيئة. عندما يُلامس المحلاق جسمًا، فإنَّ خلايا بشرة مُتخصِّصة تحس بالتَّلامس، وتبدأ بالنّموّ غير المُتساوي، مُسبِّبة التفاف المحلاق حول الجسم، أحيانًا خلال 3 إلى 10 دقائق فقط. ويبدو أن هرموني الأوكسين والإيثيلين، يشتركان في حركات المحلاق هذه، ويُمكن لهما أن يُحفِّزا الالتفاف حتى دون وجود مُؤثِّر التَّلامس. بشكل مُثير للاهتمام، تلتف محاليق بعض النباتات نحو موقع المُنبه (نموّ تأوّد لَمسِيّ)، في حين قد تلتف محاليق أنواع أخرى في اتجاه عقارب الساعة دائمًا، بغض النَّظر عن جهة المحلاق التي تتلامس مع الجسم. في بعض النباتات الأخرى، مثل ياسمين البر، واللّبلاب، والهالوك، تلتف أعناق الأوراق، أو سيقان غير مُتحورة حول سيقان أخرى أو أجسام صلبة.

من أكثر استجابات اللَّمس مأساوية إطباق صائد الذُّباب فينوس. كما ناقشنا في الفصل الـ 39، تغلق الأوراق المُتحورة لصائد الذُّباب استجابة لمُؤثِّر لَمس، مُلتقطة الحشرات، أو مصادر البروتين المُحتملة الأخرى. يُمكن لصائد الذُّباب أن يُغلق

الشكل 41-11

التَّأوّد اللَّمسي. الاستجابة اللَّمسية لهذين السَّاقين المُزدوجتين تجعلهما تلتفان حول جسم تلامسا معه.

خلال 0.5 ثانية. تُسبِّب خلايا البشرة أو خلايا الطبقة المُتوسطة المُتضخمة لصائد الذُّباب إغلاق المصيدة. سرعة إغلاق المصيدة يُحفِّزها شكل الورقة، التي تنقلب بين الشّكلين المُقعَّر والمُحدَّب.

ما هو مُثير في هذه الاستجابة بالتَّحديد هو أنّ الخلايا الخارجية تنمو فعلًا. فقد تُصبح جدران الخلايا طرية استجابة لإشارة كهربائية تتحرَّك من خلال الورقة عند لمس شعرات التَّحفيز، ويدفع ضغط امتلاء الماء ضد الجدران الطرية إلى تضخم الخليّة. تختلف آلية النّموّ هذه عن حركات الامتلاء الأخرى (سنُناقش هذا بعد قليل) لأنَّ الماء الموجود داخل الخليّة حاليًا، لم ينتقل إليها استجابة للإشارة الكهربائية.

إن تمَّ إمساك فريسة قابلة للهضم، فإنَّ المصيدة ستفتح بعد 24 ساعة من خلال نموّ الخلايا الدَّاخلية للمصيدة. ويُمكن لاستجابة النّموّ هذه أن تُحفَّز فقط أربع مرات تقريبًا قبل أن تموت الورقة، ربما بسبب الحاجة الكبيرة للطَّاقة، ولأنَّ ورقة صائدة الذُّباب المُنفردة تنفذ منها الطَّاقة.

لقد ثبت أنَّ رشاد الجدران نبات قيِّم بوصفه نموذجًا لدراسة استجابات النّبات للَّمس. تمَّ التّعرّف إلى جين يتمُّ التعبير عنه بمُستويات أكبر بـِ 100 ضعف بعد 10 إلى 20 دقيقة من اللَّمس. الجين مسؤول عن بروتين شبيه بالكالموديولين الذي يرتبط بأيونات الكالسيوم، المسؤولة عن عدد من العمليات الفسيولوجية في النّبات. بمعرفتك لقيمة الوراثة الجُزيئية في تفصيل المسارات الواصلة بين الإشارة البيئية واستجابة النّموّ، يُوفِّر جين اللَّمس هذا خطوة أولى واحدة في فهم كيفية استجابة النباتات للَّمس.

الاستجابة المُنعكسة للَّمس والمُنبهات الأخرى تتضمَّن ضغط الامتلاء

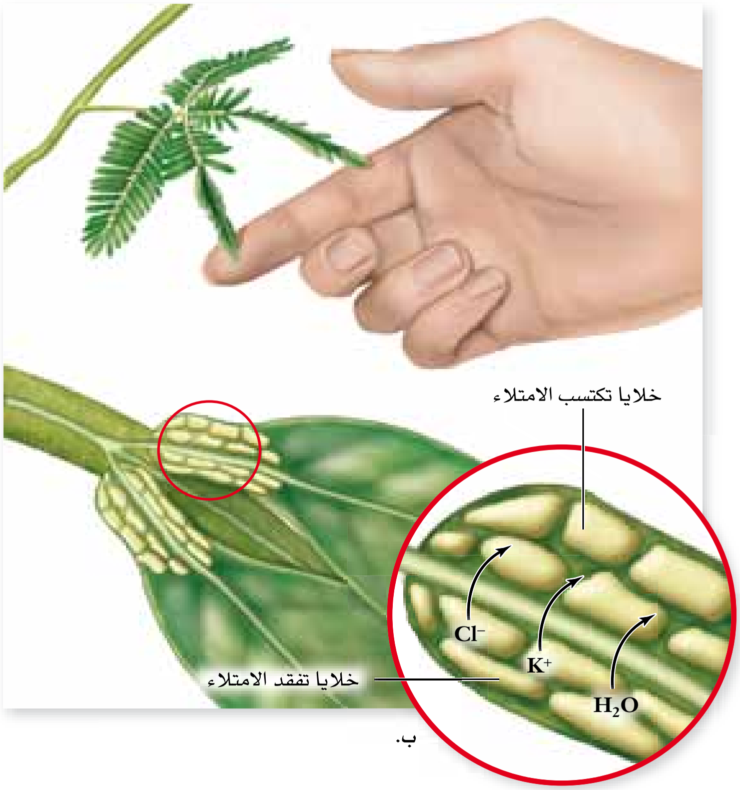
بخلاف التَّأودات، تعتمد بعض حركات النباتات التي يُحفِّزها اللَّمس لا على استجابات نموّ، ولكنها تنشأ بدلًا من ذلك عن طريق تغيُّرات متعلقة بضغط الامتلاء لخلايا مُحدَّدة. ضغط الامتلاء، كما سبق ذكره في الفصل الـ 38، هو ضغط داخل الخليّة الحية ناتج عن انتشار الماء إلى داخلها. إذا غادر الماء خلايا مُمتلئة، فإنَّ الخلايا قد ترتخي، مُسبِّبًا حركة النّبات؛ وعلى العكس، دخول الماء إلى خلية مُرتخية ربما يُسبِّب أيضًا الحركة، حيث تُصبح الخليّة مُمتلئة مرة أخرى.

تمتلك كثير من النباتات، ومن ضمنها العائلة البقولية، حركات أوراق استجابة للَّمس، أو لمُنبهات أخرى. بعد التَّعرُّض للمُنبه، تكون التَّغيُّرات في توجُّه الورقة مُرتبطة أكثر مع تغيُّرات سريعة في ضغط الامتلاء في **الوسائد Pulvini**، وهي انتفاخات مُتعدِّدة الخلايا ذات جانبين توجد في قاعدة الورقة أو الوريقة. عند تعرُّض أوراق ذات وسائد، مثل تلك التي في نبات الميموزا الحسَّاس (*Mimosa pudica*)، للتَّنبيه من قبل الرّيح، أو الحرارة، أو اللمس، أو في بعض الأحيان، الضَّوء الشديد، تتولَّد إشارة كهربائية، ومن ثَمَّ تتحوَّل إلى إشارة كيميائية، مع هجرة أيونات البوتاسيوم يتبعها الماء من خلايا في نصف الوسادة إلى الفراغ بين خلايا النِّصف الآخر من الوسادة.

فقدان ضغط الامتلاء في نصف الوسادة يجعل الورقة "تنثني". حركات الأوراق والوريقات في النّبات الحسَّاس تكون سريعة بشكل خاص؛ إذ يحدث الانثناء خلال ثانية أو ثانيتين بعد لمس الأوراق (الشكل 41-12). بعد مدة تتراوح من 15 إلى 30 دقيقة من انثناء الأوراق والوريقات، ينتشر الماء عائدًا إلى الخلايا التي غادرها نفسها، وتعود الورقة إلى وضعها الأصلي.

بعض حركات الامتلاء يُحفِّزها الضَّوء. على سبيل المثال، أوراق بعض النباتات قد

أ.



ب.

الشكل 41-12

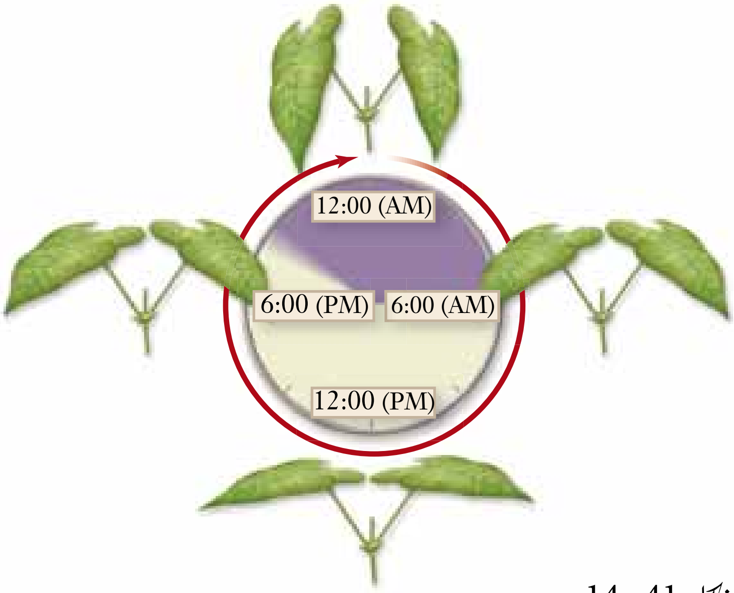
النّبات الحسَّاس ميموزا (السّت المستحيَّة) (*Mimosa pudica*). أ. أنصال أوراق الميموزا مقُسَّمة إلى وُريقات عدَّة؛ عند قاعدة كلّ وريقة يُوجد تركيب مُنتفخ يُدعى الوسادة. ب. التَّغيُّر في ضغط الامتلاء يجعل الوريقات تنطوي استجابة للمُؤثِّر. عندما تُلمس الأوراق (الورقتان المركزيتان)، تتحرَّك الأيونات إلى الجهة الخارجية من الوسادة، فيتبعها الماء بالخاصية الأسموزية، ويُؤدي التَّناقص في ضغط الامتلاء الدَّاخلي إلى الانطواء.

الشكل 41–13

تتبُّع الشَّمس. أزهار دوار الشَّمس هذه تتبع حركة الشَّمس كلّ يوم.

تتبَّع الشَّمس، وتترتب أنصالها بزوايا قائمة معها؛ أما كيف يتمُّ التَّحكُّم في اتجاهها، على كلّ حال، فمازال غير مفهوم بشكل جيد. يُمكن لهذه الأوراق أن تتحرَّك بسرعة كبيرة (تصل إلى نحو 15 درجة في الساعة). هذه الحركة تزيد من فعالية البناء الضَّوئيّ، وهي شبيهة بالألواح الشَّمسية المُصمَّمة لتتبُّع الشَّمس (الشكل 41-13).

بعض أشهر التَّغيُّرات المُنعكسة التي سببها ضغط الامتلاء هي الإيقاعات اليومية المُشاهدة في الأوراق والأزهار التي تتفتح خلال النَّهار، وتُغلق خلال الليل، أو العكس. على سبيل المثال، أزهار نباتات الساعة الرَّابعة تفتح في الرَّابعة عصرًا، وبتلات أزهار الرَّبيع المسائية تتفتح في اللَّيل. كما ذكرنا سابقًا، تُغلق أوراق النّبات الحسَّاس في اللَّيل. أوراق الفاصولياء تكون أفقية خلال النَّهار عندما تكون وسائدها مُمتلئة، ولكنها تُصبح عمودية تقريبًا في اللَّيل عندما تفقد وسائدها الامتلاء (الشكل 41-14). حركات النَّوم هذه تُقلِّل فقدان الماء عن طريق النَّتح خلال اللَّيل، ولكنها تزيد من مساحة سطح البناء الضَّوئيّ خلال النَّهار.



الشكل 41–14

حركات النَّوم في أوراق الفاصولياء. في نبات الفاصولياء، تكون أنصال الورقة أفقية في النَّهار وعمودية خلال اللَّيل.

التّأوّد اللَّمسي والحركاتُ النَّاتجة عن اللَّمس استجابات نموّ للنبات عند اللَّمس. حركات الامتلاء للنباتات مُنعكسة، وتتضمَّن تغيُّرات في ضغط الامتلاء لخلايا مُحدَّدة.

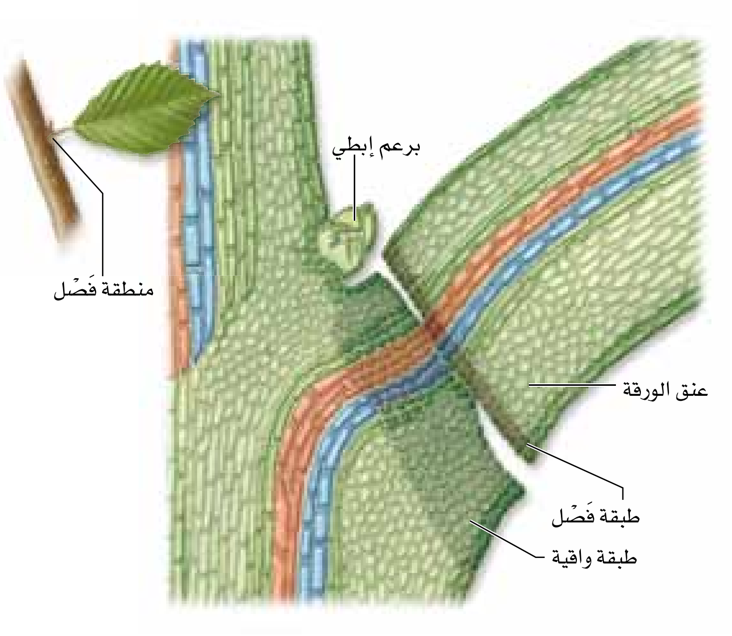
4-41 الاستجابات للماء ولدرجة الحرارة

في بعض الأحيان، لا يعد تحوير اتجاه نموّ النّبات كافيًا لحماية النّبات من الظُّروف القاسية. فالقُدرة على إيقاف النّموّ والدُّخول في مرحلة سكون عندما تكون الظُّروف غير مُناسبة، مثل التَّغيُّرات الموسمية في درجات حرارة الجو، توفّر ميزة بقاء. أوضح مثال لذلك هو سكون البذور، ولكن هناك طرقًا أخرى لتحمُّل الأوقات السيئة أيضًا.

طوَّرت النباتات أيضًا تكيفات لتذبذبات درجات الحرارة قصيرة المدى، مثل تلك التي تحدث في أثناء موجة حارة أو برد مُفاجئ. تشمل هذه الإستراتيجيات تغيُّرات في تركيب الغشاء وإنتاج بروتينات الصَّدمة الحرارية.

سكون النبات استجابة لكلٍّ من الماء، ودرجة الحرارة، والضَّوء

في المناطق المُعتدلة، نربط السُّكون مع الشِّتاء بشكل عام، حيث درجات الحرارة تحت الصِّفر، وما يُرافق ذلك من عدم توافر الماء ما يجعل نموّ النّبات مُستحيلًا. خلال هذا الموسم، تبقى براعم الشُّجيرات والأشجار مُتساقطة الأوراق في حالة سكون، وتبقى القمم النَّامية المرستيمية محمية بشكل جيد داخل حراشف مطوية. تقضي الأعشاب المُعمِّرة الشتاء تحت الأرض، على شكل سيقان قصيرة،



الشكل 41–15

فَصْل الورقة. تُسبِّب تغيُّرات هرمونية في منطقة الفَصْل في الورقة فَصْل الأوراق. تتمايز طبقتان من الخلايا في منطقة الفَصْل إلى طبقة واقية وطبقة الفَصْل. حالما ينكسر البكتين في طبقة الفَصْل، يُمكن للرِّياح والمطر أن يفصلا الورقة عن السَّاق بسهولة.

أو جذور مليئة بالغذاء المخزون. يقضي كثير من أنواع النباتات الأخرى، مثل أغلب النباتات الحولية، الشِّتاء على شكل بذور. يبدأ السُّكون على الأغلب بتساقط الأوراق، التي ربما شاهدتها تحدث في الأشجار مُتساقطة الأوراق في الخريف.

فَصْل الأعضاء

تبدأ الأوراق بالتَّساقط حالما يدخل النَّبات حالة السُّكون. تُسمّى عملية تساقُط الأوراق أو البتلات **الفَصْل Abscission**.

يُمكن أن يكون الفَصْل مُفيدًا حتى قبل بدء عملية السُّكون. فعلى سبيل المثال، الأوراق الظَّليلة التي لم تعد مُنتجة بالبناء الضَّوئيّ يُمكن أن تسقُط. والبتلات، وهي أوراق مُتحورة، يُمكنها أن تسقط حال حصول التَّلقيح. أزهار السّحلبيّات تبقى غضّة مددًا زمنية طويلة، حتى في محل بيع الأزهار؛ على كلّ حال، حالما يحصل التَّلقيح، يتمُّ تحفيز تغيُّر هرموني يُؤدي إلى سقوط البتلات. هذه الإستراتيجية تبدو معقولة في عمليات حساب الطَّاقة؛ لأنَّ البتلات أصبحت غير ضرورية في جذب المُلقِّحات. لهذا، إحدى إيجابيات فَصْل الأعضاء هي التخلص من نقاط استهلاك المواد الغذائية، حفاظًا على المصادر.

على مُستوى أكبر، تُكوِّن النباتات مُتساقطة الأوراق في المناطق المُعتدلة أوراقًا جديدة في الرَّبيع، وتخسرها في الخريف. في المناطق الاستوائية، يرتبط تكوين الأوراق المُتتابع وسقوطها في بعض الأنواع بالمواسم الرَّطبة والجافة. تُغيِّر النباتات دائمة الخضرة، مثل مُعظم الصُّنوبريات، أوراقها، بشكل كامل عادةً كلّ سنتين إلى سبع سنوات، فتفقد بشكل دوري بعض الأوراق، ولكن ليس كلّها.

يتطلَّب الفَصْل تغيُّرات في منطقة الفَصْل *Abscision zone* عند قاعدة عنق الورقة (الشكل 41-15). تُنتج الأوراق اليافعة هرمونات (خاصةً السايتوكاينين) تُثبِّط تطور طبقات الخلايا المُتخصِّصة في هذه المنطقة. تحدث تغيُّرات هرمونية كلما زاد عمر الورقة، وتتمايز طبقتان من الخلايا؛ طبقة واقية *Protective layer*، وهي قد تكون خلايا عدَّة عرضًا، وتتكوَّن على قاعدة عنق الورقة من جهة السَّاق. تتشرَّب هذه الخلايا بالسوبرين، وهو كما تَذْكُرُ مادة شمعية غير مُنفذة للماء. في حين تتكوَّن طبقة الفصل *Separation layer* على قاعدة عنق الورقة من جهة نصل الورقة؛ تنقسم خلايا طبقة الفصل أحيانًا، وتنتفخ، وتُصبح هُلامية.

عند هبوط درجة الحرارة، أو عندما تنخفض شدَّة الضَّوء ومدّته، أو عند وقوع تغيُّرات بيئة أخرى، تقوم أنزيمات بتحطيم البكتين الموجود في الصفائح الوسطى لخلايا طبقة الفصل. ويُمكن بعد ذلك للرِّيح أو للمطر أن يفصل الورقة عن السَّاق بسهولة. وما يبقى هو عبارة عن ندبة ورقية مُغلقة محمية من غزو البكتيريا أو مُسبِّبات المرض الأخرى.

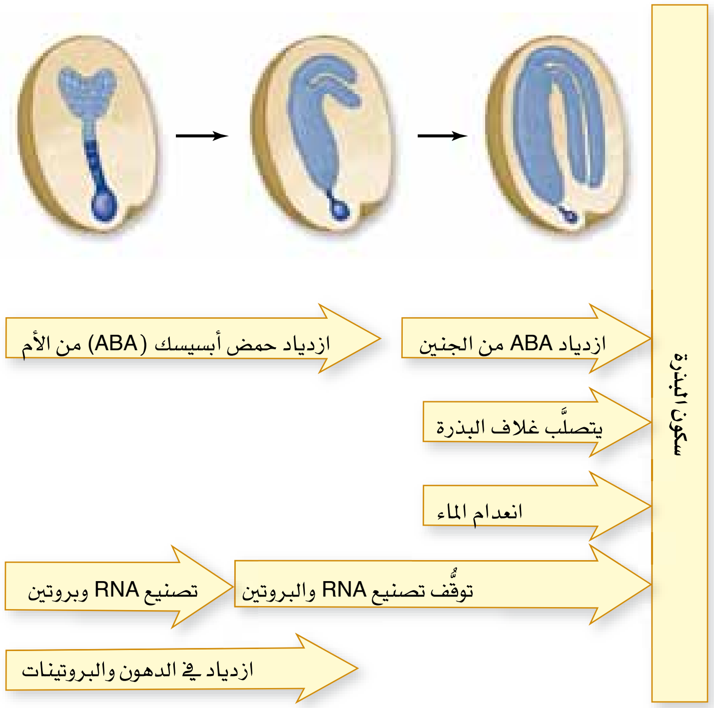
في أثناء تكوُّن منطقة الفَصْل، تتحطم صبغات الكلوروفيل الخضراء الموجودة في الورقة، كاشفةً الألوان الصفراء والبرتقالية للصَّبغات الأخرى، مثل الكاروتينويدات، التي غطَّتها سابقًا الألوان الخضراء الكثيفة. في الوقت نفسه، قد تتراكم أيضًا صبغات حمراء أو زرقاء تذوب في الماء تُدعى أنثوسيانين *Anthocyanins* وبيتا سيانين *Beta-cyanins* في فجوات خلايا الورقة- وتُسهم كلُّها في تنوُّع ألوان الأوراق في الخريف (الشكل 41-16).

سكون البذور

إن الإبداع التَّطوري المُدهش للنباتات البذرية هو البذرة السَّاكنة التي تسمح لأجنة النَّبات أن تنتظر حتى تُصبح ظروف الإنبات مُثلى. يُمكن للبذور في بعض الأحيان أن تتحمَّل انتظارًا يصل إلى مئات السِّنين (الشكل 41-17). في الظُّروف الفصلية الجافة، يحدث سكون البذرة خلال الفصل الجاف، وهو عادةً الصَّيف. إن سقوط المطر يُحفِّز الإنبات عندما تُصبح ظروف البقاء مُناسبة أكثر.

الشكل 41–16

تغيُّرات في ألوان الأوراق خلال الفَصْل



الشكل 41-17

سكون البذرة. تراكُم الغذاء الاحتياطي، وتكوين غلاف البذرة، وانعدام الماء، كلُّها خطوات ضرورية تُؤدي إلى السُّكون. هرمون حمض الأبسيسيك (ABA) من كل من نسيج الجنين والأم ضروريّ للسُّكون.

توجد النباتات الحولية غالبًا في مناطق جفاف فصلي. البذور مُناسبة للسَّماح للنباتات الحولية باجتياز الفصل الجاف، عندما لا يكون هناك ماء كافٍ. وعندما يهطل المطر، يُمكن لهذه البذور أن تنبُت، ويُمكن للنبات أن ينمو بسرعة، مُتكيفًا مع الفترات القصيرة نسبيًّا التي يتوافر فيها الماء.

غطَّى الفصل الـ 37 بعض الآليات التي يتطلبها كسر سكون البذرة والسَّماح للإنبات تحت الظُّروف المُناسبة. تشمل هذه الآليات غسل الماء للمواد التي تُثبِّط الإنبات أو الكسر الميكانيكي لِغُلُف البذور بسبب الانتفاخ الأسموزي، وهي طريقة مُناسبة بالتَّحديد لتشجيع النُّموّ في المناطق الجافة فصليًّا.

قد تبقى البذور ساكنة مددًا زمنية طويلة بشكل مُدهش. تمتلك كثير من البقوليات بذورًا صلبة، وهي بذلك غير مُنفِّذة للماء والأكسجين. هذه البذور غالبًا ما تستمر عقودًا أو حتى أطول دون رعاية خاصة؛ ستُنبت البذور في النِّهاية عندما تتكسَّر غُلُفها، ويتوافر الماء. هناك بذور عمرها آلاف السَّنوات نبتت بنجاح!

يُمكن أن تُطلق درجات الحرارة المُناسبة، وطول اليوم، وكميات الماء البراعم، والسِّيقان والجذور تحت الأرضية، والبذور من حالة سكون. وتختلف المُتطلبات بين الأنواع. فعلى سبيل المثال، تنبُت بعض بذور الأعشاب الضَّارة في الفترات الأبرد من السَّنة، ولا تنبُت في الفترات الأدفأ. ويُمكن أن يكون لاختلافات طول النَّهار تأثير قوي في السُّكون. مثلًا، يكون سكون الشَّجرة في المناطق المُعتدلة شائعًا عندما يكون النهار قصيرًا، ولكن لا يكون شائعًا في الأشجار الاستوائية التي تنمو قريبًا من خط الاستواء، حيث يكون طول النَّهار ثابتًا تقريبًا بغض النَّظر عن الفصل.

يُمكن للنباتات أن تتحمَّل درجات الحرارة القُصوى

تتغيَّر درجات الحرارة بسرعة في بعض الأحيان، ويكون السُّكون غير مُمكن. كيف تتحمَّل النباتات درجات الحرارة القُصوى؟ يساعد عددٌ من التكيفات، ومن ضمنها إستراتيجيات الاستجابة السريعة، النباتاتِ على تجاوز البرودة المُفاجئة أو الحرِّ الشَّديد المُفاجئ.

البرودة المُفاجئة

معرفتنا لتركيب الدّهون بأغشية النّبات يُمكن أن تُنَبِّئَنا فيما إذا كان النّبات سيكون حسَّاسًا أو مُقاومًا للبرودة المُفاجئة. تتصلَّب الدّهون المُشبعة على درجات حرارة عالية؛ لأنَّها تتراص قريبًا مع بعضها بشكل أكبر (الفصل الـ 5)، لذلك كلما زادت الدهون غير المُشبعة في الغشاء، أصبح أكثر مُقاومة للبرودة المُفاجئة. لقد أثبتت نباتات رشاد الجدران المُعدَّلة وراثيًّا، بحيث تحتوي نسبة أعلى من الأحماض الدُّهنية المُشبعة أنَّها أكثر حساسية للبرودة المُفاجئة.

عندما تحدث البرودة المُفاجئة، يُحوِّل الأنزيمُ مزيل الإشباع الرَّوابطَ الأحاديَة في الدّهون المُشبعة إلى روابط مُزدوجة. تُقلِّل هذه العملية درجة الحرارة التي يُصبح عندها الغشاء صلبًا، ولا يعمل بشكل مُناسب.

إنَّ الأغشية غير المشبعة بشكل كبير غير كافية لحماية النباتات من درجات الحرارة المُتجمدة. عند التَّجمُّد، تتشكَّل بلورات الثلج، وتموت الخلايا من انعدام الماء، لا يوجد ماء سائل كافٍ لعمليات الأيض. لكن بعض النباتات، على كل حال، تملك القُدرة على الوصول لحالة **التَّبريد الشديد Supercooling** وتَحَمُّلِ درجات حرارة مُنخفضة قد تصل إلى 40°س تقريبًا. يحدث التَّبريد الشديد عندما يكون تكوين بلورات الثَّلج محدودًا، وتوجد البلورات في الفراغات خارج الخلوية، حيث لا يُمكن لها أن تُحطِّم عُضيّات الخليّة. إضافة إلى ذلك، يجب على خلايا هذه النباتات أن تكون قادرة على تحمُّل انعدام الماء التَّدريجيّ.

يُمكن تفسير اكتساب تَّحمُّل البرودة أو التَّجمُّد عند انخفاض درجة الحرارة بزيادة تركيز المواد الغذائية. إضافة إلى ذلك، تمنع البروتيناتُ المُضادة للتَّجمُّد بلوراتِ الثَّلج من التَّكوُّن. يُمكن لبلورات الثَّلج أيضًا أن تتكوَّن (تتكاثف) حول بكتيريا توجد طبيعيًّا على سطح الورقة. وقد تمَّ تعديل بعض أنواع البكتيريا بالهندسة الوراثية، بحيث لا تُكاثف بلورات الثلج حولها. يُمكن أن يُوفِّر رشُّ الأوراق بهذه البكتيريا المُعدَّلة مُقاومة للصَّقيع في بعض المحاصيل.

درجات الحرارة العالية

يُمكن لدرجات الحرارة العالية أن تكون مُؤذية؛ لأنَّ البروتينات تتحطَّم، وتفقد وظيفتها عند ارتفاع الحرارة. فإذا ارتفعت درجة الحرارة 5° إلى 10° س، فإنه يتمُّ إنتاج **بروتينات الصَّدمة الحرارية Heat shock proteins (HSPs)**. يُمكن لهذه البروتينات أن تُثبِّت بروتينات أخرى، وبذلك فهي تبقى مثنَّاة، ولا تتلف على درجات حرارة عالية. في بعض الحالات، يُمكن لبروتينات الصَّدمة الحرارية المُحفَّزة عن طريق زيادة درجة الحرارة أيضًا أن تحمي النباتات من ضغوط أخرى، بما في ذلك البرودة المُفاجئة.

يُمكن للنباتات أن تتحمَّل درجات الحرارة المُميتة إن تعرَّضت تدريجيًّا لدرجة حرارة مُتزايدة. تمتلك هذه النباتات تحمُّلًا حراريًّا مُكتسبًا *Acquired thermotolerance*. يتمُّ تعلُّم المزيد عن التكيف لدرجات الحرارة عن طريق عزل طفرات عاجزة عن اكتساب التَّحمُّل الحراري، من ضمنها طفرات تحمل الاسم المُناسب، أو طفرات *hot* في نبات رشاد الجدران. أحد جينات *HOT* مسؤول عن تصنيع جزيء بروتينات الصَّدمة الحرارية. من خلال التّعرُّف إلى جينات *HOT* الأخرى تبيَّن أنَّ التَّحمُّل الحراري يتطلَّب أكثر من تصنيع جزيئات بروتينات الصَّدمة الحرارية؛ بعض جينات *HOT* تُثبِّت الأغشية، وهي ضرورية لأنشطة البروتينات.

قد تُصبح النباتات النَّاضجة ساكنة في الفصول الجافة أو الباردة غير المُناسبة للنُّمو. تفقد النباتات السّاكنة عادة أوراقها، وتُنتج براعم شتوية مُقاومة للجفاف. قد يتمُّ تجاوز الفترات الطَّويلة غير المُناسبة من خلال إنتاج البذور السَّاكنة. يعتمد التكيف للبرودة والتَّجمُّد على مُستويات عالية من الأحماض الدُّهنية غير المُشبعة، والتَّبريد الشَّديد، وتصنيع بروتينات مُضادة للتَّجمُّد. تُثبِّت بروتينات الصَّدمة الحرارية البروتينات على درجات حرارة عالية.

5-41 الهرمونات وأجهزة الإحساس

تعتمد الاستجابات الحسِّية التي تُغيِّر الشَّكل على شبكات فسيولوجية مُعقَّدة. كثير من مسارات الإشارات الدَّاخلية تتطلَّب هرمونات نباتية، سندرسها في هذا الجزء. تشترك الهرمونات في الاستجابة للبيئة، وكذلك في التَّنظيم الدَّاخلي للنُّمو (انظر الفصل الـ 36).

الهرمونات التي تُوجِّه النّموّ تتوافق مع البيئة

الهرموناتُ موادُّ كيميائية، تنتُج بكميات صغيرة جدًا عادة في جزء من المخلوق، ومن ثم تنتقل إلى جزء آخر، حيث تحدث استجابات فسيولوجية أو تطوّريّة. كيف تتصرَّف الهرمونات في ظرف معين يتأثر بالهرمون، وبالنَّسيج الذي يستقبل الرِّسالة؟

تنتُج الهرمونات في الحيوانات في مواقع مُعينة، في الأغلب في أعضاء مثل الغُدد الصّماء. في النباتات، لا تنتُج الهرمونات في أنسجة مُتخصِّصة، وإنَّما في أنسجة تقوم أيضًا بوظائف، عادةً أكثر وضوحًا. لقد تمَّ التّعرّف إلى سبعة أنواع من الهرمونات النباتية، هي: الأوكسين، والسيتوكاينين، والجبرلينات، والبراسينوستيرويدات (ستيرويدات اللفت)، وأوليغوسكارينات (قليلة التّسكّر)، والإيثلين، وحمض الأبسيسيك (حمض الفَصْل) (الجدول 41-1، صفحة 814). تُركِّز الأبحاث الحالية على التَّصنيع الحيوي للهرمونات وعلى التّعرُّف إلى خصائص مُستقبلات الهرمونات التي تشترك في مسارات تحويل الإشارة. الكثير من الأساس الجُزيئي لعمل الهرمونات مازال مجهولًا.

لأنَّ الهرمونات تشترك في الكثير من النَّواحي الوظيفية والتَّطورية في النّبات، فقد اخترنا توحيد الأمثلة على أنشطة الهرمونات بنواحٍ مُحدَّدة من بيولوجيا النّبات خلال النَّص. هدفُنا في هذا الجزء إعطاءُ نظرة مُختصرة عن هذه الهرمونات.

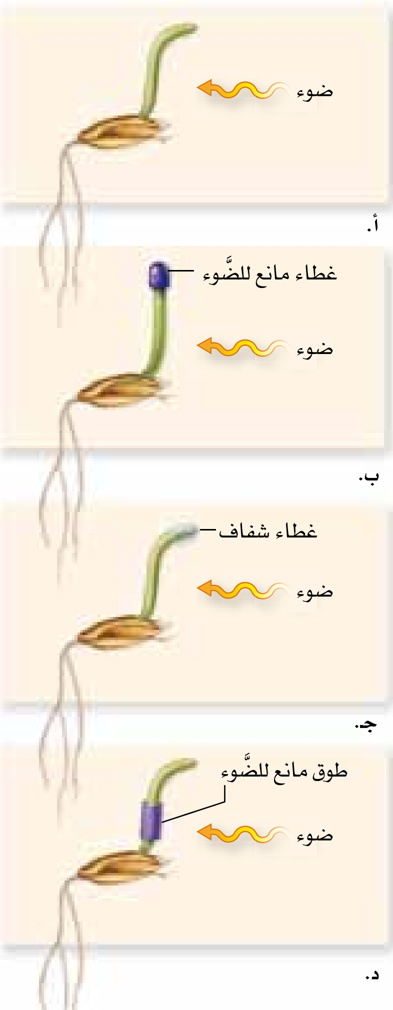
يسمح الأوكسين باستطالة خطة جسم النّبات وتنظيمها

قبل أكثر من قرن، أصبحت مادةٌ عضوية تُدعى **الأوكسين Auxin** أوَّلَ هرمون نباتي يتمُّ اكتشافه. يزيد الأوكسين مرونة جدران الخلايا واستطالة السِّيقان. يُمكن للخلايا أن تكبر استجابةً إلى التَّغيُّر في ضغط الامتلاء، ولكن يجب أن تكون ليِّنة بشكل كافٍ؛ لكي يحدث مثل هذا التَّمدد. يؤدي الأوكسين دورًا في تليين جدار الخليّة. إنَّ اكتشافَ الأوكسين ودورَه في نموّ النّبات مثالٌ رائعٌ على عمق التَّفكير في التَّصميم التَّجريبي. ويتمُّ ذكره هنا لهذا السَّبب.

اكتشاف الأوكسين

في الماضي، أصبح عالِمُ التّطور المشهور تشارلز داروين مشغولًا بدراسة النباتات. عام 1881، نشر هو وابنه فرانسيس كتابًا اسمه قوة حركة النباتات *The Power of Movement of Plants*. في هذا الكتاب، ذكر داروين وابنه تجاربهما المنهجية حول استجابة النباتات النَّامية إلى الضَّوء، الاستجابات التي تُعرف الآن باسم التَّأوّد الضَّوئيّ. لقد استخدما بادرة نبات شوفان وبادرة نبات حشيش الكناري في تجاربهما، ووضعا الكثير من المُلاحظات في هذا المجال.

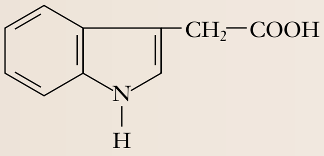
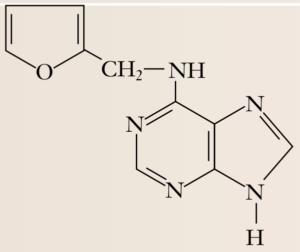
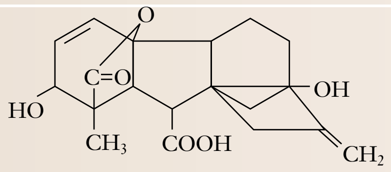
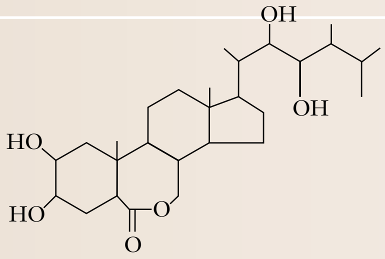
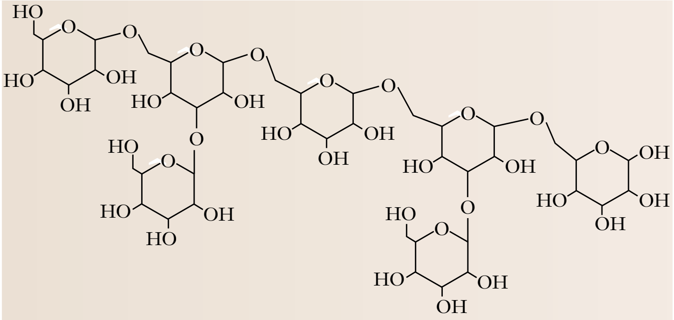
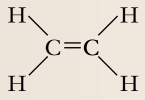
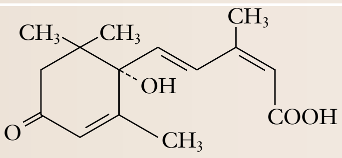
عرف داروين وابنه أنَّه إذا أتى الضَّوء بشكل مبدئي من جهة واحدة، فإنَّ النباتات الصّغيرة تنحني مُتجهة نحوه. وإن غطّيا قمة المجموع الخضري بأنبوب زجاجي رقيق، فإنَّ المجموع الخضري سينحني كما لو أنَّه غير مُغطًّى. ولكن، إذا استعملا غطاء معدنيًّا يمنع الضَّوء من الوصول إلى قمة النباتات، فإنَّ المجموع الخضري لن ينحني (الشكل 41-8). ووجدا أنَّ استعمال طوق مُعتم يمنع الضَّوء



الشكل 41-18

تجربة داروين. أ. تنحني نبتة عشبية شابة نحو الضَّوء. ب. لم يتمّ الانحناء عند قمة نبتة ذات غطاء مانع للضَّوء. ج. وقع الانحناء عند قمة نبتة ذات غطاء شفاف. د. عند وضع طوق مُعتم تحت القمة النامية، حدثت الاستجابة نفسها للضَّوء. من هذه التَّجارب، استنتج داروين وابنه، أنَّه استجابة للضَّوء، انتقل "مُؤثِّر" يسبِّب الانحناء من قمة النبتة إلى المنطقة السُّفلى، حيث يحدث الانحناء عادة.

الجدول 1-41 **وظائف هرمونات النّبات الرَّئيسة**

الهرمون		الوظائف الرَّئيسة	أين ينتُج أو يوجد في النّبات
الأوكسين		تحفيز استطالة السَّاق ونموّها؛ تكوين الجذور العرضية، تثبيط فَصْل الأوراق، تحفيز الانقسام الخلوي (مع السايتوكاينينات)، تشجيع إنتاج الإيثيلين، تشجيع سكون البراعم الجانبية	مرستيم القمم النَّامية، ومواضع أخرى غير ناضجة في النباتات
السايتوكاينينات		تحفيز انقسام الخليّة، ولكن فقط مع وجود الأوكسين، تشجيع تكوين البلاستيدات الخضراء، تأخير هرم الورقة، تشجيع تكون البراعم	مرستيم القمم النَّامية للجذور، الثِّمار غير النَّاضجة
الجبريلينات		تشجيع استطالة الجذور، تحفيز إنتاج الأنزيم في البذور النامية	قمم الجذور والمجاميع الخضرية، الأوراق الشَّابة، البذور
البراسينوستيرويدات (ستيرويدات اللفت)		وظائف مُتداخلة مع الأوكسينات والجبريلينات	حبوب اللقاح، البذور والمجاميع الخضرية والأوراق غير النَّاضجة
الأوليغوساكارينات (قليلة التّسكّر)		دفاعات ضد مُسبِّبات الأمراض، ربما التّطور التّكاثري	جدار الخليّة
الإيثيلين		التَّحكم في فَصْل الأوراق، والأزهار، والثِّمار، تشجيع إنضاج الثِّمار	مرستيم الجذور والمجاميع الخضرية، عُقد الأوراق، الأزهار الهرمة؛ الثِّمار النَّاضجة
حمض الأبسيسيك (حمض الفصْل)		تثبيط نموّ البراعم، التَّحكُّم في إغلاق الثُّغور، بعض التَّحكم بسكون البذور، تثبيط تأثيرات الهرمونات الأخرى	الأوراق، الثِّمار، قلنسوات الجذور، البذور

الشكل 41-19

تجربة فريتز ڤينت. استنتج ڤينت أنَّ مادة سمَّاها الأوكسين شجَّعت استطالة الخلايا، وأنَّها تراكمت في الجانب البعيد عن الضَّوء لبادرة الشوفان.

من الوصول إلى السَّاق في منطقةٍ تحت القمة، لم يمنع المنطقة فوق الطَّوق من الانحناء.

لتفسير مثل هذه الاكتشافات؛ وضع داروين وابنه فرضية مفادها أنَّه: عندما تعرَّضت المجاميع الخضرية إلى ضوء من جهة واحدة، انحنت نحو الضَّوء استجابةً "لمؤثر" انتقل من مصدره في القمة مُتجهًا إلى الأسفل.

أكثر من 30 سنة، بقيت تجارب داروين وابنه مصدر المعلومات الوحيد عن هذه الظاهرة المُثيرة. بعد ذلك، أوضح عالما فسيولوجيا النبات، الدِّنماركي بيتر بويسين- جنسن، والهنغاري أرباد بال، كلٌّ وحده، أنَّ المادةَ التي تجعل المجموع الخضري ينحني هي مادةٌ كيميائية. لقد أظهرا أنَّه إن قُطعت قمة النبتة العشبية النامية، ثُمَّ أعيدت مرة أخرى، بوجود قطعة صغيرة من الآجار تفصلها عن بقية النبتة، فإنَّ النبتة تبقى قادرة على الانحناء كما لو لم يحدث تغيُّر. من الواضح أنَّ شيئًا يعبر من قمة النبتة من خلال الآجار إلى المنطقة، حيث يحدث الانحناء.

استنادًا إلى هذه المُلاحظات التي تمت في ظروف الإضاءة المنتظمة أو الظَّلام المُنتظم، اقترح بال أنَّ المادة المجهولة تتحرَّك باستمرار من قمم النباتات العشبية نحو الأسفل، وتُشجِّع النّموّ في الجهات جميعها. مثل نمط الإضاءة هذا لا يُمكنه، بالطبع، أن يُسبِّب انحناء المجموع الخضري.

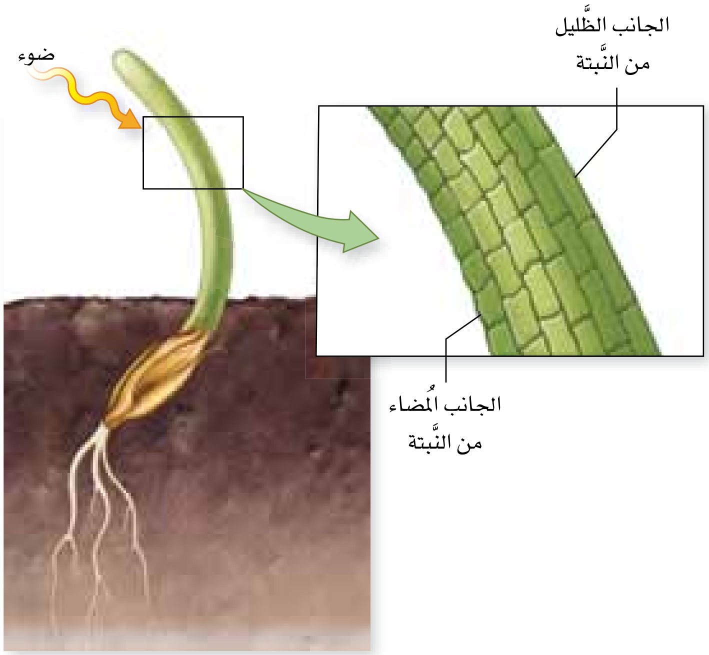
استقصاء

اقترح آلية تُفسِّر فيها كيف يُمكن للنباتات الانحناء في الضَّوء مُستعملًا ما اكتشفه بال.

بعد ذلك عام 1926، نقل عالِمُ فسيولوجيا النّبات الألماني فريتز ڤينت تجارب بال خطوة إلى الأمام؛ قطع ڤينت قمم نبات حنطة عُرِّض بشكل طبيعي للضَّوء، ووضع هذه القمم على قطع من الآجار. ثم أخذ بعد ذلك نباتات شوفان كانت قد نمت في الظَّلام وقطع قممها بالطّريقة نفسها. أخيرًا، قطع ڤينت قطعًا صغيرة من الآجار الذي وضع عليه قمم النباتات التي نمت بوجود الضَّوء، ووضعها على طرف، وليس في مركز مقطع النباتات التي زُرعت في الظَّلام وتمَّ قطعُ قممها (الشكل 41-19). وعلى الرَّغم من أنَّ هذه النباتات ذاتها لم تتعرَّض للضَّوء، إلا أنَّها انحنت بعيدًا عن الجهة التي وُضعت عليها قطع الآجار.

وضع ڤينت قطعًا من الآجار الصَّافي على السِّيقان مقطوعة القمم بوصفها مجموعة ضابطة، ولاحظ وجود تأثير أو انحناء بسيط جدًا للسِّيقان نحو الجهة، حيث وُضعت قطع الآجار. أخيرًا، قطع ڤينت شرائح من الأجزاء السُّفلية للنبتات المزروعة في الضَّوء، ثمّ وضعها على قمم النباتات مقطوعة القمم التي سبق أن زُرعت في الظَّلام، ومرة أخرى لم يُلاحظ أيّ تأثير.

استطاع ڤينت، نتيجةً لتجاربه، أن يُظهر أنَّ المادة التي انتشرت خلال الآجار من قمم نباتات الشوفان المزروعة في الضَّوء يُمكنها أن تجعل النباتات تنحني مع أنَّها كانت مُستقيمة. وأظهر أنَّ هذه الرِّسالة الكيميائية جعلت نموّ الخلايا على جانب النّبات الذي انتشرت إليه هذه المادة أكثر من نموّ الخلايا، التي على الجانب الآخر (الشكل 41-20). بعبارة أخرى، شجَّعت هذه المادة الكيميائية استطالة الخلايا، ولم تُثبِّطها. وقد سمّى هذه المادة التي اكتشفها الأوكسين *Auxin*.



الشكل 41-20

يجعل الأوكسين الخلايا على الجانب المُعتم تستطيل. تمتلك الخلايا النباتية التي في الظِّل الأوكسين، وتنمو أسرع من الخلايا التي على الجهة المُضاءة، ما يجعل النّبات ينحني نحو الضَّوء. هناك تجارب أخرى أظهرت بدقة لماذا يوجد أوكسين أكثر في الجانب الظَّليل من النّبات.

لقد وفَّرت تجارب ڤينت الأساس لفهم الاستجابات التي حصل عليها داروين وابنه قبل 45 سنة من ذلك التاريخ تقريبًا. انحنت نباتات الشوفان بسبب اختلاف تركيز الأوكسين على جانبي المجموع الخضري. فالجانب غير المُعرَّض للضَّوء من المجموع الخضري امتلك كمية أكثر من الأوكسين، ولذلك استطال أكثر من الجانب المُعرَّض للضَّوء، جاعلًا النَّبات ينحني نحو الضَّوء.

تأثير الأوكسين

يجعل الأوكسين النَّباتَ يتكيّف مع بيئته بطريقة مُثلى عن طريق تشجيع النّموّ والاستطالة. تُؤثِّر الإشارات البيئية في توزيع الأوكسين في النَّبات. كيف يُمكن للبيئة- بالتَّحديد، الضَّوء- أن تُحدث مثل هذا الأثر؟ نظريًّا، ربما يُحطِّم الضَّوء الأوكسين، أو يُقلِّل حساسية الخلايا له، أو قد يجعل جزيئات الأوكسين تهرب بعيدًا عن الجانب المُضاء ونحو الجانب المُظلَّل من المجموع الخضري. وقد ثبت أنَّ الاحتمال الأخير هو الصحيح.

في تجربة بسيطة، ولكن فعَّالة، أدخل وينسلو برجز صفيحة رقيقة من المايكا الشَّفافة عموديًّا بين نصفي مجموع خضري: أحدهما مُعرَّض للضَّوء وآخر بعيد عنه (الشكل 41-21). لقد اكتشف أنَّ الضَّوء من جانب واحد لا يجعل المجموع الخضري ينحني بوجود مثل هذا الحاجز. عندما فحص برجز النَّبات المُعرَّض للإضاءة، وجد كميات مُتساوية من الأوكسين في الجانب المُعرَّض للإضاءة والجانب المُعتم من الحاجز. وعليه، استنتج برجز أنَّ الاستجابة الطَّبيعية لنبات مُعرَّض للضَّوء من جهة واحدة تتضمَّن هجرة الأوكسين من الجهة المُضاءة إلى الجهة غير المُضاءة، وأنَّ حاجز المايكا يمنع الاستجابة عن طريق منع هجرة الأوكسين.

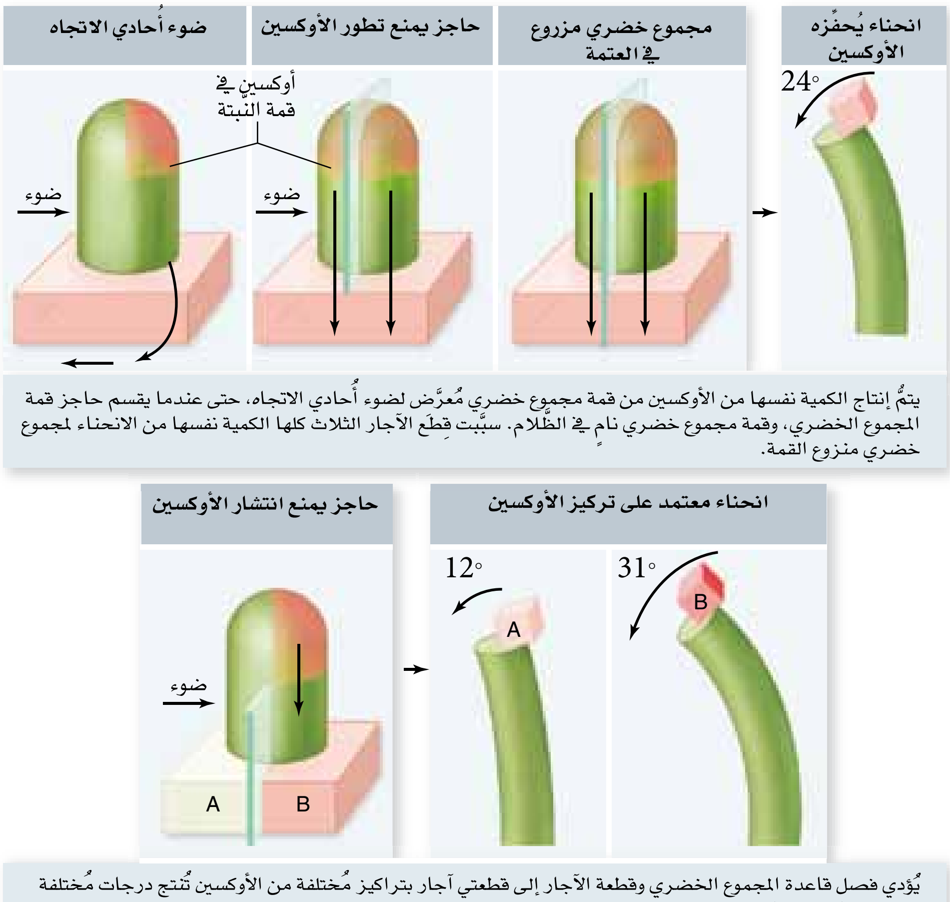
إن تأثيرات الأوكسين كثيرة ومُتنوعة. يُشجِّع الأوكسين نشاط الكامبيوم الوعائي والأنسجة الوعائية. كذلك، يوجد الأوكسين بكميات كبيرة في حبوب اللُّقاح، ويؤدي دورًا مُهمًّا في نضج الثِّمار. تستخدم جزيئات الأوكسين الصِّناعي تجاريًّا للهدف نفسه. لن تتكوَّن الثِّمار بشكل طبيعي إن لم يحصل إخصاب ولن توجد البذور، ولكنها غالبا ما تتكوَّن إذا أُضيف الأوكسين. ربما يُحفِّز التلقيح إطلاق الأوكسين في بعض الأنواع، مُؤديًا إلى تكوين الثَّمرة حتى قبل حصول الإخصاب.

كيف يعمل الأوكسين

على الرَّغم من هذا التَّاريخ البحثي الطَّويل، فإنّ الأساس الجُزيئي لعمل الأوكسين لا يزال مجهولًا. تشبه التَّراكيب الكيميائية لأشهر أوكسين، وهو **إندول حمض الخليك (IAA) Indole acetic acid**، تركيب الحمض الأميني تربتوفان، الذي ربما يُصنع منه في النباتات (الشكل 41-22). وعلى الرَّغم من وجود أنواع أخرى من الأوكسين، إلا أنَّ IAA هو أكثر أوكسين طبيعي انتشارًا.

تمَّ التَّعرُّف إلى البروتين الرابط لأوكسين (ABP1) قبل عقدين. يوجد البروتين الرابط لأوكسين في السيتوبلازم، ولكن دوره في استجابة الأوكسين ما زال غير واضح. فالطفّرات التي ينقصها البروتين الرابط لأوكسين لا تستمر بعد مرحلة التَّكوين الجنيني؛ لأنَّ استطالة الخليّة تمَّ تثبيطها، ولا تنتظم خطة بناء الجسم الأساسية التي ذكرناها في الفصل الـ 37. ولكن، خلايا الطفّرة *abp1* تنقسم، ما يدُّل على أنَّ جُزءًا من مسار الأوكسين ما زال يعمل.

حديثًا جدًا، تمَّ التّعرف إلى عائلتين من البروتينات التي تُشجِّع تغيُّرات سريعة في التَّعبير الجيني، ومُعتمدة على الأوكسين، هما: عوامل استجابة الأوكسين (ARFs) وبروتينات Aux/IAA. يُمكن لعملية الاستنساخ أن تُحفَّز أو تُثبَّط عن طريق عوامل استجابة الأوكسين التي يُعرف عنها أنها ترتبط بـ DNA. أما بروتينات Aux/ IAA فتعمل أبكر قليلًا في مسار استجابة الأوكسين، حيث ظهر أنَّها ترتبط مع بروتينات تعمل على التعبير عن جينات عوامل استجابة الأوكسين وتُثبيطها.



يتمُّ إنتاج الكمية نفسها من الأوكسين من قمة مجموع خضري مُعرَّض لضوء أُحادي الاتجاه، حتى عندما يقسم حاجز قمة المجموع الخضري، وقمة مجموع خضري نامٍ في الظَّلام. سبَّبت قِطَع الآجار الثلاث كلها الكمية نفسها من الانحناء لمجموع خضري منزوع القمة.

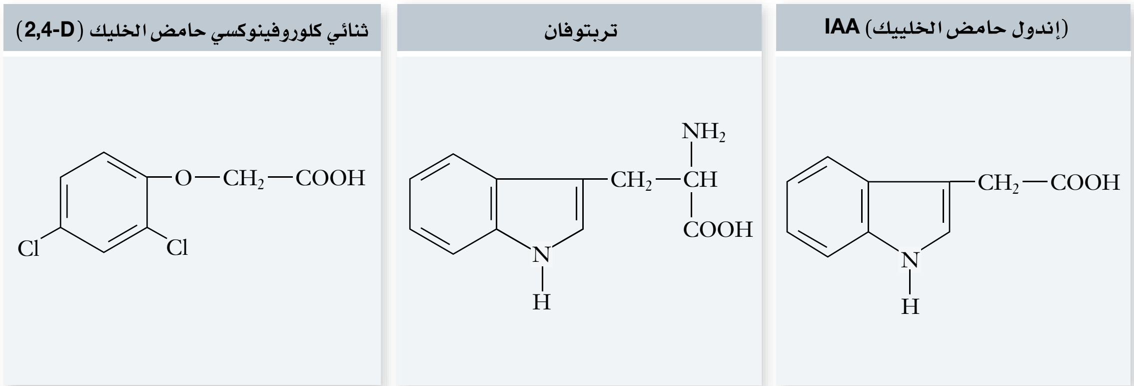
يُؤدي فصل قاعدة المجموع الخضري وقطعة الآجار إلى قطعتي آجار بتراكيز مُختلفة من الأوكسين تُنتج درجات مُختلفة من الانحناء في مجاميع خضرية منزوعة القمم.

الشكل 41-21

التَّأوُد الضَّوئيّ والأوكسين: تجارب وينسلو برجز. يُسبِّب الضَّوء الاتجاهي تراكم الأوكسين في الجانب المُعتم من قمة المجموع الخُضري، حيث يجري نحو أسفل السَّاق. إدخال حواجز في القمة أظهر أنَّ الضَّوء يُؤثِّر في إزاحة الأوكسين عند مُستويات إنتاج مُختلفة للأوكسين على الجوانب المُضاءة والمُعتمة.

الشكل 41–22

الأوكسينات. أ. إنـدول حمض الخليك، هـو الأوكسين الأساسي الطَّبيعـي. **ب.** تربتوفـان، حمض أمينـي ربما يستعمله النّبات في تصنيـع إنـدول حمض الخليك. **جـ.** ثنائـي كلورفينوكسي حمض الخليـك (2،4-د)، هو أوكسين مخلَّـق، ويُستعمـل بكثـرة مبيـدًا عشبيًّا



تُحفَّز جينات *ARF* عندما تتكسَّر بروتينات Aux/IAA بالتعليم عن طريق يوبيكوِتين وبتحطيم البروتينات في جسيم تحطيم البروتين. لا يعد ارتباط الأوكسين مع بروتين ARF كافيًا لتحفيز التَّعبير الجيني استجابة إلى إشارات الأوكسين بسبب تثبيط Aux/ IAA لنشاط ARF. كيف يرصد النّبات بعد ذلك الأوكسين، ويكسر بروتينات Aux/ IAA؟

إنَّ التّعرّف إلى مستقبل الأوكسين المُحيّر سنة 2005 أعطى دليلًا على كيفية إحساس النبات واستجابته للأوكسين. يرتبط الأوكسين مُباشرة مع بروتين يُدعى بروتين استجابة مُثبِّط النقل 1 (TIR1). بروتين استجابة مُثبِّط النقل TIR1 هو مُستقبل الأوكسين المُحيّر. إنَّه جزء من مُعقَّد بروتيني يُدعى SCF موجود في حقيقيات النّوى. SCF هو اختصار لتحت وحدات عديد الببتيد الثلاث الموجودة في المُعقَّد. يرتبط الأوكسين مع بروتين استجابة مُثبِّط النقل TIR1 في مُعقَّد SCF إن وُجدت بروتينات Aux/ IAA. وما إن يرتبط الأوكسين، يُكسِّر مُعقَّد SCF بروتينات Aux/ IAA من خلال مسار يوبيكوِتين.

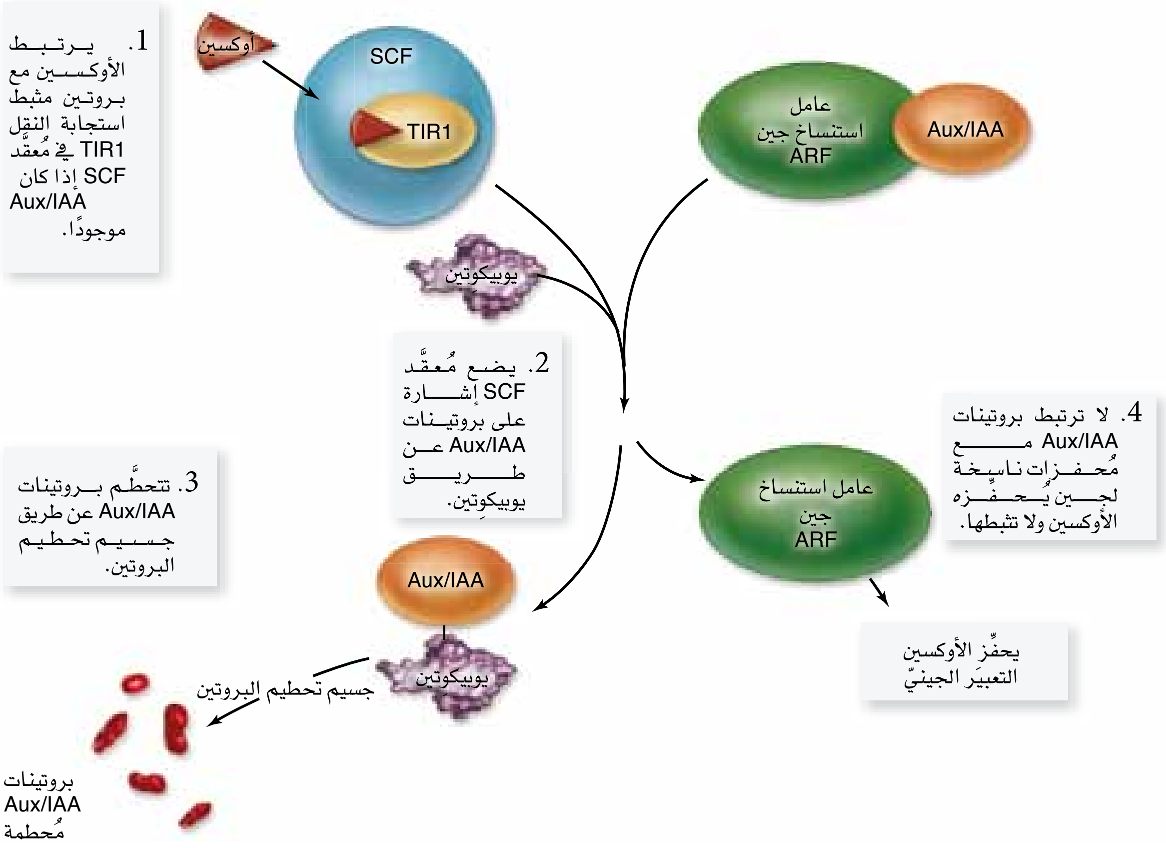
تحدث خمس خطوات من رصد الأوكسين إلى التعبير عن الجين الذي يُحفِّزه الأوكسين (الشكل 41-23)، هي:

1. يرتبط الأوكسين مع بروتين استجابة مُثبِّط النقل TIR1 في مُعقَّد SCF في حال وجود بروتينات Aux/ IAA.
2. يقوم مُعقَّد SCF بربط إشارة يوبيكوِتين على بروتينات Aux/ IAA.
3. تتكسَّر بروتينات Aux/ IAA في جسيم تحطيم البروتين.
4. لا تبقى بروتينات Aux/ IAA مرتبطة، وتُثبَّط مُحفِّزات الاستنساخ لجينات عوامل استجابة الأوكسين *ARF*.
5. يُؤدي استنساخ جينات *ARF* إلى استجابة الأوكسين.

بخلاف الهرمونات الحيوانية، لا تذهب الإشارة المُحدَّدة إلى خلايا مُحدَّدة، مُطلقةً استجابة مُتوقعة. فعلى الأغلب، هناك كثير من مواقع الإحساس بالأوكسين. الأوكسين أيضًا فريدٌ من بين الهرمونات النباتية في أنَّه ينتقل نحو قاعدة النّبات. وقد تمَّ التّعرّف إلى عائلتين من الجينات في نبات رشاد الجدران تشتركان في نقل

الشكل 41–23

تنظيم الأوكسين للتَّعبير الجيني. يُنشِّط الأوكسين مسار يوبيكوِتين الذي يُحرِّر عوامل استنساخ الجين *ARF* (جين عوامل استجابة الأوكسين) من التَّثبيط عن طريق بروتينات *Aux/IAA*. النَّتيجة التعبير الجيني الذي يُحفِّزه الأوكسين.



الأوكسين. على سبيل المثال، إحدى عائلات البروتينات (عائلة *PIN*) تشترك في نقل الأوكسين من الأعلى إلى الأسفل، في حين ينظّم بروتينان آخران في القمة النّامية للجذر استجابة النّموّ نحو الجاذبية الأرضية، المذكورة سابقًا.

أحد تأثيرات الأوكسين هو زيادة ليونة الجدار الخلوي النباتي، ولكن هذا التّأثير صالح فقط في الجدران الخلوية الفتية الخالية من الجدار الخلوي الثانوي، التي ربما تتضمّن أو لا تتضمّن تغيُّرًا سريعًا في التّعبير الجيني. تُوفّر **فرضية النّموّ الحمضي Acid growth hypothesis** نموذجًا يربط بين الأوكسين وتوسُّع الجدار الخلوي (الشكل 41-24). بحسب هذه الفرضية، يجعل الأوكسين الخلايا المُستجيبة تنقل أيونات الهيدروجين من السيتوبلازم إلى فراغات الجدار الخلوي. هذا يُقلّل من درجة الحموضة، ما يُنشّط أنزيمات يُمكنها أن تُكسِّر الرّوابط بين ألياف الجدار الخلوي.

دعمت كثير من التّجارب مثل هذه الفرضية. فالمحاليل المُنظّمة التي تمنع حموضة الجدار الخلوي تمنع توسُّع الخليّة. وكذلك، فإن كثيرًا من المُركبات الأخرى التي تُطلق أيونات الهيدروجين يُمكنها أيضًا أن تُسبِّب توسُّع الخليّة. وأخيرًا، تمَّ مُلاحظة تحرُّك أيونات الهيدروجين استجابةً للمُعالجة بالأوكسين. ويُعتقد أن إغلاق صائدة الذُّباب فينوس تتضمَّن استجابة نموّ حمضي يسمح للخلايا بأن تنمو خلال 0.5 ثانية فقط، وتُغلق المصيدة.

الأوكسينات المخلقة

الأوكسينات المخلقة، مثل **نفثالين حمض الأسيتيك Naphthalene aacetic acid (NAA)** و**أندول حمض بيوتايريك Indole butyric acid (IBA)**، لها استخدامات عدة في الزِّراعة والمُستنبتات. يعتمد واحد من أهم استخداماتها على منعها لعملية الفَصْل. تُستعمل الأوكسينات المخلقة لمنع سقوط ثمار التُّفاح قبل نضجها، والإبقاء على ثمار التّوت والفراولة على نباتاتها ريثما تحضَّر للشَّحن خلال الشِّتاء. استُعملت الأوكسينات المخلقة في تشجيع الإزهار والإثمار في الأناناس، وفي تحفيز تكوين الجذور والتَّشتيل.

تُستخدم الأوكسينات المخلقة بشكل روتيني لمُكافحة الأعشاب الضَّارة، عند استخدامها مبيدًا من خلال إضافتها بكميات عالية أعلى من الوجود الطّبيعي لـ IAA في النباتات. أحد الأوكسينات المخلقة المُستخدمة بوصفها مُبيدًا حشريًّا هو 2، 4 **ثنائي الكلور فينوكسي حمض الخليك 2,4-Dichlorophenoxy acetic acid**، المعروف عادةً بـ 2,4-D (انظر الشكل 41-25 جـ). إنَّه يقتل الأعشاب الضَّارة في المُروج عن طريق الإزالة الاختيارية لذوات الفلقتين عريضة الأوراق. تتوقَّف سيقان الأعشاب ذات الفلقتين عن النّموّ المحوري بشكل تام.

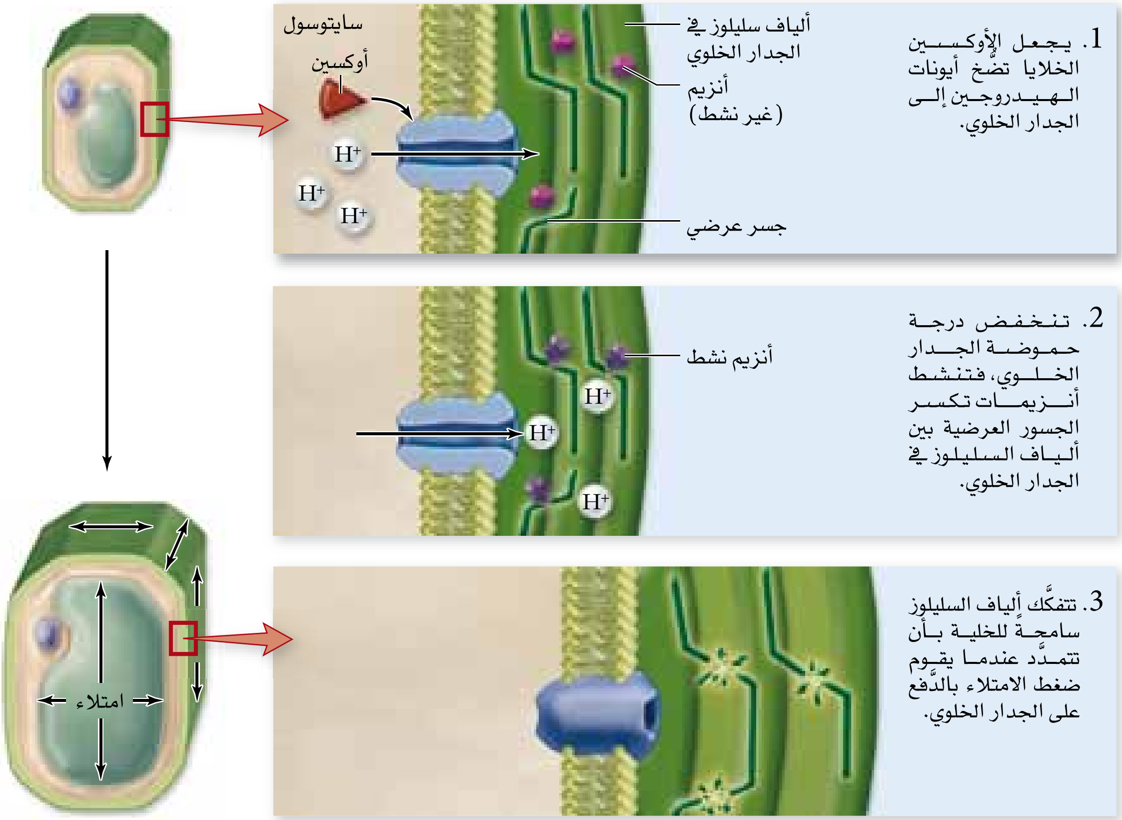
مُبيد الأعشاب 5،4،2 – ثُلاثي الكلور فينوكسي حمض الخليك، والمعروف بـ 2,4,5-T، قريب من 2,4-D. استُخدم 2,4,5-T بكثرة بوصفه مُبيدًا عامًّا لقتل الأعشاب الضَّارة والنباتات الخشبية. لقد أصبح مشهورًا خلال الحرب الفيتنامية بوصفه مُكوّنًا لمُركب يُعرِّي أشجار الغابات من أوراقها يُدعى العامل البرتقالي. عند تصنيع 2,4,5-T، فإنه يتلوث لا محالة بكميات قليلة من مادة الدِّيوكسين. يُسبِّب الدِّيوكسين، بكميات قليلة جدًا –أقل من أجزاء عدَّة من البليون– أمراض: الكبد، والرئتين، وسرطان الدَّم، والإجهاضات، والتشوهات الخلقية، حتى إنَّه يُسبِّب موت حيوانات التَّجارب. هذا المُركب الكيميائي محظور في الولايات المُتَّحدة مُنذ عام 1979.

تُحفِّز هرمونات السايتوكاينين الانقسام الخلوي والتَّمايز

تُشكِّل هرمونات **السايتوكاينين Cytokinins** مجموعة أخرى من هرمونات النّموّ الطَّبيعية في النباتات. لقد أوضحت دراسات من قِبَل النمساوي جوتليب هابرلاندت سنة 1913 وجود مُركَّب غير معروف في مُختلف أنسجة النباتات العشبية. ويحوّل عند إضافته إلى درنات البطاطا المُقطّعة، الخلايا البرنشيمية

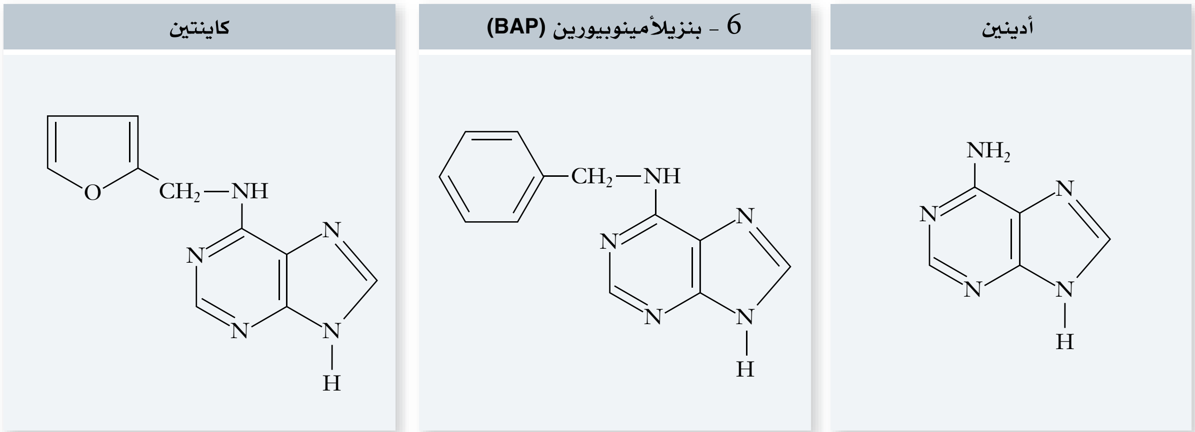
الشكل 41-24

فرضية النّموّ الحمضي. يُحفِّز الأوكسين إطلاق أيونات الهيدروجين من خلايا هدف، التي تُغيِّر درجة حموضة الجدار الخلوي. يُنشِّط هذا أنزيمات تُكسِّر الرَّوابط في الجدار الخلوي، سامحة للجدار بالتَّمدُّد.



الشكل 41-25

بعض السايتوكاينينات. جُزيئان من أشهر السايتوكاينينات المُستعملة صناعيًّا هما: كاينيتين و 6-بنزيلأمينوبيورين. لاحظ تشابههما مع البيورين أدنين.



إلى خلايا مرستيمية، ويُحفِّز التَّمايز في الكامبيوم الفليني. وفي بحث آخر، وُجد أنَّ حليب ثمرة جوز الهند يحتوي على هرمونات السايتوكاينين، وأنَّه استعمل في تحفيز تمايُز الأعضاء في كُتل نسيج نباتي ينمو في مزرعة أنسجة. وركَّزت دراسات لاحقة على دور يؤديه السايتوكاينين في تمايُز الأنسجة من الندبة.

السايتوكاينين هرمون نباتي، يحفّز انقسام الخلايا وتمايزها بمُساعدة الأوكسين. تنتُج مُعظم هرمونات السايتوكاينين في الخلايا المرستيمية لقمة الجذر، وتنتقل خلال النّبات. الثِّمار النَّامية هي أيضًا مواقع لتصنيع سايتوكاينين. في الحزازيات، تُسبِّب هرمونات السايتوكاينين تكوُّن البراعم الخضرية على النّبات الجاميتي. وفي النباتات جميعها، يبدو أنَّ هرمونات السايتوكاينين تُنظِّم أنماط النّموّ بمساعدة هرمونات أخرى.

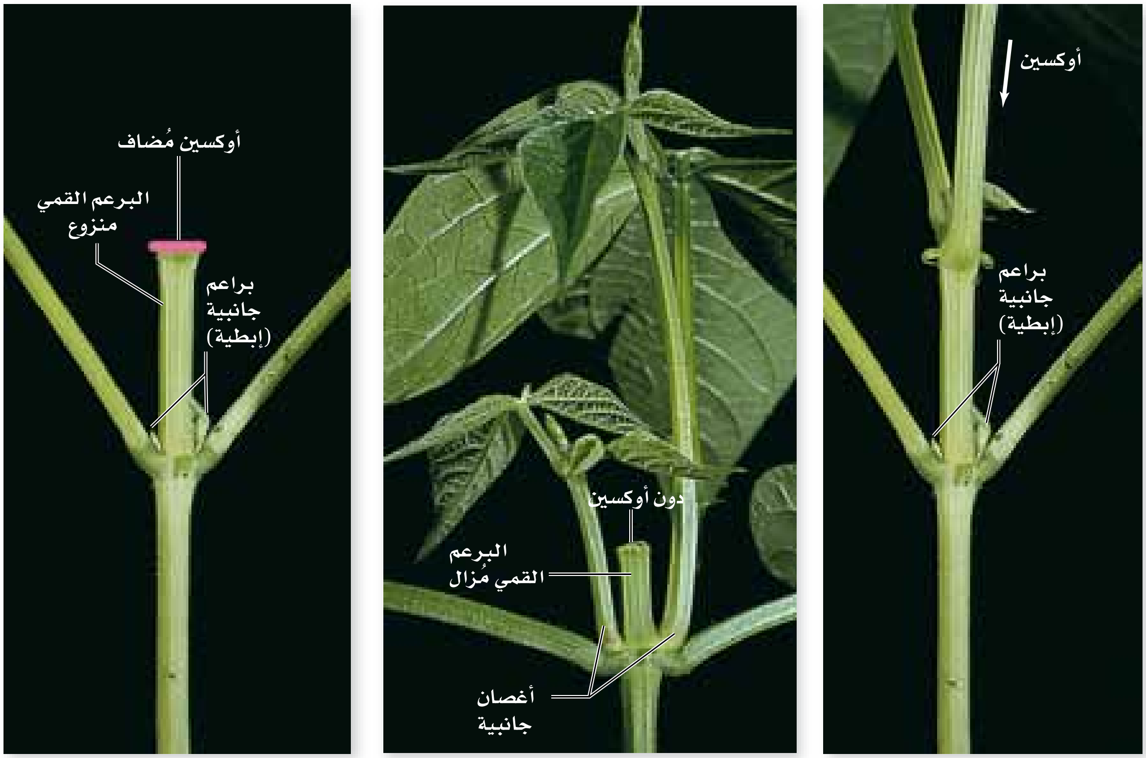
هرمونات السايتوكاينين هي بيورينات، يبدو أنَّها مُشتقة من أدينين، أو على الأقل تملك سلاسل جانبية تُشبه الأدنين (الشكل 41-25). تملك جُزيئات أخرى مُتنوعة كيميائيًّا، وغير معروفة بوجودها في الطَّبيعة، تأثيرًا شبيهًا بذلك الذي لهرمونات السيتوكاينين. تُشجِّع هرمونات السايتوكاينين نموّ البراعم الجانبية لتكوُّن الفروع (الشكل 41-26). وبشكل مضاد، تثبّط هرمونات السايتوكاينين تكوين الجذور الجانبية، في حين تُشجِّع الأوكسينات تكوينها.

وبسبب هذه العلاقات، يُحدِّد الاتزان بين هرمونات السايتوكاينين والأوكسينات شكل النّبات، مع كثير من العوامل الأخرى. إضافة إلى ذلك، إنَّ إضافة هرمونات السايتوكاينين للأوراق الساقطة من النّبات يُؤخر اصفرارها. لذلك، فهي تعمل بوصفها هرمونات مُضادة للشَّيخوخة.

درس عمل هرمونات السايتوكاينين، مثل غيرها من الهرمونات الأخرى، بدلالة تأثيرها في نموّ وتمايز كتل من أنسجة تنمو في وسط غذائي مُعرَّف. يُمكن لأنسجة النّبات أن تُشكِّل المجاميع الخضرية، أو الجذور، أو كتلة غير مُتمايزة، بالاعتماد على الكميات النِّسبية للأوكسين والسايتوكاينين (الشكل 41-27).

الشكل 41-26

تُنشِّط السايتوكاينينات نموّ البراعم الجانبية. أ. عندما يكون مرستيم القمة سليمًا، يثبّط الأوكسين الناتج عن البرعم القمي نموَّ البراعم الجانبية. ب. عندما يُنزع البرعم القمي، تُصبح السايتوكاينينات قادرة على تحفيز نموّ البراعم الجانبية إلى أغصان. جـ. عندما يُنزع البرعم القمي، ويُضاف الأوكسين إلى سطح القطع، يتمُّ تثبيط النّموّ الخارجي للبراعم.



أ. ب. جـ.

في تجارب نموّ الخليّة المُبكّر في مزارع الاستنبات، كان حليب ثمار جوز الهند عاملًا مُهمًّا. لقد اكتشف الباحثون أخيرًا، أنَّ حليب ثمرة جوز الهند لا يحتوي على أحماض أمينية ومُركبات نيتروجينية مُختزلة أخرى ضرورية للنُّمو فحسب، وإنما يحتوي أيضًا على هرمونات سايتوكاينين. تُشجِّع هرمونات السايتوكاينين بشكل واضح بناء أو تنشيط البروتينات اللازمة بشكل خاص لعملية **انقسام السيتوبلازم Cytokinesis**.

استُخدمت هرمونات السايتوكاينين ضد النباتات من قِبَل مُسبِّبات المرض. بكتيريا أورام النّبات *Agrobacterium*، على سبيل المثال، تُدخل جينات، إلى المحتوى الجيني للنبات، تزيد من إنتاج السايتوكاينين، وكذلك الأوكسين. هذا يُسبِّب انقسامًا خلويًّا كثيفًا، وتكوين ورم يُدعى التَّضخم التَّاجي *Crown gall* (الشكل 41-28). كيف انتهت جينات تصنيع الهرمونات داخل بكتيريا هو سؤال تطوريّ محيِّر. لا يعمل التّطور المُترافق لمصلحة النّبات دائمًا.

الشكل 41-28

ورم التَّضخم التَّاجي. في بعض الأحيان يُمكن للسايتوكاينينات أن تُستعمل ضد النّبات من قبل مُسبِّب مرض. في هذه الحالة، أدخلت بكتيريا *Agrobacterium tumefaciens* قطعة من DNA الخاص بها، وفيها جينات مسؤولة عن أنزيمات ضرورية في تصنيع السايتوكاينين والأوكسين. يُمكن للمُستويات المُتزايدة من هذين الهرمونين في النّبات أن تُسبِّب انقسامًا خلويًّا هائلاً يُؤدي إلى تكوين ورم.

تُشجِّع هرمونات الجبريلين نموّ النّبات والاستفادة من المواد الغذائية

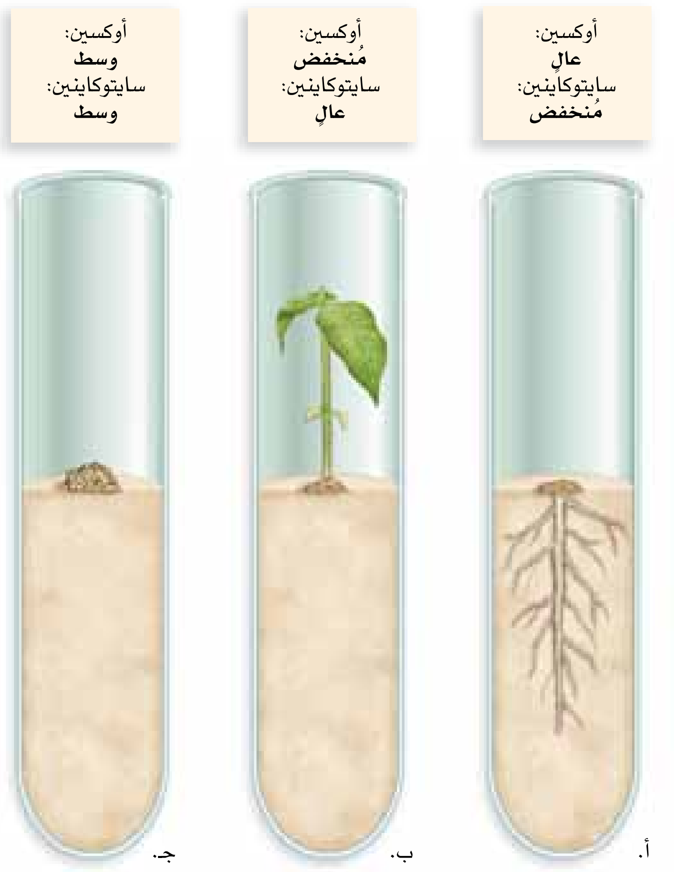
سُمِّيت **هرمونات الجبريلين Gibberellins** بهذا الاسم نسبة إلى فطر جبريلا *Gibberella fujikuroi*، الذي يجعل نباتات الأرز، التي يتطفَّل عليها، تنمو بالطُّول بشكل غير طبيعي. عالمُ أمراض النّبات الياباني كوروساوا Eiichi kurosawa درس مرض البادرات "الحمقاء" سنة 1920. زرع فطر جبريلا بمزارع، وحصل على مادة، تُنتج مرض البادرات الحمقاء إذا وُضعت على نباتات الأرز. عُزلت هذه المادة، وتمَّ التّعرُّف إلى صيغتها الجُزيئية من قِبَل علماء كيمياء يابانيين سنة 1939. وأكَّد علماء كيمياء بريطانيون هذه الصِّيغة عام 1954.

وعلى الرَّغم من أنَّ هذه المواد اعتبرت في البداية من باب الفضول، إلاّ أنَّها تحوَّلت منذ ذلك الحين إلى مجموعة كبيرة من أكثر من 100 هرمون نباتي موجودة بشكل طبيعي. كلها حمضية، وتُختصر على الأغلب GA (من كلمة حمض الجبريلين Gibberellic acid)، بأرقام صغيرة مُختلفة (GA_1، GA_2، GA_3، وهكذا) للتَّمييز بينها.

هرمونات الجبرلين، التي تُصنع في قمم السيقان والجذور، لها تأثير استطالة السَّاق. يزداد تأثير الاستطالة إن كان الأوكسين موجودًا. إن إضافة هرمونات الجبرلين إلى أنواع من النّبات القزم يجعلها تستعيد النّموّ والتّطور الطَّبيعي في كثير من النباتات (الشكل 41-29). بعض النباتات الطّفرة القزمة لا تُنتج كميات كافية من الجبريلين، ومن ثم فهي تستجيب لإضافة الجبريلين. وهناك نباتات أخرى فقدت قدرتها على الاستجابة للجبريلين.

العدد الكبير من أنواع الجبريلين كلُّه جزء من مسار تصنيع حيوي مُعقَّد تمَّ الكشف عنه باستخدام طفرات من نبات الذُّرة، ينقصها إنتاج الجبريلين. في حين تُعدُّ بعض هذه الجبريلينات أشكالًا وسيطة في إنتاج GA_1. أظهرت أبحاث جديدة أنَّ بعض الأشكال ربما تمتلك وظائف حيوية مُحدَّدة.

في الفصل الـ(37)، لاحظنا دور الجبريلينات في تحفيز إنتاج ألفا- أميليز والأنزيمات الحالَّة الأخرى المطلوبة لاستهلاك مصادر الغذاء في أثناء الإنبات وتأسيس بادرات الحبوب. كيف يتمُّ تنظيم الجينات المسؤولة عن هذه الأنزيمات؟ يُستخدم الجبريلين بوصفه إشارة من الجنين تُشغِّل استنساخ جين أو أكثر مسؤول عن الأنزيمات



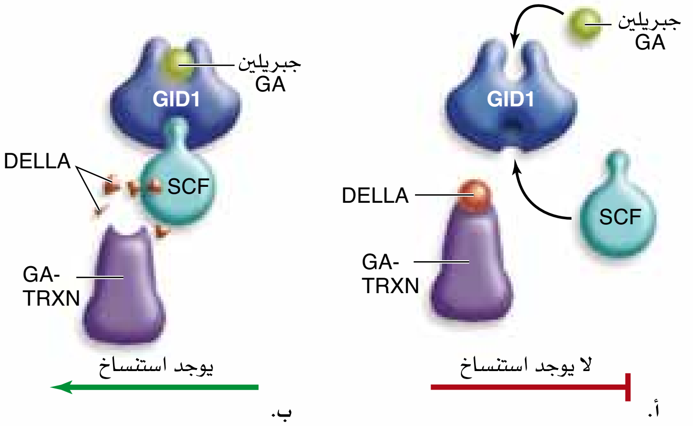
الشكل 41-27

الكميات النِّسبية للسايتوكاينينات والأوكسين تُؤثِّر في إعادة تكوين الأعضاء في وسط زراعة مخبري. في نبات التبغ. **أ.** النِّسب العالية من الأوكسين إلى السايتوكاينين تُفضِّل تكوين الجذور. **ب.** النِّسب العالية من السايتوكاينين إلى الأوكسين تُفضِّل تكوين المجموع الخضري. **جـ.** التَّراكيز الوسطية تُؤدي إلى تكوين خلايا غير مُتمايزة. هذه الاستجاباتُ التَّطوريّةُ لنسب السايتوكاينين إلى الأوكسين في أوساط زراعة مخبرية مُتخصِّصةٌ بحسب النَّوع النباتي.

الشكل 41-29

تأثيرات الجبريلينات. هذا عضو سريع الإنتاج من العائلة الخردلية (*Brassica rapa*) سوف ينطلق، ويُزهر بسبب ازدياد مُستويات الجبريلين. طفرات مثل طفرة *Rosette* (اليسار) لا تستطيع إنتاج الجبريلينات. ويُمكن إنقاذها عن طريق إضافة الجبريلينات إلى قمة المجموع الخضري (يمين). طفرات أخرى تمَّ التّعرّف إليها لا تحس بالجبريلينات، وهي لن تستجيب لإضافة الجبريلين.

الحالَّة في طبقة الأليرون. لقد تمَّ التّعرّف إلى مُستقبل الجبريلين. عندما يرتبط الجبريلين مع مُستقبله، فإنَّه يُحرِّر عوامل استنساخ مُعتمدة على الجبريلين من الكابح. عوامل الاستنساخ هذه، يُمكنها الآن أن تُؤثِّر مُباشرة في التّعبير الجيني (الشكل 41-30). يبدو أنَّ تصنيع DNA لا يحدث خلال المراحل المُبكرة من إنبات البذرة، ولكنه يُصبح مُهمًّا عندما ينمو الجُذير خلال غُلُف البذور.



الشكل 41-30

تُنشِّط الجبريلينات عوامل استنساخ مُعتمدة على الجبريلين (GA- TRXN). أ. لا يُمكن لـ GA- TRXN أن يرتبط مع مُحفِّز عندما يرتبط الأول مع بروتينات DELlA. ب. يُنشِّط الجبريلين مُعقَّد بروتين يُحطِّم بروتينات DELlA، مُحرِّرًا GA- TRXN لكي يرتبط مع المحفِّز، فيُحفِّز الاستنساخ الجيني.

تُؤثِّر الجبريلينات أيضًا في عدد آخر من أشكال نموّ النّبات وتطوره. في بعض الحالات، تُسرِّع الجبريلينات من إنبات البذرة، على ما يبدو عن طريق تعويضها لتأثير البرودة أو مُتطلبات الإضاءة. تُستخدم الجبريلينات تجاريًّا في زيادة المسافة بين أزهار العنب عن طريق زيادة طول السّلاميات، وبهذا تحصل الثّمار على مساحة أكبر لتنمو. وتكون النّتيجة قطوف عنب أكبر تحتوي على ثمار مفردة أكبر (الشكل 41-31).

وعلى الرَّغم من أنَّ الجبريلينات تعمل في الدّاخل بوصفها هرمونات، إلا أنَّها تعمل أيضًا بوصفها فرمونات في السَّرخسيات. في السَّرخسيات، تنطلق مُركبات تُشبه الجبريلين من نبات جاميتي، ويُمكنها أن تُحفِّز تطور التّراكيب التّناسلية الذّكرية في نبات جاميتي مُجاور.

تُشبه هرمونات براسينوستيرويد (ستيرويدات اللفت) الهرمونات الحيوانية من ناحية تركيبية

على الرَّغم من أنَّ علماء النّبات عرفوا **هرمونات براسينوستيرويد Brassinosteroids** منذ 30 سنة، إلا أنَّها صُنِّفت حديثًا فقط بوصفها هرمونات نباتية. اكتُشفت في البداية في حبوب لُقاح أنواع *Brassica*، ومن هنا أخذت اسمها. إن غيابها التّاريخي عن جدل الهرمونات قد يكون جُزئيًّا بسبب تداخل عملها مع هرمونات نباتية أخرى، خاصةً الأوكسينات والجبريلينات. لقد تمَّ وصف التّأثير التراكمي لهذه المجموعات الثلاث.

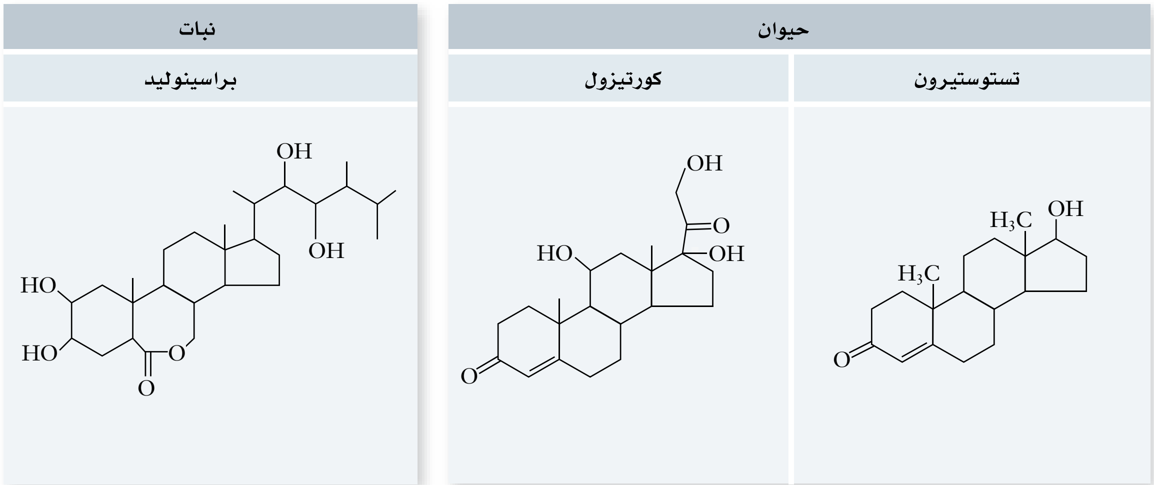
أدَّى استعمال الوراثة الجُزيئية في دراسة البراسينوستيرويدات إلى تقدُّم هائل في فهمنا لكيفية عملها وتصنيعها، وكذلك إلى حدٍّ ما، إلى كيفية عملها في مسارات تحويل الإشارة. ما هو مُثير حول البراسينوستيرويدات هو تشابهها مع الهرمونات السيترويدية الحيوانية (الشكل 41-32). أحد الجينات المسؤولة عن أنزيم في مسار البناء الحيوي لبراسينوستيرويد يُشبه إلى حدٍّ كبير أنزيمًا

الشكل 41-31

إضافة الجبريلينات يزيد من الفراغ بين حبات العنب. العنب الكبير (يمين) يتشكَّل لأنَّ حيزًا أكبر يوجد بين حبات العنب.

الشكل 41–32

براسينوستيرويدات (ستيرويدات اللفت). يملك براسينولايد وبراسينوستيرويدات أخرى تشابهًا تركيبيًّا مع الهرمونات الستيرويدية الحيوانية. الكورتيزول، وتستوستيرون، وإستراديول (لا يظهر) هي هرمونات حيوانية ستيرويدية.



يُستعمل في تصنيع هرمون التستوستيرون وستيرويدات شبيهة. تمَّ التّعرّف أيضًا إلى البراسينوستيرويدات في الطَّحالب، ويبدو أنها شائعة بين النباتات. من المُعتقد أن أصلها التطوري يعود إلى ما قبل انفصال الحيوانات والنباتات على السّلّم التّطوريّ.

تملك براسينوستيرويدات تأثيرات فسيولوجية واسعة؛ استطالة، وانقسامًا خلويًّا، وانحناء السِّيقان، وتكوين الأنسجة الوعائية، وتأخير الهرم، واستقطاب الغشاء، والتّطور التّكاثري. يُمكن للإشارات البيئية أن تُحفّز وظائف براسينوستيرويد. تمَّ التّعرّف إلى طفرات تُعطِّل الاستجابة لبراسينوستيرويد، ولكن ما زالت مسارات تحويل الإشارة مُبهمة. من وجهة نظر تطوّريّة، سوف يكون من المُمتع مُقارنة هذه المسارات مع مسارات تحويل الإشارة للستيرويد الحيواني.

تعمل هرمونات أوليغوساكارين (قليلة التّسكّر) بوصفها جُزيئات إشارة دفاع

لا تتكوَّن جدران الخليّة النباتية من سيليلوز فقط، بل من كثير من الكربوهيدرات المُعقَّدة المُسماة قليلة التّسكّر *Oligosaccharides* أيضًا. تُشير بعض الأدلة إلى أنَّ مُكونات الجدار الخلوي هذه (عند تحطيمها من قِبَل مُسبِّبات مرض) تعمل بوصفها جُزيئات إشارة إضافة إلى كونها مُكونات بناء للجدار. تُسمى قليلة التّسكّر التي لها وظيفة تُشبه الهرمونات **أوليغوساكارينات Oligosaccharins**.

يُمكن أن تنطلق الأوليغوساكارينات من جدران الخليّة عن طريق أنزيمات تُنتجها مُسبِّبات المرض. يُعتقد أنَّ هذه الكربوهيدرات هي استجابات إشارة دفاع، مثل الاستجابة المُفرطة التي نُوقشت في الفصل الـ(40).

وجد أنَّ الأوليغوساكارينات الأخرى تُثبِّط استطالة سيقان البازيلاء المُحفَّزة من قِبَل الأوكسين. هذه الجُزيئات نشيطة على تركيز أقل بعشرة أو بمئة ضعف من تلك التي للهرمونات النباتية التقليدية؛ لقد لاحظت كيف أنَّ نسبة الأوكسين والسايتوكاينين يُمكنها أن تُؤثِّر في تكوين الأعضاء في المزرعة النباتية (انظر الشكل 41-27).

تُؤثِّر الأوليغوساكارينات في الطِّراز الشَّكلي لنسيج نبات التّبغ المُتجدِّد أيضًا، فتثبط تكوين الجذور، وتحفز إنتاج الأزهار في الأنسجة المُؤهلة لإعطاء الأزهار. كيف تتوافق نتائج المزرعة مع الأنظمة الحية، لا يزال سؤالًا مفتوحًا.

يُحفِّز الإيثيلين نضج الثِّمار ويُساعد دفاعات النّبات

كان الهيدروكربون الغازي **إيثيلين Ethylene** ($H_2C{-}CH_2$) قبل مدة طويلة من تقدير دوره بوصفه هرمونًا نباتيًّا، معروفًا بتعريته للنباتات عندما كان يسيل من مصابيح الغاز في الشوارع. الإيثيلين، ناتج طبيعي لأيض النّبات الذي يُمكنه بكميات قليلة أن يتفاعل مع هرمونات النباتات الأخرى.

عندما يُنقل الأوكسين من القمة المرستيمية للسَّاق نحو الأسفل، فإنَّه يُحفِّز إنتاج الإيثيلين في الأنسجة حول البراعم الجانبية، وبهذا فهو يُعيق نموها. يُثبط الإيثيلين أيضًا استطالة السَّاق والجذور، ربما بالطريقة نفسها. تمَّ التّعرّف إلى مُستقبل الإيثيلين ودراسته، ويبدو أنَّه نشأ مُبكرًا في تطور المخلوقات التي تقوم بالبناء الضَّوئيّ، مُشتركًا في الخصائص مع البروتينات المُتحسِّسة للبيئة المعروفة في البكتيريا.

يؤدي الإيثيلين دورًا رئيسًا في نموّ الثَّمرة. في البداية، يُحفِّز الأوكسينُ، الذي ينتُج بكميات عالية في الأزهار المُلقحة والثِّمار المُتطورة، إنتاجَ الإيثيلين الذي يُعيق بدوره نضجَ الثَّمرة، إذ تتحطَّم السُّكريات المُعقَّدة إلى سكريات بسيطة، وتتكسَّر جُزيئات الكلوروفيل؛ وتُصبح جدران الخلايا ليِّنة، وتنتُج المُركبات المُتطايرة المُرتبطة بالطَّعم والرَّائحة في الثِّمار النَّاضجة.

إحدى أولى المُلاحظات التي أدَّت إلى تَعَرُّف الإيثيلين بوصفه هرمونًا نباتيًّا هي نضوج ثمار الموز غير النَّاضجة عن طريق الغازات الخارجة من البُرتقال. مثل هذه العلاقات أدَّت إلى استعمالات تجارية كُبرى للإيثيلين. على سبيل المثال، تُقطف البندورة غالبًا خضراء، وتنضَّج صناعيًّا بعد ذلك بإضافة إيثيلين. يُستخدم الإيثيلين بشكل واسع في إسراع إنضاج اللَّيمون والبرتقال أيضًا. ويمتلك ثاني أكسيد الكربون أثرًا مُعاكسًا بتثبيط النُّضج؛ إذ تُشحن الثِّمار غالبًا في وسط مليء بثاني أكسيد الكربون.

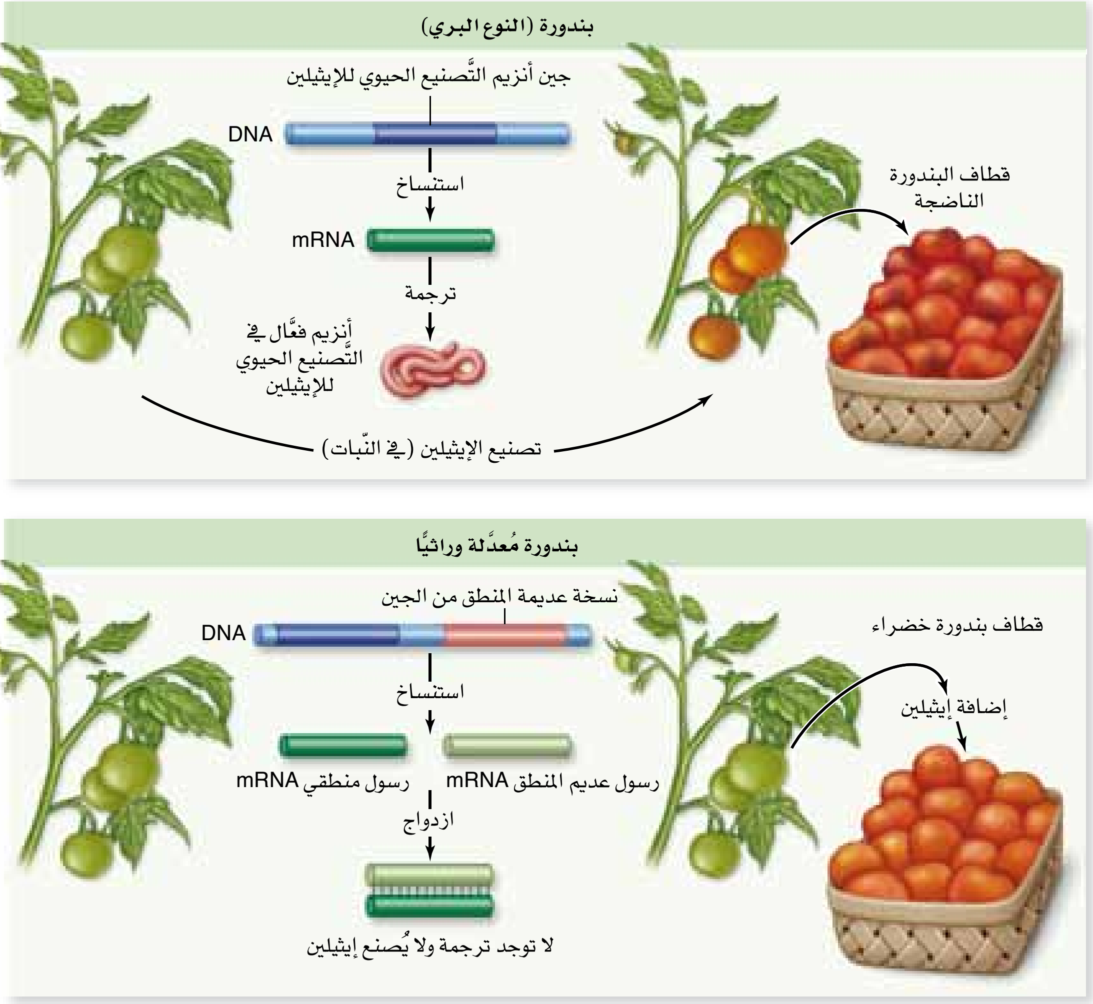
إضافة إلى ذلك، تمَّ تطوير حلٍّ باستخدام التكنولوجيا الحيوية، حيث تمَّ استنتسال أحد الجينات الضَّرورية للتَّصنيع الحيوي للإيثيلين، وتمَّ إدخال النسخة غير المنطقية لهذا الجين في المجموع الجيني للبندورة (الشكل 41-33). النسخةُ غير المنطقية للجين عبارة عن ترتيب للقواعد النيتروجينية مُكمل للنسخة المنطقية للجين. في هذا النّبات المُعدَّل وراثيًا، كلتا النسختين غير المنطقية والمنطقية لجين تصنيع الإيثيلين يتمُّ استنساخهما. بعد ذلك، يقوم mRNA الرسول للنسخة غير المنطقية وللمنطقية بالازدواج معًا. يمنع هذا الازدواج التَّرجمة، التي تتطلَّب شريط RNA مُفردًا؛ وبسبب هذا، لا يتكوَّن الإيثيلين، ولا تنضج ثمار البندورة المُعدَّلة وراثيًا. بهذه الطَّريقة، يُمكن شحن البندورة دون نضج وتعفُّن. إن التَّعرُّض للإيثيلين بعد ذلك يُحفِّزها على النُّضوج.

أظهرت دراسات أنَّ الإيثيلين يؤدي دورًا بيئيًا مُهمًّا. يزداد إنتاج الإيثيلين بسرعة عند تعرض النّبات إلى الأوزون والمُركبات السَّامة الأخرى، ودرجات الحرارة القُصوى، والجفاف، ومُهاجمة مُسبِّبات المرض أو آكلات الأعشاب، وضغوط أخرى. يستطيع الإنتاج المُتزايد من الإيثيلين الذي يحدث، أن يُسرِّع من فقدان الأوراق والثِّمار التي تلفت من جراء هذه الضُّغوط. إن بعض التَّلف المُترافق مع التَّعرُّض للأوزون سببه الإيثيلين الذي تُنتجه النباتات.

ربما يكون إنتاجُ الإيثيلين من قِبَل النباتات التي تتعرَّض لهجوم من آكلات الأعشاب أو تُصاب بعدوى بمُسبِّبات المرض إشارةً لتنشيط آليات الدِّفاع في النباتات، وربما يشمل إنتاج جُزيئات سامة للآفات الزِّراعية.

يُثبِّط حمض الأبسيسيك (حمض الفَصْل) النّموّ ويُشجِّع السُّكون

يبدو أنَّ **حمض الأبسيسيك Abscisic acid** يصنَّع أساسًا في الأوراق النَّاضجة، والثِّمار، وقمم الجذور. اكتسب الهرمون اسمه من كونه إذا أُضيف فإنَّه



الشكل 41-33

التَّحكُّم الوراثي لنضج الثِّمار. نسخة عديمة المنطق لجين التَّصنيع الحيوي للإيثيلين تمنع تكوين الإيثيلين ونضوج ثمرة مُعدَّلة وراثيًا. الشَّريطُ عديمُ المنطق مُكملٌ لشريط جين تصنيع الإيثيلين. بعد عملية الاستنساخ، يرتبط mRNA رسول عديم المنطق مع mRNA الرسول المنطقي، ولا يُمكن لـ mRNA مزدوج الأشرطة أن يُترجم إلى بروتين فعّال. لا ينتُج إيثيلين، ولا تنضج الثَّمرة. تكون الثَّمرة صلبة ولا تنضج، ويُمكن شحنها وإنضاجها بعد ذلك بتعريضها للإيثيلين. وهكذا، فيما تصل ثمار البندورة عادة تالفة إلى البقالات، يُمكن للبندورة المُعدَّلة وراثيًا أن تبقى طازجة مدة أطول.

يُسبِّب فَصْل الثِّمار في نبات القُطن، هناك دليل ضعيف على أنَّه يؤدي دورًا مُهمًّا في هذه العملية. هرمون الإيثيلين في الحقيقة هو الهرمون الذي يُشجِّع الهرم والفَصْل.

قد يُحفِّز حمض الأبسيسيك تكوين براعم الشِّتاء- البراعم السَّاكنة التي تستمر خلال الشِّتاء. يتبع ذلك تحويل بادئات الأوراق إلى حراشف برعمية (الشكل 41-34 أ). مثل الإيثيلين، يُثبِّط حمض الأبسيسيك نموّ البراعم الجانبية السَّاكنة. ويبدو أنَّ حمض الأبسيسيك، بتثبيطه نموّ البراعم واستطالتها، يُمكن أن يُعاكس بعض آثار الجبريلينات؛ ويُحفِّز الهرم بمُعاكسته تأثير الأوكسين.

يؤدي حمض الأبسيسيك دورًا في سكون البذور، ويُضاد عمل الجبريلينات خلال الإنبات. ترتفع مُستويات حمض الأبسيسيك في البذرة خلال تكوين الجنين (الشكل 41-17). عند نموّ أجنة الذُّرة في البذور على الكوز، يكون حمض الأبسيسيك ضروريًّا لتشجيع السُّكون ومنع النّموّ المُبكِّر، أي كأن تصبح النباتات ولودة (الشكل 41-34 ب). وإنَّه مُهمّ في التَّحكُّم بفتح الثُّغور وإغلاقها (الشكل 41-34 جـ).

بوجوده في النباتات جميعها، يبدو جليًّا أنَّ حمض الأبسيسيك يعمل مُنظمًا للنُّمو، مُبكرًا منذ نشوء المملكة النباتية. هناك القليل نسبيًّا ما هو معروف عن الطَّبيعة الدَّقيقة لتأثيراته الفسيولوجية والكيميائية الحيوية، ولكن هذه التَّأثيرات سريعة جدًا - تقع غالبًا خلال دقيقة أو دقيقتين - وبذلك، فهي على الأقل يجب أن تكون غير معتمدة جزئيًّا على التَّعبير الجيني.

لقد تمَّ التّعرّف إلى ترتيب النيوكليوتيدات في جينات رشاد الجدران جميعها، ما جعل التّعرّف إلى الجينات التي تستجيب لهرمون حمض الأبسيسيك سهلًا. تزداد مُستويات حمض الأبسيسيك بشكل كبير في النّبات عند تعرُّضه للضَّغط، خاصة الجفاف. ستظهر لحمض الأبسيسيك تطبيقات تجارية مُهمة مثل غيره من الهرمونات النباتية، عندما يتمُّ فهم طريقة عمله.

الأنواع الرَّئيسة السَّبعة للهرمونات النباتية هي: الأوكسين، والسايتوكاينين، والجبريلين، وبراسينوستيرويد، وأوليغوساكارين، والإيثيلين، وحمض الأبسيسيك. تتداخل هذه الهرمونات مع أجهزة الإحساس ومع بعضها للتَّحكُّم في النموّ والتّطور استجابةً للبيئة.

الشكل 41-34

آثار حمض الأبسيسيك (حمض الفصْل).

أ. يؤدي حمض الأبسيسيك دورًا في تكوين هذه البراعم الشَّتوية لنبات الزيزفون الأمريكي. هذه البراعم ستبقى ساكنة في الشِّتاء، وستحمي حراشف البُرعم -أوراق مُحوَّرة- البرعم من الجفاف.

ب. إضافة إلى سكون البرعم، حمض الأبسيسيك ضروري للسُّكون في البندورة. هذه الطفرة "الولودة" في ذُرة ينقصها حمض الأبسيسيك، والأجنة تبدأ بالإنبات على الكوز النَّامي.

جـ. يُؤثِّر حمض الأبسيسيك في إغلاق الثُّغور عن طريق التَّأثير في حركة أيونات البوتاسيوم خارجة من الخلايا الحارسة.

مراجعة المفاهيم

1-41 الاستجابات للضَّوء

الصّبغات، عدا تلك المُستخدمة في التَّمثيل الضَّوئيّ، ترصد الضَّوء وتحفّز استجابات تَشَكل ضوئي لااتجاهية وتأود ضوئي اتجاهي (الشكل 41-2).

- الفايتوكروم، صبغة فيها بروتين، يتكون من حامل الصبغة، يستقبل الضَّوء والبروتين الكلي الذي يُحفِّز مسار تحويل الإشارة.
- يتكون الفايتوكروم من شكلين يتحوَّل كلٌّ منهما إلى الآخر، هما: الشكل P_r غير النَّشط يستجيب للضَّوء الأحمر، وشكل نشط P_{fr} يستجيب للضَّوء الأحمر البعيد.
- يتدخل P_{fr} في إنبات البذور، واستطالة المجموع الخضري، ورصد المسافة بين النباتات.
  - إنبات البذور يُثبِّطه الضَّوء الأحمر البعيد، ويُحفِّزه الضَّوء الأحمر.
  - تحدث الاستطالة في القمة عندما تستطيل منطقة السلاميات؛ لأنَّ الضَّوء الأحمر غير مُتوافر.
  - تتسلّم النباتات المُكتظة الضَّوء الأحمر البعيد من النباتات المُجاورة، وهذا يزيد ارتفاع النبات بحثًا عن ضوء الشَّمس.
- يُمكن لـ P_{fr} أن يدخل النُّواة، وأن يرتبط مع البروتينات الأخرى، ما يُؤدي إلى التعبير عن الجينات التي يتحكَّم فيها الضَّوء (الشكل 41-4).
- يُمكن لـ P_{fr} أيضًا أن يعمل من خلال مسار الإشارة الذي يستخدم مفسفر البروتين، وذلك بفسفرة حمض أميني يحفّز بدوره سلسلة من عوامل الاستنساخ (الشكل 41-5).
- يتم التَّحكم في كمية P_{fr} عن طريق تحطيم البروتين داخل جسيم تحطيم البروتين.
- التَّأودات الضوئيّةُ استجاباتُ نموٍّ أحادية الاتجاه للسِّيقان نحو الضَّوء ذي اللَّون الأزرق.
- الإيقاعات اليومية مُستقلة عن الضَّوء، ولكنها تُنظم الدَّورة اليومية من خلال عمل الفايتوكروم ومُستقبلات الضَّوء الأزرق.

2-41 الاستجابات للجاذبية

التَّأوُّد الأرضيُّ هو استجابةُ النّبات لمجال الجاذبية الأرضية.

- يُعتقد أنَّ سبب التَّأوّد الأرضي هو الدَّور المُشترك لكل من بلاستيدات النَّشا التي تغطس نحو مركز الجاذبية في الخلايا النباتية وهرمون الأوكسين (الأشكال 41-9 و 41-10).
- تُظهر المجاميع الخضرية تأودًا أرضيًّا سلبيًّا؛ لأنَّ الأوكسين يتراكم في الجهة السُّفلية من السَّاق، مُسبِّبًا استطالة خلوية غير مُتناظرة وانحناء السَّاق إلى الأعلى.
- تمتلك الجذور تأودًا أرضيًّا موجبًا؛ لأنَّ الخلايا عند الجهة السُّفلى في قمة الجذر المُتَّجه أفقيًّا تكون أقل استطالة من الخلايا التي عند الجهة العُليا من الجذر.

3-41 الاستجابات للمُنبهات الميكانيكية

استجابات النّبات للَّمس وللمُنبه الميكانيكي يُمكن أن تكون دائمة أو منعكسة (قابلة للرجوع).

- استجابات النّبات للَّمس هي نموّ اتجاهي دائم للنبات استجابة لمُنبه فيزيائي، وتؤدي إلى عملية التَّشكل اللَّمسي.
- الاستجابة اللَّمسية مُستقلة عن اتجاه المُنبهات، وتنتُج عادةً عن تغيُّرات في ضغط الامتلاء. في بعض النباتات، يتبع الاستجابات اللَّمسية تغيُّرات في النّموّ.
- الاستجابة المُحفّزة باللَّمس تنتُج عن تغيُّرات في ضغط الامتلاء الناجم عن إشارة كهربائية يتبعها فقدان K^+ من الخلايا إلى الوسائد.
- يُمكن للضَّوء أن يُحفِّز تغيُّرات في ضغط الامتلاء، ما يؤدي إلى تتبُّع الورقة للشَّمس، وتفتُّح الأزهار، وحركات النَّوم في الأوراق.

4-41 الاستجابات للماء ولدرجة الحرارة

عندما يُؤَثِّر توافر الماء ودرجة الحرارة في النباتات، يُمكن للاستجابات أن تكون قصيرة الأمد أو طويلة الأمد.

- يُؤدي السُّكون إلى توقُّف النّموّ عندما تُصبح الظُّروف البيئية صعبة.
- يحدث فَصْل الأوراق في الأشجار مُتساقطة الأوراق حالما تدخل فترات درجات الحرارة المُنخفضة ويكون توافر الماء محدودًا.
- يسمح تكوُّن البذور للأجنة أن تعيش فترات زمنية طويلة حتى تُصبح الظُّروف البيئية مُناسبة (الشكل 41-17).
- تستجيب النباتات لدرجات الحرارة المُنخفضة عن طريق زيادة عدد الدهون غير المُشبعة في الغشاء البلازمي، أو عن طريق تقليل تكوُّن بلورات الثَّلج في الفراغات خارج الخليّة، أو بإنتاج بروتينات مُضادة للتَّجمد.
- تُنتج النباتات بروتينات الصَّدمة الحرارية عند تعرُّضها لدرجات حرارة عالية.
- يُمكن للنباتات أن تتحمَّل درجات الحرارة المُميتة بطريقة ما عن طريق تطوير تحمُّل حرارة مكتسبة عندما تزداد درجات الحرارة بالتَّدريج.

5-41 الهرمونات وأجهزة الإحساس

الهرمونات التي تحفّز نموّ النباتات تتوافق مع التَّغيُّرات في البيئة.

- الهرمونات مواد كيميائية تتكوَّن في جزء مُعيَّن من النّبات، وتنتقل إلى جزء آخر، حيث تُسبِّب استجابات فسيولوجية أو تطوّريّة.
- ينتُج الأوكسين في القمم المرستيمية والأجزاء غير النَّاضجة للنبات، ويؤثر في استنساخ DNA عن طريق الارتباط بالبروتينات. تُشجِّع الأوكسينات استطالة السَّاق، وتكوين الجذور العرضية، وتمنع فَصْل الأوراق، وتشجِّع انقسام الخليّة، وإنتاج الإيثيلين وسكون البراعم الجانبية. استُعملت الأوكسينات المخلقة في الزِّراعة والبستنة للتَّحكم في تطور النّبات والثِّمار وكذلك بوصفه مُبيد أعشاب.
- السايتوكاينينات هي بيورينات تنتُج في القمم المرستيمية للجذر والثِّمار غير النَّاضجة. إنَّها تُحفِّز تكوين أو تنشيط بروتينات ضرورية للانقسام المُتساوي عندما تكون الأوكسينات موجودة، وتُشجِّع نموّ البلاستيدات الخضراء، وتُؤخِّر هرم الورقة، وتُحفِّز تكوين البراعم (الشكل 41-27).
- تنتُج الجبريلينات من قمم الجذور والمجموع الخضري، والأوراق الفتية، والبذور. إنها تُشجِّع استطالة السَّاق، وتُشجِّع إنتاج الأنزيمات في البذور النامية. تعمل الجبريلينات في السَّرخسيّات بوصفها فرمونات.
- البراسينوستيرويدات (ستيرويدات اللفت) هي ستيرويدات تنتج في حبوب اللِّقاح، والبذور غير النَّاضجة، والمجاميع الخضرية، والأوراق، ولها وظائف مُتداخلة مع الأوكسينات والجبريلينات وتُؤثر في تطور الأنسجة الوعائية واستقطاب الغشاء.
- تُطلق الأوليغوساكارينات (قليلة التّسكّر) من الجُدران الخلوية عن طريق أنزيمات تُفرزها مُسببات المرض، وتُشجِّع استجابات دفاع ضد مُسبب المرض. ويُمكن لها أن تُثبِّط الاستطالة التي يُحفِّزها الأوكسين، وتُؤثِّر في الطِّراز الشَّكلي في النَّسيج المُتجدِّد لنبات التَّبغ، وتمنع تكوين الجذور، وتُحفِّز إنتاج الأزهار.
- ينتُج الإيثيلين من الجذور، والقمم المرستيمية للمجموع الخضري، والأزهار الهرمة، والثِّمار النَّاضجة. إنَّه يتحكم في فَصْل الأوراق، والأزهار، والثِّمار؛ ويُشجِّع نضج الثِّمار؛ ويُثبِّط استطالة السَّاق والجذور؛ وربما يُشجِّع الاستجابة إلى هجمات مُسبِّبات الأمراض وآكلات الأعشاب.
- ينتُج حمض الأبسيسيك (حمض الفصل) من الأوراق الخضراء النَّاضجة، والثِّمار، وقمم الجذور، والبذور. إنَّه يُثبِّط نموّ البراعم، ويُشجِّع سكون البذور، ويتحكَّم في إغلاق الثُّغور، ويُثبِّط تأثير الهرمونات الأخرى.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

1. إذا عرَّضت بذورًا لسلسلة من الضَّوء الأحمر والضَّوء الأحمر البعيد، أيّ من الأضواء الآتية سيُؤدي إلى إنبات البذور:
   - أ. الأحمر؛ الأحمر البعيد.
   - ب. الأحمر البعيد؛ الأحمر.
   - ج. الأحمر؛ الأحمر البعيد؛ الأحمر؛ الأحمر البعيد؛ الأحمر؛ الأحمر البعيد؛ الأحمر؛ الأحمر البعيد.
   - د. لا شيء مما ذكر.
2. المثال الصحيح لكل من التَّشكُّل الضَّوئيّ والتّأوّد الضَّوئيّ هو:
   - أ. التّأوّد الضَّوئيّ نموّ نحو الضَّوء الأزرق، والتَّشكل الضَّوئيّ نموّ نحو الضَّوء الأحمر.
   - ب. التّأوّد الضَّوئيّ نموّ نحو الضَّوء الأزرق، والتَّشكل الضَّوئيّ إنبات يُحفِّزه الضَّوء الأحمر.
   - ج. التّأوّد الضَّوئيّ نموّ نحو الضَّوء الأحمر، والتَّشكل إنبات يُحفِّزه الضَّوء الأزرق.
   - د. التّأوّد الضَّوئيّ حركة نحو الضَّوء الأزرق لا تتضمَّن نموًّا؛ التَّشكل الضَّوئيّ حركة نحو الضَّوء الأحمر الذي لا يتضمَّن نموًّا.
3. إذا أردت زراعة بذور نبات رشاد الجدران يمتلك طفرة لا تنمو في العتمة $(det2)$ وأبقيتها في صندوق معتم، فإن الذي سيحصل هو:
   - أ. ستنبُت البذور بشكل طبيعي، ولكن النبات لن يكون طويلًا والتوائيًا في أثناء بحثه عن مصدر الضَّوء.
   - ب. ستفشل البذور بالإنبات بسبب عدم وجود الضَّوء.
   - ج. سوف تنبت الجذور، والنّبات سيكون طويلًا والتوائيًا في حال بحثه عن مصدر الضَّوء.
   - د. ستنبُت البذور، وسيموت النّبات مُباشرة؛ لأنَّه لا يستطيع أن يُكوِّن السُّكريات في العتمة.
4. واحدة من الجمل الآتية غير صحيحة بالنِّسبة إلى الفايتوكروم:
   - أ. P_r يتحوَّل إلى P_{fr} عندما يتعرَّض إلى اللَّون الأحمر.
   - ب. P_{fr} هو الشَّكل النَّشط حيويًّا للفايتوكروم.
   - ج. يُحفِّز الفايتوكروم كثيرًا من الاستجابات عن طريق التَّحكم في التَّعبير الجيني.
   - د. يتحكم الفايتوكروم في مُعظم إنبات البذور في النباتات.
5. عادةً ما نعتقد خطأ أن النباتات لا تتحرك في بيئتها. كثير من النباتات مثل، أوراق الفول، تُظهر حركات يومية لرفع قدرتها على امتصاص الطَّاقة الضَّوئية. هذه الحركات اليومية سببها:
   - أ. تغيُّرات في امتلاء خلايا محددة.
   - ب. نموّ خلايا محددة.
   - ج. انقباض العضلات في الأوراق.
   - د. تغيُّر درجة الحرارة في البيئة.
6. عندما درس تشارلز وفرانسيس داروين التّأوّد الضَّوئيّ في النباتات، اكتشفا أنَّ:
   - أ. الأوكسين مسؤول عن النّموّ المُعتمد على الضَّوء.
   - ب. رصد الضَّوء تمَّ عن طريق قمة المجموع الخضري للنبات.
   - ج. رصد الضَّوء تمَّ عن طريق المنطقة أسفل قمة المجموع الخضري للنبات.
   - د. الضَّوء الأحمر فقط يحفِّز التّأوّد الضَّوئيّ.
7. يُشجِّع الأوكسين نموّ النّبات نحو مصدر الضَّوء عن طريق:
   - أ. زيادة سرعة انقسام الخلايا على الجهة الظَّليلة من السَّاق.
   - ب. تقصير الخلايا على الجهة المُعرَّضة للضَّوء من النّبات.
   - ج. استطالة الخلايا على الجهة الظَّليلة من السَّاق.
   - د. تقليل سرعة انقسام الخلايا على الجهة المُضادة من السَّاق.
8. واحدة من الجمل الآتية غير صحيحة عن الأوكسين:
   - أ. يتحرَّك عادةً إلى الأسفل في النّبات.
   - ب. لا نعرف كيف يشترك الأوكسين في إشارات ترميز الخليّة.
   - ج. عادةً ما يُنشِّط أحماض الجدار الخلوي.
   - د. أشهر أشكاله هو إندول حمض الأسيتيك.
9. واتتك فكرة ذكية لتوسيع ميزانية بقالتك بشراء كميات كبيرة من الفواكه الخضراء، ومن ثَمَّ خزنها في حقيبة نفختها مثل البالون. كلما احتجت إلى فاكهة، تُخرجها من الحقيبة، وسوف تنضج كالمُعجزة. سبب ذلك هو:
   - أ. الحقيبة ستمنع الضَّوء من الوصول إلى الفاكهة، لذلك لن تنضج.
   - ب. ستبقي الحقيبة الفاكهة باردة، لذلك لن تنضج.
   - ج. المُستويات العالية من CO_2 في الحقيبة ستمنع النُّضج.
   - د. المُستويات العالية من O_2 في الحقيبة ستمنع النُّضج.
10. إذا زرعت خطأً نبات طفرة من فصيلة الشَّعير لا يستطيع تكوين هرمون حمض الأبسيسيك، فإن الذي سيحدث هو:
    - أ. ستستطيل المجاميع الخضرية بشكل كبير، وستسقط؛ لأنَّها لن تدعم بعضها.
    - ب. لن تستطيل المجاميع الخضرية بشكل طبيعي، وسوف تحصل على نبات قصير.
    - ج. ستنمو البذور قبل أوانها.
    - د. ستسقط الأوراق عن النّبات.
11. مثلما يُعاكس الأوكسين والسايتوكاينين بعضهما، الهرمون الذي يُعاكس هرمون الجبريلين، هو:
    - أ. إيثيلين.
    - ب. براسينوستيرويد.
    - ج. حمض الأبسيسيك.
    - د. أوليغوساكارين.
12. تُستعمل الجبريلينات لزيادة إنتاجية العنب؛ لأنَّها:
    - أ. تجعل الثِّمار أكبر عن طريق تحفيز انقسام الخليّة داخل الثَّمرة.
    - ب. تزيد من طول السّلاميّات لكي تصبح للثِّمار مساحة أكبر لتنمو.
    - ج. تزيد من عدد الأزهار المُنتَجة، وبهذا تزيد أعداد الثِّمار.
    - د. لا شيء مما ذكر.
13. أيّ من الآتية ربما لا يُشاهد في نبات ينمو داخل مكوك فضاء في الفضاء:
    - أ. التّأوّد الأرضي. ب. التّأوّد الضَّوئيّ.
    - ج. الإيقاعات اليومية. د. التَّشكُّل الضَّوئيّ.

أسئلة تحدٍّ

1. ناقش التَّشابهات والفُروق بين التّأوّد اللَّمسي والحركة الامتلائية.
2. قارن بين الآليات التي تستخدمها الحيوانات والنباتات لتحمُّل البيئات الصعبة بالتَّفكير في استجابة حيوانية مُشابهة لكل مما يأتي:
   - أ. السُّكون. ب. التَّشكُّل اللَّمسي.
   - ج. الفَصْل. د. التّأوّد الأرضي.
3. العُقدُ الشَّجرية التي تُسبِّبها غالبًا نموات ورمية على جذع الأشجار وفروعها، مُقدرةٌ وثمينةٌ جدًا من قِبَل عمال الأخشاب بسبب نمطها الحُبيبي الجميل. إن أردت أن تُؤسِّس "مزرعة للعُقد الشَّجرية"، كيف يُمكنك أن تفعل هذا؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 42

التّكاثر في النّباتات
Plant Reproduction

مقدّمة

النجاح التّطوريّ المدهش للنباتات الزّهريّة يمكن ربطه مع طرق تكاثرها الجديدة. في هذا الفصل، سنستعرض طرق التّكاثر في النّباتات مغطاة البذور، وكيف أسهمت صفاتها الفريدة– أزهار وثمار– في نجاحها. هذه، بشكل جزئي، قصة التّطور المترافق للنباتات والحيوانات التي تؤكد تنوعًا وراثيًّا أكبر عن طريق توزيع جاميتات النّباتات بشكل واسع. في بيئة مستقرة، على كلّ حال، هناك إيجابيات للإبقاء على هذا الوضع وراثيًّا؛ فالتكاثر اللاجنسيّ، مثلًا، هو طريقة تنتج أفرادًا من السلالة نفسها. الانحراف غير الطبيعيّ نحو التّكاثر الجنسيّ في بعض النّباتات الزّهريّة يتبعه شيخوخة وموت النبات الأصل.

موجز المفاهيم

1-42 التكوين الجنيني التكاثري

- *الانتقال إلى المقدرة الإزهارية يدعى تحول المرحلة.*
- *بيّنت الطفرات كيفية التحكم في تحوّل المرحلة.*

2-42 إنتاج الأزهار

- *تعتمد المسارات المعتمدة على الضّوء على طول الفترة الضّوئيّة.*
- *يرتبط المسار المعتمد على درجة الحرارة بالبرودة.*
- *يحتاج المسار المعتمد على الجبريلين إلى مستويات متزايدة من الهرمون.*
- *المسار الذاتي غير معتمد على الأدلة البيئية.*
- *تُنشط جينات هوية المرستيم الزهري جينات هوية الأعضاء الزّهريّة.*

3-42 تركيب الأزهار وتطوّرها

- *نشأت الأزهار في مغطاة البذور.*
- *تنتج الجاميتات في النبات الجاميتي للأزهار.*

4-42 التّلقيح والإخصاب

- *كانت النّباتات البذرية الأولى تلقّح عن طريق الرّيح.*
- *نشأت الأزهار والملقّحات الحيوانية بشكل متزامن.*
- *استمرت بعض النّباتات الزّهريّة في استعمال الرياح للتلقيح.*
- *يُفضل التّلقيح الذاتي في الظّروف المستقرة.*
- *شجعت إستراتيجيات تطورية عدة التلقيح الخارجي.*
- *تتعرض مغطاة البذور لإخصاب مزدوج.*

5-42 التّكاثر اللاجنسيّ

- *يتضمن التّكاثر اللاإخصابي تطور أجنة ثنائية العدد الكروموسوميّ.*
- *في التّكاثر الخضري، تنشأ نباتات جديدة من أنسجة لاتكاثرية.*
- *يمكن استنسال نباتات من خلايا معزولة في المختبر.*

6-42 فترات حياة النبات

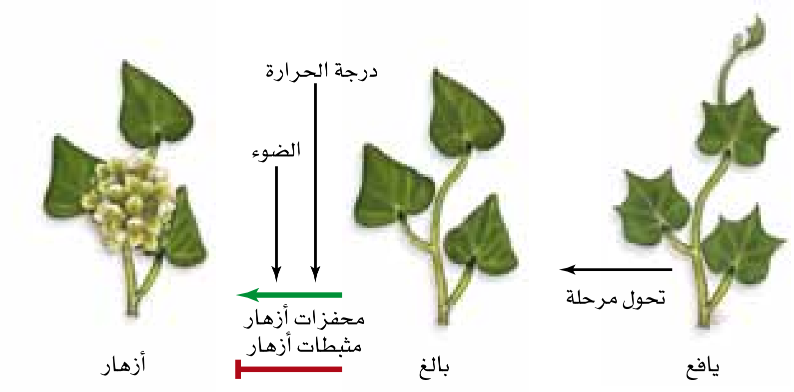
- *تعيش النّباتات المعمّرة سنوات عدة.*
- *تنمو النّباتات الحولية، وتتكاثر، وتموت في سنة واحدة.*
- *تتبع النّباتات ثنائية الحول دورة حياة مدتها سنتان.*

1-42 التكوين الجنيني التكاثري

في الفصل الـ(30)، لاحظنا أن مغطاة البذور تمثل ابتكارًا تطوريًّا بإنتاجها للأزهار والثّمار. وفي الفصل الـ (36)، وضحنا التكوين الجنيني في الشكل، أو **التشكل Morphogenesis**، الذي تخضع له البذرة النامية لكي تصبح نباتًا خضريًّا. في هذا الجزء، سوف نصف التّغيّرات الإضافية التي تحدث في النبات الخضري لإنتاج التراكيب المحكمة التفصيل المرتبطة بالإزهار (الشكل 42-1).

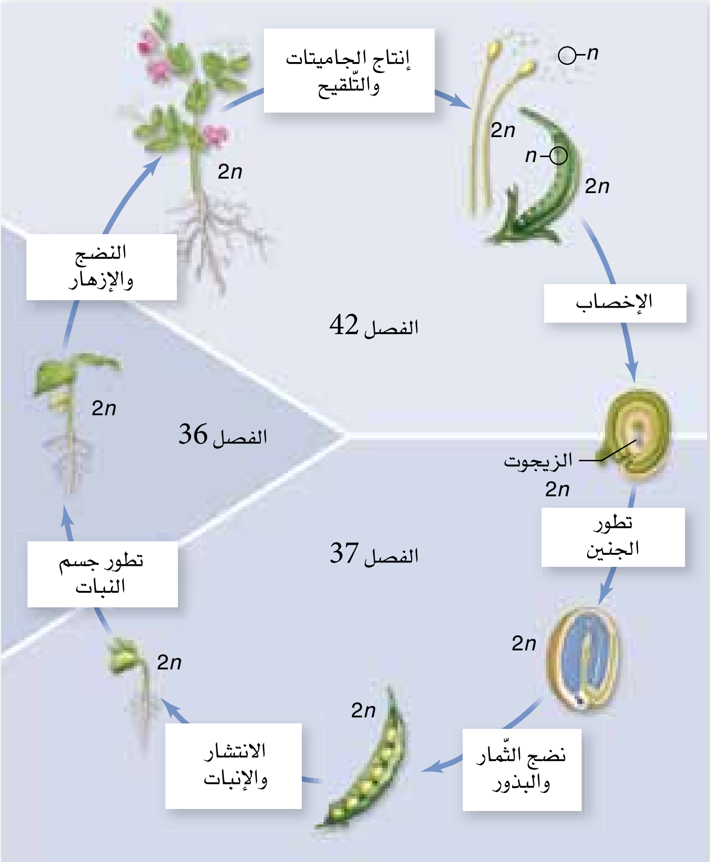
تدخل النّباتات عبر تغيرات جنينية تؤدي إلى البلوغ التكاثري تمامًا مثل الكثير من الحيوانات. هذا التّغيّر في التكوين الجنيني من مرحلة اليافع إلى مرحلة البالغ نراه في عملية تحوّل أبي ذنيبة إلى ضفدع بالغ، أو من يرقة إلى فراشة يمكنها بعد ذلك أنْ تتكاثر. تخضع النّباتات لتحول مشابه يؤدي إلى إنتاج الزّهرة. على عكس الضفدع اليافع الذي يفقد ذيله، تستمر النّباتات بإضافة تراكيب إلى تراكيب موجودة مع أنسجتها المرستيمية.

تحدد عمليات منظمة بدقة زمان ومكان تكوّن الأزهار. إضافة إلى هذا، يجب أن تمتلك النّباتاتُ غالبًا القدرةَ على الردّ على الإشارات الداخلية والخارجية التي تنظم الإزهار. وعندما تصبح النّباتات مؤهّلة للتكاثر، يحدد خليط من العوامل – من ضمنها الضّوء، ودرجة الحرارة وإشارات داخلية مثبطة ومحفزة – متى تُنتَج الزّهرة (الشكل 42-2). تشغّل هذه الإشارات جينات تتحكم في تكوين الأعضاء الزّهريّة – السبلات والبتلات، والأسدية، والكرابل. وحالما تمتلك الخلايا تعليمات لكي تصبح عضوًا زهريًّا محددًا، فإنّ هناك سلسلة تفاعلات تطورية تؤدي إلى التركيب ثلاثي الأبعاد لأجزاء الزّهرة. وسنذكر تفاصيل هذه العملية في الأجزاء المقبلة.



الشكل 42-2

العوامل المشتركة في تنشيط الإزهار. هذا النموذج يوضح الأحداث البيئية والداخلية التي تجعل مرستيم المجموع الخضري يبدأ بالإزهار. خلال تحول المرحلة، يكتسب النبات القابلية للاستجابة لإشارات الإزهار.



الشكل 42-1

دورة حياة نبات مزهر (مغطاة البذور)

الانتقال إلى المقدرة الإزهارية يُدعى تَحَوُّلَ المرحلة

عند الإنبات، لا تتمكن معظم النّباتات من إنتاج الزّهرة، حتى لو كانت المؤشرات البيئية جميعها في حالتها المثلى. تسمح التّغيّرات التّطوريّة الداخلية للنباتات بالحصول على المقدرة على الاستجابة للإشارات الخارجية أو الداخلية (أو كلتيهما) التي تحفّز تكوين الزّهرة. يدعى هذا الانتقال **تَحَوُّلَ المرحلة Phase Change**.

يمكن لتحول المرحلة أن يكون واضحًا شكليًّا أو دقيقًا جدًا. ألقِ نظرة على شجرة بلوط أحمر أو أبيض في الشتاء: ستبقى الأوراق معلقة على الفروع السفلية حتى الربيع، فتسقطها البراعم الجديدة، في حين تكون الأوراق على الفروع العلوية قد سقطت مبكرًا (شكل42-3أ). حُفزت الفروع السفلية من مرستيم يافع. وكونها لم تستجب للإشارات البيئية، وتُسقط أوراقها، فإنّ هذا يشير إلى أنها فروع يافعة، ولم تقم بتحول المرحلة. وعلى الرغم من أن الفروع السفلية أقدم، فإن حالتها اليافعة أُسست عندما تحفزت، وأنها سوف لن تتغير.

يمتلك نبات اللبلاب أيضًا مرحلتي يافع وبالغ مميزتين في أثناء النّموّ (شكل 42-3ب). يحفِّز نسيج الساق الذي ينتجه مرستيم يافع تكوين الجذور العرضية التي تستطيع التسلق على الجدران. إذا نظرت إلى أبنية قديمة من القرميد مغطاة باللبلاب، ستلاحظ أن الفروع العلوية تتساقط؛ لأنها انتقلت إلى مرحلة النّموّ، وفقدت القدرة على إنتاج جذور عرضية.

من المهم ملاحظة أنه على الرّغم من أنّ النبات قد وصل مرحلة البلوغ من التّطور، فإنه ربما ينتج تراكيب تكاثرية أو لا ينتجها. وقد تكون هناك عوامل أخرى ضرورية لتحفيز الإزهار.

الشكل 42-3

تحول المرحلة. أ. الفروع السفلية لشجرة البلوط هذه تمثل مرحلة اليافع في التّطور؛ تُبقي (تحافظ) على أوراقها في الشتاء. الأوراق السفلية غير قادرة على تكوين طبقة فصل لتنفصل عن الشجرة في الخريف. مثل هذه التّغيّرات الواضحة هي علامات لتحول المرحلة، ولكن الاختبار الحقيقي هو ما إذا كان النبات قادرًا على الإزهار أم لا. **ب.** لبلاب يافع (يسار) يكوّن جذورًا عرضية، ويمتلك ترتيبًا ورقيًّا متبادلًا. لبلاب ناضج (يمين) يفتقد الجذور العرضية، ويملك ترتيب أوراق حلزونيًّا، ويمكن أن يكوّن الأزهار.

أ.

ب.

بيّنت الطفرات كيفية التحكم في تحوّل المرحلة

بشكل عام، إن عملية الرجوع من مرحلة البالغ إلى مرحلة اليافع لنبات ما أسهل من تحول المرحلة تجريبيًّا (في المختبر). فمعالجة النبات بهرمون الجبريلين والتقليم الجائر يمكن أن يحدث هذا الرجوع. في الحالة الأخيرة، يحدث نموّ خضري جديد، كما يحدث عندما تُقَلَّمُ شجيرات معينة، ومن ثم تُورق مرة أُخرى في أثناء النّموّ الجديد.

طفرة الزّهرة الجنينية (*emf*) لنبات رشاد الجدران *Arabidopsis* تزهر على الفور تقريبًا (الشكل 42-4)، وهذا يتوافق مع فرضية أن الأليل البري يثبط الإزهار. عندما ينضج النبات البري، يقل تعبير الجين *EMF*. هذا الاكتشاف يشير إلى أن الإزهار هو الحالة الطبيعية (السائدة)، وأن آليات نشأت لتؤخر الإزهار. هذا التأخير على ما يبدو يسمح للنبات بخزن طاقة أكثر لتخصيصها للتكاثر.

يأتي مثال على تحفيز الانتقال من اليافع إلى البالغ من التعبير الزائد لجين ضروري للإزهار موجود في كثير من الأنواع. هذا الجين، (*LFY*) *LEAFY*، تم استنساخه في رشاد الجدران، وتم تغيير مُحَفِّزه (مثيره) إلى محفِّز فيروسي ما أدى إلى استنساخ عالٍ وثابت لجين *LFY*. ثم تم إدخال جين *LFY* مع المحفز الفيروسي إلى خلايا الحور الرجراج المزروعة التي تستعمل لإعادة توليد النبات. عندما تم التعبير عن جين *LFY* بشكل زائد في الحَوْر، حدث الإزهار في أسابيع بدلًا من سنوات (الشكل 42-5).

يحتاج تحوّل المرحلة إلى كلّ من إشارة تحفيزية كافية، ومقدرة على التقاط الإشارة. تكتسب بعض النّباتات مقدرة في المجموع الخضري لالتقاط الإشارة على درجة معينة من الشدة. في حين تكتسب نباتات أُخرى المقدرة على إنتاج إشارة تحفيزية، أو تقليل إشارة، أو إشارات تثبيطية.

كما ذكرنا سابقًا، ينشأ تحول المرحلة في نبات بالغ، ولكن ليس بالضرورة نبات مزهر. المقدرة على التّكاثر متميزة عن التّطور الجنيني التكاثري الحقيقي. ويعتمد إنتاج الأزهار على عوامل عدة، سنذكرها لاحقًا.

يتضمن التّطور التكاثري في النّباتات تحول المرحلة من الشكل اليافع إلى الشكل البالغ. يؤدي هذا التّغيّر إلى نباتٍ مؤهل لإنتاج الأزهار.

الشكل 42-4

زهرة جنينية (*EMF*) تمنع الإزهار المبكر. نباتات بها طفرة ينقصها بروتين *EMF* وتزهر حالما تنبت. تمتلك الأزهار كرابل مشوهة، وكذلك تراكيب زهرية ناقصة بالقرب من الجذور.

أ.

ب.

الشكل 42-5

التعبير الزائد لجين الإزهار يمكن أن يسّرع من تحوّل المرحلة. أ. في العادة، تنمو شجرة الحَوْر سنوات عدة قبل أن تنتج أزهارًا (انظر الصورة الصغيرة). **ب.** يُسبب التعبير الزائد عن جين الإزهار لنبات رشاد الجدران، *LEAFY*، الإزهار السريع في الحَور المعدّل وراثيًّا (انظر الصورة الصغيرة).

2-42 إنتاج الأزهار

تم التعرّف إلى أربعة مسارات للإزهار متحكم فيها وراثيًّا، هي: (1) المسار المعتمد على الضَّوء. (2) المسار المعتمد على درجة الحرارة. (3) المسار المعتمد على الجبريلين . (4) المسار الذاتي.

يمكن أن تعتمد النّباتات بشكل أساسي على مسار واحدٍ، ولكن المسارات الأربعة كلها يمكن وجودها.

يمكن للبيئة أن تُشجع الإزهار أو تثبطه، وفي بعض الأحيان، يمكنها أن تكون محايدة. فمثلًا، زيادة فترة الإضاءة يمكنها أن تشير إلى أن نهارات الصيف الطويلة قد وصلت بمناخ معتدل وظروف مناسبة للتكاثر. في حالات أُخرى، تعتمد النّباتات على الضَّوء لتراكم كميات كافية من السكروز لتزويد التّكاثر بالطاقة، لكنها تزهر دون اعتماد على طول النّهار.

يمكن لدرجة الحرارة أيضًا أن تُستخدم بوصفها إشارة. **الارتباع Vernalization** هو الحاجة إلى فترة تبريد مفاجئ للبذور والمجاميع الخضرية لكي يَحْدُث الإزهار، هذه العملية تؤثِّر في المسار المعتمد على درجة الحرارة. ومن الواضح أن النجاح التكاثري لن يكون محتملًا وسط عاصفة ثلجية.

على افتراض أن التحكم في التكاثر نشأ أولًا في بيئات استوائية أكثر ثباتًا، فإنّ الكثير من السيطرة المعتمدة على طول النّهار وعلى درجة الحرارة نشأت عندما استعمرت النّباتات مُناخات أكثر اعتدالًا.

إن تعقيد مسارات الإزهار بُحث من الناحية الفسيولوجية تمامًا كما في تغير المرحلة، ويوفر تحليل طفرات إزهارية استكشافًا لآليات مسارات الإزهار. إنَّ كثرة مسارات الإزهار تضمن تَكَوُّنَ جيلٍ آخر.

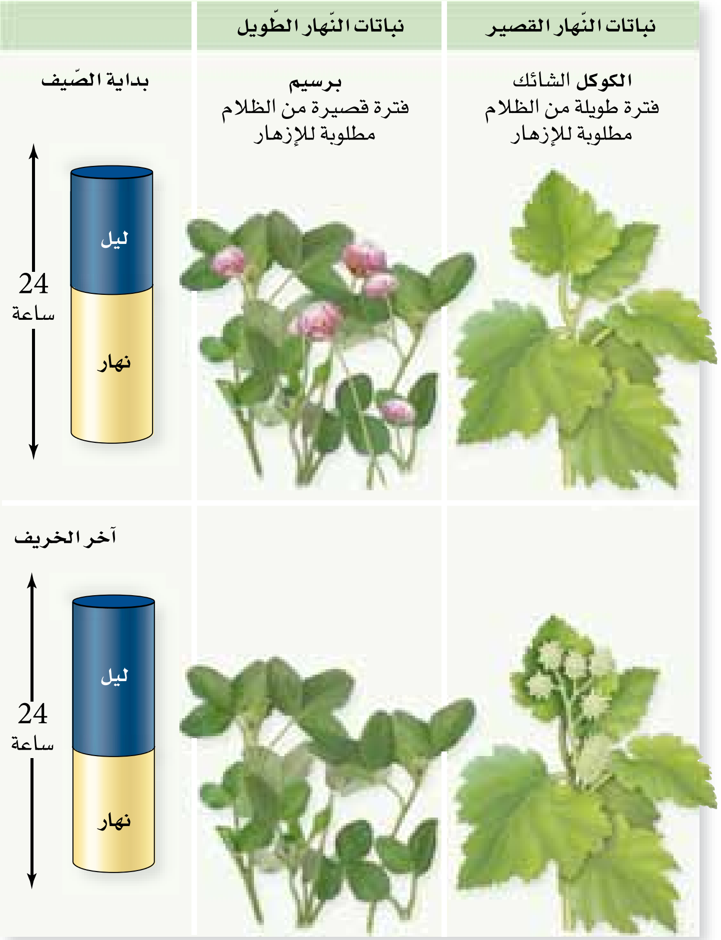
تعتمد المسارات المعتمدة على الضَّوء على طول الفترة الضّوئيّة

يحتاج الإزهار إلى الكثير من الطاقة المتراكمة عن طريق البناء الضّوئيّ. لهذا، تحتاج النّباتات جميعها إلى الضوء من أجل الإزهار، ولكن هذا منفصل عن مسار الإزهار المعتمد على **طول الفترة الضّوئيّة Photoperiodic**. ترتبط نواحي النّموّ والتّطور في معظم النّباتات بالتغيرات بنسبة الضَّوء إلى الظلام في الدورة اليومية ومدتها 24 ساعة (طول النّهار).

في الفصل السابق، تعلمت أن كثيرًا من النّباتات تمتلك إيقاعات يومية تؤثّر في حركات الأوراق والتراكيب الأُخرى. على كلّ حال، تكون الدورة اليومية التي مدتها 24 ساعة منفصلة عن التّغيّرات في طول الفترة الضّوئيّة الذي يؤثِّر في الإزهار. توفر هذه الحساسية لطول الفترة الضّوئيّة آلية للمخلوقات الحية للاستجابة إلى التغيرات الفصلية في نسبة النّهار إلى الليل. يتغير طول النّهار مع الفصول، فكلما كانت المنطقة أبعد عن خط الاستواء، زاد التّنوّع في طول النّهار.

نباتات النّهارين: القصير والطّويل

تقع استجابات النبات الإزهارية لطول النّهار في مجاميع أساسية عدة. في **نباتات النّهار القصير Short-Day Plants**، يتحفز الإزهار عندما يصبح ضوء النّهار أقصر من الطول الحرج (الشكل 42–6). أما في **نباتات النّهار الطّويل Long-Day Plants**، فيبدأ الإزهار عندما يصبح ضوء النّهار أطول. يبدأ الإزهار في نباتات أخرى، مثل نبات شب الليل، والورد، ونباتات أُخرى مستوطنة في المناطق المدارية، عند النضج بغض النظر عن طول النّهار، طالما حصل النبات على الكمية الكافية من الضَّوء للنمو الطبيعي. يشار إلى هذه النّباتات



أ.

ب.

الشكل 42–6

كيف يستجيب الإزهار إلى طول النّهار. أ. البرسيم (اللوحات الوسطى عموديًّا)، نبات طويل النّهار ينشطه الليل القصير على الإزهار في الربيع. الكوكل الشائك (اللوحات إلى اليمين)، نبات قصير النّهار، من خلال توزعه الطبيعي في شمال الكرة الأرضية، ينشطه الليل الطّويل على الإزهار في الخريف. **ب.** إن قطع الليل الطّويل في آخر الخريف عن طريق ضوء ساطع، يسبب عدم إزهار الكوكل الشائك، لكن نبات البرسيم سيبقى يزهر. وعلى الرّغم من أن المصطلحات تشير إلى طول النّهار، في كلّ حالة، إلا أن فترة الظلام المتواصلة هي التي تحدد متى سيحدث الإزهار.

نباتات اليوم المتعادل Day-neutral plants. هناك نباتات أُخرى، مثل اللبلاب، تملك فترتي تناوب ضوئي حرجتين؛ لن تزهر إذا كانت النهارات طويلة جدًا، ولن تزهر إذا كانت النهارات قصيرة جدًا.

على الرّغم من أن النّباتات تدعى نباتات النّهار الطويل ونباتات النّهار القصير، فإن كمية الظلام حقيقة هي التي تحدد فيما إذا كان النبات سيزهر أم لا. في **الأنواع طويلة النّهار أو قصيرة النّهار الإجبارية Obligate long – day or short–day species**، هناك فصل واضح بين الليالي القصيرة والطويلة، على التوالي. يحصل الإزهار في نباتات النّهار الطويل الإجبارية عندما يكون طول الليل أقل من الكمية القصوى للظلمة المطلوبة (طول النّهار الحرج) لتلك الأنواع. لنباتات النّهار القصير الإجبارية، يجب أن تتجاوز كمية الظلام طول الليل الحرج لتلك الأنواع.

يحدث الإزهار في نباتات النّهار القصير والطويل الأُخرى، سريعًا أو بطيئًا بالاعتماد على طول النّهار. هذه النّباتات التي تعتمد على مسارات إزهار أُخرى أيضًا، تدعى **نباتات طويلة النّهار وقصيرة النّهار الاختيارية Facultative long– day or short–day plants** لأن حاجتها إلى التناوب الضّوئيّ غير مطلقة، ونبات بازيلاء الحديقة مثال على نبات طويل النّهار اختياري.

إيجابيات التّحكّم في طول الفترة الضّوئيّة للإزهار

يسمح استعمال الضّوء للنباتات بالإزهار عندما تكون الظروف البيئية اللاحيوية مثلى، والملقحات متوافرة، والتنافس على المصادر مع النّباتات الأُخرى قليل. فمثلًا، تزهر نباتات الرّبيع العشبية المدعوّة *Ephemerals* في الغابات قبل ظهور أوراق قمم الأشجار التي تحجب الضّوء اللازم للبناء الضّوئيّ. مثال آخر هو نبات الغابات الشمالية الشرقية المدعو (*Epigaea repens*)، يعرف أيضًا باسم زهرة أيار بسبب الوقت من العام الذي يزهر فيه.

على خطوط العرض الوسطى، تزهر معظم نباتات النّهار الطويل في الرّبيع وبدايات الصّيف؛ تشتمل الأمثلة على هذه النّباتات: البرسيم، والسوسن، والخس والسبانخ، والخطمي. تزهر نباتات النّهار القصير في العادة في أواخر الصيف والخريف؛ تشمل هذه النّباتات الأقحوانة، وعصا الذهب، والبونسيتة، والصويا، والكثير من الأعشاب، مثل عشبة الرجيد. يستخدم مربو النبات التجاري هذه الاستجابات لطول النّهار لإزهار النّباتات عند أوقات محددة. فمثلًا، يتم تعديل طول الفترة الضّوئيّة في البيت الزجاجي حتى تزهر نباتات البونسيتة في الوقت نفسه مع عطلة الشتاء (الشكل 42-7). وربما يحدد التوزيع الجغرافي لنباتات معينة استجابات إزهارها لطول النّهار.

آلية الإشارة الضّوئيّة

يتم الإحساس بطول الفترة الضّوئيّة من قبل أشكال عدة مختلفة من الفايتوكروم، وأيضًا من قبل جزيء حساس للضوء الأزرق (كربتوكروم). وقد تم مناقشة جزيء حساس للضوء الأزرق (فوتوتروبين) من نوع آخر في الفصل(41). يؤثّر الفوتوتروبين في التّشكّل العضويّ الضّوئيّ، ويؤثّر الكربتوكروم في استجابات طول الفترة الضّوئيّة.

يحفّز التّغيّر في الشكل في جزيء الفايتوكروم أو كربتوكروم الحساس للضوء سلسلة من الأحداث تؤدي إلى إنتاج الزّهرة. وهناك رابط بين الضّوء والإيقاع اليومي تنظمه ساعة داخلية تسهل الإزهار أو تثبّطه. على المستوى الجزيئي، تمتلئ الفجوات في المعلومات بين إشارة الضّوء وإنتاج الأزهار بسرعة، وتمَّ الكشف عن آليات التحكم، فَوُجِدَ أنها معقدة جدًا.

التنظيم بطول الفترة الضّوئيّة لاستنساخ جين CO

نبات رشاد الجدران، الذي كما تعلم يُستعمل بشكل شائع في دراسات النبات، نبات طويل النّهار اختياري، ويزهر استجابة للضوء الأحمر البعيد والضّوء الأزرق. ينظم الفايتوكروم والسايتوكروم، وهما مستقبلات الضّوء الأحمر والأزرق، على التوالي، الإزهار عن طريق جين *CONSTANS* (CO). يتم المحافظة على مستويات دقيقة من بروتين *CO* بالتزامن مع الساعة اليومية، وينظم الفايتوكروم استنساخ *CO*. تكون مستويات mRNA الناتجة عن الجين *CO* قليلة في الليل، وتزداد مع دخول النّهار. إضافة إلى هذا، يتم تعديل مستويات بروتين *CO* من خلال عمل الكربتوكروم.

الشكل 42-7

يمكن تعديل وقت الإزهار. التحكم في طول الفترة الضّوئيّة في البيوت الزجاجية يضمن أن زهرة البوينسيتيا قصيرة النّهار تُزهر في وقت إجازة الشتاء. حتى بعد تحفيز الإزهار، كثير من الأحداث التّطوريّة يجب أن تحدث لكي تُنتج أزهارًا خاصة محددة للنوع.

استقصاء

إذا كانت مستويات mRNA لجين CO تتبع نمطًا إيقاعيًا يوميًا، كيف يمكنك تحديد ما إذا كانت مستويات البروتين تنظمها آلية أُخرى غير الاستنساخ؟ ولماذا يكون مستوى إضافي آخر من التحكم ضروريًا؟

لقد أصبحت أهمية التنظيم بعد الاستنساخ واضحةً عبر دراسات على نباتات رشاد الجدران المعدّلة وراثيًا. تحتوي هذه النّباتات جين *CO* ملتحمًا مع مُحفّز فيروسي يعمل بشكل دائم، وينتج مستويات عالية من mRNA الخاص بجين *CO* بغض النظر فيما إذا كان الوقت نهارًا أم ليلًا. لهذا، فإنّ عملية تنظيم استنساخ الجين *CO* عن طريق فايتوكروم **A** تم إلغاؤها عند التحام الجين مع المحفز الفيروسي. ومن العجيب أن مستويات بروتين *CO* ما زالت تتبع نمطًا يوميًا.

وعلى الرّغم من أن بروتين CO يُنتج نهارًا وليلًا، فإنّ مستويات CO أقل في الليل بسبب التكسير الهادف للبروتين. يضع اليوبكويتين علامة على بروتين CO، ويتم تكسيره عن طريق جسيمات هاضمة للبروتين كما ذكرنا في الفصل الـ(41) عن تَكَسُّر الفايتوكروم. يعمل الضّوء الأزرق من خلال الكربتوكروم على استقرار CO خلال النّهار، ويحميه من عمل اليوبكويتين، ومن ثم من التكسير.

التعبير عن الجين LFY و CO

CO عاملُ استنساخ يُنشّط جينات أُخرى، ويؤدي إلى التعبير عن جين *LFY*. وناقشنا في تحول المرحلة سابقًا في هذا الجزء، يُعَدُّ جين *LFY* أحد الجينات المهمة التي "تخبر" المرستيم أن يتحول إلى الإزهار. سوف نرى أن مسارات أُخرى أيضًا تدور حول هذا الجين. ستناقش الجينات التي يتحكم فيها *LFY* لاحقًا في هذا الفصل.

هرمون الفلوريجين – هرمون الإزهار المحيّر

تدل كمية وافرة من الأدلة على وجود مواد تُشجع الإزهار ومواد تُثبطه. فقد أوضحت تجارب التّطعيم أن هذه المواد يمكن أن تتحرك من الأوراق إلى المجاميع الخضراء. إن تعقيد تداخلاتها، وكذلك حقيقة أن رسائل كيميائية متعددة تشترك بشكل واضح، جعلت هذا البحث العلمي والتجاري المثير للاهتمام صعبًا جدًا. مثل البحث التاريخي عن "الكأس المقدسة"، يبقى وجود هرمون إزهار أمرًا نظريًّا مئة في المئة حتى بعد 50 عامًا من البحث العلمي.

أحد الاحتمالات المثيرة هو أن بروتين CO إشارةُ إزهار تنتقل بالتّطعيم، أو يؤثّر في مثل هذه الإشارة. لقد وُجِدَ أن CO في اللحاء، وأنه يتحرك خلال جسم النبات. عندما طُعِّمت مجاميع خضرية ذات طفرة لجين co مُتَنَحٍّ إلى أصول تكوّن CO، حدث الإزهار. ولأن CO موجود في اللحاء، فإن من المحتمل أن هذا هو البروتين الذي يتحرك في النبات المُطَعَّم لكي يسبب الإزهار. الاحتمال نفسه قائم بالدرجة ذاتها، على كلّ حال، وهو أن CO قد يؤثّر بشكل مباشر أو غير مباشر في عامل منفصل ينتقل بالتطعيم، وهو ضروري للإزهار.

من الواضح أن المعلومات عن طول النّهار التي يتم تجميعها عن طريق الأصباغ والأنظمة الضّوئيّة في الأوراق تنتقل إلى قمم المجاميع الخضرية. فإذا افترضنا وجود كثير من المسارات للإزهار، فإنّ إشارات متعددة ربما تُسَهِّلُ الاتصال بين الأوراق والمجاميع الخضرية. ونحن نعلم أيضًا أن الجذور يمكنها أن تكون مصدرًا مثبطًا للإزهار، مؤثرةً بذلك في نموّ المجموع الخضري.

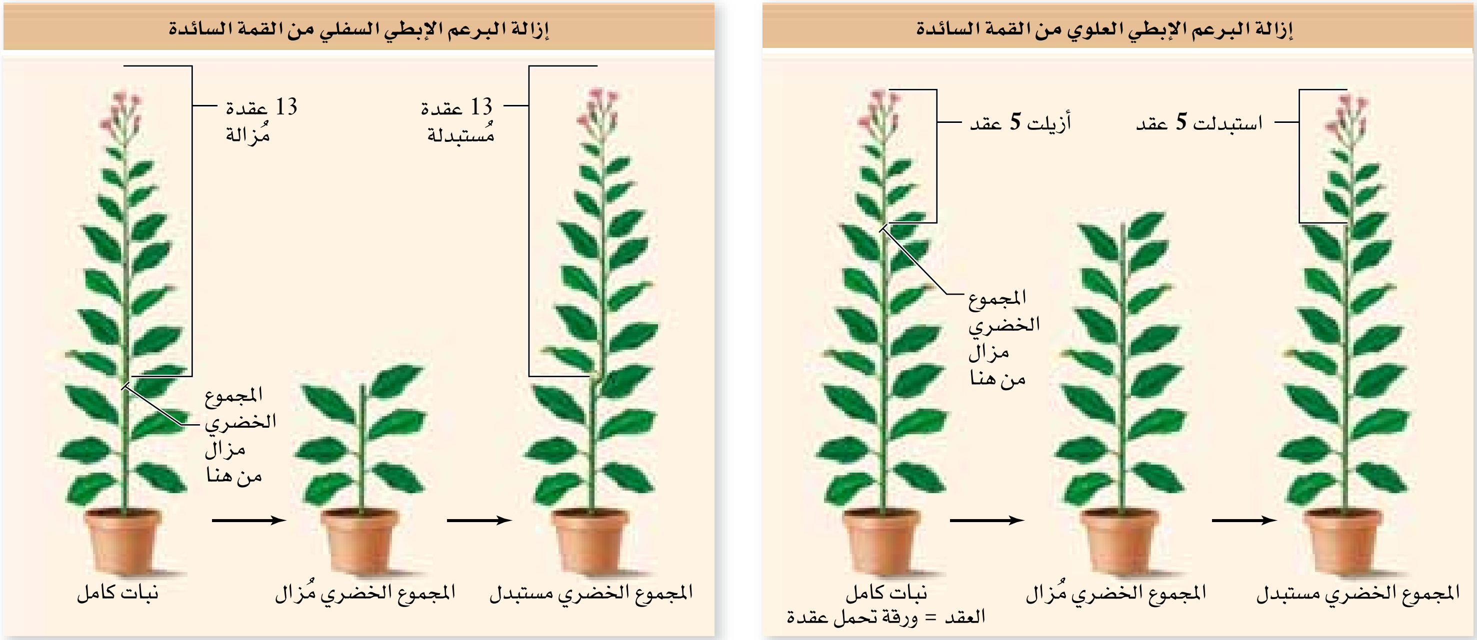
يرتبط المسار المعتمد على درجة الحرارة بالبرودة

يمكن لدرجة الحرارة المنخفضة أن تُسرع أو تسمح للإزهار في كثير من الأنواع. وكما هو الحال مع الضّوء، يؤكد هذا الرابط البيئي أن النّباتات تزهر في أوقات أكثر مثالية.

تحتاج بعض النّباتات إلى فترة برد مفاجئ قبل الإزهار تدعى فترة الارتباع. تم اكتشاف هذه الظاهرة سنة 1930 على يد العالِم الأوكراني ت. د. لايسينكو عندما كان يحاول حلّ مشكلة تَعَفُّنِ قمح الشتاء في الحقول. لأن قمح الشتاء لا يزهر دون فترة تبريد مفاجئ، قام لايسينكو بتبريد البذور وزرعها في الرّبيع. نبتت البذور بنجاح، ونمت، وأنتجت حنطةً.

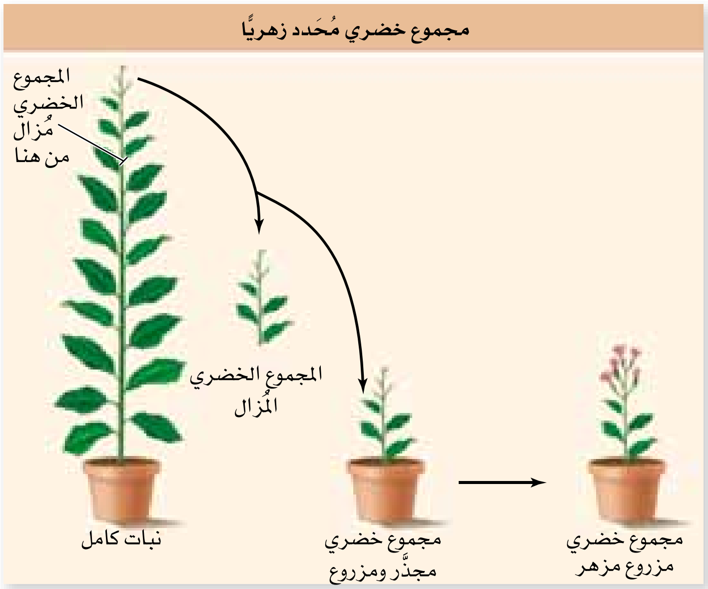
على الرّغم من أن هذا الاكتشاف مهم علميًّا، فقد أعلن لايسينكو بشكل خاطئ أنه حوّل نوعًا، هو قمح الشتاء، إلى نوع آخر؛ قمح الربيع، ببساطة عن طريق تعديل البيئة. دعمت الفلسفة الشيوعية في ذلك الوقت وجهة النظر هذه التي تشير إلى أن الشعب يمكنه تعديل الطبيعة بسهولة لزيادة الإنتاج. لسوء الحظ، نتجت مشكلات عدة كبيرة، من ضمنها إساءة معاملة علماء وراثة محترمين في الاتحاد السوفيتي السابق. إضافة إلى هذا، كان علمُ الوراثة ونظريةُ داروين في التّطور مشكوكًا فيهما في الاتحاد السوفيتي حتى منتصف 1960.

التبريد المفاجئ ضروري لبعض البذور أو النّباتات في مراحل متأخرة من التكوين الجنيني. لقد أشارت دراسة طفرات في نباتي رشاد الجدران والبازيلاء إلى أن التّبريد المفاجئ هو مسار إزهار منفصل.

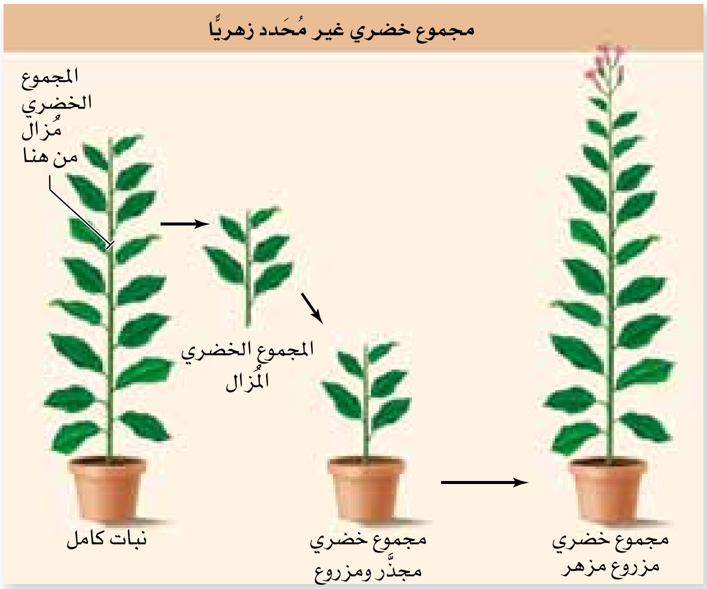


الشكل 42–8

يمكن للنباتات أن "تعد". عندما تتحرر البراعم الإبطية من سيادة القمة النامية عن طريق إزالة المجموع الخضري الرئيس، في نباتات تبغ مزهرة متعادلة النّهار، فإنها تستبدل العدد نفسه من العقد التي كان ينتجها المجموع الخضري الأساسي.



أ.



ب.

الشكل 42-9

يمكن للنباتات أن "تتذكر". عند نقطة معينة خلال عملية الإزهار، تصبح المجاميع الخضرية ملتزمة بالإزهار. هذا يسمى التحديد الزهري. أ. "تتذكر" المجاميع الخضرية المحددة زهريًّا مواقعها عند زراعتها في أوانٍ زراعية. أي إنها تنتج عدد العقد نفسه الذي يمكن أن تعطيه لو زرعت على النبات، ومن ثم تزهر. ب. المجاميع التي لم تُحدد زهريًّا بعد لا تستطيع تذكر كم عدد العقد التي تركتها، لذلك تبدأ بالعد من جديد. أي، إنها تنمو كنبتة صغيرة ثم تزهر.

يحتاج المسار المعتمد على الجبريلين إلى مستويات متزايدة من الهرمون

يتأخر الإزهار في نبات رشاد الجدران وبعض الأنواع الأُخرى بسب انخفاض مستويات الجبريلين. لذلك اقتُرح مسار الجبريلين للتشجيع على الإزهار، ولكن لغاية اليوم، لم يتمّ التّعرّف إلا على الأنزيمات الضرورية للتصنيع الحيوي للجبريلينات.

من المعلوم أن الجبريلينات تشجع التعبير عن الجين LFY. يرتبط الجبريلين في الحقيقة مع مُحفِّز جين LFY، لذلك فإنّ تأثيره في الإزهار يكون مباشرًا.

المسار الذاتي غير معتمد على الأدلة البيئية

لا يعتمد المسار الذاتي للإزهار على أدلة خارجية باستثناء التغذية الأساسية. يفترض أن هذا هو أول مسار تطور. تعتمد نباتات النّهار المتعادل غالبًا على المسار الذاتي بشكل أساسي، وهو الذي يسمح للنباتات "بالعد" و"التذكر".

مثلًا، سوف يُنْتِجُ حقلٌ من نباتات التبغ متعادل النّهار عددًا منتظمًا من البراعم قبل الإزهار. إذا نُزِعت المجاميع الخضرية لهذه النّباتات عند مواضع مختلفة، فإنّ البراعم الإبطية ستنمو معطيةً عددًا من البراعم مساويًا لما في الجزء المنزوع من المجموع الخضري (الشكل 42-8). ستتذكر البراعم الإبطية العلوية في نبات التبغ المزهر مكانها عند تجذيرها أو تطعيمها. تصبح قمة المجموع الخضري الطرفية ملتزمة أو محددة للإزهار قبل أربع عُقدٍ تقريبًا من بدء الإزهار الفعلي (الشكل 42-9). في بعض الأنواع الأخرى، هذا الالتزام أقل استقرارًا، أو يحدث لاحقًا.

كيف "تعرف" المجاميع الخضرية مكانها، وعند نقطة معينة "تتذكر" هذه المعلومة؟ لقد أصبح من الواضح أن إشارات تثبيطية ترسل من الجذور. فعندما وضعت أوانٍ زراعية دون قيعان بشكل متصل فوق نبات تبغ نامٍ، ثم مُلِئت بالتراب، فإن الإزهار قد تأخّر بسبب تكوين الجذور العرضية (الشكل 42 - 10). أظهرت تجارب ضابطة بنباتٍ منزوع الأوراق أن إضافة الجذور، وليس فقدان الأوراق، يؤخر الإزهار. ينظم الاتزان بين إشارات مشجعة ومثبطة للإزهار متى يحدث الإزهار في المسار الذاتي، وكذلك في المسارات الأُخرى.

الشكل 42-10

يمكن للجذور أن تُثبط الإزهار. الجذور العرضية تكونت عندما وضعت أوانٍ زراعية دون قاع فوق بعضها (بشكل متواصل) على نبات تبغ نامٍ، ما يؤخر الإزهار. إن التأخر في الإزهار سببه الجذور، وليس بسبب فقدان الأوراق. هذا تم توضيحه عن طريق إزالة الأوراق عن نباتات في الوقت نفسه، وكذلك في الموقع نفسه، كما في أوراق نباتات تجريبية دفنت عند إضافة أوانٍ زراعية.

تم دراسة تقرير الإزهار على مستوى العضو أو النبات الكامل عن طريق تغيير البيئة والتأكد ما إذا تغير مصير التكوين الجنيني أم لم يتغير. في نبات رشاد الجدران، ارتبط تحديد الإزهار بزيادة التعبير عن جين *LFY*، وأنه حصل في الوقت نفسه الذي حدث فيه تعبير عن جين ثانٍ يدعى جين *APETALA1 (API)*. على ما يبدو، إن التقاء مسارات الإزهار الأربعة معًا مع زيادة مستويات جين *LFY* تسبب وقوع هذا الحدث المُحدد في أنواع ذات اتزانات مختلفة بين المسارات (الشكل 42-11).

استقصاء

لماذا يُعَدُّ امتلاكُ النبات أربعةَ مسارات مختلفة تؤثر في التعبير عن الجين LFY جميعها؟

تُنشط جينات هوية المرستيم الزهري جينات هوية الأعضاء الزّهريّة

يُعَدّ نباتات رشاد الجدران وشب الليل نماذج مهمة في التّعرّف إلى جينات الإزهار وفي فهم تفاعلاتها. تؤدي المسارات الأربعة للإزهار التي ناقشناها سابقًا في هذا الجزء إلى أن يصبح مرستيمٌ بالغٌ مرستيمًا زهريًّا عن طريق **تنشيط جينات هوية المرستيم الزهري Floral meristem identity genes** أو كبح تثبيطه (انظر الشكل 42-11). لدينا جينان مهمان من جينات هوية المرستيم الزهري هما *LFY* و *AP1*. يكوّن هذان الجينان المرستيم الزهري من المرستيم العادي. ثم يشغلان **جينات هوية الأعضاء الزّهريّة Floral organ identity genes**. تحدد الجينات الأخيرة هوية المحيطات الزّهريّة الأربعة متحدة المركز، بالتوجه نحو الداخل في المرستيم الزهري، منتجة؛ السبلة، والبتلة، والأسدية، والخباء أو الكرابل.

نموذج *ABC*

لتفسير كيف يمكن لثلاث مجموعات من جينات هوية الأعضاء الزّهريّة أن تحدد أربعة أنواع من الأعضاء المختلفة، تم اقتراح نموذج ABC (الشكل 42-12). يقترح نموذج *ABC* أن هناك ثلاث مجموعات من جينات هوية الأعضاء (*A، B، C*) تحدد الأعضاء الزّهريّة في المحيطات الزّهريّة الأربعة. تمكن الباحثون، عن طريق دراسة الطفرات، من تحديد الآتي:

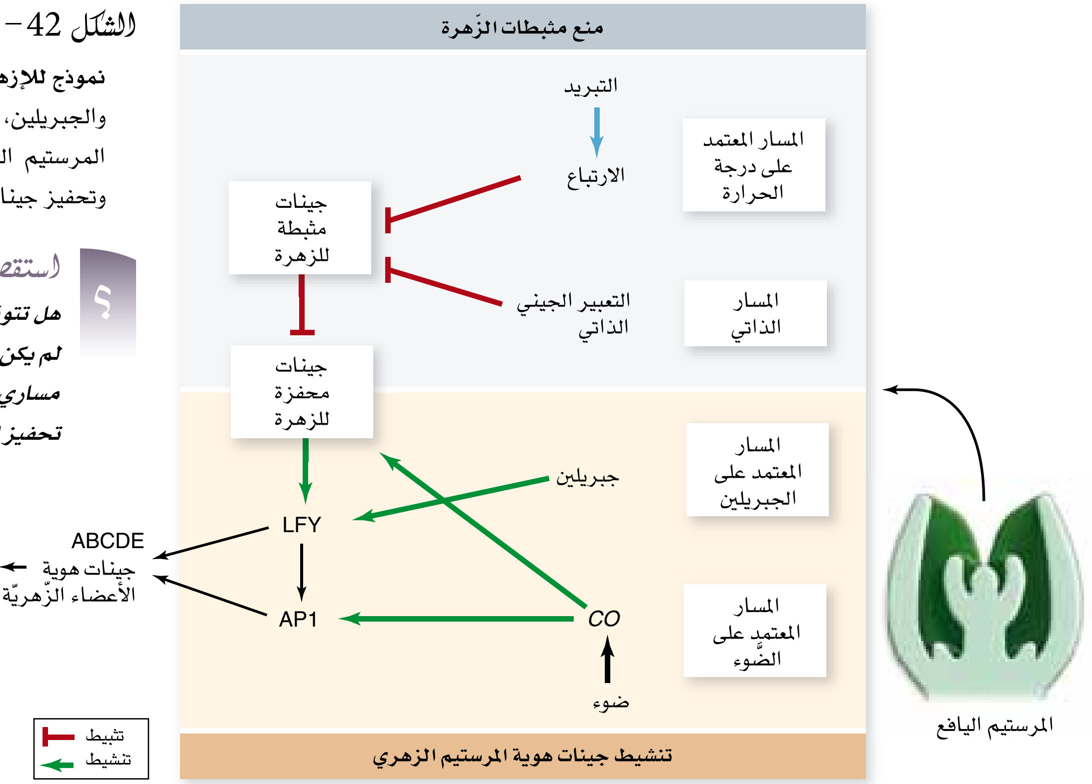
1. جينات النوع A تحدد السبلات.
2. جينات النوعين A و B معًا يحددان البتلات.
3. جينات النوعين B و C معًا يحددان الأسدية.
4. جينات النوع C وحدها تحدد الكرابل.

ينبع جمال النموذج ABC من كونه خاضعًا للفحص عن طريق صُنع طفرات ذات مجاميع مختلفة من جينات هوية الأعضاء الزّهريّة. كلّ نوع من الجينات يتم التعبير عنه في محيطين زهريين، معطيًا أربعة مجاميع مختلفة لمنتجات الجين. وعندما يكون أحد الأنواع غائبًا، يحدث خلل في الأعضاء الزّهريّة في المواقع المتوقعة.

تعديلات على النموذج *ABC*

على الرّغم من قوة النموذج ABC إلاّ أنه لم يفسر بشكل كامل مواصفات هوية المرستيم الزهري. تم التّعرّف إلى جينات من النوع D الضرورية لتكوين الكرابل، ولكن حتى هذا الاكتشاف لم يفسر لماذا تنتج النّباتات التي ينقصها جينات C، B، A أربعة محيطات من السبلات، وليس أربعة محيطات من الأوراق. يعتقد أن الأجزاء الزّهريّة نشأت من الأوراق؛ لهذا، فإذا أزيلت جينات هوية الأعضاء الزّهريّة، فإننا نتوقع محيطات الأوراق. وليس السبلات.

إن الإجابة عن هذه الأحجية هي في الجينات المكتشفة حديثًا من النوع *E*، *SEPALATA1 (SEPI)* إلى *SEPALATA4 (SEP4)*. النبات ثلاثي الطفرة *sep1*، *sep2*، *sep3* والطفرة *sep4* كلاهما يُنتجان أربعة محيطات من الأوراق.

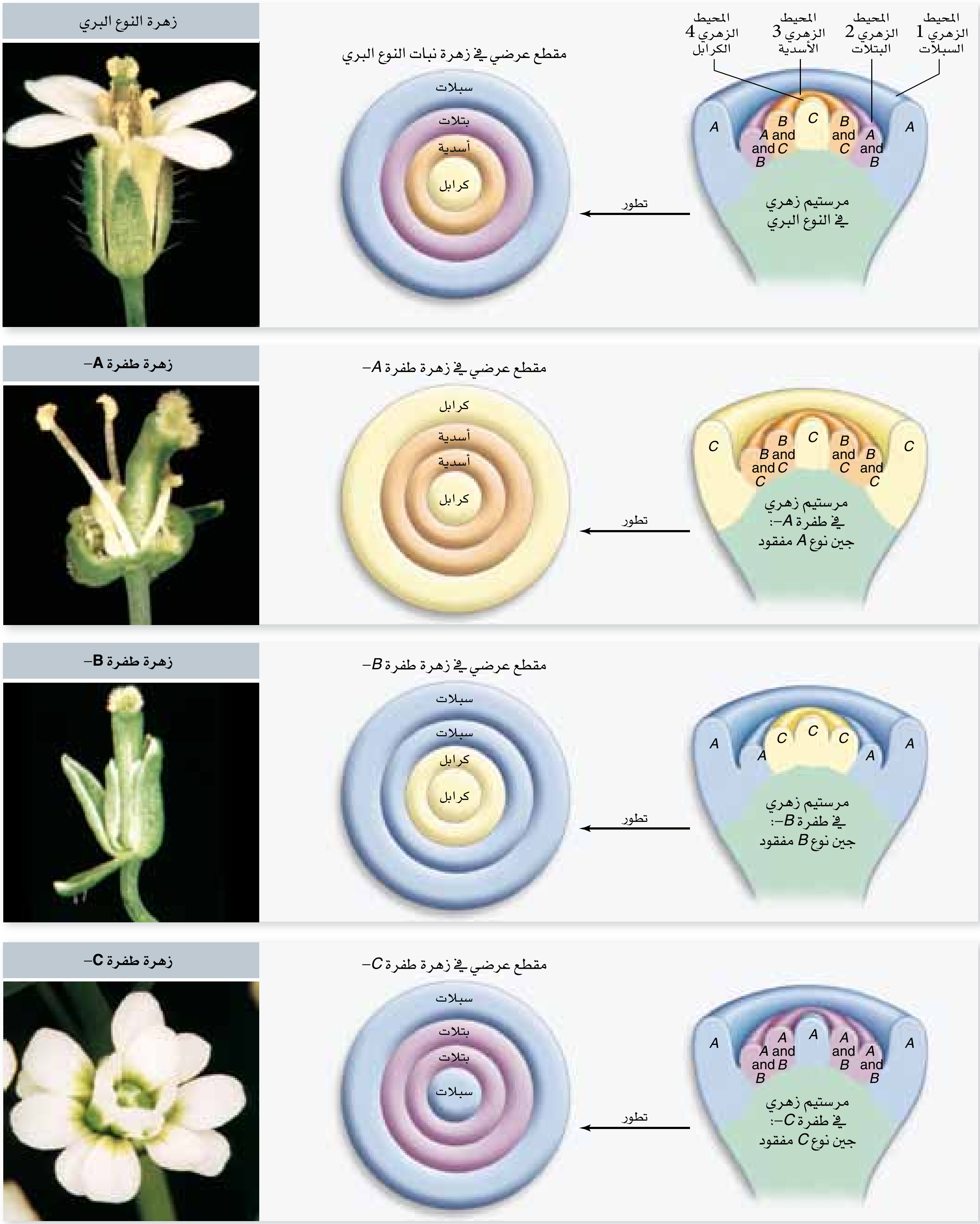


الشكل 42-11

نموذج للإزهار. المسارات المعتمدة على درجة الحرارة، والجبريلين، والضَّوء تحفّز تشكل المرستيم الزهري من المرستيم الناضج عن طريق منع المثبطات الزّهريّة، وتحفيز جينات هوية المرستيم الزهري.

استقصاء

هل تتوقع من النّباتات أن تزهر في وقت مختلف إذا لم يكن هناك جينات مثبطة للإزهار، وقامت جينات مساري الارتباع والذاتي بتحفيز التعبير عن جينات تحفيز الزَهرة؟



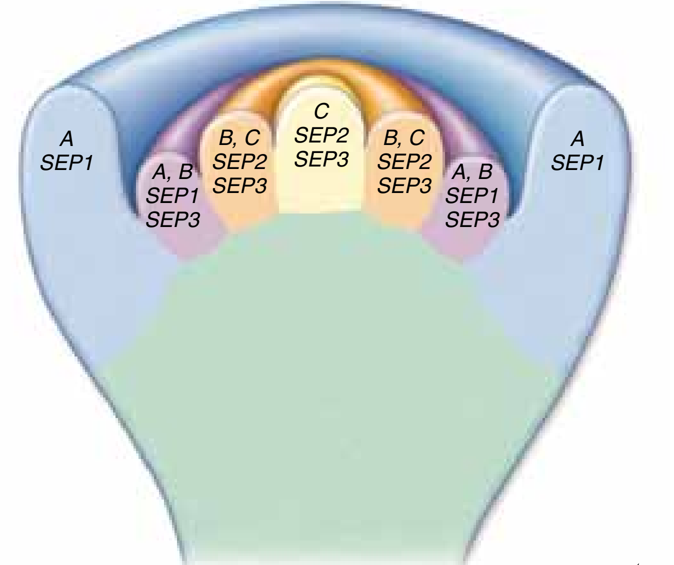
الشكل 42–12

نموذج **ABC** لتحديد (تخصيص) أعضاء الزّهرة. الأحرف التي تُشير إلى المحيطات الزّهريّة تدل على أي مجموعة جينات نشطة. عندما تُفقد وظيفة *A* (*A*-) يمتد *C* إلى المحيطات الأولى والثانية. عندما تُفقد وظيفة *B* (*B*-)، يمتلك المحيطان الخارجيان كلاهما وظيفة *A*، ويمتلك المحيطان الداخليان وظيفة *C*، لا أحد من المحيطات يمتلك وظيفة جينية مزدوجة. عندما تُفقد وظيفة *C* (*C*-)، يمتد *A* إلى المحيطين الداخليين. هذا الخلط الجديد لأنماط التعبير الجيني يُحدّد أي التراكيب الزّهريّة تتكون في كلّ محيط.

يمكن لبروتينات جينات SEP أن تتفاعل مع بروتينات الأنواع C، B، A ومن المحتمل أن تؤثر في استنساخ جينات ضرورية لتكوين أعضاء زهرية. اكتشاف جينات SEP أدى إلى نموذج جديد لهوية الأعضاء الزّهريّة، الذي يشمل جينات النوع E (الشكل 42-13).

من المهم الإشارة إلى أنّ الجينات *ABCDE* هي في الحقيقة بداية صنع الزّهرة فقط. جينات هوية الأعضاء هذه هي عوامل استنساخ تُشغل الكثير من الجينات الإضافية التي تشكّل الزّهرة ثلاثية الأبعاد. "تصبغ" جينات أُخرى البتلات– أي، مسارات كيميائية حيوية معقدة تؤدي إلى تراكم الأنثوسيانين في فجوات خلايا البتلة. يمكن أن تكون هذه الأصباغ برتقالية، أو حمراء أو زهرية، علما بأن اللون الحقيقي يتأثر بدرجة الحموضة كذلك.

تم التّعرّف إلى أربعة مسارات تؤدي إلى الإزهار: المسار المعتمد على الضّوء، والمسار المعتمد على درجة الحرارة، والمسار المعتمد على الجبريلين، والمسار الذاتي. جينات هوية المرستيم الزهري تُشغل جينات هوية الأعضاء الزّهريّة التي تحدد أين ستتكون السبلات، والبتلات، والأسدية، والكرابل. يتبع هذا تطور الأعضاء، الذي يتطلب مسارات معقدة عدة مسؤولة عن التّنوّع الزهري بين الأنواع.



الشكل 42-13

جينات النوع E ضرورية لتحديد هوية الأعضاء الزّهريّة. عندما تحدث طفرة لثلاثة جينات مجتمعة للجين *SEP*، يتم إنتاج أربعة محيطات ورقية.

3-42 تركيب الأزهار وتطوّرها

تقارن العملية المعقدة والرائعة التي تعطي تركيبًا تكاثريًّا يدعى الزّهرة في العادة مع عملية التحول في الحيوانات. إنها في الحقيقة عملية تحول، ولكن الانتقال الماهر من الانقسام المتساوي إلى الانقسام المنصف داخل خلية أمهات الأبواغ الأنثوية الذي يؤدي إلى تكوين نبات جاميتي أحادي العدد الكروموسومي منتج للجاميتات قد يكون أكثر أهمية وحرجًا. ينطبق القول نفسه على تكوين حبوب اللقاح في المتك داخل الأسدية.

لا تأوي الزّهرة الأجيال أحادية العدد الكروموسومي فقط، ولكنها تعمل على زيادة احتمال اتحاد جاميتات ذكرية وأنثوية من نباتات مختلفة معًا أيضًا (أو في بعض الأحيان من النبتة نفسها).

نشأت الأزهار في مغطاة البذور

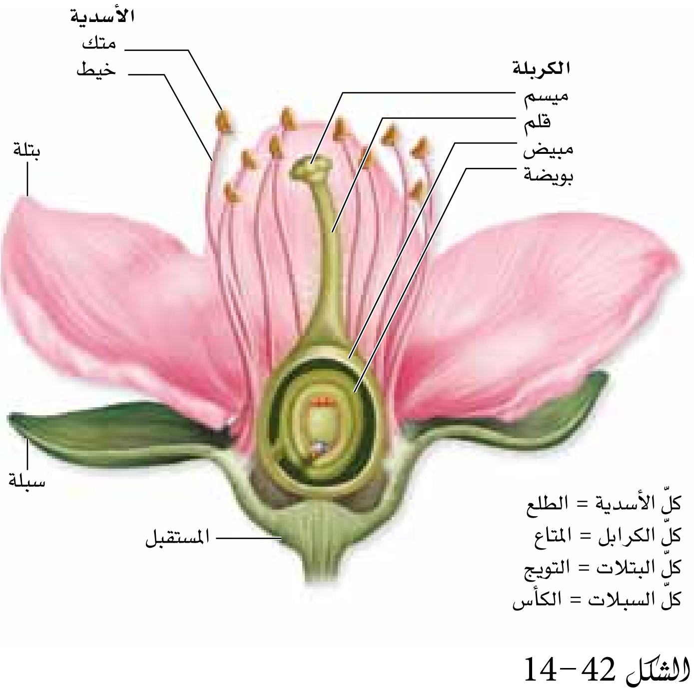
ركّزنا في الفصل الـ (30) على نشوء مغطاة البذور. يُفَسَّرُ التّنوّع في مغطاة البذور جزئيًّا بنشوء تنوع عظيم من الطّرز الشّكليّة للأزهار، التي ربما عززت فعالية التّلقيح. وكما ذكرنا سابقًا، يُعتقد أنه ربما تكون الأعضاء الزّهريّة قد نشأت من الأوراق. في بعض مغطاة البذور البدائية، اتبعت هذه الأعضاء النمط التّطوريّ الحلزوني الموجود على الأغلب في الأوراق. التوجه كان نحو أربعة محيطات زهرية متميزة. تملك **الزّهرة الكاملة Complete flower** أربعة محيطات زهرية (الكأس، والتويج، والطلع، والمتاع)، في حين لا تمتلك **الزّهرة غير الكاملة Incomplete flower** واحدًا أو أكثر من هذه المحيطات الزّهريّة (الشكل 42-14).

تركيب (شكل) الزّهرة

يشكل **الكأس Calyx** المحيط الزهري الخارجي، في كلّ من الأزهار الكاملة وغير الكاملة، حيث يتكون من زوائد مفلطحة، تدعى **السبلات Sepals**، التي تحمي الزّهرة في البرعم. يشكل مجموع البتلات **التويج Corolla** الذي يمكن أن يكون ملتحمًا. تعمل كثير من البتلات على جذب الملقحات. على الرّغم من أن هذين المحيطين الزهريين الخارجيين لا يشتركان بشكل مباشر في تكوين الجاميتات أو الإخصاب، فإنهما يُحَسِّنان فرص نجاح التّكاثر.

التّراكيب الذكريّة

يشمل تعبير **الطلع Androecium الأسدية Stamens** (التراكيب الذكرية) جميعها للزهرة. الأسدية تراكيب متخصصة تحمل أكياس اللقاح في مغطاة



الشكل 42-14

تركيب زهرة كاملة لمغطاة البذور. تمتلك كثير من الأزهار كرابل عدة قد تلتحم معًا.

البذور. وتحمل تراكيب مشابهة أكياس اللقاح في مخاريط اللقاح في معراة البذور. تمتلك معظم مغطاة البذور على وجه الأرض أسدية ذات **خيوط Filaments** رفيعة؛ وأربعة أكياس بوغية واضحة في القمة في الجزء المنتفخ، تسمى **المتك Anther**. بعض مغطاة البذور البدائية تمتلك أسدية مفلطحة تشبه الورقة، وتُنتج الأكياس البوغية في السطح السفلي أو العلوي.

التّراكيب الأنثويّة

المتاع Gynoecium هو التعبير الذي يشمل كامل التراكيب الأنثوية في الزّهرة. في معظم الأزهار، يتكون المتاع، وهو خاص بمغطاة البذور، من خباء أو **كربلة Carpel** واحدة أو اثنتين أو أكثر ملتحمة مع بعضها. يُقال عن الكرابل المفردة أو الملتحمة عادة: المدقة البسيطة أو المركبة، على التوالي. معظم الأزهار التي نعرفها – مثلًا، أزهار البندورة والبرتقال – تملك مدقة مركبة. أزهار أُخرى، أقل تخصصًا – مثلًا، الحوذان والفنجان الصخري – ربما تمتلك مدقات عدة بسيطة منفصلة أو الكثير منها، ويتكون كلّ منها من كربلة مفردة.

تتكون **البويضات Ovules** (التي تتطور إلى بذور) في الجزء السفلي المنتفخ من المدقة، ويُدعى **المبيض Ovary**، الذي يستدق في الأعلى إلى تركيب نحيل يشبه العنق يدعى **القلم Style**، وله جزء مستقبل لحبوب اللقاح على القمة يُدعى **الميسم Stigma**. في بعض الأحيان، ينقسم الميسم، حيث يشير عدد الفروع إلى عدد الكرابل المكونة لهذه المدقة.

الكرابلُ -بشكل أساسي- أوراقٌ زهريّةٌ مطويّةٌ محتوية على بويضات على طول الحواف. من المحتمل أن أول الكرابل كانت أنصال أوراق انطوت بشكل طولي؛ وحواف الأوراق، التي تملك شعيرات، لم تلتحم حقيقة حتى تطورت الثّمار، ولكن الشعيرات تشابكت، وأصبحت مستقبلة لحبوب اللقاح. في مسار التّطور، أشارت الأدلة إلى أن الشعيرات تجمعت داخل الميسم؛ وتكون القلم؛ وأنتج اندماج حواف الكرابل في النهاية المدقة. في كثير من النّباتات المزهرة، أصبحت الكرابل معدّلة بشكل كبير وغير مميزة بصريًّا من بعضها إلا إذا فتحت المدقة.

اتجاهات تَخَصُص الأزهار

قاد اتجاهان تطوريان أساسيان إلى التّنوّع الواسع في النّباتات المزهرة الحديثة، هما: (1) تجمعت الأجزاء الزّهريّة المنفصلة معًا أو التحمت. (2) فُقدت الأجزاء الزّهريّة أو اختزلت (الشكل 42-15).

في مغطاة البذور الأكثر تطورًا، اختزلَ عددُ الأجزاء في كلّ محيط زهري من متعددة الأجزاء إلى قليلة الأجزاء. حلّ محيط زهري واحد في كلّ مستوى محل الأنماط الحلزونية لاتصال الأجزاء الزّهريّة كلها في مغطاة البذور البدائية في المسار التّطوريّ. أصبح المحور المركزي في كثير من الأزهار أقصر، وأصبحت

الشكل 42-15

نزعات في التخصص الزهري. الخبيزة البرية *Geranium maculatum*، نبات ذو فلقتين حقيقي. اختزلت البتلات في هذا النبات إلى خمس في كلّ زهرة، أما الأسدية فاختزلت إلى عشر، مقارنة مع مغطاة البذور البدائية.

الشكل 42-16

التماثل الثنائي الجانبي في السحلبيات. في حين تكون الأزهار القاعدية لحد ما من ناحية تطورية شعاعية التماثل، فإنّ أزهار كثير من المجموعات المشتقة، مثل عائلة السحلبيات، تمتلك تماثلًا ثنائيًّا جانبيًّا.

المحيطات الزّهريّة أقرب إلى بعضها. في بعض الخطوط التّطوريّة، التحمت أعضاء محيط زهري واحد أو أكثر مع بعضها، مكونةً أنبوبًا في بعض الأحيان. في الأنواع الأُخرى من النّباتات المزهرة، قد تلتحم محيطات زهرية مختلفة مع بعضها.

يمكن أيضًا أن تغيب محيطات زهرية كاملة من الزّهرة، التي قد لا يوجد فيها سبلات، أو بتلات، أو أسدية، أو كرابل، أو مجاميع مختلفة من هذه التراكيب. ترتبط التحويرات غالبًا مع آليات التّلقيح، وفي نباتات مثل الحشائش، حلّت الريح محل الحيوانات في نقل حبوب اللقاح.

اتجاهات في التماثل الزهري

أثرت اتجاهات أُخرى في تطور الزّهرة على تماثلها. إن الزهور البدائية مثل تلك التي يملكها نبات الحوذان **شعاعية التماثل Radially symmetrical**؛ ذلك يعني، أنه يمكن للشخص أن يرسم خطًّا يمر بالمركز، ويحصل على نصفين متساويين تقريبًا. أزهار كثير من المجموعات المتطورة هي **ثنائية التماثل جانبيًّا Bilaterally symmetrical**، أي يمكن تقسيمها إلى جزأين متساويين حول مستوى واحد فقط. أمثلة هذه الأزهار هي أزهار شبّ اللّيل، والسّحلبيّات (الشكل 42-16). الأزهار ثنائية التماثل الجانبي شائعة أيضًا بين نبات البنفسج والبازيلاء. في هاتين المجموعتين، يكون التماثل مرتبطًا مع أنظمة تلقيح عالية الدقة والتقدم.

نشأ التماثل الثنائي الجانبي بشكل مستقل مرات عدة في نباتات شبّ اللّيل، ينظم

أ. ب.

الشكل 42-17

التنظيم الجيني لعدم التماثل في الأزهار. أ. أزهار شب الليل تمتلك تماثلًا ثنائيًّا جانبيًّا. **ب.** ينظم الجين *CYCLOIDIA* التماثل في الزّهرة، وطفرة *Cycloidia* لنبات شب الليل تمتلك أزهارًا ذات تماثل شعاعي.

جين *CYCLODIA* التماثل الزهري، وفي غيابه تصبح الأزهار أكثر شعاعية (الشكل 42-17). هنا يكون التعديل التجريبي لجين واحد كافيًا لتغيير الشكل. يبقى السؤال فيما إذا كان الجين نفسه أو جينات مشابهة وظيفيًّا نشأت بالتوازي وبشكل طبيعي في أنواع أُخرى سؤالًا مفتوحًا.

تأثير الإنسان في شكل الزّهرة

على الرّغم من أن معظم التّنوّع الزهري سببه الانتخاب الطبيعي المرتبط بالتلقيح، فإنّ من المهم تمييز أثر التزاوج (الانتخاب الاصطناعي) في شكل الزّهرة. اختار الإنسان صفات عملية أو جمالية يمكن أن يكون لها أهمية تكيفية قليلة للأنواع في البريّة. فمثلًا، تم تكثير الذرة لسد الجوع البشري. يضمن التدخل البشري النجاح التكاثري لكلّ جيل؛ لكن، في الظروف الطبيعية، لن يكون للذرة الحديثة الحماية نفسها من آكلات الأعشاب كأسلافها، وستكون آلية انتشار الثّمار مختلفة تمامًا.

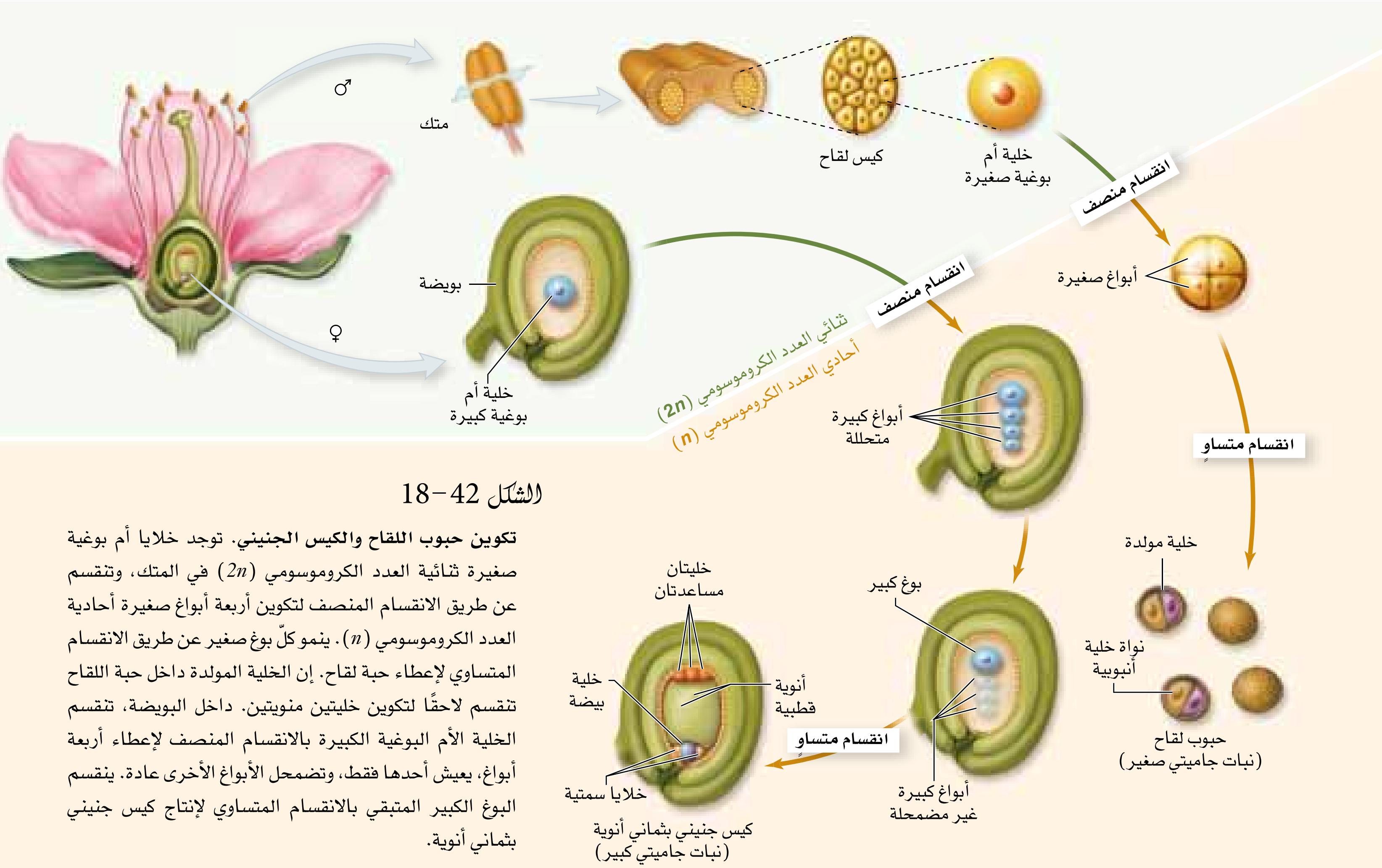
تنتج الجاميتات في النبات الجاميتي للأزهار

يعتمد النجاح التكاثري على اتحاد الجاميتات (بيضة وحيوان منوي) الموجودة في الأكياس الجنينية وحبيبات اللقاح من الأزهار. وكما تعلمت في الفصل الـ(30)، تتميز دورات حياة النبات بتبادل الأجيال *Alternation of generation*، التي يعطي فيها جيل نبات بوغي ثنائي العدد الكروموسومي جيل نبات جاميتي أحادي العدد الكروموسومي. في مغطاة البذور، جيل النبات الجاميتي صغيرٌ جدًا، وهو منغرس كليًّا داخل أنسجة النبات البوغي الأب. النّباتات الجاميتية الذكرية، أو النّباتات الجاميتية الصغيرة، هي **حبيباتُ اللقاح Pollen grains**. النّباتات الجاميتية الأنثوية، أو النّباتات الجاميتية الكبيرة، هي **الكيس الجنيني Embryo sac**. تتكون حبوب اللقاح والكيس الجنيني في تركيبين منفصلين متخصصين في زهرة مغطاة البذور.

تمتلك مغطاة البذور تراكيب منفصلة لإنتاج الجاميتات الذكرية والأنثوية مثل الحيوانات (الشكل 42-18)، ولكن أعضاء التّكاثر في مغطاة البذور تختلف عن تلك التي في الحيوانات في أمرين: أولًا، التراكيب الأنثوية والذكرية في العادة موجودة معًا في الزّهرة نفسها. ثانيًا، تراكيب التّكاثر في مغطاة البذور ليست أجزاء دائمة في الكائن البالغ. تتطور الأزهار وأعضاء التّكاثر في مغطاة البذور فصليًّا، في أوقات السنة المناسبة للتلقيح. في بعض الحالات، تنتج التراكيب التكاثرية مرة واحدة فقط، ثم يموت النبات الأب. وكما تعلمت في بداية هذا الفصل، لا يبدأ خط الخلايا المولدة في مغطاة البذور مبكرًا، ولكن يتكون متأخرًا جدًا خلال تحول المرحلة.

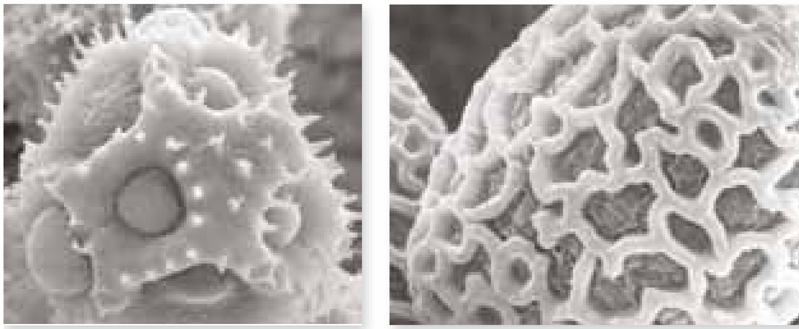
تكوين حبوب اللقاح

تحتوي المتوك على أربعة أكياس بوغية صغيرة، تُنتج خلايا أمهات الأبواغ ($2n$)، التي تنتج الأبواغ الصغيرة (n) بانقسام منصف. عندما تمرّ الأبواغ الصغيرة في عملية الانقسام المتساوي وتمايز الجدار، تصبح حبوب لقاح، ويكون الكيسان البوغيان على كلّ جانب أكياس حبوب لقاح. في داخل كلّ حبة لقاح خلية مولّدة؛ هذه الخلية ستنقسم لاحقًا لإعطاء خليتين منويتين.



الشكل 42-18

تكوين حبوب اللقاح والكيس الجنيني. توجد خلايا أم بوغية صغيرة ثنائية العدد الكروموسومي ($2n$) في المتك، وتنقسم عن طريق الانقسام المنصف لتكوين أربعة أبواغ صغيرة أحادية العدد الكروموسومي (n). ينمو كلّ بوغ صغير عن طريق الانقسام المتساوي لإعطاء حبة لقاح. إن الخلية المولدة داخل حبة اللقاح تنقسم لاحقًا لتكوين خليتين منويتين. داخل البويضة، تنقسم الخلية الأم البوغية الكبيرة بالانقسام المنصف لإعطاء أربعة أبواغ، يعيش أحدها فقط، وتضمحل الأبواغ الأخرى عادة. ينقسم البوغ الكبير المتبقي بالانقسام المتساوي لإنتاج كيس جنيني بثماني أنوية.



الشكل 42–19

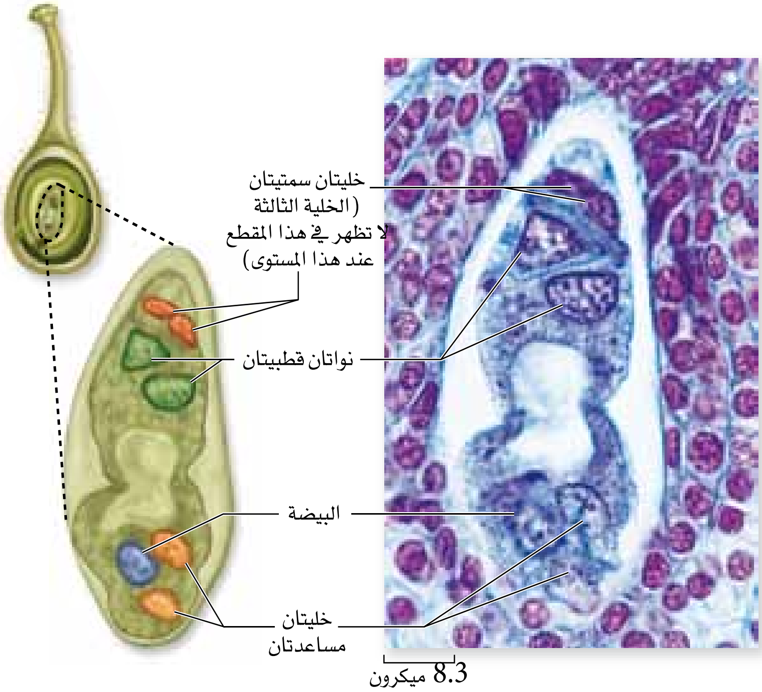
حبوب لقاح. أ. في نبات الزنبق الأبيض، *Lilium candidum*، يبرز أنبوب اللقاح من حبة اللقاح من خلال شق أو أخدود يقع على جهة واحدة من حبة اللقاح. **ب.** في نبات من عائلة دوار الشمس، *Hyoseris longiloba*، توجد ثلاثة ثقوب مختبئة بين نقوش حبة اللقاح، ينشأ أنبوب اللقاح خارجًا من أي واحد منها.

تتخصص أشكال حبوب اللقاح لأزهار كلّ نوع. وكما سنناقش هذا الموضوع بتفاصيل أكثر لاحقًا في هذا الجزء، يتطلب الإخصاب أن تُبرز حبة اللقاح أنبوبًا يخترق القلم حتى يصل المبيض. تمتلك معظم حبوب اللقاح أخدودًا أو ثقبًا يبرز من خلاله أنبوب اللقاح هذا، في حين تمتلك بعض الحبوب ثلاثة أخاديد (الشكل 42–19).

تكوين الكيس الجنيني

تتطور البيوض في بويضات زهرة مغطاة البذور. توجد داخل كلّ بويضة خلية أمهات الأبواغ الكبيرة. تمامًا كما في إنتاج حبوب اللقاح، تتعرض خلية أمهات الأبواغ الكبيرة للانقسام المنصف لإعطاء أربعة أبواغ كبيرة أحادية العدد الكروموسومي. في معظم النّباتات، مع هذا، تعيش واحدة فقط من هذه الأبواغ الكبيرة؛ وتُمتص البقية من قبل البويضة. يتضخم البوغ الكبير الوحيد المتبقي، ويدخل انقسامات متساوية متكررة لإعطاء ثماني أنوية أحادية العدد الكروموسومي محاطة بكيس جنيني مكون من سبع خلايا.

تترتب الأنوية الثمانية داخل الكيس الجنيني في أماكن محددة. تكون إحدى الأنوية موجودة بالقرب من فتحة الكيس الجنيني في خلية البيضة. نواتان أخريان توجدان معًا في خلية مفردة في وسط الكيس الجنيني؛ هاتان تدعيان النواتين القطبيتين *Polar nuclei*. وتوجد نواتان إضافيتان في خليتين منفصلتين تدعيان



الشكل 42–20

كيس جنيني ناضج لنبات الزنبق. تتكون ثماني أنوية عن طريق الانقسام المتساوي لبوغ أنثوي كبير أحادي العدد الكروموسومي. إحداها توجد في البيضة، واثنتان هما النواتان القطبيتان، كما توجد اثنتان في خليتين مساعدتين، وثلاثة موجودة في الخلايا السمتية. الصورة المأخوذة بالمجهر ملونة بشكل كاذب.

الخلايا المساعدة تحيطان بخلية البيضة؛ تقيم الأنوية الثلاث الأُخرى داخل خلايا تدعى الخلايا السمتية، وهي موجودة عند نهاية الكيس، مقابل خلية البيضة (الشكل 42–20).

الخطوات الأولى في اتحاد خليتي الحيوان المنوي في حبة اللقاح مع البيضة والأنوية القطبية هي إنبات حبة اللقاح على ميسم الكربلة، ونموها نحو الكيس الجنيني.

أسهمت الأزهار في النجاح التّطوريّ لمغطاة البذور. تتكون الزّهرة من أربعة محيطات زهرية، هي: الكأس، والتويج، والطلع (أعضاء التّكاثر الذكرية)، والمتاع (أعضاء التّكاثر الأنثوية). يتكون النبات الجاميتي الذكري من حبوب لقاح، وهو يحتوي على خليتين منويتين؛ ويتكون النبات الجاميتي الأنثوي من الكيس الجنيني، ويحتوي ثماني أنوية أحادية العدد الكروموسومي، نواة واحدة منهن هي نواة خلية البيضة.

4-42 التّلقيح والإخصاب

التّلقيح Pollination عمليّة يتم عن طريقها وضع حبوب اللقاح على الميسم. قد تُحمل حبوب اللقاح إلى الزّهرة عن طريق الرِّيح، أو الحيوانات، أو ربما تنشأ داخل زهرة النبات نفسها. عندما تتكون حبوب اللقاح، ويلقّح متك الزّهرة ميسم الزّهرة نفسها، تُدعى العملية التّلقيح الذاتي *Self-pollination*. عندما تتكون حبوب اللقاح في زهرة، ويلقّح متكُ هذه الزّهرة ميسمَ زهرة مختلفة، تدعى العملية التلقيح الخلطي *Cross-pollination*، أو التّلقيح الخارجي *Outcrossing*.

كما تعلمت سابقًا، لا يتضمن التّلقيح في مغطاة البذور اتصالًا مباشرًا بين حبوب اللقاح والبويضة. عند وصول حبوب اللقاح الميسم، تنبت، وينمو أنبوب اللقاح إلى الأسفل، ناقلًا الأنوية المنوية إلى الكيس الجنيني. بعد وقوع الإخصاب المزدوج، يبدأ تطور الجنين والأندوسبيرم. تنضج البذرة داخل الثمرة المتكونة؛ وفي النهاية، يحفِّز إنبات البذرة دورة حياة جديدة.

يعتمد التّلقيح الناجح في كثير من مغطاة البذور على الجذب المنتظم **للملقّحات Pollinators**، مثل الحشرات، والطّيور، والحيوانات الأُخرى، التي تنقل حبوب اللقاح بين النّباتات من النوع نفسه. عندما تنشر الحيوانات حبوب اللقاح، فإنها

تؤدي الوظيفة نفسها للنباتات المزهرة التي تفعلها لنفسها عند بحثها النشط عن حيواناتٍ أُخرى للتزاوج.

قد تكون العلاقة بين النبات والملقح معقدة جدًا. يمكن للطفرات في أي من الرفيقين أن تمنع التّكاثر. إذا توافرت زهرات نبات ما في الوقت "الخطأ"، فقد يكون الملقِّحُ غير متوافر في هذا الوقت. وإذا تغيّر شكل الزّهرة أو المُلَقِّحُ، فقد تكون النتيجة تكّون حاجز فيزيائي يمنع التّلقيح. وبشكل واضح، تطورت أشكال الأزهار بشكل متزامن مع الملقِّحات، والنتيجة تنوع شكلي معقد جدًا، يتجاوز التحفيز البسيط، وتطور أربعة محيطات زهرية مختلفة للأعضاء.

كانت النّباتات البذرية الأولى تُلقَّحُ عن طريق الرِّيح

لُقِّحَت النّباتات البذرية الأولى بشكل سلبي، بفعل الرِّيح. كما في المخروطيات الحالية، تنطلق كميات عظيمة من حبوب اللقاح، وتُنتثر بالهواء، فتصل بشكل عرضي إلى بويضات النوع نفسه.

نباتات أفراد النوع الذي يُلَقَّحُ عن طريق الرِّيح يجب أن تنمو نسبيًّا بجانب بعضها حتى ينجح مثل هذا النظام. وإلاّ، ستكون فرصة وصول حبوب اللقاح إلى هدفها المناسب قليلة جدًا. الغالبية العظمى من حبوب اللقاح التي تنشُرها الرِّيح تنتقل إلى أقل من 100م. هذه المسافة تُعَدُّ قصيرة مقارنةً بالمسافات الطويلة التي تقطعها حبوب اللقاح المحمولة على حشرات معينة، أو طيور، أو حيوانات أُخرى.

نشأت الأزهار والملقحات الحيوانية بشكل متزامن

إن انتشار حبوب اللقاح من نبات إلى آخر عن طريق ملقحات تزور أزهار مغطاة البذور قد أدت دورًا مهمًّا في النجاح التّطوريّ للمجموعة. من الواضح الآن أن أقدم مغطاة البذور، وربما أسلافها أيضًا، كانت تُلقحها الحشرات، وكان النشوء المترافق لكلّ من الحشرات والنّباتات مهمًّا لكلتا المجموعتين لأكثر من 100 مليون عام. مثل هذا التفاعل كان مهمًّا أيضًا في زيادة التخصص في الأزهار. وكما أصبحت الأزهار متخصصة بشكل أكبر، كذلك أصبحت علاقاتها مع مجموعات محددة من الحشرات والحيوانات الأُخرى.

النّحل

من بين مغطاة البذور التي تُلَقِّحُها الحشرات، المجموعة الأكثر عددًا هي المجموعة التي يلقّحها النّحل (الشكل 42-2). يحدد النّحل، مثل معظم الحشرات، مصادر غذائه في البداية عن طريق الرائحة، ومن ثم يوجه نفسه إلى الزّهرة أو مجموعة الأزهار عن طريق شكلها، أو لونها، أو ملمسها.

إن لون الأزهار التي يزورها النّحل يكون أزرق أو أصفر غالبًا. كثير منها لها أشرطة أو خيوط من نقاط تشير إلى مكان وجود الرّحيق، الذي غالبًا ما يوجد في حلق الأزهار المتخصصة. يجمع بعض النّحل الرحيق الذي يُستخدم بوصفه مصدر غذاء للنحل البالغ وأحيانًا لليرقات. يزور تقريبًا معظم الـ 20,000 نوع من النّحل الأزهار للحصول على حبوب اللقاح الذي يُستخدم لتوفير الغذاء في الخلايا التي تُكْمِلُ يرقات النّحل بها تطورها.

ما عدا بضع مئات من الأنواع الاجتماعية وشبه الاجتماعية، وتقريبًا 1000 نوع من النّحل المتطفل على أعشاش نحل آخر، يعيش المجموع الأكبر من النّحل– على الأقل 18,000 نوع – منفردًا. يتميز النّحل المنفرد في المناطق المعتدلة بإنتاجه جيلًا واحدًا في السّنة الواحدة. وغالبًا ما تكون أفراده نشيطة كبالغين مدة قصيرة تصل إلى أسابيع عدة في السّنة الواحدة.

يستعمل النّحل المنفرد أزهار نوع محدد من النّباتات بشكل حصري تقريبًا بوصفه مصدر غذاء ليرقاته. إنّ العلاقة الثابتة بشكل كبير بين هذا النّحل وهذه الأزهار

الشكل 42-21

التّلقيح عن طريق النّحل الطنان. حالما تعبُر هذه النحلة الطنانة، من أنواع *Bombus*، إلى داخل الزّهرة ثنائية التماثل الجانبي والمتقدمة لفرد من العائلة الشفوية (النعناع)، يلامس الميسم ظهر النحلة، فيلتقط حبوب اللقاح التي اكتسبتها النحلة من زيارة سابقة لزهرة ما.

ربما تؤدي إلى حدوث تحويرات، مع الوقت، في كلّ من الأزهار والنّحل. فمثلًا، يتوافق الوقت من النّهار الذي تتفتح فيه الأزهار مع الوقت الذي يظهر فيه النّحل؛ وربما تستطيل أجزاء الفم في النّحل بما يتوافق مع الأزهار الأنبوبية؛ أو ربما تتكيف أدوات جمع حبوب اللقاح في النّحل مع متوك النّباتات التي تزورها عادة. وعندما تنشأ مثل هذه العلاقات، فإنها توفر آلية فعّالة لتلقيح الأزهار، ومصدرًا لغذاء ثابت للنحل الذي "تخصص" به.

الحشرات الأُخرى عدا النّحل

من بين الحشرات التي تزور الأزهار غير النّحل، هناك مجموعات قليلة مشهورة بشكل خاص. أزهار مثل القبس، التي تزورها الفراشات بشكل منتظم، تمتلك "رصيف هبوط" مستوى تهبط عليه الفراشات. وتمتلك أيضًا أنابيب زهرية طويلة ونحيلة مملوءة بالرحيق يمكن الوصول إليه عن طريق الخرطوم الطويل الحلزوني الذي يميز غشائية الأجنحة، أو الرتبة التي تشمل الفراشات والعثّ.

أزهار مثل أزهار الداتورا (*Datura stramonium*)، وزهرة الربيع المسائية (*Oenothera biennis*) وأخريات تزورها بشكل منتظم حشرات العث، وتكون غالبًا بيضاء، أو صفراء أو أي لون آخر شاحب؛ وتميل أن تكون معطرة بشكل كبير، ما يجعل الأزهار سهلة الاكتشاف ليلًا (الشكل 42-22).

الطّيور

هناك مجموعات عدة مثيرة من النّباتات تزورها الطّيور بشكل منتظم وتلقحها، وخاصة الطّيور الطّنانة في أمريكا الشمالية والجنوبية، وطيور الشّمس في إفريقيا (الشكل 42-23). مثل هذه النّباتات يجب أن تنتج كميات كبيرة من الرحيق؛ لأن الطّيور لن تستمر في زيارة الأزهار إن لم تجد طعامًا كافيًا للإبقاء على حياتها. لكن الأزهار التي تنتج كميات كبيرة من الرحيق ليس لها فوائد عندما تزورها الحشرات؛ لأن الحشرة الواحدة ستحصل على حاجتها من الطاقة من زهرة

الشكل 42–22

حشرات العث بوصفها ملقحات.

الشكل 42–23

الطائر الطنان والأزهار. الطائر الطنان من النوع الناسك، طويل الذيل، يستخلص الرحيق من أزهار *Heliconia Imbricata* في غابات كوستاريكا. لاحظ حبوب اللقاح على منقار الطائر. تحصل العصافير الطنانة على الرحيق غالبًا من أزهار طويلة منحنية تقريبًا مطابقة لشكل مناقيرها من حيث الشكل والطول.

واحدة، ولن تلقّح الزّهرة خلطيًّا. كيف تقوم زهرات "متخصصة" بالطّيور الطّنانة وطيور الشّمس من موازنة مثل هذه القوى الانتخابية؟

تتضمن الإجابة تطور لون الزّهرة. إن الضّوء فوق البنفسجي واضح جدًا للحشرات. الكاروتينويدات، أو الصبغات الصفراء، أو البرتقالية التي وصفناها في الفصل الـ 8 في سياق حديثنا عن البناء الضوئي، مسؤولة عن ألوان كثير من الأزهار، ومن ضمنها أزهار دوار الشّمس والخردل. تعكس الكاروتينويدات الطيفين؛ الأصفر، وفوق البنفسجي، والخليط الناتج هو لون مميز يُدعى "أرجواني النّحل". مثل هذه الأزهار الصفراء التي يمكن تمييزها بطرق عدة مختلفة عادة ما تكون غير مرئية بالنسبة إلينا، ولكنها واضحة للنحل والحشرات الأُخرى (الشكل 42–24). يمكن أن تكون طرق التمييز على شكل عين ثور أو مهبط طائرات.

على العكس، لا يظهر أن اللون الأحمر مميَّز لمعظم الحشرات، ولكنه واضح جدًا للطيور. وبالنسبة إلى معظم الحشرات، تبدو الأزهار الحمراء لنبات البونيسيتيا كألوان باقي أوراق النبات. ولهذا السبب، حتى إن أنتجت الأزهار كميات وافرة من الرحيق، وجذبت الطّيور الطنانة، فإنّ الحشرات تميل إلى تجاهلها. لذا، يشير اللون الأحمر للطيور، إلى وجود كمية وافرة من الرحيق، وكذلك يجعل هذا الرحيق غير واضح قدر الإمكان للحشرات. ونرى اللون الأحمر مرة أُخرى في الثّمار التي تنتشر عن طريق الطّيور (راجع الفصل الـ 37).

ملقّحات أُخرى من الحيوانات

ربما تساعد حيوانات أُخرى من ضمنها الخفاش، والقوارض الصغيرة، على التّلقيح. هذه الإشارات هنا أيضًا متخصصة في النوع. فمثلًا، يلقّحُ نباتُ صبّار الساجوارو (*Carnegeia Gigantea*) الذي يعيش في صحراء السونورا عن طريق خفافيش تتغذى على الرحيق ليلًا، إضافة إلى الطّيور والحشرات.

أ.

ب.

الشكل 42–24

كيف ترى النحلة الزّهرة. أ. الزّهرة الصفراء لزهرة الربيع البيروفية *Lundwigia Peruviana* مصورة بالضوء العادي. وب. عن طريق مرشح يمرر اختياريًّا الضّوء فوق البنفسجي. المقاطع الخارجية للبتلات تعكس اللونين الأصفر وفوق البنفسجي، يدعى خليط اللونين "أرجواني النّحل"؛ الأجزاء الداخلية للبتلات تعكس الأصفر فقط، ولذلك تظهر سوداء في الصورة التي تُظهر انعكاسات اللون فوق البنفسجي. بالنسبة إلى نحلة، تظهر الزّهرة كأن لها وسطًا واضحًا كعين الثور.

الشكل 42–25

الأزهار الذّكريّة والأنثويّة لنبات البتولا، من النوع Betula. نبات البتولا أحادي المسكن؛ أزهاره المذكرة تتدلى إلى الأسفل على شكل ذؤابات صفراء طويلة، في حين تنضج الأزهار المؤنثة على شكل تجمعات صغيرة بُنية مخروطية الشكل.

يُفضّل التّلقيح الذاتي في الظّروف المستقرّة

لغاية الآن، ذكرنا أمثلة على التّلقيح الذي يميل إلى التّلقيح الخارجي، وهو ذو فائدة عالية للنباتات وحقيقية النّوى بشكل عام. مع هذا، يحدث التّلقيح الذاتي أيضًا بين مغطاة البذور، وبالتحديد في المناطق المعتدلة. تمتلك معظم النّباتات التي تلقّحُ ذاتيًا أزهارًا صغيرة غير واضحة، تطلق حبوب لقاح مباشرة على المياسم، وأحيانًا قبل أن يتفتح البرعم.

ربما تسأل بشكل منطقي: لماذا عاشت كثير من أنواع النّباتات التي تقوم بالتلقيح الذاتي إذا كان التزاوج الخارجي مهمًّا وراثيًّا للنباتات كما هو مهم للحيوانات. يقترح علماء الأحياء سببين أساسين للوجود الكبير للنباتات مغطاة البذور ذاتية التّلقيح:

1. يُعَدُّ التّلقيح الذاتي إيجابية في ظروف معينة؛ لأن النّباتات ذاتية التّلقيح لا تحتاج إلى أن يزورها حيوانات لإنتاج البذور. ولهذا، فإنّ النّباتات ذاتية التّلقيح تصرف طاقة أقل في إنتاج جاذبات الملقحات، ويمكنها أن تنمو في أماكن لا توجد فيها الحشرات أو الحيوانات الأُخرى التي ربما تزورها، كما في القطبين أو على الارتفاعات العالية.
2. بالمصطلحات الوراثية، يُنتج التّلقيح الذاتي أجيالًا أكثر انسجامًا من تلك التي ينتجها التّلقيح الخارجي. تذكر أنه بسبب حدوث الانقسام المنصف هنا، فإنّ العبور لا يزال ممكن الحدوث، كما ذكرنا في الفصل الـ(11) ولهذا لن يكون النسل مطابقًا للآباء. وعلى الرّغم من ذلك، ربما يحتوي مثل هذا النسل على نسب عالية من الأفراد المتكيفين بشكل جيد في مواطن محددة.

ربما تساعد هذه الحشرات أيضًا على نشر البذور والثّمار التي تنتج من التّلقيح. تنجذب القرود للونين البرتقالي والأصفر، وبهذا فإنها يمكن أن تكون فعّالة في نشر الثّمار من هذا اللون في بيئاتها.

استمرت بعض النّباتات الزّهريّة في استعمال الرياح للتلقيح

تلقّح مجموعات عدة من مغطاة البذور عن طريق الرياح، وهي خاصية تتصف بها النّباتات البذرية البدائية. من ضمن هذه المجموعات: البلوط، والبتولا، والقطن، والحشائش، والبردى، والقُرَّيص. أزهار هذه النّباتات صغيرة، خضراء، وليس لها رائحة؛ وتكون تويجاتها مختزلة أو غائبة (الشكلان 42-25 و 42-26). مثل هذه الأزهار مرتبة معًا على شكل أعداد كبيرة جدًا، وربما تتدلى للأسفل على شكل ذؤابات تتأرجح عند هبوب الرياح، وتتساقط حبوب لقاحها بحريّة.

تملك كثير من النّباتات التي تُلقحها الرياح أزهارًا تحوي أسدية وكرابل منفصلة بين الأفراد أو منفصلة بشكل فيزيائي على الفرد الواحد. إن الذّرة مثال جيد، حيث توجد ذؤابات منتجة لحبوب اللقاح على قمة النبات، ومجاميع خضرية إبطية بأزهار أنثوية في الأسفل. إنَّ انفصال الأزهار المنتجة لحبوب اللقاح والحاملة للبويضات هو إستراتيجية تشجع إلى حدٍّ كبير على الإخصاب الخارجي؛ لأن حبوب اللقاح من إحدى الزهرات يجب أن تهبط على زهرة أُخرى لكي يكون للإخصاب فرصة الحدوث. بعض النّباتات التي تلقحها الرياح، خاصة الأشجار والشجيرات، تزهر في الرّبيع، قبل تكوّن أوراقها التي قد تعيق عملية التّلقيح بالرياح. لا تعتمد الأنواع التي تلقّح بالرياح على وجود المُلقِّح كي تبقى الأنواع، التي ربما تُعَدّ إيجابية بقاء أُخرى.

الشكل 42–26

أزهار تلقحها الرياح. تتدلى المتوك الكبيرة الصفراء، من خيوط رفيعة، تتأرجح مطلقة حبوب اللقاح إلى الرياح. لاحقًا، ستصبح هذه الأزهار أنثوية، بمياسم طويلة ريشية – مناسبة للإمساك بحبوب اللقاح التي تنثرها هذه الرياح – ملتصقة بها. لهذا السبب؛ فإن كثيرًا من الحشائش، مثل تلك التي في الصورة، تُعدُّ ثنائية التزاوج.

يميل التّلقيح الذاتي في الأنواع التي تلقّح عادة خارجيًّا إلى إنتاج أعداد كبيرة من أفراد ضعيفي التكيّف؛ لأنه يقرب الأليلات المتنحية الضارة من بعضها، ولكن يمكن أن يكون هذا الانسجام إيجابيًّا جدًا في بيئات محددة. في هذه البيئات، قد يكون من الإيجابي أن يستمر النبات في التّكاثر الذاتي بشكل متواصل.

شجعت إستراتيجيات تطورية عدة التّلقيح الخارجيّ

التّلقيح الخارجيّ، كما ذكرنا وركزنا عليه، مهم جدًّا للتكيّف والتّطوّر في كلّ المخلوقات حقيقة النّوى، مع وجود استثناءات قليلة. غالبًا، تحتوي الأزهار على كلّ من الأسدية والمدقات، التي تزيد من احتمال التّلقيح الذاتي. إحدى الإستراتيجيات التي تشجع التّلقيح الخارجي، لذلك، هي فصل الأسدية عن المدقات. وتتضمن إستراتيجية أُخرى عدم التوافق الذاتي التي تمنع التّلقيح الذاتي.

فصل التراكيب الذكرية عن التراكيب الأنثوية في المكان والزمان

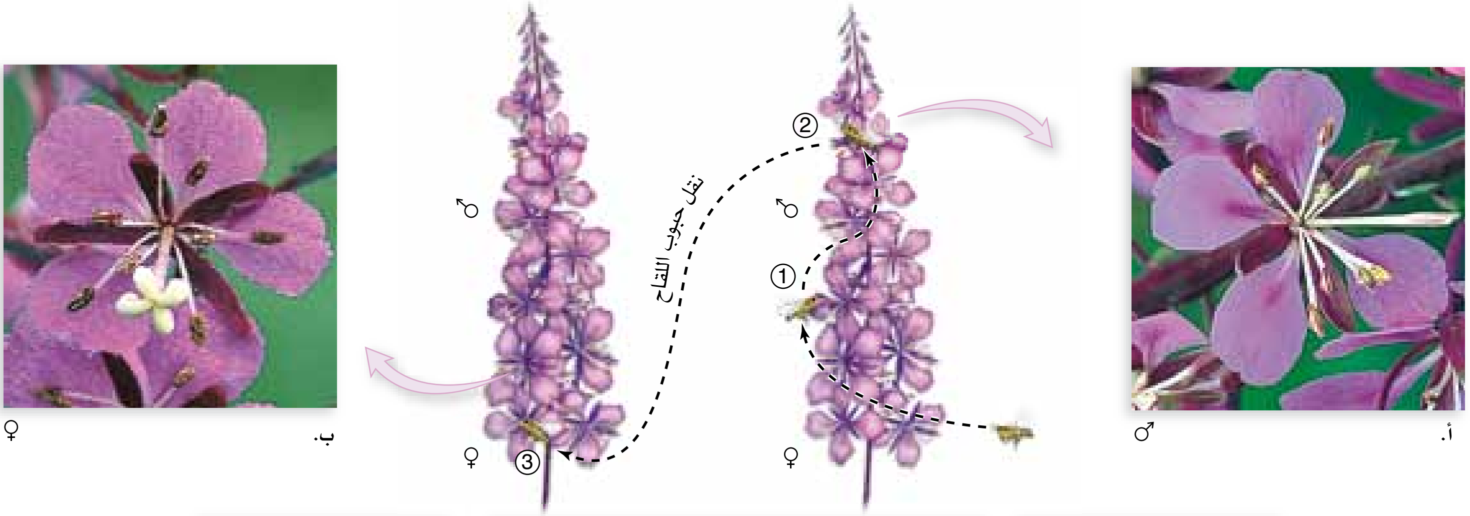
ربما توجد في كثير من الأنواع –مثلًا، الصفصاف وبعض أشجار التوت – أزهار بأسدية وأزهار بمدقات على نباتين منفصلين. مثل هذه النّباتات، التي تنتج فقط حبوب لقاح أو بويضات، تدعى **ثنائية المسكن Dioecious**. من الواضح أن هذه النّباتات لا تقوم بالتلقيح الذاتي، ويجب أن تعتمد بشكل حصري على التّلقيح الخارجي. في أنــواع أُخرى من النّباتات، مثل البلّوط، والخوخ، والذّرة، واليقطين يمكن أن تتكون كلّ من الأزهار الذكرية والأنثوية المنفصلة على النبات نفسه. مثل هذه النّباتات تُدعى **أحاديةَ المسكن Monoecious** (انظر الشكل 42-25). في النّباتات أحادية المسكن، يشجع انفصال الأزهار الذّكرية والأنثوية، التي يمكن أن تتفتح في وقتين مختلفين، على احتمال التّلقيح الخارجي بشكل كبير.

حتى لو كانت كلّ من الأسدية والمدقات الناضجة، وكما هي الحالة عادةً، موجودة في زهرة واحدة تابعة لنبات معين، فربما تصل هذه الأعضاء للنضج في زمانين مختلفين. تُدعى النّباتات التي يحدث فيها هذا **ثنائيةَ التّزاوج Dichogamous**. إن نضجت الأسدية أولًا، مطلقةً حبوب اللقاح قبل أن تصبح المياسم جاهزة لاستقبال حبوب اللقاح، فإنّ الزّهرة تصبح ذكرية بشكل نشط في هذا الوقت. وعندما تنتهي الأسدية من إطلاق حبوب اللقاح، ربما تصبح المياسم جاهزة، وعندها تصبح الزّهرة أنثوية بشكل أساسي (الشكلان 42-26 و 42-27). إن هذا الفصل في الزمن له التأثير نفسه، كما لو كانت الأفراد ثنائية المسكن؛ بهذا يزداد معدل التّلقيح الخارجي بشكل كبير.

بُنيت كثير من الأزهار، بحيث لا تتلامس الأسدية والمياسم مع بعضها. بهذا الترتيب، يصبح الميل الطبيعي لحبوب اللقاح هو الانتقال إلى مياسم أزهار أُخرى، لا إلى مياسم الزّهرة نفسها، وهذا يشجع على التّلقيح الخارجي.

عدم التّوافق الذّاتيّ

حتى عندما تنضج مياسم وأسدية زهرة لنبات معين في الوقت نفسه، فإنّ **عدم التوافق الذاتي Self–incompatibility** الوراثي، الذي ينتشر بكثرة بين النّباتات المزهرة، يزيد من التّلقيح الخارجي. ينشأ عدم التوافق الذاتي عندما تُميز حبوب اللقاح والميسم كلٌّ منهما الآخر على أنهما مرتبطان وراثيًّا، ويتوقف بذلك نموّ أنبوب اللقاح (الشكل 42-28).



1. يبدأ النّحل من الأسفل، فتصادف الأزهار الأنثوية الأقدم.

2. يتحرك النّحل إلى أعلى الساق، فيصادف الأزهار الذكرية الأحدث المحتوية على حبوب اللقاح، حالما ينتهي من الأزهار التي يزورها، يطير نحو ساق جديدة.

3. يبدأ النّحل من الأسفل، جالبًا حبوب اللقاح إلى الأزهار الأنثوية الأقدم.

الشكل 42-27

ثنائية التزاوج، كما هي موضحة في أزهار عشبة النار *Epilobium angustifolium*. منذ عام 1790، كان هذا النبات، الذي يتزاوج خارجيًّا، من أوائل النّباتات التي تمتلك طريقة معروفة للتلقيح. أولًا، تُطلق المتوك حبوب اللقاح، ثم يستطيل القلم فوق الأسدية، في حين تنطوي الأربعة فصوص للميسم، فتصبح مستقبلة. بعد ذلك، تصبح الأزهار أنثوية بعد يومين. تتفتح الأزهار بشكل تدريجي فوق الساق، بحيث تُزار السفلى أولًا، مشجعةً التزاوج الخارجي. وبينما هي تعمل في أعلى الساق، يصادف النّحل إطلاق حبوب اللقاح، إذ يزهر الطور الذكري، ويصبح مغطى بحبوب اللقاح التي تحملها النحلة بعد ذلك للأزهار السفلى، أي الأزهار الأنثوية التابعة لنبات آخر. تظهر هنا أزهار في طور (أ) الذكورة (ب) الأنوثة.

يتحكم في عدم التوافق الذاتي الموقع S. يُنظِّم الكثير من الأليلات التي تحتل الموقع S الاستجابات بين حبوب اللقاح والميسم. لقد ميّز الباحثون نوعين من عدم التوافق الذاتي: الأول، عدم التوافق الذاتي للنبات الجاميتي الذي يعتمد على الجين S الأحادي الموقع لحبوب اللقاح وعلى الجين S ثنائي الموقع للميسم. إن توافق أي من الأليلات S في الميسم مع الأليل S لحبوب اللقاح، يسبب توقف تكوين أنبوب اللقاح قبل أن يصل إلى الكيس الجنيني. تمتلك أزهار البتونيا عدم توافق ذاتي للنبات الجاميتي.

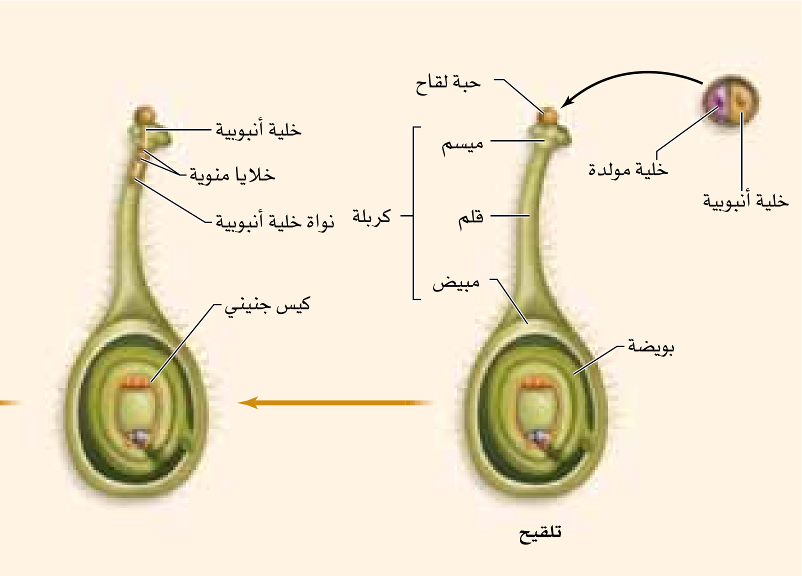
والثاني، عدم التوافق الذاتي للنبات البوغي، كما يحدث في البروكلي. فيه، كلا الأليلين S للأب الذي يُنتج حبوب اللقاح، وليس فقط الأليل S لحبوب اللقاح نفسها، مهم. يسببُ توافقُ أليلات الميسم مع أي من أليلات الأب الذي ينتج حبوب اللقاح عدمَ نموِّ حبوب اللقاح أحادية العدد الكروموسومي.

لقد تم تَعلم الكثير عن الأسس الجزيئية والكيميائية الحيوية لآليات التّعرّف ومسارات تحويل الإشارة التي توقف النّموّ الناجح لأنبوب اللقاح. ربما تكون آليات تمييز حبوب اللقاح قد نشأت في سلف مشترك من معراة البذور. تتفق الأحافير ذات أنابيب اللقاح من العصر الكاربوني مع فرضية أنها تمتلك أنظمة تعرف على حبوب اللقاح متطورة جدًا.

تتعرض مغطاة البذور لإخصاب مزدوج

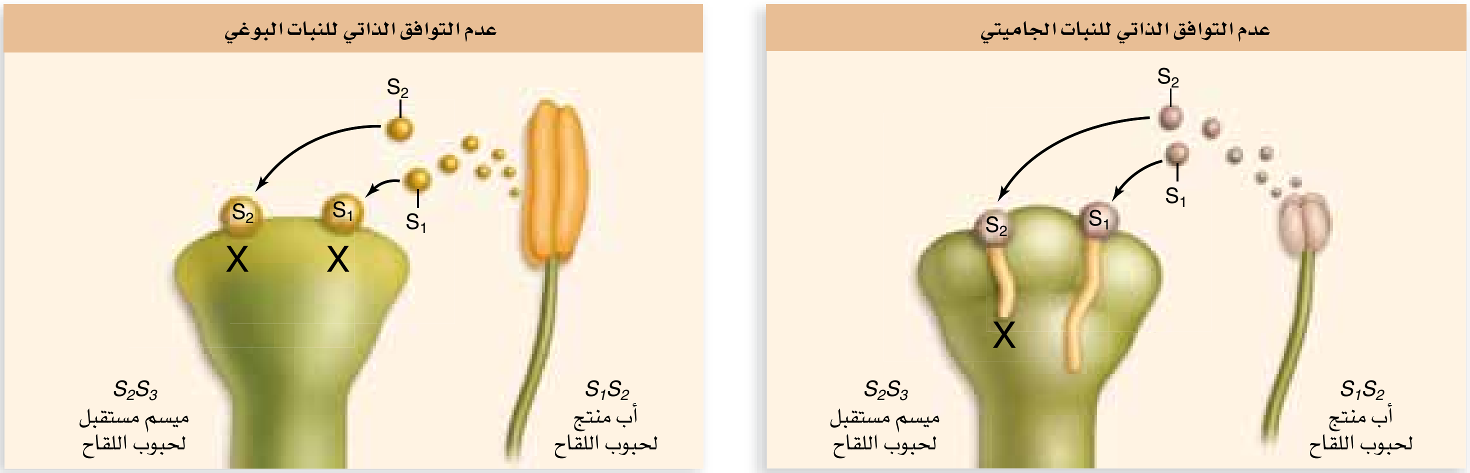
إن الإخصابَ في مغطاة البذور معقدٌ، وهو عملية غير عادية نوعًا ما، يتم فيها استخدام خليتين منويتين في عملية فريدة تدعى **الإخصاب المزدوج Double fertilization**. يؤدي الإخصاب المزدوج إلى تطورين مهمين، هما: (1) إخصاب البيضة (2) تكوين مادة غذائية تدعى **الأندوسبيرم Endosperm** التي تغذي الجنين.

عندما يتم نشر حبوب اللقاح عن طريق الرياح، أو عن طريق الحيوانات، أو عن طريق التّلقيح الذاتي، فإنها تلتصق بالمادة اللاصقة السّكّرية التي تغطي الميسم، وتبدأ في النمو مكونة **أنبوب لقاح Pollen tube** يخترق القلم (الشكل 42-29). ينمو



الشكل 42-29

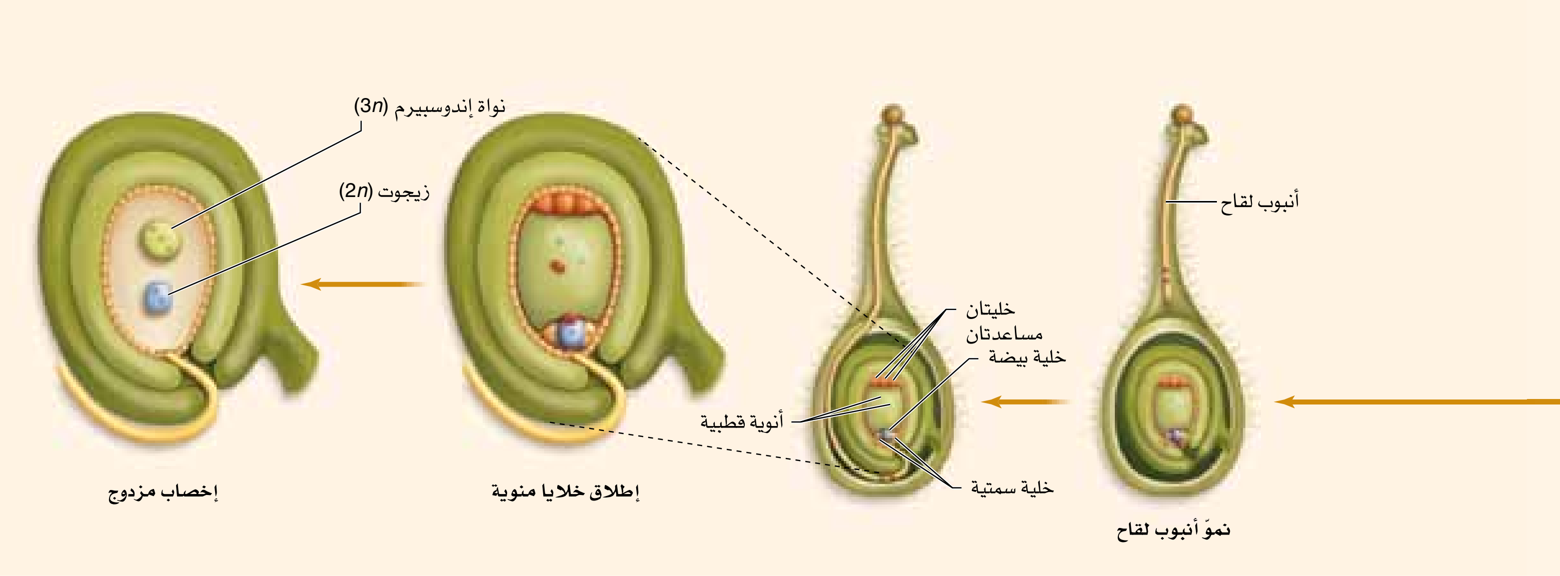
تكوين أنبوب اللقاح والإخصاب المزدوج. عندما تهبط حبوب اللقاح على ميسم زهرة ما، تنمو خلية أنبوب اللقاح نحو كيس الجنين مكونة أنبوب اللقاح. بينما ينمو أنبوب اللقاح، تنقسم الخلية المولدة لتكوين خليتين منويتين. عندما يصل أنبوب اللقاح الكيس الجنيني، يدخل إحدى الخليتين المساعدتين، ويطلق الخلايا المنوية. في عملية تُدعى الإخصاب المزدوج، تلتحم نواة خلية منوية مع خلية البيضة لتكوين زيجوت ثنائي العدد الكروموسومي ($2n$)، وتلتحم نواة خلية منوية أُخرى مع النواتين القطبيتين لإعطاء نواة الإندوسبيرم ثلاثية العدد الكروموسومي ($3n$).



أ. ب.

الشكل 42-28

يمكن التحكم في التلقيح الذاتي وراثيًا، لذا يمكن تعطيله. **أ.** يتحدد عدم التوافق الذاتي للنبات الجاميتي عن طريق الطراز الجيني لحبوب اللقاح أحادية العدد الكروموسومي. **ب.** يُميز عدم التوافق الذاتي للنبات البوغي الطراز الجيني لأب حبوب اللقاح ثنائي العدد الكروموسومي/ وليس فقط الطراز الجيني لحبوب اللقاح. تحتوي حبوب اللقاح على بروتينات ينتجها الأب S_1S_2. في الحالتين، يعتمد التمييز على الموقع S، الذي له أليلات عدة. تشير الأرقام الصغيرة إلى الطراز الجيني للأليل S. في عدم التوافق الذاتي للنبات الجاميتي، يأتي المنع بعد نموّ أنبوب اللقاح. في عدم التوافق الذاتي للنبات البوغي، يفشل أنبوب اللقاح في النمو.



أنبوب اللقاح، الذي تغذيه مادة سكّرية، حتى يصل إلى البيضة في المبيض. في الوقت نفسه، تنقسم الخلية المولّدة داخل خلية أنبوب حبة اللقاح لتكوين خليتين منويتين.

يصل أنبوب اللقاح في النهاية إلى كيس الجنين في البويضة. عند الدخول إلى كيس الجنين، تضمحل إحدى الأنوية المجاورة لخلية البيضة، ويدخل أنبوبُ اللقاح الخليةَ. ينفجر طرف أنبوب اللقاح مطلقًا الخليتين المنويتين. تخصِّب إحدى الخليتين المنويتين خليةَ البيضة، مكونةً الزيجوت. تلتحم الخلية المنوية الأُخرى مع النواتين القطبيتين الموجودتين في مركز كيس الجنين، مكونةً نواة إندوسبيرم بدائية ثلاثية العدد الكروموسومي $(3n)$. تنمو نواة الإندوسبيرم البدائية في النهاية لإعطاء الإندوسبيرم.

عند انتهاء الإخصاب، ينمو الجنين حالما تبدأ خلاياه في الانقسام لعدد من المرات. في الوقت نفسه، تحيط أنسجةٌ واقيةٌ الجنينَ، فتتكون البذرة. تُحاط البذرة بدورها بتركيب آخر يُدعى الثمرة. نشأت هذه التراكيب النموذجية الخاصة بمغطاة البذور استجابة للحاجة إلى بذور لكي يتم نشرها لمسافات طويلة للتأكيد على التّنوّع الوراثيّ.

أسهمت الأزهار بقدرتها على جذب الملقحات في النجاح التّطوريّ لمغطاة البذور. وفي حين يُعَدُّ التّلقيحُ بالرياح والتّلقيحُ الذاتي إيجابيًا في بعض الظروف، فإنّ التّلقيح الخارجي يشجّع التّنوّع الوراثيّ، وهو المادة الخام للتطور. يُنتج الإخصاب المزدوج زيجوتًا ثنائي العدد الكروموسومي ونسيجًا غذائيًا ثلاثي العدد الكروموسومي، يُدعى الإندوسبيرم.

5-42 التّكاثر اللّاجنسيّ

يقلّل التّلقيحُ الذاتيُّ التّنوّعَ الوراثيَّ، لكن التزاوج اللاجنسي يؤدي إلى إنتاج أفراد متماثلين وراثيًا؛ لأن الانقسام المتساوي هو الانقسام الوحيد الذي يحدث. في غياب الانقسام المنصف، تبقى الأفراد ذات التكيف العالي لبيئة ثابتة نوعًا ما للسبب نفسه الذي يُفضل به التّلقيح الذاتي. وسيقلّل تغيّرُ الظروف بشكل مأساوي التّنوّعَ الوراثيَّ الذي يعمل عليه الانتخاب الطبيعي، وبهذا قد يصبح بقاء الأنواع أقل احتمالًا.

يُستعمل التّكاثر اللاجنسي في الزراعة والبستنة لتكثير نبات معين مُفضل له صفات يمكن لها أن تتغير في أثناء التّكاثر الجنسي، أو حتى عن طريق التّلقيح الذاتي. تُكثّر معظم الورد والبطاطا، مثلًا، خضريًّا (لاجنسيًّا).

يَتَضَمَّنُ التّكاثرُ اللاإخصابي تطوّرَ أجنّة ثنائية العدد الكروموسوميّ

في نباتات معينة، تشمل بعض الحمضيات، وحشائش محددة (مثل عش كنتاكي الأزرق) والهندباء البرية، يمكن إنتاج الأجنة التي في البذور لاجنسيًّا من النبات الأب. هذا النوع من التّكاثر اللاجنسي يُعرف بالتكاثر **اللاإخصابي Apomixis**. تعطي البذور المنتَجة بهذه الطريقة أفرادًا هي نسخة طبق الأصل عن الآباء من الناحية الوراثية.

وعلى الرّغم من أن هذه النّباتات تتكاثر عن طريق استنساخ الخلايا ثنائية العدد الكروموسومي في البويضة، فإنها أيضًا تكتسب إيجابية انتشار البذور، وهو تكيف

مرتبط عادة بالتكاثر الجنسي. إن التّكاثر اللاجنسي شائع أكثر في الظروف القاسية أو البيئات ذات الحد الأدنى، حيث هناك فرصة ضئيلة للتنوع. فمثلًا، توجد نسبة كبيرة من النّباتات اللاجنسية في القطبين أكثر من المناطق المعتدلة.

في التّكاثر الخضري، تنشأ نباتات جديدة من أنسجة لا تكاثرية

في شكل شائع من التّكاثر اللاجنسي يُدعى **التّكاثرَ الخضريَّ Vegetative reproduction**، تستنسخ أفراد نباتية جديدة ببساطة من أجزاء نبات بالغ (الشكل 42-30). إن أشكال التّكاثر الخضري في النّباتات متنوعة ومتعددة.

السيقان الجارية Runners أو **السيقان الهوائية Stolons**. تتكاثر بعض النّباتات عن طريق السيقان الجارية (تسمى أيضًا السيقان الهوائية) وهي سيقان طويلة، نحيلة يمكن أن تنمو على سطح التربة. في نبات الفراولة مثلًا، تتكون الأوراق، والأزهار، والجذور على عقد الساق الهوائية، بحيث يكون بين كلّ عقدتين عقدة فارغة. وراء كلّ عقدة ثانية تمامًا، يلتف طرف كلّ ساق هوائية للأعلى، ويصبح سميكًا. هذا الجزء السميك ينتج أولًا جذورًا عرضية، ومن ثم مجموعة خضرية جديدة تكمل الساق الجارية.

الرايزومات Rhizomes. سيقان أفقية تحت التربة، وهي تراكيب تكاثرية مهمة، بالتحديد في الحشائش والبردي. تغزو الرايزومات أماكن قريبة من النبات الأب، ويمكن للعقدة الواحدة أن تعطي مجموعًا خضريًّا مزهرًا. تنشأ الخاصية الضارة لكثير من الأعشاب من نمط النّموّ هذا، وتتكاثر كثير من نباتات الحديقة، مثل السّوسن، عن طريق الرايزومات بشكل كامل تقريبًا. الكورمات والأبصال هي سيقان عمودية تحت الأرض. الدرنات أيضًا سيقان متخصصة للتخزين والتّكاثر. تُعَدُّ الدرنات جزء التخزين الطرفي للرايزومات. ويتم تكاثر البطاطا (النوع *Solanum*) اصطناعيًّا عن طريق قِطع الدرنات، كلّ قطعة من هذه القطع "بعين" واحدة أو أكثر. تعطي "العيون" أو "قطع بذور" البطاطا نباتًا جديدًا.

الجذيرات (الممصات) Suckers. جذور بعض النّباتات مثل الكرز، والتّفاح، والعُلّيق، والتّوت الأسود، تنتج جذيرات (ممصات) أو طلائع تعطي نباتاتٍ جديدة. أنواع تجارية من الموز لا تنتج بذورًا، ويتم تكثيرها عن طريق جذيرات تنشأ من براعم على سيقان تحت الأرض. عندما ينكسر جذر الهندباء، كما هو الحال عند محاولة سحبه من الأرض، كلّ قطعة من الجذر سوف تعطي نباتًا جديدًا.

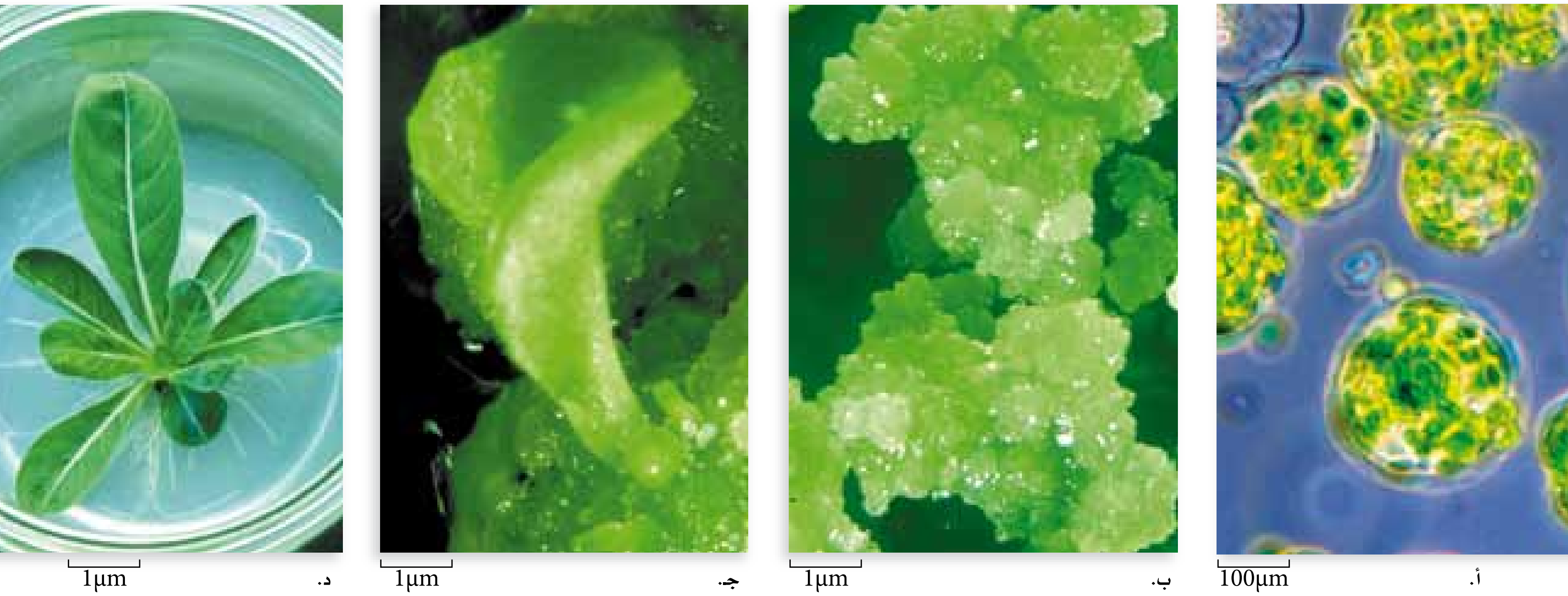
نبات صغيرة عرضية Adventitious plantlet. في القليل من أنواع النّباتات، يمكن للأوراق التّكاثر. مثال واحد هو نبات المنزل *Kalanchoe daigremontiana* (راجع الشكل 42-30)، وهو مشهور عند كثير من الناس تحت اسم "نبات الأمومة" أو "أم الآلاف". تعود الأسماء الشائعة لهذا النبات لأن النسيج المرستيمي موجود في أثلام على طول الأوراق. يعطي هذا النسيج الكثير من النّباتات الصغيرة. ويتم تكثير نبات الأمومة عادة عن طريق هذه النّباتات الصغيرة، التي تسقط على التربة، وتعطي جذورًا عند نضجها.

يمكن استنسال نباتات من خلايا معزولة في المختبر

يمكن استنساخ نباتات كاملة عن طريق إعادة توليد خلايا نباتية أو أنسجة في وسط غذائي محتوٍ على هرمونات النّموّ. هذا هو شكل آخر من التّكاثر اللاجنسي. يمكن لورقة مزروعة، أو ساق، أو جذر مزروع أن يدخل في عملية تكوين الأعضاء في الوسط الغذائي، وتكوين جذور ومجاميع خضرية. في بعض الأحيان، يمكن لخلايا

الشكل 42-30

التّكاثر الخضري. تنشأ نباتات صغيرة من أثلام على طول الأوراق لنبات المنزل *Kalanchoe daigremontiana*. النّباتات الصغيرة يمكنها أن تسقط، وتنمو إلى نباتات جديدة، وهي طريقة غير مألوفة من التّكاثر الخضري.



الشكل 42–31

تجديد البروتوبلاست. الخطوات المختلفة لاستعادة نبات كامل من بروتوبلاست نباتي لنبات زهرة الربيع المسائية. **أ.** بروتوبلاست نباتي مفصول. **ب.** إعادة توليد الجدار الخلوي وبدء عملية الانقسام الخلوي. **جـ.** إنتاج أجنة خلايا جسمية من ندبة. **د.** استعادة نبتة صغيرة من جنين الخلية الجسمية في المزرعة. بعد ذلك، يمكن تجذير النبات في التربة.

فردية أن تعطي نباتًا كاملًا في الوسط الغذائي.

يمكن أن تعزل الخلايا الفردية من أنسجة عن طريق أنزيمات تعمل على تكسير الجدران الخلوية، تاركة خلفها البروتوبلاست، وهو خلية نباتية محاطة بغشاء بلازمي فقط. تملك الخلايا النباتية مرونة تطورية أكبر من معظم خلايا الحيوانات الفقرية، وكثير من أنواع الخلايا، ولكن ليس كلها. في النّباتات، تحتفظ بالقدرة على توليد أعضاء، أو توليد مخلوق كامل في إناء الزراعة (الوسط الغذائي). خذ في الحسبان العدد المحدود للخلايا الجذعية البالغة في الفقريات، والتحديات المرتبطة بالاستنساخ التي ناقشناها في الفصل الـ (19).

عندما تتمّ زراعة خلايا نباتية منفردة، يعاد توليد الجدار. يتبع ذلك الانقسام الخلوي لتكوين الندبة *Callu*، وهي كتلة خلايا غير متمايزة (الشكل 42-31). عند تكوين الندبة، يمكن إنتاج نبات كامل في الوسط الغذائي. يمكن أن يمر تطور النبات الكامل من خلال المراحل الجنينية، أو يمكن أن يبدأ بتكوين المجموع الخضري أو الجذر.

لزراعة الأنسجة كثير من التطبيقات الزراعية، وتطبيقات في البستنة أيضًا. يمكن تكثير نباتات العليق وقصب السكر الخاليين من الفيروسات عن طريق النسيج المرستيمي، الذي يكون غالبًا خاليًا من الفيروسات، حتى في النّباتات المصابة. وكما في الأشكال الأُخرى من التّكاثر اللاجنسي، يمكن تكثير نباتات متطابقة وراثيًّا هنا.

تَستنسخ النّباتات التي تتكاثر لاجنسيًّا أفرادًا جديدة من أجزاء من الجذر، أو الساق، أو الأوراق، أو البويضة المأخوذة من الفرد البالغ. تكون الأجيال التي تنتج لاجنسيًّا مطابقة وراثيًّا للأب.

6-42 فترات حياة النبات

تعيش النّباتات فترات زمنية متفاوتة عند استقرارها بناء على النوع. قد ترتبط أو قد لا ترتبط فترة الحياة مع إستراتيجية النبات التكاثرية. تعيش النّباتات الخشبية، التي تمتلك نموًا ثانويًّا مكثفًا، دائمًا تقريبًا، فترة زمنية أطول من النّباتات العشبية التي تمتلك أو لا تمتلك نموًّا ثانويًّا. يمكن أن يعيش نبات الصنوبر ذو المخروط الصلب، مثلًا، أكثر من 4000 عام.

ترسل بعض النّباتات العشبية سيقانًا جديدة فوق سطح الأرض كلّ عام، مكونة أياما من تراكيب خشبية تحت الأرض. نباتات أُخرى تنبت، وتنمو، وتزهر مرة واحدة قبل أن تموت. النّباتات الأقصر عمرًا، نادرًا ما تكون خشبية جدًا بسبب عدم وجود وقت كافٍ لتراكم الأنسجة الثانوية. وبناء على طول دورات حياتها، قد تكون النّباتات العشبية حولية، أو ثنائية الحول، أو مُعَمِّرَة، في حين تكون النّباتات الخشبية بشكل عام مُعَمِّرَة (الشكل 42-32).

يكون تحديد فترة الحياة أصعب للمخلوقات المتكاثرة بالاستنساخ. تكوّن أشجار الحَوْر *Populus tremuloides* سلالاتٍ ضخمةً من جراء التّكاثر اللاجنسي لجذورها. وبشكل عام، يمكن أن تشكل سلالات الحَوْر "المخلوق" الأكبر على الأرض. ربما تغطي النّباتات الأُخرى التي تتكاثر لاجنسيًّا مناطق أقل، ولكنها تعيش آلاف السنوات. تم التّعرّف إلى عمر شجيرات الكريوسوت *Larrea tridentata* الموجودة في صحراء موجافي، فوجد أنه قد يصل إلى 1200 عام!

تعيش النّباتات المعمّرة سنوات عدة

تستمر النّباتات المعمّرة Perennial plants في النمو عامًا بعد آخر، وقد تكون عشبية (مثل كثير من الأزهار البرية في البراري، والأراضي الرطبة والأراضي الخشبية)، أو خشبية (مثل الأشجار والشجيرات). أغلبيةُ أنواعِ النّباتاتِ الوعائيةِ مُعَمِّرةٌ. وبشكل عام، يمكن للنباتات المعمّرة أنْ تزهر، وتنتج بذورًا وثمرة لعدد غير محدد من فصول النّموّ.

نادرًا ما تمتلك المعمرات العشبية أي نموّ ثانوي في سيقانها؛ وتموت السيقان كلّ عام بعد فترة من النّموّ السريع نسبيًّا وتراكم الغذاء. يخزن الطعام بوصفه مادة في جذور النّباتات أو في سيقان تحت الأرض، التي تصبح كبيرة بشكل واضح مقارنة مع نظيراتها فوق سطح الأرض.

تزهر الأشجار والشجيرات بشكل متكرر، ولكن هناك حالات شاذة. يعيش نبات البامبو فصولًا عدة بوصفه نباتًا لا تكاثريًّا. ولكنه يهرم ويموت بعد الإزهار. الشيء نفسه ينطبق على الأقل على نوع واحد من الشجر الاستوائي (*Tachigali versicolor*)، الذي يصل إلى ارتفاعات شاهقة قبل أن يزهر، ويهرم. وعند الأخذ في الحسبان الطاقة الهائلة التي تُصْرَف على نموّ الشجرة، فإنّ آلية التّكاثر لهذا النبات مثيرة جدًا للاستغراب.

الأشجار والشجيرات ربما تكون متساقطة الأوراق *Deciduous*، إذ قد تتساقط الأوراق جميعها مرة واحدة في وقت معين من السنة، ويبقى النبات عاريًا فترة، أو دائم الخضرة *Evergreen*، حيث تتساقط الأوراق على طول العام، ولا تظهر النّباتات عارية بشكل كامل أبدًا. في المناطق المعتدلة الشمالية، تعدّ المخروطيات من النّباتات دائمة الخضرة المشهورة، ولكن في المناطق الاستوائية وشبه الاستوائية معظم مغطاة البذور دائمة الخضرة، ما عدا عند وجود جفاف فصلي شديد. في هذه المناطق، يفقد كثير من مغطاة البذور متساقطة الأوراق، أوراقها خلال الجفاف لتحافظ على الماء.

تنمو النّباتات الحولية، وتتكاثر، وتموت في سنة واحدة

تنمو **النّباتات الحولية Annual plants**، وتزهر، وتكوّن بذورًا خلال فصل نموّ واحدٍ، وتموت عند انتهاء العملية. كثير من نباتات المحاصيل حولية، مثل الذّرة، والقمح، ونبات الصّويا. بشكل عام تنمو النّباتات الحولية بسرعة تحت الظروف المناسبة وبشكل يتناسب مع وجود الماء أو الغذاء. تكوّنُ الأنسجةُ المرستيمية الجانبية لبعض النّباتات الحولية، مثل دوار الشمس والرجيد الضخم، بعضَ الأنسجة الثانوية للدعم، إلا أن معظم النّباتات الحولية عشبية بشكل كامل.

تموت النّباتات الحولية بعد إزهارها مرة واحدة؛ وتستعمل الأزهار أو الأجنة المتكونة إشارات هرمونية لإعادة توزيع المواد الغذائية. لذا، فإنّ النبات الأب يموت جوعًا حقًّا. يمكن توضيح هذا بمقارنة جماعة من نباتات الفاصولياء التي تم التقاط حباتها بشكل مستمر مع جماعة بقيت حبات الفاصولياء على النبات. تستمر جماعة النبات التي انتزعت عنها حبات الفاصولياء في النمو، وتنتج فاصولياء أطول من تلك التي لم تنزع عنها حبات الفاصولياء. تُدعى العمليةُ التي تؤدي إلى موت النبات **الْهرَمَ Senescence**.

تتبع النّباتات ثنائية الحول دورة حياة مدتها سنتان

النّباتات ثنائية الحول Biennual plants، هي أقل شيوعًا من النّباتات الحولية، وتمتلك دورات حياة مدتها سنتان لتكتمل. خلال السنة الأولى، تُخَزِّنُ النّباتات ذات الحولين نواتج البناء الضوئي في أعضاء خزن تحت الأرض. خلال السنة الثانية من النّموّ، تتكون سيقان مزهرة باستخدام الطاقة المخزّنة في أجزاء تحت الأرض من النبات. نباتات محاصيل معينة، مثل الجزر، والملفوف، واللفت، هي نباتات ثنائية الحول، ولكن هذه النّباتات تُحصد في العادة للطعام خلال السنة الأولى، قبل أن تزهر، فهي تزرع من أجل أوراقها أو جذورها، وليس من أجل ثمارها أو بذورها.

تشمل ثنائية الحول البرية أزهار الربيع المسائية، وخمار الملكة آن *Daucus carota*، وآذان الدب *Verbascum thapsis*. وفي الحقيقة، تبلغ الكثير من النّباتات ثنائية الحول ثلاث سنوات أو أكثر من العمر، ومن ثَمّ تُزهر، لكن النّباتات ثنائية الحول جميعها تزهر مرة واحدة فقط قبل أن تموت.

تملك النّباتات إستراتيجيات عدة للتعامل مع متطلبات الطاقة الشديدة للتكاثر. تزهر النّباتات المعمرة بشكل متكرر، وتعيش سنوات عدة. تكمل النّباتات الحولية دورة نموها كاملة خلال سنة واحدة. في حين تزهر النّباتات ذات الحولين مرة واحدة، عادة بعد فصلين من النّموّ.

أ.

ب.

الشكل 42–32

النّباتات الحوليّة والمُعَمِّرَة. تعيش النّباتات فترات عمرية مختلفة. أ. النّباتات الحولية الصحراوية تُكمل دورة حياتها الكاملة في أسابيع عدة، مزهرة مرة واحدة. ب. بعض الأشجار، مثل شجرة الخشب الأحمر العملاقة (*Sequoiadendron giganteum*)، التي توجد في أخاديد مبعثرة على طول المنحدرات الغربية لسيرا نيفادا في كاليفورنيا، تعيش 2000 سنة أو أكثر، وتزهر سنة بعد أُخرى.

مراجعة المفاهيم

1-42 التكوين الجنيني التكاثري (الشكل 42-1)

تدخل النّباتات في مراحل تكوين جنينية تؤدي إلى النضج التكاثري عن طريق إضافة تراكيب إلى تراكيب موجودة داخل النسيج المرستيمي.

- تتميز دورات حياة النبات بتبادل الأجيال، حيث يعطي النباتُ البوغي ثنائي العدد الكروموسومي النباتَ الجاميتي أحادي العدد الكروموسومي.
- قبل أن يحدث تكوين الزّهرة، يجب أن تمر النّباتات في تحوّل المرحلة لتحضير النبات للاستجابة للإشارات الخارجية والداخلية.
- حالما تنضج النّباتات، تتكون الأزهار بمجموعة من العوامل، هي: الضّوء، ودرجة الحرارة، وإشارات محفزة ومثبطة.

2-42 إنتاج الأزهار

يمكن أن يتطلب إنتاج الأزهار واحدًا أو أكثر من أربعة مسارات مُتَحَكَّمٌ فيها وراثيًّا، هي: المسار المعتمد على الضّوء، والمسار المعتمد على درجة الحرارة، ومسار الجبريلين، والمسار الذاتي.

- المسار المعتمد على الضّوء، أو على طول تناوب الضوء والظلام، حساس لكمية الظلمة التي يحصل عليها النبات كلّ 24 ساعة.
- يمكن أن يُنظم الإزهار باتزان بين إشارات محفزة للإزهار، وإشارات مثبطة للإزهار بغض النظر عن المسار.
- يتطلب المسار المعتمد على درجة الحرارة فترة تبريد قبل الإزهار.
- يحتاج المسار المعتمد على الجبريلين إلى زيادة في هذا الهرمون لكي يحدث الإزهار.
- المسار الذاتي خاص بالنباتات ذات اليوم المعتدل، ويعتمد على التغذية، ولا يعتمد على التلميحات (الإشارات أو الأدلة) البيئية. "تُعدّ" هذه النّباتات العُقَد و"تتذكر" مواقع العقد عن طريق اتزان بين إشارات محفزة للإزهار، وإشارات مثبطة للإزهار.
- تجعل مسارات الإزهار الأربعة المرستيم البالغ ليصبح مرستيمًا زهريًّا عن طريق تنشيط جينات هوية المرستيم الزهري.
- تُنَشِّط جيناتُ هوية المرستيم الزهري جينات هوية الأعضاء الزّهريّة مستعملةً نموذج الجينات **ABC D E** (الشكل 42-11).

3-42 تركيب الأزهار وتطوّرها (الأشكال 42-14، 42-18)

تحوي الأزهار على جيل النبات الجاميتي أحادي العدد الكروموسومي، وتعمل على زيادة فرص التقاء الجاميتات الذكرية والأنثوية من نباتات مختلفة في العادة.

- يُعتقد أن الأعضاء الزّهريّة قد نشأت من الأوراق.
- تمتلك الأزهار الكاملة أربعة محيطات زهرية، هي: الكأس، والتويج، والطلع، والمتاع، في حين تفتقد الأزهار غير الكاملة محيطًا زهريًّا واحدًا أو أكثر.
- يرتبط تحوير أو فقدان جزء زهري في الأغلب بآليات التّلقيح.
- قد تمتلك مغطاة البذور تماثلًا شعاعيًّا أو تماثلًا ثنائيًّا جانبيًّا.
- حبوب اللقاح هي النّباتات الجاميتية الذكرية، أو النّباتات الجاميتية الصغيرة.
  - تتكون حبوب اللقاح في المتك عن طريق الانقسام المنصف.
  - تنقسم الأبواغ الدقيقة لاحقًا عن طريق الانقسام المتساوي لتكون أربع حبوب لقاح، تتعرض للمزيد من الانقسامات المتساوية.
  - تتكون كلّ حبة لقاح من خلية مولدة تنقسم لإعطاء خليتين منويتين، وخلية بها نواة أنبوب اللقاح.
  - تمتلك حبوب اللقاح شقوقًا أو ثقوبًا يبرز منها أنبوب اللقاح.
- النبات الجاميتي الأنثوي أو النبات الجاميتي الكبير هو الكيس الجنيني.
  - تتطور البيوض في البويضات من خلايا أم بوغية كبيرة.
  - تتعرض الخلايا الأم البوغية الكبيرة للانقسام المنصف لتكوين أربعة أبواغ كبيرة أحادية العدد الكروموسومي. عادة، تضمحل ثلاثة من هذه الأبواغ الكبيرة.
  - يتعرض البوغ الكبير المتبقي إلى ثلاثة انقسامات متساوية لإعطاء ثماني أنوية محاطة بكيس جنين مكون من سبع خلايا.
  - تصبح إحدى الخلايا البيضة، وتكون مطوقة بخليتين أحاديتي العدد الكروموسومي تدعيان الخلايا المساعدة.
  - توجد ثلاث خلايا سمتية أحادية العدد الكروموسومي مقابل البيضة.
  - تشكل نواتان قطبيتان موجودتان في إحدى الخلايا السبع في النهاية الإندوسيرم بعد الإخصاب.

4-42 التّلقيح والإخصاب (الشكل 42-29)

التّلقيحُ عمليةٌ يتم فيها التقاء حبوب اللقاح مع ميسم الزّهرة.

- تتلقح الأزهار عن طريق الرياح، أو الحيوانات، أو داخل الزّهرة نفسها.
- يحدث التّلقيح الذاتي عندما تسقط حبوب لقاح من متك على ميسم الزّهرة نفسها.
- يحدث التّلقيح الخلطي، أو التزاوج الخارجي، عندما تسقط حبوب لقاح من زهرة ما على ميسم زهرة نبات آخر.
- تطورت المُلقِّحات الحيوانية والأزهار بشكل متزامن، ما أدى إلى علاقات متخصصة.
- تمتلك الكثير من النّباتات التي تلقحها الرياح أزهارًا تحتوي أسدية وكرابل على نباتات منفصلة، أو تكون منفصلة فيزيائيًّا على النبات الواحد.
- يُعَدُّ التّلقيح الذاتي إيجابيًّا في البيئات المستقرة، خاصة حيث تكون الملقحات نادرة؛ لأن هذه النّباتات لا تصرف طاقة في جذب الملقحات، وأنسالها أكثر تشابهًا، وربما أفضل تكيفًا مع البيئة.
- يُحابى التّلقيح الخلطي في النّباتات التي تنفصل فيها التراكيب الذكرية والأنثوية في المكان والزمان.
- يمنع عدم التوافق الذاتي التّلقيح الذاتي، ويشجع التّلقيح الخلطي عن طريق منع نموّ أنبوب اللقاح من نباتات قريبة وراثيًّا.
- تتعرض مغطاة البذور إلى الإخصاب المزدوج: إخصاب البيضة لإعطاء زيجوت ثنائي العدد الكروموسومي وتكوين الإندوسبيرم ثلاثي العدد الكروموسومي الذي سيغذي الجنين.

5-42 التّكاثر اللاجنسي

يؤدي التّكاثر اللاجنسي إلى أفراد متطابقين وراثيًّا؛ لأن الأنسال تكونت بالانقسام المتساوي.

- يحدث التّكاثر اللاإخصابي في النّباتات التي تُنتج لاجنسيًّا أجنة ثنائية العدد الكروموسومي توجد في بذور يمكن أن تنتشر.
- يحدث التّكاثر الخضري عند استنساخ أفراد من أجزاء نبات بالغ. تشمل الأمثلة السيقان الهوائية، والرايزومات، والجذيرات (الممصات)، والنبتات الصغيرة العرضية.
- يمكن استنساخ نباتات من إعادة توليد خلايا نباتية، أو أنسجة تنمو على وسط غذائي يحتوي مواد غذائية وهرمونات.

6-42 فترات حياة النبات

تعيش النّباتات فترات من الزمن شديدة التباين. النّباتات الخشبية غالبًا ما تعيش أطول من الأنواع العشبية، والسلالات اللاجنسية قد تعيش آلاف السنوات.

- النّباتات المعمرة قادرة على الإزهار وإنتاج بذور وثمار لفصول نموّ متباينة العدد. ويمكن أن تكون خشبية أو عشبية.
- تنمو النّباتات الحولية، وتزهر، وتنتج بذورًا وثمارًا، وتموت خلال فصل نموّ واحد. النّباتاتُ الحوليةُ نباتاتٌ عشبيةٌ.
- تُكمل النّباتات ذات الحولين دورة حياتها في سنتين؛ تخزن الطاقة في السّنة الأولى، وتزهر في السّنة الثانية.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. بناء على الاكتشافات المتحصل عليها من طفرات الزّهرة الجنينية لنبات رشاد الجدران *(Arabadopsis)* واستعمال النبات للتعبير عن الجين *LEAFY*، ظهر أن:
   - أ. إشارات خارجية تتحكم في الإزهار بصورة عامة.
   - ب. الجينات التي يتم التعبير عنها لاحقًا ترسل في إشارات للإزهار.
   - ج. التعبير الجيني المبكر في التكوين الجنيني للنبات يثبّط الإزهار.
   - د. (ب) و (ج).
2. يأخذ زميلك في الغرفة مادة علم الأحياء هذا الفصل، ويعتقد أنه يفهم نباتات النّهارين: الطّويل والقصير . قام بشراء نبات واحد من كلّ نوع، وقرر أن يلاحظ الفرق بعينه هو أولًا عن طريق محاولة جعل النبات قصير النّهار يزهر. وضع كلا النباتين تحت الظروف نفسها، وعرّض كلًّا منهما لنظام تكون مدة فترة النّهار به 10 ساعات، متوقعًا أن تزهر نباتات النّهار القصير، ولا تزهر نباتات النّهار الطّويل. قمت أنت بخداع زميلك، وعكست النتائج. بالتحديد، العمل الذي قمت به هو:
   - أ. زدت الوقت الذي يتعرض له كلّ نبات للضوء.
   - ب. قصرت الوقت الذي يتعرض له كلّ نبات للضوء.
   - ج. عرضت النّباتات بسرعة للضوء خلال منتصف النّهار.
   - د. لا شيء مما ذكر.
3. واحدٌ مما يأتي لا يخدم بوصفه إشارة لبدء الإزهار:
   - أ. الدورة اليومية. ب. طول الفترة الضّوئيّة.
   - ج. مستويات الجبريلين. د. درجة الحرارة.
4. واحدٌ مما يأتي يمنع الإزهار في نبات مثل التبغ (*Nicotiana tobacum*) الذي يزهر بالمسار الذاتي:
   - أ. إزالة الأوراق السفلية.
   - ب. إزالة القمة المرستمية.
   - ج. التكوّن المستمر المتجه إلى الأعلى للجذور المستعرضة على السيقان.
   - د. لا شيء مما ذكر؛ لأن المسار الذاتي يحدد وقتًا مسبقًا لحصول الأزهار.
5. الكربتوكروم مسؤول عن:
   - أ. الاستجابات التي يتحكم فيها اللون الأزرق.
   - ب. التأود (الانحناء) الضوئي.
   - ج. الاستجابات لطول الفترة الضّوئيّة.
   - د. (أ) و (ج).
6. في ولاية أيوا، هناك شركة تدعى فريق الذرة، تعمل لتتأكد أن حقلًا من الذرة تتزاوج أفراده خارجيًّا لكي تحافظ على هجين قوي. إنهم يقومون بهذا عن طريق إزالة الأزهار المذكرة (أي، الأعضاء المنتجة لحبوب اللقاح) من نباتات الذرة. في محاولة منك لتعطيل عمل الشركة، فإنك ستنتج نباتات ذرة عن طريق الهندسة الوراثية، بحيث:
   - أ. تحتوي الجين Z لمنع نموّ حبوب اللقاح على سطح الميسم.
   - ب. تحتوي الجين S لمنع نموّ أنبوب اللقاح خلال التّلقيح الذاتي.
   - ج. تقوم بالتعبير عن الجينات الذاتية من النوع B خلال تكوين الأزهار.
   - د. تقوم بالتعبير عن الجينات الذاتية من النوع A خلال تكوين الأزهار.
7. تمتلك النّباتات أحادية المسكن مثل الذرة أزهارًا ذكرية أو أزهارًا أنثوية. بمعرفتك للآليات الجزيئية لتطور الأزهار، واحدٌ مما يأتي يمكن أن يفسر تكوين أزهار أحادية الجنس:
   - أ. التعبير عن جينات النوع B في المحيط الزهري للكربلة المحتملة سيولد أزهارًا ذكرية.
   - ب. فقدان الجينات من النوع A في محيط البتلة المحتملة سيسمح لجينات النوعين: C وB بإنتاج الأسدية بدلًا من البتلات في ذلك المحيط الزهري.
   - ج. تحديد التعبير عن الجين من النوع B لمحيط البتلة المحتملة سينتج أزهارًا بكرابل.
   - د. كلّ ما ذكر صحيح.
8. طُلب إليك جمع خلايا منوية لبرنامج جديد لتكثير النّباتات يتضمن الإخصاب في أنابيب. واحدٌ من الأنسجة الآتية يمكن أن يصلح مصدرًا جيدًا للخلايا المنوية:
   - أ. المتك. ب. المبايض.
   - ج. الميسم. د. الأبواغ.
9. إذا أردت أن تنتج نبات تبغ قويًّا لزيادة عدد الأوراق لكلّ دونم في مزرعة تبغ، فإن الإستراتيجية المناسبة هي:
   - أ. تثبيط نموّ الجذور الكثيرة في النبات.
   - ب. تقليل التعبير عن الجين *LEAFY* في القمة المرستيمية للمجموع الخضري.
   - ج. حصد الأوراق السفلية كلما نما النبات، لتأخير عملية الإزهار.
   - د. إزالة الأزهار لكي ينتج النبات سلاميات خضرية أكثر من المعتاد.
10. أحد أكثر الفروق بروزًا بين تكوين الجاميتات في معظم الحيوانات وتكوين الجاميتات في النّباتات هو أن:
    - أ. النّباتات تنتج جاميتات في نسيج جسمي، في حين تنتج الحيوانات جاميتات في نسيج جرثومي.
    - ب. النّباتات تنتج جاميتات بالانقسام المتساوي، في حين تنتج الحيوانات جاميتات بالانقسام المنصف.
    - ج. النّباتات تنتج جاميتًا واحدًا، في حين تنتج الحيوانات جاميتات عدة.
    - د. النّباتات تنتج جاميتات ثنائية العدد الكروموسومي، في حين تنتج الحيوانات جاميتات أحادية العدد الكروموسومي.
11. إن أردت اكتشاف زهرة صغيرة بيضاء وشديدة العبير، فأكثر مُلَقِّحٍ لها سيكون:
    - أ. النّحل. ب. الطّيور.
    - ج. الإنسان. د. العثّ.
12. في واحد من الظروف الآتية يمكن لحبوب لقاح من نبات S_2S_5 أن تلقّح بنجاح زهرة S_1S_5:
    - أ. استخدام حبوب لقاح من زهرة مؤنثة لإخصاب زهرة مذكرة سيكون ناجحًا.
    - ب. إذا استخدمت النّباتات عدم التوافق الذاتي في النبات الجاميتي، نصف حبوب اللقاح سيكون ناجحًا.
    - ج. إذا استخدمت النّباتات عدم التوافق الذاتي في النبات البوغي، نصف حبوب اللقاح سيكون ناجحًا.
    - د. لا يمكن لحبوب لقاح من نبات S_2S_5 أن تلقّح زهرة S_1S_5.

أسئلة تحدٍّ

1. في العادة، لدينا انطباع أن النّباتات لا تستطيع التحرك في البيئة. هذا، على كلّ حال، بعيد عن الحقيقة. ناقش الطرق المتنوعة التي يتحرك بها النبات خلال البيئة.
2. أشر إلى مساوئ التّلقيح عن طريق الرياح وحسناته مقابل التّلقيح عن طريق الحيوانات.
3. قارن بين المزايا والمضار البيئية للنباتات التي تتكاثر جنسيًّا، مع تلك التي تتكاثر عن طريق التّكاثر اللاإخصابي، وكذلك مع التي تتكاثر خضريًّا.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 43

جسم الحيوان ومبادئ التنظيم

The Animal Body and Principles of Regulation

مقدمة

عندما يفكر الناس في الحيوانات، فإنهم قد يفكرون في قططهم وكلابهم الأليفة، أو الحيوانات في حديقة الحيوان، أو مزرعة أو حوض زينة، أو الحيوانات البرية. وعندما يفكرون في تنوع الحيوانات، قد يتخيلون الفروق بين أسد أو نمر مفترسين من جهة، وغزال أو وَعْل آكلين للعشب من جهة أخرى، أو بين قرش شره، ودلفين مداعِب. وعلى الرغم من الفروق بين هذه الحيوانات، فإنها جميعًا تنتمي للفقريات. تشترك الفقريات جميعها في خطة الجسم الأساسية نفسها، حيث الأنسجة والأعضاء المتشابهة تعمل بالطريقة نفسها. والصورة المأخوذة باستخدام المجهر الإلكتروني المبينة إلى الجانب تبين جزءًا من (الاثنا عشر)، وهو جزء من الجهاز الهضمي، مكون من أنواع عدة من الأنسجة. في هذا الفصل، سنبدأ بدراسة مفصلة لبيولوجيا الفقريات، ولتركيب أجسامها ووظيفتها المثيرة للاهتمام. وسننهي الفصل باكتشاف المبادئ المتعلقة بالتنظيم والسيطرة على أجهزتها الوظيفية المتعددة.

موجز المفاهيم

1-43 تنظيم جسم الفقريات

- *الأنسجة مجموعات من الخلايا من نوع واحد ووظيفة واحدة.*
- *الأعضاء والأجهزة العضوية تنجز وظائف متخصصة.*
- *خطة الجسم العامة للفقريات تتكون من أنبوب داخل أنبوب مع دعم داخلي.*
- *للفقريات تجويف جسم ظهري وآخر بطني.*

2-43 النسيج الطلائي

- *يشكل النسيج الطلائي حاجزًا.*
- *تعكس أنواع النسيج الطلائي وظائفه.*

3-43 الأنسجة الضامة

- *قد يكون النسيج الضام الأصيل مفككًا أو كثيفًا.*
- *للنسيج الضام الخاص ميزات فريدة.*
- *الأنسجة الضامة جميعها تجمعها صفات متشابهة.*

4-43 النسيج العضلي

- *توجد العضلات الملساء في معظم الأعضاء.*
- *العضلات الهيكلية تحرك الجسم.*
- *العضلات القلبية تكوّن القلب.*

5-43 النسيج العصبي

- *تمتد العصبونات أحيانًا مسافات طويلة.*
- *تقدم خلايا الدبق العصبي الدعم للعصبونات.*
- *للجهاز العصبي قسمان ينسقان الأنشطة المختلفة.*

6-43 نظرة شاملة على الأجهزة العضوية للفقريات

- *التواصل والتكامل ينقلان الإحساس بالبيئة، فيستجيب لها.*
- *الدعم الهيكلي والحركة حيويان للحيوانات جميعها.*
- *التنظيم وإدامة كيمياء الجسم يضمنان استمرار الحياة.*
- *يستطيع الجسم أن يدافع عن نفسه ضد من يهاجمه أو يغزوه.*
- *التكاثر والتكوين الجنيني يضمنان استمرار النوع.*

7-43 الاتزان الداخلي

- *تحافظ آليات التغذية الراجعة السلبية على القيم ضمن مداها الطبيعي.*
- *أعضاء الاستجابة المتعارضة تعمل في اتجاهات متعارضة.*
- *تسرع آليات التغذية الراجعة الإيجابية حدوث التغير.*

1-43 تنظيم جسم الفقريات

هناك أربعة مستويات في التنظيم في جسم الفقريات، هي: (1) الخلايا (2) الأنسجة (3) الأعضاء (4) الأجهزة العضوية.

كأجسام الحيوانات جميعها، تتكون أجسام الفقريات من أنواع مختلفة من الخلايا. واعتمادًا على المجموعة التصنيفية، فإن جسم الحيوان الفقري البالغ يسهم في تكوينه بين 50 ومئات عدة من أنواع الخلايا المختلفة، فجسم الإنسان يضم 210 أنواع مختلفة من الخلايا.

الأنسجة مجموعات من الخلايا من نوع واحد ووظيفة واحدة

تنتظم مجموعات الخلايا المتشابهة في التركيب والوظيفة في **أنسجة Tissues**، فالخلايا في الجنين تتمايز مبكرًا في أثناء التكوين الجنيني إلى ثلاثة أنسجة جنينية أساسية تدعى **الطبقات الجرثومية Germ layers**. وابتداء من الداخل نحو الخارج، فإن هذه الطبقات هي: **أندودرم Endoderm**، **وميزودرم Mesoderm**، **وإكتودرم Ectoderm**. تتمايز كل طبقة جرثومية بدورها إلى عشرات من أنواع مختلفة من الخلايا والأنسجة التي تميز جسم الحيوان الفقري.

هناك أربعة أنواع أساسية من الأنسجة في جسم الحيوان الفقري البالغ تدعى **أنسجة أساسية Primary tissues**، هي: **الطلائي Epithelial والضام Connective**، **والعضلي Muscle**، **والعصبي Nerve** وسنناقش كل نوع في جزء خاص من هذا الفصل.

الأعضاء والأجهزة العضوية تنجز وظائف متخصصة

الأعضاء Organs هي تراكيب في الجسم مكونة من أنواع عدة من الأنسجة التي تشكل وحدة تركيبية ووظيفية (الشكل 43-1). أحد الأمثلة هو القلب الذي يحتوي أنسجة عضلية قلبية وضامة وطلائية. وإن النسيج العصبي يربط الدماغ والحبل الشوكي بالقلب، ويساعد على تنظيم نبضه.

والجهاز العضوي Organ system مجموعة من الأعضاء تتعاون لإنجاز الأنشطة الأساسية للجسم. فمثلًا، يتكون الجهاز الدوري من قلب وأوعية دموية (شرايين وشعيرات دموية وأوردة) (انظر الفصل الـ 49). تتعاون هذه الأعضاء في نقل الدم، وتساعد على توزيع المواد داخل الجسم. ويحتوي جسم الحيوان الفقري 11 جهازًا عضويًّا رئيسًا.

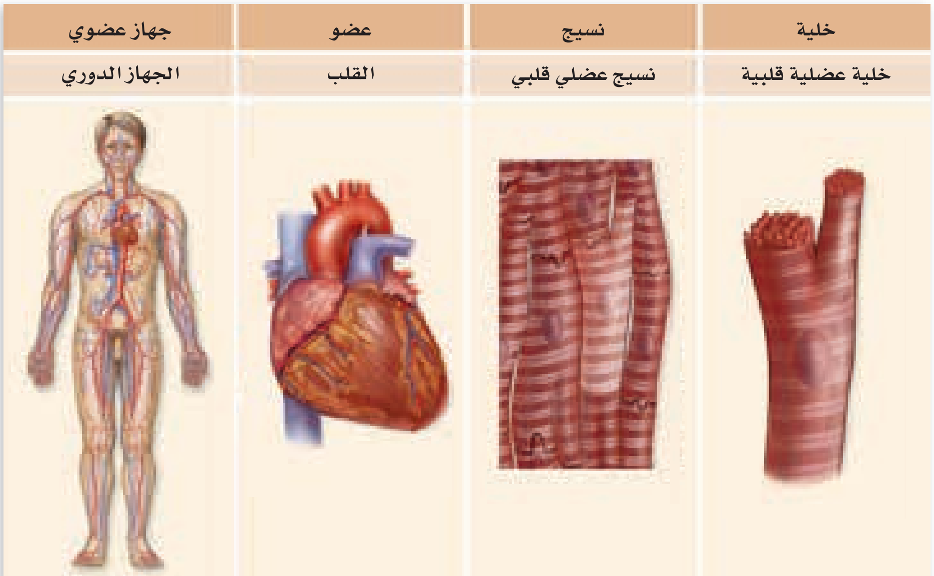
خطة الجسم العامة للفقريات تتكوّن من أنبوب داخل أنبوب مع دعم داخلي

لأجسام الفقريات جميعها الهندسة العامة نفسها، فخطة الجسم بشكل أساسي أنبوب معلق داخل أنبوب آخر. الأنبوب الداخلي هو القناة الهضمية، وهي أنبوب طويل يمتد من الفم حتى الشرج. ويدعم الهيكل الداخلي، المكون من عظام متمفصلة وغضاريف تنمو بنمو الجسم، الأنبوب الخارجي الذي يشكل الجسم الرئيس للحيوان الفقري. والطبقة الخارجية لجسم الحيوان الفقري هي الجلد بأجزائه وتراكيبه المساعدة المتعددة كالشعر، والريش، والحراشف، والغدد العرقية.

للفقريات تجويف جسم ظهري وآخر بطني

يوجد داخل جسم الحيوان الفقري الرئيس تجويفان واضحان: **تجويف الجسم الظهري Dorsal body cavity** يتشكل داخل الجمجمة، وداخل عمود من العظام هي الفقرات. تحيط الجمجمة بالدماغ، كما توجد داخل الفقرات المتراصة قناة تحتوي الحبل الشوكي. **وتجويف الجسم البطني Ventral body cavity**، وهو أوسع بكثير، فيمتد في المنطقة التي يحيط بها القفص الصدري في الأمام، والعمود الفقري في الخلف، إلى المنطقة الواقعة ضمن عضلات الجسم البطنية (العضلات البطنية) والحزام الحوضي. وفي الثدييات، تَقْسِم طبقة عضلية هي الحجاب الحاجز تجويف الجسم البطني إلى **التجويف الصدري Thoracic cavity** الأمامي، الذي يحتوي القلب والرئتين، **والتجويف البطني الحوضي Abdomino- pelvic cavity**، الذي يحتوي أعضاء عدة هي: المعدة، والأمعاء، والكبد، والكلى، والمثانة البولية (الشكل 43-2أ).

عند مناقشتنا لخطة جسم الحيوان في الفصل الـ(32)، تذكر أن السيلوم هو تجويف جسمي مملوء بالسائل، ويتشكل بالكامل داخل طبقة الميزودرم الجنينية لبعض الحيوانات (بما في ذلك الفقريات).

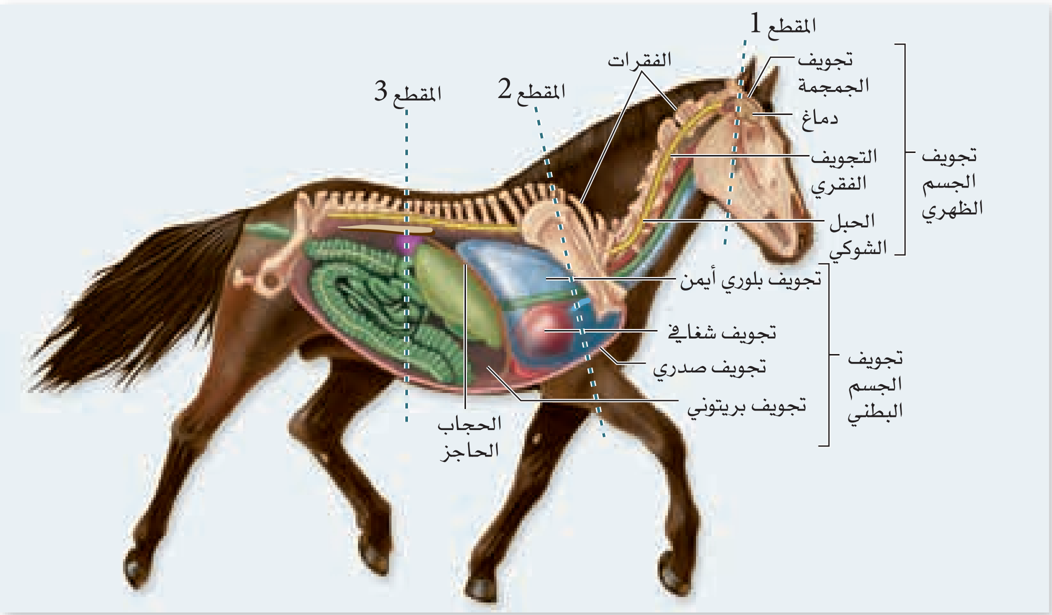


الشكل 43-1

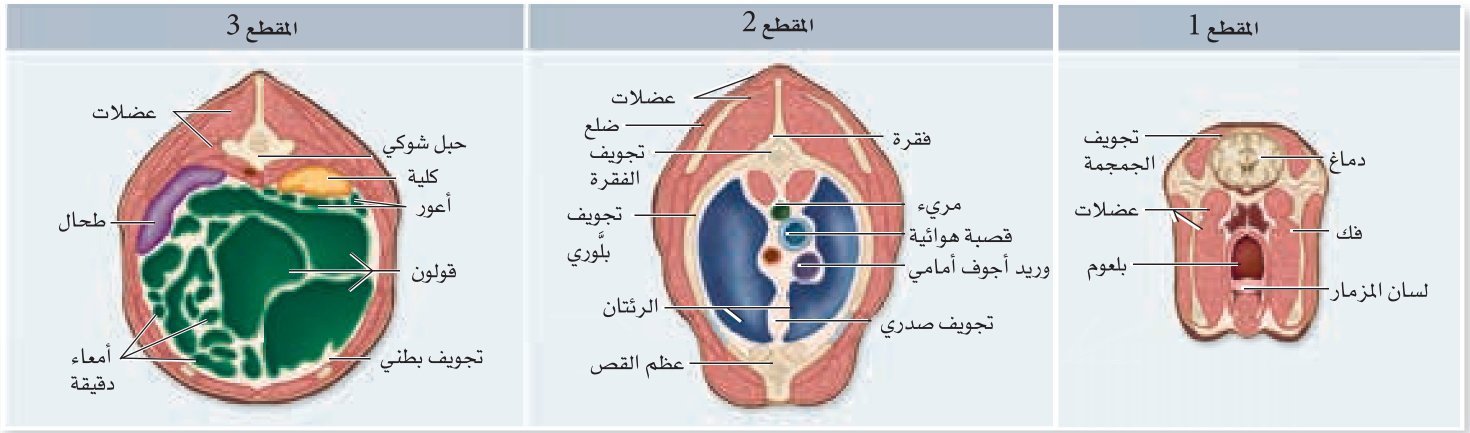
مستويات التنظيم في الجسم. تعمل أنواع الخلايا المتشابهة معًا لتشكل أنسجة. الأنسجة تعمل معًا لتكون أعضاء، والجهاز العضوي يتكون من أعضاء عدة تعمل معًا لإنجاز وظيفة في الجسم. الجهاز الدوري في الجسم مثال على جهاز عضوي، فهو يتكون من القلب، والأوعية الدموية، والدم. إن القلب مكون بشكل أساسي من عضلات قلبية لها بطانة من نسيج طلائي. والعضلة القلبية مكونة من خلايا عضلية قلبية.

الشكل 43–2

هندسة جسم الفقريات أ. الفقريات كلها لها تجويف جسم ظهري وآخر بطني. التجويف الظهري يقسم إلى قحفي (جمجمي) (يحتوي على الدماغ) وفقري (يحتوي الحبل الشوكي). في الثدييات، يقسم الحجاب الحاجز العضلي التجويف البطني إلى تجويف صدري وآخر بطن حوضي. **ب.** مقاطع عرضية خلال مناطق الجسم تبين العلاقة بين تجاويف الجسم والأعضاء الرئيسة والسيلوم (الشغافي والبللوري والبريتوني).



أ.



ب.

والسيلوم لا يزال موجودًا في البالغ، ولكنه تقلص، وثُني، وقُسِّم تقسيمًا إضافيًا. تمتد طبقة الميزودرم التي تبطن السيلوم من جدار الجسم، لتغلف وتعلق أعضاء عدة ضمن تجويف الجسم البطني (الشكل 43–2ب). أما في التجويف البطني الحوضي، فالحيز السيلومي هو **التجويف البريتوني Peritoneal cavity**.

في التجويف الصدري، يغزو القلب والرئتان تجويف السيلوم، ويقلصان حجمه كثيرًا، حيث إن الحيز الضيق الواقع ضمن الطبقات الميزودرمية ينحصر في **التجويف الشغافي Pericardial cavity** الواقع حول القلب، وفي حيزين صغيرين حول الرئتين هما: **التجويفان البلَّوريان Pleural cavities** (الشكل 43–2ب).

تنتظم خلايا الجسم في أنسجة تنتظم بدورها في أعضاء وأجهزة عضوية. تحتوي أجسام الإنسان والثدييات الأخرى تجويفًا ظهريًا وآخر بطنيًا. تجويف الجسم البطني مقسَّم عن طريق الحجاب الحاجز إلى تجويف صدري، وآخر بطن حوضي. وينقسم تجويف السيلوم في البالغ إلى تجويف بريتوني وشغافي، وتجويفين بلوريين.

2-43 النسيج الطلائي Epithelial Tissue

يغطي **الغشاء الطلائي أو الطلائية Epithelium** كل سطح من جسم الفقريات. تُشتق الأغشية الطلائية من أي من الطبقات الجرثومية الثلاث. فالبشرة تشتق مثلًا من الإكتودرم لتشكل الجزء الخارجي من الجلد، أمّا النسيج الطلائي الذي يبطن القناة الهضمية فيُشتق من الإندودرم، في حين يشتق النسيج الطلائي المبطن للأوعية الدموية من الميزودرم. وتتحول بعض الطلائية في أثناء التكوين الجنيني إلى غدد تتخصص في الإفراز.

يشكل النسيج الطلائي حاجزًا

لأن الطبقات الطلائية تغطي سطوح الجسم كلها، يتعين على أي مادة تدخل الجسم أو تغادره أن تمر خلال هذه الطلائية. لهذا، فإن الأغشية الطلائية تشكل حاجزًا، يمكن أن يعيق مرور بعض المواد، في حين ييسر مرور مواد أخرى. وتشكل عدم النفاذية النسبية للأغشية المخاطية (طبقة البشرة) في فقريات اليابسة حماية أساسية من الجفاف، ومن مسببات المرض المحمولة بالهواء. في المقابل، فإن البطانة الطلائية للقناة الهضمية يجب أن تسمح بمرور انتقائي لنواتج الهضم، في الوقت نفسه الذي تشكل به حاجزًا ضد المواد السامة. ويجب أن تسمح طلائية الرئة بانتشار سريعٍ للغازات من الدم وإليه.

إن إحدى صفات الطلائية المميزة هي أن خلاياها ترتبط مع بعضها بإحكام تاركة القليل من الفراغات بينها. وتنتشر المواد الغذائية والأكسجين إلى الخلايا الطلائية من الأوعية الدموية التي تزود الأنسجة الضامة الواقعة تحت الطلائية. وهذا يضع قيودًا على سمك الأغشية الطلائية، فسمك معظمها طبقة واحدة، أو عدد قليل من طبقات الخلايا.

تَجَدُّد الطلائية

تمتلك الطلائية قدرة مدهشة على التجديد؛ إذ تستبدل بشكل دائم خلاياها على مدى عمر الحيوان. فالكبد على سبيل المثال، وهو غدة تتشكل من نسيج طلائي، تستطيع التجدد حتى بعد إزالة جراحية لأجزاء كبيرة منها. والبشرة تتجدد مرة كل أسبوعين، وطلائية المعدة تستبدل تمامًا مرة كل يومين إلى ثلاثة أيام. إن هذه القدرة على التجدد مفيدة في الأنسجة السطحية؛ لأنها تُجدد هذا السطح بشكل مستمر، وتسمح باستبدال سريع للطبقة الواقية فيما لو حدث ضرر أو تهتك.

تركيب الأنسجة الطلائية

تتعلق الأنسجة الطلائية بالأنسجة الضامة الواقعة تحتها عن طريق غشاء ليفي. يدعى الجانب المحمي من الطلائية السطح القاعدي، أمّا الجانب الحر فيدعى السطح القمي. إن هذا الاختلاف يمنح النسيج الطلائي قطبية فطرية تعد مهمة في وظيفة هذا النسيج. فمثلًا، تُرصّع البروتينات السطح القاعدي لبعض النسيج الطلائي في أنيبيبات الكلية، وهذه البروتينات تنقل أيونات الصوديوم نقلًا نشطًا إلى الحيز بين الخلايا، فتُوجد بذلك فرقًا يساعد على إعادة الماء إلى الدم (انظر الفصل الـ 50).

تعكس أنواع النسيج الطلائي وظائفه

النوعان الأساسيان من النسيج الطلائي هما: أ. البسيط (طبقة واحدة من الخلايا) ب. الطبقي (طبقات عدة من الخلايا). يقسم كل من هذين النوعين إلى: حرشفي، ومكعب، وعمادي، اعتمادًا على شكل الخلايا (الجدول 43-1). فالخلايا الحرشفية **Squamous cells** مسطحة، في حين يشبه عرضُ **الخلايا المكعبة Cuboidal cells** طولَها، أما **الخلايا العمادية Columnar cells** فطولها أكبر من عرضها.

الطلائية البسيطة *Simple Epithelium*

كما ذكرنا أعلاه، فالأغشية **الطلائية البسيطة Simple epithelial membranes** سمكها طبقة واحدة من الخلايا، فالطلائية الحرشفية البسيطة، تتكون من خلايا طلائية حرشفية ذات شكل مسطح عند النظر إليها في مقطع عرضي. من أمثلة تلك الأغشية، الأغشية التي تبطن الرئة والشعيرات الدموية، حيث تسمح الطبيعة الرقيقة الهشة لهذه الأغشية بحركة سريعة للجزيئات عبرها (كانتشار الغازات).

تبطِّن طلائيةٌ مكعبة بسيطة أنيبيبات الكلية وغددًا كثيرة، وفي حالة الغدد تكون الخلايا متخصصة في الإفراز. أما الطلائية العمادية البسيطة فتبطن المجاري التنفسية، ومعظم القناة الهضمية، إضافة إلى أماكن أخرى. وينتشر بين الخلايا الطلائية العمادية للأغشية المخاطية كثيرٌ من **الخلايا الكأسية Goblet cells** المتخصصة في إفراز المخاط. تمتلك الخلايا الطلائية العمادية للمجاري التنفسية أهدابًا على سطحها القمي (السطح المواجه للتجويف)، تحرك المخاط ودقائق الغبار في اتجاه الحنجرة. وفي الأمعاء الدقيقة، يشكل السطح القمي للخلايا الطلائية العمادية زوائد إصبعية دقيقة تدعى الخملات الدقيقة التي تزيد من المساحة السطحية المخصصة لامتصاص الغذاء.

يعد الحجم المتسع للخلايا المكعبة والعمادية مهمًّا؛ لاحتواء المَعدّات المضافة والمطلوبة لإنتاج الإفرازات الغدية، أو للامتصاص النشط للمواد أو لكليهما. في الغدد **خارجية الإفراز Exocrine glands** تبقى الصلة بين الغدة والغشاء المخاطي على هيئة قناة، تنقل إنتاج الغدة إلى سطح الغشاء المخاطي، ومن ثم إلى البيئة الخارجية (أو إلى حجرة داخلية تفتح إلى الخارج كالقناة الهضمية). من أمثلة الغدد خارجية الإفراز الغددُ العرقيةُ والدهنيةُ، إضافة إلى الغدد اللعابية. أما **الغدد الصماء Endocrine glands** فهي غدد لاقنوية، إذ فقدت اتصالها مع الطلائية التي اشتقت منها في أثناء التكوين الجنيني. لهذا، فإن إفرازاتها (الهرمونات) لا تنقل عبر قناة إلى الغشاء الطلائي، بل تدخل، بدلًا من ذلك، إلى شعيرات الدم، وتدور خلال الجسم. وسوف تغطى الغدد الصماء بتفصيل أوسع (في الفصل الـ46).

الطلائية الطبقية *Stratified Epithelium*

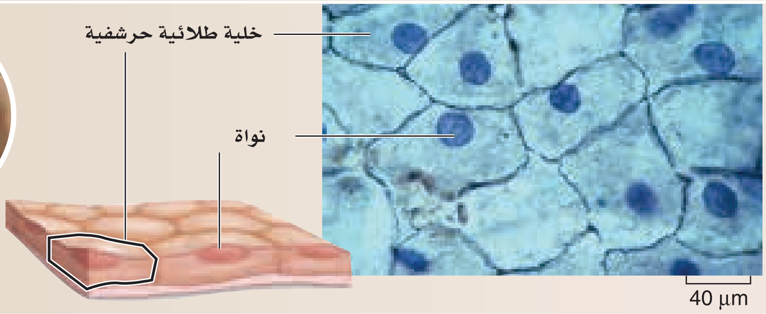
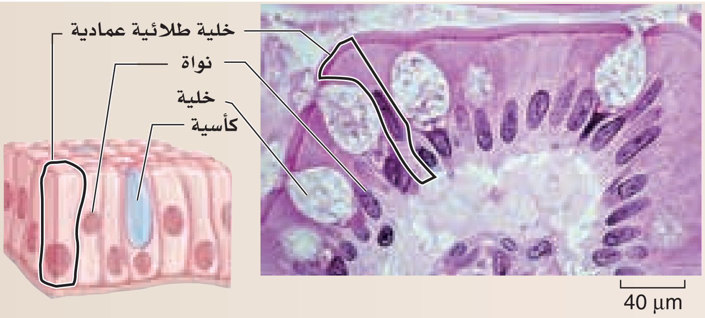
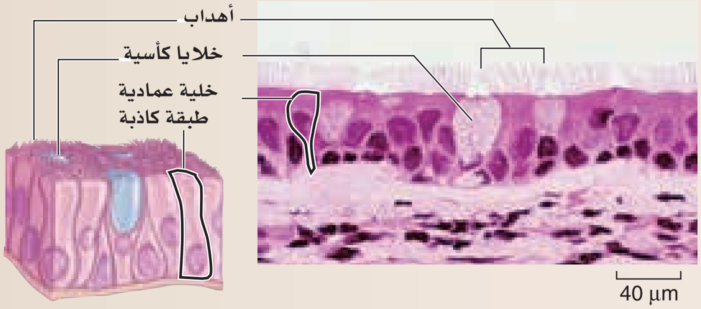
يبلغ سمك **الأغشية الطلائية الطبقية Stratified epithelial membranes** طبقتين إلى طبقات عدة من الخلايا، وقد سميت بناء على سمات طبقة الخلايا القمية لها. ففي البشرة مثلًا، توجد طلائية حرشفية طبقية، وسنناقش خصائصها في الفصل الـ(51). وفي فقريات اليابسة، تتميز البشرة كذلك بوجود طلائية متقرنة؛ لأن الطبقة العليا لها تتكون من خلايا حرشفية ميتة ومملوءة ببروتين مقاوم للماء يدعى كيراتين *Keratin*.

يزداد تموضع الكيراتين في الجلد استجابة للكشط المستمر، ما ينتج الجُسْأة أو **الكالوس** Callus. وتبدو خاصية الكيراتين في مقاومة الماء واضحة عند مقارنة جلد الوجه مع الجزء الأحمر من الشفاه الذي يمكن أن يجفّ بسهولة ويتقشر، فالشفاه مغطاة بطلائية حرشفية طبقية لا تحتوي على كيراتين.

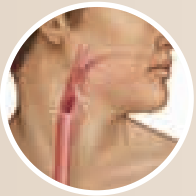
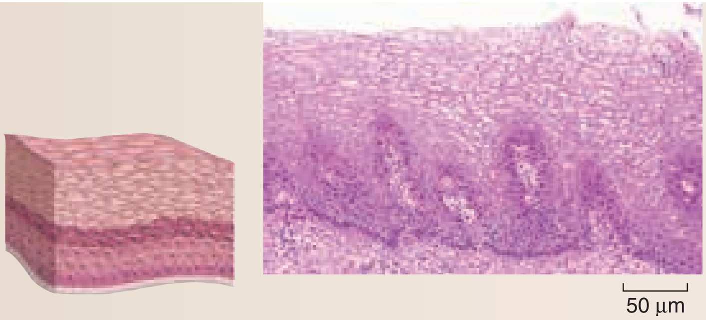
تضم الأنسجة الطلائية أغشية تغطي كامل سطوح الجسم، وتشكل الغدد. بشرةُ الجلد غشاءٌ طلائيٌّ متخصص في الحماية، في حين تتخصص الأغشية التي تبطن سطوح الأعضاء المجوفة في النقل والإفراز. تصنف الأنسجة الطلائية إلى: بسيطة (طبقة واحدة من الخلايا) و طبقية (طبقتان أو أكثر من الخلايا).

الجدول 1-43 الأنسجة الطلائية

الطلائية البسيطة

الحرشفي الموقع النموذجي: بطانة الرئة، جدران الشعيرات الدموية وبطانة الأوعية الدموية. الوظيفة: الخلايا رقيقة، تشكل طبقة رقيقة يمكن أن يتم عبرها الانتشار بسهولة. أنواع الخلايا المميزة: خلايا طلائية.		
المكعب الموقع النموذجي: بطانة بعض الغدد، وأنيبيبات الكلية، وأغطية المبيض. الوظيفة: الخلايا غنية بقنوات ناقلة محددة، تعمل على الإفراز، والامتصاص. أنواع الخلايا المميزة: خلايا غدية.		
العمادي الموقع النموذجي: البطانة السطحية للمعدة والأمعاء، وأجزاء من القناة التنفسية. الوظيفة: طبقة من الخلايا الأكثر سمكًا، تقدم الحماية، ولها وظيفة في الإفراز والامتصاص. أنواع الخلايا المميزة: خلايا طلائية.		
العمادي الطبقي الكاذب الموقع النموذجي: بطانة أجزاء من القناة التنفسية. الوظيفة: إفراز المخاط، ذات أهداب كثيفة تساعد على تحريك المخاط، تقدم الحماية. أنواع الخلايا المميزة: خلايا غدية، خلايا طلائية مهدبة.		

الطلائية الطبقية

الحرشفي الموقع النموذجي: الطبقة الخارجية للجلد، بطانة الفم. الوظيفة: طبقة قاسية من الخلايا، تقدم الحماية. أنواع الخلايا المميزة: خلايا طلائية.		

3-43 الأنسجة الضامة

تشتق الأنسجة الضامة من ميزودرم الجنين، وتوجد في أشكال عدة مختلفة (الجدول 43-2)، تصنف هذه الأشكال في مجموعتين رئيستين؛ **النسيج الضام الأصيل Connective tissue proper** الذي يقسم بدوره إلى نسيج ضام مفكك وآخر كثيف، **والنسيج الضام الخاص Special connective tissue** الذي يضم الغضروف، والعظم، والدم.

ويبدو للوهلة الأولى أن من غير المنطقي أن تُضَم مثل هذه الأنسجة المختلفة في المجموعة نفسها، لكن الأنسجة الضامة جميعها تشترك في صفات تركيبية مشتركة، فجميعها لها مادة خارج خلوية (بينية) وفيرة؛ لأن خلاياها متباعدة عن بعضها. تدعى المادة خارج الخلوية **المادة البينية Matrix** للنسيج.

تحتوي المادة البينية في العظم بلّورات تجعل العظم صلبًا، وفي الدم المادة البينية هي البلازما، أو ذلك الجزء السائل من الدم. أما المادة البينية نفسها، فتتكون من ألياف بروتينية **ومادة أساسية Ground substance**، وهي المادة السائلة بين الخلايا والألياف، التي تحتوي تشكيلة واسعة من البروتينات والسكريات المتعددة.

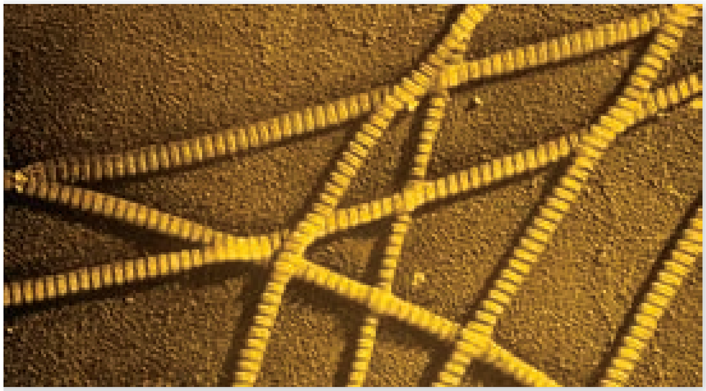
قد يكون النسيج الضام الأصيل مفككًا أو كثيفًا

في أثناء التكوين الجنيني للنسيج الضام المفكك والكثيف، تُنْتِج خلايا تدعى **مولدة الألياف Fibroblast** ثم تُفرِز المادةَ البينية. يحتوي النسيج الضام المفكك خلايا أخرى إضافة إلى ذلك، وهذه تشمل الخلايا الصارية والخلايا الأكولة، وكلاهما خلايا في الجهاز المناعي.

النسيج الضام المفكك

يتكون **النسيج الضام المفكك Loose connective tissue** من خلايا مبعثرة ضمن المادة البينية التي تحتوي كميات كبيرة من المادة الأساسية. تُعزز هذه المادة الجيلاتينية أن تتبعثر بها بتباعدٍ أليافٌ بروتينية مثل الكولاجين الذي يدعم النسيج بتشكيله شبكة كولاجينية (الشكل 43-3)، ومثل الإستين الذي يكون النسيج المطاطي، وألياف رِتيكيُولن التي تساعد على دعم الشبكة الكولاجينية. يتكوّن الجيلاتين المُنَكَّه في بعض أنواع الحلوى بشكل أساسي من المادة البينية المستخلصة من النسيج الضام المفكك للحيوانات.

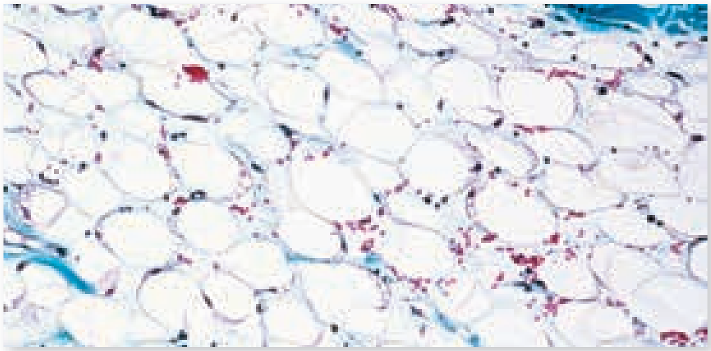
يوجد في النسيج الضام المفكك كذلك **خلايا دهنية Adipose Cells** مهمة في خزن المواد الغذائية. ففي أماكن معينة في الجسم كتحت الجلد، أو نخاع العظم،



1.1 µm

الشكل 43-3

ألياف الكولاجين. هذه الألياف مكونة من خيوط كولاجين مفردة عدة، ويمكن أن تكون قوية جدًا عند الشد، كما تظهر هنا تحت المجهر الإلكتروني.



200 µm

الشكل 43-4

النسيج الدهني. تخزن الدهون في كريات صغيرة في النسيج الدهني الذي هو نوع من النسيج الضام المفكك. يكبر حجم الكريات (القطيرات) أو يصغر، عندما يكسب الشخص وزنًا أو يخسره. ولا يستطيع المرء تقليل عدد الخلايا الدهنية عندما يفقد وزنًا.

وحول الكلى، يمكن لهذه الخلايا أن تجتمع في مجموعات كبيرة مشكلة **نسيجًا دهنيًا Adipose tissue** (الشكل 43-4).

تحتوي كل خلية دهنية قطيرة من ثلاثيات الجليسرول ضمن حويصلة خازنة. وعندما يحتاج الجسم إلى الطاقة تُحلِّل الخلايا الدهنية مخزونها من ثلاثيات الجليسرول، وتحرر أحماضًا دهنية إلى الدم، لكي تؤكسدها خلايا العضلات، والكبد، والأعضاء الأخرى. لا تستطيع الخلايا الدهنية الانقسام؛ فعدد الخلايا الدهنية في البالغ ثابتة في العادة. عندما يكتسب الفرد وزنًا يزداد حجم الخلايا، وعندما يفقد وزنًا تنكمش.

النسيج الضام الكثيف *Dense connective tissue*

يحتوي النسيج الضام الكثيف ذو المادة الأساسية الأقل ألياف كولاجين شديدة التراص، ما يجعله أقوى من النسيج الضام المفكك، وهو يتكون من نوعين: المنتظم، وغير المنتظم. تترتب ألياف كولاجين للنسيج الضام الكثيف المنتظم بشكل متوازٍ كخيوط حبل. هذا هو تركيب الأوتار التي تربط العضلات بالعظام، والأربطة التي تربط العظام ببعضها.

في المقابل، فإن ألياف الكولاجين في النسيج الضام الكثيف غير المنتظم لها اتجاهات مختلفة. هذا النوع من النسيج الضام يشكل الأغطية القاسية التي تغلف الأعضاء، مثل محفظة الكلية والغدد الكظرية، وتغلف العضلات، والأعصاب، والعظام.

للنسيج الضام الخاص ميزات فريدة

الأنسجة الضامة الخاصة كالغضروف، والعظم، والدم، لها خلايا فريدة، ومادة بينية تسمح لها بإنجاز وظائفها المتخصصة.

الغضروف *Cartilage*

الغضروفُ نسيجٌ ضام متخصص. تتشكل المادة الأساسية فيه من نوع متميز من البروتين السكري الذي يدعى غضروفين *Chondroitin*، ومن ألياف كولاجين تمتد على طول خطوط الشد في ترتيب طولي متوازٍ. تكون النتيجة نسيجًا قاسيًا

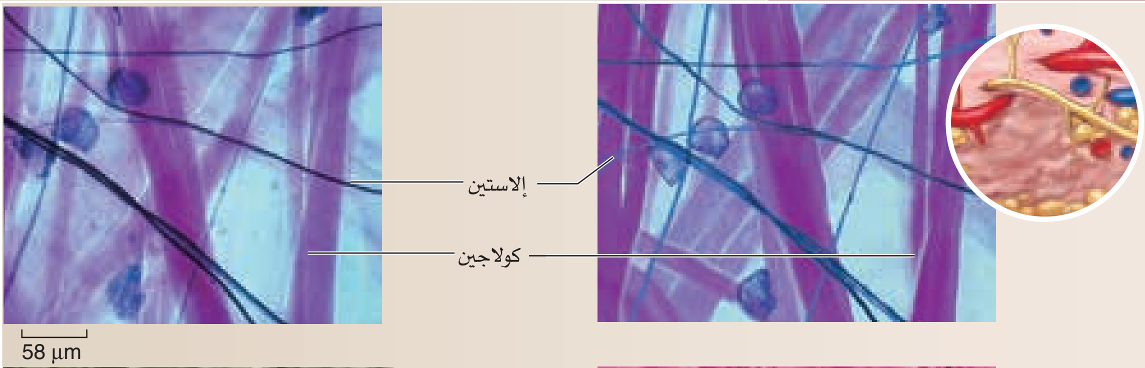
الجدول 2-43 الأنسجة الضامة

النسيج الضام المفكك

الموقع النموذجي: تحت الجلد، بين الأعضاء.

الوظيفة: يقدم الدعم، والعزل، وخزن الغذاء، وتغذية الطلائية.

أنواع الخلايا المميزة: مولدة الألياف، الخلايا الأكولة، الخلايا الصارية، الخلايا الدهنية.

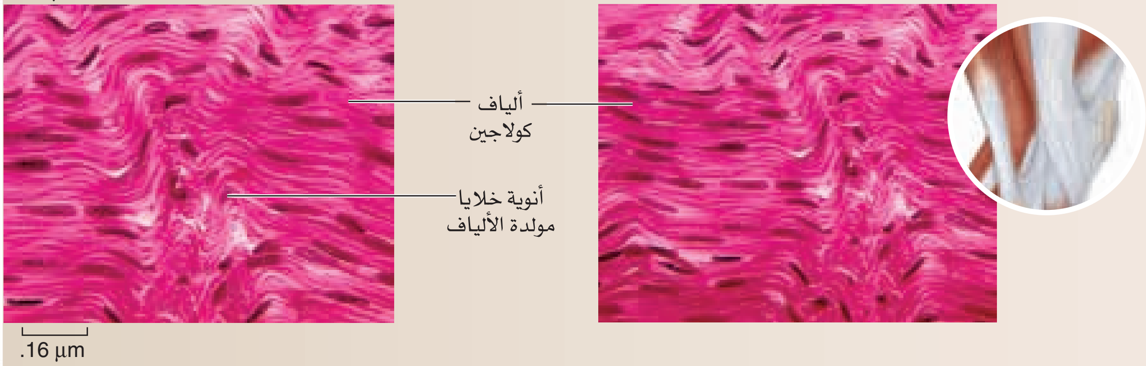


النسيج الضام الكثيف

الموقع النموذجي: الأوتار، الغمد حول العضلات، الكلية، الكبد، أدمة الجلد.

الوظيفة: يشكل روابط قوية ومرنة.

أنواع الخلايا المميزة: مولدة الألياف.

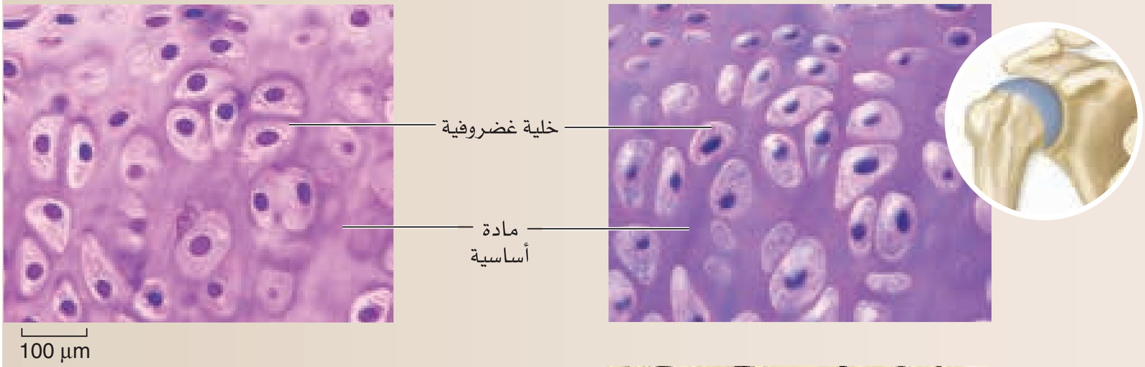


الغضروف

الموقع النموذجي: أقراص العمود الفقري، الركبة والمفاصل الأخرى، الأذن والأنف، حلقات القصبة الهوائية.

الوظيفة: يقدم دعمًا مرنًا، ماصٌّ للصدمات، يقلل الاحتكاك عند السطوح التي تحمل الوزن.

أنواع الخلايا المميزة: الخلايا الغضروفية.

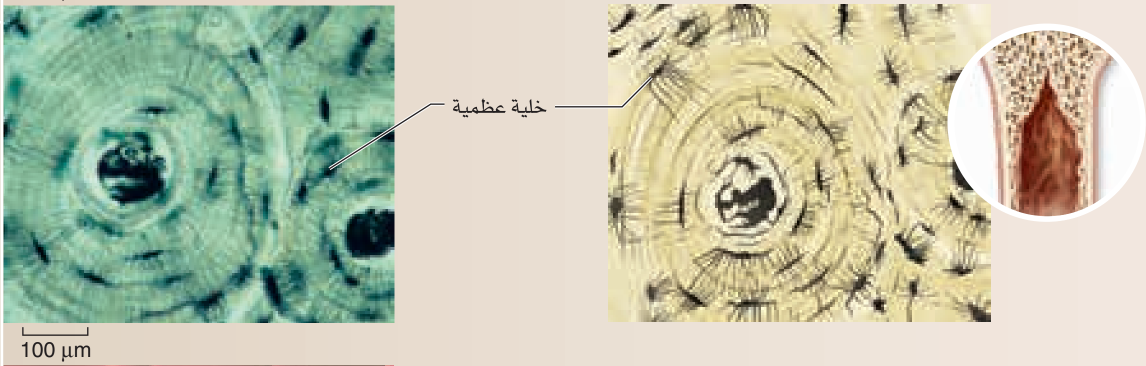


العظم

الموقع النموذجي: معظم الهيكل العظمي.

الوظيفة: حماية الأعضاء الداخلية، يقدم دعمًا صلبًا لتعلق العضلات.

أنواع الخلايا المميزة: الخلايا العظمية.

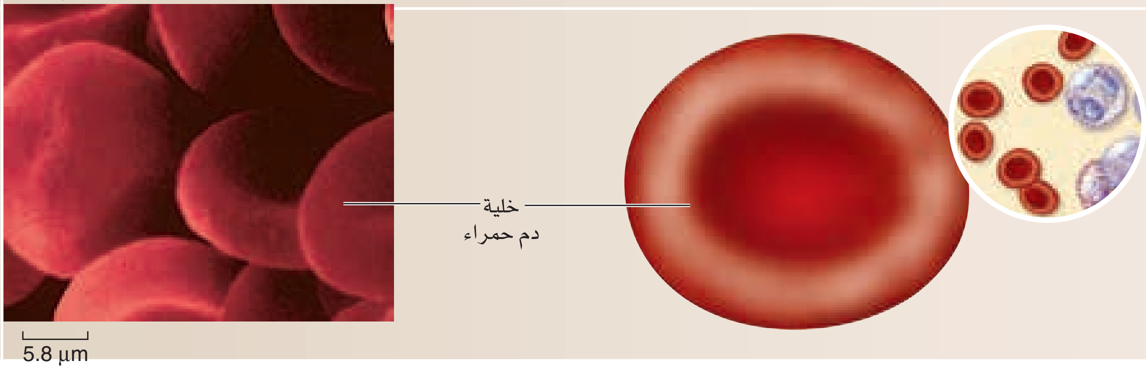


الدم

الموقع النموذجي: الجهاز الدوري.

الوظيفة: يعمل بوصفه طريقًا سريعًا لخلايا الجهاز المناعي، وسيلة أساسية للتواصل بين الأعضاء.

أنواع الخلايا المميزة: خلايا الدم الحمراء والبيضاء.



ومرنًا غير قابل للشد، وهو أكثر صلابة من النسيج الضام المفكك أو الكثيف بكثير، وله قدرة كبيرة على مقاومة الشد (انظر الجدول 43-2).

يشكل الغضروف كامل الجهاز الهيكلي في عديمة الفكوك والأسماك الغضروفية الحديثة. في معظم الفقريات البالغة، ينحصر وجود الغضروف في سطوح مفاصل العظام، ما يشكل مفاصل حرة الحركة، وفي أماكن أخرى. ففي الإنسان مثلًا، تتكون مقدمة الأنف، والأذن الخارجية، والأقراص بين الفقرات في العمود الفقري والحنجرة، وتراكيب أخرى قليلة من الغضروف (انظر الفصل الـ 34).

توجد **الخلايا الغضروفية Chondrocytes** ضمن حيز يدعى الفجوة **Lacuna** ضمن المادة الأساسية للغضروف. تبقى هذه الخلايا حية على الرغم من عدم وجود أوعية دموية تتخلل المادة البينية للغضروف، إذ إنها تأخذ الأكسجين والمواد الغذائية، في الانتشار عبر المادة الأساسية للغضروف من الأوعية الدموية المحيطة. ويمكن أن يتم هذا الانتشار فقط؛ لأن المادة البينية للغضروف غنية بالماء وغير متكلسة، كما هو حال العظم.

العظم *Bone*

تبقى **الخلايا العظمية Osteocytes** حية، حتى إن تصلبت المادة البينية للعظم، بترسب بلّورات فوسفات الكالسيوم بها. فالأوعية الدموية تمتد خلال قنوات مركزية داخل العظم؛ لتزوده بالمواد الغذائية، ولتجمع منه الفضلات. تمد الخلايا العظمية زوائد ستيوبلازمية نحو الخلايا العظمية المجاورة عن طريق قنوات دقيقة تدعى قُنيّات *Canaliculi*، وتتواصل الخلايا العظمية مع الأوعية الدموية في القناة المركزية من خلال هذه الشبكة الستيوبلازمية. وسنصف العظم والعضلات بتفصيل أكبر في الفصل الـ 47.

في أثناء مسيرة التكوين الجنيني، يصنع في البداية قالب من الغضروف لعظام الزعانف، والأذرع والأرجل، والزوائد الأخرى للفقريات، ثم يحدث تكلس بعد ذلك في مواقع محددة، فلا تتمكن الخلايا الغضروفية من الحصول على الأكسجين والمواد الغذائية بالانتشار خلال المادة البينية. وهكذا يحل العظم الحي محل الغضروف الميت والمتحلل.

الدم *Blood*

يصنف الدم على أنه نسيج ضام؛ لأنه يحتوي مادة بينية وفيرة هي سائل البلازما. خلايا الدم هي خلايا الدم الحمراء *Erythrocytes* وخلايا الدم البيضاء *Leukocytes*، ويحتوي الدم صفائح دموية *Platelets* هي أجزاء من نوع من خلايا نخاع العظم، وسوف نناقش الدم بالتفصيل في الفصل الـ(49).

الأنسجة الضامة جميعها تجمعها صفات متشابهة

على الرغم من أن وصف أنواع النسيج الضام تشير إلى وظائف مختلفة عدة لهذه الأنسجة، فإن هناك صفات متشابهة تجمعها. فكما ذكرنا، نشأت الأنسجة الضامة جميعها من ميزودرم الجنين، وإن لجميعها مادة بينية وافرة، على الرغم من أن هذه المادة البينية تختلف من نوع إلى آخر من الأنسجة الضامة. ويستقر ضمن المادة البينية لكل نوع من النسيج أنواع متباينة من الخلايا، كل منها ذات وظيفة متخصصة.

تتميز الأنسجة الضامة بوجود مواد خارج خلوية وفيرة تشكل المادة البينية الموجودة بين خلاياها المتباعدة. يصنف النسيج الضام الأصيل على أنه مفكك أو كثيف. النسيج الضام الخاص له مادة بينية فريدة توجد بين الخلايا. المادة البينية للغضروف مكونة من مواد عضوية، في حين تنتشر بلّورات الكالسيوم في العظم. المادة البينية للدم هي سائل البلازما.

4-43 النسيج العضلي

تشكل العضلات مكائن جسم الحيوان الفقري. إن الوفرة النسبية، وتنظيم خيوط ميوسين وآكتين ضمن الخلايا العضلية هي الصفات التي تجعل منها خلايا فريدة. فعلى الرغم من أن هذه الخيوط تشكل شبكة دقيقة في خلايا حقيقية النوى جميعها، وتسهم في حركة المواد داخل الخلايا، فإنها أكثر وفرة وأفضل تنظيمًا في الخلايا العضلية ما يجعلها متخصصة في الانقباض.

تمتلك الفقريات ثلاثة أنواع من العضلات: الملساء، والهيكلية، والقلبية (الجدول 43-3). تدعى العضلات الهيكلية والقلبية عضلات مخططة *Striated* لأن خلاياها تُبدي تخطيطًا عرضيًّا عند النظر إليها في قطاع طولي تحت المجهر. يكون انقباض كل عضلة هيكلية تحت السيطرة الإرادية، في حين يكون انقباض العضلات القلبية والملساء غير إرادي عادة.

توجد العضلات الملساء في معظم الأعضاء

العضلات الملساء Smooth muscle هي الشكل الذي تطور أولًا من أشكال العضلات، وهي موجودة في معظم المملكة الحيوانية.

ففي اللافقاريات، توجد العضلات الملساء في أعضاء البيئة الداخلية أو الأحشاء *Viscera*. ولهذا، فإنها تدعى أيضًا عضلات حشوية *Visceral muscles*. ينتظم النسيج العضلي الأملس في طبقات من خلايا متطاولة ومغزلية الشكل، تحتوي كل منها نواة واحدة. في بعض الأنسجة، تنقبض الخلايا فقط عندما ينبهها عصب، ومن ثم فإن الخلايا في الطبقة تنقبض جميعها بوصفها وحدة واحدة.

في الفقريات، تبطن العضلات من هذا النوع جدران كثير من الأوعية الدموية، كما تكون قزحية العين التي تنقبض عند التعرض للضوء الساطع. في أنسجة عضلية ملساء أخرى كتلك الموجودة في جدار القناة الهضمية، تُنشئ الخلايا العضلية نفسها سيالات كهربائية بصورة تلقائية، ما يؤدي إلى انقباض مستمر وبطيء للنسيج، فالأعصاب هنا تنظم النشاط، ولا تسببه.

العضلات الهيكلية تحرك الجسم

تتعلق **العضلات الهيكلية Skeletal Muscle** عادة بالعظام عن طريق الأوتار. ولهذا، فإن انقباضها يسبب حركة العظام عند المفاصل. تتكون العضلة الهيكلية من خلايا عضلية عدة وطويلة جدًا، تدعى **الألياف العضلية Muscle fibers**، وهي ذات أنوية عدة. تستقر الألياف داخل العضلة موازية لبعضها، وترتبط بالأوتار عند نهايتي العضلة. وينقبض كل ليف عضلي مخطط عند تنبيهه عن طريق عصبون حركي.

يتحكم الجهاز العصبي في القوة الإجمالية لانقباض العضلة الهيكلية، بسيطرته على عدد العصبونات الحركية التي تصدر إشارات عصبية، ومن ثم في عدد الألياف العضلية التي تم تنبيهها لكي تنقبض. ينقبض كل ليف عضلي عن طريق تراكيب أصغر تدعى **لييفات Myofibrils**، تحتوي على تنظيم من خيوط آكتين وميوسين بالغ الترتيب. هذه الخيوط المرتبة تعطي الليف العضلي مظهره المخطط. تنتج الألياف العضلية الهيكلية في أثناء التكوين الجنيني عن اتحاد خلايا طرف عدة

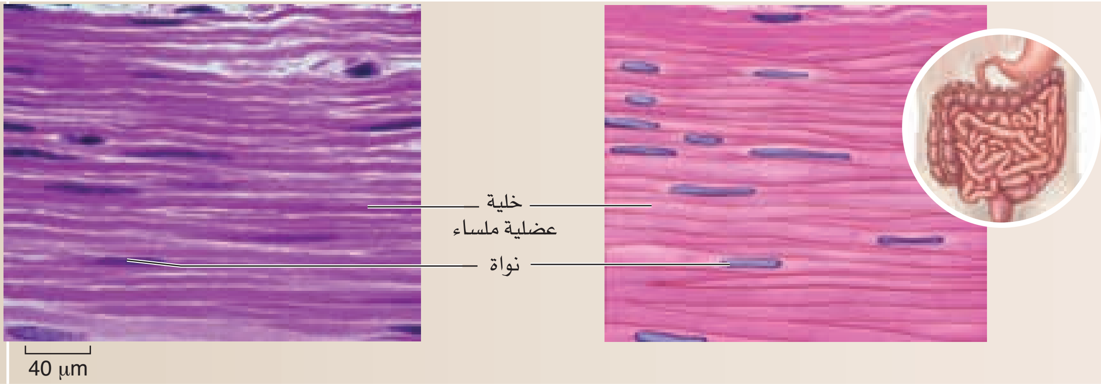
الجدول 3-43 الأنسجة العضلية

العضلات الملساء

الموقع النموذجي: جدران الأوعية الدموية، المعدة والأمعاء.

الوظيفة: تُحدث الانقباضات غير الإرادية الإيقاعية التي يسيطر عليها الجهاز العصبي المركزي.

أنواع الخلايا المميزة: الخلايا العضلية الملساء.

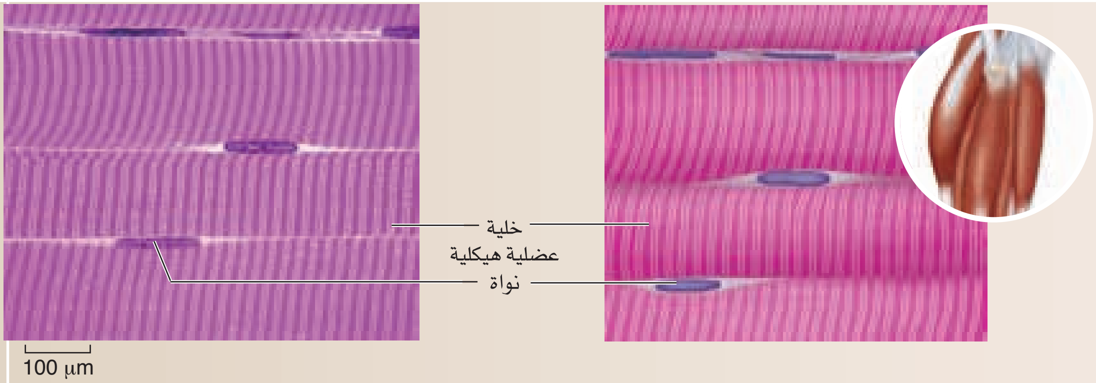


العضلات الهيكلية

الموقع النموذجي: العضلات الإرادية.

الوظيفة: تُحدث حركات المشي، والرفع، والحديث، والحركات الإرادية الأخرى جميعها.

أنواع الخلايا المميزة: الخلايا العضلية الهيكلية.

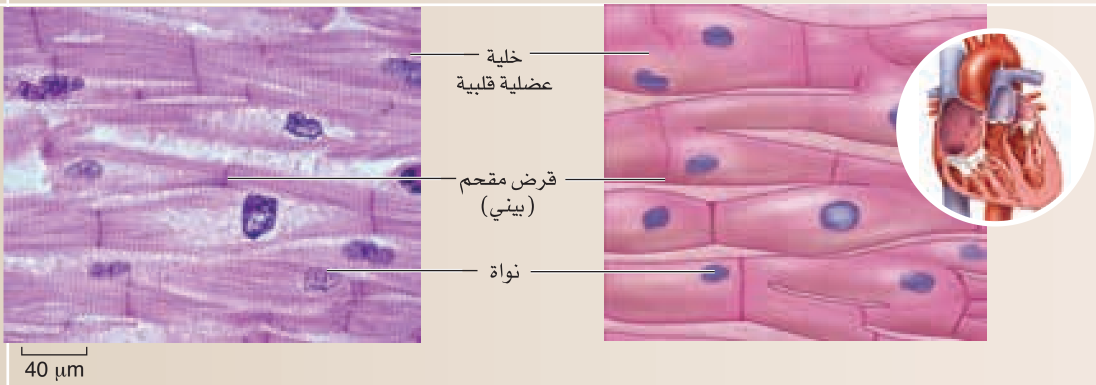


العضلات القلبية

الموقع النموذجي: جدار القلب.

الوظيفة: خلايا شديدة الترابط، تسمح بالانتشار السريع للإشارات التي تبدأ الانقباض.

أنواع الخلايا المميزة: الخلايا العضلية القلبية.



لطرف. يشرح هذا التكوين الجنيني لماذا يحتوي الليف العضلي الناضج أنوية عدة. وسنشرح تركيب العضلات الهيكلية ووظيفتها بتفصيل أكبر في الفصل الـ(47).

العضلات القلبية تُكوِّن القلب

تتكون قلوب الفقريات من خلايا عضلية مخططة مرتبة بشكل شديد الاختلاف عن ألياف العضلات الهيكلية، فبدلًا من خلايا متطاولة متعددة الأنوية تمتد على طول العضلة، نجد أن **العضلات القلبية Cardiac muscle** تتكون من خلايا أصغر ومترابطة فيما بينها، وكل منها لها نواة واحدة. يظهر ترابط الخلايا المتجاورة تحت المجهر على هيئة خطوط داكنة تدعى **الأقراص المقحمة** (البينية) **Intercalated disks**. هذه الخطوط في الواقع، هي مناطق فيها مفاصل فجوية تربط الخلايا المتجاورة. وكما لاحظنا في الفصل الـ(7)، فإن المفاصل الفجوية هي فتحات تسمح بحركة المواد الصغيرة والأيونات من خلية إلى أخرى. تمكن الوصلات البينية هذه الخلايا العضلية القلبية من تشكيل وحدة وظيفية واحدة.

تستطيع بعض الخلايا العضلية القلبية المتخصصة أن تولد سيالات كهربائية بصورة تلقائية، لكن الجهاز العصبي عادة ما يقوم بتنظيم معدل هذا النشاط التلقائي. تنتشر السيالات التي تولدها الخلايا المتخصصة عبر المفاصل الفجوية من خلية إلى أخرى، ما يجعل انقباض القلب متناسقًا. وسنصف هذه العملية بصورة أوسع في الفصل الـ (49).

أنواع النسيج العضلي ثلاثة؛ أملس، وهيكلي، وقلبي. تنجز العضلات الملساء وظائف حشوية متباينة. أمّا العضلات الهيكلية فتمكّن جسم الفقريات من الحركة. في حين تشكل العضلات القلبية مضخة عضلية هي القلب.

5-43 النسيج العصبي Nerve Tissue

يشكل النسيج العصبي النوع الرابع الرئيس من أنسجة الفقريات، وتشمل خلاياه **العصبونات Neurons** والخلايا الداعمة لها، أو خلايا الدبق العصبي *Neuroglia*، والعصبونات متخصصة في إنتاج الأحداث الكهروكيميائية (السيالات) ونقلها.

تمتد العصبونات أحيانًا مسافات طويلة

تتكون معظم **العصبونات Neurons** من ثلاثة أجزاء، هي: جسم الخلية، والزوائد الشجرية والمحور. يحتوي جسم خلية العصبون على نواة، أما الزوائد الشجرية فهي امتدادات رفيعة بالغة التشعب، تستقبل المنبهات القادمة، وتوصل السيالات الكهربائية إلى جسم الخلية. والمحور امتداد للسيتوبلازم، ينقل السيالات بعيدًا عن جسم الخلية. يمكن أن يكون المحور والزوائد الشجرية طويلة جدًا، فأجسام العصبونات التي تسيطر على العضلات في قدمك تقع في الحبل الشوكي، في حين قد تمتد محاورها مسافة متر أو أكثر إلى قدمك.

تقدم خلايا الدبق العصبي الدعم للعصبونات

لا تنقل خلايا **الدبق العصبي Neuroglia** سيالات كهربائية، بل تدعم العصبونات وتعزلها، وتخلصها مما بها ومما حولها من المواد الغريبة. في كثير من العصبونات، ترتبط خلايا الدبق مع المحاور، وتشكل طبقة عازلة هي غمد الميلين *Myelin sheath*، الذي ينتج عن الالتفاف المتعاقب لغشاء خلية الدبق حول المحور. وتعمل ثغرات صغيرة في غمد الميلين، تدعى عقد رانفييه *Nodes of Ranvier* بوصفها مواقع لزيادة سرعة السيال (انظر الفصل الـ 44).

للجهاز العصبي قسمان ينسقان الأنشطة المختلفة

ينقسم الجهاز العصبي إلى: أ. **جهاز عصبي مركزي Central nervous system**، يضم الدماغ والحبل الشوكي. ب. **جهاز عصبي طرفي Peripheral nervous system** يضم الأعصاب *Nerves* والعقد العصبية *Ganglia*. تتكون الأعصاب من محاور في الجهاز الطرفي تجتمع معًا على هيئة

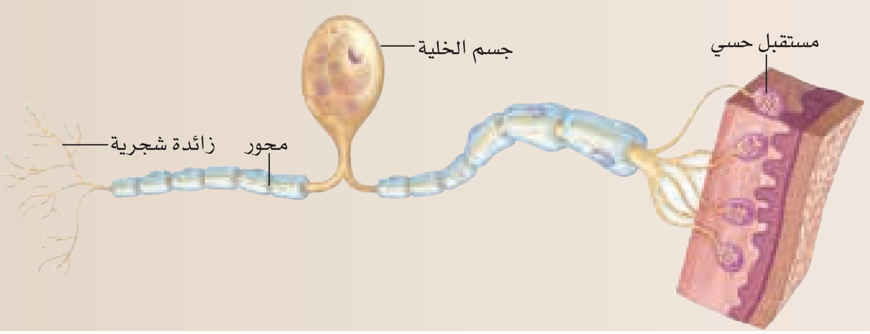
الجدول 4-43 النسيج العصبي

العصبونات الحسية

الموقع النموذجي: العيون، الآذان، سطح الجلد.

الوظيفة: تستقبل المعلومات عن حالة الجسم وبيئته الخارجية، ترسل سيالات من المستقبلات الحسية إلى الجهاز العصبي المركزي.

أنواع الخلايا المميزة: العصي والمخاريط، مستقبلات الشد في العضلات.

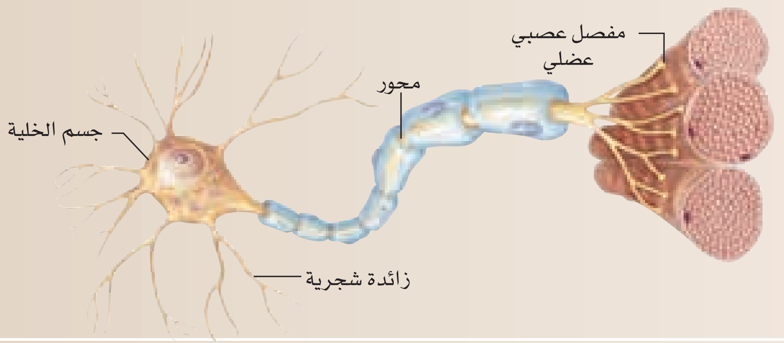


العصبونات الحركية

الموقع النموذجي: الدماغ، والحبل الشوكي.

الوظيفة: تنبه العضلات والغدد، تنقل السيالات خارج الجهاز العصبي المركزي نحو العضلات والغدد.

أنواع الخلايا المميزة: العصبونات الحركية.

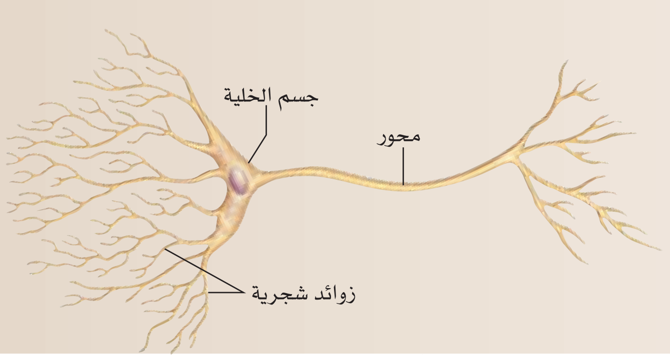


العصبونات البينية

الموقع النموذجي: الدماغ، والحبل الشوكي.

الوظيفة: تكامل المعلومات، نقل السيالات بين العصبونات داخل الجهاز العصبي المركزي.

أنواع الخلايا المميزة: العصبونات البينية.



حزم، بطريقة تشبه كثيرًا الأسلاك المجتمعة معًا في حزم لتشكل كابلًا. أما العقد العصبية، فهي تجمعات لأجسام الخلايا العصبية. عادة، يتمثل دور الجهاز العصبي المركزي في تكامل المعلومات الداخلة وتفسيرها، كتلك المعلومات الواردة من أعضاء الإحساس، أما الجهاز الطرفي، فيوصل الإشارات بين الجهاز المركزي وبقية الجسم، كالعضلات، أو الغدد الصماء.

يتكون النسيج العصبي من عصبونات، وخلايا دبق عصبي. تخصصت العصبونات في استقبال الإشارات الكهربائية ونقلها، أما خلايا الدبق فهي لا تنقل سيالات كهربائية، لكن لها وظائف دعم مختلفة، وتشمل عزل المحور لزيادة سرعة نقل السيالات الكهربائية. توجد العصبونات وخلايا الدبق في كلٍّ من الجهازين العصبيين؛ المركزي الطرفي.

6-43 نظرة عامة على الأجهزة العضوية للفقريات

في الفصول التي ستعقب هذا الفصل، سنفحص عن قرب الأجهزة العضوية الرئيسة للفقريات (الشكل 43-5). وفي كل فصل، سوف نرى العلاقة الوثيقة بين التركيب والوظيفة. وسوف نقارب موضوع الأجهزة العضوية بوضعها في المجموعات الوظيفية الآتية:

- التواصل والتكامل.
- الدعم والحركة.
- التنظيم والإدامة.
- الدفاع.
- التكاثر والتكوين الجنيني.

التواصل والتكامل ينقلان الإحساس بالبيئة، فيستجيب لها

يوجد في الجسم ثلاثة أجهزة عضوية لرصد المنبهات الخارجية والداخلية، وتنسيق استجابات الجسم. **فالجهاز العصبي Nervous system** الذي يتكون من الدماغ والحبل الشوكي والأعصاب وأعضاء الإحساس، يسبر المنبهات الخارجية كالضوء، والصوت، واللمس. تُجمع هذه المعلومات، ويجري تكاملها، ثم تُصنع الاستجابة المناسبة لها. **أما جهاز الإحساس Sensory system**، وهو جزء من الجهاز العصبي، فيشمل أعضاء وأنسجة تتحرى المنبهات كالرؤية والسمع، والرائحة وغيرها.

في حين يعمل جهاز **الغدد الصماء Endocrine system** بصورة موازية للجهازين السابقين، إذ يُصدر إشارات كيميائية تنظم شبكة العمليات الكيميائية التي تتم في الأجهزة العضوية كلها بصورة دقيقة.

الدعم الهيكلي والحركة حيويان للحيوانات جميعها

يتألف **الجهاز العضلي الهيكلي Musculoskeletal system** من مجموعتين من الأجهزة العضوية المترابطة. فالعضلات مسؤولة بصورة واضحة عن الحركة، لكنها تصبح عديمة الفائدة، إن لم تجد شيئًا تسحب ضده. الجهاز الهيكلي هو هيكل صلب تسحب العضلات نحوه. الفقريات لها هياكل داخلية، لكن حيوانات أخرى عدة لها هياكل خارجية (كالحشرات) أو هياكل هيدروستاتيكية (كدودة الأرض). هذان الجهازان العضويان يمكنان الحيوانات من إظهار تشكيلة واسعة من الحركات المضبوطة بدقة.

التنظيم وإدامة كيمياء الجسم يضمنان استمرار الحياة

تسهم الأجهزة العضوية المنضوية تحت لواء التنظيم والإدامة في: الاستحواذ على الغذاء، والتخلص من الفضلات، وتوزيع المواد، وإدامة البيئة الداخلية. فالفصل الخاص **بالجهاز الهضمي Digestive system** يصف كيف تؤكل، وتمتص المواد الغذائية، وتتخلص من الفضلات الصلبة. القلب والأوعية الدموية في **الجهاز الدوري Circulatory system** يضخان الدم ويوزعانه، حيث تُحمل المواد الغذائية والمواد الأخرى خلال الجسم كله. والجسم يكتسب الأكسجين، ويطرد ثاني أكسيد الكربون عن طريق **الجهاز التنفسي Respiratory system**.

وأخيرًا، فإن الفقريات تنظم درجة حرارة أجسامها، وتركز سوائل أجسامها بشكل محكم. وسوف نستكشف هذه العملية في فصل يتناول الحرارة والتنظيم الأسموزي، وهذا الأخير يُنجِز معظمه **الجهاز البولي Urinary system**.

يستطيع الجسم أن يدافع عن نفسه ضد من يهاجمه أو من يغزوه

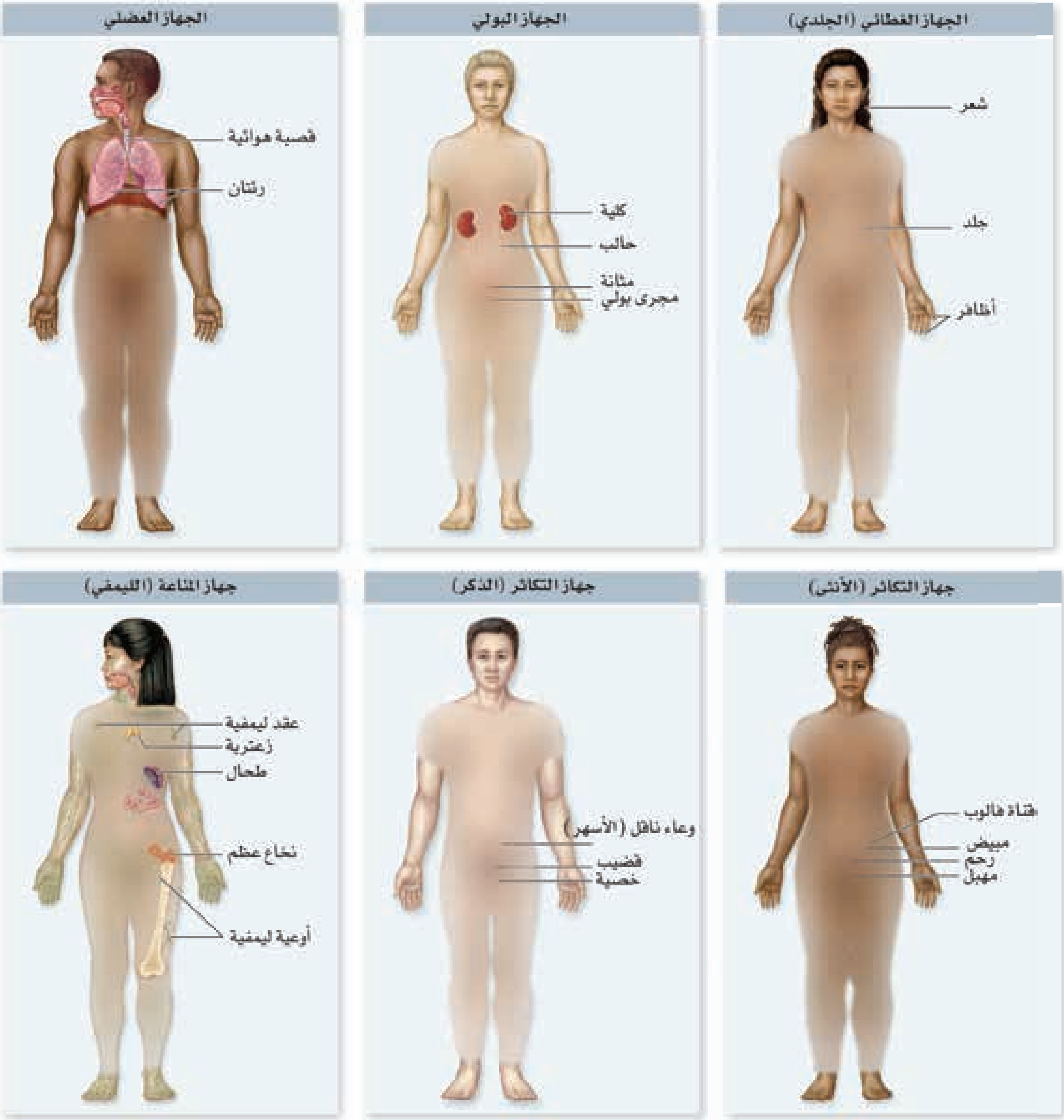
كل حيوان يواجه هجومًا للبكتيريا، والفيروسات، والفطريات، والطلائعيات، وحتى لحيوانات أخرى. الخط الأول لدفاع الجسم هو **الجهاز الغطائي** (الجلدي) **Integumentary system** أو الجلد السليم. العوامل المسببة للمرض التي تخترق خط الدفاع الأول، تواجه مجموعة من استجابات **الجهاز المناعي Immune system** الوقائية، التي تشمل إنتاج الأجسام المضادة والخلايا المتخصصة التي تقاوم المخلوقات المهاجمة.

التكاثر والتكوين الجنيني يضمنان استمرار النوع

الاستمرار البيولوجي للفقريات هو اختصاص **جهاز التكاثر Reproductive system**. يتألف جهاز التكاثر في الذكر والأنثى من أعضاء تتطور بها الجاميتات الذكرية والأنثوية، إضافة إلى الغدد والأنابيب التي تحضن الجاميتات وترعاها، وتسمح لجاميتات الجنسين المتكاملين من تلامس أحدهما مع الآخر. إن الجهاز التكاثري الأنثوي في كثير من الفقريات له أنظمة تحضن الجنين قيد التطور أيضًا.

بعد أن تتحد الجاميتات لتشكل الزيجوت *Zygote*، يجب أن تتم عملية معقدة من انقسام الخلايا والتكوين الجنيني لكي تتغير هذه الخلية التي ابتدأت خليةً ثنائية العدد الكروموسي إلى بالغٍ متعدد الخلايا وقادر على التكاثر بنفسه. سنستقصي هذه العملية في فصل التكوين الجنيني للحيوان، حيث سنختم به هذه الوحدة.

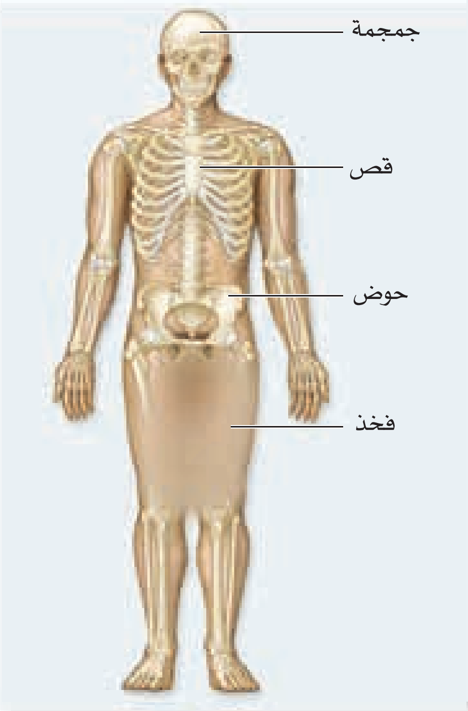
صنفت الأجهزة العضوية لأجسام الفقريات وظيفيًا بناء على أدوارها في التواصل والتكامل، أو في الدعم والحركة، أو في التنظيم والإدامة، أو في الدفاع، وأخيرًا في التكاثر والتطور.



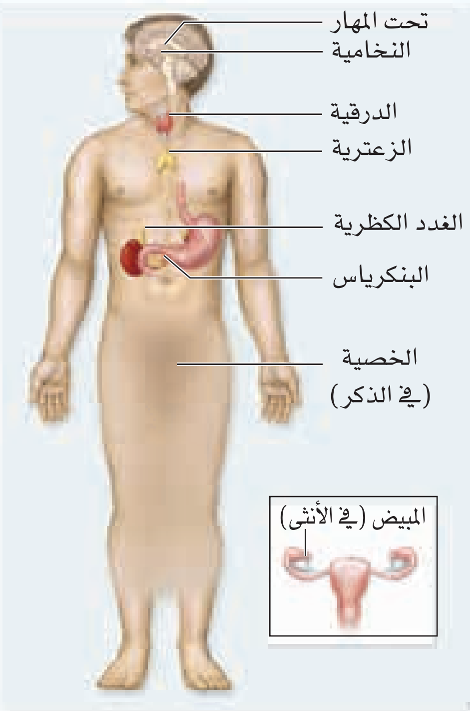
الشكل 43–5

الأجهزة العضوية للفقريات. يبين الشكل الأجهزة العضوية الرئيسة (عددها 11) المكونة لجسم الإنسان، بما في ذلك أجهزة التكاثر الذكرية والأنثوية.

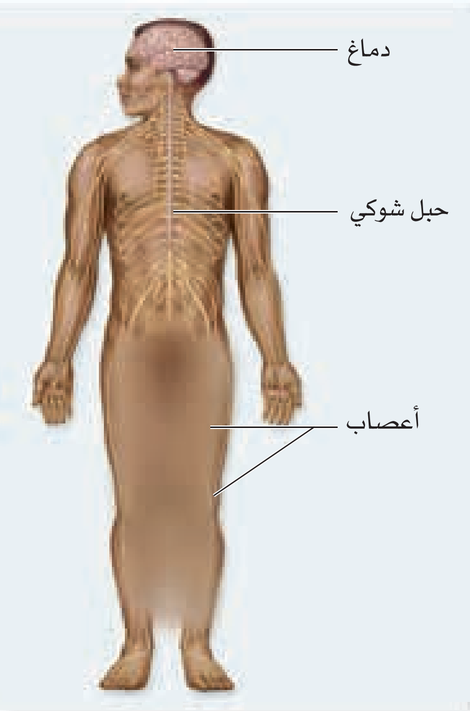
الجهاز الهيكلي



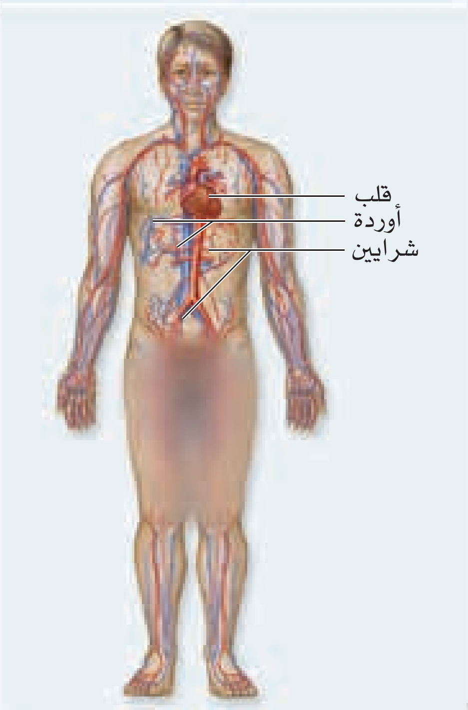
جهاز الغدد الصماء



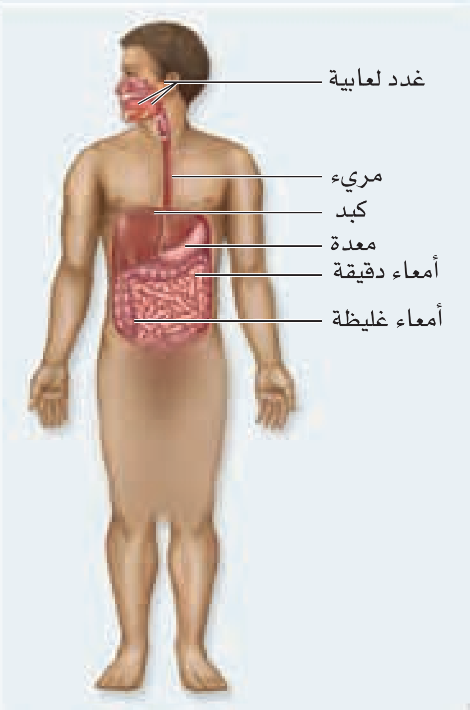
الجهاز العصبي



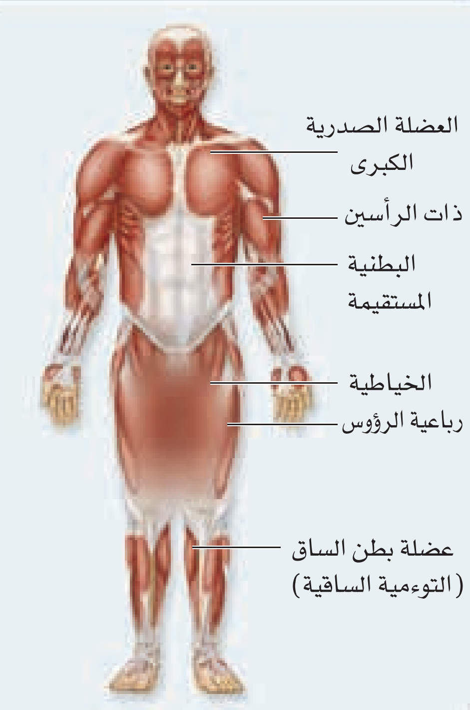
الجهاز الدوري



الجهاز الهضمي

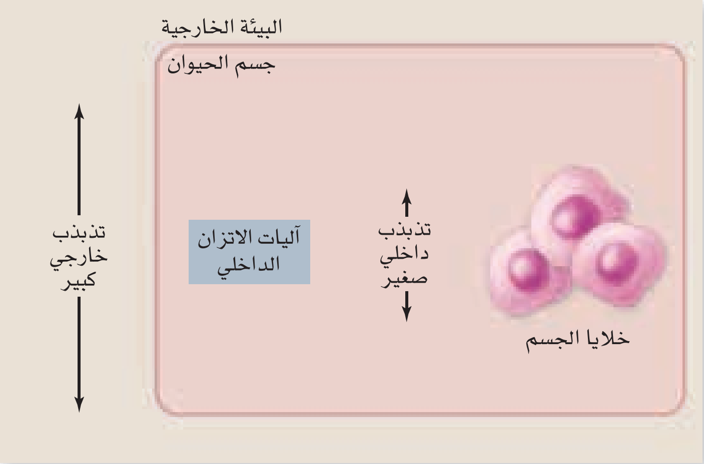


الجهاز العضلي



7-43 الاتزان الداخلي Homeostasis

مع تطور الحيوانات، ازدادت تخصصات تراكيب الجسم. كل خلية هي آلة معقدة معايرة بدقة لإنجاز دور دقيق ضمن الجسم. هذا التخصص في وظيفة الخلية ممكن فقط، عندما تبقى الظروف خارج الخلية ثابتة، أو عندما تتغير ضمن مدى ضيق. فدرجة الحرارة ودرجة الحموضة وتركيز الجلوكوز والأكسجين، وعوامل أخرى عدة، يجب أن تبقى ثابتة نسبيًّا؛ لكي تؤدي الخلايا وظائفها بكفاءة، ولكي تتفاعل مع بعضها بشكل صحيح. يدعى هذا الثباتُ الديناميكي للبيئة الداخلية **الاتزانَ الداخلي Homeostasis**. وقد استخدم مصطلح ديناميكي *Dynamic* هنا؛ لأن الظروف حول الخلية لا يمكن أن تكون ثابتة، إذ إنها تتذبذب بشكل مستمر ضمن مدى ضيق. الاتزان الداخلي ضروري للحياة. إن معظم الآليات التنظيمية في جسم الحيوان الفقري تتضمن المحافظة على هذا الاتزان الداخلي (الشكل 43-6).



الشكل 43-6

تساعد آليات الاتزان الداخلي على بقاء الظروف الداخلية ثابتة. حتى وإن تغيرت الظروف خارج جسم الحيوان بشكل واسع، فإن داخل الجسم يبقى ثابتًا نسبيًّا، بسبب وجود الكثير من أنظمة السيطرة المعايرة بدقة.

تحافظ آليات التغذية الراجعة السلبية على القيم ضمن مداها الطبيعي

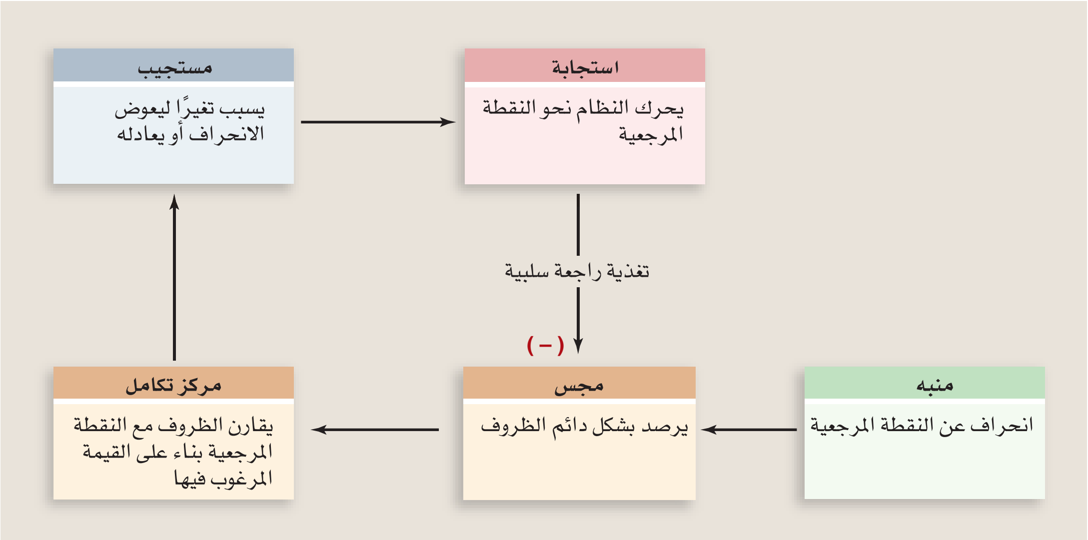
يستخدم جسم الحيوان الفقري نوعًا من أنظمة السيطرة يدعى **التغذية الراجعة السلبية Negative feedback** من أجل الحفاظ على الثبات الداخلي. في التغذية الراجعة السلبية، يتم سبر الظروف داخل الجسم وخارجه عن طريق مجسات متخصصة، قد تكون خلايا أو أغشية مستقبلة. فإذا ابتعدت الظروف كثيرًا عن النقطة المرجعية، فإن تفاعلات كيميائية تتم من أجل إعادة الظروف ثانية إلى النقطة المرجعية.

النقطة المرجعية Set point مشابهة لمثبت درجة الحرارة الذي يتحكم في جهاز تدفئة. فعندما تنخفض درجة الحرارة، يتم رصد التغير عن طريق مسبار درجة الحرارة داخل جهاز التدفئة – **المسبار Sensor**. أما مؤشر درجة الحرارة الذي ثُبِّت عليه النقطة المرجعية لجهاز التدفئة فيدعى **المقارن Comparator**. عندما تنخفض درجة حرارة المسبار تحت النقطة المرجعية، يغلق المقارن الدائرة الكهربائية، حيث ينتج تدفق التيار الكهربائي خلال جهاز التدفئة مزيدًا من الحرارة. وبشكل معاكس أيضًا، عند ارتفاع درجة حرارة الغرفة، يؤدي التغير إلى فتح الدائرة الكهربائية، فلا ينتج المزيد من الحرارة. ويلخص (الشكل 43-7) دورة التغذية الراجعة السلبية.

بطريقة مماثلة، فإن جسم الإنسان له نقاط مرجعية لدرجة الحرارة، وتركيز جلوكوز الدم، وتركيز الأيونات، ودرجة الشد في الأوتار وغيرها. فمركز التكامل

الشكل 43-7

مخطط عام لدورة التغذية الراجعة السلبية. تحافظ التغذية السالبة على حالة الاتزان الداخلي أو الثبات الديناميكي للبيئة الداخلية. تُرصد الظروف المتغيرة عن طريق مجسات، تغذي بمعلوماتها مركز التكامل الذي يقارن الظروف مع النقطة المرجعية. يؤدي الانحراف عن النقطة المرجعية إلى استجابة تعيد الظروف الداخلية ثانية إلى النقطة المرجعية. التغذية السلبية في اتجاه المجس تنهي الاستجابة أخيرًا.



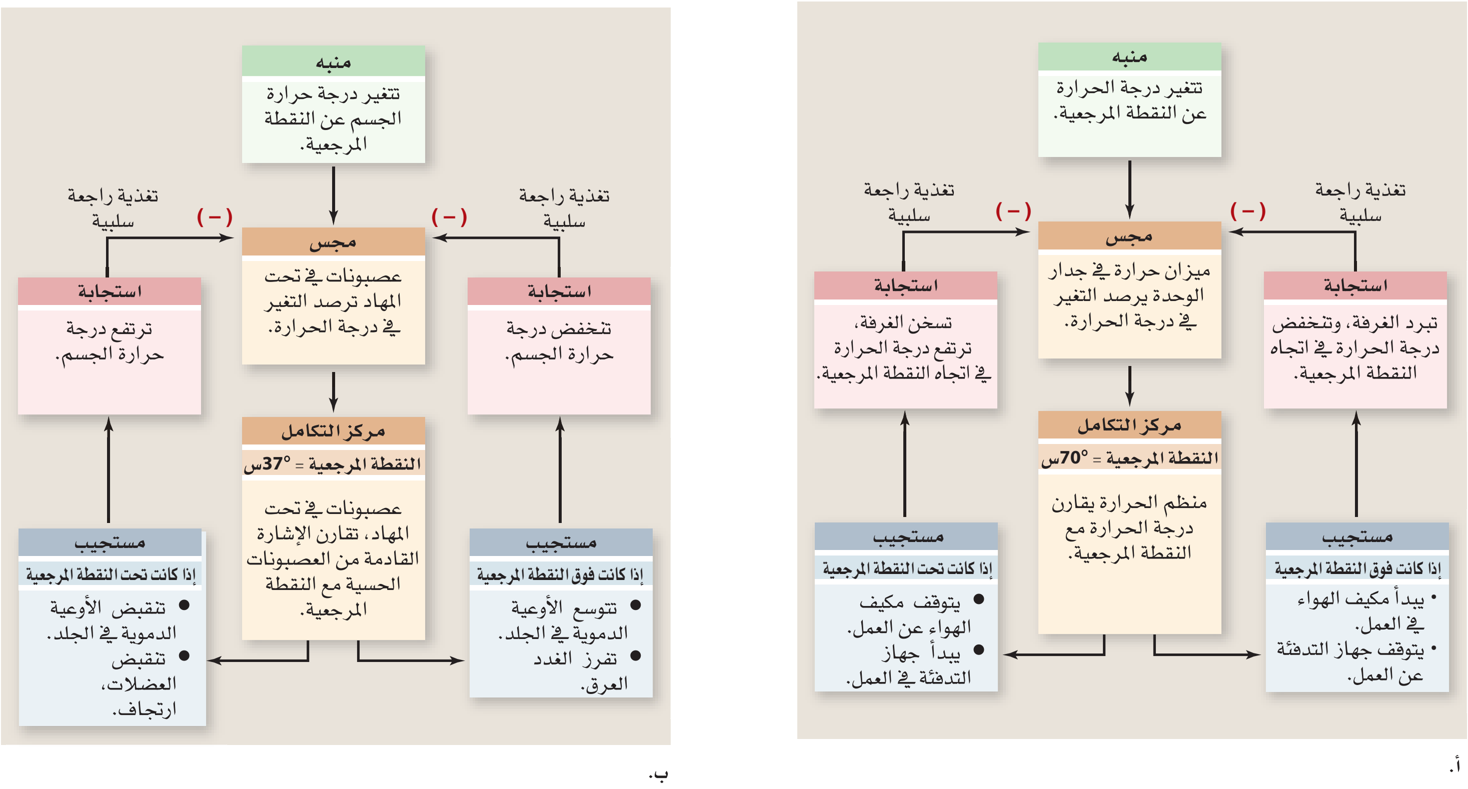
هو غالبًا منطقة معينة من الدماغ أو الحبل الشوكي، ولكن في حالات أخرى قد تكون خلايا غدة صماء. وعندما يحدث انحراف في ظرف ما، تصل رسالة لزيادة أو إنقاص نشاط عضو هدف معين، يدعى **المستجيب Effector**. الأعضاء المستجيبة هي عادة عضلة أو غدة، ونشاطها يمكن أن يؤدي إلى تغير في قيمة الظرف الذي نتحدث عنه في اتجاه قيمة النقطة المرجعية.

الثدييات والطيور حيوانات داخلية الحرارة *Endothermic*. هذه الحيوانات قادرة على الحفاظ على درجة حرارة جسم ثابتة نسبيًّا، بغض النظر عن درجة حرارة البيئة الخارجية. فعندما تزيد درجة حرارة الدم في الإنسان على $37°$ س، تتحرى عصبونات في جزء الدماغ المسمى **تحت المهاد Hypothalamus** التغير في درجة الحرارة. وتستجيب تحت المهاد بالعمل من خلال سيطرة عصبونات حركية، بأن تسمح بتبدد الحرارة عن طريق العرق وتوسع الأوعية الدموية في الجلد وآليات أخرى. تؤدي هذه الاستجابات إلى معادلة الارتفاع في درجة حرارة الجسم.

أعضاء الاستجابة المتعارضة تعمل في اتجاهات متعارضة

تعمل آليات التغذية الراجعة السلبية التي تديم الاتزان الداخلي غالبًا، بحيث يعارض بعضها بعضًا لإحداث درجة أدق من السيطرة. فمعظم العوامل في البيئة الداخلية تتم السيطرة عليها عن طريق أعضاء مستجيبة عدة، التي غالبًا ما يكون لها أفعال متعارضة. توصف السيطرة عن طريق هذه المستجيبات المتعارضة أحيانًا، بأنها "دفع وسحب" بحيث إن النشاط الزائد لأحد هذه المستجيبات يصاحبه نشاط منخفض للمستجيب المعاكس. إن هذا يؤمن درجة أدق من السيطرة، أكثر مما يمكن أن يتحقق لو حُفِّز مستجيب واحد، ثم تم إيقافه.

ولو عدنا لمثال تنظيم درجة حرارة الغرفة السابق، فإن درجة حرارتها يمكن تثبيتها ببساطة بإشعال جهاز التدفئة ثم بإطفائه، أو بإدارة مكيف الهواء ثم إقفاله. لكن استقرار درجة الحرارة بصورة أفضل ممكن إذا كان جهاز التحكم في درجة الحرارة يسيطر على كل من جهاز التدفئة ومكيف الهواء معًا. في هذه الحالة، سيعمل جهاز التدفئة عندما يكون مكيف الهواء متوقفًا عن العمل، والعكس صحيح تمامًا (الشكل 43-8 أ).



الشكل 43-8

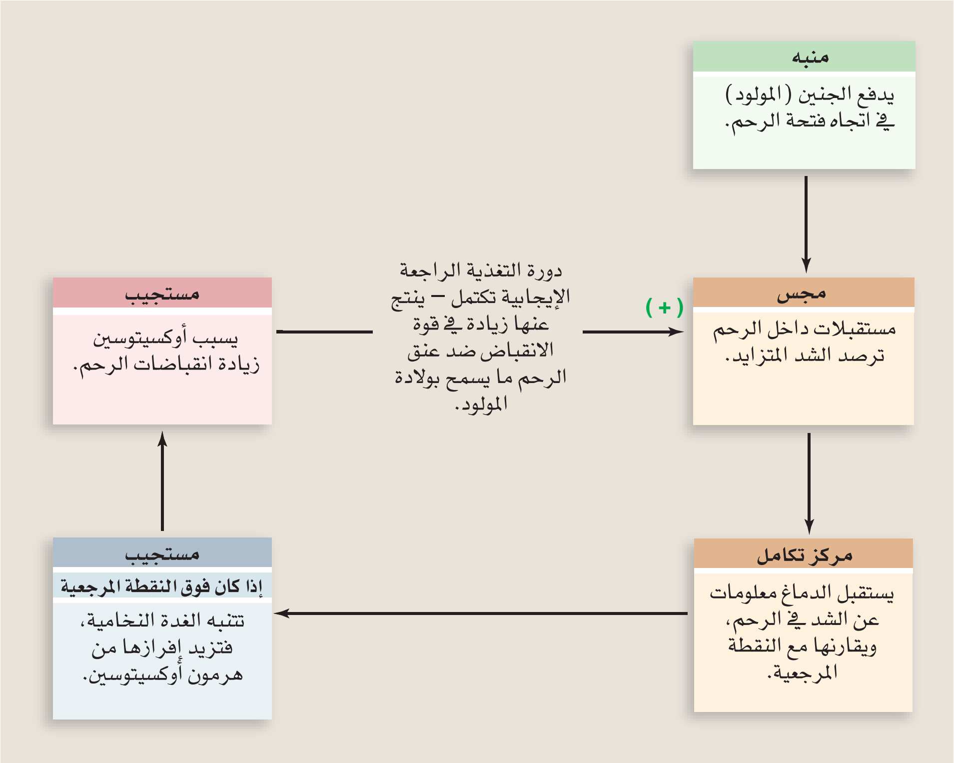
يحافظ على درجة حرارة الجسم والغرفة ثابتة عن طريق التغذية الراجعة السلبية والمستجيبات المتعارضة.

أ . إذا رصد منظم الحرارة انخفاضًا في درجة الحرارة (مقارنة بالنقطة المرجعية)، فإن جهاز التدفئة يبدأ في العمل، وينطفئ مكيف الهواء. وإذا كانت درجة الحرارة مرتفعة، فإن مكيف الهواء يبدأ في العمل، وينطفئ جهاز التدفئة.

ب. ترصد تحت المهاد في الدماغ الزيادة أو النقص في درجة الحرارة. يقوم المقارن (تحت المهاد) بمعالجة المعلومات، وتنشيط المستجيبات، كالأوعية الدموية السطحية والغدد العرقية، والعضلات الهيكلية. تسبب التغذية السلبية انخفاضًا في الفرق في درجة الحرارة مقارنة مع النقطة المرجعية. نتيجة لذلك، ينخفض تنبيه المقارِن للأعضاء المستجيبة.

الشكل 43-9

التغذية الراجعة الإيجابية في أثناء الولادة. هذا واحد من أمثلة قليلة في جسم الفقريات للتغذية الراجعة الإيجابية.



تعمل مستجيبات متعارضة بطريقة مشابهة للتحكم في درجة حرارة الجسم. فعندما تنخفض درجة حرارة الجسم، تنسق تحت المهاد مجموعة مختلفة من الاستجابات، مثل انقباض الأوعية الدموية في الجلد، وبدء عملية الارتجاف، وهي انقباضات عضلية تساعد على توليد الحرارة. هذه الاستجابات ترفع درجة حرارة الجسم، وتصحح التحدي الأساسي للاتزان الداخلي (الشكل 43-8 ب).

تسرع آليات التغذية الراجعة الإيجابية حدوث التغير

أحيانًا يستخدم الجسم آليات **التغذية الراجعة الإيجابية Positive feedback**، التي تدفع أو تؤكد التغير بصورة أكبر، وفي اتجاه التغير نفسه. ففي دورة التغذية الراجعة الإيجابية، يدفع المستجيب قيمة المتغير المسيطر عليه بعيدًا عن النقطة المرجعية. نتيجة لذلك، فإن الأنظمة التي تحدث بها التغذية الإيجابية تتميز بعدم الاستقرار، وتشبه في هذا الخصوص الشرارة التي تشعل فتيل الانفجار. إنها لا تساعد في الحفاظ على الاتزان الداخلي.

ومع ذلك، فإن مثل هذه الأنظمة تشكل مكونات مهمة لبعض الآليات الفيزيولوجية (الوظيفية). فمثلًا، تحدث التغذية الراجعة الإيجابية في أثناء تجلط الدم؛ إذ يؤدي تنشيط عامل تجلط معين إلى تنشيط عامل آخر في سلسلة تقود بسرعة إلى تكوين الجلطة الدموية. وتؤدي التغذية الإيجابية دورًا في انقباضات الرحم في أثناء الولادة (الشكل 43-9). في هذه الحالة، ينبه شد الرحم عن طريق الجنين حدوث انقباضات في الرحم تسبب مزيدًا من شد الرحم، وتستمر هذه الدورة حتى يطرح الرحم الجنين إلى خارجه.

تعمل معظم أنظمة التغذية الراجعة الإيجابية في الجسم بوصفها جزءًا من آليات أكبر، إنها تحافظ على الاتزان الداخلي. ففي الأمثلة التي أوردناها توًّا، يوقف تكوين الجلطة الدموية النزيف، ولهذا يميل حجم الدم للبقاء ثابتًا، وإن طرد الرحم للجنين يؤدي في النهاية إلى انخفاض انقباضات الرحم وتوقف الدورة.

يمكن النظر إلى الاتزان الداخلي على أنه ثبات ديناميكي للبيئة الداخلية للمخلوق. تصحح آليات التغذية الراجعة السلبية ابتعاد قيم المتغيرات الداخلية المختلفة عن النقطة المرجعية، وبهذه الطريقة تبقى ظروف الجسم ضمن المدى الطبيعي. تُعدّ المستجيبات التي تعمل بشكل متعارض مع بعضها أكثر كفاءة من المستجيبات التي تعمل بصورة فردية. إن آليات التغذية الراجعة الإيجابية التي تعزز التغيرات، وتؤكدها أقل شيوعًا، وتنجز وظائف متخصصة في الجسم.

مراجعة المفاهيم

1-43 تنظيم جسم الفقريات

توجد أربعة مستويات لتنظيم جسم الفقريات، هي: الخلايا، والأنسجة، والأعضاء، والأجهزة العضوية (الشكل 43-1).

- الأنسجة مجموعات من خلايا متشابهة في التركيب والوظيفة.
- أنسجة البالغ مشتقة من ثلاثة أنسجة جنينية، هي: إندودرم، وميزودرم، وإكتودرم.
- الأنسجة الأساسية للحيوان الفقري البالغ، هي: الطلائي، والضام، والعضلي، والعصبي.
- الأجهزةُ العضويةُ مجموعاتٌ من الأعضاء تتعاون معًا لإنجاز الأنشطة الرئيسة للجسم.
- خطةُ الجسم العامة للفقريات جهازٌ هضميٌّ، أو أنبوب محاط بهيكل، وجلد، وأعضاء إضافية (الشكل 43-2).
- للفقريات تجويف جسم ظهري يتشكل داخل الجمجمة والفقرات، وتجويف جسم بطني محاط بالقفص الصدري، وبالعضلات البطنية السفلى.
- يقسم تجويف الجسم البطني عن طريق الحجاب الحاجز إلى جزأين، هما: التجويف الصدري الذي يحتوي القلب والرئتين، والتجويف الحوضي الذي يحتوي معظم الأعضاء الأخرى.
- الأعضاء تراكيب جسمية مكونة من أنواع مختلفة من الأنسجة، وتشكل وحدة وظيفية وتركيبية.
- الحيز السيلومي لتجويف البطن الحوضي يدعى التجويف البريتوني، في حين يدعى الحيز حول القلب التجويفَ الشغافي، أما الحيز حول الرئتين فيدعى الحيز البلّوري.

2-43 النسيج الطلائي

الأغشية الطلائية أو الطلائية تغطي كل سطح في جسم الفقريات.

- الخلايا الطلائية ترتبط ببعضها بإحكام مشكلة حاجزًا، يعيق أو ييسر مرور المواد بشكل انتقائي.
- الطلائية التي تتعلق بالأنسجة الضامة الواقعة تحتها لها قطبية فطرية تؤثر في وظيفة النسيج، وهي تتجدد بسرعة.
- تنقسم الطلائية إلى مجموعتين رئيستين، هما: بسيطة وطبقية (سمكها طبقات عدة) وهاتان المجموعتان، تقسم كل منها إلى حرشفية، ومكعبة، وعمادية بناء على شكل الخلايا (الجدول 43-1).
- الطلائية البسيطة سمكها خلية واحدة، تنظم عبور المواد خلالها. قد تكون إفرازية أو منغمدة للداخل، لتشكل الغدد خارجية الإفراز ذات القنوات، أو غددًا لا قنوية صماء.
- الطلائية الطبقية سمكها خليتان أو أكثر، وتسمى وَفق طبقة الخلايا القمية لها.

3-43 الأنسجة الضامة

تشتق الأنسجة الضامة من ميزودرم الجنين، وهي تحتوي مادة بينية خارج الخلايا، تتألف من ألياف بروتينية ومادة أساسية.

- تقسم الأنسجة الضامة إلى أنسجة ضامة أصيلة، وأنسجة ضامة متخصصة.
- النسيج الضام الأصيل يقسم إلى مفكك وكثيف، والمادة البينية تنتجها وتفرزها خلايا مولدة الألياف.
- النسيج الضام المفكك، كالنسيج الدهني، مكون من كمية كبيرة من المادة الأساسية، ومن ألياف كولاجين مبعثرة بها، وألياف الإلاستين، ورِتيكيُولن.
- النسيج الضام الكثيف به مادة أساسية أقل، وبه ألياف كولاجين متراصة بإحكام، ومرتبة على هيئة خيوط متوازية ومنتظمة، أو ألياف غير منتظمة تتجه داخله بشكل عشوائي.
- الأنسجة الضامة المتخصصة لها خلايا فريدة، ومادة بينية تسمح لها بإنجاز وظائف متخصصة. وهي تشمل الغضروف المرن، والعظم الصلب، والدم (الجدول 43-2).

4-43 النسيج العضلي

العضلات تنجز الشغل، ولها تنظيم متميز لخيوط آكتين وميوسين.

- تمتلك الفقريات ثلاثة أنواع من العضلات: ملساء، وهيكلية، وقلبية (الجدول 43-3).
- توجد العضلات الملساء غير الإرادية في الأحشاء، وهي مكونة من خلايا طويلة ومغزلية الشكل، ولكل منها نواة، ونشاطها تنظمه الأعصاب.
- العضلات الهيكلية الإرادية، أو العضلات المخططة تتعلق عادة عن طريق أوتار إلى العظام، وخلاياها لها أنوية عدة، وتحتوي لييفات انقباضية.
- يسيطر الجهاز العصبي على القوة الإجمالية للانقباض بالتحكم في عدد الألياف العضلية التي يتم تنبيهها لتنقبض.
- تتكون العضلات القلبية من خلايا عضلية مخططة ترتبط ببعضها عن طريق مفاصل فجوية، تسمح للخلايا العضلية القلبية بتشكيل وحدة وظيفية واحدة.
- هناك خلايا عضلية قلبية متخصصة، تستطيع توليد سيالات كهربائية تلقائيًا، لكن الجهاز العصبي ينظم معدل إنتاج هذه السيالات.

5-43 النسيج العصبي

الأنسجة العصبية متخصصة في إنتاج السيالات الكهروكيميائية ونقلها (الجدول 43-4).

- النسيج العصبي مكون من عصبونات، ومن خلايا داعمة لها تدعى خلايا الدبق العصبي.
- يتكون العصبون من ثلاثة أجزاء، هي: جسم للخلية به نواة، وزوائد شجرية تستقبل المعلومات القادمة نحو جسم الخلية، ومحور ينقل السيالات بعيدًا عن جسم الخلية.
- خلايا الدبق العصبي تدعم العصبونات وتعزلها، كما تنظم بيئة العصبون. في بعض الخلايا، تشكل خلايا الدبق الغمد الميليني الذي يسرع توصيل السيالات.
- للجهاز العصبي قسمان رئيسان: جهاز عصبي مركزي يضم الدماغ والحبل الشوكي، وجهاز عصبي طرفي يضم الأعصاب والعقد العصبية.

6-43 نظرة شاملة على الأجهزة العضوية للفقريات

تتكون الأجهزة العضوية من مجموعات من الأعضاء تنجز وظائف فريدة (الجدول 43-5).

- هناك ثلاثة أجهزة عضوية ذات علاقة بتواصل المعلومات وتكاملها، هي: العصبي والحسي، وجهاز الغدد الصماء.
- الجهاز العضلي الهيكلي مكون من جهازين عضويين مترابطين، ولهما علاقة بالدعم والحركة.
- توجد أربعة أجهزة لها علاقة بالتنظيم، وبإدامة كيمياء الجسم، هي: الهضمي، والدوري، والتنفسي، والبولي.
- يدافع الجسم عن نفسه عن طريق الجهاز الغطائي (الجلد) والجهاز المناعي.
- جهاز التكاثر يضمن استمرار النوع.

7-43 الاتزان الداخلي

يشير مصطلح الاتزان الداخلي إلى الثبات الديناميكي للبيئة الداخلية، وهو ضروري للحياة.

- يتطلب تنظيم مؤشر ثابت نسبيًّا تغذية راجعة سلبية لإعادة الظروف إلى النقطة المرجعية.
- تشمل دورات التغذية السلبية، التي تنظم الاتزان الداخلي، وجود مجس يرصد الظروف الداخلية والخارجية، ومركز تكامل يقارن الظروف مع النقطة المرجعية ومستجيب أو أكثر، يحدث تغيرًا يعوض عن الإزاحة التي حدثت في النقطة المرجعية.
- توجد آليات التغذية السلبية غالبًا على هيئة أزواج متعارضة، يعاكس عمل كل منها عمل الآخر لتقليل مقدار الانحراف عن النقطة المرجعية.
- آليات التغذية الإيجابية تزيد من الانحراف عن النقطة المرجعية، وهي عادة غير ضارة.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. على الرغم من تباين الأنسجة الضامة في التركيب والموقع، فإنها تتشاطر في مغزى موحد، هو ربطها بين أنواع الأنسجة الأخرى. وعلى الرغم من أن الآتية جميعها تنطبق عليها هذه الخاصية، فإن واحدًا من أنواع الأنسجة الآتية ليس نسيجًا ضامًّا، هو:
   - أ. الدم. ب. العضلات.
   - جـ. النسيج الدهني. د. الغضروف.
2. تشترك أعضاء الجسم في أنّ جميعها:
   - أ. يحتوي أنواع الخلايا نفسها.
   - ب. مكون من أنواع عدة من الخلايا.
   - جـ. مشتق من الإكتودرم.
   - د. يمكن اعتباره جزءًا من الجهاز الدوري.
3. التجويف الذي يحتوي على المعدة هو:
   - أ. البريتوني. ب. الشغافي.
   - جـ. البلّوري. د. الصدري.
4. تقوم الأنسجة الطلائية بكل ما يأتي باستثناء:
   - أ. تشكيل الحواجز أو الحدود.
   - ب. امتصاص المواد الغذائية في الجهاز الهضمي.
   - جـ. نقل المعلومات في الجهاز العصبي المركزي.
   - د. السماح بتبادل الغازات في الرئة.
5. تتشكل الغدد الصماء والغدد خارجية الإفراز من النسيج:
   - أ. الطلائي. ب. الضام.
   - جـ. العصبي. د. العضلي.
6. الأنسجة الضامة تضم مجموعة متباينة من الخلايا. ومع ذلك، فإنها تشترك جميعها في:
   - أ. الشكل المكعب. ب. القدرة على إنتاج الهرمونات.
   - جـ. القدرة على الانقباض. د. وجود المادة البينية خارج الخلايا.
7. التهاب المفاصل الروماتيزمي هو أحد أمراض المناعة الذاتية الذي يهاجم بطانة المفاصل في الجسم. الخلايا التي تبطن هذه المفاصل، والتي يسبب تدميرها أعراض الالتهاب هي:
   - أ. خلايا العظم. ب. خلايا الدم الحمراء.
   - جـ. خلايا الغضروف. د. الصفائح الدموية.
8. تختلف الخلايا العضلية عن خلايا الثدييات "النموذجية" في:
   - أ. تحتوي أنوية عدة. ب. بها ميتوكوندريا.
   - جـ. ليس لها غشاء بلازمي. د. ليست مشتقة من نسيج جنيني.
9. من الأمثلة على مواقع العضلات الملساء:
   - أ. بطانة الأوعية الدموية. ب. قزحية العين.
   - جـ. جدار القناة الهضمية. د. كل ذكر.
10. افترض أن فيروسًا غريبًا وصل إلى الأرض، يدمر الجهاز العصبي بمهاجمته تراكيب العصبونات. التركيب الذي سيكون منيعًا ضد هذا الهجوم هو:
    - أ. المحور. ب. الزوائد الشجرية.
    - جـ. خلايا الدبق العصبي. د. كل هذه التراكيب عُرضة لهجوم الفيروس.
11. وظيفة خلايا الدبق العصبي هي:
    - أ. نقل الرسائل بين الجهازين العصبي الطرفي والمركزي.
    - ب. دعم العصبونات وحمايتها.
    - جـ. تنبيه انقباض العضلات.
    - د. خزن الذاكرة.
12. الأجهزة ذات العلاقة بتواصل المعلومات وتكاملها تشمل كلًّا مما يأتي باستثناء:
    - أ. الجهاز العصبي. ب. جهاز المناعة.
    - جـ. جهاز الغدد الصماء. د. الجهاز الحسي.
13. هناك طريقة أخرى لوصف وظائف الأجهزة؛ الهضمي والتنفسي والدوري، وهي أنها أجهزة:
    - أ. للدفاع. ب. للتواصل وتكامل المعلومات.
    - جـ. للدعم والحركة. د. للتنظيم والإدامة.
14. الاتزان الداخلي:
    - أ. عملية ديناميكية.
    - ب. يصف الحفاظ على البيئة الداخلية للجسم.
    - جـ. ضروري للحياة.
    - د. كل ما ذكر.
15. الوصف الصادق للتغذية الراجعة الإيجابية هو:
    - أ. إذا ازدادت درجة حرارة غرفتك، فإن جهاز التدفئة يزيد من إنتاجه للهواء الساخن.
    - ب. إذا شربت الكثير من الماء، فإنك ستنتج الكثير من البول.
    - جـ. إذا ارتفعت أسعار وقود السيارات، فإن السائقين سيقللون من طول رحلاتهم.
    - د. إذا شعرت بالبرد، فإن جسمك يبدأ بالارتعاش.

أسئلة تحدٍّ

1. افترض أنك اكتشفت مرضًا جديدًا يؤثر في امتصاص المواد الغذائية في القناة الهضمية، ويسبب مشكلات في الجلد. هل يمكن أن يؤثر مرض واحد في هذين النسيجين؟ كيف يمكن أن يحدث ذلك؟
2. أي الأجهزة العضوية له علاقة بالتنظيم وبالإدامة؟ لماذا تعتقد أن الأجهزة مرتبطة مع بعضها بهذه الطريقة؟
3. لقد شعرنا جميعًا يومًا ما بعضة الجوع. هل الجوع منبه للتغذية الراجعة الإيجابية أم السلبية؟ صف خطوات الاستجابة لهذا المنبه.
4. لماذا يوصف الاتزان الداخلي بأنه عملية ديناميكية؟

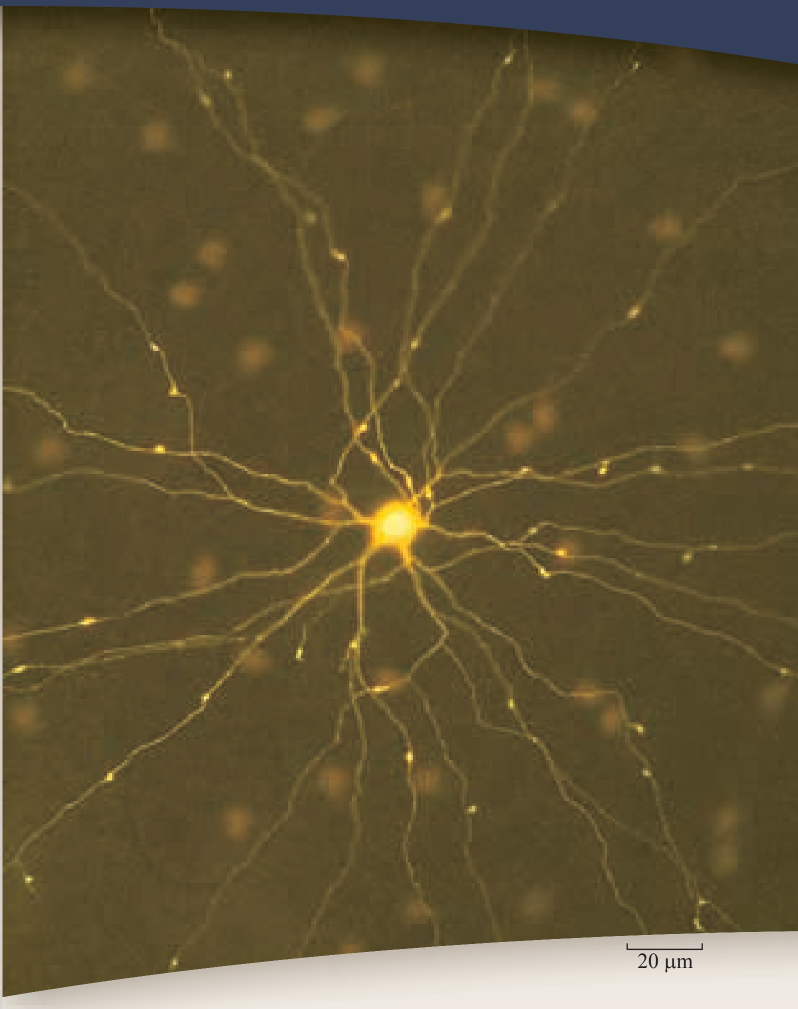
هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع .www.ravenbiology.com لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™

الفصل 44

الجهاز العصبي

The Nervous System



مقدّمة

تستخدم الحيوانات جميعها باستثناء الإسفنج شبكة من الخلايا العصبية لتجمع المعلومات عن ظروف الجسم والبيئة الداخلية، ولمعالجة هذه المعلومات وتكاملها، ولتصدر أوامر لعضلات الجسم وغدده. وكما رأينا في الفصل 43، فإن الاتزان الداخلي للجسم يتم عن طريق دورات التغذية الراجعة السلبية التي تحافظ على الظروف ضمن مدى ضيق. إن آليات التغذية السلبية لا تتضمن رصد المنبهات المناسبة فقط، بل نقل هذه المعلومات من أجل بدء الاستجابة. والجهازُ العصبيُّ المكون من عصبونات كالتي تظهر في الصورة المجاورة نظامٌ سريع للاتصال، ونقل المعلومات. وهو جزء من أنظمة التغذية الراجعة الكثيرة في الجسم.

موجز المفاهيم

44-1 تنظيم الجهاز العصبي

- *الجهاز العصبي المركزي هو "مركز السيطرة".*
- *الجهاز العصبي الطرفي يجمع المعلومات، وينجز الاستجابات.*
- *تركيب العصبونات يدعم وظيفتها.*
- *الخلايا الداعمة تشمل خلايا شوان وخلايا الدبق قليلة الزوائد.*

44 -2 آليات انتقال السيال العصبي عبر الغشاء البلازمي

- *يوجد فرق جهد كهربائي عبر الغشاء البلازمي.*
- *الجهود المتدرجة تغيرات صغيرة تعزز أو تلغي بعضها بعضًا.*
- *يحدث جهد الفعل عندما تصل إزالة الاستقطاب حد العتبة.*
- *تسري جهود الفعل على طول محور العصبون.*
- *طريقتان لزيادة سرعة السيال العصبي.*

44 -3 التشابك العصبي: حيث تتواصل العصبونات مع خلايا أخرى

- *نوعا التشابك العصبي: كهربائي وكيميائي.*
- *كثير من المركبات الكيميائية المختلفة تعمل نواقل عصبية.*
- *على العصبون بعد التشابكي أن ينسق ويكامل المعلومات الصادرة من تشابكات عصبية عدة.*
- *تؤدي النواقل العصبية دورًا في الإدمان على العقاقير.*

44 -4 الجهاز العصبي المركزي: الدماغ والحبل الشوكي

- *عندما أصبحت الحيوانات أكثر تعقيدًا أصبحت أجهزتها العصبية كذلك.*
- *دماغ الفقريات له ثلاثة أقسام رئيسة.*
- *الدماغ الأمامي للإنسان يظهر قدرة استثنائية على معالجة المعلومات.*
- *يمكن السيطرة على الوظائف المعقدة لدماغ الإنسان في مناطق محددة منه.*
- *ينقل الحبل الشوكي الرسائل، ويسيطر على بعض الاستجابات مباشرة.*

44-5 الجهاز العصبي الطرفي: العصبونات الحسية والحركية

- *يتكون الجهاز العصبي الطرفي من جزأين: بدني وذاتي.*
- *يسيطر الجهاز العصبي البدني على الحركات.*
- *الجهاز العصبي الذاتي يسيطر على الوظائف اللاإرادية من خلال جزأيه.*
- *تتوسط بروتينات G استجابات الخلايا للإشارات الذاتية.*

1-44 تنظيم الجهاز العصبي

على الحيوان أن يكون قادرًا على الاستجابة للمنبهات البيئية. فالذبابة تهرب لمجرد اقتراب مطرقة صفع الذباب منها، وقرون استشعار القريدس تتحرى عن الغذاء، فيتحرك القريدس في اتجاهه. ولكي تُنجز هذه الوظائف، فإن على الحيوانات امتلاك **مستقبلات حسّية Sensory receptors** ترصد المنبهات، **وأعضاء مستجيبة حركية Motor effetors** تستطيع الاستجابة بها. في معظم قبائل اللافقريات، وكل طوائف الفقريات ترتبط المستقبلات الحسية بالأعضاء المستجيبة الحركية عن طريق الجهاز العصبي.

الجهاز العصبي المركزي هو "مركز السيطرة"

كما وصفنا في الفصل الـ 43، يتكون الجهاز العصبي من عصبونات وخلايا داعمة. ويبين (الشكل 44-1) أنواع العصبونات الثلاثة. ففي الفقريات، تحمل **العصبونات الحسية Sensory neurons** (أو العصبونات الواردة) سيالات من المستقبلات الحسية إلى الجهاز العصبي المركزي المكون من الدماغ والحبل الشوكي. في حين تحمل **العصبونات الحركية Motor neurons** (أو العصبونات الصادرة) سيّالات من الجهاز المركزي إلى الأعضاء المستجيبة -العضلات والغدد. هناك نوع ثالث من العصبونات موجود في الجهاز العصبي لمعظم اللافقريات وللفقريات جميعها: **العصبونات البينية Interneurons** (أو العصبونات الرابطة). توجد العصبونات البينية في الدماغ والحبل الشوكي للفقريات، حيث تساعد على إنجاز أفعال انعكاسية أكثر تعقيدًا، ووظائف ارتباطية متقدمة كالتعلم والتذكّر.

الجهاز العصبي الطرفي يجمع المعلومات وينجز الاستجابات

تشكل العصبونات الحسية والحركية معًا الجهاز العصبي في الفقريات. تشكل العصبونات الحركية التي تنبه العضلات الهيكلية للانقباض؛ **الجهاز العصبي البدني** (الجسمي) **Somatic nervous system**، أما تلك العصبونات التي تنظم نشاط العضلات الملساء والقلبية، والغدد، فتكون **الجهاز العصبي الذاتي Autonomic nervous system**.

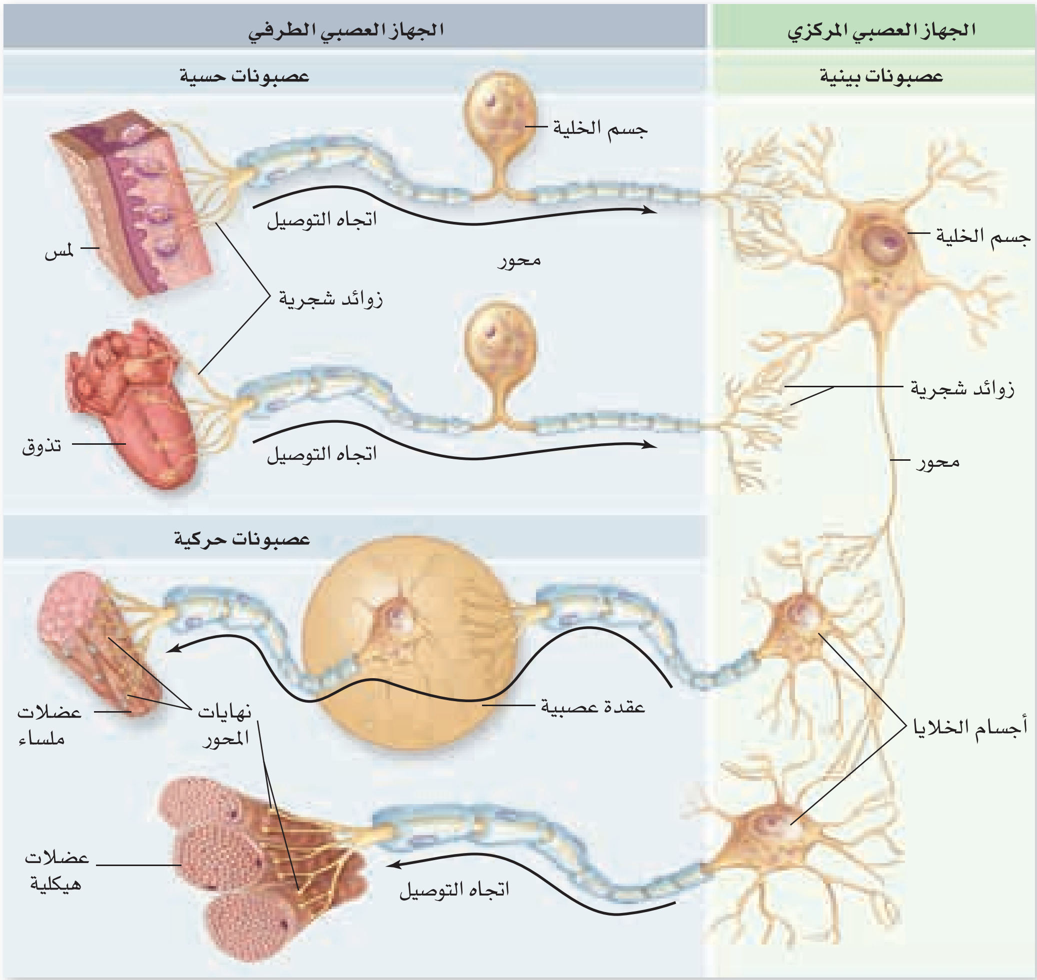
يمكن تقسيم الجهاز الذاتي إلى قسمين أيضًا هما: **الودي Sympathetic**، **ونظير الودي Parasympathetic**. هذان القسمان يوازنان بعضهما في تنظيم كثير من الأجهزة العضوية. ويبين (الشكل 44-2) العلاقات بين أجزاء الجهاز العصبي المختلفة في الفقريات.

تركيب العصبونات يدعم وظيفتها

معظم العصبونات لها الهندسة الوظيفية نفسها على الرغم من مظهرها المتباين (الشكل 44-3). **فجسم الخلية Cell body** هو منطقة متوسعة من السيتوبلازم تحتوي النواة. ويمتد من جسم الخلية واحد أو أكثر من امتدادات سيتوبلازمية تدعى **الزوائد الشجرية Dendrites**. تمتلك العصبونات الحركية والبينية (الرابطة) عددًا كبيرًا من الزوائد الشجرية بالغة التفرع، فتمكن

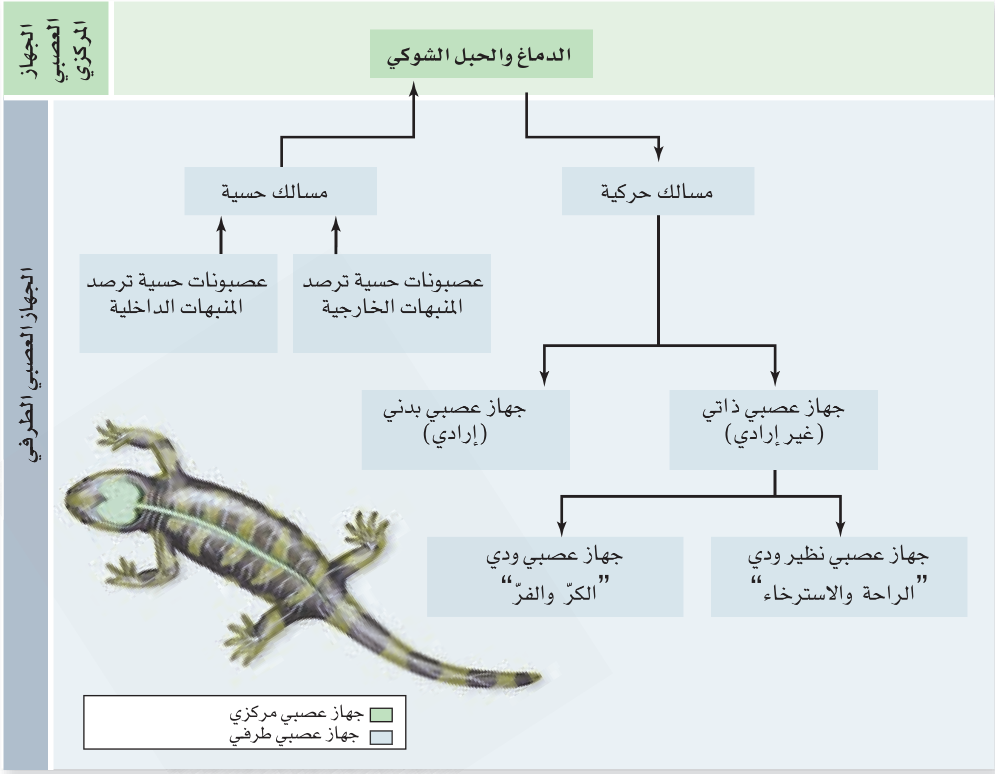
الشكل 44–1

ثلاثة أنواع من العصبونات. يشكل الدماغُ والحبلُ الشوكي الجهازَ العصبيَّ المركزيَّ في الفقريات، في حين تشكل العصبوناتُ الحسيةُ والحركيةُ الجهازَ العصبيَّ الطرفيَّ. تنقل العصبوناتُ الحسيةُ في الجهاز الطرفي المعلوماتِ حول البيئة إلى الجهاز المركزي. وتقدم العصبوناتُ البينيةُ وصلاتٍ بين العصبونات الحسية والحركية. أما العصبونات الحركية للجهاز الطرفي فتنقلُ السيالات أو الأوامر إلى العضلات والغدد (المستجيبات).



الشكل 44-2

أقسام الجهاز العصبي في الفقريات. الأقسام الرئيسة هي الجهاز العصبي المركزي والطرفي. يشكل الدماغ والحبل الشوكي الجهاز المركزي، أما الجهاز الطرفي فيتكون من كل شيء خارج الجهاز المركزي، وهو يقسم إلى مسالك حسية وأخرى حركية. ترصد المسالك الحسية المنبهات الخارجية والداخلية. تقسم المسالك الحركية إلى جهاز عصبي بدني يحفز العضلات الإرادية (كتلك التي تتحكم في حركة الهيكل العظمي) وجهاز عصبي ذاتي يحفز العضلات اللاإرادية (كالعضلات الملساء التي تسيطر على حركة الغذاء في القناة الهضمية). الجهازان العصبيان الودي ونظير الودي هما جزء الجهاز الذاتي، وهما يسببان أفعالًا متعاكسة.



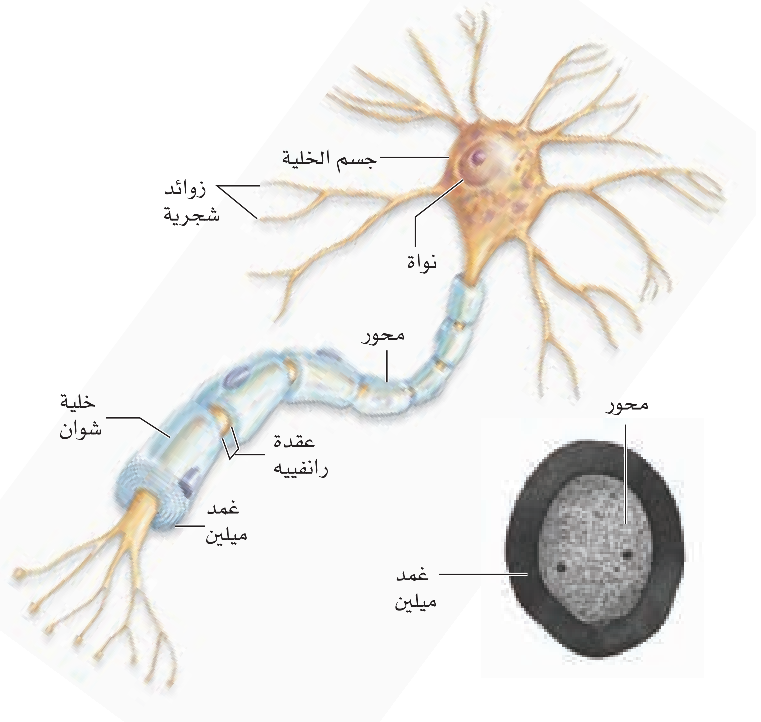
بذلك الخلية من استقبال المعلومات من مصادر مختلفة وعدة في الوقت نفسه. بعض العصبونات لها امتدادات تنبعث من الزوائد الشجرية تدعى أشواكًا شجرية *Dendritic spines* تزيد من المساحة السطحية المتوافرة لاستقبال المنبهات.

يقوم سطح الخلية بتكامل المعلومات الواردة إليه من الزوائد الشجرية، فإذا كان تهيج الغشاء من هذه المعلومات كافيًا، فإن الخلية ستطلق سيالات تنتقل بعيدًا عن جسم الخلية على طول **المحور Axon**. كل عصبون له محور واحد يغادر جسم الخلية، على الرغم من أن المحور قد يتفرع لتنبيه عدد من الخلايا. المحور قد يكون طويلًا، فالمحاور التي تسيطر على العضلات في قدم المرء يمكن أن يتجاوز طولها مترًا، والمحاور التي تمتد بين جمجمة الزرافة وحوضها يصل طولها ثلاثة أمتار.

الخلايا الداعمة تشمل خلايا شوان وخلايا الدبق قليلة الزوائد

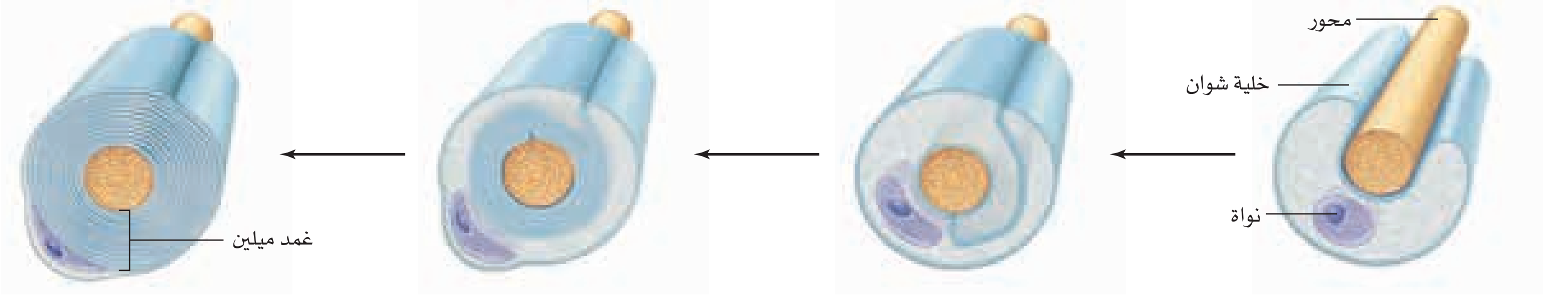
تُدعَّم العصبونات تركيبًا ووظيفيًّا عن طريق خلايا داعمة يطلق عليها اسم **خلايا الدبق العصبي Neuroglia**. هذه الخلايا التي يبلغ حجمها عشر حجم العصبونات، ويبلغ عددها عشر مرات قدر عدد العصبونات تخدم وظائف متعددة بما في ذلك تزويد العصبونات بالمواد الغذائية، وإزالة الفضلات الضارة من العصبونات، وهَدْي المحاور في أثناء هجرتها، والقيام بوظائف مناعية.

يوجد نوعان مهمان من خلايا الدبق في الفقريات هما **خلايا شوان Schwann cells** و**خلايا الدبق قليلة الزوائد Oligodendrocytes** وكلاهما يكون **الغمد الميليني Myelin sheath** الذي يحيط بمحاور كثير من العصبونات. تشكل خلايا شوان غمد الميلين في الجهاز العصبي الطرفي، في حين تشكل خلايا الدبق قليلة الزوائد غمد الميلين في الجهاز المركزي. تقوم هذه الخلايا بلف نفسها، في أثناء التكوين الجنيني مرات عدة حول كل محور لتشكل غمد الميلين، الذي يشكل غطاءً عازلًا يتكون من طبقات متعددة من الأغشية المتراصة (الشكل 44-4).



الشكل 44-3

تركيب عصبون نموذجي في الفقريات. يمتد من جسم الخلية كثير من الزوائد الشجرية التي تستقبل المعلومات، وتنقلها إلى جسم الخلية. ويوجد محور واحد ينقل السيالات بعيدًا عن جسم الخلية. كثير من المحاور مغلفة بغمد ميلين، حيث تعزل طبقات متعددة من الأغشية المحور. يتقطع الغمد بفجوات صغيرة، تدعى عقد رانفييه، على فترات منتظمة. تشكل خلايا شوان الغمد في الجهاز الطرفي (كما هو مبين لهذا العصبون) في حين تشكل امتدادات من خلايا الدبق قليلة الزوائد غمد ميلين في الجهاز المركزي.



الشكل 44–4

تكوين غمد ميلين حول محور طرفي. يتشكل غمد الميلين بالتفاف متعاقب لأغشية خلية شوان حول المحور.

تدعى المحاور التي تمتلك غمد ميلين محاور مغمدة (ذات أغماد)، في حين تدعى المحاور التي لا تمتلك الغمد (غيرَ مغمدة). تشكل المحاور المغمدة في الجهاز المركزي **المادةَ البيضاء White matter** أمّا الزوائد الشجرية وأجسام الخلايا غير المغمدة فتشكل **المادةَ الرمادية Gray matter**. تجتمع المحاور المغمدة في الجهاز الطرفي في حزم، وتجتمع الأسلاك في كابل، لتشكل **الأعصاب Nerves**.

تقطع ثغرات صغيرة تدعى **عقد رانفييه Nodes of ranvier** (انظر الشكل 44-3) غمد الميلين على فترات مقدارها 1 -2 ميكرومتر. وسنناقش دور غمد الميلين في توصيل السيال في الجزء الآتي.

تشكل العصبونات وخلايا الدبق العصبي الجهاز العصبي المركزي والطرفي في الفقريات. تؤدي العصبونات الحسية والحركية والبينية أدوارًا مختلفة في الجهاز العصبي. معظم العصبونات لها مكونات وظيفية متشابهة، هي: الزوائد الشجرية، وجسم الخلية، والمحور. تساعد خلايا الدبق العصبونات على أداء وظائفها، على الأقل بتكوين غمد الميلين.

2-44 آلية انتقال السيال العصبي عبر الغشاء البلازمي

تعتمد وظيفة العصبون على النفاذية القابلة للتغير للأيونات. فعند التنبيه، تنتشر تغيرات كهربائية في الغشاء البلازمي، وتسري في جزء من الخلية إلى آخر. وتهيئ هندسة العصبون الآليات التي تُنتج، وتنشر هذه التغيرات في الجهد الكهربائي للأغشية.

تعتمد الآليات الفريدة للعصبونات بشكل أساسي على وجود بروتينات ناقلة متخصصة في الأغشية وعلى كيفية تنشيط هذه البروتينات. وسنفحص أولًا بعض الخصائص الكهربائية الأساسية المشتركة في الأغشية البلازمية لمعظم الخلايا الحيوانية، ثم لنرَ كيف تعمل هذه الخصائص في العصبونات.

يوجد فرق جهد كهربائي عبر الغشاء البلازمي

لقد تعلمت في البداية شيئًا عن فرق جهد غشاء الخلية في الفصل الـ 5؛ حيث ناقشنا آنذاك نقل الأيونات عبر غشاء الخلية. فرق جهد الغشاء شبيه بفرق الجهد الكهربائي الذي يوجد بين قطبي بطارية مصباح يد أو بطارية سيارة. فأحد القطبين موجب والثاني سالب. يوجد فرق جهد كهربائي، بصورة مماثلة، عبر كل غشاء خلية حية. وجانب الغشاء المعرض للسيتوبلازم يشكل القطب السالب، في حين يشكل الجانب المعرض للسائل خارج الخلايا القطب الموجب.

يحافظ العصبون على **فرق جهد الراحة Resting potential** عندما لا يكون منبهًا. وحيث إن الخلية صغيرة، فإن فرق جهد غشائها يكون صغيرًا أيضًا، إذ يتراوح فرق جهد الراحة لغشاء عصبونات الفقريات بين 40- إلى 90- مليفولت، أو 0.04 إلى 0.09 من الفولت. وفي الأمثلة التي سنضربها، وفي الأشكال المستخدمة في هذا الفصل، سوف نستخدم قيمة معدل فرق جهد الراحة على أنه 70- مليفولت. والإشارة السالبة تشير هنا إلى أن داخل الخلية يكون سالبًا بالنسبة إلى خارجها.

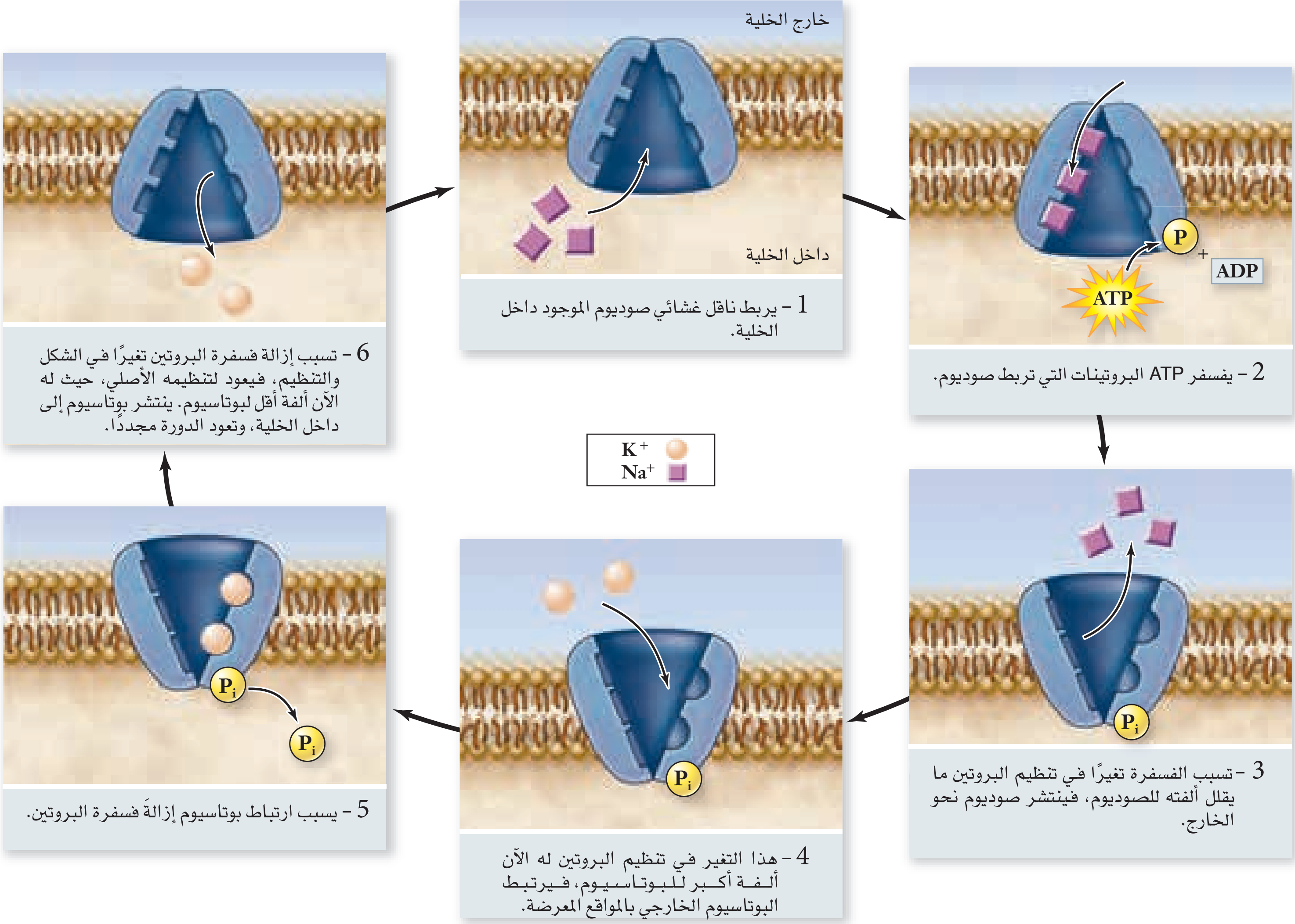
المساهمون في فرق جهد الغشاء

يكون داخل الخلية أغنى بالشحنات السالبة من خارجها بسبب عاملين:

1. **مضخة الصوديوم - بوتاسيوم**، التي وصفت في الفصل الـ (5)، تقوم بإحضار أيوني بوتاسوم إلى داخل الخلية مقابل كل ثلاثة أيونات Na^+ تضخها للخارج (الشكل 44 - 5). يساعد هذا في إقامة فرق تركيز ثم المحافظة عليه، حيث يسبب ارتفاعًا في تركيز K^+ وانخفاضًا في تركيز Na^+ داخل الخلية، ويسبب تركيزًا مرتفعًا للصوديوم ومنخفضًا للبوتاسيوم خارج الخلية.
2. **قنوات التسريب الأيونية** الموجودة في غشاء الخلية للبوتاسيوم أكثر عددًا منها للصوديوم. قنوات تسريب الأيونات هي بروتينات غشائية تشكل ثقوبًا خلال الغشاء، وتسمح بتدفق أيونات معينة (مثل K^+ و Na^+) داخل الخلية وخارجها. ونظرًا لأن هناك قنوات أيونية أكثر لأيون K^+ فإن انتشار هذا الأيون خارج الخلية هو أسهل من انتشار Na^+ إلى داخلها.

هناك قوتان تعملان على الأيونات من أجل إقامة فرق جهد الراحة:

1. فرق الجهد الكهربائي الذي ينتج بسبب التوزيع غير المتساوي للشحنات.
2. الفرق في تركيز الأيونات الذي ينتج بسبب التراكيز غير المتساوية للجزيئات بين جانبي الغشاء.



الشكل 44-5

مضخة صوديوم -بوتاسيوم. تنقل هذه المضخة ثلاثة أيونات صوديوم لخارج الخلية، وفي الوقت نفسه تنقل أيوني بوتاسيوم إلى داخلها. يتطلب هذا الناقل النشط فسفرة وطاقة من ATP.

فرق جهد الراحة: التوازن بين الفرقين

ينشأ فرق جهد الراحة بسبب فعل مضخة صوديوم-بوتاسيوم والنفاذية التفاضلية للغشاء لصوديوم وبوتاسيوم الناتجة بسبب القنوات التسربية. فالمضخة تنقل ثلاثة أيونات Na^+ إلى الخارج مقابل أيوني K^+ نحو الداخل، ما يؤدي إلى اضطراب قليل في توازن الأيونات الموجبة خارج الخلية. هذا الأمر له تأثير ضئيل فقط، لكن فرق التركيز الذي تسببه المضخة سيكون بالغ الأهمية؛ فتركيز K^+ سيكون أعلى بكثير داخل الخلية منه خارجها ما يقود إلى تسرب K^+ خلال قنوات K^+ التسريبية المفتوحة. وحيث إن الغشاء غير منفذ للأيونات السالبة التي يمكن أن تعاكس وتوازن هذا التسرب (الفوسفات العضوية والأحماض الأمينية والبروتينات بشكل أساسي)، فإن ذلك سيقود إلى بناء شحنة موجبة خارج الغشاء وشحنة سالبة داخله. إن فرق الجهد الكهربائي هذا سيشكل قوة تجذب أيونات K^+ ثانية داخل الخلية. يقود التوازن بين قوة الانتشار والقوة الكهربائية إلى **فرق جهد الاتزان Equilibrium potential** (الجدول 44-1). وبأخذ الشغل الذي تنجزه كل نوع من القوى في الحسبان، فإننا نستطيع اشتقاق تعبير كمي لفرق جهد

الجدول 44-1	المكونات الأيونية للسيتوبلازم وللسائل خارج الخلايا			
الأيون	**التركيز في السائل خارج الخلايا (مليمول)**	**التركيز في السيتوبلازم (مليمول)**	**النسبة (خارج الخلايا: السيتوبلازم)**	**فرق جهد التوازن (مليفولت)**
Na^+	150	15	10: 1	+ 60
K^+	5	150	1: 30	- 90
Cl^-	110	7	1: 15	- 70

التوازن يدعى معادلة نيرنست. فبافتراض وجود أيون واحد موجب وشحنته تساوي +1 فإن معادلة نيرنست تصبح:

$$E_K = 58 \text{ mV} \log([K^+]_{out}/[K^+]_{in})$$

وسيكون فرق جهد التوازن حسابيًّا للبوتاسيوم هو 90- مليفولت (انظر الجدول 44-1)، قريبًا من القيمة المقيسة، وهي 70- مليفولت. وستكون القيمة المحسوبة لصوديوم هي 60+ مليفولت، وهي من الواضح بعيدة جدًا عن القيمة المقيسة لجهد الراحة، ولكن تسرب كميات قليلة من Na^+ إلى الخلية سيكون مسؤولًا عن انخفاض جهد الراحة للغشاء إلى 70- مليفولت، وهي القيمة الملاحظة. يمكن قياس جهد الراحة لغشاء عصبون ورؤيته وتصويره باستخدام جهاز فولتميتر، وزوج من الأقطاب يوضع أحدها خارج الخلية والآخر داخلها (الشكل 44-6).

إن تفرد العصبونات عند مقارنتها بمعظم أنواع الخلايا لا يكمن في إنتاجها لفرق جهد الراحة والحفاظ عليه، بل في الاضطراب المفاجئ والمؤقت لفرق جهد الراحة الذي يحدث استجابة للمنبهات. يمكن ملاحظة نوعين من التغيرات عند التنبيه، هما: الجهود المتدرجة، وجهود الفعل.

الجهود المتدرجة تغيرات صغيرة تعزز أو تلغي بعضها بعضًا

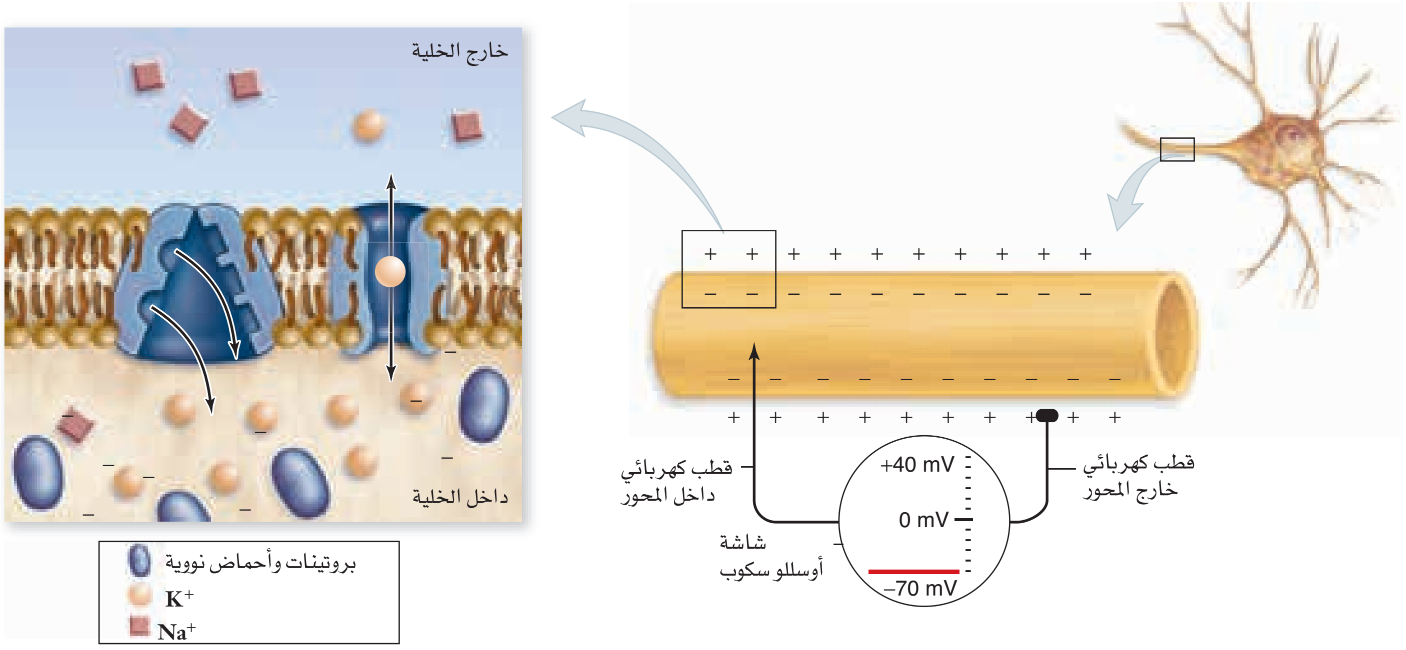
الجهود المتدرجة Graded potentials تغيرات صغيرة آنية في فرق جهد الغشاء وسببها تنشيط طائفة من بروتينات القنوات تدعى **قنوات أيونية مُبوبة Gated ion channels** وكما قدمنا في الفصل الـ(9)، فإن القنوات المبوبة تتصرف كالباب الذي يمكن فتحه وغلقه، وليس كالقنوات التسربية التي تكون مفتوحة باستمرار. إن تركيب القنوات الأيونية المبوبة مشابه لما لو أن لها شكلين متبادلين، بحيث يمكن أن تكون مفتوحة، فتسمح بمرور الأيونات، أو أن تكون مغلقة، فلا تسمح بمرورها. كل قناة مبوبة هي انتقائية؛ لأنها تسمح بعبور نوع واحد فقط من الأيونات عندما تكون مفتوحة، وتكون معظم القنوات المبوبة مغلقة في الخلية الطبيعية في أثناء الراحة.

القنوات المبوبة كيميائيًّا

في معظم العصبونات، تستجيب القنوات الأيونية المبوبة في الزوائد الشجرية لارتباط جزيئات الترميز بها (الشكل 44-7، انظر أيضًا الشكل 9 4-أ). يشار إلى هذه القنوات إنها مبوبة كيميائيًّا أو مبوبة بالرابط. والرابط هو مجموعة كيميائية يمكن أن تتعلق بجزيء أكبر لتنظيم وظيفته، أو المساهمة بها. وعندما ترتبط الروابط مؤقتًا ببروتينات الغشاء المستقبلة أو بالقنوات، فإنها تحدث تغيرًا في شكل البروتين، وهكذا تفتح القناة الأيونية. تعمل الهرمونات والنواقل العصبية كروابط؛ إذ تستحث فتح قنوات مبوبة بالرابط، وتسبب تغيرات في نفاذية الغشاء البلازمي ما يؤدي إلى تغيرات في فرق جهد الغشاء.

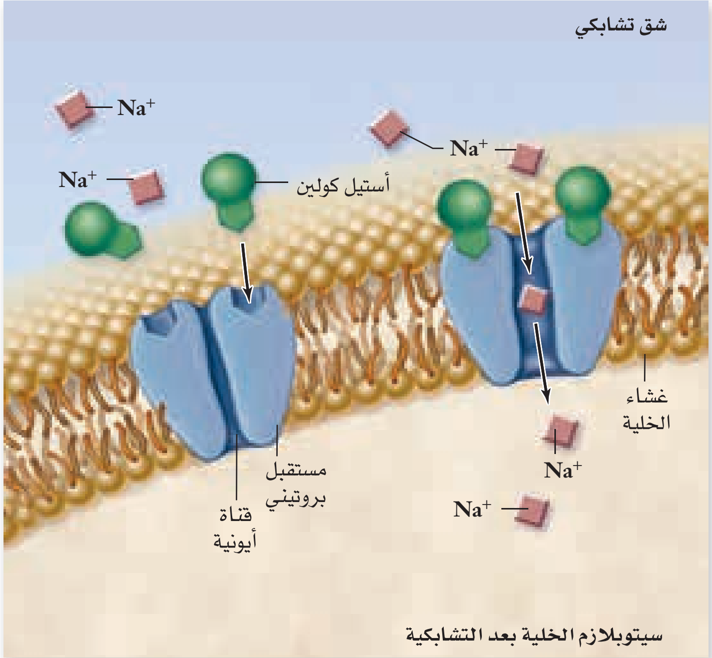
إزالة الاستقطاب وزيادته

يمكن قياس التغيرات في النفاذية على هيئة إزالة استقطاب في فرق جهد الغشاء أو زيادته. تجعل **إزالة الاستقطاب Depolarization** فرق جهد الغشاء أقل سلبية (أكبر إيجابية) أمّا **زيادة الاستقطاب Hyperpolarization** فتجعل فرق جهد الغشاء أكثر سلبية. فمثلًا، سيكون تغير فرق الجهد من 70- مليفولت إلى 65- مليفولت إزالة استقطاب، في حين يكون التغير من 70- مليفولت إلى 75- مليفولت زيادةً في الاستقطاب.



الشكل 44-6

تأسيس فرق جهد الراحة للغشاء وإدامته. يستخدم جهاز فولتميتر له قطب موضوع داخل غشاء المحور وقطب آخر خارج الغشاء. يكون فرق الجهد الكهربائي داخل الغشاء 70- مليفولت بالنسبة إلى خارجه. تغادر أيونات بوتاسيوم الخلية عن طريق قنوات تسربية بسبب الانتشار مع فرق التركيز. ولا تستطيع البروتينات والأحماض النووية المشحونة بشحنة سالبة داخل الخلية مغادرتها، بل إنها تجلب أيونات موجبة مثل K^+ من خارج الخلية. يُنتج هذا التوازن بين القوة الكهربائية وقوة الانتشار فرق جهد الراحة. وتحافظ مضخة صوديوم -بوتاسيوم على الاتزان بمعاكسة أثر تسرب أيونات صوديوم إلى الخلية، وتسهم في فرق جهد الراحة بإزالة 3 أيونات صوديوم مقابل كل أيوني بوتاسيوم ينقلان للداخل.



الشكل 44−7

قناة أيونية مبوّبة كيميائيًا. مستقبل أستيل كولين هو قناة مبوبة كيميائيًا، تستطيع ربط الناقل أستيل كولين. يسبب ارتباط أستيل كولين فتح القناة لتسمح لأيونات الصوديوم بالتدفق إلى داخل الخلية بالانتشار.

تُنتج هذه التغيرات الصغيرة في فرق جهد الغشاء جهودًا متدرجة؛ لأن حجمها يعتمد إما على قوة المنبه، أو على كمية الرابط المتوافرة للارتباط بالمستقبلات. تتضاءل فروق الجهد هذه في مقدارها عندما تنتشر بعيدًا عن نقطة نشوئها. يمكن أن تضاف جهود إزالة الاستقطاب أو زيادته إلى بعضها لتضخم من أثر بعضها أو لتقلله، تمامًا كما يحدث عندما تجتمع موجتان معًا بتطابق لتكوّنا موجة أكبر، أو عندما تلغي إحداهما الأخرى عندما تلتقي قمة إحداهما مع قعر الأخرى. تدعى قابلية الجهود المتدرجة على الاتحاد **التجميع Summation** (الشكل 44−8). وسنعود لهذا الموضوع في الجزء الآتي بعد أن نناقش طبيعة جهد الفعل.

يحدث جهد الفعل عندما تصل إزالة الاستقطاب حد العتبة

عندما تصل إزالة الاستقطاب حدًّا معينًا (55− مليفولت في بعض محاور الثديات) ينتج سيال عصبي أو **جهد فعل Action potential** في المنطقة التي ينشأ فيها المحور من جسم الخلية. يدعى مستوى إزالة الاستقطاب الذي تحتاج إليه الخلية لإنتاج جهد الفعل **فرق جهد العتبة Threshold potential**. تُقرِّب إزالة الاستقطاب العصبون نحو جهد العتبة، في حين تُبعد زيادة الاستقطاب العصبون عن جهد العتبة.

ينتج جهد الفعل بفعل طائفة أخرى من القنوات الأيونية؛ **القنوات الأيونية المبوبة بفرق الجهد Voltage-gated ion channels**. تفتح هذه القنوات وتغلق استجابة لتغيرات في فرق جهد الغشاء، حيث ينشأ تدفق الأيونات التي تتحكم بها هذه القنوات جهد الفعل.

توجد القنوات المبوبة بفرق الجهد في العصبونات، وفي الخلايا العضلية. وهناك قناتان مختلفتان تُستخدمان لإيجاد جهد الفعل في العصبونات، هما: **قنوات الصوديوم المبوبة بفرق الجهد voltage-gated Na^+ channels** و**قنوات البوتاسيوم المبوبة بفرق الجهد voltage-gated K^+ channels**.

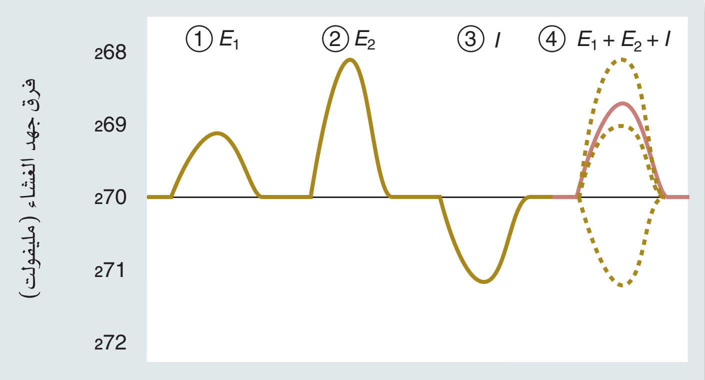
قنوات الصوديوم والبوتاسيوم المبوبة بفرق الجهد

إن سلوك قنوات الصوديوم المبوبة بفرق الجهد أكثر تعقيدًا من سلوك قنوات البوتاسيوم، ولهذا سنناقشها أولًا. للقناة بوابتان: بوابة تنشيط وبوابة تعطيل. عندما تكون الخلية في حالة راحة، تكون قناة التنشيط مغلقة، وقناة التعطيل مفتوحة. وعندما يصل فرق الجهد حد العتبة، تفتح قناة التنشيط بسرعة مؤدية إلى دخول الصوديوم إلى الخلية بسبب فرق التركيز والفرق الكهربائي. بعد مدة وجيزة جدًا، تغلق قناة التعطيل، فيتوقف تدفق أيونات Na^+ وتصبح القناة في حالة تعطيل مؤقت. تعاد القناة إلى حالة الراحة بإغلاق قناة التنشيط وفتح قناة التعطيل ثانية. ويكون نتيجة هذا السلوك تدفق لحظي مؤقت لأيونات Na^+ ما يسبب إزالة استقطاب الغشاء استجابة لفرق جهد العتبة.

أما قنوات البوتاسيوم فلها قناة تنشيط واحدة تكون مغلقة في أثناء الراحة. تفتح هذه القناة ببطء استجابة لفرق جهد العتبة. وحيث إن تركيز K^+ داخل الخلية هو عالٍ جدًا، وجهد الغشاء الآن أصبح بعيدًا عن جهد الاتزان، فإن ذلك يؤدي إلى خروج K^+ من الخلية. يعاكس تأثير الشحنة الموجبة الخارجة من الخلية أثر قنوات Na^+ ويسبب إعادة استقطاب الغشاء.

تَتَبع التغيرات في جهد الفعل

دعنا الآن نضع الأمور جميعها معًا، ونرى كيف يقود تدفق الأيونات المتغير إلى جهد الفعل. لجهد الفعل ثلاثة أطوار: الارتفاع، والهبوط، والتجاوز (الشكل 44−9).



الشكل 44−8

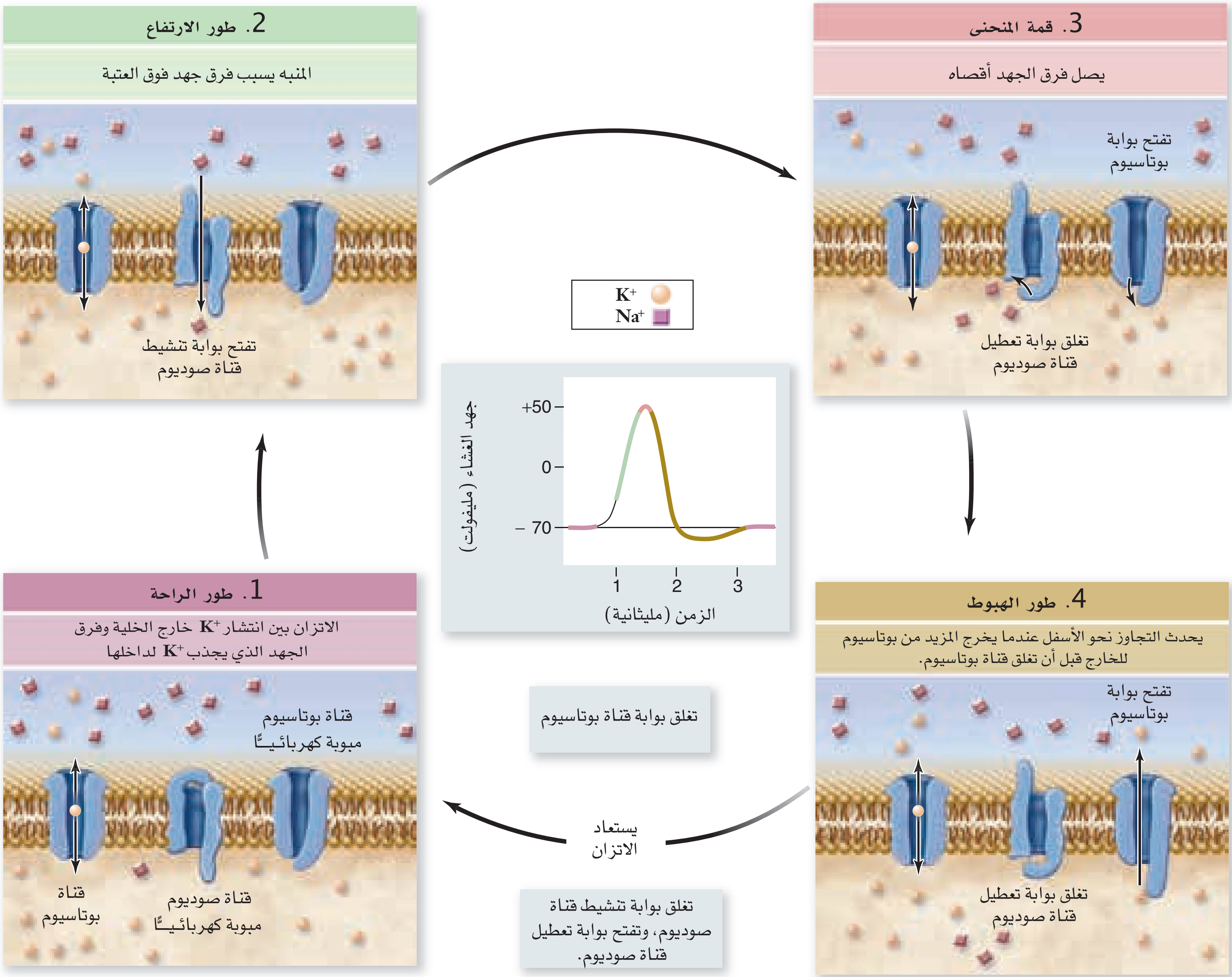
الجهود المتدرجة. تجميع لتغيرات تحت عتبوية في فرق الجهد تنتج عن فتح قنوات أيونية مختلفة مبوبة كيميائيًا (1) منبه مهيج ضعيف (E_1) يسبب إزالة استقطاب أصغر من (2) منبه مهيج أقوى (E_2). (3) منبه مثبط (I) ينتج زيادة استقطاب. (4) إذا وقعت المنبهات الثلاثة قريبة من بعضها زمنيًا، فإن التغير الناتج في القطبية سيكون المجموع الجبري للتغيرات الثلاثة.

عندما يصل جهد غشاء الخلية حد العتبة، فإن فتح قنوات Na^+ بسرعة يؤدي إلى تدفق Na^+ إلى الخلية ما يرفع جهد غشاء الخلية نحو جهد الاتزان للصوديوم (60+ مليفولت). وهذا يظهر على هيئة طور ارتفاع عند النظر إلى جهاز أوسللوسكوب. لكن جهد الغشاء لن يصل أبدًا إلى 60+ مليفولت؛ لأن بوابة التعطيل لقناة الصوديوم ستغلق بسرعة ما ينهي طور الارتفاع. في الوقت نفسه، يؤدي فتح قناة K^+ لتدفق K^+ خارج الخلية ما يسبب إعادة استقطاب الغشاء وظهور طور الهبوط. تبقى قنوات K^+ مفتوحة مدة أطول مما هو ضروري لإعادة فرق جهد الراحة ما يحدث بعض من التجاوز. ويستغرق تسلسل هذه الأحداث كاملة لجهد فعل واحد نحو 1 مليثانية.

طبيعة جهود الفعل

تكون جهود الفعل دائمًا منفصلة، وتوصف بأنها أحداث "كل أو عدم" وأن لها المقدار نفسه.

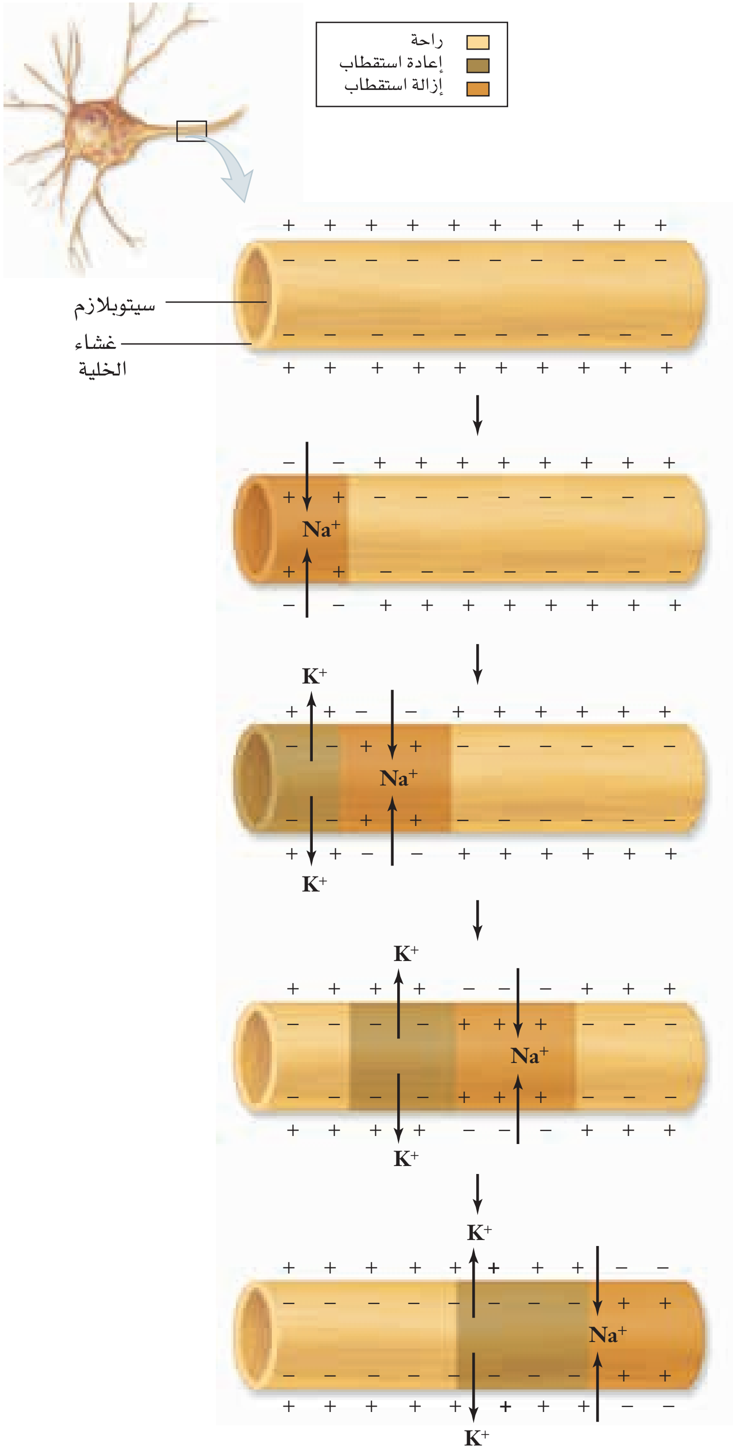
يحدث جهد الفعل عندما تصل الخلية حد فرق جهد العتبة، وليس عندما يكون الغشاء أقل من ذلك الجهد. ولا تضاف جهود الفعل لبعضها، أو يتدخل أحدها في الآخر، كما يحدث في الجهود المتدرجة. وبعدما "تنطلق" قنوات Na^+ (أي تفتح) فإنها تبقى في حالة معطلة مدة إضافية مقدارها مليثانية واحدة إلى أن يعاد فتح بوابة التعطيل، ما يمنع حدوث أي تجميع لجهود الفعل. ويستخدم الجهاز العصبي تكرار جهود الفعل، وليس مقدارها للحصول على معلومات عن شدة المنبه.



الشكل 44–9

جهد الفعل. (1) عند فرق جهد الراحة تكون القنوات الأيونية المبوبة بفرق الجهد مغلقة، ولكن هناك بعض التسرب لأيون K^+. استجابة للمنبه، تبدأ الخلية إزالة استقطاب، وعندما تصل إلى مستوى العتبة ينتج جهد الفعل. (2) تحدث إزالة استقطاب سريعة (الجزء الصاعد من المنحنى) لأن بوابات تنشيط قنوات الصوديوم تفتح سامحة للصوديوم بالانتشار داخل المحور. (3) عند قمة المنحنى، تغلق بوابة تعطيل قناة صوديوم، وتفتح قنوات بوتاسيوم المبوبة بفرق الجهد التي كانت مغلقة سابقًا. (4) عندما تفتح قنوات K^+ تحدث إعادة استقطاب بسبب انتشار K^+ خارج المحور. يحدث بعض التجاوز نحو الأسفل قبل أن يعود الغشاء إلى جهد الراحة الأصلي.

ينتج جهد الفعل بكامله بسبب الانتشار السلبي للأيونات. ومع ذلك، فإنه مع نهاية كل جهد فعل سيحتوي السيتوبلازم على كمية أكثر من Na^+، وكمية أقل من K^+ مما كان عليه في أثناء الراحة. وعلى الرغم من أن عددًا قليلًا نسبيًّا من الأيونات ينتقل مع كل جهد فعل، فإن هذا العدد القليل سيكون له تأثير مهم في النهاية. لهذا، فإن



الشكل 44-10

سريان جهد الفعل في محور غير مغمد. عندما تُنتج منطقة جهد فعل، ويحدث بها انعكاس في القطبية، فإنها تعمل بوصفها منبه إزالة استقطاب للمنطقة اللاحقة في المحور. بهذه الطريقة، يتجدد جهد الفعل عند كل منطقة صغيرة في غشاء المحور غير المغمد.

النشاط المستمر لمضخة صوديوم- بوتاسيوم يعوض عن هذه التغيرات. لذا، على الرغم من أن النقل النشط ليس مطلوبًا لإحداث جهود الفعل، فإنه مطلوب للحفاظ على فروق تركيز الأيونات.

تسري جهود الفعل على طول محور العصبون

إن حركة جهد الفعل على طول المحور لا تتم بتدفق الأيونات من قاعدة المحور حتى نهايته. فبدلًا من ذلك، ينشأ جهد الفعل عند قاعدة المحور، ثم يعاد تكوينه في القطعة المجاورة من الغشاء، وهكذا على طول المحور.

يعكس كل جهد فعل في طور ارتفاعه انعكاسًا في قطبية الغشاء. فالشحنات الموجبة الناتجة عن تدفق Na^+ للداخل تستطيع إزالة استقطاب المنطقة المجاورة من الغشاء إلى حد العتبة، ولهذا تتمكن المنطقة المجاورة من إنتاج جهد فعل خاص بها (الشكل 44-10). في أثناء ذلك، تعيد المنطقة السابقة من الغشاء الاستقطاب ثانية إلى فرق جهد الراحة. وعليه، فإن الإشارة لا تسير في اتجاه الخلف؛ لأن قنوات Na^+ التي كانت قد "أطلقت" توًّا لا تزال في حالة تعطيل، وتكون جامحة (مقاومة) للتنبيه.

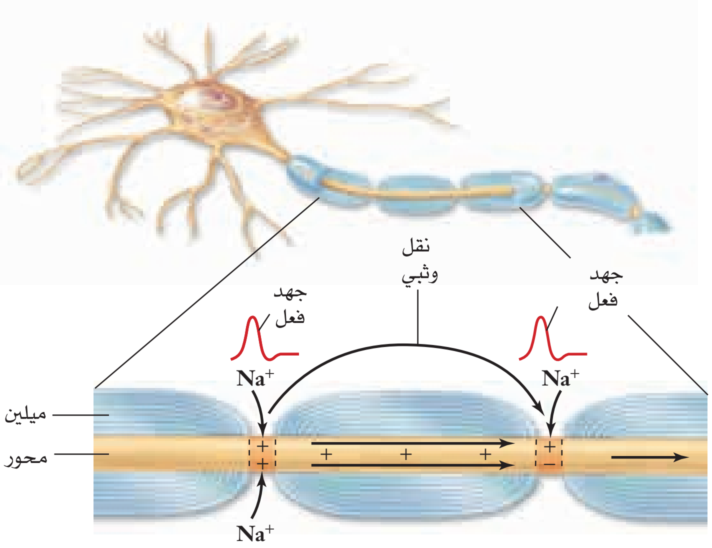
إن سريان جهد الفعل يشبه حركة الجمهور في مدرج كبير، وهم يصنعون "موجة" فالأشخاص يبقون في أماكنهم المحددة عندما يقفون (إزالة استقطاب)، ويرفعون أيديهم (قمة جهد الفعل) ثم يجلسون ثانية (إعادة استقطاب) ثم تنتقل الموجة مع محيط المدرج، ولكن الأشخاص يبقون في أماكنهم.

طريقتان لزيادة سرعة السيال العصبي

تنتقل جهود الفعل دون تناقص في مقدارها (ارتفاعها) بحيث إن آخر جهد فعل عند نهاية المحور سيكون له الحجم نفسه بوصفه أول جهد فعل. وقد طورت الحيوانات طريقتين لزيادة سرعة السيال العصبي. تكون سرعة نقل السيال العصبي أكبر عندما يكون قطر المحور كبيرًا، أو عندما يكون المحور مغمدًا (ذا غمد) (الجدول 44-2).

تؤدي زيادة قطر المحور إلى زيادة سرعة السيالات العصبية بسبب خاصية المقاومة الكهربائية. فالمقاومة الكهربائية تتناسب عكسيًّا مع مساحة المقطع العرضي التي تعتمد على قطر المحور. لذا، فإن المحاور ذات القطر الأكبر لها مقاومة أقل لتدفق التيار. فالشحنات الموجبة التي تحملها أيونات Na^+ تتدفق مسافة أبعد في محور ذي قطر أكبر مما يقود إلى فرق جهد أعلى من العتبة في منطقة أبعد عن نقطة تدفق Na^+ الأصلية.

الجدول 44-2	**سرعات التوصيل في بعض المحاور**		
	قطر المحور (ميكرومتر)	الميلين	سرعة التوصيل (م/ثانية)
محاور الحبَّار العملاقة	500	لا	25
محاور حركية كبيرة لعضلات رِجل الإنسان	20	نعم	120
محاور من مستقبلات الضغط بجلد الإنسان	10	نعم	50
محاور من مستقبلات الحرارة من جلد الإنسان	5	نعم	20
محاور حركية لأعضاء الإنسان الداخلية	1	لا	2



الشكل 44-11

النقل الوثبي في محور ميليني. تنتج جهود الفعل عند عقد رانفييه في المحور المغمد فقط. إذ تسبب كل عقدة إزالة استقطاب العقدة المجاورة لها، بحيث يمكن لجهد الفعل القفز من عقدة إلى أخرى. نتيجة لهذا، فإن النقل الوثبي في المحاور المغمدة يكون أسرع من النقل في المحاور غير المغمدة.

توجد محاور ذات قطر كبير في اللافقريات بشكل رئيس. ففي الحبَّار مثلًا، يُسيطر محور عملاق على استجابة الهرب. ينقل هذا المحور الضخم السيالات العصبية أسرع من بقية محاور الحبّار الأصغر ما يسمح باستجابة هرب سريعة. وقد استخدم كل من هودجكن وهكسلي المحاور العملاقة للحبّار في دراساتهما الرائدة في بث السيال العصبي.

تنقل المحاور المغمدة السيالات بسرعة أكبر من المحاور غير المغمدة؛ لأن جهود الفعل في المحاور المغمدة تنتج فقط عند عقد رانفييه. فجهد الفعل الواحد ينبّه إزالة استقطاب لجهد فعل لاحق، ولكن إزالة الاستقطاب عند عقدة معينة تنتشر بسرعة تحت غمد الميلين لكي تسبب فتح قنوات مبوبة بفرق الجهد عند العقدة المجاورة لها. وهكذا يبدو أن السيال يقفز من عقدة إلى أخرى (الشكل 44 - 11) في عملية تدعى **النقل الوثبي Saltatory conduction**.

ولكي نفهم كيف يسرِّع النقل الوثبي توصيل السيال، دعنا نَعُدْ قليلًا إلى مثال المدرج والجمهور لوصف انتقال جهد الفعل؛ تنتقل الموجة عبر مقاعد مدرج مزدحم عندما يرى المشجعون الناس في المقاطع المجاورة لهم يقفون، ما يدفعهم للوقوف أيضًا. ونظرًا لأن الموجة تقفز عن الأماكن الخالية فإنها تدور حول المدرج بسرعة أكبر لو كان هناك المزيد من الأماكن المجاورة المكتظة، تمامًا كما يفعل جهد الفعل عندما يقفز عن المناطق غير الموصلة المغطاة بالميلين الواقعة بين العقد المعراة.

ينتج التوزيع غير المتساوي للشحنات عبر غشاء الخلية فرق جهد الراحة. ويكون داخل الغشاء مشحونًا بشحنة سالبة مقارنًا بخارجه (جهد فعل الراحة هو 70- مليفولت تقريبًا). الجهود المتدرجة الناتجة عن فتح قنوات أيونية مبوبة بالرابط يمكن أن تزيل استقطاب الغشاء أو تزيد استقطابه، وهذه الجهود يمكن دمجها (تجميع). يحدث جهد الفعل عندما تتجاوز إزالة الاستقطاب قيمة العتبة. جهود الفعل هي أحداث (كل أو عدم)، وهي لا تخضع للتجميع. تسري جهود الفعل على طول المحور، إذ ينبّه جهد فعل معين إزالة استقطاب لجهد الفعل اللاحق. يمكن زيادة سرعة السيالات العصبية بزيادة قطر المحور وبوجود الميلين عليه.

3-44 التشابك العصبي: حيث تتواصل العصبونات مع خلايا أخرى

يصل جهد الفعل بعد مروره على طول المحور، أخيرًا إلى نهاية المحور وإلى تفرعاته جميعها. هذه الفروع قد تشكل مفاصل مع الزوائد الشجرية لعصبونات أخرى، أو لخلايا عضلية، أو لخلايا غدية. تسمى هذه المفاصل بين الخلوية **تشابكات عصبية Synapses**. فالعصبون الذي يبث محوره جهود فعل إلى التشابك العصبي يدعى قبل تشابكي *Presynaptic* والعصبون الذي يتسلّم الإشارة على الجانب الآخر من التشابك بعد تشابكي *Postsynaptic*.

نوعا التشابك العصبي: كهربائي وكيميائي

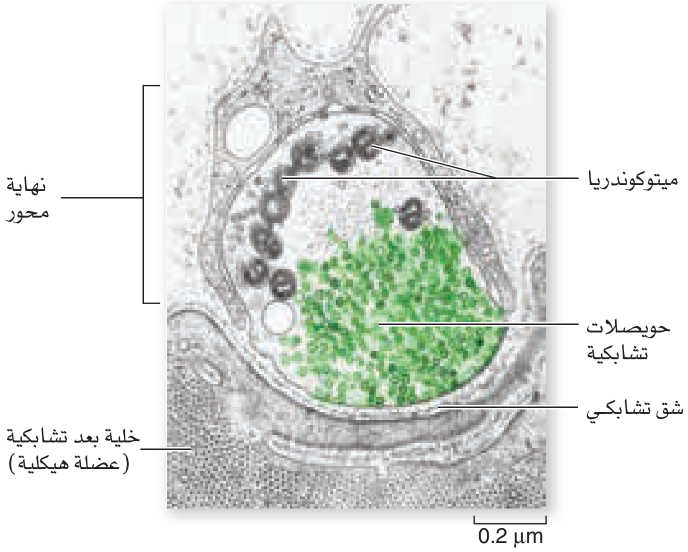
يوجد نوعان أساسيان من التشابكات في الجهاز العصبي للحيوانات: كهربائي وكيميائي. **التشابكات الكهربائية Electrical synapses** تتضمن وصلات سيتوبلازمية مباشرة تشكلها مفاصل فجوية بين العصبونات قبل التشابكية وبعد التشابكية (الفصل الـ 9، انظر الشكل9-17). فالتغيرات في جهد الغشاء بما في ذلك جهود الفعل تمر مباشرة وبسرعة من خلية إلى أخرى خلال المفاصل الفجوية. التشابكات الكهربائية شائعة في الجهاز العصبي للافقريات، ولكنها نادرة بعض الشيء في الفقريات.

الأغلبية العظمى لتشابكات الفقريات هي **تشابكات كيميائية Chemical synapses**. عندما يُنظر إلى التشابك العصبي تحت المجهر الضوئي يبدو، وكأن الخلية قبل التشابكية والخلية بعد التشابكية تتلامسان، ولكن عندما ينظر إليه عن طريق المجهر الإلكتروني، فإن معظمها يمتلك **شقًّا تشابكيًّا Synaptic cleft** وهو حيز ضيق يفصل الخليتين (الشكل 44-12).

تكون نهاية المحور قبل التشابكي منتفخة، وتحتوي كثيرًا من **حويصلات تشابكية Synaptic vesicles**، تكون كل منها مملوءة **بناقل عصبي Neurotransmitter**. وعندما يصل جهد الفعل إلى نهاية المحور، فإنه ينبه فتح قنوات كالسيوم مبوبة بفرق الجهد ما يسبب انتشارًا سريعًا نحو الداخل لأيونات Ca^{2+}. يطلق هذا التدفق لكالسيوم سلسلة معقدة من الأحداث تقود إلى التحام الحويصلات مع الغشاء البلازمي، وإلى تحرر الناقل العصبي بعملية إخراج خلوي (الفصل الـ 5، انظر الشكل 44-13).

وكلما كان تكرار جهود الفعل في المحور قبل التشابكي أعلى، كان عدد الحويصلات التي تحرر محتواها من النواقل العصبية أكبر. ينتشر الناقل العصبي إلى الجانب الآخر من الشق التشابكي، ويرتبط **بمستقبلات بروتينية Receptor proteins** مبوبة كيميائيًّا، أي عن طريق الرابط، موجودة على غشاء الخلية بعد التشابكية. ينتج نشاط هذه المستقبلات جهودًا متدرجة في غشاء الخلية بعد التشابكية.

تشكل النواقل العصبية إشارات كيميائية في وسط نظام كهربائي، وبذا تتطلب سيطرة محكمة على مدة عملها. فالنواقل يجب أن تزال بسرعة من الشق التشابكي؛ لكي تُفسح المجال لنقل إشارة جديدة. وهذا يتم بآليات مختلفة، بما في ذلك



الشكل 44-12

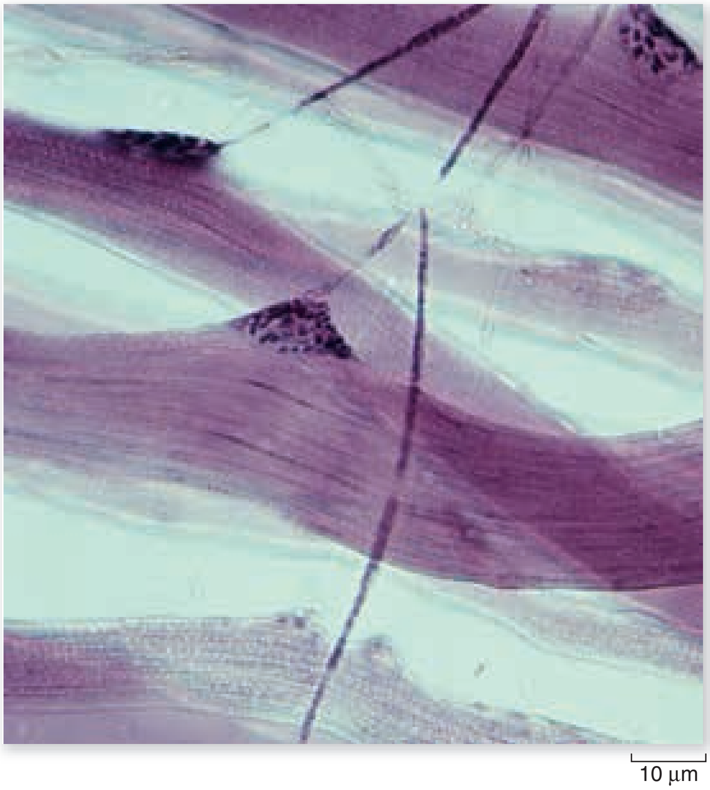
الشق التشابكي. تبين صورة مأخوذة باستخدام المجهر الإلكتروني التشابك العصبي العضلي، وقد جرى تلوين الحويصلات التشابكية باللون الأخضر.

الهضم الأنزيمي في الشق التشابكي، وإعادة تناول جزيئات الناقل من قبل العصبونات وأخذها عن طريق خلايا الدبق العصبي.

وقد أمكن تحديد هوية أنواع عدة مختلفة من النواقل العصبية التي تعمل بطرق مختلفة. وسنناقش في الجزء الآتي عمل قليل من النواقل الكيميائية المهمة.

كثير من المركبات الكيميائية المختلفة تعمل نواقل عصبية

ليست هناك صفة كيميائية واحدة تُعرف بها النواقل العصبية، على الرغم من أننا نستطيع تجميع بعض الأنواع بناءً على تماثلها الكيميائي. فبعضها، مثل أستيل كولين، له استخدام واسع في الجهاز العصبي خاصة، حيث ترتبط الأعصاب



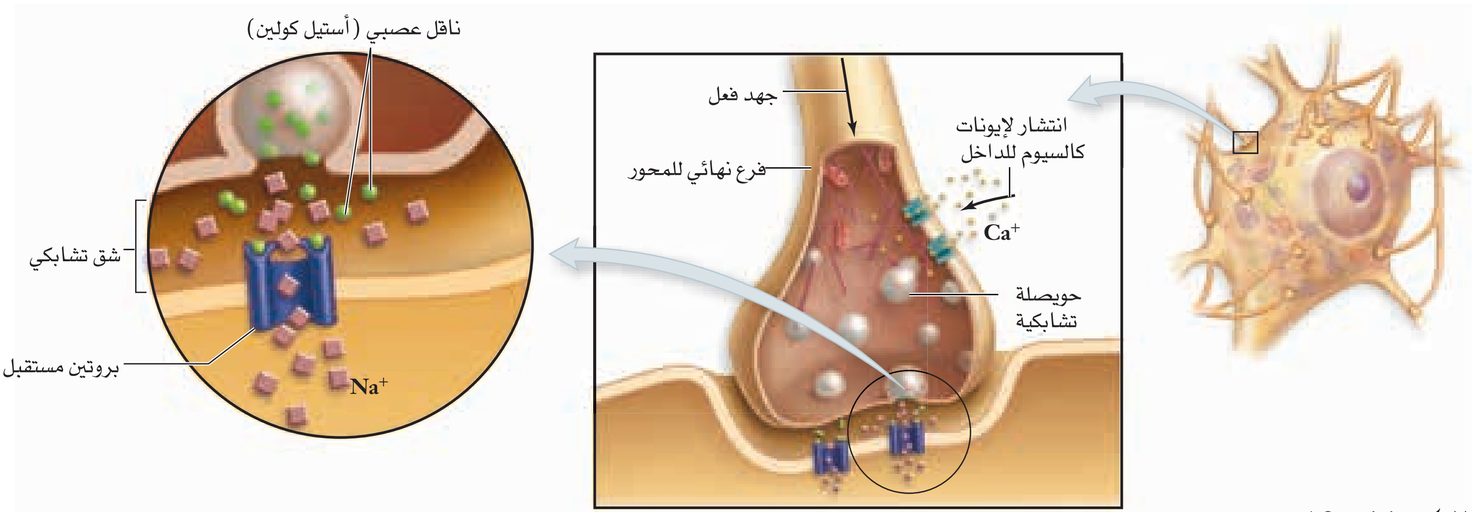
الشكل 44-14

المفاصل العصبية العضلية. تبين هذه الصورة المأخوذة بالمجهر الضوئي محاور تتفرع لتصنع تشابكات عدة مع ألياف عضلية مفردة متعددة.

بالعضلات، أما بعض النواقل الأخرى فتوجد في أنواع محددة من المفاصل فقط، كما في الجهاز العصبي المركزي.

أستيل كولين *Acetylcholine*

أستيل كولين هو الناقل العصبي الذي يعبر التشابك بين عصبون حركي وليف عضلي. هذا التشابك يدعى **المفصل العصبي العضلي Neuromuscular junction** (الأشكال 44-13، 44-14). يرتبط أستيل كولين بمستقبلاته



الشكل 44-13

تحرر الناقل العصبي. تُسبب جهود الفعل الواصلة إلى نهاية المحور انتشار أيونات كالسيوم للداخل، ما يسبب التحام الحويصلات التشابكية مع الغشاء البلازمي، وتحرر النواقل العصبية التي بها (أستيل كولين في هذه الحالة). تنتشر جزيئات الناقل العصبي عبر الشق التشابكي، وترتبط بمستقبلات مبوبة بالرابط إلى الغشاء بعد التشابكي.

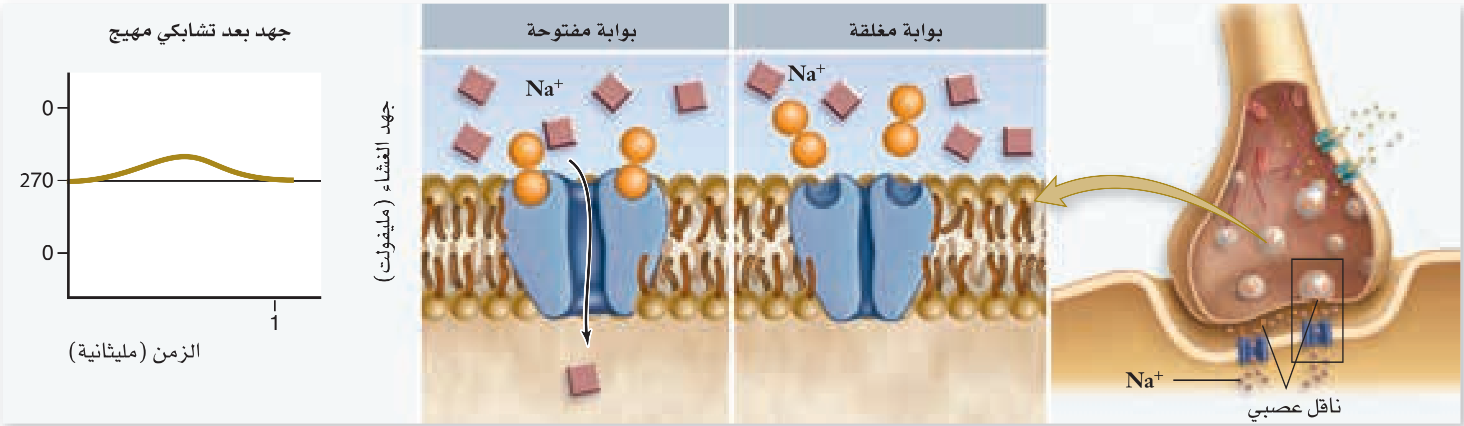
البروتينية على الغشاء بعد التشابكي، ويدفع قنوات أيونية مبوبة بالرابط، تقع ضمن هذه البروتينات، لأن تفتح (انظر الشكل 44-7). نتيجة لذلك، فإن ذلك الموقع على الغشاء بعد التشابكي ينتج إزالة استقطاب (الشكل 44-15أ) تدعى **جهدَ بَعْدَ تشابكي مهيجًا Excitatory post-synaptic potential**. عندما يكون هذا الجهد المهيج كبيرًا بما فيه الكفاية، فإنه يمكن أن يفتح قنوات صوديوم وبوتاسيوم المبوبة بفرق الجهد والمسؤولة عن إنشاء جهد الفعل. وحيث إن الخلية بعد التشابكية في هذه الحالة هي ليف عضلي هيكلي، فإن جهد الفعل الذي تتجه ينبه انقباض العضلة خلال آليات سنناقشها في الفصل الـ (47).

ولكي تنبسط العضلة، فإن أستيل كولين يجب أن يُزال من الشق التشابكي. ويتم ذلك عن طريق أنزيم في الغشاء بعد التشابكي يُدعى أستيل كولين إستريز. يشق هذا الأنزيم، وهو من أسرع الأنزيمات المعروفة، مادة أستيل كولين إلى أجزاء غير فعالة. وتشكل غازات الأعصاب ومبيد الحشرات الزراعي باراثيون مثبطات قوية للأنزيم. ففي الإنسان، تستطيع هذه المواد أن تسبب شللًا تشنجيًّا وموتًا إذا أصاب الشلل العضلات التنفسية. وعلى الرغم من أن أستيل كولين يعمل ناقلًا عصبيًّا بين العصبونات الحركية وخلايا العضلات الهيكلية، فإن كثيرًا من العصبونات تستخدم أستيل كولين ناقلًا عند تشابكاتها مع الزوائد الشجرية، أو أجسام العصبونات الأخرى.

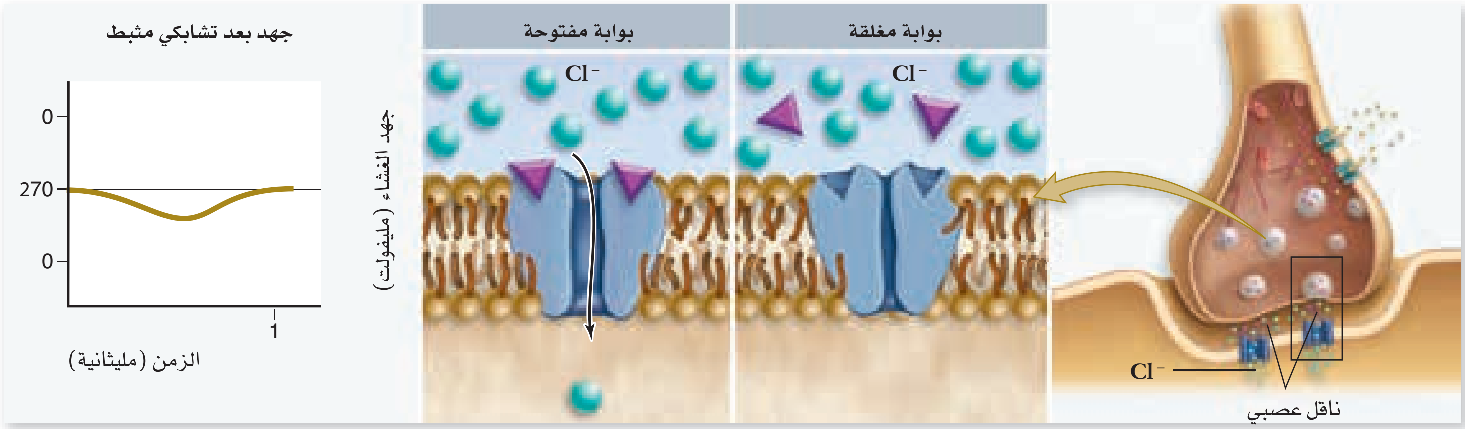
الأحماض الأمينية

يُعدّ **جلوتاميت Glutamate** الناقل العصبي المهيج الرئيس في الجهاز العصبي المركزي للفقريات. تعمل النواقل المهيجة على إنتاج جهود فعل عن طريق جهود بعد تشابكية مهيجة. بعض العصبونات في أدمغة المرضى الذين يعانون مرض هنتنجتون يحدث بها تغيرات تجعلهم فائقي الحساسية لجلوتاميت، ما يؤدي إلى تهتك عصبي.

حمضا **جلايسين Glycine وجابا GABA** (اختصارًا لحمض جاما أمينوبيوتيريك) هما ناقلان عصبيان مثبطان. يسبب هذان الناقلان فتح قنوات مبوبة بالرابط لأيون الكلور الذي له فرق تركيز يحبذ انتشاره إلى داخل العصبون. وحيث إن Cl^- مشحون بشحنة سالبة، فإن عبوره يجعل داخل الغشاء أكثر سلبية مما هو عليه في أثناء الراحة من 70- مليفولت إلى 85- مليفولت مثلاً (انظر الشكل 44-15ب). تدعى زيادة الاستقطاب هذه جهدًا بعد تشابكي تثبيطي، وهي مهمة جدًا للسيطرة على حركات الجسم، وعلى وظائف أخرى للدماغ، ويحدث عقار ديازيبام (الفاليوم) أثره المهدئ وغيره من الآثار بتحسينه لارتباط جابا بمستقبلاته ما يزيد من فعالية جابا عند التشابك.



أ.



ب.

الشكل 44-15

يمكن أن يكون للنواقل العصبية المختلفة تأثيرات مختلفة. أ. يسبب الناقل العصبي المهيج إزالة استقطاب، أو جهدَ بَعْدَ تشابكي مهيجًا. **ب.** يسبب الناقل العصبي المثبط زيادة استقطاب، أو جهدَ بَعْدَ تشابكي مثبطًا.

الأمينات الحيوية *Biogenic amines*

تضم الأمينات الحيوية هرمون إبينفرين (أدرنالين) والناقل العصبي دوبامين ونورإبينفرين وسيروتونين. يُشتق إبينفرين ونورإبينفرين ودوبامين من الحمض الأميني تيروسين، وتقع معًا في تحت مجموعة تدعى كاتيكولأمينات، أما سيروتونين فهو أمين حيوي مُشتق من حمض أميني مختلف هو تربتوفان.

يتحرر **إبينفرين Epinephrine** إلى الدم بوصفه هرمونًا. أما **نورإبينفرين Norepinephrine** فهو يتحرر عند التشابكات العصبية في الجهاز العصبي الودّي (سنناقشه لاحقًا بالتفصيل). إن آثار هذه النواقل العصبية على المستقبلات الهدف مسؤولة عن استجابتي "الكرّ أو الفرّ" اللتين تشملان نبضًا أسرع وأقوى للقلب، وارتفاعًا في تركيز جلوكوز الدم وتحويلًا لتدفق الدم نحو العضلات والقلب.

أما **دوبامين Dopamine** فهو ناقل مهم جدًا، وتستخدمه بعض مناطق الدّماغ للسيطرة على حركات الجسم وعلى وظائف أخرى. إن تهتّك عصبونات معينة محررة لدوبامين يسبب الارتجافات العضلية التي تحدث في أثناء الراحة في مرضى الرّعاش. إن المرضى الذين يعانون الرّعاش يعالجون بمادة L-dopa (اسمها الكامل ثنائي هيدروكسي فينل ألانين) وهي المادة المنتجة لدوبامين. إضافة إلى ذلك، فإن الدراسات تشير إلى أن النشاط الزائد للعصبونات المحررة لدوبامين في مناطق أخرى من الدماغ مرتبط بحالة انفصام الشخصية. ولهذا، فإن الأدوية التي توقف إنتاج دوبامين، أو تمنع أثره مثل مادة كلوربرومازين (ثورازين) المضادة لدوبامين تساعد أحيانًا مرضى الانفصام.

يتدخل **الناقل سيروتونين Serotonin** في تنظيم النوم، وإن له دورًا في بعض الحالات العاطفية. إن النشاط غير الكافي للعصبونات المحررة لسيروتونين قد يكون أحد أسباب الاكتئاب السريري. فالعلاج المضاد للاكتئاب المسمى فلوكسيتين (بروزاك) يمنع إزالة سيروتونين من الشق التشابكي، وتدعى هذه الأدوية مثبطات إعادة تناول سيروتونين الانتقائية.

نواقل عصبية أخرى

تحرر المحاور متعددات ببتيد مختلفة عند التشابك تدعى **الببتيدات العصبية Neuropeptides**. هذه الببتيدات قد يكون لها وظيفة ناقل عصبي نموذجي أو قد يكون لها دور مُهذب وأطول أمدًا على العصبونات بعد التشابكية، وفي الحالة الأخيرة، فإنها تدعى **محورات عصبية Neuromodulators**. عادة، يحرر المحور نوعًا واحدًا من النواقل، لكن كثيرًا منها يمكن أن يحرر ناقلًا عصبيًّا ومحورًا عصبيًّا معًا.

تشكل مادة **Substance P** ببتيدًا عصبيًّا مهمًّا يتحرر عند التشابكات في الجهاز المركزي من قبل العصبونات الحسية التي تنشطها المنبهات المؤلمة. لكن إدراك الألم يمكن أن يختلف اعتمادًا على الظروف. فلاعب كرة القدم المصاب قد لا يشعر بشدة إصابته مثلًا إلا بعد خروجه من الملعب.

تعتمد شدة إدراك الألم جزئيًّا على تأثيرات ببتيدات أخرى تدعى **إنكيفالينات وإندورفينات**. **الإنكيفالينات Enkephalins** التي تتحرر من محاور هابطة من الدماغ على الحبل الشوكي تثبط مرور معلومات الألم نحو الدماغ. كذلك، فإن **الإندورفينات Endorphins** التي تتحرر من عصبونات في جذع الدماغ تمنع الشعور بالألم.

إن الأفيون ومشتقاته من المورفين والهيروين لها تأثير مخفف للألم؛ لأن لها من الشبه من حيث التركيب الكيميائي ما يجعلها ترتبط بشكل طبيعي بمستقبلات إنكيفالين وإندورفين. لهذا السبب، فإن إنكيفالينات وإندورفينات يشار إليها بأنها أفيونات منتجة داخليًّا (داخل الجسم).

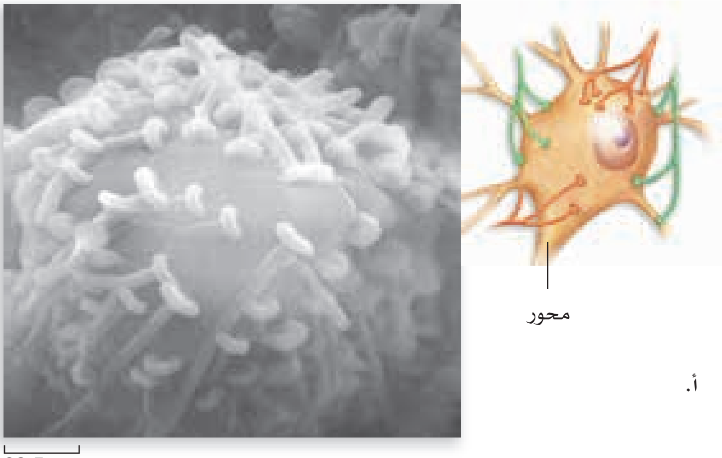
إن مادة **أكسيد النتريك Nitric oxide** هي أول غاز معروف يعمل بوصفه جزيئًا تنظيميًّا في الجسم. ولأن أكسيد النتريك غازٌ، فإنه ينتشر عبر الأغشية؛ لذا لا يمكن خزنه في حويصلات، وهو ينتج بحسب الحاجة من الحمض الأميني آرجنين. ينتشر أكسيد النتريك خارجًا من المحاور قبل التشابكية إلى الخلايا المجاورة بالمرور ببساطة عبر الأجزاء الدهنية من الأغشية البلازمية.

يتحرر أكسيد النتريك في الجهاز العصبي الطرفي من بعض العصبونات التي تغذي: القناة الهضمية، والقضيب، والممرات التنفسية، والأوعية الدموية الدماغية. هذه العصبونات الذاتية تسبب انبساطًا في العضلات الملساء لأعضائها الهدف. يمكن أن يُنتج هذا الانبساط امتلاء النسيج الإسفنجي للقضيب بالدم ما يسبب الانتصاب. ويحرر الدماغ أكسيد النتريك بوصفه ناقلًا عصبيًّا، حيث يبدو أنه يسهم في عمليات التعلم والتذكر.

على العصبون بعد التشابكي أن ينسق ويكامل المعلومات الصادرة من تشابكات عصبية متعددة

تؤثر الأنواع المختلفة من المعلومات الواردة من عدد من العصبونات قبل التشابكية في العصبونات بعد التشابكية في الدّماغ والحبل الشوكي للفقريات. فالعصبون الحركي الواحد في الحبل الشوكي، مثلًا، قد يكون لديه أكثر من 50.000 تشابك عصبي من محاور قبل تشابكية.

يتسلّم كل عصبون بعد تشابكي تشابكات مهيجة وأخرى مثبطة (الشكل 44-16). الجهود بعد التشابكية المهيجة (إزالة استقطاب) والمثبطة (زيادة استقطاب) من هذه العصبونات تتفاعل مع بعضها عندما تصل إلى جسم خلية العصبون. فالجهود المهيجة الصغيرة قد تضاف إلى بعضها لتقرب جهد الغشاء من العتبة، بينما تُطرح الجهود المثبطة من الأثر المزيل للاستقطاب للجهود المهيجة، مبعدة



الشكل 44-16

تكامل الجهود بعد التشابكية المهيجة والمثبطة يتم عند جسم الخلية العصبية. أ. التشابكات التي تصنعها بعض المحاور مهيجة (أخضر)، والمحاور التي تصنعها محاور أخرى مثبطة (أحمر). التأثير الجمعي لهذه الإشارات الواردة يقرر ما إذا كان غشاء محور الخلية بعد التشابكية قد جرت إزالة استقطابه بدرجة كافية لإنتاج جهد الفعل أم لا. ب. صورة مأخوذة باستخدام المجهر الإلكتروني لجسم عصبون، وعليه تشابكات هائلة.

بذلك جهد الغشاء عن الوصول إلى جهد العتبة. تدعى هذه العملية **التكامل التشابكي Synaptic integration**. وبسبب خاصية الكل أو العدم لجهد الفعل، فإن العصبون بعد التشابكي سيعمل بوصفه مفتاحًا كهربائيًّا؛ إما أن يدار، أو أن يبقى مغلقًا. ويجري التعبير عن المعلومات على هيئة نمط من النشاط عبر الزمن، لكن عندما يتسلّم كل عصبون إشارة إما أن يُطلق جهودَ فعل أو لا يطلق أبدًا.

إن الأحداث هي التي تقرر ما إذا كان العصبون سيطلق جهود فعل بالغة التعقيد، وقد تشمل كثيرًا من العصبونات بعد التشابكية. وهناك طريقتان يمكن لغشاء الخلية أن يصل بهما إلى فرق جهد العتبة: أن تُنتِج زوائد شجرية عدة مختلفة جهودًا بعد تشابكية مهيجة يؤدي تجميعها إلى الوصول إلى فرق جهد العتبة، أو أن تُطلقَ زائدةٌ شجريةٌ واحدةٌ عددًا متكررًا من جهود مهيجة يؤدي تجميعها إلى الوصول إلى جهد العتبة. تُدعى العمليةُ الأولى **التجميعَ المكانيَّ Spatial summation** والثانية **التجميعَ الزمانيَّ Temporal summation**.

في التجميع المكاني، تضاف الجهود بعد التشابكية المتدرجة التي تنتجها الزوائد بسبب تنبيهها بعصبونات قبل تشابكية مختلفة، التي نتجت في الوقت نفسه، إلى بعضها لتنتج فرق جهد فوق مستوى العتبة. لا يُشترط أن تكون كل هذه الإشارات القادمة بصورة جهود متدرجة مهيجة، بل يكفي أن يكون فرق الجهد الناتج عن تجميع الجهود المهيجة والجهود المثبطة أعلى من فرق جهد العتبة. وعندما يصبح الغشاء عند قاعدة المحور مُزال الاستقطاب لدرجة أعلى من العتبة، فإنه يُنتج جهد فعل، ويرسلُ سيالًا عصبيًّا على طول المحور.

أمّا في التجميع الزماني، فيمكن أن تُنتج زائدة شجرية واحدة إزالة استقطاب كافية لإنتاج جهد فعل إذا ما أنتجت جهودًا مهيجة متقاربة في الزمن لكي تجتمع معًا، وتصل إلى درجة أعلى من العتبة. إن الجهد بعد التشابكي المهيج النموذجي قد يستمر إلى 15 مليثانية تقريبًا. ولهذا، فلكي يحدث تجميع زماني يجب أن يصل السيال اللاحق في زمن أقل من هذا الزمن. فإذا أُنتجت أعداد كافية من الجهود بعد التشابكية المهيجة لترفع جهد الغشاء عند قاعدة المحور إلى ما فوق العتبة فإن السّيال سيسري.

إن التمييز بين هاتين الطريقتين من التجميع يشبه ملء حفرة في الأرض بالتراب يمكن استخدام معاول عدة تضيف التراب في الحفرة في الوقت نفسه لملئها، أو أن يُستخدم معول واحد يضيف التراب بسرعة أعلى لملء الحفرة، وعندما تمتلئ الحفرة سيطلق العصبون جهد الفعل.

تؤدي النواقل العصبية دورًا في الإدمان على العقاقير

عندما تتعرض خلايا معينة من الجهاز العصبي، بشكل ثابت، لمنبه ينتج إشارة كيميائية مدة طويلة، فإن الخلايا تفقد قدرتها على الاستجابة لذلك المنبه، وهي عملية تدعى **التعوّد Habituation**. ولعلك تألف هذا النوع من فقد الحساسية؛ فعندما تجلس على كرسي مثلًا يتضاءل وعيك بوجود الكرسي بعد مدة من الزمن.

تكون بعض الخلايا العصبية معرضة بشكل خاص أكثر من غيرها لفقد الحساسية هذا. فإذا تعرضت البروتينات المستقبلة ضمن التشابكات العصبية لمستويات من جزيئات الناقل العصبي ولمدد طويلة، فإن الخلايا بعد التشابكية غالبًا ما تستجيب بإنقاص عدد المستقبلات البروتينية في غشائها. هذه التغذية الراجعة وظيفة طبيعية في العصبونات جميعها، وهي واحدة من آليات عدة تطورت لجعل الخلية أكثر فعالية. في هذه الحالة، تعدل الخلية عدد المستقبلات بإنقاصها بسبب توافر الكثير من الناقل العصبي المنبه.

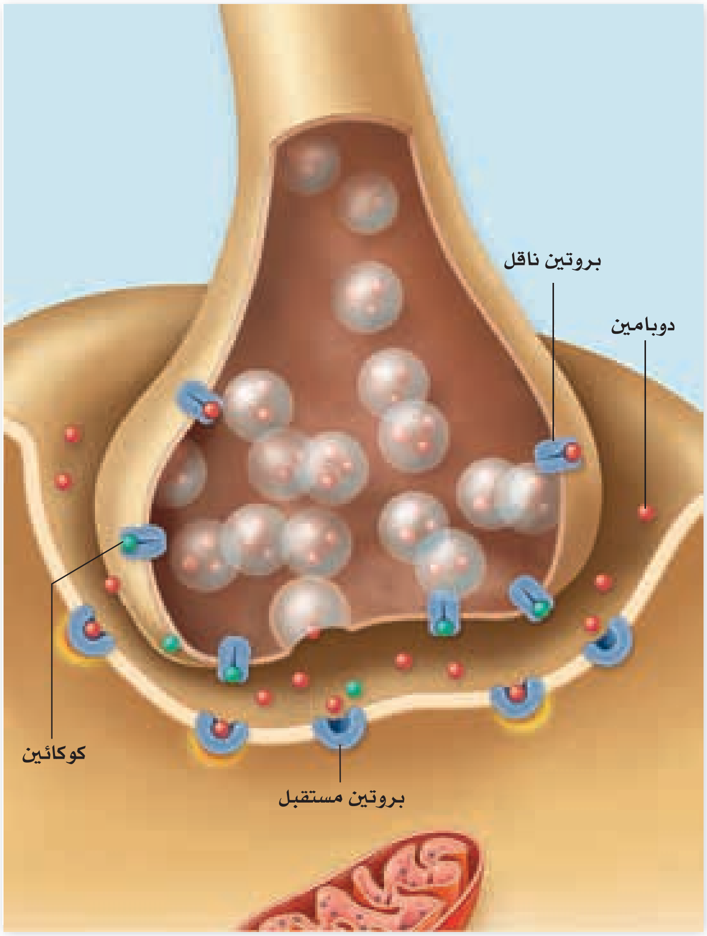
وفي حالة تأثيرات النواقل العصبية الاصطناعية التي تنتجها الأدوية، فإن استخدام الدواء مدة طويلة يعني الحاجة إلى المزيد من الدواء للحصول على التأثير نفسه.

الكوكائين *Cocaine*

يسبب عقار كوكائين تراكم كميات كبيرة بصورة غير طبيعية، من الناقل العصبي عند التشابك مدة طويلة. فهو يؤثر في عصبونات موجودة في "دوائر النشوة" في الدماغ (في الجهاز الطرفي الحَلَقي، سيوصف لاحقًا).

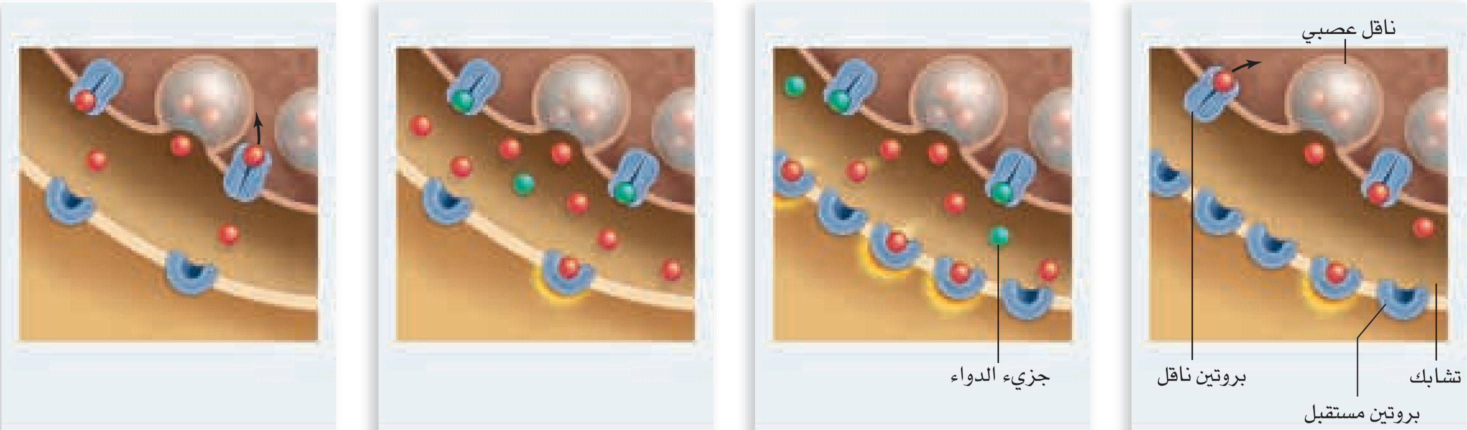
تستخدم هذه الدوائر الناقل العصبي دوبامين. يرتبط كوكائين ببروتينات ناقلة موجودة على الأغشية قبل التشابكية تزيل دوبامين من الشق التشابكي في الأحوال الطبيعية. لهذا، فإن دوبامين يبقى في الشق التشابكي مسببًا إطلاق العصبونات بشكل متكرر. وتضيف الإشارات الجديدة مزيدًا من دوبامين، ما يسبب تحفيز دوائر النشوة بشكل متكرر (الشكل 44-17).

عند التعرض المطوّل لدوبامين، تقلل عصبونات الجهاز الطرفي (الحلقي) من عدد مستقبلات دوبامين (الشكل 44-18). وهكذا يصبح من يستخدم كوكائين



الشكل 44-17

كيف يغير كوكائين الأحداث عند التشابك العصبي. عندما يرتبط كوكائين بالبروتين الناقل لدوبامين، فإنه يمنع إعادة تناول دوبامين. لهذا، فإن الناقل العصبي سيبقى مدة أطول عند التشابك، ويستمر في تنبيه الخلية بعد التشابكية. وهكذا يعمل كوكائين على تعميق الشعور بالنشوة.



1. إعادة تناول الناقل العصبي عن طريق الناقل في التشابك العادي.

2. تعطل جزيئات الدواء الناقل، وتسبب زيادة تنبيه غشاء الخلية بعد التشابكية.

3. تتكيف الخلية العصبية لزيادة التنبيه بإنقاص عدد المستقبلات.

4. يجعل إنقاص عدد المستقبلات التشابك أقل حساسية عندما يزال الدواء.

الشكل 44–18

إدمان العقاقير. (1) تؤثر بعض الأدوية في العصبون بتغييرها إعادة تناول الناقل العصبي الطبيعية. (2) إذا عطّل جزيء العقار إعادة تناول الناقل العصبي، فإن الزيادة الناتجة تسبب تنبيه العصبون. (3) يتكيف الجهاز المركزي لزيادة الإطلاق بإنتاجه مستقبلات أقل في الغشاء بعد التشابكي. (4) عند إزالة الدواء، تتعافى إعادة التناول الطبيعية للناقل، وينشئ عدد المستقبلات الأقل مسلكًا عصبيًّا أقل حساسية. من ناحية وظيفية، فإن الطريقة الوحيدة كي يحافظ المرء على الوظائف الطبيعية هي تناول العقار بصورة مستمرة. أما إذا أُزيل العقار بشكل دائم ونهائي، فإن الجهاز العصبي سيتكيف أخيرًا، ويستعيد العدد الأصلي من المستقبلات.

مدمنًا، فحيث أصبح عدد مستقبلات دوبامين المتوافرة الآن قليلًا، فإن مستخدم كوكائين يحتاج الآن إلى المزيد من العقار للحفاظ على مستوى طبيعي من نشاط الجهاز الطرفي (الحلقي).

وعندما يتوقف المدمن عن استخدام كوكائين، فإنه غالبًا ما يعاني حالة إحباط مدمِّرة يصبح معها الشعور بالنشوة مستحيلًا. وتشكل الكيمياء العصبية لمدمن الكوكائين دافعًا قويًّا لكي يسعى إلى الراحة والنجدة بطلب المزيد من العقار. إن كسر هذه الحلقة صعب جدًا، إذ تبلغ نسبة النجاح 50% من الحالات فقط.

النيكوتين *Nicotine*

ليس للنيكوتين ألفة للبروتينات على الغشاء قبل التشابكي، كما للكوكائين، بدلًا من ذلك، فهو يرتبط مباشرة بمستقبلات نوعية على العصبون بعد التشابكي في الدّماغ. وحيث إن نيكوتين لا يكون موجودًا عادة في الدماغ، فلماذا نجد له مستقبلات هناك؟

وجد الباحثون أن مستقبلات نيكوتين هي طائفة من المستقبلات التي تربط طبيعيًّا الناقل العصبي أستيل كولين. يتكون النيكوتين في نباتات التبغ بوصفه ناتجًا ثانويًّا، وهو يؤثر في الجهاز المركزي للحشرات المتغذية على النبات، وهكذا يساعد على حماية النبات. وتُعدّ قدرة نيكوتين على الارتباط ببعض مستقبلات أستيل كولين في الإنسان مصادفة من المصادفات. فعندما يقارن علماء الأعصاب الخلايا العصبية لأدمغة المدخنين مع التي لغير المدخنين، فإنهم يجدون تغيرات في عدد مستقبلات نيكوتين، وفي مستويات RNA المستخدم في صنع هذه المستقبلات. يتكيف الدماغ للتعرض المطول والمزمن للنيكوتين باستجابة سلبية (كمن يخفف من صوت مذياع مرتفع) بطريقتين، هما: (1) بصناعة عدد أقل من المستقبلات التي يرتبط بها نيكوتين، (2) بتغيير نمط تنشيط هذه المستقبلات، أي حساسيتها تجاه التنبيه عن طريق الناقل العصبي.

بعد الاستعمال المطول، يغيِّر نيكوتين من تحرر كثير من النواقل العصبية، بما في ذلك أستيل كولين ودوبامين وسيروتونين. ويشمل التعديل كذلك حساسية المستقبلات في العصبونات بعد التشابكية وعددها. إن إزالة نيكوتين من هذا النظام المعدل (كالتوقف عن التدخين مثلًا) يسبب أعراض انسحاب فيزيائية ونفسية حادة، بما في ذلك رغبة عارمة نحو العقار. تتلاشى أعراض الانسحاب مع الزمن طالما تم تجنب النيكوتين تمامًا. فالجهاز العصبي يعيد التكيف لغياب العقار، ويستعيد وظائفه الطبيعية.

بعد أن لخصنا فسيولوجيا وكيمياء العصبونات والتشابكات، سنتجه الآن لدراسة تركيب الجهاز العصبي للفقريات ابتداءً من الجهاز العصبي المركزي، ثم الجهاز العصبي الطرفي.

التشابكات الكهربائية شائعة في اللافقريات، والكيميائية سائدة في الفقريات. تنقل التشابكات الكهربائية الإشارات عبر مفاصل فجوية. تحرر التشابكات الكيميائية نواقل عصبية تنتشر عبر شق تشابكي ضيق. تم اكتشاف كثير من النواقل العصبية ومعرفتها، مثل أستيل كولين، وإبينفرين، وجلايسين وجابا، والأمينات الحيوية. يجري تكامل لتأثيرات كثير من التشابكات والنواقل العصبية المختلفة من خلال عملية تجميع إزالة الاستقطاب وزيادته.

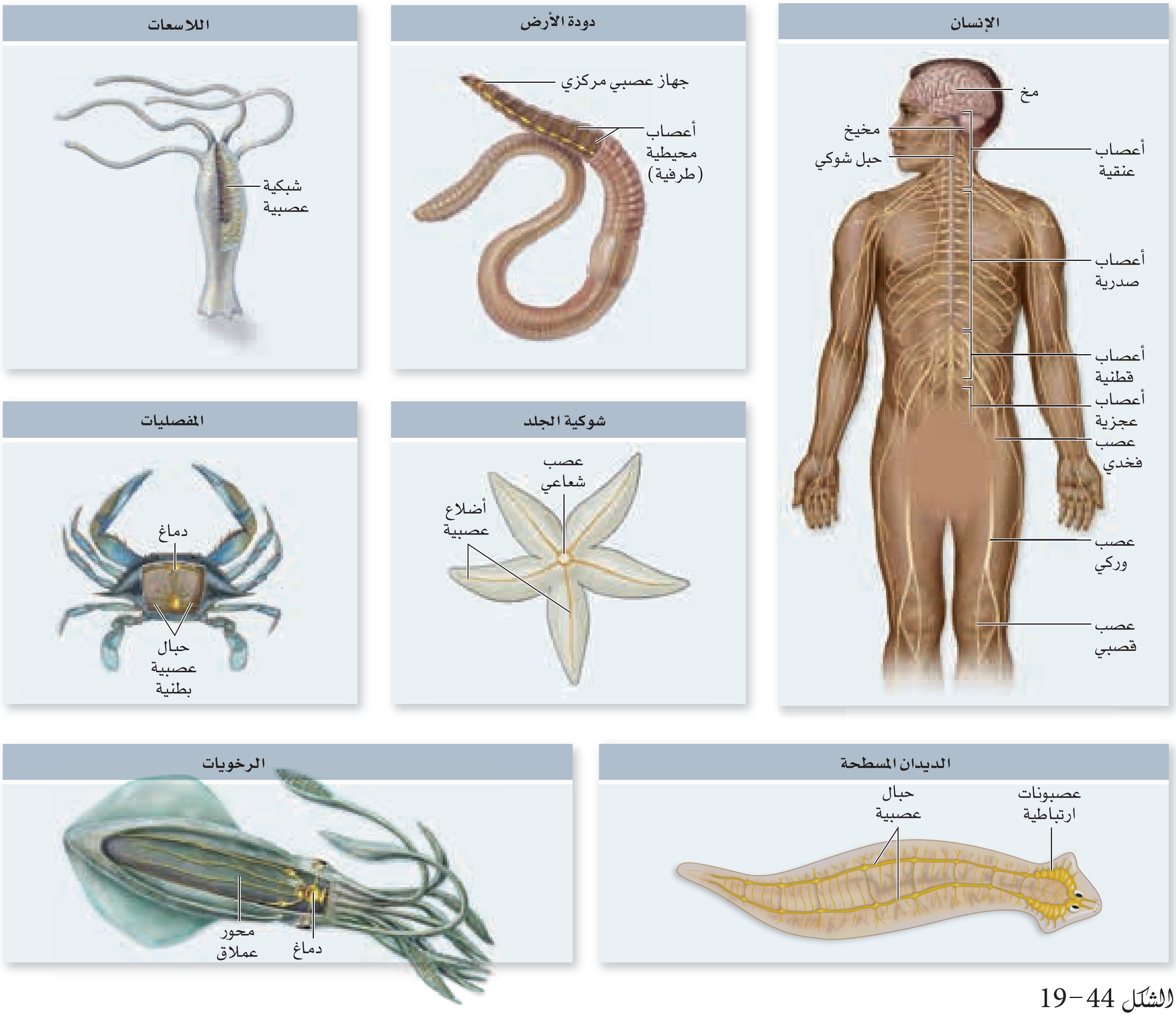
4-44 الجهاز العصبي المركزي: الدّماغ والحبل الشوكي

جهاز الفقريات العصبي المعقد له تاريخ تطوري طويل. في هذا الجزء سنصف التراكيب التي تكوّن الجهاز المركزي، أي الدماغ والحبل الشوكي. لكن من المفيد في البداية أن نراجع نشأة الجهاز العصبي للفقريات وتطوره.

عندما أصبحت الحيوانات أكثر تعقيدًا أصبحت أجهزتها العصبية كذلك

تُعدّ الإسفنجيات القبيلة الرئيسة الوحيدة من بين اللافقريات اللاسيلومية (الفصل الـ 33) التي تفتقر إلى الأعصاب. أبسط الأجهزة العصبية موجود في اللاسعات (الشكل 44-19)، حيث العصبونات بها جميعها متشابهة، وترتبط ببعضها على هيئة شبكة تدعى **شبكة عصبية Nerve net**. ليس هناك نشاط ترابطي، ولا سيطرة على أفعال معقدة، والقليل من التنسيق.

أبسط الحيوانات التي تُظهر نشاطًا ترابطيًا في جهازها العصبي هي الديدان المسطحة حرة السباحة، أو قبيلة الديدان المسطحة، إذ يمتد على طول أجسام هذه الديدان المسطحة حبلان عصبيان يمتد منهما أعصاب طرفية نحو الخارج في اتجاه عضلات الجسم. يلتقي الحبلان العصبيان في مقدمة الجسم، فيشكلان كتلة متضخمة من النسيج العصبي تحتوي عصبونات بينية وتشابكات عصبية تربط العصبونات بعضها ببعض. هذا "الدماغ" يُعدّ جهازًا عصبيًا مركزيًا أثريًا، لكنه يسمح بسيطرة عصبية على استجابات العضلات أكثر تعقيدًا مما هو ممكن في اللاسعات.



الشكل 44-19

تنوع الأجهزة العصبية. تتراوح الأجهزة العصبية في الحيوانات من شبكات عصبية بسيطة، إلى حبال عصبية مزدوجة، وأدمغة بدائية، وحتى أدمغة معقدة، وأجهزة حسية. يرتبط التماثل الجانبي الثنائي مع تركيز النسيج العصبي، والتراكيب الحسية في مقدمة الحبل العصبي. تدعى هذه العملية التطورية ظهور الرأس.

يمكن النظر إلى التغيرات التطورية اللاحقة في الجهاز العصبي كلها على أنها سلسلة من إضافة التفاصيل على الخصائص الموجودة في الديدان المسطحة. فمثلًا تُظهر دودة الأرض، وهي من اللافقريات السيلومية (الفصل الـ 34)، جهازًا مركزيًا يرتبط عن طريق أعصاب طرفية بجميع أجزاء الجسم، وفي المفصليات، يتمركز التنسيق المركزي للاستجابات المعقدة بشكل متزايد في النهاية الأمامية للحبل العصبي. فمع تطور هذه المنطقة، أصبحت تحتوي أعدادًا متزايدة من العصبونات البينية، وتطورت مسالك عصبية تشكل الطرق الرئيسة لنقل المعلومات ضمن الدماغ.

دماغ الفقريات له ثلاثة أقسام رئيسة

يكشف شكلُ صندوق الدماغ الداخلي لمتحجرات عديمة الفكوك، وهي أسماك عاشت منذ 500 مليون سنة (الفصل الـ 35)، الكثيرَ عن المراحل التطورية المبكرة لدماغ الفقريات. فعلى الرغم من صغرها، فإن هذه الأدمغة تمتلك الأقسام الثلاثة التي تميز أدمغة الفقريات المعاصرة جميعها، هي:

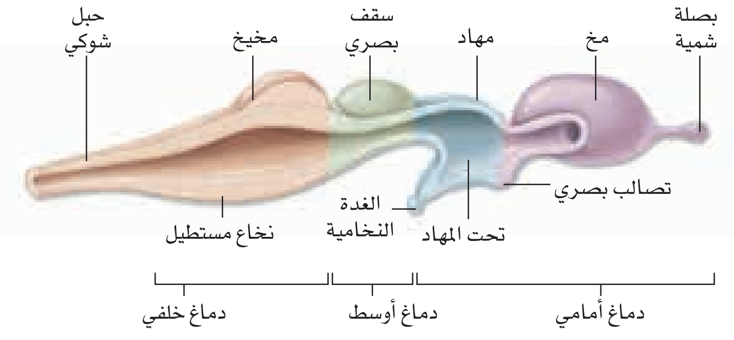
(1) **الدماغ الخلفي Hind brain** أو الدماغ الملتوي (الملتف).

(2) **الدماغ الأوسط Midbrain** أو الدماغ المتوسط.

(3) **الدماغ الأمامي Froebrain** أو الدماغ القريب (الشكل 44-20 والجدول 44-3).

الدماغ الخلفي في الأسماك

يشكل الدماغ الخلفي المكون الرئيس لهذه الأدمغة المبكرة، كما هو الحال عليه في الأسماك اليوم. يمكن اعتبار الدماغ الخلفي، المكوّن من **المخيخ Cerebellum والقنطرة Pons والنخاع المستطيل Medulla oblongata**، امتدادًا للحبل الشوكي منقطعًا بشكل أساسي للقيام بوظيفة تنسيق الأفعال الانعكاسية الحركية. تمتد مسالك تحتوي أعدادًا كبيرة من المحاور صاعدةً وهابطةً في الحبل الشوكي نحو الدماغ الخلفي، كما تمتد الكوابل. يقوم الدماغ الخلفي بدوره بتكامل الإشارات الحسية المتعددة القادمة من العضلات، ثم يُنسق أنماط الاستجابات الحركية.



الشكل 44-20

يمكن رؤية التنظيم الأساسي لدماغ الفقريات في أدمغة الأسماك البدائية. الدماغ مقسم إلى ثلاث مناطق، توجد بنسب متباينة في الفقريات جميعها. الدماغ الخلفي، وهو الجزء الأكبر في دماغ الأسماك. والدماغ الأوسط الذي ينحصر دوره في معالجة المعلومات البصرية عند الأسماك. والدماغ الأمامي مختصّ بشكل أساسي بالشم (حاسة الشم)، في الأسماك. في فقريات اليابسة، يؤدي الدماغ الأمامي دورًا أكثر فعالية في معالجة المعلومات العصبية، مما هو عليه في الأسماك.

الجدول 44-3	أجزاء الجهاز العصبي المركزي
الأجزاء الرئيسة وأقسامها	**الوظيفة**
الحبل الشوكي	الأفعال الانعكاسية الشوكية؛ محطة للمعلومات الحسية والحركية.
الدماغ	
الدماغ الخلفي	
النخاع المستطيل	أنوية حسية؛ الجهاز المنشط للتكوين الشبكي؛ وظائف ذاتية.
القنطرة	الجهاز المنشط للتكوين الشبكي؛ وظائف ذاتية.
المخيخ	تنسيق الحركات؛ التوازن.
الدماغ المتوسط	الأفعال الانعكاسية ذات العلاقة بالعين والأذن.
الدماغ الأمامي	
الدماغ البيني	
المهاد	محطة للمسالك الناقلة للمعلومات الحسية الصاعدة والحركية الهابطة؛ وظائف ذاتية.
تحت المهاد	وظائف ذاتية؛ السيطرة العصبية على الغدد الصماء.
الدماغ الطرفي (المخ)	
العقد القاعدية	السيطرة الحركية.
الجسم الصلب (الثفني)	يربط نصفي المخ، ومحطة للمعلومات بينهما.
الجهاز الطرفي (قرن آمون)	الذاكرة؛ العواطف.
قشرة المخ	وظائف تعرفية عليا؛ يكامل المعلومات الحسية ويفسرها؛ ينظم الأوامر الحركية.

يتم معظم هذا التنسيق في امتداد صغير من الدماغ الخلفي يدعى المخيخ. يؤدي المخيخ في الفقريات الأكثر تقدمًا دورًا متزايد الأهمية بوصفه مركزًا لتنسيق الحركات، وهو أكبر حجمًا بصورة نسبية، مما في الأسماك. يعالج المخيخ في الفقريات كلها البيانات الواردة عن وضع الجسم الراهن، وعن حركة كل طرف، ودرجة انبساط العضلات ذات العلاقة أو انقباضها، ووضع الجسم العام نسبة إلى العالم الخارجي.

الدماغان: الأوسط والأمامي في الأسماك

يتخصص بقية الدماغ في الأسماك باستقبال المعلومات الحسية ومعالجتها. فالدماغ الأوسط مكون بشكل رئيس من **السقف البصري Optic tectum** الذي يستقبل المعلومات البصرية، ويعالجها، في حين يختص الدماغ الأمامي بمعالجة المعلومات الشميَّة.

يستمر دماغ الأسماك في النمو خلال حياتها، وهذا النمو المستمر يشكل تضاربًا حادًّا مع أدمغة طوائف الفقريات الأخرى التي يكتمل تطورها عادة في مراحل الطفولة المبكرة. دماغ الإنسان مثلًا، يستمر في التطور خلال الطفولة المبكرة، ولكن لا ينتج إلا القليل من العصبونات بعد توقف التطور. أحد الاستثناءات لذلك هو قرن آمون الذي يسيطر على أي الخبرات تُخزّن في ذاكرة طويلة الأمد وأيها تُنسى. تشكل درجة إنتاج عصبونات جديدة في دماغ البالغ موضوعًا جدليًّا وبها مساحة واسعة للبحث النشط في الوقت الحاضر.

الدماغ الأمامي السائد في الفقريات الحديثة

بدءًا من البرمائيات ومرورًا بالزواحف بشكل خاصّ، تتركز معالجة المعلومات الحسية بشكل متزايد في الدماغ الأمامي. يشكل هذا النمط الميل التطوري الذي ساد في أثناء التطور اللاحق لأدمغة الفقريات (الشكل 44-21).

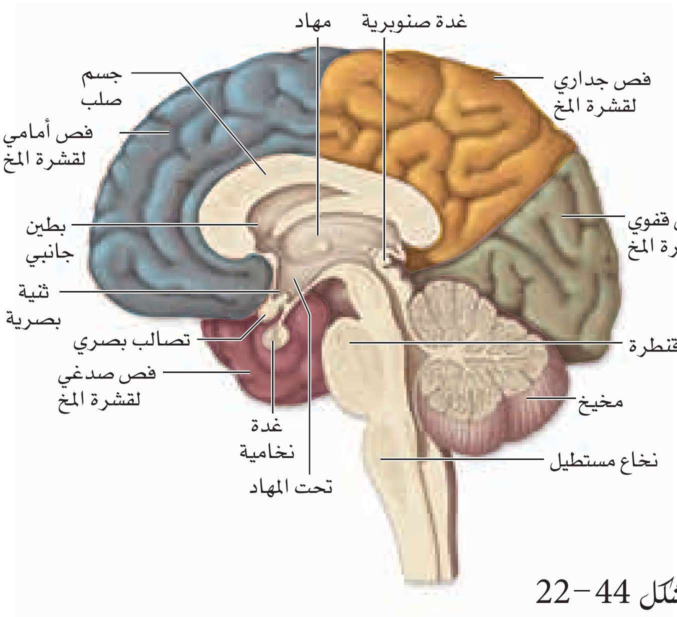
يتكون الدماغ الأمامي للزواحف والبرمائيات والطيور والثدييات من عنصرين لهما وظائف متميزة. **فالدماغ البيني Diencephalon** يتكون من المهاد وتحت المهاد. **المهاد Thalamus** هو مركز تكامل، ومحطة بين المعلومات الحسية القادمة والمخ، في حين يسهم **تحت المهاد Hypothalamus** في الدوافع الأساسية والعواطف، ويسيطر على إفرازات الغدة النخامية. يقع **الدماغ الطرفي Telencephalon** في مقدمة الدماغ الأمامي، وهو منقطع بشكل رئيس لأداء الوظائف الارتباطية. يدعى الدماغ الطرفي في الثدييات **المخ Cerebrum**. يضم الدماغ الطرفي تراكيب، سنناقشها لاحقًا عند وصف دماغ الإنسان.

توسع المخ

عندما فُحصت العلاقة بين كتلتي الدماغ والجسم في الفقريات، وُجِدَ فرقٌ ملحوظ بين الأسماك والزواحف من جانب، والطيور والثدييات من جانب آخر. فالثدييات تمتلك أدمغة ضخمة بشكل خاص نسبة إلى كتلة أجسامها، وهذا صحيح بشكل خاص في الدلافين والإنسان.

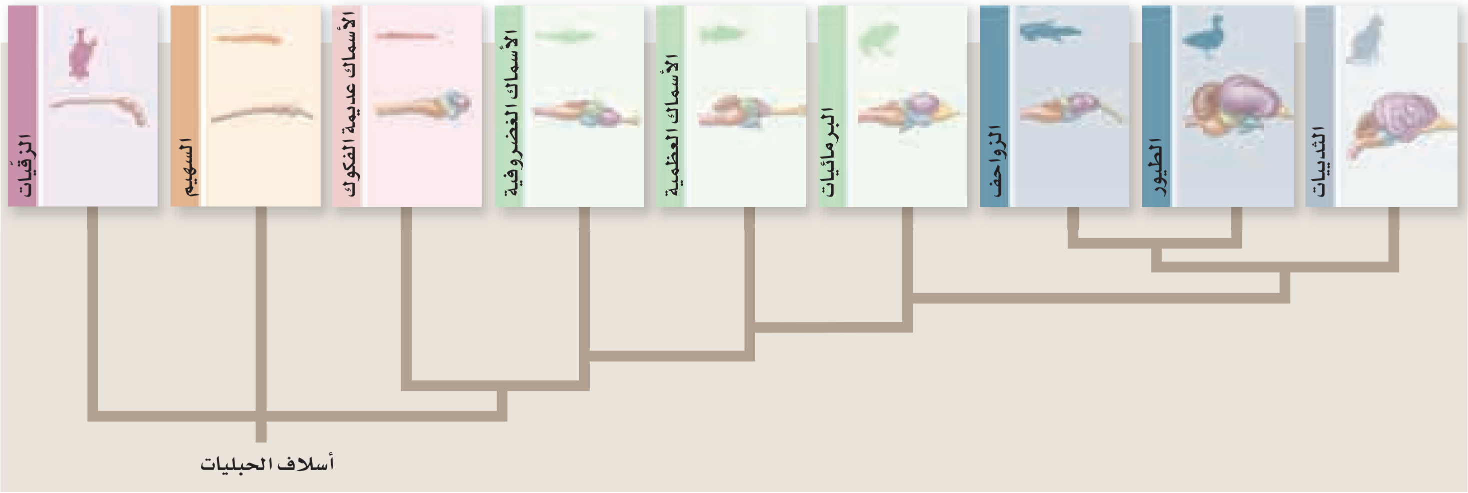
تعكس الزيادة في حجم دماغ الثدييات إلى حد كبير التضخم الكبير في المخ الذي يشكل الجزء السائد في دماغ الثدييات. يشكل المخ مركزًا لإيجاد العلاقات، والارتباط، والتعلم في دماغ الثدييات. فهو يستقبل المعلومات الحسية من المهاد، ويصدر الأوامر الحركية إلى الحبل الشوكي عبر مسالك هابطة من المحاور.

في الفقريات، يتكون الجهاز المركزي من الدماغ والحبل الشوكي (انظر الجدول 44-3). هذان التركيبان مسؤولان عن معظم عمليات معالجة المعلومات ضمن الجهاز العصبي، ويتألفان بشكل أساسي من عصبونات بينية، وخلايا دبق عصبية. تحمل المسالك الصاعدة المعلومات الحسية إلى الدماغ، في حين تحمل المسالك الهابطة سيالات من الدماغ إلى العصبونات الحركية والبينية في الحبل الشوكي



الشكل 44-22

مقطع خلال دماغ الإنسان. في هذا المقطع السهمي الذي يبين أحد نصفي كرة المخ، يظهر بوضوح الجسم الصلب الذي هو مسلك للألياف، يربط نصفي كرة المخ معًا.



الشكل 44-21

تطور دماغ الفقريات. تغير الحجم النسبي لمناطق الدماغ المختلفة بتطور الفقريات. ففي القرش والأسماك الأخرى كان الدماغ الخلفي سائد الحجم، في حين يعمل بقية الدماغ بشكل أساسي في معالجة المعلومات الحسية. وفي البرمائيات والزواحف، يكون الدماغ الأمامي أكبر حجمًا، ويحتوي مخًّا أضخم منقطعًا لأداء الوظائف الارتباطية. في الطيور التي تطورت من الزواحف، يبدو المخ أكثر بروزًا. أما في الثدييات، فإن المخ يغطي السقف البصري، وهو الجزء الأكبر من الدماغ. وتكون سيادة المخ أكبر ما يمكن في الإنسان، بحيث يغلف المخ معظم الأجزاء المتبقية من الدماغ.

للسيطرة على عضلات الجسم.

الدماغ الأمامي للإنسان يظهر قدرة استثنائية على معالجة المعلومات

يبدو مخ الإنسان كبيرًا لدرجة أنه يغلِّف كامل الدماغ. وهو مشقوق إلى **نصفي كرة مخ Cerebral hemispheres**؛ أيمن وأيسر، يرتبطان عن طريق مسلك يدعى **الجسم الصلب Corpus callosum** (الشكل 44 - 22). يُقسم كل نصف كرة مخي إلى فص؛ أمامي، وجداري، وصدغي، وقفوي.

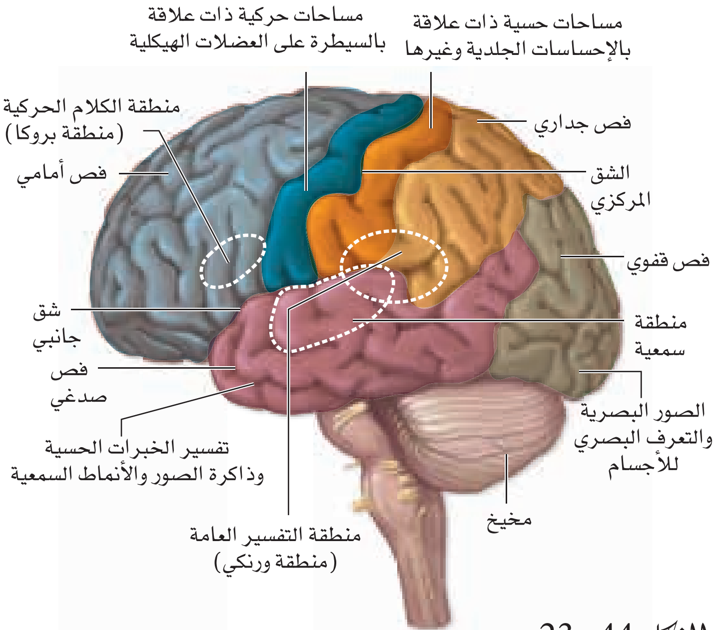
يستقبل كل نصف كرة مخ المعلومات الواردة بشكل أساسي من جانب الجسم المقابل، ويسيطر بشكل أساسي أيضًا على ذلك الجانب من الجسم. وعليه، فإن لمس اليد اليمنى يُنقل بشكل أساسي إلى نصف الكرة الأيسر، الذي قد يحدث حركة لليد اليمنى استجابة لهذا اللمس. إن تدمير أحد نصفي كرة المخ بسبب السكتة الدماغية غالبًا ما يؤدي إلى فقد الإحساس، وإلى الشلل في الجانب المقابل من الجسم.

قشرة الدماغ *The cerebral cortex*

يحدث معظم النشاط العصبي في المخ ضمن طبقة من المادة الرمادية سمكها بضعة مليمترات موجودة على السطح الخارجي. تدعى هذه الطبقة قشرة المخ، وهي ممتلئة بالعصبونات بكثافة. تحتوي القشرة في الإنسان أكثر من 10 بلايين خلية عصبية تشكل ما قيمته 10% من كل العصبونات في الدماغ. سطح قشرة الدماغ شديد الالتواءات (التلافيف)، وهذا الأمر صحيح بشكل خاص في دماغ الإنسان، حيث تزيد هذه التلافيف المساحة السطحية للقشرة بمقدار ثلاث مرات.

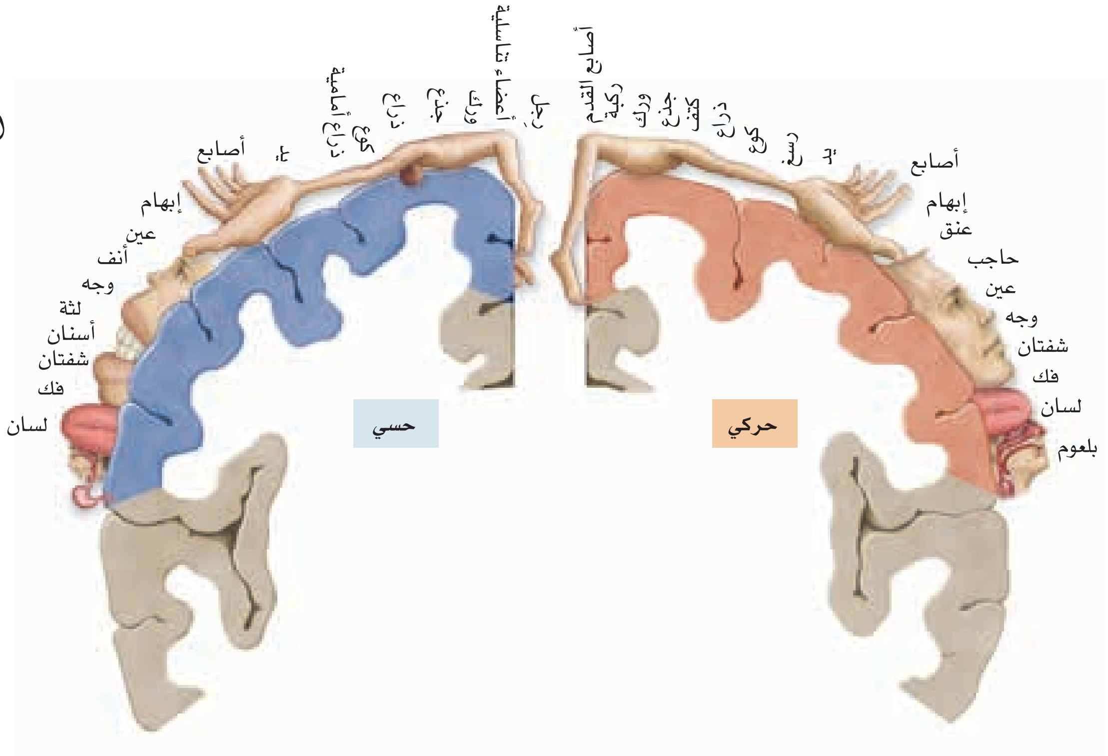
تقع أنشطة القشرة المخية في واحد من ثلاث مجموعات عامة: حركية، وحسية وارتباطية. ترتبط كل واحدة من هذه المناطق مع وظيفة محددة (الشكل 44 - 23). **فالقشرة الحركية الأساسية Primary motor cortex** تقع على طول التلفيف (الالتواء) الموجود على الحد الخلفي للفص الأمامي، أي مباشرة أمام الشق المركزي. وكل نقطة على سطح القشرة الحركية ترتبط مع حركة جزء مختلف من الجسم (الشكل 44 - 24، الأيمن).

على الحافة الأمامية للفص الجداري، وخلف الشق المركزي مباشرة تقع **القشرة الحسية البدنية الأساسية Primary somatosensory cortex** تتسلم كل نقطة من هذه المنطقة معلومات حسية واردة من مناطق معينة في الجلد والعضلات (الشكل 44 - 24، الأيسر). تتخصص مساحات واسعة من القشرة الحركية الأساسية والقشرة الحسية البدنية الأساسية بالأصابع والشفاه



الشكل 44-23

المخ. يبين هذا الرسم التخطيطي فصوص الدماغ، ويشير إلى بعض المناطق المتخصصة المعروفة.



الشكل 44-24

القشرة الحسية البدنية الأساسية (يسار) والقشرة الحركية الأساسية (يمين). ترتبط كل واحدة من مناطق القشرة المخية بمنطقة مختلفة من الجسم، كما تشير بذلك خريطة الجسم. فمناطق الجسم مرسومة بنسب تعكس كمية القشرة المسخرة للإحساس، أو للسيطرة الحركية. فمثلًا، الأيدي لها مساحات واسعة للسيطرة الحسية والحركية، أما البلعوم فله مساحة واسعة للسيطرة الحركية، ومساحة أقل للإحساس.

واللسان بسبب الحاجة الماسة للبراعة في استخدام الأصابع، وفي الكلام.

تقع القشرة السمعية في الفص الصدغي، وتعالج مناطق مختلفة من هذه القشرة الأصوات ذات الترددات المختلفة. في حين تقع القشرة البصرية في الفص القفوي، حيث تعالج مناطقها المختلفة المعلومات القادمة من مناطق مختلفة من الشبكية، التي تقابل نقاطًا محددة في حقل الرؤية للعينين.

يشار إلى المناطق التي لا تشغلها القشرة الحسية والحركية الأساسية بأنها **قشرة ارتباطية Association cortex**. تُعدّ هذه القشرة موقع الأنشطة العقلية العليا، وهي تصل مداها الأعظم في الرئيسيات، وخاصة الإنسان، حيث تشكل 95% تقريبًا من سطح قشرة الدماغ.

العُقَد القاعدية *Basal ganglia*

تنطمر عميقًا ضمن المادة البيضاء للدماغ تجمعات عدة من أجسام الخلايا العصبية وزوائدها ما يعطي جزءًا من المادة الرمادية. تتسلّم تجمعات أجسام العصبونات هذه، التي تعرف بالعقد القاعدية، معلومات حسية من مسالك عصبية صاعدة، وأوامر حركية قادمة من قشرة المخ ومن المخيخ.

يُرسَل ما تنتجه العقد من سيالات عبر الحبل الشوكي، حيث يسهم هناك في السيطرة على حركات الجسم. ويمكن أن يُحدث تدمير مناطق محددة من العقد القاعدية ارتجافات العضلات في أثناء الراحة التي تميز مرضى الرعاش.

المهاد وتحت المهاد *Thalamus and Hypothalamus*

المهاد هو الموقع الأساسي لتكامل المعلومات الحسية في الدماغ. فالمعلومات البصرية والسمعية والحسية البدنية ترسل إلى المهاد، حيث تتشابك المسالك الحسية مع عصبونات ارتباطية. بعد ذلك، ترسل المعلومات الحسية عبر المهاد إلى الفص القفوي والصدغي والجداري لقشرة المخ على التوالي. ويتم نقل كلٍّ من هذه الأنواع من المعلومات الحسية عن طريق تجمعات محددة من أجسام العصبونات ضمن المهاد.

تُكامِل تحت المهاد الأنشطة الحشوية؛ فهي تساعد على تنظيم درجة حرارة الجسم والجوع، والشبع، والعطش، وعبر الجهاز الطرفي (الحَلَقي) الحالات العاطفية المختلفة. تسيطر تحت المهاد أيضًا على الغدة النخامية التي تنظم بدورها كثيرًا من الغدد الصماء في الجسم. وبسبب تداخل اتصالاتها مع قشرة المخ ومع مراكز السيطرة في جذع الدماغ (تعبير يشير إلى الدماغ الأوسط، والقنطرة، والنخاع المستطيل معًا)، فإن تحت المهاد يساعد على تنسيق الاستجابات العصبية والهرمونية لكثير من المنبهات الداخلية وللعواطف.

يشكل **قرن آمون Hippocampus والأجسام اللوزية Amygdala**، إضافة إلى تحت المهاد المكونات الرئيسة **للجهاز الطرفي Limbic system** – وهو مجموعة قديمة تطوريًا، من التراكيب التي تقع عميقًا ضمن الدماغ ومسؤولة عن الاستجابات العاطفية، كما وصفنا سابقًا. ويُعتقد أن قرن آمون مهم في تخزين الذكريات واسترجاعها.

يمكن السيطرة على الوظائف المعقدة لدماغ الإنسان في مناطق محددة منه

على الرغم من أن دراسة وظائف الدماغ صعبة، لكنها طالما أثارت اهتمام الباحثين. فالتمييز بين النوم والاستيقاظ، واستخدام اللغة واكتسابها، والتعرف المكاني، والذاكرة كلها مساحة خصبة للبحث النشط. وعلى الرغم من أنه لا يزال بعيدًا عن الفهم إلا أن تعميمًا واحدًا قد برز، وهو وجود مناطق محددة للوظائف المختلفة.

النوم والاستيقاظ *Sleep and Arousal*

يحتوي جذع الدماغ على مجموعة مبعثرة من العصبونات يشار إليها بالتكوين الشبكي. يسيطر أحد أقسام هذا التكوين الذي يدعى **النظام المحفز للتكوين الشبكي Reticular-activating system** على حالة الوعي والتيقظ. تغذي كل المسالك الحسية هذا النظام ما يسمح برصد المعلومات القادمة إلى الدماغ، ويشخص المنبهات المهمة منها. وعندما يُنَبَّهُ هذا النظام المحفز للتكوين للتيقظ، فإنه يزيد معدل النشاط في أجزاء متعددة من الدماغ. يتم تثبيط المسالك العصبية الواردة من التكوين الشبكي إلى قشرة الدماغ، وإلى أجزاء أخرى من الدماغ عن طريق المواد المخدرة والمنومة.

يسيطر النظام المحفز للتكوين على حالتي النوم والاستيقاظ. من السهل أن ينام المرء في غرفة مظلمة بدلًا من النوم في غرفة مضاءة؛ لأن هناك عددًا أقل من المنبهات البصرية تنبه النظام المحفز للتكوين. إضافة إلى ذلك، فإن نشاط هذا النظام يقلله الناقل سيروتونين الذي ناقشناه سابقًا. يسبب سيروتونين انخفاض مستوى نشاط الدماغ ما يجلب النعاس والنوم.

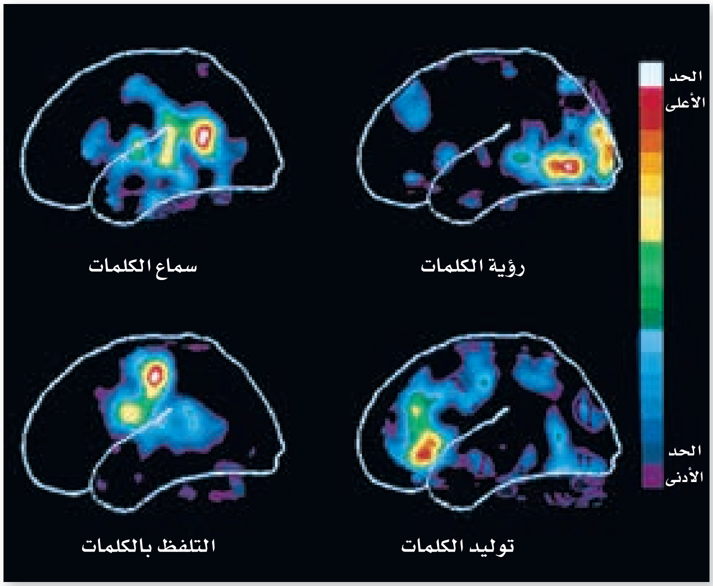
يمكن رصد حالة الدماغ عن طريق التخطيط الكهربائي للدماغ (EEG) وهو تخطيط للنشاط الكهربائي للدماغ. فالشخص المستيقظ الذي يكون في حالة استرخاء وعيونه مغلقة يظهر نمطًا مكونًا من موجات كبيرة بطيئة تدعى أمواج ألفا. وتصبح هذه الأمواج في شخص يقظ وعيونه مفتوحة أسرع (تدعى أمواج بيتا) وتكون أقل تناسقًا بسبب استقبال معلومات حسية. تحدث أمواج بيتا وأمواج دلتا في أثناء النوم، وهي أمواج بطيئة جدًا. وعندما يكون المرء في حالة النوم المصحوب بحركات سريعة للعيون REM sleep (يتميز بحركة سريعة للعيون، بينما تكون الجفون مغمضة)، يكون تخطيط الدماغ شبيهًا بذلك الذي لشخص مستيقظ في حالة استرخاء.

اللغـة *Language*

على الرغم من أن نصفي كرة المخ يبدوان متشابهين تركيبيًا، إلا أنهما مسؤولان عن وظائف متباينة. وتُعدّ اللغة المثال الذي تم استقصاؤه بصورة مفصلة لهذه الجانبية في وظائف الدماغ.

يشكل نصف الكرة الأيسر النصف "السائد" للغة في 90% من الأشخاص الذين يستخدمون اليد اليمنى، ونحو ثلثين من الذين يستخدمون اليد اليسرى. (تعني كلمة سائد هنا نصف كرة المخ الذي يتم به معظم المعالجة العصبية المرتبطة باللغة). تسيطر مناطق مختلفة في الدماغ على اللغة في نصف كرة المخ السائد (الشكل 44 – 25). فمنطقة (وَرْنِكي) الواقعة في الفص الجداري بين القشرتين السمعية والبصرية الأساسيتين مهمة لاستيعاب اللغة، وصياغة الأفكار على شكل كلام (انظر الشكل 44 – 23). ومنطقة (بروكا) الموجودة قرب ذلك الجزء من القشرة الحركية الذي يسيطر على الوجه مسؤولة عن توليد الصادر الحركي المطلوب للتواصل باللغة (لإخراج الكلام).

يمكن أن يسبب إتلاف هاتين المنطقتين من الدماغ اضطرابًا في اللغة يدعى الحَبْسَة *Aphasia*. فمثلًا إذا أتلفت منطقة ورنكي فإن كلام الشخص يكون سريعًا



الشكل 44–25

تسيطر مناطق الدماغ المختلفة على أنشطة اللغة المختلفة. يبين هذا التوضيح كيف يستجيب الدماغ في الإنسان عندما يُطلب إليه الاستماع لكلام منطوق، أو لقراءة الكلمات نفسها بصمت، أو لإعادة نطقها بصوت مسموع، أو للتلفظ بكلمة شبيهة بالأولى. المناطق ذات الألوان الأبيض، والأحمر، والأصفر تبين الدرجة الأعلى من النشاط. قارن هذا مع (الشكل 44 - 24) لترى كيف يمكن رسم خرائط لمناطق الدماغ المختلفة.

وزلقًا، لكنه يفتقر إلى المعنى، فالكلمات تُلقى بسرعة مع بعضها مشكلةً "سلطة كلمات".

التمييز المكاني *Spatial recognition*

في حين يكون نصف كرة المخ السائد للغة بارعًا في التعليل التسلسلي الذي نحتاج إليه لصياغة جملة، فإن نصف كرة المخ غير السائد (الأيمن في معظم الناس) يكون بارعًا في التعليل المكاني، وهو ذلك النوع من التعليل الذي نحتاج إليه لتجميع مكونات أحجية أو لرسم صورة – إنه أيضًا ذلك النصف من المخ الذي له علاقة بالمقدرة الموسيقية بشكل أساسي – الشخص الذي تم تدمير منطقة بروكا الخاصة بالكلام له في نصف الكرة الأيسر قد لا يكون قادرًا على الكلام، ولكنه يحتفظ بالقدرة على الغناء.

إن تدمير نصف كرة المخ غير السائد قد يقود إلى عدم قدرة على تقدير المعلومات المكانية، وقد تتعطل أنشطته الموسيقية كالغناء. وبصورة أكثر تحديدًا يؤدي تدمير القشرة الصدغية السفلى في نصف الكرة نفسه إلى عدم القدرة على تذكر الوجوه، وهو ما يعرف بعدم معرفة المرئيات. فالقراءة والكتابة والاستيعاب الشفوي يبقى طبيعيًّا، والمرضى بهذه الحالة يستطيعون تمييز معارفهم من خلال أصواتهم. كذلك، فإن نصف الكرة غير السائد مهم لدمج الذكريات من الخبرات غير اللفظية.

الذاكرة والتعلم *Memory and Learning*

يبقى أساس الذاكرة والتعلم أحد أعظم أسرار الدماغ. فالذاكرة يبدو أنها مبعثرة عبر الدماغ، إذ لم يتم تشخيص مواقع محددة في القشرة على أنها ذات علاقة بذكريات محددة؛ لأن تدميرًا واسعًا نسبيًّا للقشرة لم يلغِ الذكريات بشكل انتقائي. وعلى الرغم من أن الذاكرة تتعطل إذا ما أزيلت أجزاء من الدماغ، تحديدًا الفصان الصدغيان، إلا أنها لم تُفقد تمامًا. فكثير من الذكريات تبقى على الرغم من التدمير، ويمكن أن تتعافى القدرة على الوصول لهذه الذكريات مع الزمن.

يبدو أنه يوجد فرق أساسي بين الذاكرتين: قصير الأمد وطويلة الأمد. فالذاكرة قصيرة الأمد مؤقتة، وتستمر إلى زمن قليل فقط. هذه الذكريات يمكن مسحها بسرعة باستخدام الصدمة الكهربائية، في حين تبقى الذكريات طويلة الأمد المخزونة سابقًا دون أن تُمسّ. تقترح هذه النتيجة أن الذكريات قصيرة الأمد تُخزّنُ على هيئة تهيج عصبي مؤقّت. أما الذاكرة طويلة الأمد، في المقابل، فيبدو أنها تتضمن تغيرات تركيبية في وصلات عصبية محددة في الدماغ.

هناك جزءان في الفص الصدغي: قرن آمون، والأجسام اللوزية، لهما علاقة بالذاكرة قصيرة الأمد، وباندماجها في ذاكرة طويلة الأمد. فتدمير هذه التراكيب يعيق القدرة على تحويل الأحداث الحديثة إلى ذكريات طويلة الأمد. والتشابكات العصبية التي تستخدم بشكل مكثف مدة قصيرة تبدي بثًّا تشابكيًّا أكثر فعالية عند الاستخدام اللاحق. تُدعى هذه الظاهرة **التضخيم طويل الأمد Long –term potentiation (LTP)**. قد تحرر العصبونات قبل التشابكية خلال هذا التضخيم كميات متزايدة من الناقل العصبي مع كل جهد فعل، وقد يُصبح العصبون بعد التشابكي حساسًا بشكل متزايد للناقل. ويُعتقد أن هذه التغيرات في البث التشابكي قد تكون مسؤولة عن بعض جوانب خَزْن الذاكرة.

مرض الزهايمر: اضمحلال عصبونات الدماغ

في الماضي، كان يعرف القليل عن **مرض الزهايمر Alzheimer disease** الذي هو حالة تصبح فيها الذاكرة وعمليات التفكير في الدماغ معطلة وظيفيًّا. يختلف العلماء حول الطبيعة البيولوجية للمرض وأسبابه. فقد وُضعت فرضيتان: إحداهما تقترح أن العصبونات في الدماغ تُقتل من الخارج نحو الداخل، والأخرى تقترح أن العصبونات تُقتل من الداخل إلى الخارج.

في الفرضية الأولى تقتل بروتينات خارجية تدعى ببتيدات بيتا أميلُويد الخلايا العصبية، فحدوث خطأ في معالجة البروتين ينتج شكلًا غير طبيعي للببتيد ما يشكل تجمعات أو بقعًا تبدأ بملء الدماغ، حيث تدمر الخلايا العصبية ثم تقتلها. ولكن وُجد أن هذه البقع لأميلويد موجودة في خزعات أخذت من أناس لا يظهر لديهم مرض الزهايمر.

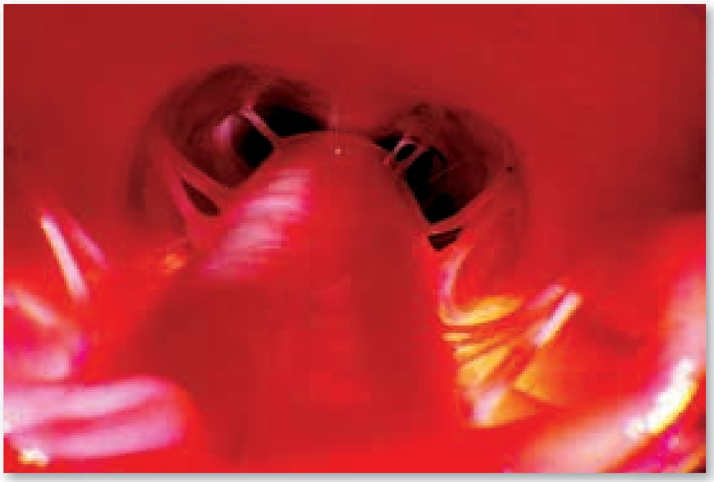
في المقابل، تؤكد الفرضية الثانية أن الخلايا العصبية يقتلها شكل غير طبيعي من بروتين داخلي. عادة، يحافظ البروتين الذي يدعى تاو (τ) على أنيبيبات دقيقة ناقلة للبروتين. تتجمع بروتينات تاو المغلوطة على هيئة قطع حلزونية تشكل كتلًا متشابكة تتدخل في الوظيفة الطبيعية للخلايا العصبية. يستمر العلماء الآن في دراسة ما إذا كانت الكتل المتشابكة أو البقع هي أسباب أم نتائج لمرض الزهايمر. وقد أدى التقدم العلمي إلى تشخيص جينات تزيد من احتمال تطور مرض الزهايمر، وجينات أخرى إن أصابتها الطفرة يمكن أن تسبب المرض. معظم مرضى الزهايمر ليس لديهم هذه الجينات الطافرة، ولكن الذين لديهم هذه الجينات تظهر لديهم أعراض مرض الزهايمر مبكرًا في أثناء الحياة.

ينقل الحبل الشوكي الرسائل ويسيطر على بعض الاستجابات مباشرة

الحبل الشوكي هو كابل من العصبونات يمتد من الدماغ نحو الأسفل عبر العمود

الفقري (شكل 44- 26). وهو مغلف ومحمي بالعمود الفقري، وطبقات من الأغشية تُدعى السّحايا التي تغلف الدّماغ أيضًا.

توجد داخل الحبل الشوكي منطقتان، هما: المنطقة الداخلية هي المادة الرمادية، وتتكون بشكل أساسي من أجسام العصبونات البينية، والعصبونات الحركية، وخلايا الدبق العصبي. أما المنطقة الخارجية، فهي المادة البيضاء التي تحتوي كوابل من المحاور الحسية في الأعمدة الظهرية، ومحاور حركية في الأعمدة البطنية. هذه المسالك العصبية تحتوي كذلك على الزوائد الشجرية لخلايا عصبية أخرى. وتنتقل الرسائل من الجسم والدماغ صاعدةً وهابطةً عبر الحبل الشوكي الذي يمثل الطريق السريع لنقل المعلومات في الجسم.



الشكل 44–26

نظرة من الأعلى للحبل الشوكي للإنسان. يمكن مشاهدة أزواج من الأعصاب الشوكية تمتد من الحبل الشوكي. يتم عبر هذه الأعصاب وكذلك عبر الأعصاب القحفية التي تنشأ من الدماغ اتصال الجهاز العصبي المركزي مع بقية الجسم.

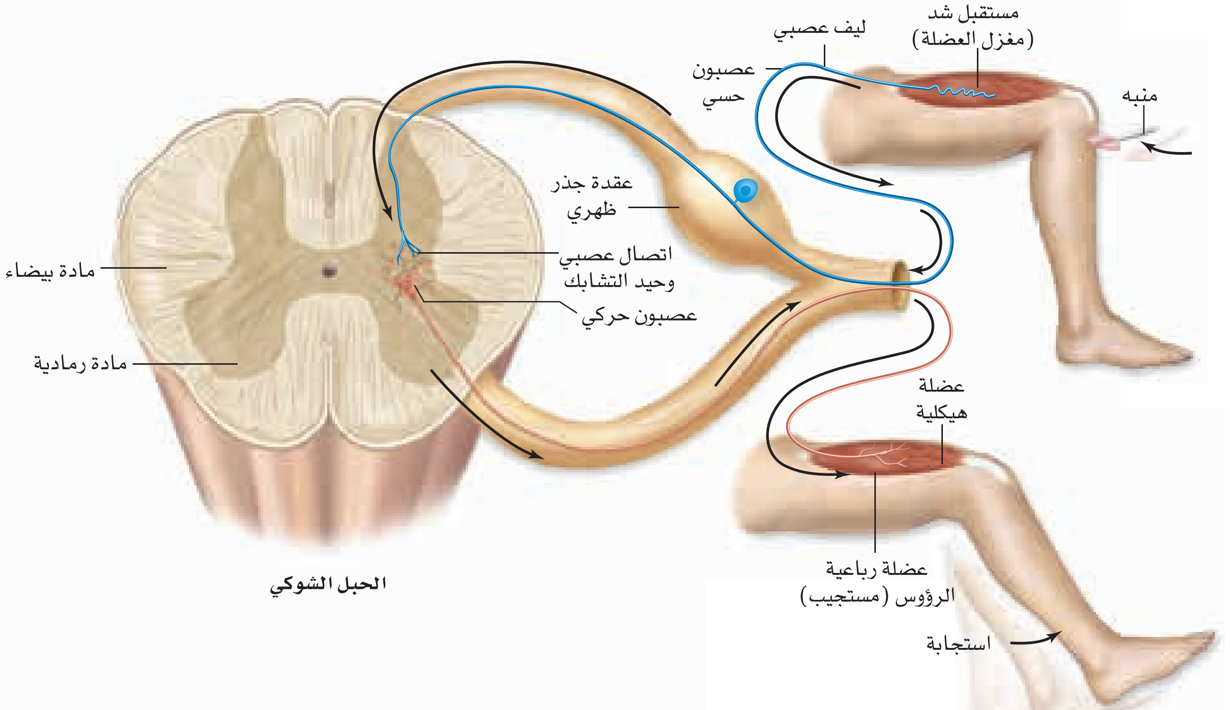
يقوم الحبل الشوكي، إضافة إلى وظيفته التوصيلية للرسائل، **بالأفعال الانعكاسية Reflexes** وهي الحركات المفاجئة، وغير الإرادية للعضلات. فالفعل الانعكاسي (المُنْعَكَس) ينتج عن استجابة حركية سريعة لمنبه ما؛ لأن عصبونًا حسيًّا يمرر معلوماته إلى عصبون حركي في الحبل الشوكي دون حاجة إلى معالجة على مستوى أعلى. أحد أكثر الأفعال الانعكاسية المعروفة في الجسم هو رَمْش العين، وهو فعل انعكاسي لحماية العين. فإذا ما اقتربت حشرة أو سحابة من الغبار من عينك، فإن الجفن يرمش قبل أن تدرك ما الذي حدث. فالفعل الانعكاسي يحدث قبل أن يعلم الدماغ أن العين في خطر.

تكون الأفعال الانعكاسية سريعة جدًا؛ لأنها تمرر المعلومات إلى عدد قليل من العصبونات فقط. فقليل من الأفعال الانعكاسية، كرَجَّة الركبة مثلًا (شكل 44 - 27)، هي أفعال انعكاسية وحيدة التشابك. في هذه الحالات، يصنع العصبون الحسي اتصالًا تشابكيًّا مباشرة مع عصبون حركي في الحبل الشوكي يغادر محوره مباشرة نحو العضلة.

ومع ذلك، فإن معظم الأفعال الانعكاسية في الفقريات تتضمن وجود عصبون بيني بين العصبونين الحسي والحركي (الشكل 44 - 28). فسحب اليد بعيدًا عن موقد ساخن أو رمش العين استجابة لنفثه من الهواء يتضمن توصيل المعلومات من العصبون الحسي خلال واحدة أو أكثر من العصبونات البينية إلى العصبون الحركي. ثم يقوم العصبون الحركي بعد ذلك بتنبيه العضلة المناسبة للانقباض. لاحظ أيضًا أن العصبون الحسي قد يصنع اتصالًا مع عصبونات بينية أخرى لإرسال الإشارة إلى الدماغ. وعلى الرغم من أنك سحبت يدك بعيدًا عن الموقد الساخن، فإنك لا تزال تشعر بالألم.

تجديد الحبل الشوكي

حاول العلماء في الماضي إصلاح الحبل الشوكي المقطوع بوضع أعصاب أخذت من أجزاء من الجسم لسد الفجوة، ولكي تعمل بوصفها مرشدًا للحبل الشوكي كي يتجدد. لكن معظم هذه التجارب باءت بالفشل. فعلى الرغم من أن المحاور تتجدد خلال العصب المزروع، لكنها تفشل في اختراق نسيج الحبل الشوكي حال خروجها من

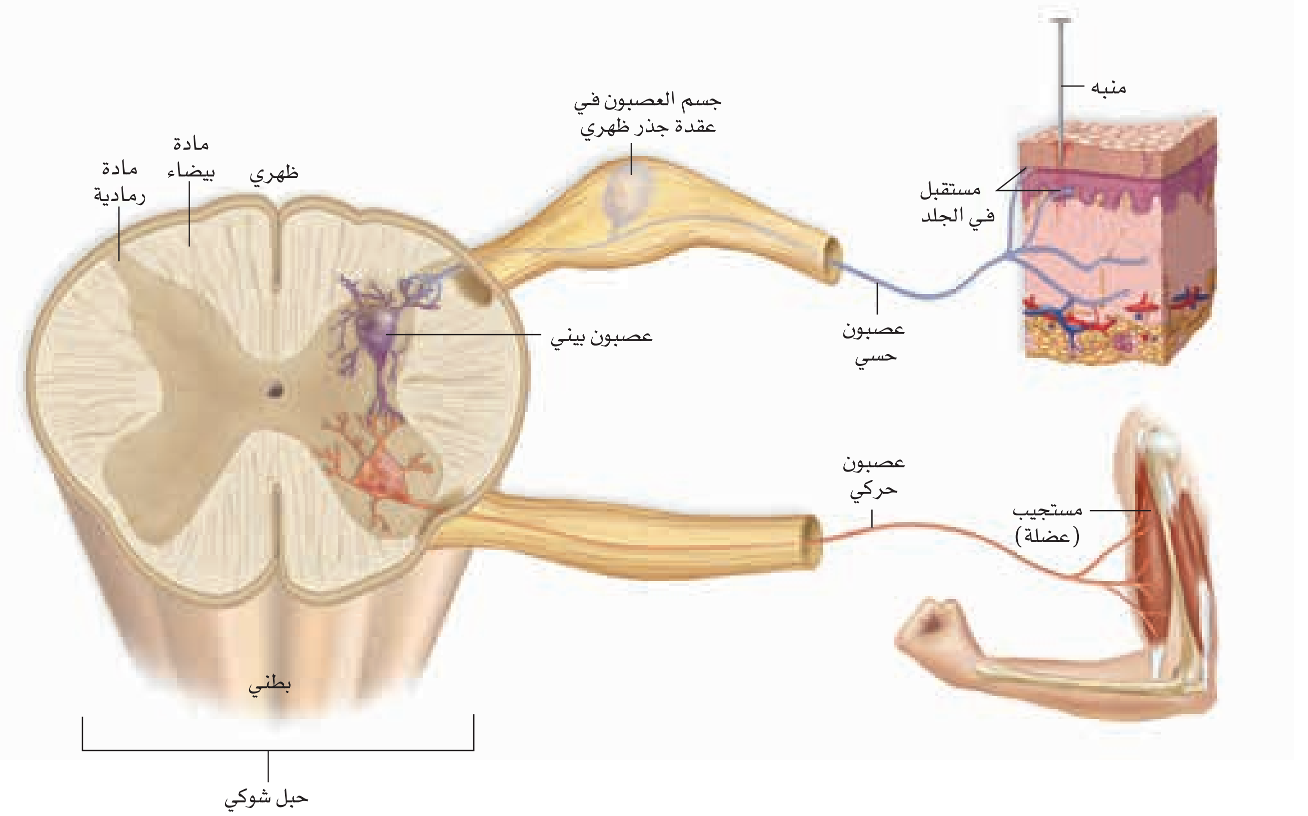


الشكل 44–27

الفعل الانعكاسي لرَجّة الركبة. يُعدّ هذا أبسط الأفعال المنعكسة؛ إذ يتضمن عصبونًا حسيًّا وآخر حركيًّا فقط.

الشكل 44-28

فعل منعكس شوكي جلدي. هذا الفعل المنعكس أكثر تعقيدًا من رجّة الركبة؛ لأنه يتضمن عصبونات بينية إضافة إلى العصبونات الحسية والحركية. تربط العصبونات البينية العصبونات الحسية والحركية لتجعل العضلات تنقبض كما هو واضح. بعض العصبونات البينية تثبط العصبونات الحركية، فتسمح للعضلة المضادة بالانبساط.



القطعة المزروعة. كذلك، فإن عاملًا يثبط نمو الأعصاب موجود في الحبل الشوكي.

بعد اكتشاف أن عامل نمو الخلايا مولدة الألياف ينبه نمو الأعصاب، حاول علماء البيولوجيا العصبية، بالعمل على الجرذان، "إلصاق" الأعصاب من القطعة المزروعة إلى الحبل الشوكي باستخدام فايبرن الممزوج مع عامل نمو الخلايا مولدة الألياف. بعد ثلاثة أشهر، بدأت الجرذان التي حظيت بهذا الجسر العصبي بتحريك الجزء الخلفي من أجسامها. وقد أثبتت التجارب باستخدام الصبغة أن أعصاب الحبل الشوكي أعادت النمو في كلٍّ من طرفي الفجوة.

تشجع كثير من العلماء حول إمكان استخدام معالجة مماثلة في طب الإنسان. لكن معظم إصابات الحبل الشوكي في الإنسان لا تتضمن قطعًا كاملًا للحبل الشوكي، فالأعصاب تُهرسُ هرسًا غالبًا ولا تُقطع، ما يعني حدوث تدمير مختلف للنسيج. كذلك، فإنه حتى إن تمكنت الجرذان التي حظيت بالجسر العصبي من استعادة بعض القدرة على الحركة، إلا أن التجارب أشارت إلى أنها كانت بالكاد تقف أو تسير.

يتألف دماغ الفقريات من ثلاث مناطق أساسية، هي: الدماغ الأمامي، والأوسط، والخلفي. في الفقريات الأكثر تطورًا من الأسماك، تتمركز معالجة المعلومات بشكل متزايد في الدماغ الأمامي. يتكون المخ من نصفي كرة مخ. يتكون كل نصف كرة مخ من مادة رمادية تشكل القشرة المخية تقع فوق مادة بيضاء، وجزر من المادة الرمادية (أنوية) تدعى العقد القاعدية. هذه المناطق ذات علاقة بتكامل المعلومات الحسية، وبالسيطرة على حركات الجسم، وبالوظائف الارتباطية كالتعلم والتذكر. يوصل الحبل الشوكي الرسائل من الدماغ وإليه، كما يعالج بعض المعلومات مباشرة.

5-44 الجهاز العصبي الطرفي: العصبونات الحسية والحركية

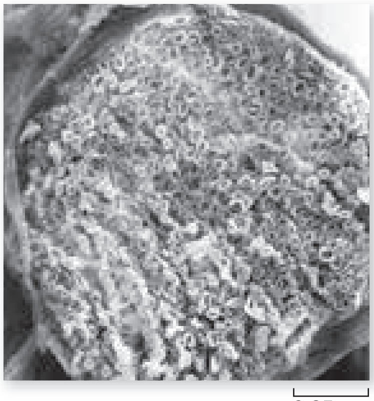
يتألف الجهاز الطرفي من الأعصاب، وهي مجموعات من المحاور، كالكوابل (شكل44-29)، ومن **العقد العصبية Ganglia** وهي تجمعات لأجسام العصبونات الواقعة خارج الجهاز العصبي المركزي. وللمراجعة، فإن وظيفة الجهاز الطرفي هي تسلّم المعلومات من البيئة، ونقلها إلى الجهاز المركزي، ثم نقل الاستجابات إلى الأعضاء المستجيبة كالعضلات.

يتكون الجهاز العصبي الطرفي من جزأين: بدني وذاتي

تنفصل الأعصاب الشوكية الخارجة من الحبل الشوكي إلى مكوّن حسّي وآخر حركي. تدخل محاور العصبونات الحسية السطح الظهري للحبل الشوكي، وتشكل **الجذر الظهري Dorsal root** للعصب الشوكي، في حين تغادر محاور

الشكل 44-29

الأعصاب في الجهاز العصبي الطرفي. تبين الصورة المأخوذة بالمجهر الإلكتروني مقطعًا عرضيًّا في عصب الضفدع. العصب هو حزمة من المحاور ترتبط مع بعضها بنسيج ضام. كثير من المحاور واضحة، وكلّ منها يشبه الكعكة المثقوبة في وسطها.



الجدول 44-4	مقارنة بين الجهازين العصبيين: البدني والذاتي	
الخاصية	**الجهاز البدني (الجسمي)**	**الجهاز الذاتي**
المستجيبات	العضلات الهيكلية	العضلة القلبية العضلات الملساء في القناة الهضمية والأوعية الدموية والمسالك التنفسية الغدد خارجية الإفراز
أثره في الأعصاب الحركية	تهيج	تهيج أو تثبيط
التغذية العصبية للمستجيبات	دائمًا مفردة	مزدوجة بصورة نموذجية
عدد المستجيبات المتتالية في المسار نحو المستجيب	واحد	اثنان
الناقل العصبي	أستيل كولين	أستيل كولين ونورإبينفرين

العصبونات الحركية من السطح السفلي للحبل الشوكي وتشكل **الجذر البطني Ventral root** للعصب الشوكي. تتجمع أجسام العصبونات الحسية معًا في **عقد الجذر الظهري Dorsal root ganglia**. أما أجسام العصبونات الحركية البدنية فتقع ضمن الحبل الشوكي. لذا، فهي ليست موجودة في عقد عصبية.

وكما ذُكر سابقًا، فإن العصبونات الحركية البدنية تنبه العضلات الهيكلية للانقباض، والعصبونات الحركية الذاتية تغذي الأعضاء المستجيبة غير الإرادية، العضلات الملساء والقلبية والغدد. ويقدم لنا الجدول 44-4 مقارنة بين الجهازين العصبيين البدني والذاتي، وسوف نناقش كل قسم على حدة.

يسيطر الجهاز العصبي البدني على الحركات

تُنبه العصبوناتُ الحركية البدنية العضلاتِ الهيكلية في الجسم لتنقبض استجابة لأوامر واعية، أو وصفها جزءًا من الأفعال الانعكاسية التي لا تتطلب سيطرة واعية. تتحقق السيطرة الإرادية على العضلات الهيكلية بتنشيط مسالك من المحاور الهابطة من المخ إلى المستوى المناسب من الحبل الشوكي. تنبه بعض المحاور الهابطة عصبونات الحبل الشوكي الحركية مباشرة، أما بعضها الآخر فينبه عصبونات بينية، تنبه بدورها العصبونات الحركية في الحبل الشوكي.

عندما تُنَبّه عضلة معينة لكي تنقبض، يجب أن تُثَبَّط العضلة المضادة لها. فلكي تثني الذراع مثلًا، يجب تنبيه العضلات الثانية، وتثبيط العضلات الباسطة المضادة (الفصل الـ 47). تحدث المحاور الحركية الهابطة هذا التثبيط الضروري بأن تسبب زيادة استقطاب (جهد بعد تشابكي مثبط) للعصبونات الحركية الشوكية التي تغذي العضلات المضادة.

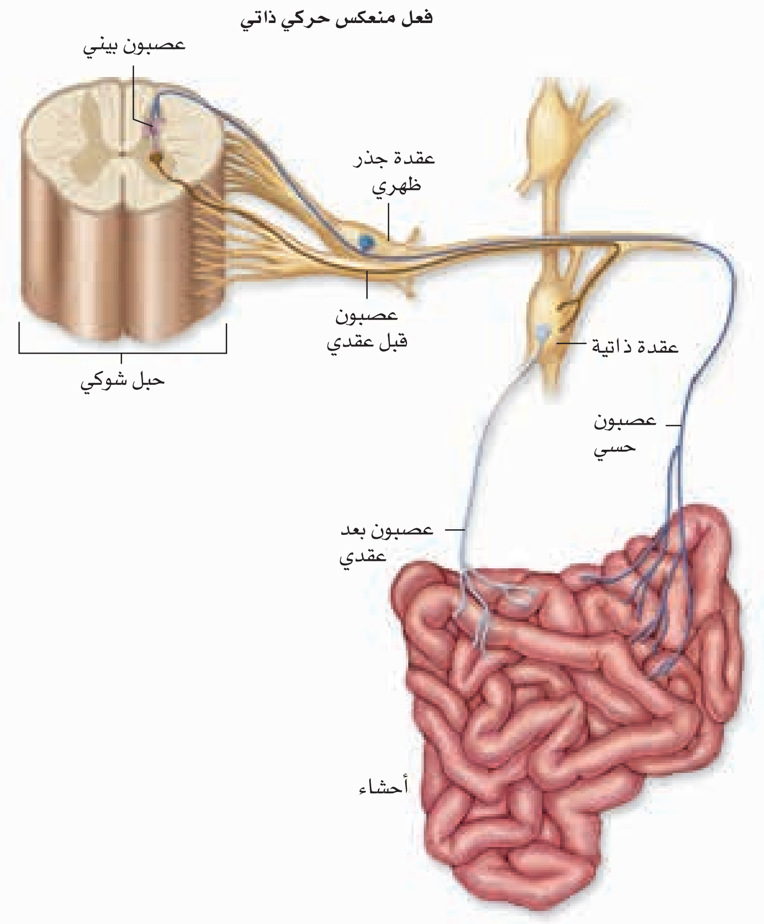
الجهاز العصبي الذاتي يسيطر على الوظائف اللاإرادية من خلال قسميه

يتكون الجهاز العصبي الذاتي من قسم ودِّي، وآخر نظير ودِّي، إضافة إلى النخاع المستطيل العائد للدماغ الخلفي، الذي ينسق نشاط هذا الجهاز. وعلى الرّغم من أن القسم الودي ونظير الودي يختلفان، إلا أنهما يتشاطران صفات عدة. ففي كليهما، يتضمن المسلك الحركي الصادر عصبونين: الأول يقع جسم خليته في الجهاز المركزي، ويرسل محوره إلى عقدة ذاتية، ويدعى عصبون قبل عقدي، وهذه العصبونات تحرر الناقل أستيل كولين عند تشابكاتها.

في حين يقع جسم خلية العصبون الثاني في العقدة الذاتية، ويرسل محورَه ليصنع تشابكًا مع العضلات الملساء والقلبية والخلايا الغدية (الشكل 44-30). يدعى العصبون الثاني عصبونًا بعد عقدي، وهو يحرر الناقل العصبي أستيل كولين في القسم نظير الودي، والناقل نورإبينفرين في القسم الودي.

القسم الودِّي *The sympathetic division*

تنشأ العصبونات قبل العقدية في القسم الودي من المناطق الصدرية والقطنية للحبل الشوكي (الشكل 44-31، الأيسر). تتشابك معظم محاور هذه العصبونات في سلسلتين متوازيتين من العقد العصبية تقعان خارج الحبل الشوكي مباشرة. تدعى هذه التراكيب عادة سلسلةَ العقد الودية. تحتوي السلسلة الودّية من العقد أجسام العصبونات بعد العقدية، أما محاور هذه العصبونات فهي التي تغذي الأعضاء الحشوية المختلفة.



الشكل 44-30

مسلك عصبي ذاتي. هناك عصبونان حركيان في المسار الصادر: الأول، العصبون قبل العقدي، يخرج من الجهاز المركزي، ويصنع تشابكًا في العقدة الذاتية. أما الثاني، العصبون بعد العقدي، فيخرج من العقدة الذاتية، وينظم المستجيبات الحشوية (العضلات الملساء أو القلبية أو الغدد).

يوجد بعض الاستثناءات لهذا النمط. إذ تمر محاور بعض العصبونات الودية قبل العقدية خلال السلسلة الودية من العقد دون أن تصنع تشابكات، وبدلًا من ذلك، فإنها تمتد لتنتهي في نخاع الغدة الكظرية (الفصل الـ 46). يُفرز نخاع الكظرية، استجابة لجهود الفعل الواصلة إليه عبر هذه المحاور هرمون إبينفرين (أدرينالين). في الوقت نفسه، يُفرَز الناقل العصبي نورإبينفرين عند تشابكات العصبونات بعد العقدية. وكما وصفنا سابقًا، فإن هذين الناقلين العصبيين يُعدّان الجسم للعمل، بزيادة الأيض وتدفق الدم.

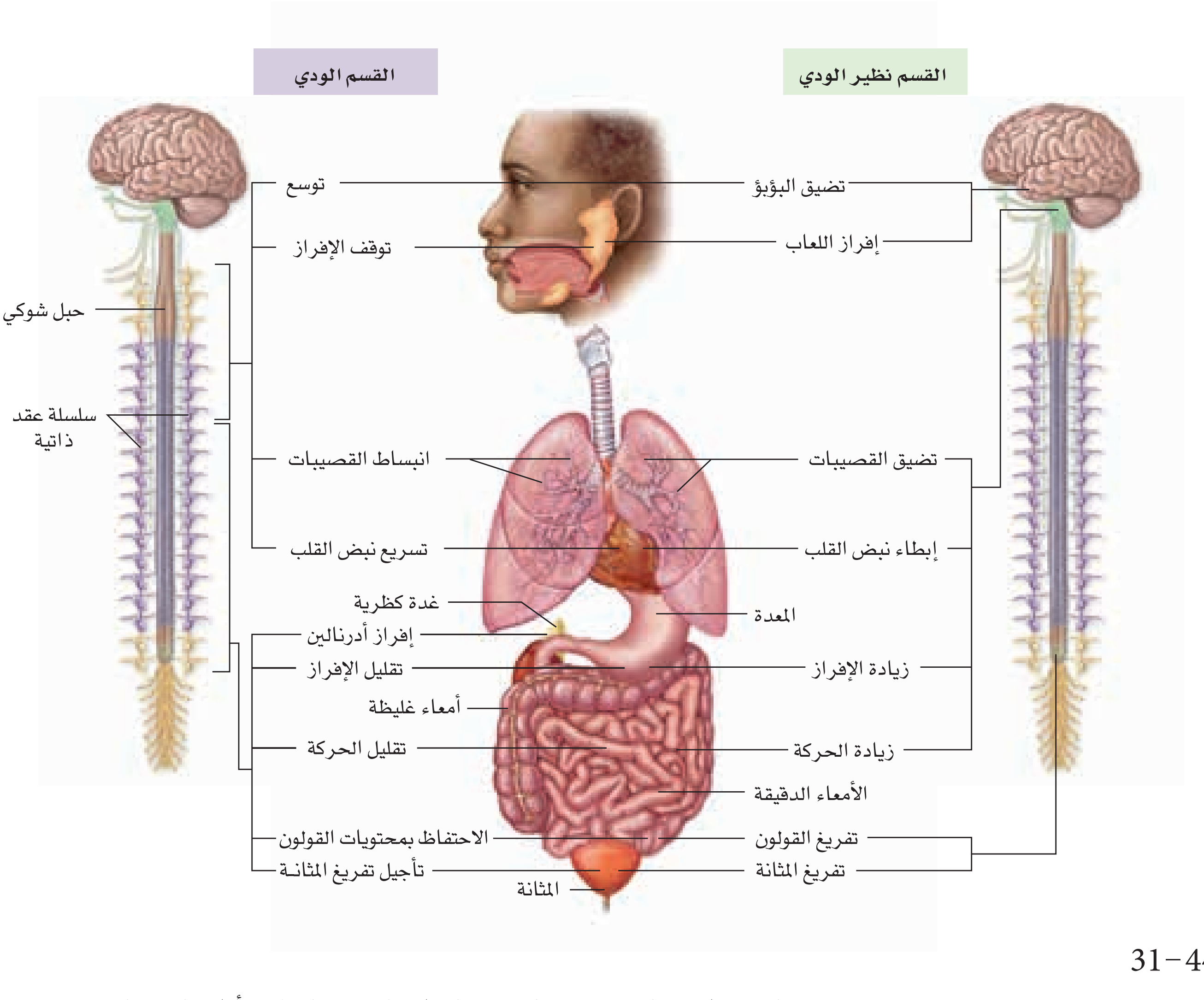
القسم نظير الودّي ***The Parasympathetic division***

يُعاكس القسم نظير الودي أعمال القسم الودي. تنشأ العصبونات قبل العقدية في القسم نظير الودي من الدماغ، ومن المنطقة العجزية للحبل الشوكي (انظر الشكل 44-31، الأيمن). وبسبب هذه النشأة، لن تتكون سلاسل عقد نظير الودية مناظرة لسلاسل العقد الودية. فبدلًا من ذلك، تنتهي المحاور قبل العقدية، التي يسير كثير منها في العصب الحائر (العصب القحفي العاشر)، في عقد واقعة قرب، أو حتى ضمن الأعضاء الداخلية المستجيبة.

تُنظِّم العصبونات بعد العقدية الأعضاء الداخلية بتحرير أستيل كولين عند تشابكاتها. تشمل تأثيرات القسم نظير الودي إبطاء القلب، وزيادة إفرازات القناة الهضمية وأنشطتها. وهكذا. الجدول 44-5 يقارن بين أفعال القسمين الودي ونظير الودي.

تتوسط بروتينات G استجابات الخلايا للإشارات الذاتية

قد تتساءل كيف يؤدي تحرر أستيل كولين إلى إبطاء القلب –وهو أثر تثبيطي– في حين له آثار تهيجية في أماكن أخرى. والجواب على ذلك بسيط، فالخلايا ذات العلاقة في كل حالة لها مستقبلات أستيل كولين مختلفة ما ينتج آثارًا متباينة. ففي المفصل العصبي العضلي، كانت مستقبلات أستيل كولين قنوات صوديوم مبوّبة بالناقل، وهذه عندما تفتح تسمح بتدفق Na^+ ما يسبب إزالة استقطاب الغشاء. أما في حالة القلب، فيحدث التأثير المثبط على خلايا صانع الخطو؛ لأن مستقبلات أستيل كولين تسبب فتح قنوات بوتاسيوم K^+ ما يقود إلى انتشار K^+ خارجًا وإلى زيادة استقطاب الغشاء. هذا المستقبل هو عضو في طائفة من المستقبلات تدعى مستقبلات مزدوجة مع بروتين G.



الشكل 44-31

القسمان الودي ونظير الودي للجهاز العصبي الذاتي. تخرج العصبونات قبل العقدية للقسم الودي من المناطق الصدرية القطنية، أما في النظير الودي، فتخرج من الدماغ والمنطقة العجزية للحبل الشوكي. تقع عقد القسم الودي بالقرب من الحبل الشوكي، في حين تقع عقد القسم نظير الودي بالقرب من الأعضاء التي تغذيها. تغذى معظم الأعضاء الداخلية من قبل كلا القسمين.

الجدول 5-44	التغذية العصبية للجهاز الذاتي للأنسجة الهدف	
النسيج الهدف	**التنبيه الودي**	**التنبيه نظير الودي**
بؤبؤ العين	توسُّع	تضيُّق
الغدد		
اللعابية	انقباض الأوعية، قليل من الإفراز	توسّع الأوعية، إفراز غزير
المعدية	تثبيط الإفراز	تنبيه النشاط المعدي
الكبد	تنبيه إفراز جلوكوز	تثبيط إفراز جلوكوز
العرقية	تعرّق	لا شيء
القناة الهضمية		
العضلات العاصرة	زيادة التوتر	إنقاص التوتر
الجدار	إنقاص التوتر	زيادة الحركة
كيس الصفراء	انبساط	انقباض
المثانة البولية		
العضلات	انبساط	انقباض
العضلة العاصرة	انقباض	انبساط
عضلات القلب	زيادة معدل الانقباض وقوته	انخفاض معدل الانقباض
الرئتان	توسع القصيبات	تضيق القصيبات
الأوعية الدموية		
في العضلات	توسّع	لا شيء
في الجلد	تضيّق	لا شيء
في الأحشاء	تضيّق	توسّع

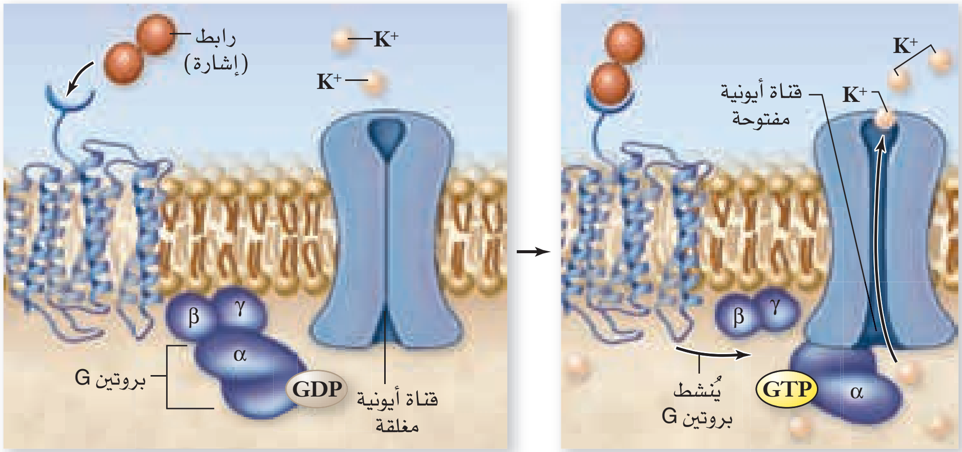
لقد تعلمت في (الفصل الـ 9) أن المستقبلات المزدوجة مع بروتين G تتكون من مستقبل في الغشاء وبروتين مستجيب يزدوجان معًا بفعل بروتين G. ينشط المستقبل عند ارتباط رابط به، والرابط في هذه الحالة هو أستيل كولين، فيحفِّز المستقبل بروتين G الذي يحفز بدوره بروتينًا مستجيبًا، وهو في هذه الحالة قناة K^+ (شكل 44- 32).

يمكن أن يقود هذا النوع من الأنظمة إلى تهيج في أعضاء أخرى إذا ما عمل بروتين G على بروتينات مستجيبة أخرى. فمثلًا، يمكن أن تسبب الأعصاب نظير الودية التي تغذي المعدة زيادة إفرازات المعدة وانقباضاتها.

يتوسط عمل المستقبلات المزدوجة مع بروتين G كذلك تأثيرات الأعصاب الودية. إذ يتطلب التنبيه عن طريق نورإبينفرين المفرَز من النهايات العصبية الودية، وإبينفرين المفرَز من نخاع الكظرية بروتينات G لتنشيط الخلايا الهدف. وسوف نصف هذه التداخلات بالمزيد من التفصيل عند دراسة عمل الهرمونات في (الفصل الـ 46).

يحتوي العصب الشوكي عصبونات حسية وأخرى حركية. يسيطر الجهاز العصبي البدني (الجسمي) على الأفعال الانعكاسية والحركات الإرادية. في حين يسيطر الجهاز العصبي الذاتي على الوظائف اللاإرادية. القسم الودي للجهاز الذاتي ونخاع الغدة الكظرية معًا يحفزان الجسم لاستجابتي الكرِّ أو الفرِّ، في حين يشجع القسم نظير الودي بشكل عام الاسترخاء والهضم.

عندما يغذي القسمان عضوًا مستجيبًا، يكون لهما عادة آثار متضادة. تؤدي بروتينات G دورًا وسيطًا في استجابات الجهاز العصبي الطرفي.



الشكل 44–32

تأثيرات أستيل كولين نظير الودية تتطلب عمل بروتين G. يسبب ارتباط أستيل كولين إلى مستقبله تفكك بروتين G، فتحرر بعض مكوناته، وتتحرك ضمن الغشاء لترتبط ببروتينات أخرى تشكل قنوات أيونية. يبين الشكل أثر أستيل كولين في القلب حيث تسبب مكونات بروتين G فتح قنوات K^+. يقود هذا إلى انتشار بوتاسيوم إلى الخارج، وإلى زيادة استقطاب مما يبطئ من نبض القلب.

مراجعة المفاهيم

44-1 تنظيم الجهاز العصبي

لكي يستجيب المخلوق للمنبهات يجب على الجهاز العصبي ربط المستقبلات الحسية بالمستجيبات الحركية (الشكل 44-1).

- يتألف الجهاز العصبي المركزي من الدماغ والحبل الشوكي.
- يتألف الجهاز العصبي الطرفي من عصبونات حسية تنقل السيالات إلى الجهاز المركزي، وعصبونات حركية لنقل السيالات من الجهاز المركزي (الشكل 44-2).
- يتكون الجهاز العصبي الذاتي من قسمين متضادين، هما: الودي، ونظير الودي.
- العصبون له جسم وزوائد شجرية تستقبل المعلومات، ومحور طويل ينقل السيالات من الخلية.
- تُنتج خلايا شوان وخلايا الدبق قليلة الزوائد أغمادًا ميلينة تحيط بالمحاور وتعزلها (الشكل 44-3).

44-2 آلية بث السيال العصبي عبر الغشاء البلازمي

يعتمد بث السيال العصبي على نفاذية الأعصاب للأيونات خلال قنوات أيونية مبوبة.

- تعتمد وظيفة العصب على فرق جهد الغشاء الذي ينتج بسبب الفرق في تركيز الأيونات عبر غشاء الخلية.
- تنقل مضخة صوديوم -بوتاسيوم Na^+ خارج الخلية، وتنقل K^+ إلى داخل الخلية.
- يؤدي تسرب أيونات بوتاسيوم إلى تحريك الشحنات الموجبة خارج الخلية، ما يجعل الداخل سالبًا بالنسبة إلى الخارج.
- ينتج فرق جهد الراحة من التوازن بين انتشار K^+ للخارج والشحنة السالبة التي تجذب K^+ إلى داخل الخلية (شكل 44-6).
- تُبدي العصبونات جهودًا متدرجة بسبب تنشيط قنوات أيونية مبوبة بالرابط (الشكل 44-7).
- التجميع هو القدرة على دمج الجهود المتدرجة.
- ينتج جهد الفعل عندما تصل إزالة الاستقطاب حد العتبة، وجهد الفعل هو (كل أو عدم).
- يتكون جهد الفعل من طور: ارتفاع، وهبوط، وتجاوز (الشكل 44-9).
- يُعبر عن شدة المنبه بتكرار جهود الفعل.
- يسبب تدفق Na^+ إلى الداخل الناتج عن جهد الفعل إزالة استقطاب في المنطقة المجاورة، فتنتج جهد فعل خاص بها (شكل 44-10).
- تزداد سرعة سريان السيال العصبي بزيادة قطر المحور وبالعزل عن طريق غمد الميلين، الذي يسبب النقل الوثبي (الشكل 44-11).

44-3 التشابك العصبي: حيث تتواصل العصبونات مع الخلايا الأخرى

ينتهي جهد الفعل عند نهاية المحور، وعلى المعلومات أن تعبر التشابك العصبي، وهو الفجوة بين العصبون والخلايا الأخرى.

- التشابكات الكهربائية لها مفاصل فجوية بين الخلايا قبل وبعد التشابكية في حين تستخدم التشابكات الكيميائية النواقل العصبية.
- وصول السيال العصبي يفتح قنوات كالسيوم مبوبة بفرق الجهد، ما يسبب تحرر الناقل العصبي (الشكل 44-13).
- تنتشر النواقل العصبية عبر الشق التشابكي، وترتبط بمستقبلات مبوبة بالرابط، ما يغير جهد الغشاء.
- تشمل أنواع النواقل الأحماض الأمينية، والأمينات الحيوية، والببتيدات العصبية، وغازًا هو أكسيد النتريك.
- الجهود بعد التشابكية المهيجة تزيل استقطاب الغشاء، والجهود المثبطة تزيد استقطاب الغشاء (الشكل 44-15).
- يتم إيقاف فعل النواقل العصبية بالتحليل الأنزيمي، أو بإعادة تناولها من قبل الخلية قبل التشابكية.
- يمكن تجميع الجهود المتدرجة مكانيًّا أو زمانيًّا لإنتاج جهد فعل.

44-4 الجهاز العصبي المركزي: الدماغ والحبل الشوكي

قاد تطور الجهاز العصبي إلى قدرة على نشاط ارتباطي -السيطرة على الأفعال المعقدة.

- تطور الجهاز العصبي من شبكة عصبية، مكونة من أعصاب مترابطة، إلى حبال عصبية ذات وصلات عصبية، وإلى تطور للمراكز العصبية (شكل 44-19).
- لدماغ الفقريات ثلاثة أقسام: خلفي، وأوسط، وأمامي (الشكل 44-20).
- ينسق الدماغ الخلفي الأفعال الانعكاسية الحركية.
- يستقبل الدماغ الأوسط المعلومات البصرية ويعالجها.
- يستجيب الدماغ الأمامي للشم، ويقسم إلى الدماغين: البيني والطرفي.
- يتألف الدماغ البيني من المهاد، الذي يكامل وينقل المعلومات الحسية، وتحت المهاد الذي يسيطر على إفرازات الغدة النخامية.
- الدماغ الطرفي في الثدييات يدعى المخ، وهو مركز لإيجاد العلاقات والترابط والتعلم (الجدول 44-3).
- يقسم الدماغ في الإنسان إلى نصف كرة أيمن وأيسر يرتبطان عن طريق الجسم الصلب (الشكل 44-22).
- يقسم كل نصف كرة مخ إلى فص: أمامي، وجداري، وصدغي، وقفوي (الشكل 44-23).
- يستقبل كل نصف كرة مخ معلومات حسية واردة من الجانب المقابل للجسم، ويسيطر على أنشطة ذلك الجانب نفسه.
- يحتوي المخ قشرتين: حركية أساسية، وأخرى حسية بدنية أساسية (الشكل 44-24).
- تتسلّم العقد القاعدية معلومات حسية واردة من مسالك عصبية صاعدة، وتصدر أوامر حركية عبر الحبل الشوكي.
- يتكون الجهاز الطرفي من تحت المهاد، وقرن آمون، والأجسام اللوزية. وهو مسؤول عن الحالات العاطفية.
- يمكن السيطرة على الأعمال المعقدة للدماغ في مناطق معينة منه.
- قد تخزن الذاكرة قصيرة الأمد على هيئة تهيج عصبي آني، في حين تتضمن الذاكرة طويلة الأمد تغيرات تركيبية في الوصلات العصبية.
- الأفعال الانعكاسية هي حركات غير إرادية مفاجئة للعضلات (الشكل 44-27 والشكل 44-28).

44-5 الجهاز العصبي الطرفي: العصبونات الحسية والحركية

الجهازُ العصبي الطرفي مجموعةٌ من المحاور، وتجمعات من أجسام الخلايا العصبية تدعى العقد العصبية موجودة خارج الجهاز المركزي.

- تدخل المحاور الحسية السطح الظهري للحبل الشوكي، فتشكل الجذر الظهري للعصب الشوكي.
- تغادر المحاور الحركية السطح البطني للحبل الشوكي، وتشكل الجذر البطني للأعصاب الشوكية.
- تجتمع أجسام العصبونات الحسية خارج الحبل الشوكي، وتشكل عقد الجذر الظهري.
- أجسام العصبونات الحركية تقع في الحبل الشوكي نفسه.
- تنبه العصبونات الحركية البدنية العضلات الهيكلية استجابة لأوامر واعية وأفعال انعكاسية لا إرادية.
- الوظائف اللاإرادية يسيطر عليها الجهاز العصبي الذاتي.
- تنشأ العصبونات قبل العقدية الودية من المناطق الصدرية والقطنية للحبل الشوكي، وتتشابك في عقد ذاتية خارج الحبل الشوكي (الشكل 44-30).
- تنشأ العصبونات قبل التشابكية نظير الودية من الدماغ، ومن المنطقة العجزية للحبل الشوكي، وتنتهي في عقد تقع قريبة أو داخل الأعضاء الداخلية الهدف (الشكل 44-13 والجدول 44-5).

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. الوصف الأفضل للحالة الكهربائية لعصبون وقت الراحة هو:
   - أ. داخل العصبون مشحون بشحنة سالبة أكثر من خارجه.
   - ب. خارج العصبون مشحون بشحنة سالبة أكثر من داخله.
   - ج. لداخل العصبون وخارجه الشحنة الكهربائية نفسها.
   - د. تتسرب أيونات بوتاسيوم إلى العصبون وقت الراحة.
2. واحد مما يأتي لا يمكن السيطرة عليه بالأفكار الواعية:
   - أ. العصبونات الحركية. ب. الجهاز العصبي البدني.
   - ج. الجهاز العصبي الذاتي. د. العضلات الهيكلية.
3. استجابتا الكرّ أو الفرّ يُسيطر عليهما عن طريق:
   - أ. القسم الودي للجهاز العصبي.
   - ب. القسم نظير الودي للجهاز العصبي.
   - ج. تحرر أستيل كولين من العصبونات بعد العقدية.
   - د. الجهاز العصبي البدني.
4. تصور أنك تُجري تجربة على حركة الأيونات عبر الأغشية العصبية. الذي يؤدي دورًا في تقرير تركيز التوازن للأيونات عبر هذه الأغشية هو:
   - أ. فروق تركيز الأيونات.
   - ب. الفروق في درجة الحموضة للأيونات.
   - ج. الفروق الكهربائية للأيونات.
   - د. أ + ج.
5. مضخة صوديوم –بوتاسيوم:
   - أ. ليست مطلوبة لإطلاق جهد الفعل.
   - ب. مهمة لإدامة جهد الراحة على المدى الطويل.
   - ج. مهمة فقط عند التشابك العصبي.
   - د. تستخدم لتحفيز الجهود المتدرجة.
6. تثبط مادة بوتوكس، وهي مشتقة من سموم البكتيريا الوشيقية المسببة للتسمم الغذائي، تحرر أستيل كولين من المفصل العصبي العضلي. يمكن لهذه المعالجة الغريبة أن تنتج آثارها التجميلية المرغوبة في:
   - أ. تثبيط الفرع نظير الودي للجهاز الذاتي.
   - ب. تثبيط الفرع الودي للجهاز الذاتي.
   - ج. إحداث شلل في عضلات الوجه ما يقلل تجاعيد الوجه.
   - د. إحداث انقباض في عضلات الوجه، حيث يُشد الجلد بقوة، وتختفي التجاعيد.
7. فيما يأتي قائمة بمكونات التشابك الكيميائي. في واحدة مما يأتي قد يؤدي حدوث الطفرة إلى أثر في استقبال الرسائل فقط، لا على تحرر الناقل أو على الاستجابة:
   - أ. بروتينات الغشاء في الخلية بعد التشابكية.
   - ب. بروتينات في الخلية قبل التشابكية.
   - ج. بروتينات سيتوبلازمية في الخلية بعد التشابكية.
   - د. أ + ب.
8. النواقل العصبية المثبطة:
   - أ. تزيد استقطاب الأغشية بعد التشابكية.
   - ب. تزيد استقطاب الأغشية قبل التشابكية.
   - ج. تزيل استقطاب الأغشية بعد التشابكية.
   - د. تزيل استقطاب الأغشية قبل التشابكية.
9. افترض أنك وخزت أصبعك بدبوس حاد، وأن المنطقة المتأثرة صغيرة جدًا، بحيث أُطلق مستقبل واحد للألم، لكن المستقبل ينطلق بشكل متكرر وبمعدل سريع (مؤلم). يعد هذا مثالًا على:
   - أ. تجميع زماني. ب. تجميع مكاني.
   - ج. تعوُّد. د. إعادة استقطاب.
10. هب أنك تُشرِّح جرذًا نفق بهدوء في أثناء نومه بعد تقدمه في العمر. التركيب الذي لا تتوقع وجوده في دماغ الجرذ هو:
    - أ. الدماغ الأمامي. ب. الدماغ الأوسط.
    - ج. الدماغ الخلفي. د. الحبال العصبية البطنية.
11. المادة البيضاء____________والمادة الرمادية____________
    - أ. مكونة من محاور، مكونة من أجسام الخلايا وزوائدها الشجرية.
    - ب. مغمدة، غير مغمدة.
    - ج. موجودة في الجهاز المركزي، أيضًا موجودة في الجهاز المركزي.
    - د. كل ما ذكر صحيح.
12. الفعل الانعكاسي الوظيفي يتطلب:
    - أ. عصبونًا حسيًّا، وعصبونًا حركيًّا فقط.
    - ب. عصبونًا حسيًّا، ومهادًا، وعصبونًا حركيًّا.
    - ج. قشرة مخية، وعصبونًا حركيًّا.
    - د. قشرة مخية، ومهادًا فقط.
13. بينما تجلس بهدوء لتقرأ هذه الجملة، يكون جزء الجهاز العصبي الأكثر نشاطًا هو:
    - أ. العصبي البدني. ب. العصبي الودي.
    - ج. العصبي نظير الودي. د. لا شيء مما ذكر.
14. المستقبلات المزدوجة مع بروتين G ذات علاقة بالجهاز العصبي من حيث إنها:
    - أ. تسيطر على تحرر النواقل العصبية.
    - ب. تسيطر على فتح قنوات Na^+ وإغلاقها في أثناء جهد الفعل.
    - ج. تسيطر على فتح قنوات K^+ وإغلاقها في أثناء جهد الفعل.
    - د. تعمل بوصفها مستقبلات للنواقل العصبية على الخلايا بعد التشابكية
15. في أثناء جهد الفعل فإن طور:
    - أ. الارتفاع سببه تدفق Na^+ للداخل. ب. الهبوط سببه تدفق K^+ للداخل.
    - ج. الهبوط سببه خروج K^+ للخارج. د. أ + ج.

أسئلة تحدٍّ

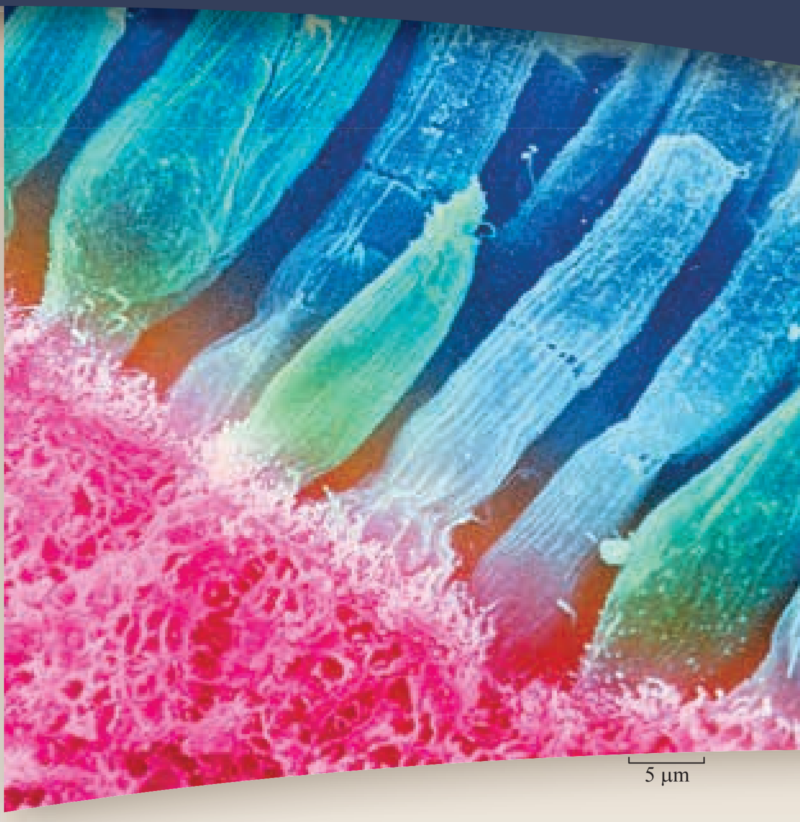
1. تغلق مادة رباعي إيثيل الأمونيوم قنوات K^+ المبوبة بفرق الجهد. ما أثر هذه المادة المتوقع في جهود الفعل التي ينتجها عصبون؟ وإذا كان ممكنًا إضافتها بشكل انتقائي لعصبون قبل تشابكي يحرر ناقلًا عصبيًّا مهيجًا، كيف ستغير المادة الأثر التشابكي لذلك الناقل العصبي في الخلية بعد التشابكية؟
2. صفِ الحالة التي تكون عليها قنوات Na^+ و K^+ في كل من الأطوار الآتية: الارتفاع، والهبوط، والتجاوز.
3. صفِ الخطوات المطلوبة لإنتاج جهد بعد تشابكي مهيج. كيف يمكن أن تختلف هذه الخطوات عند تشابك مثبط ؟
4. لاحظت أن صديقك الذي يحب الكافيين بدأ يشكو أخيرًا أنه مضطر إلى شرب المشروبات المحتوية على الكافيين أكثر مما اعتاد عليه. ولكونك طالبًا مُجدًّا في الأحياء، أخبرته بأنّ ذلك أمر متوقع. كيف تفسر ذلك؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع .www.ravenbiology.com لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™

الفصل 45

الأجهزة الحسّيّة
Sensory Systems



مقدّمة

تصل الإشارات الواردة من العصبونات الحسّيّة جميعها إلى الجهاز العصبي المركزي بالشّكل نفسه، أيّ على شكل جهود فعل. وتتسلّم العصبونات الحسّيّة الإشارات الواردة من تشكيلة مختلفة الأنواع من الخلايا المستقبلة الحسّيّة كالعِصِيّ والمخاريط الموجودة في عيون الفقريّات الموضحة في صورة المجهر الإلكتروني المبينة جانبًا. تقود عصبونات حسية مختلفة إلى مناطق مختلفة من الدّماغ، ولهذا فهي مرتبطة بإحساسات مختلفة. تعتمد شدة الإحساس على تكرار جهود الفعل التي تنقلها العصبونات الحسّيّة. ويميز الدّماغ غروب الشّمس، من سيمفونية موسيقية، من ألم يتلاشى، فقط بدلالة هوية العصبون الحسّيّ الذي ينقل جهود الفعل ومن تكرار هذه السّيّالات. وهكذا، فإذا نُبه العصب السمعي بصورة اصطناعية، فإنّ الدّماغ يدرك هذا التنبيه على أنه صوت. ولكن إذا نبّه العصب البصري اصطناعيًّا بالطريقة وبالدرجة نفسها، فإنّ الدّماغ يدرك ذلك على أنه ومضة من ضَوء.

في هذا الفصل، سنتناول الأجهزة الحسّيّة في الفقريّات بشكل أساسي. ونقارن بعض هذه الأجهزة مع نظيراتها في اللافقريات أيضًا.

موجز المفاهيم

1-45 نظرة عامة على المستقبلات الحسّيّة
- ترصد المستقبلات الحسّيّة المنبّهات الخارجيّة والدّاخليّة.
- يمكن تصنيف المستقبلات في ثلاث مجموعات.
- تُنقل المعلومات الحسّيّة في عملية ذات خطوات أربع.
- يتضمن تحويل الإشارة الحسّيّة قنوات أيونية مبوبة.

2-45 المستقبلات الآلية: اللّمس والضّغط
- تحذر مستقبلات الألم الجسم من أذى وقع، أو على وشك الوقوع.
- ترصد مستقبلات مختلفة اللّمس بناء على شدته.
- ترصد المستقبلات الخاصة طول العضلة ودرجة توترها.
- مستقبلات الضّغط ترصد ضغط الدم.

3-45 السّمع والاهتزاز ورصد وضع الجسم
- يرصد الخط الجانبي في الأسماك الاهتزازات منخفضة التردد.
- تركيب الأذن متخصص في رصد الاهتزاز.
- يحدث تحويل الإشارة السمعية في القوقعة.
- بعض الفقريّات لديها القدرة على الملاحة عن طريق الصّوت.
- وضع الجسم وحركته ترصدها أجهزة مرتبطة بأجهزة السّمع.

4-45 المستقبلات الكيميائية: الذّوق والشّم ودرجة الحموضة (درجة الأسّ الهيدروجيني)
- يرصد التّذوّق الغذاء المحتمل ويحلله.
- يستطيع الشّم أن يتعرف عددًا كبيرًا من الجزيئات المعقدة.
- ترصد المستقبلات الكيميائية الدّاخليّة درجة الحموضة (pH) وخصائص أخرى.

5-45 الرؤية
- ترصد الرؤية الضّوء وتغيراته من على بعد.
- مستقبلات الضّوء في الفقريّات هي خلايا العِصِيّ وخلايا المخاريط.
- تُعالج المعلومات البصرية في القشرة المخية.

6-45 تنوع الخبرات الحسّيّة
- بعض الأفاعي لها مستقبلات قادرة على رصد الأشعة تحت الحمراء.
- بعض الفقريّات تستطيع الإحساس بالتيارات الكهربائية.
- ترصد بعض المخلوقات الحقول المغناطيسيّة.

1-45 نظرة عامة على المستقبلات الحسّيّة

عند التفكير في المستقبلات الحسّيّة، يتبادر إلى الذهن حواس البصر، والسّمع، والتّذوّق، والشّم، واللّمس – أو الحواس التي تزودنا بمعلومات عن بيئتنا. المعلومات الْخارجيّة هي بالتأكيد مهمة للبقاء، ولنجاح الحيوانات – لكن المستقبلات الحسّيّة تزودنا أيضًا بمعلومات عن البيئة الدّاخليّة، مثل درجة شدّ العضلات، ووضع الجسم وضغط الدم. وسنلقي نظرة عامة، في هذا الجزء على أنواع المستقبلات وكيفية عملها.

الجدول 1-45 تحويل الإشارات الحسّيّة في الْفقريّات

المنبه	المستقبل	الموقع	التركيب	عملية تحويل الإشارة
الاستقبال الحسِّيّ الداخلي				
درجة الحرارة	مستقبلات حرارة ومستقبلات برودة.	الجلد، تحت المهاد	نهايات عصبية حرة	التّغيّر في درجة الحرارة يفتح أو يغلق قنوات أيونية في الغشاء.
اللّمس	حويصلات ميسنر، مستقبلات جراب الشعر، خلايا ميركلّ، حويصلات روفيني.	طلائية الجلد	نهايات عصبية مع محفظة مطاطة	التّغيّر السريع أو الممتد في الضّغط يُغير شكل الغشاء.
الاهتزاز	حويصلات باسيني	عميقة ضمن الجلد	نهايات عصبية مع محفظة مطاطة	التّغيّر الحاد في الضّغط يغير شكل الغشاء.
الألم	مستقبلات الألم	في كلّ الجسم	نهايات عصبية حرة	المواد الكيميائية أو التّغيّرات في الضّغط أو في درجة الحرارة تفتح أو تغلق قنوات أيونية في الغشاء.
شدّ العضلات	مستقبلات الشدّ	ضمن العضلات	نهايات عصبية حلزونية ملتفة حول مغزل العضلة	شدّ المغزل يؤدي إلى تغير في شكل الغشاء.
ضغط الدم	مستقبلات الضّغط	الأفرع الشريانية	نهايات عصبية فوق طبقة رقيقة من جدار الشريان	يؤدي شدّ جدار الشريان إلى تغير شكل الغشاء.
الاستقبال الْحسِّيّ الخارجي				
الجاذبية	حويصلات التّوازن	الحجرات الْخارجيّة للأذن الدّاخليّة	حصى الأذن وخلايا شعرية	يُغير حصى الأذن من شكل الخلايا الشعرية.
الحركة	الكؤيس	القنوات نصف الهلالية في الأذن الدّاخليّة	مجموعة من الخلايا الشعرية	حركة السائل تغير في شكل الخلايا الشعرية.
	عضو الخط الجانبي	ضمن تجاويف على سطح جسم السمكة	مجموعة من الخلايا الشعرية	حركة السائل تغير في شكل الخلايا الشعرية.
التّذوّق	خلايا براعم التّذوّق	الفم، جلد الأسماك	مستقبلات كيميائية: خلايا طلائية ذات خملات دقيقة	ترتبط المواد الكيميائية بمستقبلات في الغشاء.
الشّم	عصبونات شمية	الممرات الأنفية	مستقبلات كيميائية: عصبونات مهدبة	ترتبط المواد الكيميائية بمستقبلات في الغشاء.
السمع	عضو كورتي	قوقعة الأذن الداخلية	خلايا الشعر بين الغشاء القاعدي والغشاء السقفي	تحرك أمواج الصوت في السائل الشعر وتسبب انثناء الأغشية.
البصر	خلايا الْعِصِيّ والمخاريط	شبكية العين	تشكيلة من الصبغات الحساسة للضوء	يحفِّز الضّوء عملية تؤدي إلى غلق قنوات أيونية.
الحرارة	عضو النقرة	وجه الأفعى	مستقبلات درجة الحرارة في حجرتين	مستقبلات تقارن درجة حرارة السطح مع الحجرتين الداخليتين.
الكهرباء	حويصلات لورنزيني	ضمن جلد الأسماك	حويصلات مغلقة ذات توزيع غير متناظر للأيونات	تغير الحقول الكهربائية توزيع الأيونات على الأغشية.
الْمغناطيسيّة	غير معروفة	غير معروف	غير معروف	يحفِّز الانحراف في المجال المغناطيسي سيالات عصبية.

ترصد المستقبلات الحسّيّة الْمنبِّهات الْخارجيّة والدّاخليّة

المستقبلات الْخارجيّة Exteroceptors هي المستقبلات التي تحس بالْمنبِّهات التي تنشأ في البيئة الْخارجيّة. نشأت حواس الْفقريّات الْخارجيّة جميعها تقريبًا في الماء قبل أنْ تغزو الْفقريّات اليابسة. نتيجة لذلك، فإنّ كثيرًا من حواس فقريات اليابسة تدرك وتؤكد الْمنبِّهات التي تنتقل جيدًا في الماء، وذلك باستخدامها لمستقبلات احتفظت بها عند الانتقال من المحيط إلى اليابسة. فالسّمع في الْفقريّات مثلًا، يحوّل الْمنبِّهات المحمولة بالهواء إلى منبهات محمولة بالماء باستعمالها مستقبلات شبيهة بتلك التي نشأت أصلًا في الماء.

هناك القليل فقط من الأنظمة الحسّيّة للفقريات التي تعمل جيدًا في الماء، كالأعضاء الكهربائية في الأسماك، لا تستطيع العمل في الهواء، ولا توجد بين فقريات اليابسة. في المقابل، فإنّ بعض الْفقريّات التي تقطن اليابسة لها أنظمة حسية لا تستطيع العمل في البيئة المائية، كرصد الأشعة تحت الحمراء مثلًا.

ترصد **المستقبلات الدّاخليّة Interoceptors** الْمنبِّهات التي تنشأ من داخل الجسم. ترصد المستقبلات الدّاخليّة هذه الْمنبِّهات ذات العلاقة بطول العضلات، ودرجة توترها، ووضع أطراف الجسم، والألم، وكيمياء الدم، وحجم الدم وضغطه، ودرجة حرارة الجسم. كثير من هذه المستقبلات أبسط من تلك التي ترصد البيئة الْخارجيّة، ويُعتقد أنها أكثر شبهًا بالمستقبلات الحسّيّة البدائية. فيما تبقى من هذا الفصل، سوف نناقش الأنواع المختلفة من المستقبلات الْخارجيّة والدّاخليّة بناءً على نوع المنبه الذي تخصّص كلّ منها في رصده (الجدول 45-1).

يمكن تصنيف المستقبلات في ثلاث مجموعات

تختلف المستقبلات الحسّيّة بالنسبة إلى طبيعة المنبه البيئي الذي يحفّز نهاياتها الشجرية بأفضل صورة. وبشكل عام، يمكننا تمييز ثلاث مجموعات من المستقبلات:

1. **المستقبلات الآلية Mechanoreceptors** التي تنبهها القوى الآلية مثل الضّغط. وهذه تشمل مستقبلات اللّمس، والسّمع، والتّوازن.
2. **المستقبلات الكيميائية Chemoreceptors** التي ترصد المواد الكيميائية أو التغيرات الكيميائية، فحواس الشّم والتّذوّق تعتمد على هذا النوع من المستقبلات.
3. **المستقبلات التي ترصد الطاقة Energy - detecting receptors** وتستجيب للطاقة الكهرومغناطيسية وللحرارة. فمستقبلات الضّوء في العين ترصد طاقة الضّوء، وكذلك مستقبلات الحرارة التي توجد في بعض الزّواحف.

أبسط المستقبلات الحسّيّة هي نهايات عصبية حرة تستجيب لانثناء أو لشد غشاء العصبون الْحسِّيّ نتيجة للتغيرات في درجة الحرارة، أو في المواد الكيميائية، كالأكسجين في السائل خارج الخلايا. هناك مستقبلات حسية أخرى أكثر تعقيدًا تتضمن ارتباطًا بين العصبونات الحسّيّة وخلايا طلائية متخصصة.

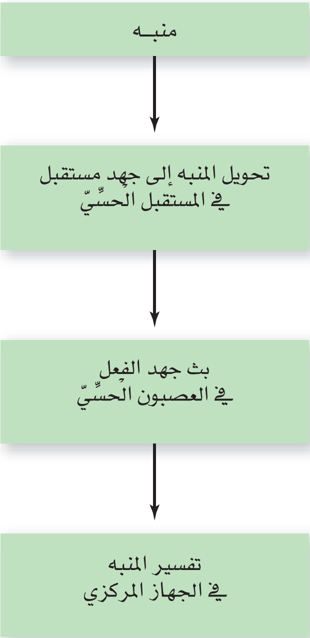
تُنْقَلُ المعلوماتُ الحسّيّة في عملية ذات خطوات أربع

تنقل المعلومات الحسّيّة التي تلتقطها العصبونات الحسّيّة إلى الجهاز العصبي المركزي، حيث يتم إدراك السّيّالات في عملية تتضمن أربع خطوات (الشكل 45-1):

1. التنبيه. يقع المنبه الفيزيائي على عصبون حسّيّ، أو على مستقبل حسّيّ يرتبط معه، ولكنه منفصل عنه.
2. التّحويل. تتحول طاقة المنبه إلى جهود متدرجة في الزوائد الشجرية للعصبون الْحسِّيّ.
3. البثّ. تتطور جهود فعل في محور العصبون الْحسِّيّ، ثم تنقل إلى الجهاز المركزي عبر مسلك عصبي وارد.
4. التّفسير. ينشئ الدّماغ إدراكًا حسيًّا من الأحداث الكهروكيميائية التي تنتج عن التنبيه الوارد. ونحن ندرك الحواس الخمس بأدمغتنا، وليس بأعضاء الإحساس.

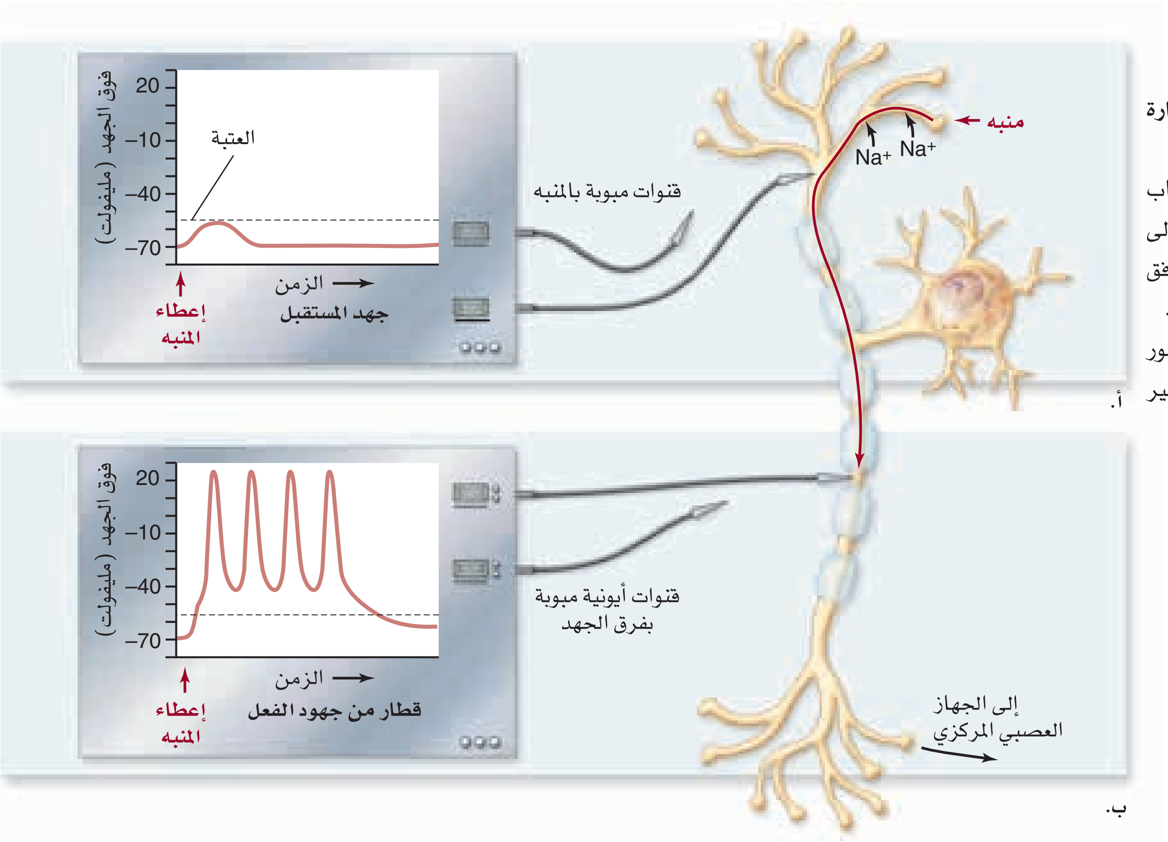
يتضمن التّحويل الإشارة الحسّيّة قنوات أيونية مبوبة

تستجيب الخلايا الحسّيّة للمنبهات؛ لأنها تمتلك **قنوات أيونية مبوبة بالمنبه Stimulus-gated ion channels** في أغشيتها. فالْمنبِّهات الحسّيّة تجعل هذه القنوات الأيونية تفتح أو تغلق بناء على النظام الْحسِّيّ ذي العلاقة. في معظم الحالات، يُنتج المنبه الْحسِّيّ إزالة استقطاب في خليّة المستقبل مناظرة للجهد بعد التشابكي المهيج (وُصِف في الفصل الـ 44) الذي ينتج في الخليّة بعد التشابكية استجابة لناقل عصبي. تدعى إزالة الاستقطاب التي تحدث في المستقبل الْحسِّيّ



الشكل 45-1

الطريق الذي تسلكه المعلومات الحسّيّة. تُحول الْمنبِّهات الحسّيّة إلى جهد المستقبل الذي يستطيع أن يطلق جهود فعل من العصبون الْحسِّيّ تنتقل إلى الدّماغ، حيث تُفسر.



الشكل 45–2

الأحداث في أثناء تحويل الإشارة الحسّيّة.

أ . تؤدي إزالة استقطاب النهايات العصبية الحرة إلى جهد مستقبل ينتشر بتدفق موضعي للتيار نحو المحور.

ب. تنتج جهود الفعل في المحور استجابة لجهد مستقبل كبير بما فيه الكفاية.

عند **التنبيه جهد المستقبل Receptor potential** (الشكل 45–2أ). جهدُ المستقبل متدرِّجٌ، مثله مثل الجهد بعد التشابكي المهيج؛ فكلما كان المنبه الْحسِّيّ أكبر كانت درجة إزالة الاستقطاب أكبر. كذلك يتضاءل حجم جهد المستقبل بالابتعاد عن مصدر التنبيه، وهذا يمنع الْمنبِّهات الصغيرة ليست ذات العلاقة من الوصول إلى جسم الخليّة الحسّيّة. وإذا كان جهد المستقبل أو تجميع جهود المستقبل كبيرًا بدرجة كافية لإنتاج إزالة استقطاب تصل حد العتبة، فإنّ جهد فعل ينتج ويسري على طول محور العصبون الْحسِّيّ إلى الجهاز المركزي (الشكل 45–2ب).

وكلما كان المنبه الْحسِّيّ أقوى، كانت درجة إزالة استقطاب جهد المستقبل أكبر، وكان تكرار جهود الفعل الناتجة أعلى (تذكر أنَّ تكرارَ جهود الفعل، وليس تجميعها مسؤولٌ عن نقل معلومات عن شدة المنبه).

وبشكل عام، توجد علاقة لوغاريتمية بين شدة المنبه وتكرار جهد الفعل، فمثلًا يُنتج منبه حسي معين أقوى بعشر مرات من منبه حسي آخر جهود فعل تكرارها ضعف تلك التي ينتجها المنبه الأضعف. تسمح هذه العلاقة للجهاز العصبي المركزي بتفسير قوة المنبه الْحسِّيّ بناء على تكرار الإشارات القادمة.

تنقل المستقبلات الحسّيّة المعلومات عن البيئة (المستقبلات الْخارجيّة) وعن حالة الجسم الداخلية (المستقبلات الدّاخليّة). يمكن تقسيم نوعي المستقبلات إلى مستقبلات آلية، وكيميائية، ومستقبلات ترصد الطاقة. تكرار جهود الفعل الصادرة من المستقبلات الحسّيّة يُعلم الجهاز المركزي عن شدة المنبه.

45-2 المستقبلات الآلية: اللّمس والضّغط

على الرّغم من أن المستقبلات الموجودة في الجلد، وتدعى **مستقبلات جلدية Cutaneous receptors** تُصنّف على أنها مستقبلات داخلية، إلا أنها تستجيب لمنبهات على الحدود بين البيئتين الْخارجيّة والدّاخليّة. تخدم هذه المستقبلات بوصفها أمثلة جيدة على تخصص المستقبل في التركيب والوظيفة، حيث تستجيب للحرارة، والبرودة، والألم، واللّمس، والضّغط. وسنناقش هنا الألم واللّمس والضّغط التي ترصدها المستقبلات الجلدية الآلية. أما الحرارة والبرودة فستُناقَشُ في جزء لاحق.

تحذّر مستقبلاتُ الألم الجسمَ من أذى وقع، أو على وشك الوقوع

يُدرَك المنبه الذي يسبب أو على وشك التسبب في أذى للأنسجة على أنه ألم. وتُدعى المستقبلاتُ التي تنقل سيالات تُدرك على أنها ألم **مستقبلاتِ الألم Nociceptors** حيث سميت هكذا لأنها حساسة للمواد المؤذية والمؤلمة إضافة إلى تهتك الأنسجة. وعلى الرّغم من وجود مستقبلات ألم نوعية، فإنّ كثيرًا من المستقبلات الحسّيّة تستطيع أن تنتج إدراكًا للألم في الدّماغ إذا ما نُبِّهَتْ بقوة كبيرة.

تتكون معظم مستقبلات الألم من نهايات عصبية حرة تنتشر في الجسم، وبشكل خاص قرب السطوح، حيث يكون احتمال وقوع الأذى كبيرًا. قد تستجيب مستقبلات ألم مختلفة لدرجات الحرارة المتطرفة، وللتنبيه الآلي الشديد جدًا مثل اصطدام قوي، ولمواد كيميائية محددة في السائل خارج الخلوي، بما في ذلك بعض المواد التي تحررها الخلايا المصابة. تختلف عتبة هذه الخلايا الحسّيّة؛ فبعض مستقبلات الألم حساسة فقط لتهتك الأنسجة الفعلي، في حين يستجيب بعضها الآخر قبل حدوث تلف الأنسجة.

القنوات الأيونية الآنية لجهد المستقبل

يمكن أن يعزى بعض أنواع تلف الأنسجة إلى درجات الحرارة المتطرفة، وفي هذه الحالة، أصبحت التفاصيل الجزيئية لكيفية إحداث الْمنبِّهات المؤدية لإحساس الألم واضحة لدينا، إذ يمكن تنبيه طائفة من بروتينات القنوات الأيونية الموجودة في مستقبلات الألم، تُدعى قنواتٍ أيونية آنية لجهد المستقبل، بدرجة الحرارة ما ينتج تدفقًا للأيونات الموجبة نَحو الداخل، صوديوم وكالسيوم بشكل أساسي. يُسَبِّبُ تيارُ إزالة الاستقطاب هذا إطلاقَ جهود فعل من العصبون الْحسِّيّ، ما يؤدي إلى تحرر الناقل العصبي جلوتاميت، وإلى حدوث جهد بعد تشابكي تهيجي في العصبونات في الحبل الشوكي، ويسبب استجابة الألم في النهاية.

وجدت قنوات أيونية آنية لجهد المستقبل تستجيب للحرارة والبرودة، ووجدت فروق في حساسية هذه القنوات الآنية لدرجة التّغيّر في الحرارة، فبعضها يستجيب فقط لتغيرات في الحرارة تتلف الأنسجة، والآخر يستجيب لتغيرات طفيفة. وهكذا، فإننا نستطيع الاستجابة للإحساس بالحرارة والبرودة، إضافة إلى شعورنا بالألم الذي قد يصاحب الحرارة والبرودة المتطرفتين.

أولى القنوات الآنية لجهد المستقبل التي عُرفت تستجيب لمادة كابسيسن الموجودة في الفلفل الحار، وتستجيب للحرارة. ويفسر هذا سبب إحساسنا بالحرارة عندما نتناول الفلفل الحار إضافة إلى شعورنا بالألم. تستجيب كذلك قنوات آنية حساسة للبرودة لمادة المنثول، ما يفسر إحساس البرودة الذي نشعر به عند تناول هذه المادة (أقراص النعناع). يستطيع تنبيه القنوات الآنية لجهد المستقبل أنْ يُقَلِّلَ استجابة الجسم للألم بإضعاف حساسية العصبون الْحسِّيّ. تُفسر استجابة قتل الألم هذه سبب وجود مادة المنثول في شراب تخفيف السّعال (الكحة).

ترصد مستقبلاتُ الحرارة التغيراتِ في الحرارة

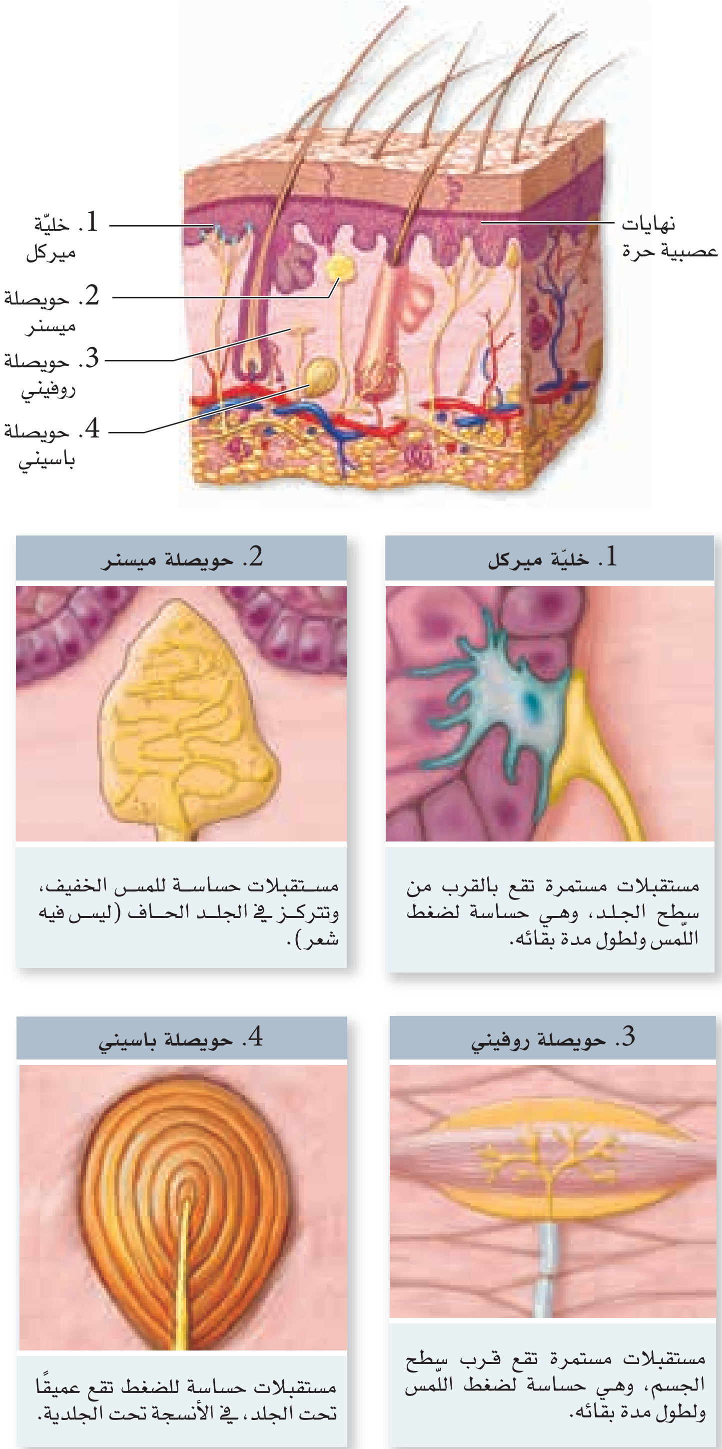
يحتوي الجلد على مجموعتين من **مستقبلات الحرارة Thermoreceptors** التي هي نهايات شجرية معراة للعصبونات الحسّيّة التي تكون حساسة للتغيرات في درجة الحرارة (مستقبلات الألم شبيهة بها في أنها تتكون من نهايات عصبية حرة). تحتوي مستقبلات الحرارة على قنوات أيونية آنية لجهد المستقبل تستجيب للحرارة والبرودة.

تُنبّـه مستقبلات البـرودة بانخفاض درجـة الحرارة، وتثبـط بالتسخين، في حين تُنبّـه مستقبلات الـدفء بارتفاع درجة الحرارة، وتُثبّـط بالتبريد. تقع مستقبلات البـرودة تحت البشرة مباشرة، وهي أكثر عددًا مـن مستقبلات الدِّفء بثلاث إلى أربع مرات. تقع مستقبلات الدِّفء بشكل نموذجي في الأدمة الأعمق.

توجد مستقبلات الحرارة كذلك ضمن تحت المهاد في الدّماغ، حيث ترصد درجة حرارة الدم الواصل إليها، ولهذا فهي تزود الجهاز المركزي بمعلومات عن درجة حرارة داخل (لبّ) الجسم، وتغير المعلومات القادمة من مستقبلات الحرارة في تحت المهاد من أيض الجسم، وتنبه استجابات تزيد أو تقلل من درجة حرارة لبّ الجسم بحسب الحاجة.

ترصد مستقبلات مختلفة اللّمس بناءً على شدته

توجد أنواع عدة من المستقبلات الآلية في الجلد، بعضها في الأدمة، والآخر في الأنسجة تحت الجلدية الواقعة تحتها (الشكل 45-3). تحتوي هذه المستقبلات على خلايا حسية بها قنوات أيونية تفتح استجابة لحدوث تشوه (إزاحة) آلي في الغشاء. وترصد المستقبلات أشكالًا مختلفة من الاتصال الفيزيائي المعروف **بحاسة اللّمس Touch**.



الشكل 45-3

المستقبلات الحسّيّة في جلد الإنسان. المستقبلات الجلدية قد تكون نهايات عصبية حرة، أو زوائد شجرية حسية ترتبط مع تراكيب داعمة أخرى.

تتركز مستقبلات متخصصة مورفولوجيًا تستجيب للمس الرقيق في مناطق كأطراف الأصابع والوجه. وهي تُستخدم لتحديد موقع الْمنبِّهات الجلدية بدقة بالغة. يمكن أن تكون هذه المستقبلات آنية (تُحفز بشكل متقطّع) أو مستمرة (تحفز بشكل مستمر). أما المستقبلات الآنية، فتشمل مستقبلات جراب الشعرة، وحويصلات ميسنر التي توجد على سطوح لا تحتوي شعرًا كالأصابع، وراحة اليد، وحلمة الثّدي.

تتألف المستقبلات المستمرة من حويصلات روفيني في البشرة، ونهايات قبة اللّمس (أقراص ميركل) الواقعة قرب سطح الجلد. ترصد هذه المستقبلات طول مدة اللّمس، والدرجة التي يسلط بها. تقع مستقبلات آنية حساسة للضغط تدعى حويصلات باسيني عميقًا في الأنسجة تحت الجلدية. تتألف كلّ من هذه المستقبلات من نهاية محور وارد محاطة بمحفظة من طبقات متبادلة من خلايا نسيج ضام وسائل خارج خلوي. وعندما يُسَلَّطُ ضغطٌ مستمرٌ على الحويصلة، فإنّ المحفظة المطاطية تمتصّ معظم الضّغط، فيتوقف المحور عن إنتاج سيالات. وهكذا ترصد حويصلات باسيني بداية الضّغط وانتهاءه فقط، كما قد يحدث بشكل متكرر عندما يُوضعُ جسمٌ متذبذبٌ على الجلد.

ترصد المستقبلاتُ الخاصة طولَ العضلة ودرجة توتُّرها

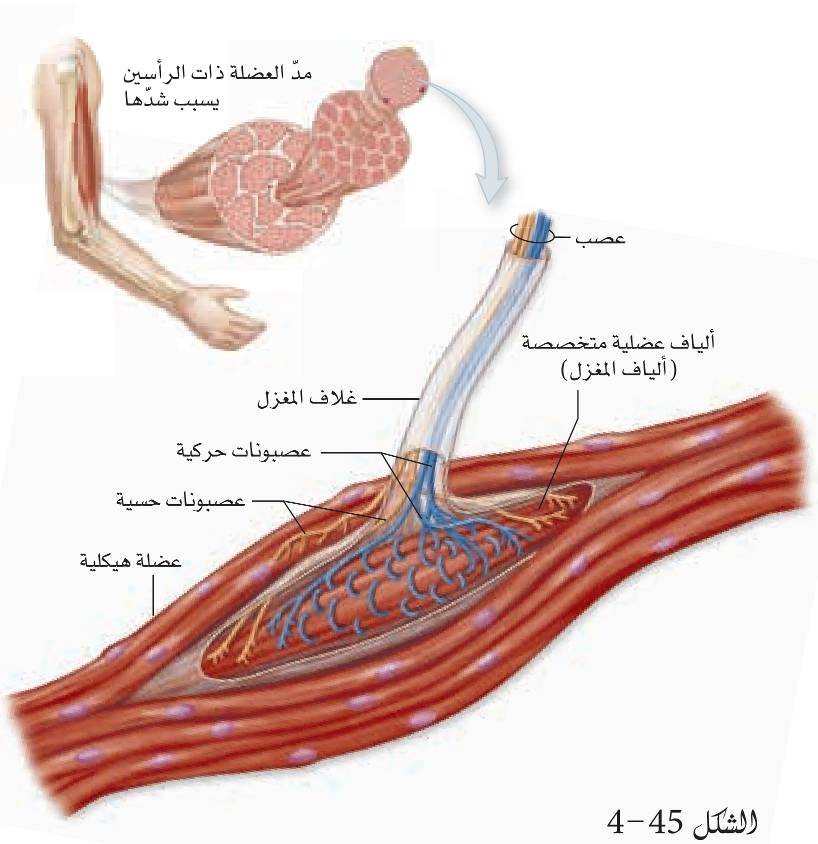
ينغرس **مغزل العضلة Muscle spindle** داخل العضلات الهيكلية للفقريات جميعها باستثناء الأسماك العظمية، وهو مستقبل شدّ حسي يمتد موازيًا لبقية ألياف العضلة (الشكل 45-4). يتألف كلّ مغزل من ألياف عضلية عدة رفيعة مغلقة معًا، ويغذيها عصبون حسّيٌّ يحفز عندما تشد العضلة، والمغزل بالضرورة.

يُدعى مغزلُ العضلة والمستقبلات الأخرى في الأوتار **والمفاصل المستقبلاتِ الخاصةَ Proprioceptors**. تقدّم هذه المستقبلات الحسّيّة معلومات عن الوضع النسبي، وعن حركة أجزاء جسم الحيوان. ينقل العصبون الْحسِّيّ جهود فعل إلى الحبل الشوكي، حيث يتشابك مع عصبون حركي جسمي يغذي العضلة نفسها. يشكل هذا المسلك **الفعل الانعكاسي لشد العضلة Muscle stretch reflex** وهو يشمل الفعل الانعكاسي لرجّة الركبة الذي وصفناه في (الفصل الـ 44). فعندما تُشَدُّ العضلةُ مدة قصيرة بضرب رباط صابونة الرِّجْلِ بمطرقة مطاطية فإنّ جهاز مغزل العضلة يُشَدُّ. ينغمر جهاز المغزل داخل العضلة، وهو يشد كما تُشد ألياف العضلة خارج المغزل. وتكون النتيجة حدوث جهد فعل يحفِّز العصبون الحركي الجسمي، ويجعل الرِّجْلَ تنتفض.

عندما تنقبض العضلة تسلط توترًا على الأوتار المتصلة بها. ويرصد **عضو جولجي في الوتر Golgi tendon organ**، وهو نوع آخر من المستقبلات الخاصة، هذا التوتر. فإذا أصبح التوتر عاليًا، فإنها تبدأ فعلًا انعكاسيًا يثبط العصبون الحركي الذي يغذي العضلة. هذا السّلوك يضمن عدم انقباض العضلة بقوة كبيرة تؤدي إلى تلف الأوتار المرتبطة بها.

مستقبلاتُ الضّغط ترصد ضغطَ الدّم

يُرصَد ضغط الدم في موقعين رئيسين في الجسم: أحدهما في الجيب السباتي، وهو توسع للشريان السباتي الداخلي الأيمن والأيسر الذي يزود الدّماغ بالدم. أما الموقع الآخر فهو في القوس الأبهري، وهو ذلك الجزء من الأبهر القريب من نقطة خروجه من القلب. تحتوي جدرانُ الأوعية الدموية في كلا الموقعين شبكةً بالغة التفرع من عصبونات حسية واردة تدعى **مستقبلات الضّغط Baroreceptors** وهي ترصد توترَ أو درجة شدّ جدران الأوعية.



الشكل 45-4

كيف يعمل مغزل العضلة. مغزلُ العضلة مستقبلُ شَدٍّ مغمور داخل العضلة الهيكلية. يُطيل شدّ العضلة ألياف المغزل، وينبه النهايات الشجرية الحسّيّة الملتفة حوله. يدفع هذا العصبون الْحسِّيّ لإرسال سيالات إلى الجهاز العصبي المركزي، حيث تتشابك مع عصبونات بينية، وفي بعض الأحيان مع عصبونات حركية.

عندما ينخفض ضغط الدم، ينقص تكرار السّيّالات التي تنتجها مستقبلات الضّغط. يستجيب الجهاز المركزي لهذا الانخفاض في الإشارات الواردة بأنّ يحفِّز القسم الودي للجهاز العصبي الودي، مسببًا زيادة في معدل نبض القلب، وتضيقًا في الأوعية الدموية. يؤدي كلا الأثرين إلى رفع ضغط الدم ما يدعم الاتزان الداخلي. وتؤدي زيادة ضغط الدم إلى زيادة السّيّالات في مستقبلات الضّغط التي تقلل نشاط القسم الودي، وتنبه بصورة معاكسة نشاطَ القسم نظير الودي ما يقلل معدل نبض القلب، ويخفض ضغط الدم.

التشويه (الانحراف) الآلي للغشاء البلازمي للمستقبلات الآلية ينتج سيالات عصبية. تستجيب مستقبلات جلدية مختلفة للمس والضّغط والألم. بعض هذه المستقبلات هي نهايات عصبية معراة، وأخرى لها تراكيب داعمة. تُنبه القنوات الأيونية الآنية لجهد المستقبل عن طريق الحرارة والبرودة، فيزال استقطاب العصبون الْحسِّيّ. توجد هذه القنوات أيضًا في مستقبلات الحرارة في الجلد وفي مواقع أخرى. ترصد مستقبلات الحرارة هذه التغيرات في طاقة الحرارة، وتُنتج استجابات لاستعادة الاتزان الداخلي. ترصد المستقبلات الخاصة طول العضلة، فتمنع زيادة شدها. ومستقبلات الضّغط ترصد ضغط الدم ضمن الشرايين.

3-45 السّمع، والاهتزاز، ورصد وضع الجسم

يتمّ رصد أمواج الصّوت أو **السّمع Hearing** بصورة أفضل في الماء منه في الهواء؛ لأنّ الماء ينقل أمواج الضّغط بصورة أكثر كفاءة. وعلى الرّغم من هذا القصور، فإنّ السّمع يُستخدمُ بشكل واسع من قِبَل حيوانات اليابسة لرصد بيئاتها، وللتواصل مع أفراد النوع وتحرّي مصادر الخطر المحتملة. تنتقل الْمنبّهات الصوتية مسافة أبعد وبسرعة أكبر من الْمنبّهات الكيميائية. لكن الْمنبّهات السّمعيّة وحدها لا تقدم الكثير من المعلومات عن المسافات.

ينتج الصّوت من اهتزاز أو أمواج تنتقل خلال وسط ما كالماء أو الهواء. ويصبح رصد أمواج الصّوت ممكنًا من خلال عمل مستقبلات آلية متخصصة كانت قد تطورت أصلًا في المخلوقات المائية. وإن الخلايا ذات العلاقة برصد الصّوت ترتبط تطوريًّا بأنظمة الإحساس بالجاذبية التي سنناقشها في نهاية هذا الجزء.

يرصدُ نظام الخطّ الجانبيّ في الأسماك الاهتزازاتِ منخفضةَ التّردّد

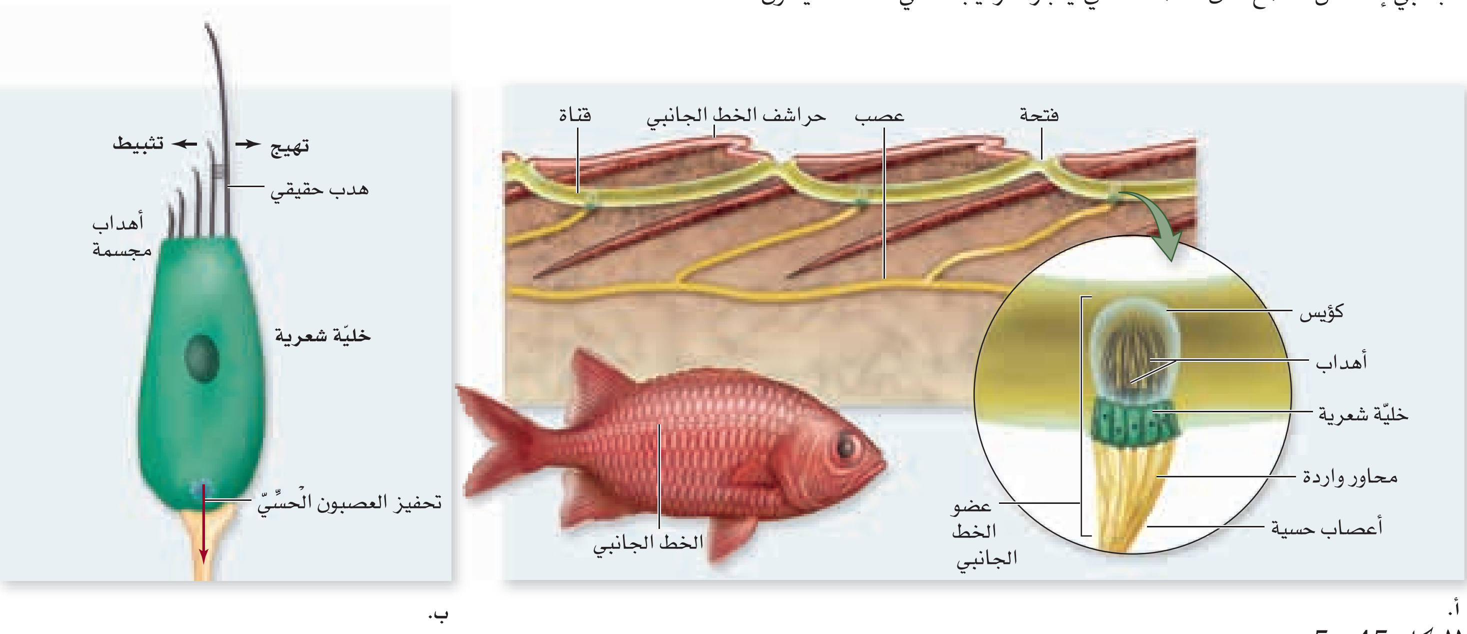
يقدم **نظام الخط الجانبي Lateral line system** في الأسماك، إضافة إلى السّمع، نوعًا من «اللّمس البعيد» فيمكنها من الإحساس بالأجسام التي تعكس أمواج الضّغط والاهتزازات منخفضة التردد. يمكّن هذا السمكةَ من رصد فريستها، ومن السباحة بتناغم مع بقية «قطيعها» مثلًا. ويمكّن سمكة الكهوف العمياء من الإحساس ببيئتها برصد التغيرات في نمط تدفق الماء الذي يمرّ على مستقبلات الخط الجانبي.

يوجد نظام الخط الجانبي في يرقات البرمائيات، ولكنه يُفْقَدُ في أثناء التّحوّلِ، وهو لا يوجد في أيّ من فقريات اليابسة. يكمل الإحساس الذي يقدمه نظام الخط الجانبي إحساس السّمع لدى السمكة الذي يُنجزه تركيبٌ حسيٌّ مختلف. يتكون نظام الخط الجانبي من خلايا شعرية ضمن قناة طولية موجودة في جلد السمكة، وتمتد على طول كلّ جانب من جانبي الجسم وضمن مجموعة قنوات في الرأس (الشكل 45-5أ). تمتد الزوائد السطحية للخلايا الشعرية إلى داخل غشاء جيلاتيني يُدعى الكؤيس *Cupula*. وتغذى الخلايا الشعرية بعصبونات حسية تنقل سيالات إلى الدّماغ.

الخلايا الشعرية لها زوائد عدة تشبه كلّ منها الشعرة، ولها تقريبًا الطول نفسه، تُدعى **الأهدابَ الصلبة المجسمة Sterocilia**، وإنّ لها زائدة واحدة أطول تُدعى **الهدبَ الحقيقيّ Kinocilium** (الشكل 45-5ب). الأهداب الصلبة المجسمة هي في الحقيقة خملات دقيقة تحتوي ألياف أكتين، أما الهدب الأطول فهو هدب حقيقي، ويحتوي أنيبيبات دقيقة. تنتقل الاهتزازات خلال بيئة السمكة، فتنتج حركةً في الكؤيس ما يسبب انثناء الزوائد. فعندما تنثني الزوائد في اتجاه الهدب الحقيقي، فإنّ الخليّة الحسّيّة تنبه، وتنتج جهدَ مستقبلٍ. نتيجة لذلك، فإنّ تكرار جهود الفعل الناتجة عن العصبون الْحسِّيّ تزداد. في المقابل، إذا انثنت الأهداب المجسمة في الاتجاه المعاكس، فإنّ نشاط العصبون الْحسِّيّ يتمّ تثبيطه.

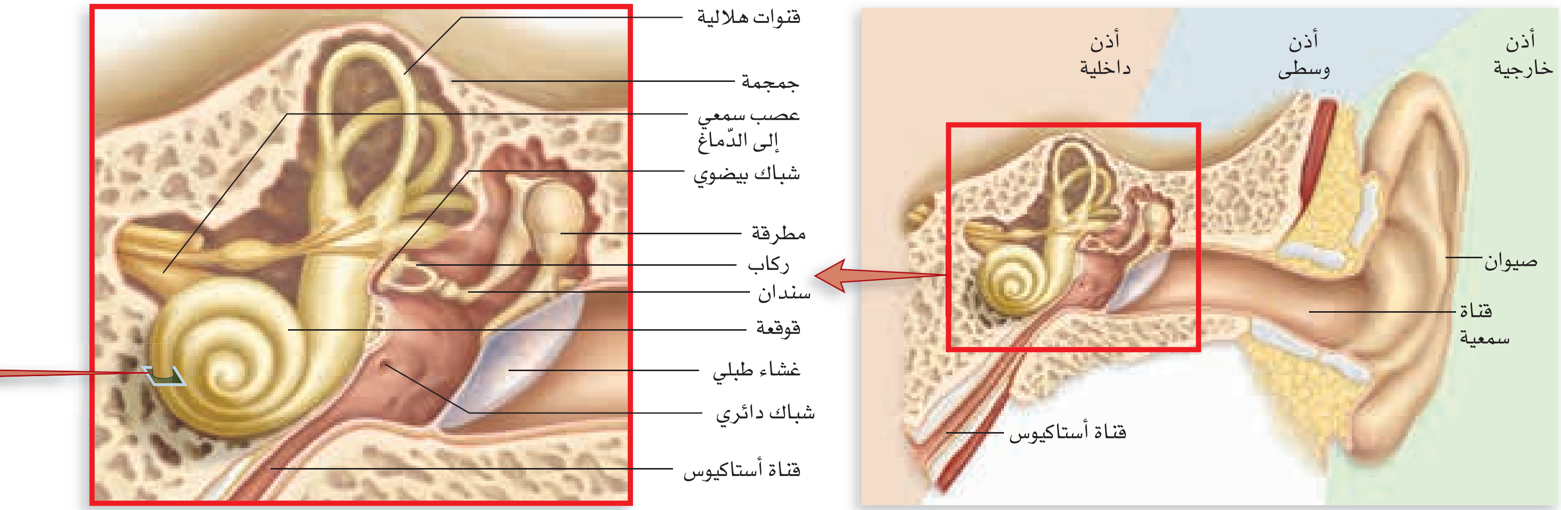
تركيب الأذن متخصص في رصد الاهتزازات

يسمح تركيب الأذن بتحويل أمواج الصّوت إلى سيالات عصبية اعتمادًا على خلايا حسية آلية كتلك الموجودة في نظام الخط الجانبي. وسوف نناقش أولًا تركيب الأذن في الأسماك، الذي له علاقة بنظام الخط الجانبي الذي يرصد أمواج الضّغط في الماء. ثم سنناقش كيف يسمح تركيب أذن فقريات اليابسة برصد أمواج الضّغط في الهواء.



الشكل 45-5

نظام الخط الجانبي. أ. يتكون هذا النظام من قنوات تمتد على طول جسم السمكة وتحت سطح جلدها. يوجد ضمن هذه القنوات تراكيب حسية تحتوي خلايا شعرية لها أهداب تبرز في الكؤيس الجيلاتيني. تنتقل أمواج الضّغط خلال الماء إلى داخل القنوات، فتسبب انثناءً في الأهداب، وإزالة استقطاب العصبونات الحسّيّة المرتبطة مع الخلايا الشعرية. ب. الخلايا الشعريةُ مستقبلاتٌ آليةٌ ذات أهداب تشبه الشعرة تندفع خلال غشاء جيلاتيني. تمتلك الخلايا الشعرية لنظام الخط الجانبي (والتيه الغشائي في أذن الفقريّات الدّاخليّة) عددًا من أهداب أصغر تدعى الأهداب المجسمة، وهدبًا واحدًا أكبر يدعى الهدب الحقيقي. عندما تنثني الأهداب في اتجاه الهدب الحقيقي، تفرز الخليّة الشعرية ناقلًا كيميائيًّا يزيل استقطاب العصبون الْحسِّيّ المرتبط بها. أما انثناء الأهداب في الاتجاه المعاكس فيعطي تأثيرًا مثبطًا.



أ. ب.

الشكل 45–6

تركيب أذن الإنسان ووظيفتها. تركيب أذن الإنسان مبين في تكبيرات متلاحقة لتوضيح الأجزاء الوظيفية (أ-د). تمر أمواج الصّوت خلال قناة الأذن، فتنتج اهتزازًا في غشاء الطبلة ما يسبب حركة في عظيمات الأذن الوسطى (المطرقة والسندان والركاب) ضد غشاء داخلي (الشباك البيضوي). ينشئ هذا الاهتزاز أمواج ضغط في السائل الموجود في القنوات الدهليزية والطبلية بالقوقعة. تسبب أمواج الضّغط هذه انثناء أهداب الخلايا الشعرية ما يُنتج إشارات في العصبونات الحسّيّة.

تراكيب السّمع في الأسماك

تنتقل أمواج الصّوت خلال جسم السمكة بالسهولة نفسها التي تنتقل بها خلال الماء المحيط؛ وذلك لأنّ جسم السمكة مُكَوَّنٌ من الماء بشكل أساسي. ولكي يتم رصد الصّوت، فإننا نحتاج إلى جسم ذي كثافة مختلفة. في كثير من الأسماك، يقوم بهذه الوظيفة تركيب يدعى **حصى الأذن Otoliths** مُكَوَّنٌ من بلّورات كربونات الكالسيوم. يوجد حصى الأذن في عضو حصى الأذن في **التيه Labyrinth** الغشائي الذي هو نظام من حجرات وأنابيب مملوءة بالسائل، ويوجد في فقريات أخرى. عندما يهتز حصى الأذن فوق الخلايا الشعرية الموجودة في عضو حصى الأذن، تنتج جهود فعل. وتدعى **الخلايا الشعرية Hair cells** بهذا الاسم؛ لأن أهدابًا مجسمة تبرز من سطحها.

في أسماك القط، والمَنْوَه، والماصة، يقوم بهذه الوظيفة مثانة السباحة المملوءة بالهواء التي تهتز مع أمواج الصّوت. ثم تقوم سلسلة من عظام صغيرة تدعى عظيمات وِبَر **Weberian ossicles** بنقل الاهتزازات إلى الخلايا الشعرية للتيه في بعض هذه الأسماك.

تراكيب السّمع في فقريات اليابسة

يمكن توجيه الاهتزازات في الهواء، في أذن فقريات اليابسة، خلال قناة الأذن نحو طبلة الأذن أو غشاء الطبلة. تشكل هذه التراكيب جزءًا من **الأذن الْخارجيّة Outer ear**. تسبب اهتزازات غشاء الطبلة حركة لثلاث عظام صغيرة (عظيمات) هي: **المطرقة Malleus والسّندان Incus والرّكاب Stapes**، وكلها موجودة في تجويف عظمي يُدعى **الأذن الوسطى Middle ear** (الشكل 45-6أ، ب). تناظر عظيمات الأذن الوسطى عظيمات وِبَر في الأسماك.

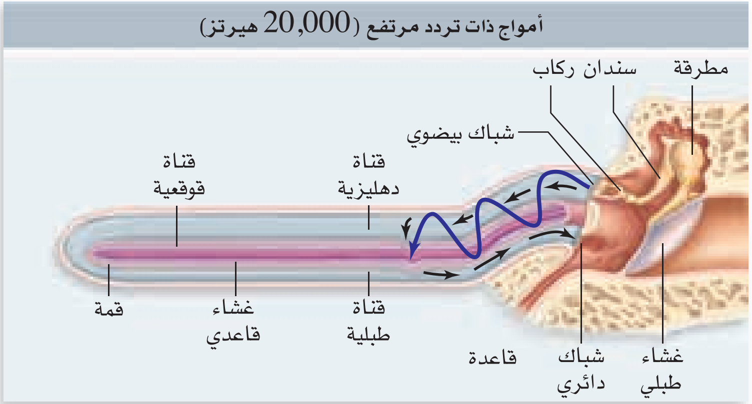
تتصل الأذن الوسطى بالحنجرة عن طريق **أنبوب أستاكيوس Eustachian tube** الذي يدعى أيضًا أنبوب السّمع، وهو يساوي ضغط الهواء بين الأذن الوسطى والبيئة الْخارجيّة. ويمثل صوت حركة الهواء الذي نشعر به عند إقلاع الطائرة، أو عند القيادة صعودًا إلى قمة جبل مرتفع مساواة للضغط على جانبي طبلة الأذن.

يهتز الركاب فوق غشاء مرن هو الشباك البيضوي *Oval window* الذي يعود إلى **الأذن الدّاخليّة Inner ear**. وحيث إنّ الشباك البيضوي أصغر قطرًا من غشاء

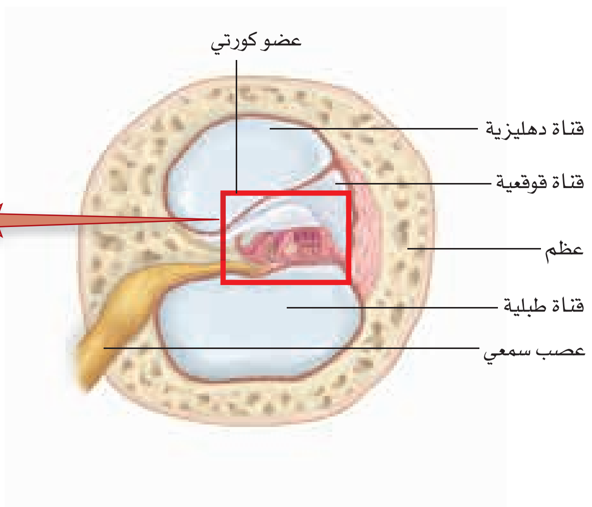
الشكل 45–7

تحديد موقع التردد في القوقعة. القوقعة مبينة هنا، وقد فُردت لفاتها، بحيث يُرى طول الغشاء القاعدي. تهتز الألياف ضمن الغشاء القاعدي استجابة للترددات المختلفة للصوت المرتبطة بحدة الصّوت. وهكذا، فإنّ المناطق المختلفة للغشاء القاعدي تبدي أقصى اهتزاز استجابة لترددات الصّوت المختلفة.

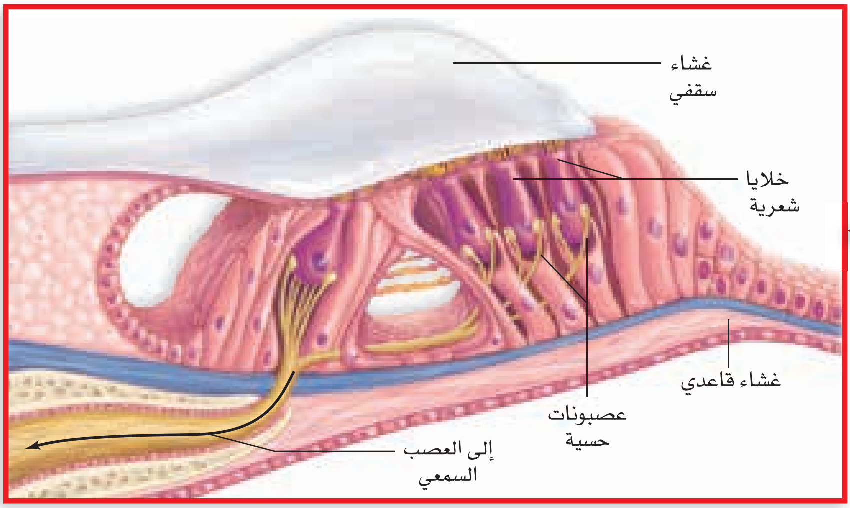
أ. لاحظ أن الأصوات ذات التردد (والحدة) المرتفع تسبب اهتزاز الغشاء القاعدي قريبًا من قاعدته، ولكن الترددات المتوسطة (ب) والترددات المنخفضة (ج) تسبب اهتزازًا أقرب إلى القمة.



أ.



ج.



د.

الطبلة، فإنّ اهتزاز الركاب فوقه الذي ينتج قوة أكبر على وحدة المساحة، ينتقل إلى الأذن الدّاخليّة. تتألف الأذن الدّاخليّة من **قوقعة Cochlea** وهي تركيب يحتوي جزءًا من التيه الغشائي يدعى قناة القوقعة *Cochlear duct*. تقع قناة القوقعة في مركز القوقعة، والمساحة الواقعة فوق قناة القوقعة هي قناة الدهليز *Vestibular duct* أما المنطقة الواقعة تحتها فتدعى قناة الطبلة *Tympanic duct* (الشكل 45-6 جـ). تمتلئ الحجرات الثلاث بالسائل، ويفتح الشباك البيضوي في قناة الدهليز العليا، ولهذا فعندما يسبب الركاب تذبذب الشباك البيضوي، فإنه يُنتج أمواج ضغط في السائل. تنتقل أمواج الضّغط لتصل إلى قناة الطبلة، فتدفع غشاء مرنًا آخر هو الشباك الدائري *Round window* الذي يبثّ الضّغط ثانية في تجويف الأذن الوسطى.

يحدث تحويل الإشارة السمعية في القوقعة

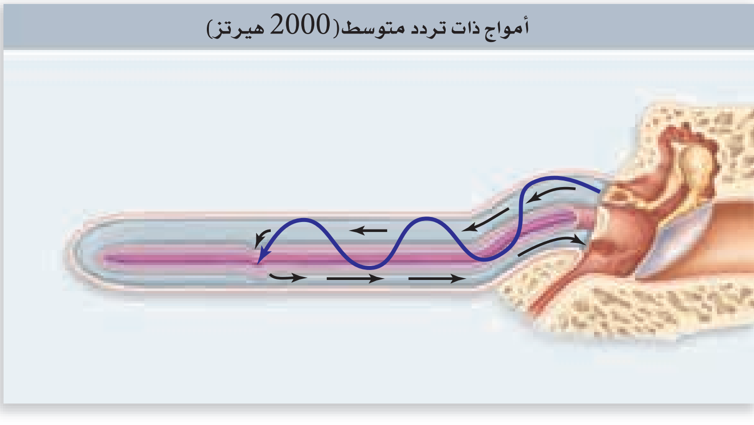
بينما تُبثّ أمواج الضّغط عبر القوقعة نحو الشباك الدائري، فإنها تسبب اهتزازًا في قناة القوقعة. تتشكل قاعدة قناة الطبلة من غشاء مرن جدًا يدعى الغشاءَ القاعديّ *Basilar membrane* الذي يهتز الآن استجابة لأمواج الضّغط هذه. يحتوي سطح الغشاء القاعدي على خلايا شعرية حسية. وتندفع الأهداب الصلبة المجسمة للخلايا الشعرية هذه في غشاء جيلاتيني عالق فوقها يُدعى الغشاءَ السقفي *Tectorial membrane*. يعرف هذا الجهاز الْحسِّيّ المكون من الغشاء القاعدي، والخلايا الشعرية، وما يرتبط بها من عصبونات حسية، والغشاء السقفي معًا **بعضو كورتي Organ of Corti** (الشكل 45-6د).

عندما يهتز الغشاء القاعدي، فإنّ أهداب الخلايا الشعرية تنثني استجابة لحركة الغشاء القاعدي بالنسبة إلى الغشاء السقفي. يسبب انثناءُ هذه الأهداب المجسمة في اتجاه ما إزالةَ استقطاب في الخلايا الشعرية، في حين يسبب انثناؤها في الاتجاه المعاكس إعادة استقطاب، وربما زيادة استقطاب الغشاء. تحفز الخلايا الشعرية بدورها إنتاج جهود فعل في العصبونات الحسّيّة التي تنقل نشاطها إلى الدّماغ، فيفسره على أنه أصوات.

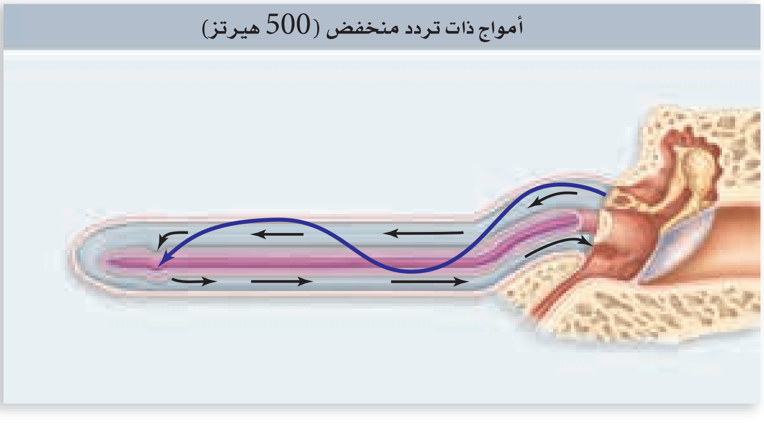
تحديد موقع تردد الأصوات في القوقعة

يتكون الغشاء القاعدي في القوقعة من ألياف مطاطية بدرجات متفاوتة من الطول والصلابة، فيشبه بذلك أوتار أداة موسيقية، تنغمر في مادة جيلاتينية. تكون الأليافُ عند قاعدة القوقعة (قرب الشباك البيضوي) قصيرةً وصلبةً، لكنها تكون عند الطرف البعيد للقوقعة (قمة القوقعة) أطول بخمس مرات، وأكثر مرونة بمئة مرة. لهذا، فإنّ تردد الرنين للغشاء القاعدي سيكون أعلى عند القاعدة مما هو عليه عند القمة، فالقاعدة تستجيب لأصوات ذات حدة أو تردد أعلى. أمّا القمة، فإنها تستجيب لأصوات منخفضة التردد.

عندما تدخل موجة من طاقة الصّوت إلى القوقعة من الشباك البيضوي، فإنها تبدأ حركة علوية وسفلية تنتقل على طول الغشاء القاعدي. تنقل هذه الموجة معظم طاقتها إلى الغشاء القاعدي في المنطقة التي يكون ترددها قريبًا من تردد أمواج الصّوت، ما ينتج أكبر إزاحة للغشاء القاعدي عند تلك النقطة (الشكل 45-7). نتيجة لذلك، فإنّ إزالة استقطاب الخليّة الشعرية هناك ستكون أعلى ما يمكن،



ب.



جـ.

وستُنبه المحاور الحسّيّة من تلك المنطقة أكثر من أيّ منطقة أخرى. وعندما تصل جهود الفعل هذه إلى الدّماغ، فإنها تُفَسَّرُ على أنها أصوات ذات تردد معين، أو ذات حدة معينة.

مدى السّمع في فقريات اليابسة

تحدد مرونة الغشاء القاعدي مدى تردد السّمع في الإنسان ليقع بين 20 و 20,000 موجة في الثانية (هيرتز) في الأطفال. وتتناقص قدرتنا على سماع الأصوات عالية التردد تدريجيًّا في وسط العمر. وتستطيع فقريات أخرى أنْ ترصد أصواتًا ذات تردد أقل من 20 هيرتز، وأعلى بكثير من 20,000 هيرتز. فالكلاب مثلًا، تستطيع رصد أصوات ترددها 40,000 هيرتز، ما يمكنها من سماع صوت صفارة الكلاب ذات التردد العالي، التي تبدو صامتة لأذن الإنسان، حيث لا يسمعها.

تُغذى الخلايا الشعرية أيضًا بمحاور صادرة إليها من الدّماغ، والسّيّالات القادمة في هذه المحاور تجعل الخلايا الشعرية أقل حساسية. تمكن هذه السيطرة المركزية لحساسية المستقبلات من زيادة قدرة الفرد على التركيز على إشارة صوتية معينة (صوت واحد مثلًا) في وسط خلفية صاخبة يتم طمسها بشكل فعال عن طريق محاور صادرة.

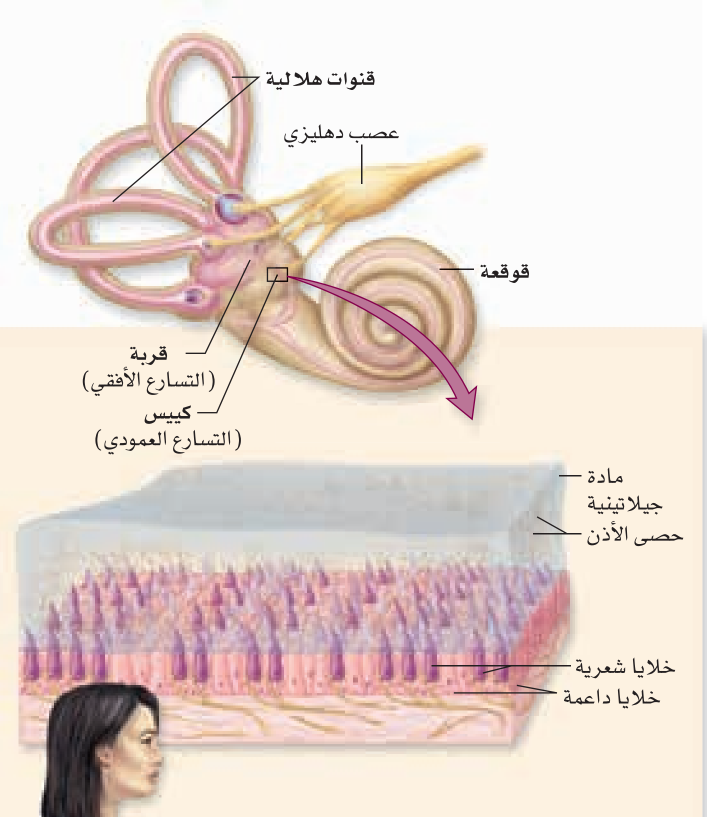
بعض الْفقريّات لديها القدرة على الملاحة عن طريق الصّوت

نظرًا لأنّ لفقريات اليابسة أذنين تقعان على جانبي الرأس، فإنّ المعلومات التي يقدمها السّمع يمكن أنْ تستخدم في تحديد اتجاه مصدر الصّوت بدرجة من الدقة. تختلف مصادر الصّوت في قوتها، وإنّ الأصوات تضعف وتنعكس بدرجات مختلفة بحسب الأجسام التي تعترضها في البيئة. لذا، فإنّ مجسات السّمع لا تشكل مقياسًا للمسافة يُعْتَمَدُ عليه.

تمكنت بعض مجموعات من الثدييات التي تعيش، وتحصل على غذائها في بيئة مظلمة من الإحاطة بنواحي القصور التي يشكلها الظلام. فالخفاش الذي يطير في غرفة مظلمة تمامًا يستطيع بسهولة أن يتجنب الاصطدام بالأشياء التي توضع في طريقة، حتى إن كانت سلكًا قطره أقل من مليمتر واحد. وتستخدم الزَّبّابة شكلًا مماثلًا من «الرؤية دون ضوء» تحت الأرض، كما تفعل ذلك الحيتان والدلافين تحت الماء. هذه الثدييات جميعها قادرة على إدراك وجود الأشياء، وبُعدها باستخدام الصّوت.

ترسل هذه الثدييات أصواتًا، ومن ثم تقرر الزمن الذي تحتاج إليه هذه الأصوات لكي تصل إلى عائق ما، ثم تعود إلى الحيوان. وتُدعى هذه العمليةُ **تحديدَ الموقع بالصدى Echolocation**. فالخفاش يصدر طقطقة تستمر 2-3 مليثانية، ويكررها بضع مئات من المرات في الثانية الواحدة. تتحقق صورة ثلاثية الأبعاد بالغة التعقيد باستخدام هذا النظام الصّوتيّ السّمعيّ.

إنّ القدرة على الرؤية في الظلام فتحت أمام الخفاش موئلًا بيئيًّا كان مقتصرًا بشكل أساسي على الطّيور؛ لأن على الطّيور أن تعتمد على الرؤية. ليس هناك طيور ليلية المعيشة حقًّا، حتى البوم فهو يعتمد على الرؤية لكي يصطاد، وهو لا يستطيع الطيران في الليالي حالكة الظلمة.



أ.

ب.

الشكل 45-8

تركيب القربة والكييس ووظيفتهما. أ. المواقع النسبية للقربة والكييس ضمن التيه الغشائي للأذن الدّاخليّة للإنسان. يبين التكبير المادة الجيلاتينية التي تحتوي حصى الأذن، وتغطي الخلايا الشعرية. **ب.** عندما ينحني رأسك إلى الأمام، فإنّ الجاذبية تغير من شكل المادة الجيلاتينية وفي اتجاه الحركة. يجعل هذا الأهداب المجسمة في الخلايا الشعرية تنثني منبهة بذلك العصبونات الحسّيّة.

ولأنّ الخفاش قادر على النشاط والفعالية في الظلام الدامس، فإنه واحد من أكثر رتب الثدييات تعددًا وانتشارًا. إنّ اختراع الإنسان لنظام السونار (الملاحة وتحديد المدى عن طريق الصّوت) يعتمد على مبادئ تحديد الموقع بصدى الصّوت للملاحة تحت الماء وفي إيجاد مواقع الأجسام.

وضع الجسم وحركته ترصدها أجهزة مرتبطة بأجهزة السمع

سمحت الإستراتيجية التطورية المتمثلة في استخدام بلّورات كربونات كالسيوم داخليًّا بوصفها طريقة لرصد الاهتزازات، بتطور أعضاء الإحساس التي ترصد وضع الجسم في الفراغ وحركاته مثل التسارع.

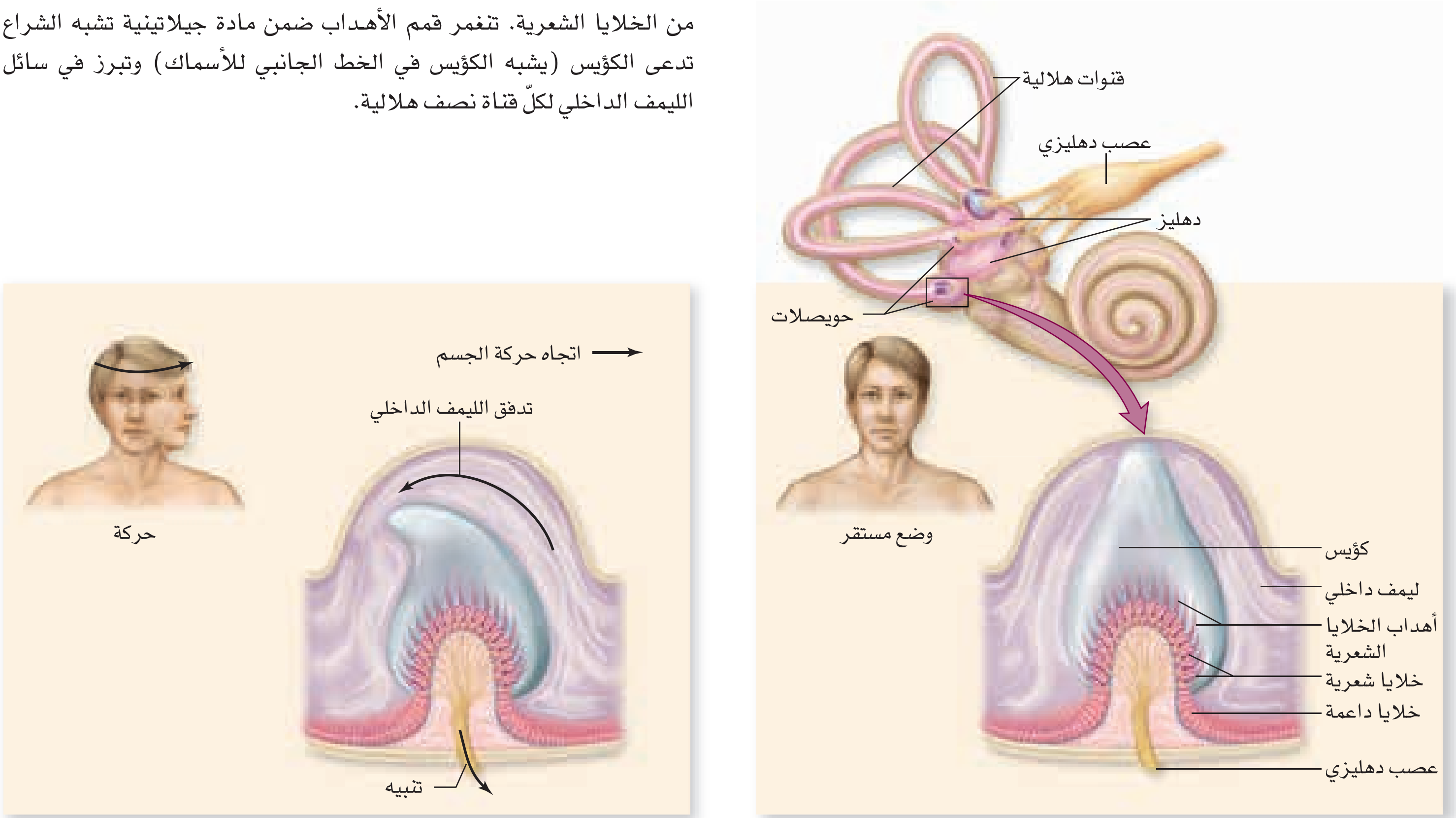
يمكن لمعظم اللافقريات توجيه نفسها بالنسبة إلى الجاذبية عن طريق تركيب يدعى **كيس التّوازن Statocyst**. يتكون كيس التّوازن بشكل عام من خلايا شعرية مدببة تنغمر أهدابها في غشاء جيلاتيني يحتوي بلّورات من كربونات الكالسيوم. هذه الحصى؛ **حصى التّوازن Statoliths**، تزيد كتلة الغشاء الجيلاتيني، بحيث يستطيع ثني الأهداب عندما يغير الحيوان وضعه. فإذا مال الحيوان نحو اليمين مثلًا، فإنّ الغشاء والحصى تثني الأهداب نحو اليمين، ويحفّز بذلك العصبونات الحسّيّة ذات العلاقة.

يوجد تركيب مماثل في التيه الغشائي للأذن الدّاخليّة للفقريات. يحاط هذا التيه بعظم وباللّيمف الخارجي الذي يشبه في تركيبه تركيب سائل الأنسجة. وعلى الرّغم من تعقيده، فإنّ التركيب بكامله في الإنسان صغير، ويصل إلى حجم حبة البازيلاء فقط.

تركيب التيه والقنوات نصف الهلالية

تتكون مستقبلات الجاذبية في الفقريّات من حجرتين في التيه الغشائي تدعيان **القربة Utricle والكييس Saccule** (الشكل 45-8). في هذين التركيبين، خلايا شعرية ذات أهداب صلبة مجسمة وهدب حقيقي طويل شبيه بتلك الموجودة في نظام الخط الجانبي في الأسماك. وتنغمر الزوائد التي تشبه الشّعر ضمن غشاء جيلاتيني، هو غشاء الحصى الذي يحتوي بلّورات كربونات الكالسيوم. وحيث إنّ عضو حصى الأذن موجّه بشكل مختلف في القربة عنه في الكييس، فإنّ القربة أكثر حساسية للتسارع الأفقي (كما في سيارة متحركة) والكييس أكثر حساسية للتسارع العمودي (كما في مصعد كهربائي). في كلتا الحالتين يسبب التسارع انثناء الأهداب المجسمة، فينتج بالضرورة جهود فعل في العصبونات الحسّيّة ذات العلاقة.

يتصل التيه الغشائي في القربة والكييس مع ثلاث قنوات **نصف هلالية Semicircular canals** موجهة في مستويات مختلفة، بحيث ترصد التسارع الزاوي (الذي يحدث بزاوية معينة) في أيّ اتجاه (الشكل 45-9). يوجد في نهايات القنوات حجرات منتفخة تدعى حويصلات تبرز بها أهداب مجموعة أخرى من الخلايا الشعرية. تنغمر قمم الأهداب ضمن مادة جيلاتينية تشبه الشراع تدعى الكؤيس (يشبه الكؤيس في الخط الجانبي للأسماك) وتبرز في سائل الليمف الداخلي لكلّ قناة نصف هلالية.



أ.

ب.

الشكل 45-9

تركيب القنوات الهلالية. مواقع القنوات الهلالية بالنسبة إلى بقية الأذن الدّاخليّة. أ . تكبير لمقطع في إحدى الحويصلات، مبينا كيف تنغرز أهداب الخلايا الشعرية في الكؤيس. **ب.** التسارع الزاوي في مستوى القنوات الهلالية يسبب انثناء الكؤيس، فتنبه بذلك الخلايا الشعرية.

عمل الجهاز الدهليزي

عندما يدور الرأس، يندفع السائل داخل القنوات نصف الهلالية ضد الكؤيس، ويسبب انثناء في الأهداب. يسبب الانثناء إزالة استقطاب أو إعادة استقطاب للخلايا الشعرية بناءً على الاتجاه الذي تنثني به الأهداب. ويشبه هذا إلى حد كبير الطريقة التي يعمل بها نظام الخط الجانبي في الأسماك. فإذا انحنت الأهداب المجسمة في اتجاه الهدب الحقيقي، ينتج جهد مستقبل ينبه إنتاج جهود فعل في العصبونات الحسّيّة المتصلة. تُدعى القربةُ، والكييسُ، والقنواتُ الهلالية معًا **الجهازَ الدّهليزيّ Vestibular system**. يزودنا كلٌّ من الكييس والقربة بإحساس للتسارع الخطي. أمّا القنوات الهلالية، فتزودنا بإحساس للتسارع الزاوي. ويستخدم الدّماغ المعلومات القادمة من الجهاز الدهليزي عن وضع الجسم في الفراغ للمحافظة على التّوازن والاتزان.

تهتز عظيمات الأذن الوسطى استجابة لأمواج الصّوت ، فتُحدِث اهتزازًا في السائل داخل الأذن الدّاخليّة. يسبب هذا الاهتزاز انثناء الخلايا الشعرية ما يحوّل طاقة الصّوت إلى جهود فعل. الغشاء القاعدي أكثر استجابة للترددات المرتفعة عند قاعدته، وللترددات المنخفضة عند قمته، فيسمح بذلك بتمييز الأصوات ذات الترددات المختلفة. تستخدم بعضُ الثدييات كالخفاش الصّوت لمعرفة موقعها وموقع الأجسام الأخرى بطريقة تحديد الموقع بصدى الصّوت. ترصد الخلايا الشعرية في عضو الخط الجانبي في الأسماك حركات الماء. تعطي الخلايا الشعرية في الجهاز الدهليزي لفقريات اليابسة إحساسًا بالتسارع وبالتّوازن.

4-45 المستقبلات الكيميائية: الذّوق، والشّم، ودرجة الحموضة (درجة الرقم الهيدروجيني)

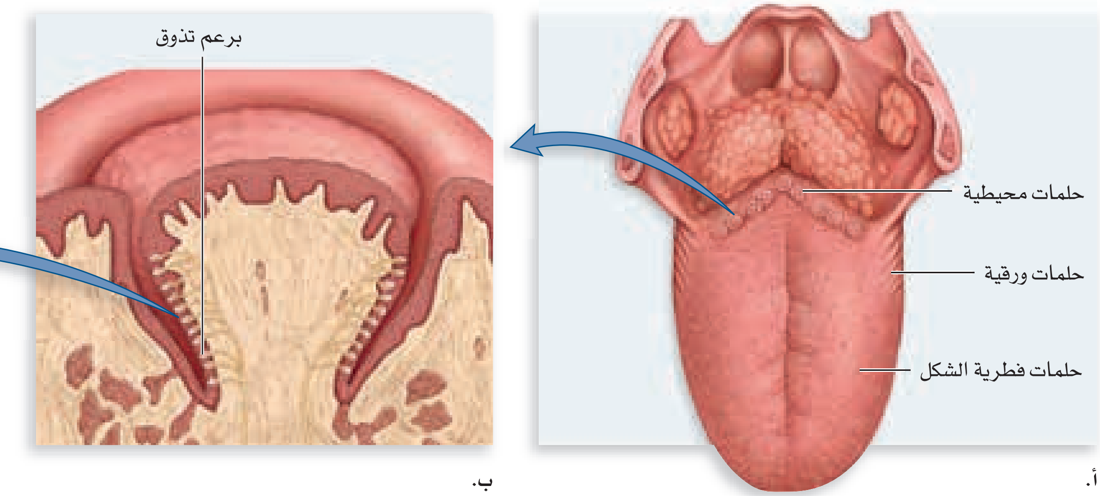
تحتوي بعضُ الخلايا الحسّيّة، التي تدعى المستقبلات الكيميائية، بروتينات غشائيةً تستطيع الارتباط بمواد كيميائية معينة، أو بروابط في السائل خارج الخلايا. واستجابة لهذا التفاعل الكيميائي، فإنّ استقطاب غشاء العصبون الحسّيّ يُزال، ويُنتج جهود فعل. تُستخدم المستقبلات الكيميائية في الإحساس بالتّذوّق وبالشّم، وإنها مهمة في رصد التركيب الكيميائي للدم وللسائل الدماغي الشوكي.

يرصدُ التّذوّق الغذاءَ المحتملَ ويحلِّله

إنّ إدراكَ التّذوّق، مثله مثل إدراك اللون؛ مزيجٌ من عوامل فيزيائية ونفسية. ويقسم هذا بصورة عامة إلى خمس مجموعات: الحلو، والحامض، والمالح، والمرّ، والشهيّ *Umami* (إدراك طعم جلوتاميت، وأحماض أمينية أخرى). تتوسط براعم التّذوّق - وهي مجموعات من خلايا طلائية حساسة كيميائيًا، وتتصل مع عصبونات حسية - حاسةَ الذّوق في الفقريّات. في الأسماك تكون براعم التّذوّق مبعثرة فوق سطح الجسم، وهي أكثر المستقبلات الكيميائية المعروفة في الفقريّات حساسية، فهي حساسة بشكل خاص للأحماض الأمينية، إذ إنها تستطيع أنّ تميز في سمكة القط مثلًا بين حمضين أمينيين مختلفين بتركيز أقل من 100 جزء في البليون (1 جرام، في 10,000 لتر من الماء) ! إن القدرة على تذوق الماء المحيط مهمة جدًا للأسماك التي تعيش على القعر، حيث يمكنها الإحساس بوجود الغذاء في بيئة ضبابية غالبًا.

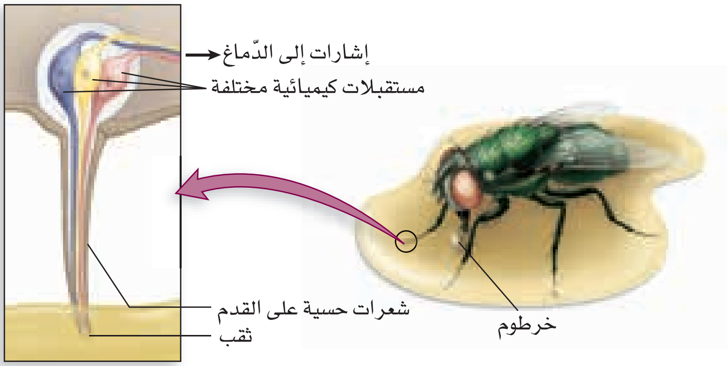
تقع براعم التّذوّق لفقريات اليابسة جميعها في طلائية اللسان والتجويف الفمي ضمن مناطق مرتفعة تدعى حلمات *Papillae* (الشكل 45 - 10). وبراعم التّذوّق هي تراكيب شكلها كالبصل، وتضم 50-100 خليّة تذوق، وكلّ خليّة لها نتوءات إصبعية تدعى خملات دقيقة تبرز من خلال فتحة عند قمة برعم التّذوّق تدعى ثقب التّذوّق *Taste pore* (الشكل 45-10 ج). تذوب المواد الكيميائية من الغذاء في اللعاب، وتصبح في تلامس مع خلايا التّذوّق عن طريق ثقب التّذوّق.

تعمل المواد الكيميائية التي تنتج طعمًا مالحًا وطعمًا حامضيًا، ضمن براعم التّذوّق، مباشرة عبر قنوات أيونية. والنمط التذوقي المالح النموذجي يُعزى إلى أيونات Na^+ التي تنتشر عبر قنوات صوديوم إلى داخل الخلايا في الخلايا المستقبلة في براعم التّذوّق. يزيل دخول الصوديوم هذا استقطاب الغشاء، فيسبب تحرر الناقل العصبي من الخليّة المستقبلة ما يحفّز العصبون الحسّيّ الذي يرسل سيالًا إلى الدّماغ. وتعمل الخلايا التي ترصد التّذوّق الحامضي بطريقة مماثلة فيما عدا أنها ترصد تركيز أيون هيدروجين (H^+). يرتبط التّذوّق الحامضي بزيادة تركيز البروتونات التي تستطيع أن تزيل استقطاب الغشاء عندما تنتشر خلال قنوات أيونية.



الشكل 45-10

التّذوّق. أ. يمتلك لسان الإنسان نتوءات تدعى حلمات تحمل براعم التّذوّق. تتموضع أنواع مختلفة من براعم التّذوّق على مناطق من اللسان. **ب.** تنغمر مجموعات من براعم التّذوّق ضمن الحلمة الواحدة. **جـ.** براعمُ التّذوّق المفردة مجموعاتٌ من المستقبلات الكيميائية ذات شكل بصلي، وتفتح نحو الفم عن طريق ثقب. **د.** صورة بالمجهر الضوئي لبراعم التّذوّق في إحدى الحلمات.



الشكل 45-11

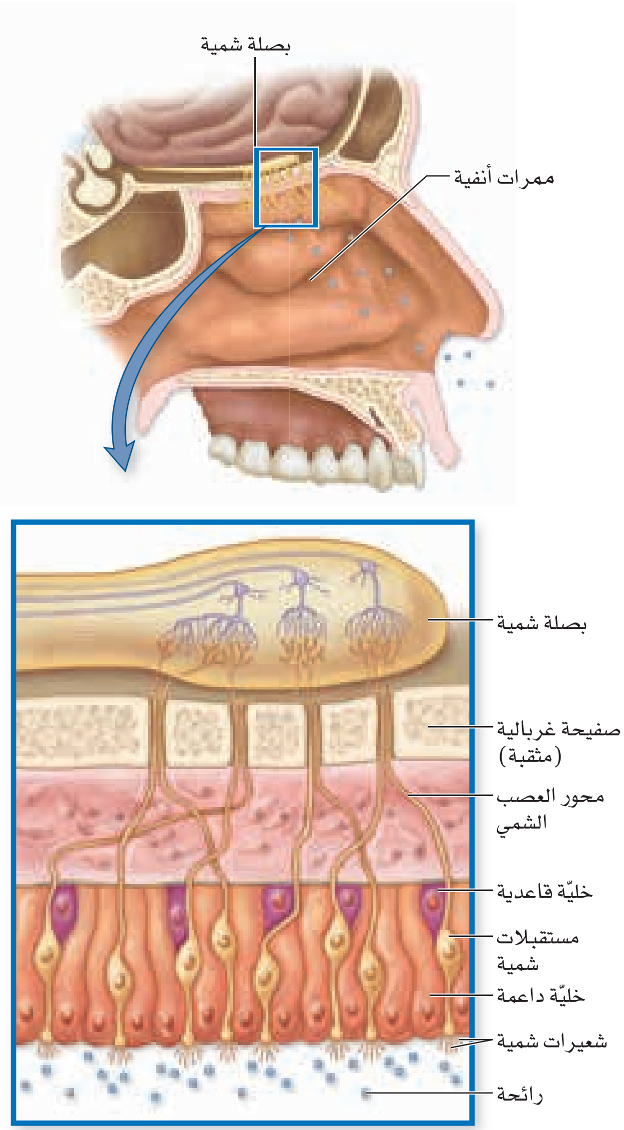
تتذوق كثير من الحشرات بأقدامها. في الذبابة السرؤ المبينة هنا، تمتد المستقبلات الكيميائية في الشعرات الحسّيّة على القدم. ترصد المستقبلات الكيميائية المختلفة الأنواع المختلفة من جزيئات الغذاء. وعندما تحط الذبابة على مادة غذائية، فإنها تستطيع تذوق جزيئات الغذاء المختلفة، ثم تمد خرطومها من أجل التغذية.

تكون آليةُ رصد التّذوّق الحلو، والمر، والشهي غيرَ مباشرة. في هذه الحالة تستطيع المواد التي تقع ضمن هذه المجموعات الارتباط بمستقبل مرتبط ببروتين G (الفصل الـ 9) يكون نوعيًّا لكلّ مجموعة. إنّ طبيعة هذه المستقبلات وتوزيعها تشكل مساحة واسعة للاستقصاء النشط، لكن البيانات الحديثة تشير إلى أنّ الخلايا المستقبلة المفردة في براعم التّذوّق تترجم نوعًا واحدًا فقط من المستقبل. يقود هذا إلى خلايا لها مستقبلات للحلو، أو للمر، أو للشهي. عندئذ، فإنّ تنشيط أيّ من هذه المستقبلات المرتبطة ببروتين G سيلتقي عند مسلك ترميز واحد يقود إلى تحرر ناقل عصبي من الخلايا المستقبلة لتنشيط عصبون حسي، وإرسال سيال إلى الدّماغ. هناك ستتفاعل هذه السّيّالات مع عصبونات حسية أخرى تحمل معلومات ذات علاقة بالرائحة (سنصفها لاحقًا). في هذا النموذج، فإنّ الأذواق المختلفة تُشفَّر إلى الدّماغ بناء على أيّ خليّة حسية جرى تحفيزها.

كثير من المفصليات لها مستقبلات كيميائية للتذوق كما للفقريات. فالذبابة مثلًا، وبسبب طريقة بحثها عن الطعام، لها مستقبلات تذوق في شعيرات حسية واقعة على أقدامها. تحتوي الشعيرات الحسّيّة تشكيلة من المستقبلات الكيميائية القادرة على تذوق السكر والملح، وغيرها بتكامل الْمنبِّهات من هذه المستقبلات الكيميائية (الشكل 45-11). فإذا ما وَطِئَتْ الذبابة على غذاء محتمل، فإنّ خرطومها (جهاز التغذية الأنبوبي) يمتد للتغذية.

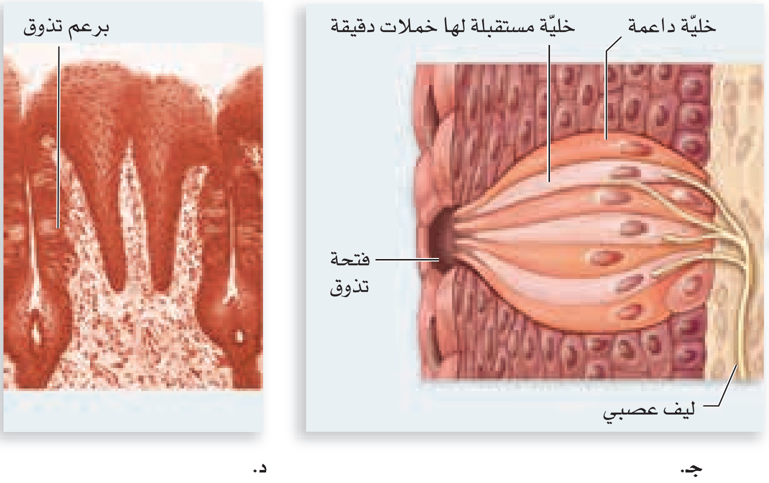
يستطيع الشّم أن يتعرف عددًا كبيرًا من الجزيئات المعقدة

تضم **حاسة الشّم (olfaction) Smell** في فقريات اليابسة مستقبلات كيميائية واقعة في الجزء العلوي من الممرات الأنفية (الشكل 45-12). تبرز هذه المستقبلات، التي تنتهي زوائدها الشجرية بذؤابة من الأهداب، في مخاطية الأنف، وتنتهي محاورها مباشرة في القشرة المخية. تستعمل فقريات اليابسة حاسة الشّم بالطريقة نفسها التي تستخدم بها الأسماك حاسة التّذوّق، أيّ لفحص عينات من البيئة الكيميائية حولها.



الشكل 45-12

الشّم. يرصد الإنسان الروائح عن طريق عصبونات شمية (خلايا مستقبلة) تقع في بطانة الممرات الأنفية. تنقل محاور هذه العصبونات سيالات مباشرة إلى الدّماغ عبر العصب الشمي. تجدد الخلايا القاعدية عصبونات شمية جديدة لتحل محل الخلايا الميتة أو المتهتكة. تعيش العصبونات الشمية نحو شهر واحد بصورة نموذجية.



وحيث إنّ فقريات اليابسة محاطة بالهواء، فإنّ حاسة الشّم لديها أصبحت متخصصة في رصد الدقائق المحمولة بالهواء، لكن هذه الدقائق يجب أنْ تذوب أولًا في السائل خارج الخلايا قبل أنْ تحفز مستقبلات الشّم. يمكن أنْ تكون حاسة الشّم حادة في كثير من الثدييات لدرجة أن جزيئًا واحدًا من المادة الكيميائية هو كلّ ما تحتاج إليه لتحفيز المستقبل.

وعلى الرّغم من أنّ الإنسان يستطيع رصد أربعة أنماط من التّذوّق، فإنه يستطيع أنْ يميز آلافًا من الروائح المختلفة. وتشير البحوث الحديثة إلى وجود نحو 1000 جين مختلف قد يشفّر كلّ منها بروتينًا مستقبلًا مختلفًا للشم. أما مجموعة العصبونات الشّمية المحدودة التي تستجيب لرائحة معينة، فإنها قد تعمل «كبصمة إصبع» يستخدمها الدّماغ للتعرف إلى المادة.

ترصد المستقبلات الكيميائية الدّاخليّة درجة الحموضة (pH) وخصائص أخرى

ترصد المستقبلاتُ الحسّيّة ضمن الجسم تشكيلةً من الخصائص الكيميائية للدم أو للسوائل المشتقة منه، بما في ذلك السائل الدماغي الشوكي. من هذه المستقبلات، **المستقبلات الكيميائية الْخارجيّة** (المحيطية) **Peripheral chemoreceptors** الموجودة في الأجسام الأبهرية والسباتية التي تكون حساسة بشكل أساسي لدرجة حموضة البلازما، **والمستقبلات الكيميائية المركزية Central chemoreceptors** الموجودة في النخاع المستطيل في الدّماغ التي هي حساسة لدرجة حموضة السائل الدماغي الشوكي. عندما يكون معدل التنفس منخفضًا يزداد تركيز ثاني أكسيد الكربون في البلازما منتجًا المزيد من حمض الكربونيك ومسببًا انخفاضًا في درجة حموضة الدم. يستطيع ثاني أكسيد الكربون أنْ يدخل السائل الدماغي الشوكي، ويخفض درجة الحموضة، وبذا ينبه المستقبلات المركزية. يؤثّر هذا التنبيه بشكل غير مباشر في مركز السيطرة التنفسي الموجود في جذع الدّماغ، ما يسبب زيادة معدل التنفس. تستطيع الأجسام الأبهرية أيضًا أنْ تستجيب لانخفاض تركيز أكسجين الدم، لكن هذا التأثير لا يكون عادة مهمًّا ما لم يصعد الفرد إلى ارتفاعات شاهقة، حيث يكون الضّغط الجزئي للأكسجين منخفضًا.

المستقبلات التي ترصد المواد الكيميائية التي تأتي من خارج الجسم مسؤولة عن حاستي التّذوّق والشّم. تساعد المستقبلات الكيميائية الدّاخليّة على رصد المواد الكيميائية، وبشكل خاص توازن الأحماض داخل الجسم، وهي مطلوبة لتنظيم التنفس.

5-45 الرؤيـة

إنّ القدرة على إدراك الأجسام من على بُعد مهمة لمعظم الحيوانات. فالمفترس يحدد موقع الفريسة، والفريسة تتجنب المفترس اعتمادًا على طرق الإحساس عن بعد الثلاث: السّمع والشّم والإبصار. يستطيع الإبصار، من بين هذه الطرق، أنْ يعمل عن بعد كبير، فبالعين المجردة يستطيع الإنسان رؤية النجوم من على بُعد آلاف السنوات الضوئية، ويكفي فوتون واحد لتنبيه خليّة في الشبكية لتعطي جهد فعل.

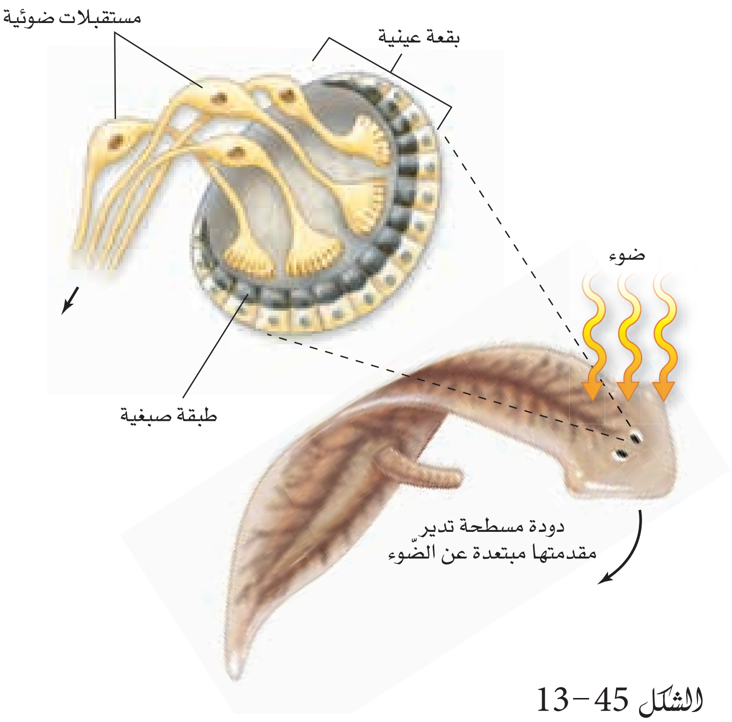
ترصد الرؤية الضّوء وتغيراته من على بُعد

تبدأ **الرؤية Vision** باقتناص طاقة الضّوء عن طريق **مستقبلات ضوئية Photoreceptors**. وحيث إنّ الضّوء ينتقل في خطوط مستقيمة، ويصل إلى مسافات على الأرض آنيًا تقريبًا، فإنّ المعلومات البصرية يمكن أنْ تُستخدم لتحديد اتجاه جسم ما وبُعْدِه. ولا يوجد منبه آخر يقدم لنا معلومات أكثر تفصيلًا.

عيون اللافقريات

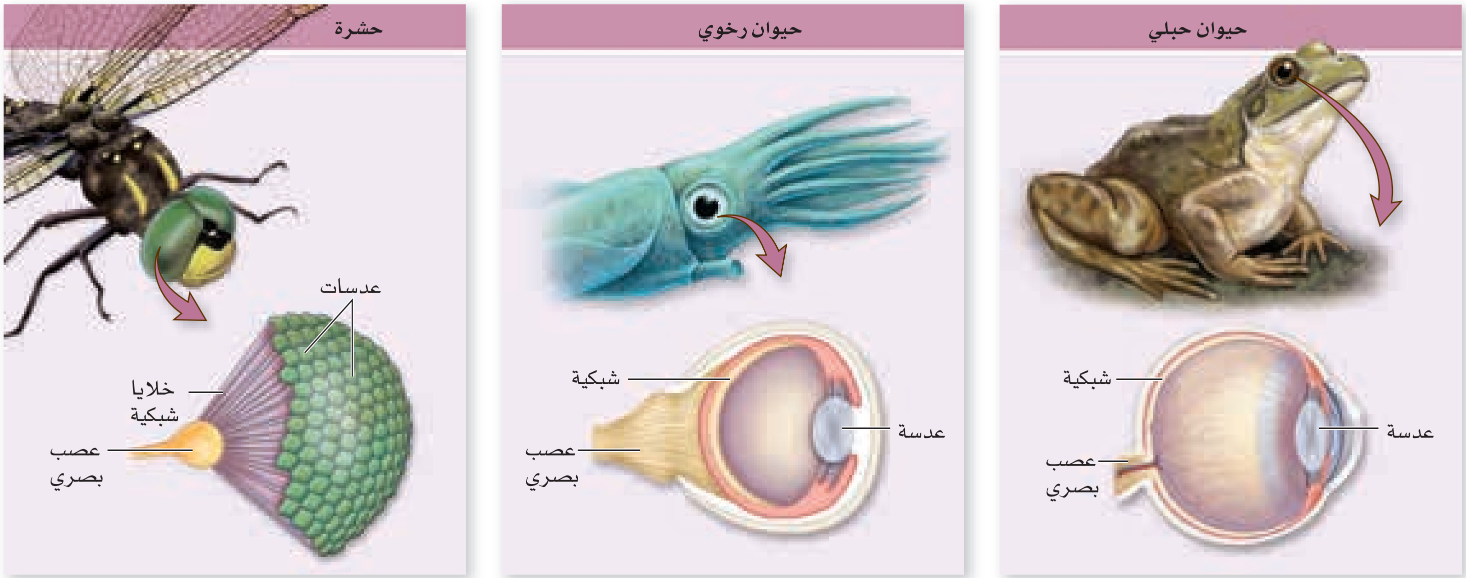
تمتلك كثير من اللافقريات أنظمة رؤية بسيطة، حيث تتجمع المستقبلات الضوئية في بقعة عينية. البقع العينية البسيطة يمكن أنْ تصبح حساسة لاتجاه مصدر الضّوء بإضافة طبقة من الصبغة تظلل أحد جانبي العين.

فالديدان المسطحة لها طبقة ذات صبغة، وتعمل كستارة على الجوانب الدّاخليّة والخلفية من كلتا البقعتين العينيتين لها، ما يسمح بتنبيه الخلايا المستقبلة للضوء القادم من أمام الحيوان (الشكل 45-13). والدودة المسطحة تستدير، وتسبح في الاتجاه الذي تكون فيه مستقبلات الضّوء أقل تنبيهًا. وعلى الرّغم من أنّ البقعة العينية تدرك اتجاه الضّوء، لكنها لا تستطيع أنْ تُكوِّنَ صورة بصرية.



الشّكل 45-13

البقع العينية البسيطة في الديدان المسطحة. ترصد البقع العينية اتجاه الضّوء؛ لأن الطبقة الصبغية على أحد جانبي البقعة العينية تحجب الضّوء القادم من خلف الحيوان. ولهذا فإنّ الضّوء يرصد بدقة أكثر إذا ما جاء من أمام الحيوان، تستجيب الدودة المسطحة بالاستدارة بعيدًا عن مصدر الضّوء.



الشكل 45-14

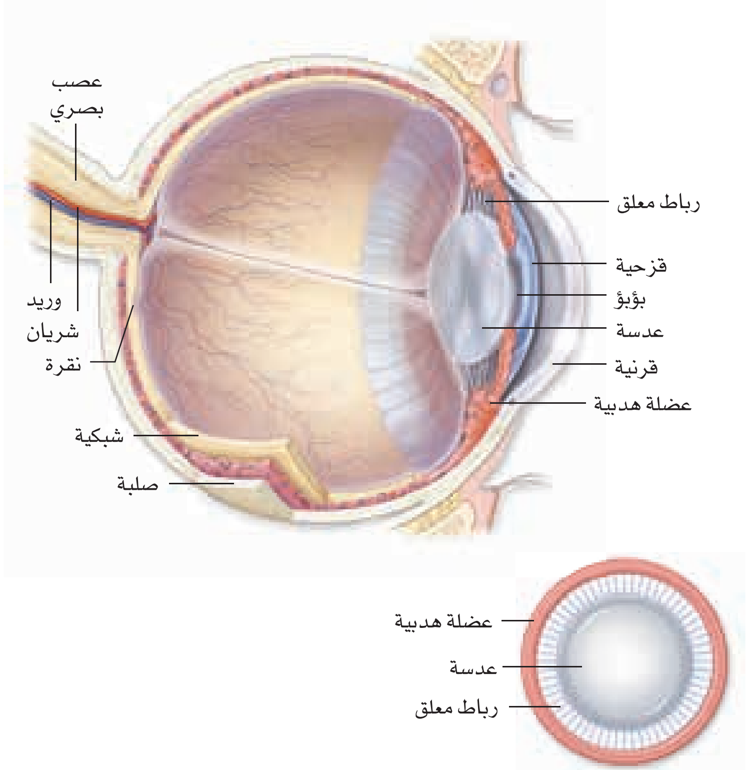
العيون في ثلاث قبائل من الحيوانات. على الرّغم من أنها تتشابه ظاهريًّا، إلاّ أنّ هذه العيون تختلف كثيرًا في تركيبها، وهي غير متماثلة. لقد تطور كلّ منها بشكل منفصل على الرّغم من التعقيد التركيبي الظاهري، وقد تمّ هذا التّطوّر من تراكيب أبسط.

أفراد القبائل الأربع: الحلقيّات، والرّخويّات، والمفصليّات، والحبليّات طورت عيونًا قادرة على تكوين صور بصرية. وعلى الرّغم من التشابه المدهش في التركيب، فإنه يُعتقد أنّ العيون التي تُكَوِّنُ صورًا في هذه القبائل تطورت بشكل مستقل، وهذا مثال على التطور الالتقائي (الشكل 45-14). ومن المثير للاهتمام أنْ نجد المستقبلات الضوئية لهذه العيون المكونة للصور جميعًا تستخدم الجزيء نفسه القادر على اقتناص الضّوء ما يقترح أنه لا يوجد الكثير من الجزيئات البديلة لتؤدي هذا الدور.

تركيب عين الْفقريّات

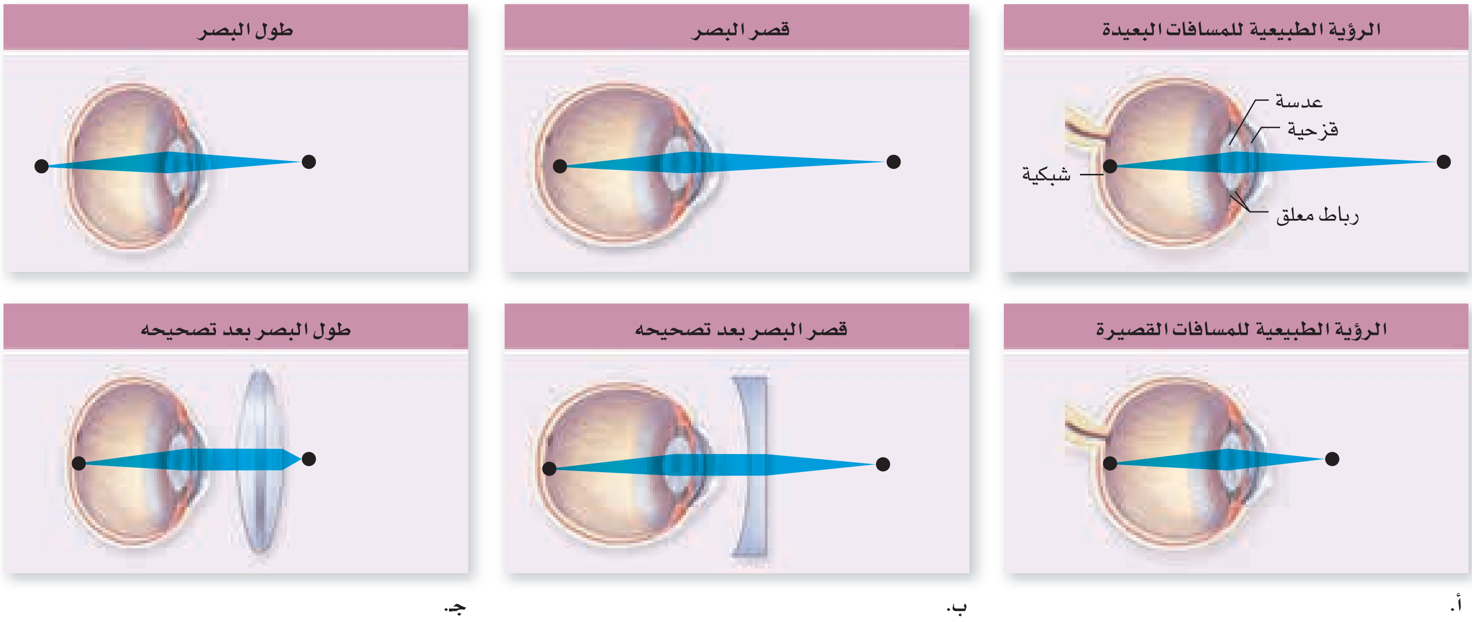
تُعدّ عين الإنسان مثالًا نموذجيًّا لعيون الْفقريّات (الشكل 45-15). فبياض العين هو الصلبة **Sclera** المكونة من نسيج ضام صلب. يدخل الضّوء إلى العين من خلال القرنية **Cornea** الشفافة التي تبدأ بتجميع الضّوء. يحدث تجميع الضّوء بسبب انكساره عندما ينتقل إلى وسط مختلف الكثافة. الجزء الملون من العين هو **القزحية Iris**، ويؤدي انقباض عضلات القزحية في الضّوء الساطع إلى تقليل حجم فتحتها، أيّ البؤبؤ. يمر الضّوء خلال البؤبؤ إلى **العدسة Lens** وهي تركيب شفاف يكمل عملية تجميع الضّوء وتركيزه في بؤرة على الشبكية الواقعة عند مؤخرة العين. ترتبط العدسة عن طريق رباط معلق *Suspensory ligament* إلى العضلات الهدبية.

يتأثّر شكل العدسة بكمية التّوتّر في الرّباط المعلّق الذي يحيط بالعدسة، ويعلقها بالعضلة الهدبية الدائرية. عندما تتقلص العضلة الهدبية، فإنها ترخي الرباط المعلق، وتصبح العدسة أكثر استدارة وتكورًا، وتكسر الضّوء بقوة أكبر، وهذا التّكَوُّر مطلوب لرؤية الأشياء القريبة. ولرؤية الأشياء البعيدة، تنبسط العضلات الهدبية، وتبتعد عن العدسة، فتشد بذلك الرباط المعلق. وهكذا تصبح العدسة أكثر تفلطحًا وانبساطًا، فتكسر الضّوء بدرجة أقل. وعليه، تحافظ على الصورة مركزة على الشبكية. والأشخاص الذين هم قصيرو النظر، أو طويلو النظر، لا يستطيعون



الشكل 45-15

تركيب عين الإنسان. تُرَكِّزُ القرنيةُ الشفافةُ والعدسةُ الضّوء على الشبكية الموجودة في مؤخرة العين، وتحتوي المستقبلات الضّوئيّة (الْعِصِيّ والمخاريط). يتم تركيز منتصف الحقل البصري لكلّ عين في النقرة. يتم تركيز الضّوء وتبئيره عن طريق انقباض العضلة الهدبية وانبساطها، حيث تضبط، وتعدل درجة تكوّر العدسة.



الشكل 45–16

التبئير في عين الإنسان. أ. في الأشخاص ذوي الرؤية الطبيعية، تبقى الصورة مركزة (مبؤرة) عند النظر إلى أجسام قريبة أو بعيدة بسبب التغيرات التي تحدث في درجة تَكَوُّرِ العدسة. فعندما يقف شخص ذو بصر طبيعي على بعد 20 قدمًا أو أكثر من جسم ما، فإنّ العدسة تكون في أقل درجة من التَّحَدُّب، وتُركز الصورة على الشبكية. **ب.** في الأشخاص قصيري النظر، يتم تركيز الصورة أمام الشبكية؛ ولهذا تظهر الصورة مشوشة. **ج.** في الأشخاص طويلي النظر تكون الصورة مركزة خلف الشبكية؛ لأن المسافة بين العدسة والشبكية قصيرة جدًا. تقوم عدسات بضبط زاوية دخول الضّوء إلى العين، ما يركزه على الشبكية تمامًا.

تركيز (تبئير) الصورة على الشبكية (الشكل 45-16). ومن المثير للاهتمام أنّ عدسة البرمائيات أو الأسماك لا تغير شكلها، فهذه الحيوانات في المقابل تركز الصور، وتوضحها بتحريك العدسة إلى الأمام أو إلى الخلف تمامًا كما تفعل عند استخدام الكاميرا.

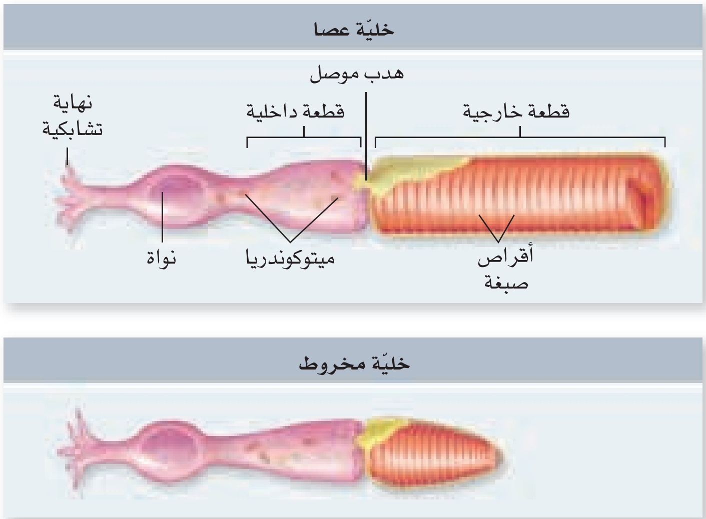
مستقبلات الضوء في الْفقريّات هي خلايا الْعِصِيّ وخلايا المخاريط

تحتوي شبكية الْفقريّات نوعين من خلايا المستقبلات الضوئية هما: الْعِصِيّ والمخاريط (الشكل 45 - 17). **والْعِصِيّ Rods** التي استمدت اسمها من شكل قطعتها الْخارجيّة مسؤولة عن الرؤية البيضاء والسوداء عندما تكون الإضاءة منخفضة. في المقابل، فإنّ **المخاريط Cones** مسؤولة عن حدة الإبصار العالية وعن رؤية الألوان، ولها قطعة خارجية مخروطية الشكل. لدى الإنسان نحو 100 مليون من خلايا الْعِصِيّ، ونحو 3 ملايين من المخاريط في كلّ شبكية. تتركز معظم المخاريط في المنطقة المركزية من الشبكية المسماة **الحفرة Fovea** حيث تشكل العيون الصور الأكثر وضوحًا للأجسام. وتخلو النقرة تقريبًا تمامًا من الْعِصِيّ.

تركيب الْعِصِيّ والمخاريط

للعصي والمخاريط التركيب الخلوي الأساسي نفسه. فهناك قطعة داخلية غنية بالميتوكوندريا، وتحتوي حويصلات عدة مملوءة بجزئيات الناقل العصبي. وهذه القطعة تتصل عن طريق عنق إلى قطعة خارجية مملوءة بمئات من أقراص مسطحة مكدسة واحدها فوق الآخر. وتقع الجزئيات القابضة للضوء أو الصبغات الضوئية على أغشية هذه الأقراص (انظر الشكل 45-17).

تُدعى الصبغة الضوئية في خلايا الْعِصِيّ **رودوبسين Rhodopsin** وهي تتكون من بروتين أوبسين مرتبط به جزيء من *Cis- retinal* وهو ينتج من فيتامين أ (A). يشتق فيتامين أ من الكاروتين، وهو صبغة للتمثيل الضوئي في النباتات. تُدعى الصبغات الضوئية للمخاريط **فوتوبسين Photopsins** وهي شبيهة جدًا من ناحية تركيبة برودوبسين. يمتلك الإنسان ثلاثة أنواع من المخاريط، كلّ منها



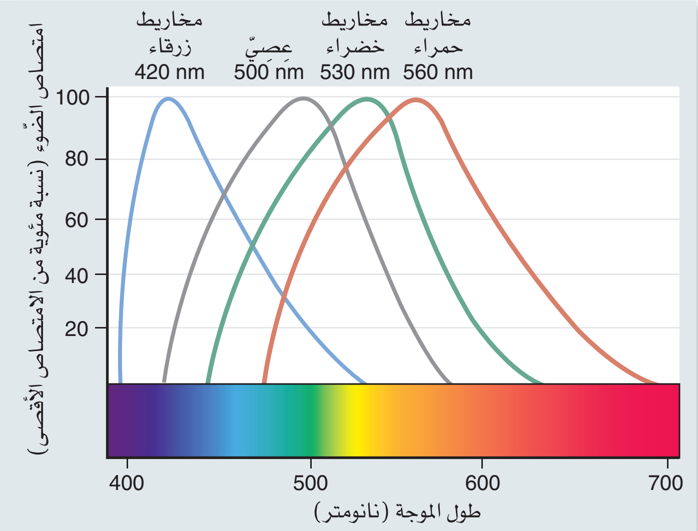
الشكل 45–17

الْعِصِيّ والمخاريط. تكون القطعة الْخارجيّة المحتوية على الصبغة لكلّ من هذه الخلايا مفصولة عن بقية الخليّة بحاجز يخترقه ممر ضيق فقط يُدعى الهدبَ الموصل.

يمتلك صبغة فوتوبسين مكونة من رتنال مرتبط ببروتين له تعاقب مختلف قليلًا من الأحماض الأمينية. تغير هذه الاختلافات البسيطة الامتصاص الأقصى للصبغة، أيّ تلك المنطقة من الطيف الكهرومغناطيسي التي تمتصها الصبغة بأقصى درجة (الشكل 45 - 18). فالامتصاص الأقصى لرتنال في رودوبسين هو عند 500 نانومتر، وفي المقابل، فالامتصاص الأقصى لصبغات الأنواع الثلاثة من المخاريط هو: 420 نانومترًا (الممتص للأزرق)، 530 نانومترًا (الممتص للأخضر)، 560 نانومترًا (الممتص للأحمر). هذه الاختلافات في خصائص امتصاص الضّوء من قبل الصبغات الضوئية مسؤولة عن الحساسية المختلفة للألوان في الأنواع الثلاثة من المخاريط، التي يشار إليها غالبًا ببساطة بأنها مخاريط زرقاء، وخضراء، وحمراء.

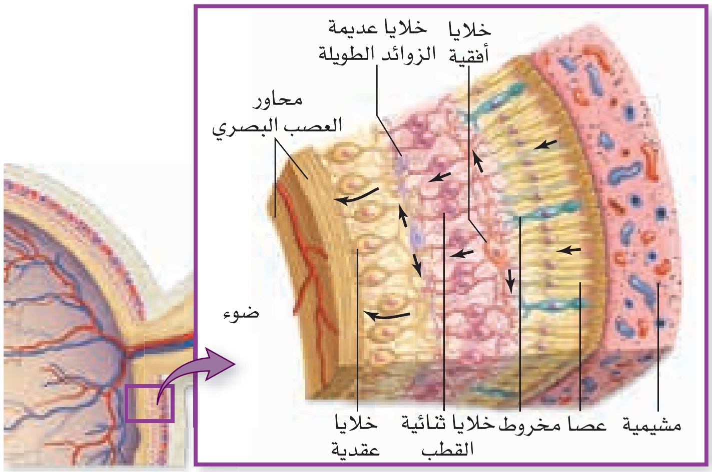
السطح الداخلي للعين، أيّ **الشبكية Retina**، مكون من ثلاث طبقات من الخلايا (الشكل 45-19): وتتألف الطبقة الأقرب إلى السطح الخارجي لكرة العين من العِصِيّ والمخاريط، وتحتوي الطبقة التي تليها **الخلايا ثنائية القطب Bipolar cells**، أما الطبقة الأقرب إلى تجويف العين فَمُكَوَّنَة من **خلايا عُقدية Ganglion cells**. لهذا، فإنّ الضّوء يجب أنّ يمرّ أولًا عبر الخلايا العقدية والخلايا ثنائية القطب، من أجل الوصول إلى المستقبلات الضوئية. تتشابك العِصِيّ والمخاريط مع الخلايا ثنائية القطب، وهذه بدورها تصنع تشابكًا عصبيًّا مع الخلايا العقدية التي تنقل السّيّالات إلى الدّماغ عبر العصب البصري. الخلايا العقدية هي العصبونات الوحيدة في الشبكية القادرة على إرسال جهود فعل إلى الدّماغ. ولهذا، فإنّ تَدَفُّقَ المعلومات الحسّيّة في الشبكية معاكسٌ لمسار الضّوء خلال الشبكية.

تحتوي الشبكية نوعين إضافيين من العصبونات هما: الخلايا الأفقية *Horizontal cells* والخلايا عديمة الزوائد الطويلة *Amacrine cells*. يمكن أنّ يؤدي تنبيه الخلايا الأفقية عن طريق المستقبلات الضوئية الموجودة عند مركز بقعة ضوء إلى تثبيط استجابة المستقبلات الضوئية الواقعة عند محيط هذا المركز. هذا التثبيط الجانبي يُحَسِّنُ من تضارب الصورة ودرجة وضوحها.



الشكل 45-18

رؤية الألوان. الامتصاص الأقصى لرتنال في صبغة رودوبسين في العِصِيّ هو 500 نانومتر. امتصاص المخاريط الزرقاء الأقصى للضوء 420 نانومترًا، أمّا امتصاص المخاريط الخضراء الأقصى للضوء فهو 530 نانومترًا، في حين امتصاص المخاريط الحمراء 560 نانومترًا. يدرك الدّماغ الألوان الأخرى جميعها من النشاط المشترك لهذه المخاريط الثلاثة.



الشكل 45-19

تركيب الشبكية. لاحظ أن العِصِيّ والمخاريط تقع في مؤخرة الشبكية، وليس في مقدمتها. يمر الضّوء خلال أربعة أنواع أخرى من الخلايا (العقدية، وعديمة الزوائد الطويلة، وثنائية القطب، والأفقية) في الشبكية قبل أن يصل إلى العِصِيّ والمخاريط. عندما تحفَّز المستقبلات الضّوئيّة، فإنها تنبِّه الخلايا ثنائية القطب التي تنبِّه بدورها الخلايا العقدية. لهذا، فإنّ تدفقَ المعلومات الحسّيّة في الشبكية معاكسٌ لاتجاه مرور الضّوء.

تمتلك معظم الفقريّات، خاصة تلك النهارية منها (التي تنشط خلال النهار) رؤية للألوان، كما هو حال كثير من الحشرات. ويستطيع نحل العسل أنّ يرى الضّوء في مدى قرب اللون فوق البنفسجي الذي لا يكون مرئيًّا لدى عين الإنسان. تتطلب رؤية الألوان وجود أكثر من صبغة ضوئية واحدة في خلايا المستقبلات الضوئية المختلفة، لكن ليس للحيوانات جميعها التي ترى الألوان نظام المخاريط الثلاثي المميز للإنسان ولرئيسيات أخرى. فالأسماك والسلاحف والطّيور مثلًا، لها أربعة أو خمسة أنواع من المخاريط، والمخاريط «الإضافية» هذه تمكنها من الرؤية قرب اللون فوق البنفسجي. وكثير من الثّدييّات كالسنجاب مثلًا، لها نوعان من المخاريط فقط.

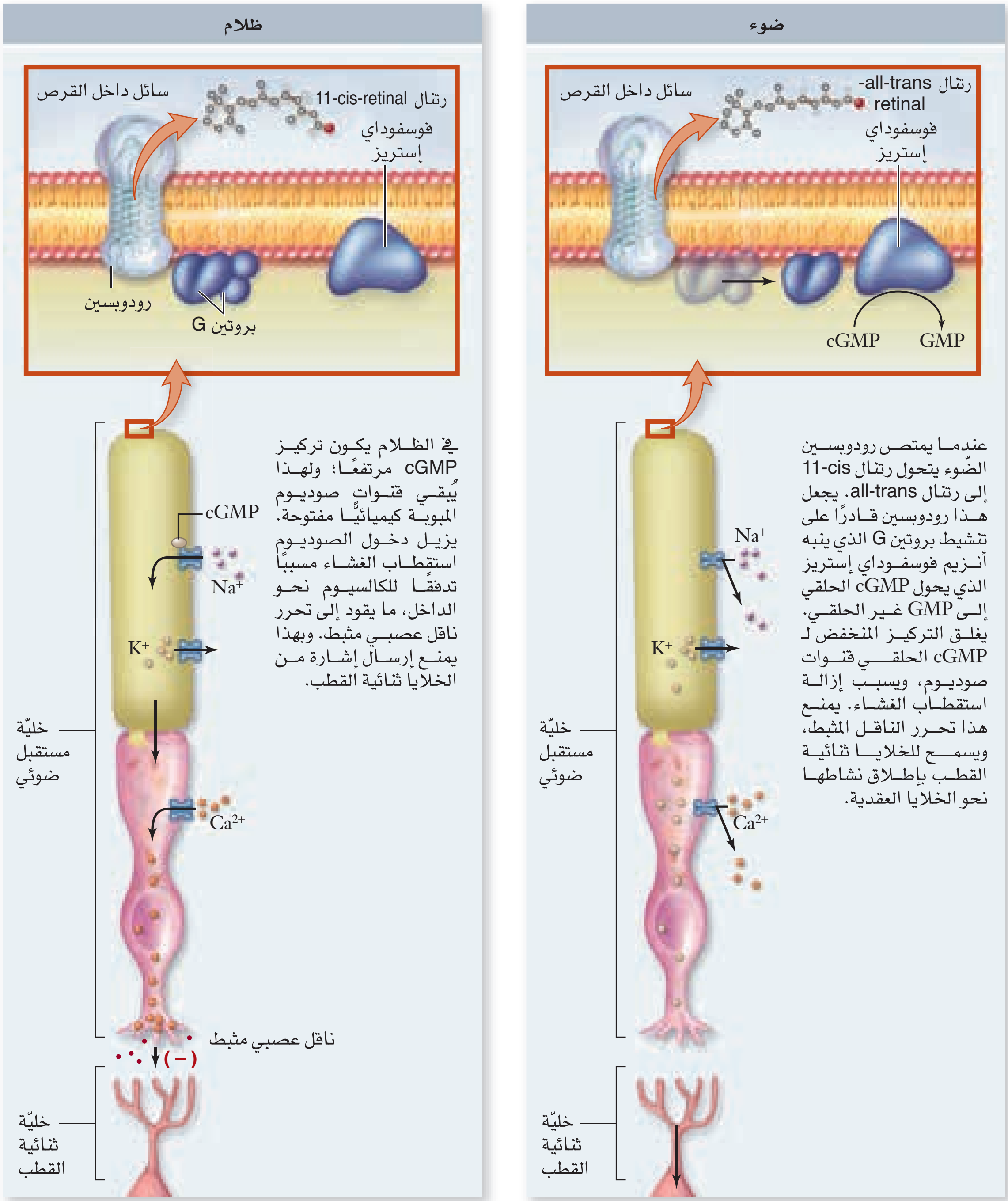
تحويل الإشارة الحسّيّة في المستقبلات الضوئية

يتبع تحويل طاقة الضّوء إلى سيالات عصبية تسلسلًا يعاكس الطريقة العادية التي يتمّ بها رصد المُنبِّهات الحسّيّة. ففي الظلام تُحَرِّرُ خلايا المستقبلات الضوئية ناقلًا عصبيًّا مثبطًا يزيد استقطاب العصبونات ثنائية القطب. يمنع هذا العصبونات ثنائية القطب من تحرير ناقلها العصبي المهيج نحو الخلايا العقدية التي ترسل الإشارات إلى الدّماغ. أما بوجود الضّوء، فتتوقف خلايا المستقبلات الضوئية عن إطلاق الناقل العصبي المثبط، ما يؤدي بالنتيجة إلى تنبيه الخلايا ثنائية القطب. وتنبه الخلايا ثنائية القطب بدورها الخلايا العقدية، فتنقل جهود فعل إلى الدّماغ.

يعزى إنتاج المستقبلات الضوئية للناقل العصبي المثبط إلى وجود قنوات صوديوم مُبوبة بالرابط. ففي أثناء الظلام يكون كثير من هذه القنوات مفتوحًا ما يسمح بتدفق الصوديوم إلى الداخل. ويدعى تدفق الصوديوم هذا بغياب الضّوء، تيار الظلام، وهو يزيل استقطاب الخلايا ثنائية القطب. أما بوجود الضّوء، فتغلق قنوات صوديوم في المستقبلات الضوئية بسرعة، ما يقلل تيار الظلام، ويسبب زيادة استقطاب المستقبلات الضوئية. وفي هذه الحالة لا تُنتج الخلايا ناقلها العصبي المثبط. وبغياب التثبيط، يُزال استقطاب الخلايا ثنائية القطب ما يسبب تحريرها لناقلها العصبي المهيج نحو الخلايا العقدية.

يعتمد تنظيم تيار الظلام على الرابط الذي تستخدمه قنوات صوديوم في خلايا المستقبلات الضوئية، ألا وهو النيوكليوتايد **أحادي فوسفات جوانوسين الحلقي** Cyclic guanosine monophosphate (cGMP). يكون تركيز cGMP في الظلام مرتفعًا، وتكون القنوات مفتوحة. يصبح النظام حساسًا للضوء بسبب طبيعة الصبغات الضوئية وتركيبها. فالصّبغات الضوئية في العين هي مستقبلات بروتينية مزدوجة مع بروتين G يتم تحفيزها عند امتصاص الضّوء. فعندما تمتص الصبغة الضوئية ضوءًا، يتحول رتنال إلى نظير آخر، وينفصل عن المستقبل البروتيني في عملية تسمى تفاعل التبييض (القصر). يتغير شكل المستقبل البروتيني نتيجة لهذا الانفصال، فيحفز بروتين G المزدوج معه. يُحفِّز بروتين G المُحفَّز بروتينًا مستجيبًا هو الأنزيم فوسفوداي إستريز الذي يشق cGMP ويحوله إلى GMP غير حلقي. يسبب فقدان cGMP إغلاق قنوات صوديوم المبوبة بـ cGMP، ما يقلل تيار الظلام (الشكل 45-20). يرتبط كلّ أوبسين مع أكثر من 100 بروتين G منظم التي تطلق، عند تحفيزها، تحت وحدات تحفز مئات من جزيئات الأنزيم فوسفوداي إستريز. ويستطيع كلّ جزيء من الأنزيم أنْ يُحَوِّلَ آلافًا من cGMP الحلقي إلى GMP غير حلقي، فيغلق بذلك قنوات الصوديوم بمعدل يصل إلى 1000 في الثانية، وعليه يثبط تيار الظلام.

يؤدي امتصاص فوتون واحد من الضّوء إلى منع دخول أكثر من مليون أيون صوديوم دون تغير في نفاذية الأغشية لبوتاسيوم، فالمستقبل الضوئي يصبح زائد الاستقطاب، ويتحرر منه ناقل مثبط أقل. وعندما تتحرر الخلايا ثنائية القطب من هذا التثبيط، فإنها تحفز الخلايا العقدية التي ترسل سيالات إلى الدّماغ (الشكل 45 - 21).



الشكل 45-20

تحويل الإشارة في عين الفقريّات. بغياب الضّوء، يُبقي cGMP الحلقي قنوات صوديوم مفتوحة مما يسبب دخول صوديوم، ويقود إلى تحرر ناقل عصبي مثبط. عند امتصاص الضّوء من قِبَلِ رتنال في رودوبسين يتغير تركيبه. يجعل هذا رودوبسين يرتبط مع بروتين G ويحفزه لينبه أنزيم فوسفوداي إستريز الذي يحول الشكل الحلقي cGMP إلى الشكل غير الحلقي GMP. يؤدي فقدان الشكل الحلقي cGMP إلى إغلاق قنوات صوديوم ويمنع تحرر الناقل العصبي المثبط الذي يجعل الخلايا ثنائية القطب تنبه الخلايا العقدية.

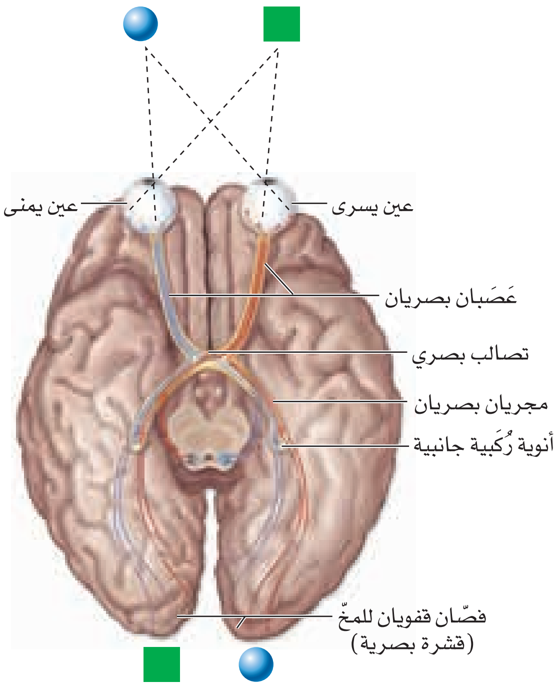
تُعالج المعلومات البصرية في القشرة المخية

تحط جهود الفعل المنقولة في محاور الخلايا العقدية في تراكيب تدعى **النواة الرُّكَبية الجانبية Lateral geniculate nucleus** في المهاد، ثمّ تنقل بعد ذلك إلى الفصّ القفوي للقشرة المخية (انظر الشكل 45-21). هناك يفسر الدّماغ هذه المعلومات على أنها ضوء في منطقة محددة من حقل استقبال العين. إنّ نمط النشاط في الخلايا العقدية عبر الشبكية يشفّر خريطة مفصلة لكلّ نقطة في حقل الاستقبال، سامحًا بذلك للشبكية وللدماغ برؤية الأجسام في الحَيِّز البصري المتاح.

يقدم تكرار السّيّالات في كلّ خليّة عُقدية معلومات عن شدة الضّوء عند كلّ نقطة. وفي الوقت نفسه، فإنّ النشاط النسبي للخلايا العقدية المرتبطة (عبر الخلايا ثنائية القطب) مع أنواع المخاريط الثلاثة يقدم معلومات عن اللون.

حِدّةُ الإبصار

تختلف العلاقة بين المستقبلات والخلايا ثنائية القطب والخلايا العقدية في الأجزاء المختلفة من الشبكية. ففي النقرة يتصل كلّ مخروط مع خليّة ثنائية القطب (بنسبة 1:1) وكلّ خليّة ثنائية القطب تتشابك بدورها مع خليّة عقدية واحدة. وتُعدّ العلاقة 1:1 هذه مسؤولة عن حدة الإبصار المرتفعة في النقرة.



الشكل 45-21

مسلك المعلومات البصرية. تحط جهود الفعل المنقولة بالأعصاب البصرية من الشبكية في النواتين الرُّكبتين الجانبيتين، ومن هناك تنقل إلى القشرة البصرية للفصين القفويين. لاحظ أنّ نصف الأعصاب البصرية (الألياف الدّاخليّة الناشئة من الجزء الداخلي للشبكة) تعبر إلى الجانب الآخر عند التصالب البصري، بحيث إنَّ كلّ نصف كرة من المخ يستقبل معلومات من كلّ من العينين.

أما خارج النقرة، فإنّ كثيرًا من الْعِصِيّ تلتقي مع خليّة ثنائية القطب مفردة. ويسمح هذا الالتقاء بتجميع النشاط العصبي ما يجعل ذلك الجزء من الشبكية الواقع خارج النقرة أكثر حساسية للضوء الخافت من النقرة نفسها، ولكن على حساب حدة الإبصار وإدراك الألوان. لهذا، فإنّ الأجسام غير المضاءة جيدًا، مثل نجم خافت في الليل، يمكن أن تُرى بصورة أفضل ليس بالنظر إليها مباشرة، بل بالنظر قربها. ولقد قيل: إن محيط العين يعمل كراصد، في حين تعمل النقرة كمفتش.

يُعزى **عمى الألوان Color blindness** إلى فقد وراثي لنوع أو أكثر من أنواع المخاريط. فالأشخاص ذوو الرؤية الطبيعية للألوان هم ثلاثيو الألوان؛ لأن لديهم المخاريط الثلاثة كلها. أما من لديهم نوعان فقط فهم ثنائيو الألوان. فمثلًا؛ الأشخاص الذين لديهم عمى ألوان للونين الأحمر والأخضر قد يفقدون المخاريط الحمراء، ويكون لديهم صعوبة في تمييز الأحمر من الأخضر. يُوَرَّث عمى الألوان كصفة متنحية مرتبطة بالجنس (انظر الفصل الـ 13)، وهي غالبًا ما تظهر في الذكور.

الرؤية ثنائية العينين *Binocular Vision*

تمتلك الرّئيسيّات (بما فيها الإنسان) ومعظم المفترسات عينين تقعان على جانبي الوجه. وعندما توجه العينان على جسم واحد، فإنّ الصورة التي تراها كلّ عين تختلف قليلًا عن تلك التي تراها الأخرى. هذه الإزاحة البسيطة للصور (تأثير يدعى الزيغان) تمكننا من **الرؤية ثنائية العينين Binocular vision**، وهي القدرة على إدراك الصور ثلاثية الأبعاد والإحساس بالعمق. وقد عَظَّم توجه كلتا العينين نحو الأمام حقل التداخل الذي تحدث معه الرؤية المجسمة.

في المقابل، فإنّ الحيوانات الفرائس عادة ما تكون عيناها واقعتين على جانبي الرأس ما يمنع الرؤية ثنائية العينين، ولكنه يوسع حقل الاستقبال الإجمالي. ويبدو أنّ الانتخاب الطبيعي قد حابى رصد المفترس المحتمل على عمق الإدراك في كثير من أنواع الفرائس. فعينا ديك الشجر الأمريكي *Scolopax minor* مثلًا واقعتان في موقعين متقابلين تمامًا على الجمجمة، بحيث إن له حقل إبصار مقداره 360° دون أن يدير رأسه بتاتًا.

تمتلك معظم الطّيور عيونًا موضوعة على الجانبين. من أجل تَكَيُّفِها، فإنّ لها نقرتين في كلّ شبكية: النقرة الأولى، تقدم رؤية أمامية حادة كالنقرة الوحيدة الموجودة في الثدييات، أما النقرة الثانية، فتقدّم رؤية جانبية حادة.

طورت الحلقيات والرخويات والمفصليات والحبليات عيونًا تُكَوِّنُ الصورة، بصورة مستقلة. تسمح عين الفقريّات للضوء بالمرور من خلال البؤبؤ، ثم تقوم بتركيزه عن طريق عدسة قابلة للضبط على الشبكية في مؤخرة العين. تحتوي الْعِصِيّ والمخارط صبغة ضوئية هي ريتنال، التي تتفكك استجابة للضوء، وتحفِّز بصورة غير مباشرة عصبونات ثنائية القطب، ثم عصبونات عقدية. تنقل الخلايا العقدية جهود فعل إلى المهاد الذي ينقل بدوره المعلومات البصرية إلى الفص القفوي للدماغ. تعطي النقرة في الشبكية حدة إبصار مرتفعة، في حين تعطي المنطقة خارج النقرة حساسية عالية للضوء الخافت. الرؤية ثنائية العينين بوجود حقلي إبصار متداخلين تعطي إدراكًا للعمق.

6-45 تَنَوُّعُ الخبرات الحسّيّة

الإبصار هو الحاسة الأساسية التي تستخدمها الْفقريّات جميعها التي تعيش في بيئة يملؤها الضّوء، لكن الضّوء المرئي ليس هو الجزء الوحيد من الطّيف الكهرومغناطيسيّ الذي تستخدمه الْفقريّات بالضرورة لِتَحَسُّسِ بيئاتها.

بعض الأفاعي لها مستقبلات قادرة على رصد الأشعة تحت الحمراء

الإشعاعات الكهرومغناطيسية ذات طول موجي أطول من الضّوء المرئي، تكون طاقتها منخفضة لدرجة أنه لا يمكن رصدها من قبل المستقبلات الضوئية. تشكل الإشعاعات من الجزء تحت الأحمر من الطيف ما نعدّه عادة أنه إشعاع حراري.

تشكل الحرارة منبهًا بيئيًّا رديئًا جدًا في الماء؛ حيث إنّ الماء يمتص الحرارة بيسر. في المقابل، فإنّ الهواء له سعة حرارية منخفضة، ولهذا يمكن أن تُشَكِّلَ الحرارة في الهواء منبهًا مفيدًا محتملًا. والْفقريّات الوحيدة المعروفة بقدرتها على رصد الأشعة تحت الحمراء هي الأفاعي التي تُسمّى أفاعي النقرة الخبيثة.

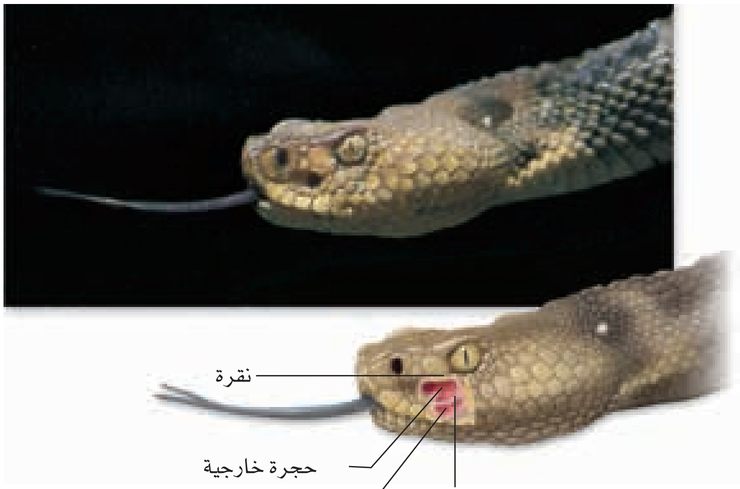
تمتلك أفاعي النقرة زوجًا من **أعضاء النقرة Pit organs**، التي ترصد الحرارة، وتقع على كلّ من جانبي الرأس بين العين وفتحة المنخر (الشكل 45-22). تحدد هذه المستقبلات الْخارجيّة موقع مصادر الحرارة في البيئة، وهي تمكّن الأفعى المجلجلة من أن تحدد موقع فريستها، وتنقض عليها في الظلام، كما في جحر تحت الأرض، أو في كهف، أو في الليل.

يتكون كلّ عضو نقرة من حجرتين مفصولتين بغشاء. تسقط الأشعة تحت الحمراء على الغشاء، وترفع درجة حرارته، فتُنبه مستقبلات حرارية على هذا الغشاء. لا تُعْرَفُ طبيعة هذه المستقبلات، ويُحْتَمَلُ أنّها تتكون من عصبونات حساسة للحرارة تغذي كلتا الحجرتين. ويبدو أنّ وجود زوج من الأعضاء يقدم معلومات مجسمة تحدد الاتجاه بطريقة مماثلة للطريقة التي تعمل بها العيون. وفي الحقيقة، فإنّ المعلومات المنقولة من أعضاء النقرة في الأفاعي تُعالج في الدّماغ من قِبَلِ تراكيب مماثلة للمركز البصري في فقريات أخرى.

بعض الْفقريّات تستطيع الإحساس بالتيارات الكهربائية

على الرّغم من أنّ الهواء لا يوصل بيسر التيارات الكهربائية، فإن الماء موصِّل جيد. تولِّد الحيوانات المائية جميعها تيارات كهربائية من انقباضات عضلاتها. يستطيع عدد من المجموعات المختلفة من الأسماك رصد هذه التيارات الكهربائية. تستطيع السمكة المعروفة بالسمكة الكهربائية، إنتاج تفريغ كهربائي من أعضاء كهربائية متخصصة. تستطيع هذه السمكة أنْ تستخدم تفريغًا كهربائيًّا ضعيفًا لتحديد موقع فريستها وشريك تزاوجها، وأنْ تبني صورة ثلاثية الأبعاد للبيئة التي تعيش فيها، حتى إنْ كانت عكرة وضبابية.

تمتلك الأسماك مطاطية الخياشيم (القرش، والراي، والوَرْنَك) مستقبلات كهربائية تدعى **حويصلات لورنزيني Ampullae of Lorenzini**. تقع الخلايا المستقبلة في أكياس تفتح عن طريق قنوات مملوءة بالهلام في ثقوب على سطح جسم. يشكل الهلام موصلًا جيدًا. وهكذا، فإنّ شحنة سالبة عند فتحة القناة يمكن أنْ تزيل استقطاب المستقبل عند قاعدته ما يسبب تحرر ناقل عصبي وزيادة في نشاط العصبونات الحسّيّة. يسمح هذا لسمك القرش مثلًا أنْ يتحرى الانقباضات العضلية لفريسته. وعلى الرّغم من أنّ حويصلات لورينزيني قد فقدت في أثناء تطور الأسماك العظمية (معظم الأسماك العظمية) فإن الاستقبال الكهربائي عاد للظهور مجددًا في بعض مجموعات الأسماك العظمية التي طورت تراكيب حسية مناظرة. ونشأت المستقبلات الكهربائية مرة أخرى



الشكل 45-22

رؤية الحرارة. يفتح الانخفاض الواقع بين المنخر والعين في هذه الأفعى المجلجلة في عضو نقرة. في الجزء الذي يبدو فيه المقطع في الرسم السفلي، تستطيع أن ترى العضو المكون من حجرتين مفصولتين بغشاء. أفاعي النقرة السامة، لها القدرة الفريدة على الإحساس بالأشعة تحت الحمراء (الحرارة).

بشكل مستقل في منقار البط، وهو ثديّ يضع بيضًا. فالمستقبلات في منقاره تستطيع رصد التيارات الكهربائية التي تولدها العضلات المنقبضة للجمبري وللأسماك ما يمكن الحيوان من رصد فريسته، حتى خلال الليل وفي مياه عكرة.

ترصد بعض المخلوقات الحقول الْمغناطيسيّة

يبدو أنّ الحنكليس، والقرش، والنّحل، وكثيرًا من الطّيور توجه نفسها ملاحيًّا على طول خطوط المجال المغناطيسي للأرض. حتى إنّ بعض البكتيريا تستخدم هذه القوى لتوجيه نفسها.

فالطّيور التي حُبست في أقفاص مغطاة، وليس لديها دليل بصري يوجهها، تنقر وتحاول أنْ تتحرك في الاتجاه الذي تتخذه عادة عند الهجرة في الوقت المناسب من السنة. لكنها لا تفعل ذلك عندما يعزل القفص عن الحقول الْمغناطيسيّة باستخدام الفولاذ. إضافة إلى ذلك، فإنه عندما يحرف المجال المغناطيسي للقفص بزاوية مقدارها $120°$ مع اتجاه عقارب الساعة باستخدام مغناطيس اصطناعي، فإنّ الطائر الذي كان يتجه بصورة طبيعية نحو الشمال سيتجه الآن نحو الشرق وجنوب الشرق.

ولا تزال طبيعة هذه المستقبلات الْمغناطيسيّة في هذه الْفقريّات موضوعًا للكثير من التكهن، والآليات تبقى عسيرة الفهم.

تستطيع أفاعي النقرة السامة تحديد موقع فريستها باستخدام الأشعة تحت الحمراء (الحرارة)، وتستطيع كثير من الْفقريّات المائية أن تحدد موضع فريستها، وتحدد معالم بيئتها عن طريق مستقبلات كهربائية. المستقبلات الْمغناطيسيّة قد تساعد على هجرة الطّيور.

مراجعة المفاهيم

45 - 1 **نظرة شاملة على المستقبلات الحسّيّة**

تزوّدنا المستقبلات الحسّيّة بمعلومات عن البيئة الدّاخليّة والخارجيّة التي تُعَدُّ مهمة للبقاء والنجاح (الجدول 45-1).

- ترصد المستقبلات الخارجيّة المنبّهات القادمة من البيئة الخارجيّة، في حين ترصد المستقبلات الدّاخليّة المنبّهات من البيئة الدّاخليّة.
- هناك ثلاث مجموعات من المستقبلات: الآلية والكيميائية والمستقبلات التي ترصد الطاقة.
- تُنقل المعلومات الحسّيّة في خطوات أربع: التنبيه، وتحويل الإشارة، والبثّ، والتّفسير (الشكل 45-1).
- يتضمن تحويل الإشارة الحسّيّة قنوات أيونية مبوبة بالمنبه تُنتج جُهْدَ مُستقبلٍ متدرج.
- إذا كان جهد المستقبل أو مجموع الجهود الناتجة عن المستقبل فوق حد العتبة، فإنها تنتج جهد فعل (الشكل 45-2).
- توجد علاقة لوغاريتمية بين شدة المنبه وتكرار جهود الفعل.

45 - 2 **المستقبلات الآلية: اللّمس والضّغط**

تُنَبَّهُ المستقبلات الآلية بقوى آلية كالضغط.

- مستقبلاتُ الألم نهاياتٌ عصبيةٌ حرّة تقع في الجلد، وتستجيب للمنبهات المؤذية، وتدركها على أنها ألم.
- يمكن أنْ تؤثّر درجات الحرارة المتطرفة في القنوات الأيونية الآنية لجهد المستقبل، وتسبب إزالة استقطاب نتيجة لتدفق الصوديوم والكالسيوم إلى الداخل.
- المستقبلاتُ الحراريةُ هي نهاياتٌ شجريةٌ عارية للعصبونات الحسّيّة تحتوي أيضًا قنوات أيونية آنية لجهد المستقبل، وتستجيب للبرودة أو الحرارة.
- تنتج حاسة اللّمس من عمل مستقبلات مختلفة موجودة في الجلد، وتستجيب للإزاحة الميكانيكية للغشاء (الشكل 45-3).
- ترصد المستقبلاتُ الخاصة طولَ العضلة.
- ترصد مستقبلاتُ الضّغط، الواقعة في الجيب السباتي والقوس الأبهر، ضغطَ الدم.

45 - 3 **السّمع والاهتزاز ورصد وضع الجسم**

يعمل السّمع، وهو رصد الأصوات وأمواج الضّغط، بصورة أفضل في الماء، ويزودنا بمعلومات عن الاتجاه.

- تتحول أمواج الضّغط إلى سيالات عصبية بانثناء الخلايا الشعرية ما ينتج جهود فعل.
- يرصد نظام الخط الجانبي في الأسماك أمواج الضّغط والاهتزازات منخفضة التردد (الشكل 45-5).
- تستخدم أذن السمكة حصى أذنية، وهي بلّورة من كربونات الكالسيوم تهتز فوق خليّة شعرية لتحويل إشارة الصّوت.
- تجمع الأذن الخارجيّة لفقريات اليابسة الاهتزازات في الهواء، وتوجهها نحو طبلة الأذن، أو غشاء الطبلة (الشكل 45-6).
- تنتقل أمواج الصّوت من الطبلة عبر المطرقة والسندان والركاب إلى الشباك البيضوي. وتحول أمواج الصّوت في القوقعة عن طريق عضو كورتي.
- يتألف الغشاء القاعدي في القوقعة من ألياف تستجيب لترددات مختلفة من الأصوات (الشكل 45-7).
- يسمح تحديد الموقع بالصدى لبعض الأنواع بالملاحة عن طريق الصّوت.
- يُحدد موضع الجسم عن طريق كيس الاتزان، وهو خلايا شعرية مهدبة مغمورة في مادة جيلاتينية تحتوي حصى التّوازن (الشكل 45- 8).
- تُرصد حركةُ الجسم عن طريق خلايا شعرية موجودة في الكييس والقربة، بحيث يمكن رصد التسارع الزاوي (الشكل 45-9).

45-4 **المستقبلات الكيميائية: الذوّق والشّم ودرجة الحموضة (درجة الأس الهيدروجيني)**

تحتوي المستقبلات الكيميائية بروتينات غشائية ترتبط برابط محدد ما يقود إلى إزالة استقطاب، وإلى تكوين جهود فعل.

- إدراكُ التّذوّق مزيجٌ من العوامل الفيزيائية والنفسية.
- براعمُ التّذوّق تجمعاتٌ من خلايا طلائية حساسة كيميائيًّا، وتقع على الحلمات (الشكل 45-10).
- يمكن تقسيم أنماط الذّوق إلى: حلو، وحامض، ومالح، ومرّ، وشهي.
- تعمل المواد الكيميائية المالحة والحامضية مباشرة خلال قنوات أيونية. في حين، تعمل المواد الأخرى بشكل غير مباشر بالارتباط بمستقبلات مرتبطة ببروتين G.
- يتضمن الشّم مستقبلات كيميائية واقعة في الجزء العلوي للممرات الأنفية (الشكل 45-12).
- تنتهي الزوائد الشجرية للمستقبلات الكيميائية بخصلة من الأهداب تندفع مباشرة في مخاطية الأنف، وتذهب محاورها مباشرة إلى القشرة المخيّة.
- ترصد المستقبلات الكيميائية المحيطية الدّاخليّة في الأبهر التغيرات في درجة حموضة الدم، والمستقبلات الكيميائية المركزية في النخاع المستطيل حساسة لدرجة حموضة السائل الدماغي الشوكي.

45 - 5 **الرؤية**

تسمح المستقبلات التي ترصد الطاقة للحيوانات إدراك الأجسام من على مسافات بعيدة.

- يبدأ الإبصار باقتناص طاقة الضّوء.
- طَوَّرَتْ أربع قبائل: الحلقيّات، والرّخويّات، والمفصليّات، والحبليّات باستقلال عن بعضها عيونًا تشكل صورًا (الشكل 45-14).
- يدخل الضّوء في عين الفقريّات، خلال قرنية شفافة، وتتحكم القزحية في شدة الضّوء. وتركز العدسة الضّوء على شبكية موجودة في مؤخرة العين (الشكل 45-15).
- تسيطر العضلة الهدبية على شكل العدسة وتكيفها للرؤية القريبة والبعيدة.
- هناك نوعان من المستقبلات الضّوئيّة في الفقريّات هما العُصيّ، وترصد الأبيض والأسود، والمخاريط، وهي ضرورية لحدة الإبصار ولرؤية الألوان (الشكل 45-17).
- في الشبكية، تتشابك المستقبلات الضّوئيّة مع الخلايا ثنائية القطب التي تتشابك بدورها مع خلايا عقدية ترسل جهود فعل إلى الدّماغ (الشكل 45-19).
- في غياب الضّوء، يُبقي cGMP قنوات الصوديوم مفتوحة، ما يسبب دخول الصوديوم الذي يدعى تيار الظلام، والذي يسبب تحرر ناقل عصبي مثبط.
- يحفّز الضّوء الذي تمتصه المستقبلات الضّوئيّة بروتين G الذي ينبه أنزيم فوسفوداي إستريز الذي يشق cGMP ويعطل عمله.
- يمنع فقدان cGMP دخول الصوديوم وتحرر الناقل العصبي المثبط تبعًا لذلك. هذا الأمر يسبب تحفيز الخلايا العقدية عن طريق الخلايا ثنائية القطب (الشكل 45-20).
- تُعالج المعلومات البصرية في الفص القفوي من القشرة المخية (الشكل 45-21).
- النقرة المسؤولة عن حدة الإبصار المرتفعة هي منطقة في الشبكية، حيث يتصل كلّ مخروط بخليّة واحدة من ثنائية القطب / والخلايا العقدية.
- في الضّوء الخافت، تنخفض حدة الإبصار بسبب التقاء عِصيّ عدة عند خليّة ثنائية قطب واحدة، وخلايا عدة ثنائية قطب عند خليّة عقدية واحدة.
- للرئيسيات ومعظم المفترسات رؤية ثنائية العينين، تتداخل الصور من كلّ عين لإنتاج صورة ثلاثية الأبعاد.

45 - 6 **تنوع الخبرات الحسّيّة**

الضّوء المرئيّ ليس هو الجزء الوحيد من الطيف المغناطيسي الكهربائي الذي تستخدمه الفقريّات لرصد بيئاتها.

- ترصد الأفاعي ذات النقرة الأشعةَ تحت الحمراء باستخدام أعضاء نقرة تتحرى الحرارة.
- الأسماك مطاطية الخياشيم ومنقار البط لها مستقبلات كهربائية ترصد التيارات الكهربائية.
- كثير من المخلوقات يبدو أنها تتوجه ملاحيًّا مع خطوط الحقل المغناطيسي، لكن آليات عملها تبقى غير مفهومة جيدًا.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. أيّ من الآتي لا يُعَدّ طريقة تستقبل بها المستقبلات الحسّيّة معلومات من البيئة الدّاخليّة أو الْخارجيّة:
أ. تغيرات في الضّغط. ب. تغيرات في الضّوء أو الحرارة.
جـ. تغيرات في تركيز الجزيئات. د. كلّ هذه تستخدمها المستقبلات الحسّيّة.

2. الترتيب الصحيح لخطوات الإدراك هو:
أ. التفسير، التنبيه، التحويل، البث.
ب. التنبيه، التحويل، البث، التفسير.
جـ. التفسير، التحويل، التنبيه، البث.
د. التحويل، التفسير، التنبيه، البث.

3. وقف أحد أقاربك فجأة عندما كان في مناسبة اجتماعية، ثم أغمي عليه. لدى معاينة الطبيب له قال: إن لديه مشكلة في مستقبلات الضّغط. وظيفة هذه المستقبلات هي:
أ. رَصْدُ التّغيّر في ضغط الدم.
ب. رَصْدُ انقباض العضلات وحركة الأطراف.
جـ. مستقبلات خارجية.
د رَصْدُ التغيرات في كيمياء الدم.

4. المستقبلات الحسّيّة جميعها قادرة على تكوين سيالات عصبية بفتح أو غلق:
أ. قنوات أيونية مبوبة بفرق الجهد. ب. مستقبلات خارجية.
جـ. مستقبلات داخلية. د. قنوات أيونية مبوبة بالمنبه.

5. في حكاية «الأميرة النائمة» تستسلم الأميرة للنوم بعد وخز إصبعها. نوع المستقبلات التي تستجيب لهذا النوع من الْمنبِّهات المؤلمة مستقبلات:
أ. آلية. ب. ألم.
جـ. حرارة. د. لمس.

6. ترصد الأذن الأصوات عن طريق حركة:
أ. الغشاء القاعدي. ب. الغشاء السقفي.
جـ. قناة أوستاكيوس. د. السائل في القنوات الهلالية.

7. يعرف صديقك مدى خوفك من الأفاعي، فأخبرك بأنّ عليك أن تلف نفسك بمادة عازلة للحرارة عندما تذهب إلى الغابة. تدرك الآن بعد قراءتك لهذا الفصل أنه كان محقًّا إلى حد ما؛ لأن الأفاعي تستخدم:
أ. مستقبلات ضوئية. ب. قوقعة.
جـ. قنوات هلالية. د. أعضاء النقرة.

8. الخلايا الشعرية في الجهاز الدهليزي في فقريات اليابسة:
أ. تقيس التغيرات في درجة الحرارة ضمن الجسم.
ب. ترصد الصّوت في مدى منخفض من السّمع.
جـ. تقدم إحساسًا بالتسارع والتّوازن.
د. تقيس التغيرات في ضغط الدم.

9. عند التفكير في وجبة الغداء التي تناولتها، فإنّ القدرة على تذوق الطعام تعتمد على مستقبلات:
أ. كيميائية خارجية. ب. كيميائية داخلية.
جـ. شمية. د. ألم.

10. المشترك بين الأجهزة الحسّيّة للحلقيات والرخويات والمفصليات والحبليات هو:
أ. تستخدم جميعها الْمنبِّهات نفسها من أجل التّذوّق.
ب. تستخدم جميعها عصبونات لرصد الاهتزازات.
جـ. لديها عيون تكون صورًا، وقد تطورت باستقلال عن بعضها.
د. تستخدم مستقبلات كيميائية في الجلد لرصد الغذاء.

11. لو كنت تقضي شهر العسل في بورنيو، وعثرت على نوع من الثدييات لم يتم التّعرّف إليه سابقًا، ثم قمت بإخبار زوجتك التي كانت تستمع على مضض أن وضع العينين على الجهة نفسها من الرأس (أيّ على الوجه مثلًا) بحيث تتداخل حقول الرؤية هو:
أ. موجود في الرئيسيات والمفترسات.
ب. يدعى الرؤية ثنائية العينين.
جـ. يسمح بإدراك العمق.
د. كلّ ما ذكر.

12. استيقظتَ على يوم جميل، وبعد فتح جفونك، فإنّ التراكيب التي تسمح للضوء بالدخول إلى العين هي:
أ. الشبكية. ب. النقرة.
جـ. البؤبؤ. د. العدسة.

13. ________ هي الصبغة الضّوئيّة التي تحتويها الْعِصِيّ والمخاريط في العين.
أ. كاروتين. ب. رتنال Cis-retinal.
جـ. صبغة ضوئية. د. كلوروفيل.

14. واحد مما يأتي ليس طريقة تستخدمها الْفقريّات لجمع معلومات عن بيئتها:
أ. الأشعة تحت الحمراء.
ب. الحقول الْمغناطيسيّة.
جـ. التيارات الكهربائية.
د. كلّ هذه طرق تستخدم للاستقبال الْحسِّيّ.

15. فص الدّماغ الذي يتعرف إلى المعلومات البصرية، ويفسرها هو الفصّ:
أ. القفوي. ب الأمامي.
جـ. الجداري. د. الصدغي.

أسئلة تحدٍّ

1. عندما تنخفض درجة الحموضة والقاعدية كثيرًا، تحدث حالة قد تكون مميتة تدعى الحموضة. من بين استجابات الجسم المتعددة لهذه الحالة، تغيير الجسم لمعدل تنفسه. كيف يحس الجسم بهذا التّغيّر؟ كيف يتغير معدل التنفس؟ كيف يرفع ذلك من درجة الحموضة؟

2. إن وظيفة عين الْفقريّات غير عادية عند مقارنتها بالعمليات الأخرى ضمن الجسم. فالاتجاه الذي تتدفق به المعلومات الحسّيّة مثلًا هو عكس الاتجاه الذي يسلكه الضّوء خلال الشبكية. فسر تتابع الأحداث المتعلقة بحركة الضّوء وبالمعلومات خلال تراكيب العين، واشرح لماذا يتحركان في اتجاهين متعاكسين.

3. كيف يمكن أن تستجيب أعضاء حصى الأذن في رائد الفضاء، عندما تكون الجاذبية صفرًا؟ هل سيستمر رائد الفضاء في تكوين انطباع غير موضوعي عن الحركة؟ هل تستطيع القنوات الهلالية رصد التسارع الزاوي بالكفاءة نفسها عند جاذبية مقدارها صفر؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. للتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™

الفصل 46

جهاز الغدد الصماء

The Endocrine System

المفاهيم

1-46 تنظيم عمليات الجسم عن طريق الرسل الكيميائية

- *تعمل بعض النواقل العصبية أيضًا بوصفها هرمونات تدور في الدم.*
- *تنتج الغدد الصماء ثلاث طوائف كيميائية من الهرمونات.*
- *يمكن تصنيف الهرمونات إلى محبة للدهون وأخرى محبة للماء.*
- *تحدث المُنظِّمات نظيرة الصماء تأثيرات قوية ضمن الأنسجة.*

2-46 عمل الهرمونات المحبة للدهون مقارنة مع الهرمونات المحبة للماء

- *تنشط الهرمونات المحبة للدهون مستقبلات داخل خلوية.*
- *تنشط الهرمونات المحبة للماء مستقبلات على أغشية الخلايا الهدف.*

3-46 النخامية وتحت المهاد: مراكز السيطرة في الجسم

- *النخامية غدة صماء مركبة.*
- *تخزن النخامية الخلفية، وتفرز هرمونين عصبيين.*
- *تنتج النخامية الأمامية سبعة هرمونات.*
- *تُنظم الهرمونات العصبية لتحت المهاد النخامية الأمامية.*
- *تُنظم التغذية الراجعة من الغدد الصماء المحيطة هرمونات النخامية الأمامية.*
- *تعمل هرمونات النخامية الأمامية بصورة مباشرة أو غير مباشرة.*

4-46 الغدد الصماء المحيطية الرئيسة

- *تنظم الغدة الدرقية الأيض القاعدي والتكويني الجنيني.*
- *تُنظم هرمونات اتزان الكالسيوم الداخلي.*
- *تفرز الغدة الكظرية كاتيكولأمينات وهرمونات ستيرويدية.*
- *هرمونات البنكرياس منظمات رئيسة لأيض الكربوهيدرات.*

5-46 هرمونات أخرى وآثارها

- *تنظم هرمونات الجنس الستيرويدية التطور التكاثري.*
- *ميلاتونين ضروري جدًا للدورات الإيقاعية.*
- *بعض الهرمونات لا تنتجها غدد صماء.*
- *هرمونات الحشرات تنظم الانسلاخ والتحول.*
- *قد تغير الخلايا السرطانية إنتاج الهرمونات، أو قد يكون لها استجابات هرمونية مختلفة.*

مقدّمة

السُّكري مرض يبدو فيه المرضى ذوو التغذية الجيدة، كأنهم يعانون مجاعة مميتة. لقد كان المرض معروفًا لدى أطباء الرومان والإغريق، الذين وصفوه بأنه «ذوبان للحم» مصحوب بإنتاج فائض من البول «مثل فتح قناة مائية». كان تشخيص السكري في طفل يُعدّ حكمًا نافذًا بالموت حتى عام 1922. في ذلك العام، استخلص كل من فردرك بانتج وتشارلز بَست جزيء الأنسولين من البنكرياس. وإن حقن أنسولين في تيار الدم، يعكس بشكل درامي أعراض هذا المرض. وقد شكَّل هذا تأكيدًا مثيرًا للإعجاب لمفهوم جديد: إن بعض الأعضاء الداخلية تُنتج مواد كيميائية مُنظِّمة قوية تتوزع في الجسم عن طريق الدم.

نعرف الآن أن الأنسجة والأعضاء في جسم الفقريات تتعاون لإدامة الاتزان الداخلي من خلال عمل آليات تنظيم عدة. لكن هناك جهازين منقطعين بشكل استثنائي لتنظيم عمل أعضاء الجسم، هما: الجهاز العصبي، وجهاز الغدد الصماء. كلا الجهازين يحرر جزيئات مُنظِّمة، تسيطر على أعضاء الجسم، بأن ترتبط بمستقبلات بروتينية موجودة على خلايا هذه الأعضاء، أو بداخل تلك الخلايا. في هذا الفصل، سندرس الجزيئات المُنظِّمة لجهاز الغدد الصماء، والخلايا، والأعضاء التي تنتجها، وكيف تعمل على تنظيم أنشطة الجسم.

1-46 تنظيم عمليات الجسم عن طريق الرسل الكيميائية

عندما ناقشنا في (الفصل الـ 9) التفاعل بين الخلايا، وصفنا آنذاك أربع عمليات للتفاهم بين الخلايا، وهي: الاتصال المباشر، والترميز التشابكي، والترميز بالهرمونات، والترميز نظير الودي. في هذا الفصل، سنهتم بطرق الترميز التي تخدم التفاهم، سنبدأ بمراجعة آليات الترميز الثلاث.

كما أشرنا في (الفصل الـ 44)، تفرز محاور العصبونات رسائل كيميائية، تدعى النواقل العصبية، نحو الشق التشابكي. تنتشر هذه المواد الكيميائية مسافة قصيرة فقط إلى الغشاء بعد التشابكي، حيث ترتبط بمستقبلات بروتينية، وتنبه الخلية بعد التشابكية. يؤثر البث التشابكي هذا بصورة عامة في الخلية بعد التشابكية التي تتسلّم الناقل العصبي فقط.

الهرمون Hormone، في المقابل، مادة كيميائية مُنظِّمة، تفرز في السائل خارج الخلايا، ويحملها الدم، ويستطيع لهذا أن يعمل على بعدٍ من مصدر إفرازه. تدعى الأعضاء المتخصصة في إفراز الهرمونات **غددًا صماء Endocrine glands**، لكن بعض الأعضاء كالكبد، والكلية يستطيع إفراز هرمونات إضافة إلى إنجازها لوظائف أخرى. وتدعى الأعضاء والأنسجة التي تنتج الهرمونات معًا جهاز **الغدد الصماء Endocrine system**.

يحمل الدم الهرمونات إلى كل خلية في الجسم، لكن الخلايا الهدف ذات المستقبلات الخاصة بهرمون معين هي التي تستجيب فقط. تعمل مستقبلات الهرمون البروتينية بطريقة مماثلة لمستقبلات النواقل العصبية. فالمستقبلات البروتينية ترتبط بشكل نوعي بالهرمون، وتنشط مسالك تحويل الإشارة التي تُنتج استجابة للهرمون. يُمكّن التفاعل شديد النوعية بين الهرمونات ومستقبلاتها، هذه الهرمونات من أن تكون نشطة وفعالة بتركيز ضئيل جدًا، إذ ليس من المستغرب أن تجد هرمونات تدور في الدم بتركيز منخفض يتراوح بين 10^{-8} - 10^{-10} جزيئي.

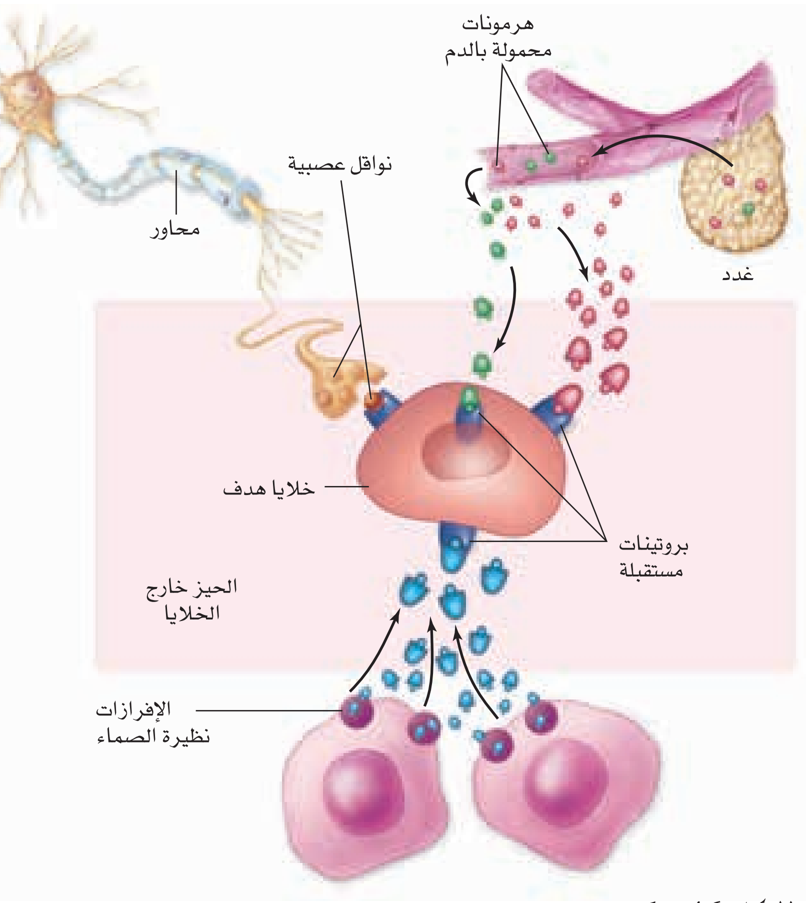
إضافة إلى الرسل الكيميائية التي تتحرر بوصفها نواقل عصبية وكهرمونات، تتحرر بعض الجزيئات الكيميائية، وتعمل ضمن الأعضاء بوصفها مُنظِّمات محلية. تدعى هذه المواد الكيميائية **المُنظِّمات نظيرة الصماء Paracrine regulators**. تعمل هذه بطريقة مشابهة لهرمونات الغدد الصماء، ولكنها لا تنتقل خلال الدم. بهذه الطريقة، فإن خلايا العضو الواحد يُنظم بعضها بعضًا. إن التواصل الكيميائي ليس مقصورًا على الخلايا ضمن المخلوق الواحد؛ **فالفيرمونات Pheromones** مواد كيميائية تتحرر في البيئة للتواصل بين أفراد النوع الواحد. تساعد هذه الرسائل على التواصل بين الحيوانات، وقد تغير سلوك المخلوق المستقبل أو فيزيولوجيته، ولكنها ليست ذات علاقة بتنظيم الأيض الاعتيادي ضمن الحيوان. ويمثل (الشكل 46-1) مقارنة بن أنواع الرسل الكيميائية المختلفة المستخدمة في التنظيم الداخلي.

تعمل بعض النواقل العصبية بوصفها هرمونات تدور في الدم

يمكّن نقل الدم للهرمونات الغدد الصماء من تنسيق نشاط أعداد كبيرة من الخلايا الهدف الموزعة في الجسم، فالمُنظِّم الكيميائي المسمى نورإبينفرين، مثلًا، الذي يتحرر بوصفه ناقلًا عصبيًّا من النهايات العصبية الودية، تفرزه أيضًا الغدد الكظرية في الدم. ويعمل نورإبينفرين بوصفه هرمونًا لتنسيق نشاط القلب، والكبد، والأوعية الدموية في أثناء الاستجابة للكرب. يمكن للعصبونات أن تفرز مواد كيميائية تدعى **الهرمونات العصبية Neurohormones**، ويحملها الدم.

فبعض المناطق المتخصصة في الدماغ لا تحتوي على عصبونات مفرزة للنواقل العصبية فحسب، بل إن مجموعات من العصبونات تنتج هرمونات عصبية. بهذه الطريقة، يمكن للعصبونات أن توصل الرسائل الكيميائية إلى ما وراء الجهاز العصبي نفسه.

يسيطر الجهاز العصبي على النشاط الإفرازي لكثير من الغدد الصماء. والموقع الرئيس الذي ينجز هذا التنظيم العصبي للغدد الصماء هو الدماغ. فكما سترى، تسيطر تحت المهاد على الإفرازات الهرمونية للغدة النخامية الأمامية، التي تنظم بدورها غددًا صماء أخرى.



الشكل 46-1

أنواع مختلفة من الرسل الكيميائية. تتأثر وظائف الأعضاء بالمُنظِّمات العصبية، والغدية الصماء، ونظيرة الصماء. يرتبط كل نوع من المُنظِّمات الكيميائية ببروتينات مستقبلة محددة على سطح خلايا الأعضاء الهدف أو في داخلها.

غير أن إفراز عدد من الهرمونات يمكن ألا يخضع للسيطرة العصبية. فإفراز أنسولين من البنكرياس أو ألدوستيرون من قشرة الأدرنالية، مثلًا، يحفزهما زيادة تركيز جلوكوز أو بوتاسيوم في الدم على التوالي.

تنتج الغدد الصماء ثلاث طوائف كيميائية من الهرمونات

يضم جهاز الغدد الصماء (الشكل 46-2) كل الأعضاء التي تفرز الهرمونات: الغدة الدرقية، والنخامية والكظريتين، وغير ذلك (الجدول 46-1). تفرز خلايا هذه الأعضاء هرمونات في السائل خارج الخلايا، حيث تنتقل إلى الشعيرات الدموية المحيطة. لهذا السبب، فإنه يشار إلى الهرمونات، بأنها إفرازات صماء، في حين تفرز خلايا غدد أخرى إفرازاتها، كاللعاب أو الحليب، في قنوات تنقلها إلى الخارج. تسمى الغدد الأخيرة **غددًا خارجية الإفراز Exocrine glands**، وتدعى إفرازاتها إفرازات خارجية.

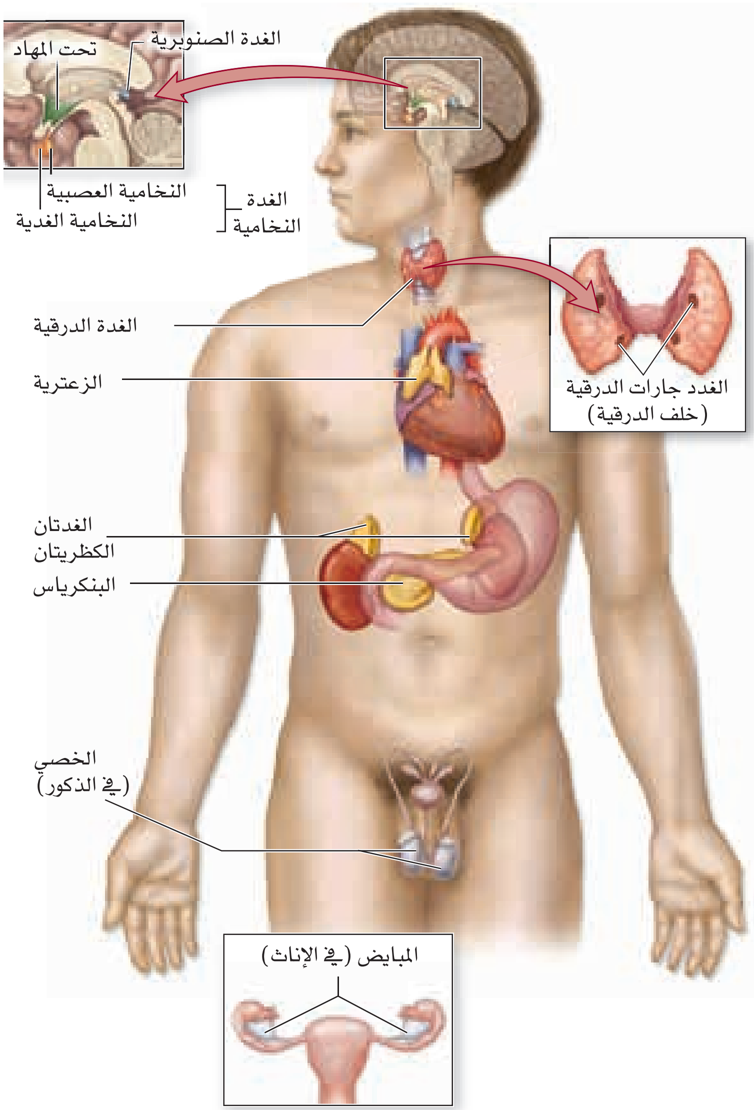
يجب أن تبدي الجزيئات التي تعمل بوصفها هرمونات صفتين رئيستين: أولاهما، أنها يجب أن تكون معقدة بدرجة كافية لتنقل معلومات مُنظِّمة إلى أهدافها. فالجزيئات البسيطة مثل ثاني أكسيد الكربون أو الأيونات مثل أيون الكالسيوم لا تعمل بوصفها هرمونات. وثانيهما، أن الهرمونات يجب أن تكون مستقرة بدرجة كافية؛ لكي تقاوم التحطيم قبل أن تصل إلى خلاياها الهدف. وهناك ثلاث طوائف كيميائية أساسية من الجزيئات تحقق هذين المتطلبين.

الببتيدات والبروتينات Peptides and proteins وكلتاهما يتكون من سلاسل من الأحماض الأمينية. من الأمثلة المهمة على الهرمونات الببتيدية الهرمون المانع لإدرار البول (9 أحماض أمينية) وأنسولين (51 حمضًا أمينيًّا) وهرمون النمو (191 حمضًا أمينيًّا). هذه الهرمونات مشفرة في DNA، وتنتجها الآلية الخلوية نفسها المسؤولة عن استنساخ الجزيئات الببتيدية الأخرى وترجمتها. **البروتينات السكرية Glycoproteins** هي الأكثر تعقيدًا، وهي مكونة من سلسلتين ببتيديتين يرتبط بهما كربوهيدرات. أمثلة هذه الأخيرة تشمل الهرمون منبه الدرقية، ومكون الجسم الأصفر.

مشتقات الأحماض الأمينية Amino acid derivatives؛ هرمونات يتم تصنيعها بتحوير أنزيمي لأحماض أمينية محددة؛ تشمل هذه المجموعة الأمينات المنتجة حيويًّا التي ناقشناها في (الفصل الـ 44). وهذه المجموعة تضم الهرمونات التي يُفرزها نخاع الكظرية (الجزء الداخلي للغدة الكظرية) والدرقية والصنوبرية. الهرمونات التي يفرزها نخاع الكظرية مشتقة من الحمض الأميني تايروسين. تدعى هذه **كاتيكولأمينات Catecholamines** وهي تضم إبينفرين (أدرنالين) ونورإبينفرين (نورأدرنالين). هناك هرمونات أخرى تشتق من تيروسين هي **هرمونات الدرقية Thyroid hormones**، التي تفرزها الغدة الدرقية. أما الغدة الصنوبرية فتفرز هرمونًا أمينيًّا مختلفًا هو **ميلاتونين Melatonin** وهو مشتق من حمض تربتوفان.

الستيرويدات Steroids دهونٌ تصنع بتحوير أنزيمي للكوليسترول. تشمل هذه المجموعة، تستوستيرون وإستراديول، وبروجستيرون، وألدوستيرون، وكورتيزول.

يمكن تقسيم الستيرويدات إلى **ستيرويدات الجنس Sex Steroids**، وتفرز من الخصية، والمبيض، والمشيمة، وقشرة الكظرية، **وستيرويدات قشرية corticosteroids** تفرز من قشرة الكظرية فقط (الجزء الخارجي من الغدة الكظرية).



الشكل 46-2

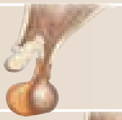
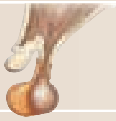
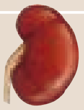
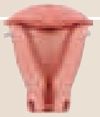
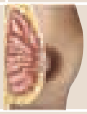
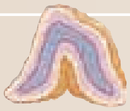
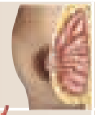
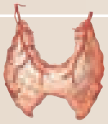
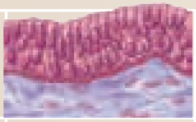
جهاز الغدد الصماء في الإنسان. تظهر هنا الغدد الصماء الرئيسة، لكن كثيرًا من الأعضاء الأخرى تفرز هرمونات إضافة إلى وظائفها الأساسية.

يمكن تصنيف الهرمونات إلى محبة للدهون وأخرى محبة للماء

تختلف الطريقة التي تُنقل بها الهرمونات، والتي تتفاعل بها مع أهدافها بناءً على طبيعتها الكيميائية، فالهرمونات قد تصنف إلى **محبة للدهون Lipophilic** (غير مستقطبة) وهي ذائبة بالدهون، أو **محبة للماء Hydrophilic** (مستقطبة) وهي ذائبة بالماء. تشمل الهرمونات المحبة للدهون الهرمونات الستيرويدية وهرمونات الدرقية، أما بقية الهرمونات الأخرى فجميعها محبة للماء.

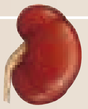
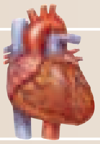
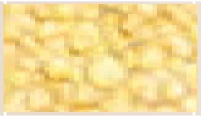
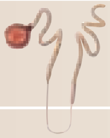
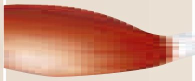
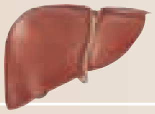
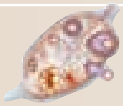
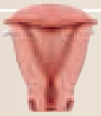
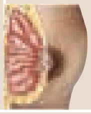
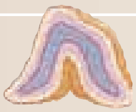
إن هذا التمييز مهم في فهم كيفية سيطرة هذه الهرمونات على خلاياها الهدف. الهرمونات المحبة للماء تذوب بيسر في الدم، ولكنها لا تستطيع أن تدخل الخلايا الهدف.

الجدول 46-1 **الغدد الصماء الرئيسة للثدييات وهرموناتها***

الغدة الصماء والهرمون	النسيج الهدف	الصورة	التأثيرات الرئيسة	الطبيعة الكيميائية
تحت المهاد				
الهرمونات المفرزة	النخامية الأمامية		تنشط إفراز هرمونات النخامية الأمامية.	ببتيدات
الهرمونات المثبطة	النخامية الأمامية		تثبط إفراز هرمونات النخامية الأمامية.	ببتيدات (باستثناء العامل المثبط لإفراز برولاكتين، وهو دوبامين)
النخامية الخلفية				
المانع لإدرار البول	الكلى		الحفاظ على الماء بتنبيه إعادة امتصاص الماء من البول.	ببتيد (9 أحماض أمينية)
أوكسيتوسين	الرحم		ينبه الانقباض.	ببتيد (9 أحماض أمينية)
	الغدد اللبنية		ينبه إدرار الحليب.	
النخامية الأمامية				
المنشط لقشرة الكظرية	قشرة الكظرية		ينبه إفراز هرمونات قشرة الكظرية، مثل كورتيزول.	ببتيد (39 حمضًا أمينيًّا)
المنبه للخلايا الصبغية	الجلد		ينبه تغير اللون في الزواحف والبرمائيات، وظائف أخرى في الثدييات.	ببتيد (شكلان، 13، 22 حمضًا أمينيًّا)
هرمون النمو	أعضاء عدة		ينبه النمو بالسماح بنمو العظم وبناء البروتين وتحطيم الدهون.	بروتين
برولاكتين	الغدد اللبنية		ينبه إنتاج الحليب.	بروتين
المنبه للغدة الدرقية	الغدة الدرقية		ينبه إفراز ثيروكسين.	بروتين سكري
المكون للجسم الأصفر	الغدد التناسلية		ينبه الإباضة وتكوين الجسم الأصفر في الإناث، وينبه إفراز تستوستيرون في الذكور.	بروتين سكري
المنشط للحويصلات	الغدد التناسلية		ينبه تكوين المني في الذكور، وتطور حويصلات المبيض في الإناث.	بروتين سكري
الغدة الدرقية				
هرمونات الدرقية (ثيروكسين وثلاثي يود الثايرونين)	معظم الخلايا		ينبه معدل الأيض، ضروري للنمو والتطور الطبيعيين.	مشتق من الأحماض الأمينية (فيه يود)
كالسيتونين	العظم		يثبط فقدان الكالسيوم من العظم.	ببتيد (32 حمضًا أمينيًّا)

* هذه هي الهرمونات التي تتحرر من الغدد الصماء. تفرز هرمونات أخرى من أعضاء لها وظائف غير صماء مثل الكبد والكلية والأمعاء.

الجدول 46-1 تابع

الغدة الصماء والهرمون	النسيج الهدف	الصورة	التأثيرات الرئيسة	الطبيعة الكيميائية
الغدد جارات الدرقية				
الجار درقي	العظم، الكلى، الجهاز الهضمي		يرفع مستوى الكالسيوم في الدم بتنبيه تحطيم العظم، ينبه إعادة امتصاص الكالسيوم في الكلى، ينشط فيتامين D.	ببتيد (34 حمضًا أمينيًّا)
نخاع الكظرية				
إبينفرين (أدرنالين) ونورإبينفرين (نورأدرنالين)	العضلات الملساء، العضلات القلبية، الأوعية الدموية		يبدأ استجابة الكرب، يرفع معدل نبض القلب، وضغط الدم ومعدل الأيض. يوسع الأوعية الدموية، ويحرك الدهون، ويرفع مستوى جلوكوز الدم.	مشتق من حمض أميني
قشرة الكظرية				
قشريات سكرية (كورتيزول)	كثير من الأعضاء		التكيف للكرب طويل الأمد، يرفع مستوى جلوكوز الدم، ويحرك الدهون.	ستيرويد
قشريات معدنية	أنيبيبات الكلية		يحافظ على توازن الصوديوم، وإخراج البوتاسيوم.	ستيرويد
البنكرياس				
أنسولين	الكبد، العضلات الهيكلية، النسيج الدهني		يخفض مستوى جلوكوز الدم، ينبه بناء جليكوجين والدهون والبروتينات.	ببتيد (51 حمضًا أمينيًّا).
جلوكاجون	الكبد، النسيج الدهني		يرفع مستوى جلوكوز الدم، ينبه تحطيم جليكوجين في الكبد.	ببتيد (29 حمضًا أمينيًّا)
المبيض				
إستراديول	عام		ينبه تطور الصفات الجنسية الثانوية في الأنثى.	ستيرويد
	جهاز التكاثر الأنثوي		ينبه نمو أعضاء الجنس عند البلوغ، وتحضير الرحم كل شهر للحمل.	
بروجستيرون	الرحم		يكمل تحضير الرحم للحمل.	ستيرويد
	الغدد اللبنية		ينبه تطورها.	
الخصية				
تستوستيرون	أعضاء عدة		ينبه تطور الصفات الجنسية الثانوية في الذكور، ويسبب اندفاع النمو عند البلوغ.	ستيرويد
	جهاز التناسل الذكري		ينبه تطور أعضاء الجنس، وينبه تكوين الحيوانات المنوية.	
الغدة الصنوبرية				
ميلاتونين	الغدد الجنسية، الدماغ، الخلايا الصبغية		يُنظم الإيقاع البيولوجي.	مشتق من حمض أميني

ولهذا، فإن عليها أن تُحفِّز مستقبلات، وهي خارج غشاء الخلية. في المقابل تنتقل الهرمونات المحبة للدهون في الدم، وهي متعلقة ببروتينات ناقلة (الشكل 46-3). وتمكنها ذائبيتها بالدهون من عبور أغشية الخلايا والارتباط بمستقبلات داخل الخلايا.

كلا النوعين من الجزيئات الهرمونية يتم تدميره في النهاية، أو يجري تعطيله بعد استعماله، وفي النهاية يتم إخراجه مع البول أو مع الصفراء. ومع ذلك، فإن الهرمونات المحبة للماء يتم تعطيلها بسرعة أكبر من الهرمونات المحبة للدهون. نتيجة لهذه الفروق الكيميائية، فإن الهرمونات المحبة للماء تميل إلى العمل خلال مدة قصيرة من الوقت (من دقائق إلى ساعات)، في حين تكون الهرمونات المحبة للدهون نشطة على مدد زمنية أطول (من أيام إلى أسابيع).

تُحدث المُنظِّمات نظيرة الصماء تأثيرات قوية ضمن الأنسجة

يحدث التنظيم الذي يستخدم الإفرازات نظيرة الصماء في معظم الأعضاء، وبين خلايا الجهاز المناعي. وتُعدّ **عوامل النمو Growth factors** وهي بروتينات تشجع نمو الخلايا وانقسامها في أعضاء محددة من بين أهم المُنظِّمات نظيرة الصماء. تؤدي عوامل النمو دورًا حرجًا في تنظيم الانقسام المتساوي (انظر الفصل الـ 10)، وهي تنتج في الأجنة لتنظيم التمايز الصحيح للخلايا. فعامل النمو البَشْري *Epidermal growth factor*، مثلًا، ينشط الانقسام المتساوي في الجلد والتكوين الجنيني لخلايا الأنسجة الضامة، في حين يحفز عامل نمو الأعصاب *Nerve growth factor* نمو العصبونات وبقائها. ويحفز عامل النمو شبيه أنسولين *Insulin-like growth factor* انقسام الخلايا في العظم قيد التطور، إضافة إلى بناء البروتين في أنسجة أخرى عدة. أما **المحركات الخلوية (سايتوكاين) Cytokines** (الموصوفة في الفصل الـ 51) فهي عوامل نمو متخصصة للسيطرة على انقسام الخلايا وتمايزها في الجهاز المناعي، في حين أن **المنشطات العصبية Neurotropins** عوامل نمو تنظيم الجهاز العصبي.

لقد تعززت أهمية وظيفة عوامل النمو، عندما لوحظ أن إتلاف الجينات التي تُشفِّر عوامل النمو أو مستقبلاتها، يمكن أن يقود إلى انقسام خلوي غير منتظم وإلى تطور الأورام.

تنظيم الأوعية الدموية عن طريق المُنظِّمات نظيرة الصماء

يتم إنتاج غاز أكسيد النتريك NO الذي يعمل أيضًا بوصفه ناقلًا عصبيًّا (الفصل الـ 44) في الطلائية الداخلية للأوعية الدموية.

في هذا السياق، يمكن النظر إلى أكسيد النتريك على أنه من المُنظِّمات نظيرة الصماء؛ لأنه ينتشر إلى طبقة العضلات الملساء في الأوعية الدموية، ويشجع على انبساط الأوعية الدموية، ويتضمن أحد أدواره الرئيسة السيطرة على ضغط الدم بتوسيعه الشرايين الدموية. الطلائية الداخلية للأوعية الدموية هي مصدر

الشكل 46-3

حياة الهرمونات. تنتج الغدد الصماء هرمونات محبة للماء، وأخرى محبة للدهون، تنتقل إلى أهدافها عن طريق الدم. ترتبط الهرمونات المحبة للدهون ببروتينات ناقلة لجعلها ذائبة في الماء. تمتلك الخلايا الهدف مستقبلات غشائية للهرمونات المحبة للماء، ومستقبلات داخل الخلايا للهرمونات المحبة للدهون. في النهاية يتم تحطيم الهرمونات عن طريق الخلايا الهدف، أو يتم تخليص الدم منها عن طريق الكبد أو الكلية.

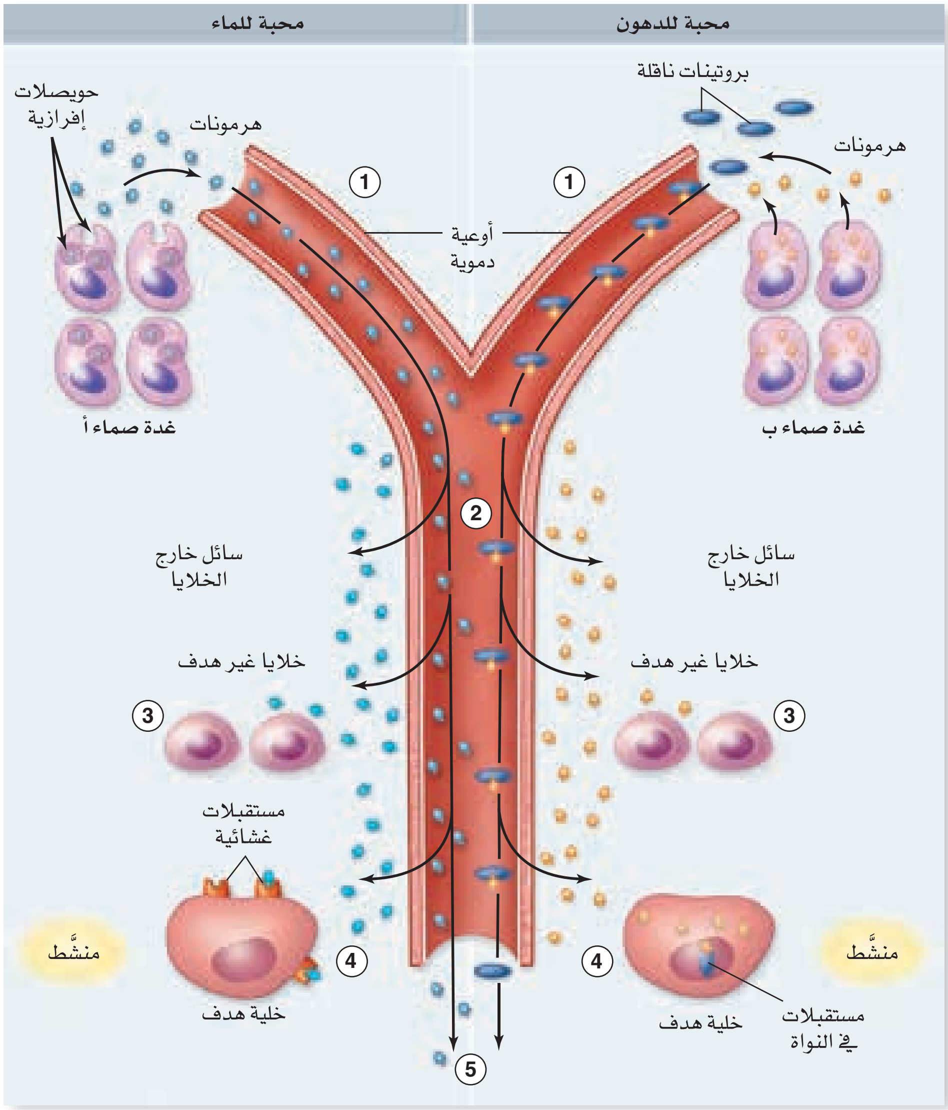
1. تفرز الهرمونات في السائل خارج الخلايا وتنتشر إلى تيار الدم.

2. تتوزع الهرمونات عن طريق الدم إلى الخلايا جميعها. تنتشر من الدم إلى السائل خارج الخلايا.

3. تفتقر الخلايا غير الهدف إلى المستقبلات، ولهذا لا يحدث تنبيه للخلايا.

4. تمتلك الخلايا الهدف مستقبلات، ولهذا فإنها تُنشَّط بالهرمونات.

5. تزال الهرمونات غير المستخدمة، التي تم إيقاف عملها، عن طريق الكبد والكلية.



خصب للمُنظِّمات نظيرة الصماء، فهي تنتج إندوثيلين *Endothelin* التي تسبب انقباض الأوعية الدموية، وبراديكاينين *Bradykinin* الذي يشجع توسعها. يُكمل عمل المُنظِّمات نظيرة الصماء عمل الأعصاب الذاتية في تنظيم الأوعية الدموية، ما يسمح للأوعية الدموية بالاستجابة للظروف المحلية مثل زيادة الضغط أو انخفاض الأكسجين.

البروستاغلاندنيات *Prostaglandins*

تشكل البروستاغلاندنيات مجموعة متباينة من المُنظِّمات نظيرة الصماء. البروستاغلاندين حمض دهني طوله 20 ذرة كربون، ويحتوي حلقة خماسية الكربون. هذا الجزيء مشتق من جزيء سابق له، يدعى حمض أراكيدونيك، يتحرر من الدهون المفسفرة لغشاء الخلية بتحفيز هرموني أو خلافه. تنتج البروستاغلاندنيات في كل عضو تقريبًا، وتسهم في تشكيلة من الوظائف التنظيمية. تكون بعض البروستاغلاندنيات نشطة، وتسمح بانقباض العضلات الملساء. ومن خلال هذه الوظيفة، فإنها تنظم وظائف التكاثر مثل نقل الجاميتات والمخاض، وربما الإباضة، وقد يكون إنتاج البروستاغلاندينات المفرط ذا علاقة بالمخاض المبكر (قبل الأوان)، والتهاب بطانة الرحم وعسر الطمث (تقلصات الدورة الشهرية المؤلمة). وهي تسهم أيضًا في تنظيم عمل الرئة والكلية من خلال آثارها في العضلات الملساء. في الأسماك، وجد أن البروستاغلاندنيات تعمل بوصفها هرمونات ومُنظِّمات نظيرة صماء. فالبروستاغلاندنيات التي تنتج في المبيض عند الإباضة يمكن أن تنتقل إلى الدماغ لتنسيق سلوك التفريخ المرافق. تُنتِج البروستاغلاندنيات في مواقع تهتك الأنسجة، حيث تشجع بعض جوانب الالتهاب مثل الانتفاخ، والألم، والحمى. (لقد درس هذا التأثير للبروستاغلاندنيات جيدًا)، حيث وجد أن الأدوية التي تثبط بناء البروستاغلاندنيات كالإسبرين، تساعد على تخفيف هذه الأعراض.

يُعدّ الإسبرين الأكثر استعمالًا بين **الأدوية المضادة للالتهاب غير الستيرويدية Nonsteroidal anti-inflammatory drugs**، وهي طائفة من الأدوية تشمل إندوميثاسين وأيبوبروفين. تعمل هذه الأدوية على تثبيط أنزيمين ذوي علاقة، هما المؤكسج الحلقي1، 2 (سايكلوأوكسجينيز Cyclooxygenase) وتعزى التأثيرات المضادة للالتهاب إلى تثبيط المؤكسج الحلقي 2 الذي يعد ضروريًّا لإنتاج بروستاغلاندنيات من حمض أراكيدونيك.

يخفض هذا من الالتهاب والألم المصاحب له الناتج عن فعل البروستاغلاندنيات. ولسوء الحظ، فإن تنشيط المؤكسج الحلقي 1 يعطي آثارًا جانبية غير مرغوبة تشمل نزيفًا في المعدة، وإطالة زمن تخثر الدم. طُوِّرت حديثًا مزيلات ألم تدعى مثبطات المؤكسج الحلقي 2، إذ إنها تثبط بشكل انتقائي المؤكسج الحلقي 2 وليس 1. وقد تكون مثبطات المؤكسج الحلقي 2 ذات فائدة عظيمة لمن يعانون آلام المفاصل ولغيرهم ممن هم مضطرون لتناول مزيلات الألم بشكل منتظم، إلا أن الخشية تتزايد من أنها قد تؤثر في نواحٍ أخرى من وظيفة البروستاغلاندنيات في الجهاز الدوري. وقد سحبت بعض مثبِّطات المؤكسج الحلقي من الأسواق، عندما وجدت أخطار مرتفعة تتمثل في الجلطة القلبية والسكتة الدماغية. غير أن بعضها بقي قيد الاستعمال، وإن بعضها الآخر قد يعاد استخدامه بعد إقراره من قِبَل إدارة الأغذية والأدوية.

الجزيئات المُنظِّمة التي تتحرر من المحاور عند التشابك، هي نواقل عصبية، وتلك التي تحررها الغدد الصماء وتُحمل في الدم هي هرمونات. أما تلك التي تعمل ضمن الأعضاء التي تنتجها، فهي مُنظِّمات نظيرة صماء. يُعدّ أي عضو يفرز الهرمونات التي تحمل في الدم جزءًا من جهاز الغدد الصماء. الجزيئات الهرمونية التي تنتمي إلى ثلاث طوائف كيميائية تعمل لتنسيق نشاط خلايا هدف معينة في الجسم.

2-46 عمل الهرمونات المحبة للدهون مقارنة مع الهرمونات المحبة للماء

كما ذكرنا سابقًا، يمكن تقسيم الهرمونات، إلى محبة للدهون (الذائبة في الدهون) وأخرى محبة للماء (الذائبة في الماء). إن مستقبلات هاتين المجموعتين الواسعتين وتأثيراتهما تبديان فروقًا ملحوظة سنستقصيها في هذا الجزء.

تنشط الهرمونات المحبة للدهون

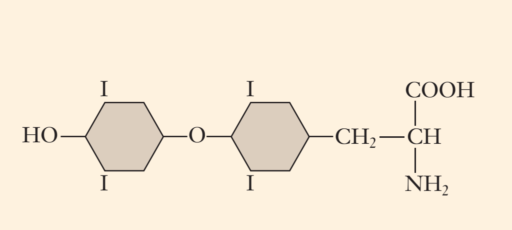
مستقبلات داخل خلوية

تضم الهرمونات المحبة للدهون كل الهرمونات الستيرويدية والهرمونات الدرقية (الشكل 46–4)، إضافة إلى جزيئات مُنظِّمة محبة للدهون أخرى، مثل الرتينويدات أو فيتامين أ. يمكن أن تدخل الهرمونات المحبة للدهون الخلايا؛ لأن الجزء الدهني من غشاء الخلية لا يشكل عائقًا لمرورها. حالما تصبح الجزيئات المُنظِّمة المحبة للدهون داخل الخلايا، فإنها جميعًا لها آلية العمل نفسها.

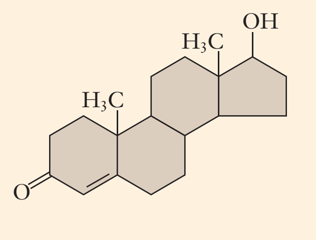
الشكل 46–4

التركيب الكيميائي للهرمونات المحبة للدهون. الهرمونات الستيرويدية مشتقة من الكوليسترول. الهرمونان الستيرويديان المبينان هنا، كورتيزول وتستوستيرون، يختلفان قليلًا في التركيب الكيميائي، ومع ذلك، فإن لهما تأثيرات مختلفة جدًا في الجسم. يتكون هرمون الدرقية، ثيروكسين بازدواج بارتباط مزدوج بين اليود والحمض الأميني تيروسين

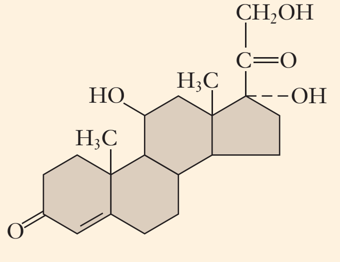
ثيروكسين



تستوستيرون



كورتيزول (هيدروكورتيزون)



نقل الهرمونات وارتباطها بالمستقبل

تدور هذه الهرمونات في الدم مرتبطة ببروتينات ناقلة (انظر الشكل 46-3)، ما يطيل مدة بقائها في الدم. وعندما تصل الهرمونات إلى خلاياها الهدف، فإنها تنفصل عن البروتينات الناقلة، وتمر خلال الغشاء الخلوي للخلية (الشكل 46-5). يرتبط الهرمون بعدئذٍ بالمستقبلات البروتينية الموجودة داخل الخلية.

ترتبط بعض الهرمونات الستيرويدية بمستقبلاتها في السيتوبلازم، ومن ثم ينتقل معقد الهرمون – المستقبل إلى داخل النواة. تنتقل هرمونات ستيرويدية أخرى، وهرمونات الدرقية مباشرة إلى النواة، قبل أن تلتقي بمستقبلاتها البروتينية هناك. وسواء وُجِدَ الهرمون مستقبله في النواة أم انتقل مع مستقبله إلى داخلها من السيتوبلازم، فإن بقية القصة هي نفسها في الحالتين.

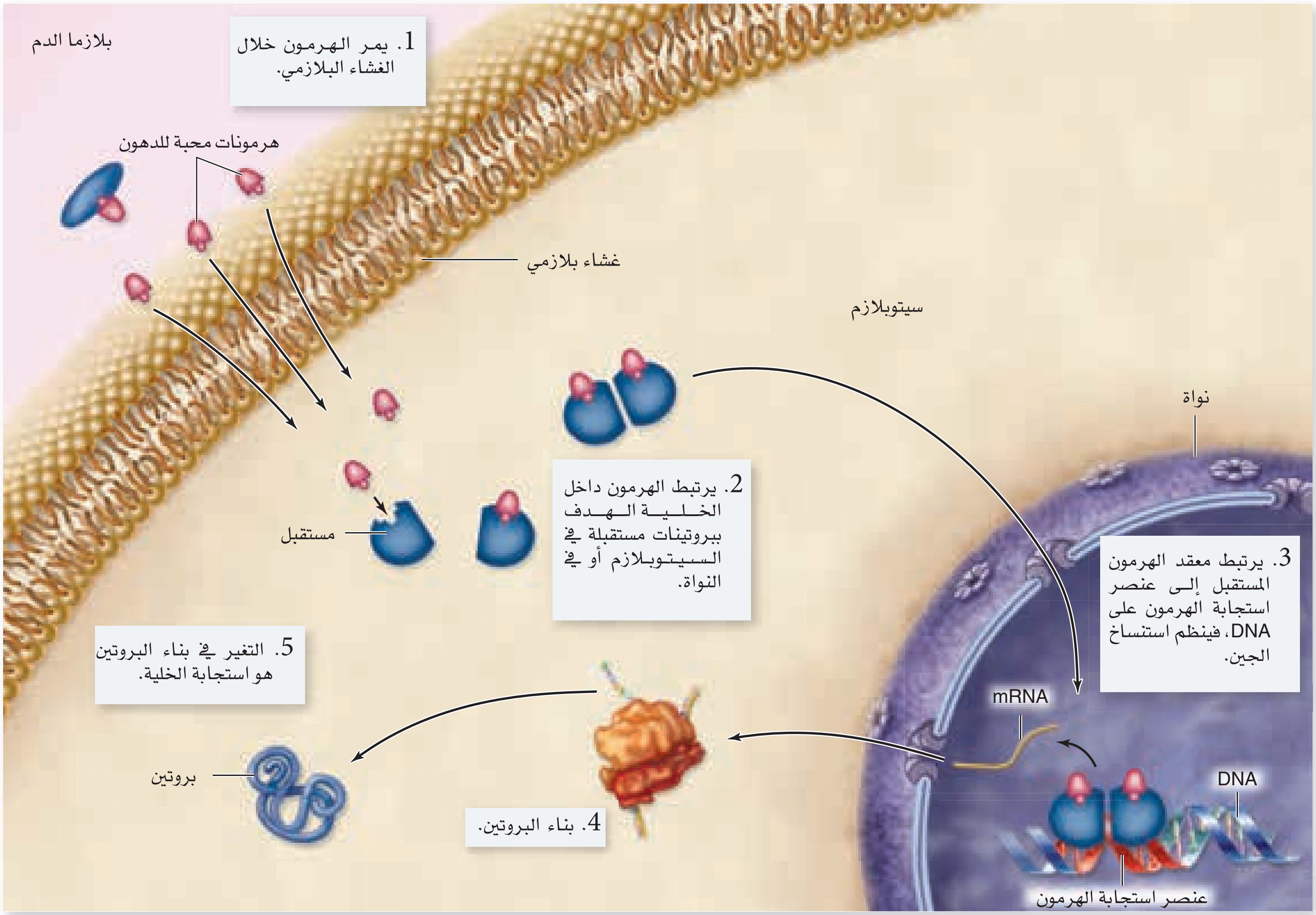
تحفيز الاستنساخ في النواة

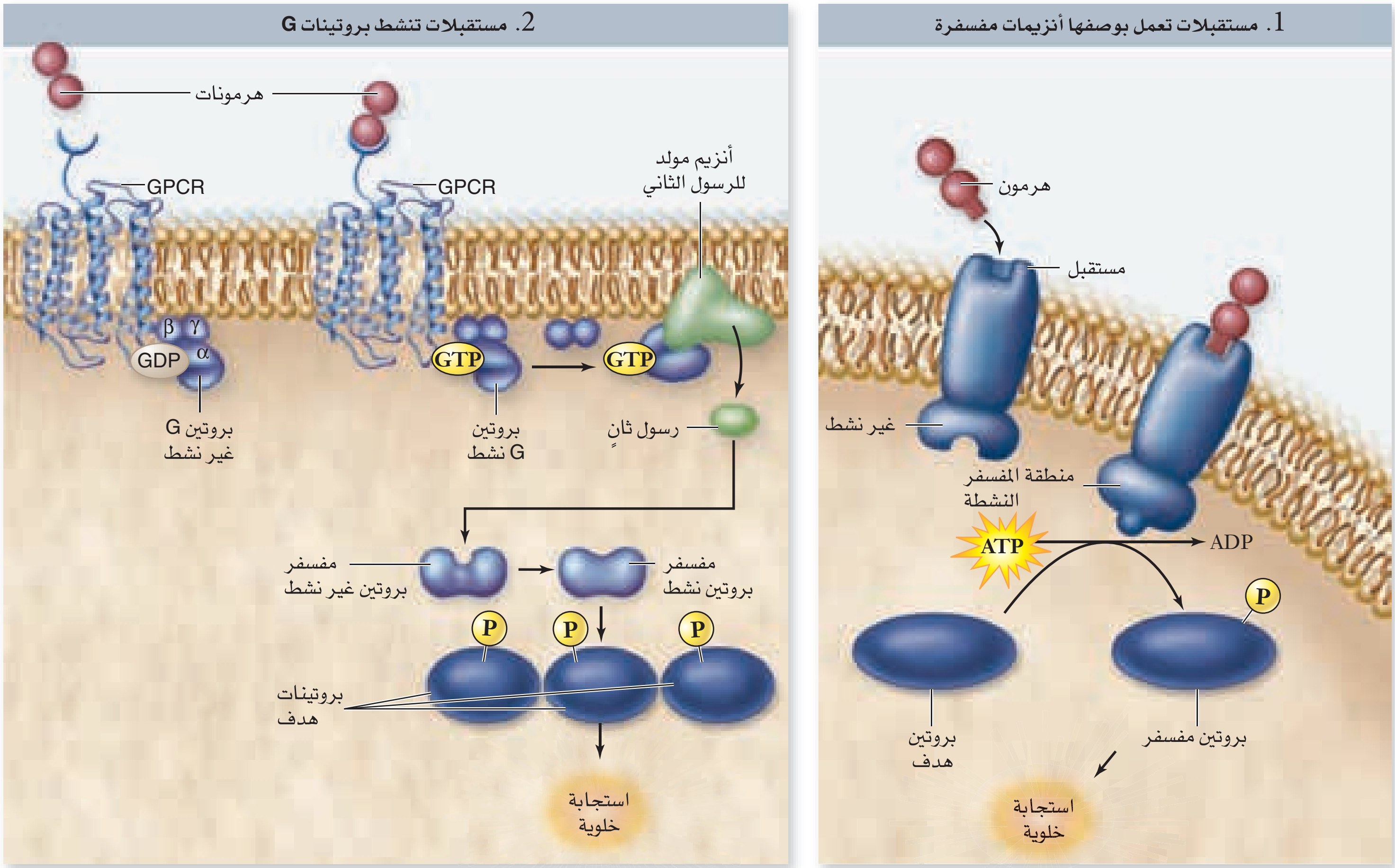
يصبح الآن مستقبل الهرمون الذي حُفز بارتباط الهرمون قادرًا على الارتباط بمنطقة محددة من DNA. إن مناطق DNA هذه، الواقعة عند مثير Promotor جينات معينة، تدعى **عناصر استجابة الهرمون Hormone response elements**. إن ارتباط معقد الهرمون – المستقبل له تأثيرات مباشرة في مستوى الاستنساخ عند ذلك الموقع؛ لأنه يحفِّز، وفي بعض الحالات يُثبط استنساخ الجينات. فالمستقبلات إذًا تعمل على أنها عوامل استنساخ محفزة بالهرمونات *Hormone-activated transcription factors* (انظر الفصلين الـ 9، 16).

تمتلك البروتينات، التي تنتج من تحفيز عوامل الاستنساخ هذه، غالبًا نشاطًا يغير من أيض الخلية الهدف بطريقة محددة؛ ويشكل هذا التغيير استجابة للتنبيه بالهرمون. فعندما يرتبط إستروجين بمستقبلات في خلايا الكبد في الدجاج مثلًا، فهو يحفز الخلية على إنتاج بروتين منتج المحّ Vitellogenin الذي ينتقل بعدئذٍ إلى المبيض لتشكيل محّ البيض. في المقابل، فإن هرمون الدرقية يرتبط بمستقبلاته في النخامية الأمامية في الإنسان، ويثبط التعبير عن الجين المنتج لمنشط الدرقية، وهي آلية تغذية راجعة سلبية (موصوفة لاحقًا).

الشكل 46-5

آلية عمل الهرمونات المحبة للدهون. تنتشر الهرمونات المحبة للدهون خلال الغشاء البلازمي للخلية، وترتبط ببروتينات مستقبلة داخل الخلية. بعدئذ يرتبط معقد الهرمون – المستقبل إلى مناطق محددة من DNA (عنصر استجابة الهرمون)، فينظم إنتاج RNA الرسول. تقع معظم مستقبلات هذه الهرمونات في النواة، فإذا كان الهرمون واحدًا ممن يرتبط بمستقبل في السيتوبلازم، عندئذ ينتقل معقد الهرمون – المستقبل بكامله إلى داخل النواة.





الشكل 46-6

أعمال الهرمونات المحبة للماء. لا تستطيع الهرمونات المحبة للماء دخول الخلايا، ولهذا فإن عليها أن تعمل من خارج الخلايا عبر تنشيط بروتينات مستقبلة عابرة للأغشية. (1) يمكن أن تعمل هذه المستقبلات بوصفها أنزيمات مفسفرة، فتنشط فسفرة بروتينات أخرى داخل الخلايا. (2) بخلاف ذلك، قد تعمل من خلال بروتينات G وسيطة، حيث ينشِّط الهرمون المرتبط بالمستقبل إنتاج رسولٍ ثانٍ. يحفز الرسول الثاني مفسفرات بروتين تفسفر، ومن ثم تنشط بروتينات أخرى. GPCR هو مستقبل مرتبط ببروتين G.

وحيث إن التحفيز، وعملية الاستنساخ تتطلبان تغيرات في التعبير عن الجينات، فإنه غالبًا ما يستدعي الأمر ساعات عدة، قبل أن تصبح الاستجابة للتنبيه بالهرمونات المحبة للدهون واضحة في الخلايا الهدف.

تنشط الهرمونات المحبة للماء مستقبلات على أغشية الخلايا الهدف

تشمل الهرمونات التي تكون كبيرة الحجم، أو مستقطبة جدًا، بحيث لا تعبر الغشاء البلازمي لخلايا الهدف الببتيدات جميعها، والبروتينات، والهرمونات البروتينية السكرية، إضافة إلى الكاتيكولأمنيات. ترتبط هذه الهرمونات بمستقبلات بروتينية واقعة على السطح الخارجي للغشاء البلازمي. يجب أن يحفز هذا الارتباط الاستجابة الهرمونية داخل الخلية، بحيث تبدأ عملية تحويل الإشارة. تتحقق الاستجابة الخلوية في أغلب الأوقات، خلال تنشيطٍ معتمد على المستقبل لأنزيمات قوية داخل الخلية، تدعى مفسفرات البروتين (بروتين كاينيز). وكما وصفنا في (الفصل الـ 9) فإن مفسفرات البروتين هي أنزيمات مُنظِّمة حرجة تحفز، أو توقف تحفيز بروتينات داخل خلوية بعملية الفسفرة. تستطيع مستقبلات الهرمونات المحبة للماء أن تحدث تأثيرًا قويًّا في عدد واسع من الوظائف داخل الخلية، عن طريق تنظيم مفسفرات البروتين.

المستقبلات المفسفِرة *Receptor kinases*

عند عمل بعض الهرمونات، كالأنسولين، يعمل المستقبل نفسه بوصفه أنزيمًا مفسفَرًا (الشكل 46-6)، ويستطيع أن يفسفر بشكل مباشر بروتينات داخل الخلية تغير النشاط الخلوي. ففي حالة الأنسولين ينتج عن هذا النشاط وضع بروتينات ناقلة للجلوكوز في الغشاء الخلوي، ما يمكّن الجلوكوز من دخول الخلايا. تعمل هرمونات ببتيدية أخرى، كهرمون النمو، بآلية مماثلة على الرغم من أن المستقبل نفسه لا يكون أنزيمًا مفسفِرًا. بدلًا من ذلك، فإن المستقبل الذي ارتبط به الهرمون يستنفِر أنزيمات مفسفرة داخل الخلية ويحفِّزها، حيث تبدأ عندئذ الاستجابة الخلوية.

أنظمة الرسول الثاني *Second-messenger systems*

يعمل كثير من الهرمونات المحبة للماء كهرمون إبينفرين، من خلال أنظمة الرسول الثاني. يمكن أن يعمل عدد من الجزيئات المختلفة في الخلية بوصفه رسلًا أخرى، كما رأينا في (الفصل الـ 9). يحفِّز التفاعل بين الهرمون ومستقبله آليات في الغشاء الخلوي، تزيد من تركيز الرسول الثاني ضمن سيتوبلازم الخلية الهدف.

لقد بين إيرل سوذرلاند في مطلع الستينيات من القرن الماضي أن **أدينوسين أحادي الفوسفات الحلقي**، **Cyclic adenosine monophos phate (cAMP)**، يعمل بوصفه رسولًا ثانيًا عندما يرتبط إبينفرين مع مستقبلاته على الغشاء

البلازمي لخلايا الكبد. لقد كان نظام أدينوسين أحادي الفوسفات الحلقي أول هذه الأنظمة الذي يتم وصفه. ومنذ ذلك الوقت، فقد تم وصف نظام رسول ثانٍ آخر تنظمه الهرمونات، وهو يولد رسولين دهنيين هما: إينوسايتول ثلاثي الفوسفات **Inositol triphosphate** (IP_3) والجلسرول ثنائي الأحماض **Diacylglyerol** (**DAG**) وقد وُصف هذان النظامان في (الفصل الـ 9).

عمل بروتينات G

إن المستقبلات التي تحفِّز الرسول الثاني لا تصنع الرسول الثاني نفسه، بل إنها مرتبطة بأنزيم مولد للرسول الثاني، عن طريق بروتين في الغشاء يدعى بروتين G (أي إنها مستقبلات مزدوجة مع بروتين G، وتدعى اختصاراً GPCR؛ انظر الفصل الـ 9). يجعل ارتباط الهرمون بمستقبلات بروتين G يتنقل جيئة وذهابًا بين المستقبل والأنزيم المولد للرسول الثاني (انظر الشكل 46-6)، وعندما يحفِّز بروتين G الأنزيم، فإن النتيجة هي زيادة في جزيئات الرسول الثاني داخل الخلية.

في حالة إبينفرين، يحفِّز بروتين G الأنزيم محلق الأدنين، الذي يحفِّز تكوين الرسول الثاني cAMP من ATP. ينتشر بعدئذٍ الرسول الثاني الذي تكوَّن على السطح الداخلي للغشاء البلازمي ضمن السيتوبلازم، حيث يرتبط بمفسفر البروتين، ويحفزه.

تختلف هوية البروتينات التي تتم فسفرتها لاحقًا بمفسفر البروتين من نوع من الخلايا إلى النوع الآخر، ولكنها تشمل أنزيمات وبروتينات غشائية ناقلة وعوامل استنساخ. يساعد هذا التنوع الهرمونات على أن تنجز أعمالًا محددة في الأنسجة المختلفة. ففي خلايا الكبد، مثلًا، ينشط مفسفر البروتين المعتمد على cAMP أنزيمات تحول جليكوجين إلى جلوكوز. وفي المقابل، فإن الخلايا العضلية القلبية تعبر عن مجموعة مختلفة من البروتينات الخلوية، بحيث إن زيادة cAMP تحفز زيادة في معدل انقباض عضلة القلب وقوتها.

التحفيز والتثبيط *Activation versus inhibiton*

تعتمد الاستجابة الخلوية للهرمونات على نوع بروتين G الذي يحفزه مستقبل الهرمون. بعض المستقبلات مرتبطة ببروتين G الذي يحفز الأنزيم المنتج للرسول الثاني، في حين ترتبط مستقبلات أخرى ببروتين G، الذي يثبط أنزيمًا منتجًا للرسول الثاني. نتيجة لذلك، فإن بعض الهرمونات تنبه أنزيمات مفسفرة للبروتين في خلاياها الهدف، في حين يثبط بعضها الآخر الخلايا الهدف. فضلًا على ذلك، فإن الهرمون الواحد يستطيع أن يكون له أعمال محددة في نوعين مختلفين من الخلايا، إذا كانت مستقبلاته في هذين النوعين من الخلايا مرتبطة ببروتينات G مختلفة.

فمستقبلات إبينفرين في الكبد، مثلًا، تُنتج cAMP عن طريق أنزيم محلِّق أدنيل الذي ذكرناه آنفًا. ويحفز cAMP الذي تولده أنزيمات مفسفرة للبروتين تشجع إنتاج جلوكوز من جليكوجين. بالمقارنة، في العضلات الملساء ترتبط مستقبلات إبينفرين عن طريق بروتين G منبِّه مختلف إلى أنزيم مولد لإينوساتيول ثلاثي الفوسفات، هو محلل الدهون المفسفرة C. ونتيجة لذلك، فإن تنبيه إبينفرين للعضلات الملساء ينجم عنه تحرر كالسيوم داخل الخلايا، الذي ينظمه إينوساتيول ثلاثي الفوسفات، ما يسبب انقباض العضلات الملساء.

مدة دوام تأثيرات الهرمونات المحبة للماء

يكون ارتباط الهرمونات المحبة للماء بمستقبلاتها منعكسًا، وعادة ما يكون قصير الأمد؛ فالهرمونات سرعان ما تنفصل عن مستقبلاتها، أو يتم إيقاف عملها بسرعة، بفعل خلايا الهدف بعد إنجاز الارتباط. إضافة إلى ذلك، فإن الخلايا الهدف تحتوي أنزيمات محددة توقف عمل الرسول الثاني ومفسفِرات البروتين بسرعة. نتيجة لذلك، فإن الهرمونات المحبة للماء قادرة على تحفيز استجابات آنية في الخلايا، ولها غالبًا مدة عمل قصيرة (من دقائق إلى ساعات).

وقد وجد الباحثون حديثًا أن بعض الهرمونات المحبة للدهون مثل بروجستيرون، وهو ستيرويد، هي أيضًا قادرة على تنشيط مستقبلات غشائية وأنظمة الرسول الثاني، ما يوضح أهمية هذا المسلك لنقل الإشارة في جهاز الغدد الصماء.

تعْبر الهرمونات المحبة للدهون خلال الأغشية البلازمية لخلاياها الهدف، وترتبط بمستقبلات بروتينية داخل الخلايا. يرتبط معقد الهرمون-المستقبل إلى مناطق معينة من DNA، ما يُنظِّم التعبير عن الجينات في الخلايا الهدف. أما الهرمونات المحبة للماء، فإنها لا تستطيع عبور الأغشية البلازمية، ولهذا فإنها ترتبط بمستقبلات غشائية تحفز أنزيمات مفسفرة للبروتين، إما مباشرة أو عن طريق أنظمة الرسول الثاني.

3-46 النخامية وتحت المهاد: مراكز السيطرة في الجسم

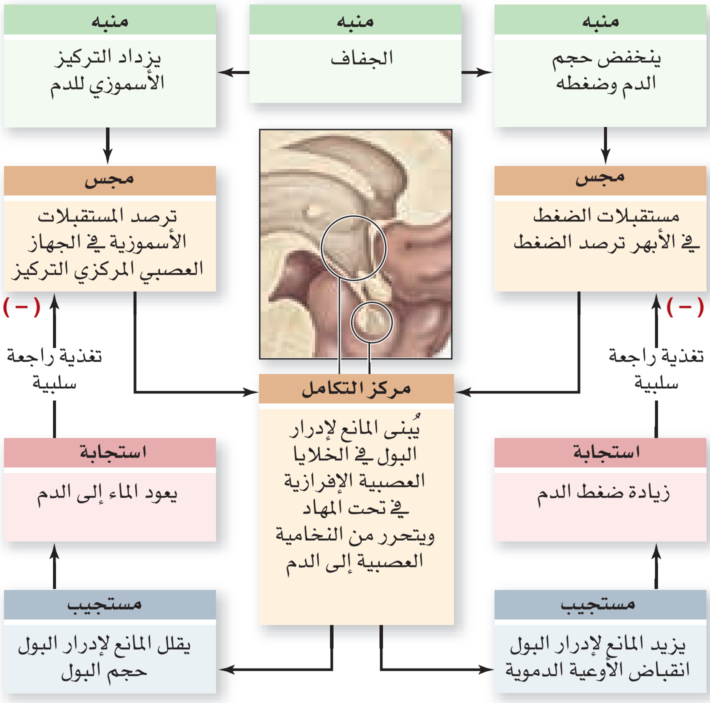
تتعلق **الغدة النخامية Pituitary gland**، التي تدعى أيضًا النمو السفلي **Hypophysis**، عن طريق ساق من تحت المهاد عند قاعدة الدماغ وخلف التصالب البصري. أما **تحت المهاد Hypothalamus** فهو جزء من الجهاز العصبي المركزي، وله دور في تنظيم عمليات الجسم. لقد وُصف كلا التركيبين في (الفصل الـ 44)، وسنناقش هنا بالتفصيل كيف يعملان معًا، لكي يحدثا الاتزان الداخلي والتغير في عمليات الجسم.

النخاميةُ غدةٌ صماء مركبة

يبين النظر بالمجهر الضوئي أن الغدة مكونة من جزأين، يبدو أحدهما غديًّا، ويدعى **النخامية الأمامية Anterior pituitary** أو **النخامية الغدية Adenohypophysis**. أما الجزء الآخر فيبدو ليفيًّا، ويدعى **النخامية الخلفية Posterior pituitarty** أو **النخامية العصبية Neurohypophysis**. هذان الجزءان من الغدة النخامية لهما أصلان جنينيان مختلفان، ويفرزان هرمونات مختلفة، ويسيطر عليهما بأنظمة سيطرة مختلفة. إن هاتين المنطقتين محافظتان في الحيوانات الفقرية جميعها، ما يشير إلى وظيفة قديمة ومهمة لكل منهما.

تخزن النخامية الخلفية وتفرز هرمونين عصبيين

تبدو النخامية الخلفية ليفية؛ لأنها تحتوي محاور، تنشأ من أجسام الخلايا العصبية في تحت المهاد، وتمتد على طول ساق النخامية على هيئة مسلك من الألياف. إن هذه العلاقة التشريحية تعكس الطريقة التي تكونت بها النخامية



الشكل 46–7

تأثيرات الهرمون المانع لإدرار البول. يزيد الجفاف من التركيز الأسموزي للدم، وينخفض ضغط الدم، ما ينبه النخامية العصبية لإفراز المانع لإدرار البول. يزيد المانع لإدرار البول من إعادة امتصاص الماء عن طريق الكلية، ويسبب انقباض الأوعية الدموية، ما يزيد ضغط الدم. يكمل انخفاض التركيز الأسموزي للدم وزيادة ضغطه حلقة التغذية الراجعة السلبية، ما يحافظ على الاتزان الداخلي.

الخلفية في أثناء التطور الجنيني، فعندما تُشكل أرضية البطن الثالث للدماغ تحت المهاد، ينمو جزء من هذا النسيج العصبي نحو الأسفل لينتج النخامية الخلفية. لهذا، فإن تحت المهاد والنخامية الخلفية تبقيان مرتبطتين عن طريق مسلك من المحاور العصبية.

الهرمون المانع لإدرار البول *Antidiuretic hormone*

أصبح دور النخامية الخلفية بوصفها غدة صماء واضحًا عام 1912، عندما كتب تقرير عن حالة طبية مميزة: أصيب رجل بطلقة في رأسه، وأصبحت لديه الحاجة للتبول كل 30 دقيقة أو ما يقاربها، وعلى مدة 24 ساعة في اليوم. لقد استقرت الرصاصة في النخامية الخلفية. وقد أثبت البحث اللاحق أن إزالة هذا الجزء من النخامية يُنتج الأعراض نفسها.

وفي مطلع الخمسينيات من القرن الماضي عزل الباحثون ببتيدًا من النخامية الأمامية، هو الهرمون المانع لإدرار البول. ينبه المانع لإدرار البول إعادة امتصاص الماء في الكلية (الشكل 46–7)، وبهذه الطريقة يمنع إدرار البول. وعندما يُفقد المانع لإدرار البول، كما كان الحال في ضحية العيار الناري، فإن الكلى لا تعيد امتصاص كمية الماء نفسها، وهكذا تنتج كميات زائدة من البول. لهذا، فإن تناول الكحول، الذي يثبط إفراز المانع لإدرار البول، يقود إلى تبول متكرر.

أوكسيتوسين *Oxytocin*

تفرز النخامية الخلفية أيضًا أوكسيتوسين، وهو هرمون عصبي ببتيدي آخر مؤلف مثل المانع لإدرار البول من 9 أحماض أمينية في الثدييات. يحفز أوكسيتوسين الفعل الانعكاسي لإدرار الحليب. ففي أثناء الرضاعة، ترسِل مستقبلات حسية في حلمة الثدي سيالات إلى تحت المهاد ما يحفز تحرر أوكسيتوسين. وإن أوكسيتوسين مطلوب لتحفيز انقباضات الرحم في المرأة عند الولادة.

يستمر إفراز أوكسيتوسين بعد الولادة في المرأة التي ترضع طفلها؛ ونتيجة لذلك فإن الرحم في أم مرضع يتقلص، ويعود إلى حجمه الطبيعي بعد الحمل بسرعة أكبر من الرحم لأم غير مرضع.

هناك هرمون عصبي من النخامية الخلفية ذو علاقة هو آرجنين فاسوتوسين *Arginine vasotocin*، وله آثار مماثلة في الأنواع الحيوانية غير الثديية. يحفز آرجنين فاسوتوسين، في الدجاج والسلاحف البحرية، انقباض قناة البيض عند وضع البيض.

لقد اكتشف حديثًا جدًا أن أوكسيتوسين مُنظِّم مهم لسلوك التكاثر، ففي الرجال والنساء يعتقد أن له علاقة بتشجيع رابطة الازدواج بين الجنسين (ما قاد إلى تسميته هرمون العناق)، إضافة إلى تنظيمه الاستجابات الجنسية، بما في ذلك التهيج والنشوة. وبالنسبة إلى هذه الآثار، فإن من المحتمل أنه يعمل بطريقة نظيرة صماء داخل الجهاز العصبي المركزي، أي كما تعمل النواقل العصبية.

إنتاج تحت المهاد للهرمونات العصبية

إن المانع لإدرار البول وأكسيتوسين ينتجان بالفعل من قبل أجسام العصبونات الواقعة في تحت المهاد. يُنقل هذان الهرمونان العصبيان عن طريق مسلك المحاور الذي يمتد من تحت المهاد إلى النخامية الخلفية، حيث يخزنان هناك. وبالاستجابة للتنبيه المناسب – زيادة التركيز الأسموزي لبلازما الدم في حالة المانع لإدرار البول، ومص الرضيع للثدي في حالة أوكسيتوسين – فإن الهرمونات العصبية تفرز من الغدة النخامية الخلفية إلى الدم.

وحيث إن هذا الفعل الانعكاسي يتضمن كلًا من الجهاز العصبي، وجهاز الغدد الصماء، فإنه يقال: إن المانع لإدرار البول وأكسيتوسين يفرزان عن طريق **فعل انعكاسي عصبي غدي أصم Neuroendocrine reflex**.

تُنتج النخامية الأمامية سبعة هرمونات

لا تنشأ النخامية الأمامية، بخلاف النخامية الخلفية، من نمو من الدماغ، بل تتطور من كيس من نسيج طلائي ينفصل من سقف فم الجنين. وعلى الرغم من قربها من الدماغ، فإنها ليست جزءًا من الجهاز العصبي.

وحيث إنها تكونت من نسيج طلائي، فإن النخامية الأمامية غدة صماء مستقلة. وهي تنتج سبعة هرمونات ضرورية على الأقل، كثير منها ينظم نمو الأعضاء الهدف، إضافة إلى إنتاج وإفراز هرمونات أخرى من غدد صماء إضافية. لهذا، فإن الهرمونات السبعة للنخامية الأمامية تدعى مجتمعة الهرمونات المنشطة أو المنشطات. وعندما يكون العضوُ الهدف للهرمونات المنشطة غدةً صماء أخرى، فإن الغدة الأخرى ينبهها هرمون منشط لتفرز هرموناتها. يمكن تصنيف الهرمونات التي تنتجها وتفرزها أنوع الخلايا المختلفة في النخامية الأمامية في ثلاث عوائل متشابهة تركيبيًا: الهرمونات الببتيدية، والهرمونات البروتينية، والهرمونات البروتينية السكرية.

الهرمونات الببتيدية *Peptide hormones*

تُشتق الهرمونات الببتيدية للنخامية الأمامية من بروتين سابق وحيد، ولهذا فإنها تتقاسم بعض تعاقب مشترك من الأحماض الأمينية، وكلها أقل من 40 حمضًا أمينيًّا في الحجم.

الهرمون المنشط لقشرة الكظرية أو منشط القشرة Adrenocorticosteroid hormone يحفز قشرة الكظرية لإنتاج هرمونات ستيرويدية قشرية تشمل كورتيزول (في الإنسان) وكورتيكوستيرون (في فقريات أخرى عدة). وهذه الهرمونات تنظم اتزان الجلوكوز، وهي مهمة في الاستجابة للكرب.

الهرمون المنبه للخلايا الصبغية Melanocyte stimulating hormone ينبه بناء وتوزيع صبغة ميلانين التي تجعل البشرة دكناء في بعض الأسماك والبرمائيات والزواحف، ويستطيع السيطرة على صبغة الشعر في الثدييات.

الهرمونات البروتينية *Protein hormones*

تُشكل كل من الهرمونات البروتينية سلسلة واحدة من نحو 200 حمض أميني، وهي تتشاطر تشابهًا مهمًّا في التركيب.

هرمون النمو Growth hormone (أو المنشط الجسمي *Somatotropin*) ينبه نمو العضلات والعظام (بصورة غير مباشرة) وأنسجة أخرى، وهو ضروري للتنظيم الصحيح للأيض.

برولاكتين Prolactin أفضل هرمون معروف لتنبيه الغدد الثديية لإنتاج الحليب في الثدييات. له آثار متباينة على أعضاء هدف أخرى عدة، تشمل تنظيم نقل الماء والأيونات عبر الطلائية، وتنبيه أعضاء مختلفة لتغذية الصغار، وتحفيز السلوك الأبوي.

الهرمونات البروتينية السكرية *Glycoprotein hormones*

تُعدّ هذه أضخم الجزيئات الهرمونية المعروفة وأكثرها تعقيدًا، وهي عادة ثنائية القطع، إذ تضم تحت وحدة (α) وتحت وحدة (β) وكل منهما نحو 100 حمض أميني حجمًا، ويرتبط بهما مخلفات سكرية برابطة تشاركية. تشترك الهرمونات الثلاث في تحت وحدة ألفا (α) واحدة، في حين تختلف تحت وحدة (β)، ما يمنح كل هرمون نوعية لهدف مختلف.

الهرمون المنبه للدرقية Thyroid – stimulating hormone (أو منشط الدرقية): ينبه الغدة الدرقية لإنتاج هرمون ثيروكسين، الذي ينظم بدوره التطور الجنيني والأيض.

الهرمون المكون للجسم الأصفر:Luteinizing hormone ينبه إنتاج إستروجين وبروجستيرون من المبايض، وهو ضروري للإباضة في الدورة التكاثرية للإناث (انظر الفصل الـ 52). في الذكور، ينبه المكون للجسم الأصفر الخصي لإنتاج تستوستيرون الضروري لإنتاج المني، والصفات الجنسية الثانوية الذكرية.

الهرمون المنبه للحويصلات Follicle – stimulating hormone مطلوب لتطور الحويصلات المبيضية في الإناث. ومطلوب في الذكور لتطور الحيوانات المنوية. يشار لمنبه الحويصلات ولمكون الجسم الأصفر معًا بأنهما منشطان للغدد الجنسية *Gonadotropins*؛ لإنهما يحفزان الغدد الجنسية لأداء وظائفها.

تنظم الهرمونات العصبية لتحت المهاد الغدة النخامية الأمامية

النخامية الأمامية ليست مشتقة من الدماغ، ولا تستقبل محاور من تحت المهاد خلافًا للنخامية الخلفية. ومع ذلك، فإن تحت المهاد يسيطر على إنتاج هرموناتها وعلى إفرازها. تحدث هذه السيطرة ذاتها هرمونيًّا، وليس عن طريق محاور عصبية.

تفرز العصبونات في تحت المهاد نوعين من الهرمونات العصبية: **الهرمونات المفرزة Releasing hormones والهرمونات المثبطة للإفراز Inhibiting hormones**، ينتشران في الشعيرات الدموية عند قاعدة تحت المهاد (الشكل 46-8). تصب هذه الشعيرات الدموية في أوردة صغيرة، تمتد ضمن ساق النخامية، وتتفرع ثانية إلى سرير شعيري في النخامية الأمامية. ويعرف هذا النظام غير العادي من الأوعية الدموية باسم **النظام تحت المهادي – النخامي البابي Hypothalamo-hypophyseal portal system**. إنه يدعى النظام البابي؛ لأن لديه سريرًا شعيريًّا ثانيًّا يقع تحت الأول؛ والمواقع الوحيدة الأخرى في الجسم التي لها نظام كهذا هي الكبد، حيث تتسلّم الشعيرات الدموية الدم القادم من القناة الهضمية، والكلى، حيث توجد الشعيرات الدموية في الكبَّة وحول الأنيبيبة موصولة على التوالي (انظر الفصل الـ 50). وحيث إن السرير الشعيري الثاني يتسلّم القليل من الأكسجين من أوعية كهذه، فإن الأوعية غالبًا ما تنقل شيئًا آخر ذا أهمية.

المُفرزات *Releasers*

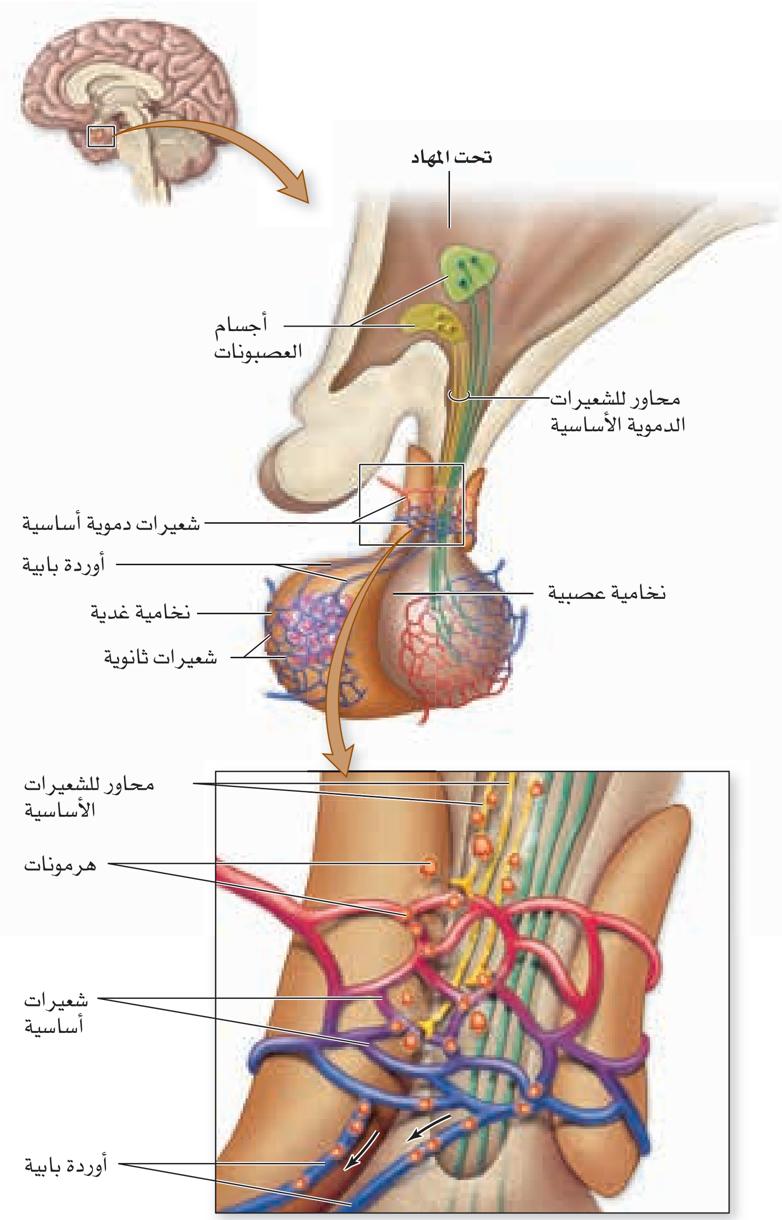
يُنظِّم كل هرمون عصبي يفرزه تحت المهاد نحو النظام البابي إفراز هرمون محدد من النخامية الأمامية. الهرمونات المُفرزة هي ببتيدات عصبية هرمونية تحفِّز إفراز هرمونات أخرى، وتحديدًا، يحفِّز الهرمون المفرز لمنشط الدرقية إفراز الهرمون المنبه للدرقية TRH ويحفز الهرمون المفرز لمنشط قشرة الكظرية CRH إفراز الهرمون المنبه لقشرة الكظرية، ويحفز الهرمون المفرز لمنشطات الغدد التناسلية GnRH إفراز كل من الهرمون المنبه للحويصلات، والهرمون المكون للجسم الأصفر. وقد اكتشف هرمون مفرز لهرمون النمو، وسمي الهرمون المفرز لهرمون النمو GHRH، وكذلك افترض وجود هرمون مفرز لهرمون البرولاكتين، ولكن لم يتم تحديد هويته بعد.

المثبطات *Inhibitors*

تفرز تحت المهاد أيضًا هرمونات عصبية، تثبط إفراز هرمونات محددة من النخامية الأمامية. وقد اكتشفت حتى الآن ثلاثة من هذه الهرمونات/ المثبت الجسمي *Somatostatin* (سوماتوستاتين) أو الهرمون المثبط لهرمون النمو GHIH، وهو مثبط إفراز هرمون النمو، والعامل المثبط لبرولاكتين PIF وهو يثبط إفراز برولاكتين، وقد تم تعريفه بأنه الناقل العصبي دوبامين، والهرمون المثبط للهرمون المنبه للخلايا الصبغية MIH، وهو يثبط إفراز الهرمون المنبه للخلايا الصبغية.

تنظِّم التغذية الراجعة من الغدد الصماء المحيطة هرمونات النخامية الأمامية

نظرًا لأن هرمونات تحت المهاد تسيطر على إفرازات النخامية الأمامية، ونظرًا لأن هرمونات النخامية الأمامية تسيطر بدورها على إفرازات غدد صماء أخرى،



الشكل 46-8

السيطرة الهرمونية على النخامية عن طريق تحت المهاد. تفرز عصبونات في تحت المهاد هرمونات تحملها الأوعية الدموعية البابية مباشرة إلى النخامية الغدية، حيث إنها تنبه إفراز الهرمونات من النخامية الأمامية أو تثبطها.

فقد يبدو أن تحت المهاد هو المسؤول عن الإفرازات الهرمونية لكامل الجسم. إن هذا لا يعطي الصورة الكاملة للتنظيم الهرموني في الجسم لسببين:

الأول، أن عددًا من الغدد الصماء كنخاع الكظرية والبنكرياس، لا تُنظَّم بشكل مباشر بنظام السيطرة بتحت المهاد هذا. والثاني، أن تحت المهاد والنخامية الأمامية أنفسهما تحت سيطرة جزئية للهرمونات التي تحفزان إفرازها. وفي معظم الحالات، فإن هذه السيطرة الأخيرة هي تثبيطية (الشكل 46-9). إن هذا النوع من أنظمة السيطرة يدعى التغذية الراجعة السلبية، وهي تعمل للحفاظ على مستويات ثابتة نسبيًّا من هرمونات الخلايا الهدف.

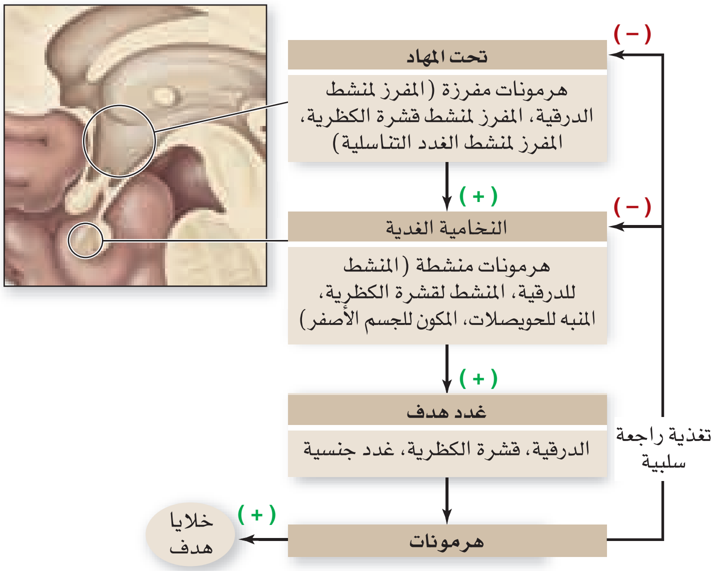
مثال على التغذية الراجعة السلبية: سيطرة الغدة الدرقية

لتوضيح مدى أهمية آلية التغذية الراجعة الخلفية، دعنا ننظر إلى السيطرة الهرمونية على الغدة الدرقية. يفرز تحت المهاد الهرمون المفرز لمنشط الدرقية في نظام تحت المهاد- النخامية البابي، الذي ينبه النخامية الأمامية لإفراز الهرمون المنبه للدرقية. يجعل الهرمون المنبه للدرقية الغدة الدرقية تفرز هرمون **ثيروكسين Thyroxine**. يؤثر ثيروكسين وهرمونات درقية أخرى في معدل الأيض، كما سنصف في الجزء الآتي.

يُعدّ تحت المهاد والنخامية الأمامية من بين الأعضاء الهدف الكثيرة لهرمون ثيروكسين، فهو يعمل على هذه الأعضاء لتثبيط إفراز الهرمون المفرز لمنشط الدرقية، والهرمون المنبه للدرقية منهما على التوالي. إن هذه التغذية الراجعة السلبية ضرورية للاتزان الداخلي؛ لأنها تحفظ مستوى ثيروكسين ثابتًا تقريبًا.

يحتوي هرمون ثيروكسين على عنصر اليود. ودون اليود، فإن الغدة الدرقية ليست قادرة على إنتاج ثيروكسين. فالأشخاص الذي يعيشون في مناطق فقيرة باليود (كالمروج الوسطى البعيدة عن السواحل) يفتقرون إلى كمية كافية من اليود لصناعة ثيروكسين. ولهذا، فإن تحت المهاد والنخامية الأمامية تستقبلان مقدارًا أقل من المعتاد من التغذية الراجعة السلبية. ينتج عن هذا التثبيط المتدني ارتفاع إفراز كل من الهرمون المفرز لمنشط الدرقية والهرمون المنبه للدرقية.

تنبه تراكيز مرتفعة من الهرمون المنبه للدرقية الغدة الدرقية، حيث تتضخم خلاياها في محاولة يائسة لصناعة المزيد من ثيروكسين، ولكنها لا تستطيع ذلك دون اليود. وتكون النتيجة تضخم الغدة الدرقية. وهي حالة تدعى الجويتر (الشكل



الشكل 46-9

التثبيط بالتغذية الراجعة السلبية. تُشكل الهرمونات المفرزة من بعض الغدد الصماء تغذية راجعة، تثبط إفراز هرمونات تحت المهاد المفرزة، والهرمونات المنشطة للنخامية الغدية.

الشكل 46–10

امرأة لديها جويتر. هذه الحالة سببها نقص اليود في الغذاء. نتيجة لذلك يقل إفراز ثيروكسين، ولهذا فسيكون هناك القليل من التثبيط بالتغذية الراجعة السلبية، للهرمون المنبه للدرقية. يُنبه إفراز الهرمون المنبه للدرقية بدوره الغدة الدرقية لتتضخم في محاولة منه لجعلها تنتج ثيروكسينًا إضافيًّا.

10-46). يمكن إنقاص حجم الجويتر بإضافة اليود إلى الغذاء، وفي معظم الأقطار يتم الحدّ من الجويتر من خلال إضافة اليود إلى ملح الطعام.

مثال على التغذية الراجعة الإيجابية: الإباضة

إن التغذية الراجعة الإيجابية في السيطرة على تحت المهاد والنخامية الأمامية عن طريق الغدد الهدف، غير شائعة؛ لأن التغذية الإيجابية تشكل ابتعادًا عن الاتزان الداخلي، فالتغذية الراجعة الإيجابية تُفاقم التغير، وتدفعه في اتجاه التغير نفسه. أحد الأمثلة هو السيطرة على **الإباضة Ovulation**، وهي التحرر الانفجاري للبيضة الناضجة (خلية البيضة) من المبيض.

بينما تقوم خلية البيضة بالنمو، تنتج خلايا الحويصلة المحيطة بها مستويات متزايدة من هرمون إستروجين الستيرويدي، ما يعطي ارتفاعًا مستمرًّا في تركيز إستروجين في الدم. عندما يصل مستوى إستروجين إلى قمة تركيزه، فإنه يعطي إشارة لتحت المهاد، مفادها أن خلية البيضة جاهزة للإباضة. لذا، فإن إستروجين يعطي تغذية راجعة إيجابية لتحت المهاد والنخامية، ما يعطي فيضًا من الهرمون المكون للجسم الأصفر المتحرر من النخامية الأمامية. يجعل هذا التدفق الكبير للهرمون المكون للجسم الأصفر خلايا الحوصلة تتمزق، وتحرر خلية البيضة نحو قناة البيض، حيث يمكن نظريًّا لها أن تُخصب. تتوقف عندئذٍ دورة التغذية الراجعة الإيجابية؛ لأن النسيج الذي يُنتج إستروجين، وهو حويصلات المبيض، تم تدميره بفعل فيض الهرمون المكون للجسم الأصفر، وسنناقش هذه العملية بتفصيل أكبر في الفصل الـ 52.

تعمل هرمونات النخامية الأمامية بصورة مباشرة أو غير مباشرة

في مطلع القرن العشرين، تطورت التقنيات التجريبية للإزالة الجراحية للغدة النخامية (عملية تدعى قَطْع النخامية *Hypophysectomy*). ففي الحيوانات التي قُطعت النخامية منها، يظهر عدد من أشكال القصور، بما في ذلك انخفاض النمو والتطور، وتدني الأيض وفشل التكاثر. وقد أعطت هذه التأثيرات القوية والمتباينة النخامية شهرة بأنها "الغدة السيدة". وبالفعل، يعود كثير من الآثار إلى كونها آثارًا مباشرة، تنتج من تنشيط هرمونات النخامية الأمامية لمستقبلات في أهداف غير غدية كالكبد، والعضلات، والعظام. لهذه الهرمونات تأثيرات غير مباشرة أيضًا، من خلال قدرتها على تنشيط غدد صماء أخرى كالدرقية والكظريتين والغدد التناسلية. ومن بين الهرمونات السبعة للنخامية الأمامية، يعمل هرمون النمو وبرولاكتين والمنبه للخلايا الصبغية بشكل رئيس من خلال آثار مباشرة، أما منشط قشرة الكظرية، ومنبه الدرقية، ومكون الجسم الأصفر، ومنبه الحويصلات، فلها غدد صماء، تعمل بوصفها هدفًا مستقلًّا لها.

آثار هرمون النمو

تتجلى أهمية النخامية الأمامية في حالة تدعى **العملقة Gigantism** تتصف بالنمو الزائد لكامل الجسم أو لأي من أجزائه. أطول إنسان جرى تسجيل حالته، وهو روبرت وادلو، كان يتصف بالعملقة (الشكل 46-11). ولد عام 1928، وبلغ طوله نحو 268 سنتمترًا ووزنه 220 كيلو جرامًا تقريبًا، وكان لا يزال ينمو قبل وفاته بسبب عدوى عند عمر 22 عامًا.

الشكل 46–11

عملاق آلتون. أخذت هذه الصورة لروبرت وادلو من آلتون، بالولايات المتحدة في عيد ميلاده الحادي والعشرين، وتبينه الصورة مع والديه وإخوته الأربعة. ولد بحجم طبيعي، ولكنه طور ورمًا في الغدة النخامية المفرزة لهرمون النمو عندما كان طفلًا، ولم يتوقف عن النمو خلال سني عمره الاثنتين والعشرين، حيث بلغ طوله نحو 268 سنتمترًا.

تعرف الآن أن العملقة تنتج بسبب فرط إفراز هرمون النمو في طفل ينمو. في المقابل، فإن نقص إفراز هرمون النمو في أثناء الطفولة ينتج عن **قزمية النخامية Pituitary dwarfism**، أو الفشل في تحقيق قامة طبيعية.

يحفز هرمون النمو بناء البروتين ونمو العضلات والأنسجة الضامة، ويشجع بصورة غير مباشرة استطالة العظام بتحفيزه لانقسام الخلايا في صفائح نمو الكراديس الغضروفية للعظام (الفصل الـ 47). لقد وجد الباحثون أن التنبيه لا يحدث بغياب بلازما الدم، ما يشير إلى أن هرمون النمو يجب أن يعمل بتناسق مع جزيء هرموني آخر، ليحدث آثاره في العظام. ونحن نعرف الآن أن هرمون النمو يحفِّز إنتاج عوامل نمو شبيهة بأنسولين، التي ينتجها الكبد والعظام استجابة للتنبيه عن طريق هرمون النمو. إن **عوامل النمو الشبيهة بأنسولين Insulin – like growth factors**، هي التي تحفز انقسام الخلايا في صفائح النمو الكردوسية، وهكذا تتم استطالة العظم.

وعلى الرغم من أن هرمون النمو يبدي آثاره الدرامية الأوضح في نمو الصغار، لكنه يعمل أيضًا في البالغين لتنظيم أيض البروتينات والدهون والكربوهيدرات. وقد تم تشخيص هرمون ببتيدي هو **غريلين Ghrelin** حديثًا الذي تفرزه المعدة بين الوجبات، ويعمل منبهًا قويًّا لإفراز هرمون النمو، ما يؤسس لعلاقة مهمة بين تناول الغذاء وإنتاج هرمون النمو.

ونظرًا لأن صفائح النمو الهيكلية في الإنسان تتحول من الغضروف إلى العظم عند البلوغ، فإن هرمون النمو لا يعود قادرًا على إحداث زيادة في طول البالغين. إن الإفراز المفرط لهرمون النمو في البالغين يُنتج نوعًا من العملقة يُدعى **تضخم النهايات Acromegaly** يتصف بتشوه الأنسجة الطرية والعظام، مثل بروز الفك، واستطالة الأصابع، وتثخن الجلد، وتراكيب الوجه. وقد أدت معرفتنا لتنظيم إفراز هرمون النمو إلى تطوير أدوية، يمكن أن تسيطر على إفرازه، مثلًا من خلال تحفيز المثبت الجسمي (سوماتوستاتين) أو من خلال محاكاة غريلين. لذا، فإن العملقة هي أقل شيوعًا بكثير هذه الأيام.

تنمو الحيوانات التي جرت هندستها وراثيًّا لكي تعبر عن نسخ إضافية من جين هرمون النمو إلى أحجام أضخم من الحجم الطبيعي (انظر الشكل 17–15)، ما يجعل التطبيقات الزراعية للتلاعب بهرمون النمو منطقة خصبة للاستقصاء. ومن بين آثاره الكثيرة، وجد أن هرمون النمو يزيد من إنتاج الحليب في الأبقار، ويشجع زيادة الوزن في الأبقار، وزيادة الطول في الأسماك، ولهذا فإن الآثار المحفزة للنمو لهرمون النمو يبدو أنه تم الحفاظ عليها في الفقريات.

هرمونات أخرى في النخامية الأمامية

يعمل هرمون البرولاكتين مثل هرمون النموّ على أعضاء ليست غددًا صماء. لكن أعماله، بالمقارنة مع هرمون النمو، تبدو شديدة التباين. فإضافة إلى تحفيز إنتاج الحليب في الثدييات، جرت الإشارة ضمنيًّا إلى برولاكتين، بأنه ينظم أنسجة مهمة في الطيور في التغذية، وحضانة الصغار مثل الحوصلة (التي تُنتج "حليب الحوصلة" وهو سائل مغذٍّ تتغذى عليه الصغار بعد أن تقذفه الأم نحو الفم) وبقعة الحضانة (منطقة وعائية في بطن الطيور تستخدم لتدفئة البيض في أثناء حضانته).

في البرمائيات، يشجع برولاكتين تحول السلمندرات من أشكال تعيش على اليابسة إلى بالغة تتكاثر في الماء.

ترتبط بهذه الأفعال التكاثرية قدرة برولاكتين على تحفيز السلوك المرتبط بذلك، مثل العناية الأبوية في الثدييات، وحضانة البيض في الطيور، والدافع للعودة للماء في البرمائيات.

لبرولاكتين أيضًا آثار مختلفة على توازن المواد الإلكترولايتية من خلال أعمال في كلية الثدييات، وخياشيم الأسماك، والغدد الملحية للطيور البحرية (سنصفها في الفصل الـ 50). يشير هذا التباين إلى أنه على الرغم من أن برولاكتين قد يكون له وظيفة قديمة في تنظيم حركة الماء، والأملاح عبر الأغشية، إلا أن أعماله قد تشعبت بظهور أنواع فقرية جديدة. ويدرس حقل الغدد **الصماء المقارن Comparative endocrinology** مسائل تتعلق بالهرمونات في الأنواع المختلفة بهدف فهم آليات تطور الهرمونات.

وبخلاف هرموني النمو وبرولاكتين، فإن هرمونات النخامية الغدية الأخرى، تعمل على عدد قليل نسبيًّا من الأهداف. فالهرمون المنبه للدرقية يحفز فقط الغدة الدرقية، ويحفز الهرمون المنشط لقشرة الكظرية قشرة الكظرية فقط (الجزء الخارجي من الغدتين الكظريتين)، وتعمل الهرمونات المنشطة للغدد التناسلية، أي المكونة للجسم الأصفر ومنبه الحويصلات، على الغدد التناسلية فقط (الخصي والمبايض). وعلى الرغم من أن المكون للجسم الأصفر ومنبه الحويصلات يعملان على الغدد التناسلية، إلا أن كلًّا منهما يستهدف خلايا مختلفة في الغدد التناسلية للإناث والذكور (انظر الفصل الـ 52). فهذه الهرمونات جميعها تتشاطر خاصية مشتركة هي تحفيز غدة صماء هدف.

هرمون النخامية الأخير، المنبه للخلايا الصبغية، ينظم نشاط الخلايا المحتوية على الصبغة التي تدعى **حوامل ميلانين Melanophores**، التي تحتوي **الصبغة السوداء ميلانين Melanin**. فعند الاستجابة للهرمون المنبه للخلايا الصبغية، تتوزع صبغة ميلانين خلال الخلايا، فيصبح لون الجلد أدكنَ في الزواحف والبرمائيات أو الأسماك. أما في الثدييات التي تفتقر إلى حوامل الصبغة، ولكن لها خلايا شبيهة تدعى **الخلايا الصبغية Melanocytes** فيستطيع الهرمون المنبه للخلايا الصبغية (والهرمون المنشط لقشرة الكظرية القريب من ناحية تركيبية) أن يجعل الشعر أدكنَ بزيادة تموضع ميلانين في ساق الشعرة المتطورة.

تحتوي النخامية الخلفية محاور تنشأ من عصبونات في تحت المهاد. تنتج هذه المحاور هرمونات عصبية تتحرر في الدورة الدموية في الفص العصبي. تسيطر هرمونات تحت المهاد على النخامية الأمامية بإنتاجها هرمونات مُفرزة وأخرى مثبطة للإفراز. عند الاستجابة، تفرز النخامية الأمامية سبعة هرمونات: أربعة منها تحفز غدد صماء هدف. يُسيطر على كل من تحت المهاد والنخامية الأمامية عن طريق هرمونات تنتج من الغدد الصماء التي حفزتها عن طريق التثبيط بالتغذية الراجعة السلبية.

4-46 الغدد الصماء المحيطية الرئيسة

على الرغم من أن النخامية تنتج تشكيلة مهمة من الهرمونات، إلا أن عددًا من الغدد الصماء توجد في مواقع أخرى. بعض هذه تسيطر عليه الهرمونات المنشطة التي تفرزها النخامية، لكن بعضها الآخر مستقل عن السيطرة النخامية. تتطور غدد صماء عدة من اشتقاقات من البلعوم الابتدائي، وهو القطعة الأمامية جدًا من القناة الهضمية (الفصل الـ 48). هذه الغدد التي تشمل الدرقية وجارات الدرقية تنتج هرمونات، تنظم عمليات ترتبط بتناول المواد الغذائية كالكربوهيدرات، والدهون، والبروتين، وأيض المعادن.

تنظم الغدة الدرقية الأيض القاعدي والتكوين الجنيني

تختلف **الغدة الدرقية Thyroid gland** في الشكل في الأنواع الفقرية المختلفة، ولكنها توجد دائمًا في منطقة العنق أمام القلب. يشبه شكلها في الإنسان ربطة العنق الفراشة، وتقع تحت تفاحة آدم في مقدمة العنق. تفرز الغدة الدرقية ثلاثة هرمونات: بشكل أساسي ثيروكسين، وكميات أقل من **ثلاثي يود الثايرونين Triiodothyronine** (ويدعيان معًا هرمونات الدرقية)، وكالسيتونين. وكما وصف سابقًا، فهرمونات الدرقية فريدة في أنها الجزيئات الوحيدة في الجسم المحتوية على اليود (يحتوي ثيروكسين أربع ذرات يود، ويحتوي ثلاثي يود الثايرونين ثلاثًا).

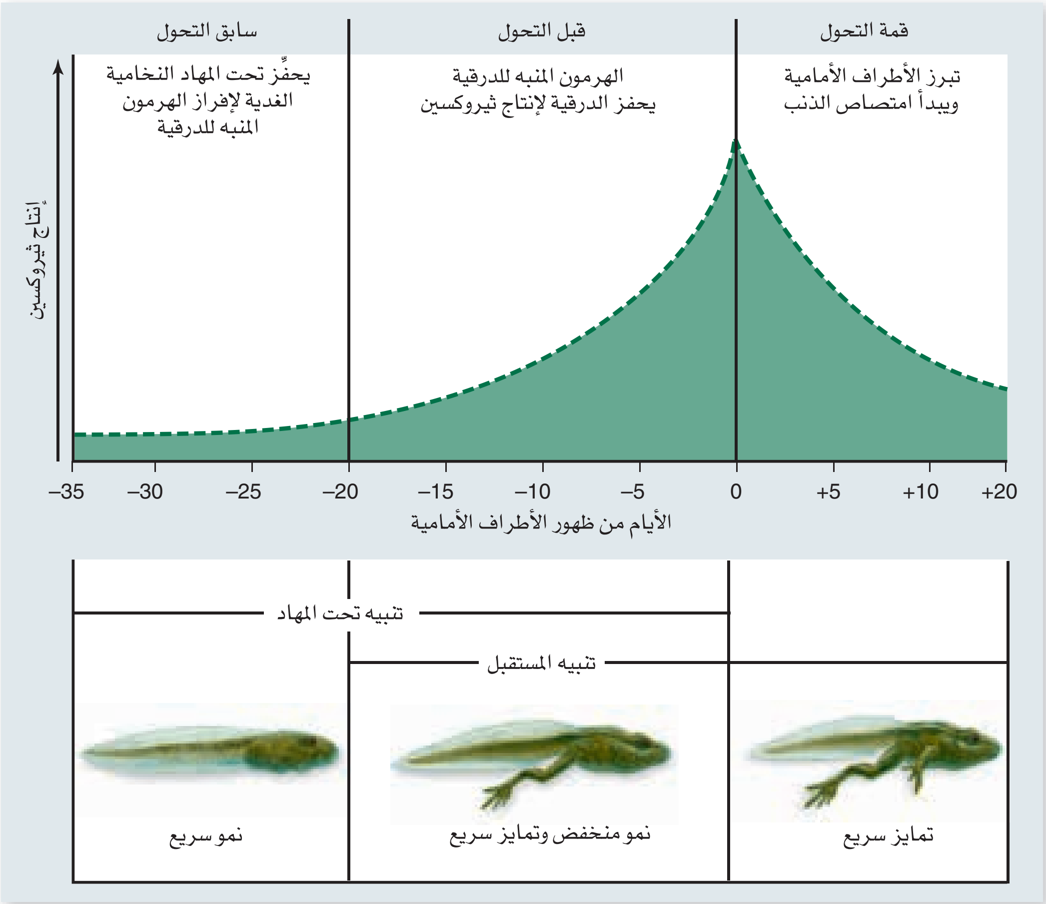
الاضطرابات المرتبطة بالدرقية

تعمل هرمونات الدرقية بالارتباط بمستقبلات نووية واقعة في معظم خلايا الجسم، فتؤثر في إنتاج عدد كبير من البروتينات الخلوية وتحفيزها. وقد أصبحت أهمية هرمونات الدرقية واضحة من دراسات على اضطرابات الدرقية في الإنسان. فالبالغ الذي لديه **نقص في إفراز الدرقية Hypothyroidism** له أيض متدنٍّ بسبب إنتاج القليل من ثيروكسين، بما في ذلك انخفاض القدرة على استخدام الكربوهيدرات والدهون. نتيجة لذلك، فإنه غالبًا ما يكون متعبًا، وزائد الوزن، ويشعر بالبرودة. إن نقص إفراز الدرقية يكون مثيرًا للقلق بشكل خاص في المواليد والأطفال؛ حيث يعيق النمو، وتطور الدماغ، والنضج التكاثري. ولحسن الحظ، وحيث إن هرمونات الدرقية جزيئات صغيرة وبسيطة، فإن الشخص الذي لديه نقص في إفراز الدرقية يستطيع تناول ثيروكسين أقراصًا عن طريق الفم.

في المقابل، فإن الأشخاص الذين لديهم **إفرط في إفراز الدرقية Hyperthyroidism** يظهرون الأعراض المعاكسة: فقد للوزن، وعصبية، وأيض عالٍ، وزيادة الحرارة بسبب زيادة إنتاج ثيروكسين. وهناك أدوية تمنع بناء الهرمونات في الغدة الدرقية، ويمكن في بعض الحالات إزالة أجزاء من الغدة الدرقية جراحيًّا.

أعمال هرمونات الدرقية

تنظم هرمونات الدرقية الأنزيمات التي تسيطر على أيض الكربوهيدات والدهون في معظم الخلايا، فتسمح بالاستخدام الأمثل لمواد الوقود هذه للحفاظ على معدل الأيض القاعدي في الجسم. تعمل هرمونات الدرقية غالبًا بتعاون وبتناسق مع هرمونات أخرى، فتشجع نشاط هرمون النمو، وإبينفرين، وستيرويدات التكاثر. تعمل هرمونات الدرقية من خلال هذه الأعمال، لتضمن توافر الطاقة الخلوية المناسبة لدعم الأنشطة التي تتطلب الأيض.



الشكل 46–12

يحفز ثيروكسين التحول في البرمائيات. في المرحلة السابقة للتحول في أبي ذنيبة، يحفِّز تحت المهاد النخامية الأمامية لإفراز الهرمون المنبه للدرقية. ويحفِّز الهرمون المنبه للدرقية الغدة الدرقية لإفراز ثيروكسين. يرتبط ثيروكسين بمستقبلات ليبدأ تغيرات في التعبير عن الجينات الضرورية للتحول. وعندما يتقدم التحول يصل ثيروكسين إلى مستواه الأقصى، حيث تبدأ الأطراف الأمامية في التشكل والذنب في الاضمحلال.

في الإنسان، حيث يكون معدل الأيض مرتفعًا نسبيًّا كل الوقت، يكون تركيز هرمونات الدرقية في الدم مرتفعًا بشكل ثابت. في المقابل، في الزواحف، والثدييات، والأسماك التي تمر بدورات نشاط فصلية، يرتفع تركيز هرمونات الدرقية في أثناء فترات النشاط الأيضي (كالنمو، والتطور التكاثري، والهجرة، والتكاثر)، وينقص في أثناء فترات عدم النشاط في الأشهر الباردة.

بعض التأثيرات الدرامية المهمة لهرمونات الدرقية، تلاحظ في تنظيم النمو والتكويني الجنيني. ففي أثناء نمو الإنسان الجنيني مثلًا، تشجع هرمونات الدرقية نمو العصبونات، وتنبه نضج الجهاز العصبي المركزي. فالأطفال المولودون ولديهم نقص في إفراز الدرقية يكون نموهم معاقًا، ويعانون إعاقة عقلية حادة، وهي حالة تدعى الفدامة *Cretinism*، إن التشخيص المبكر عن طريق قياس مستوى هرمونات الدرقية، يسمح بمعالجة هذه الحالة بإعطاء هرمونات الدرقية.

تبدو أوضح أعراض لأهمية هرمونات الدرقية في التكويني الجنيني في البرمائيات. فهرمونات الدرقية توجه تحول أبي ذنيبة إلى ضفدع بالغ، وهي عملية تتطلب تحول يرقة مائية متغذية بالنباتات إلى صغير، يعيش على اليابسة، ويتغذى باللحوم (الشكل 46-12). فإذا أزيلت الغدة الدرقية من أبي ذنيبة فلن يتحول إلى ضفدع بالغ، وبالعكس إذا غُذي أبو ذنيبة غير ناضج قطعًا من الغدة الدرقية فإنه سيدخل في تحول قبل الأوان، ويصبح ضفدعًا صغير الحجم. يوضح هذا الأمر الأعمال القوية لهرمونات الدرقية التي تنجزها بتنظيم التعبير عن جينات متعددة.

تنظم عدة هرمونات اتزان الكالسيوم الداخلي

يُعدّ الكالسيوم مكونًا حيويًّا في جسم الفقريات؛ لأنه مكون تركيبي للعظام، ولدوره في العمليات التي تتوسطها الأيونات مثل انقباض العضلات، والغدد التي تنظم الكالسيوم تشمل الدرقية، وجارات الدرقية التي تُيسر آثار فيتامين D أعمالها.

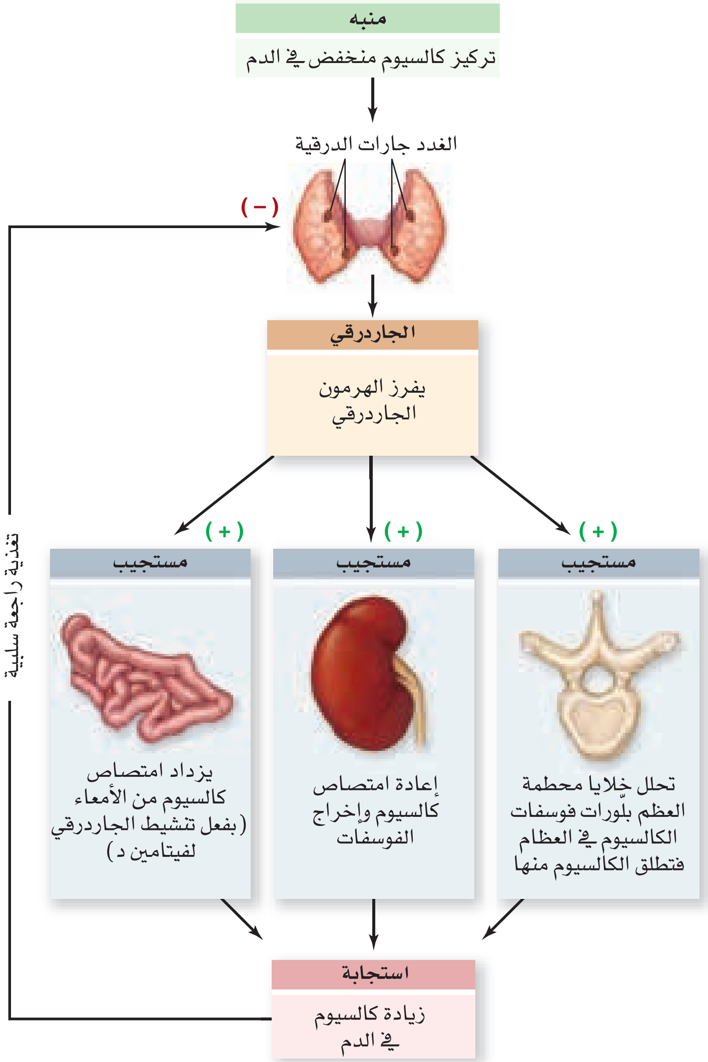
إفراز كالسيتونين من الدرقية

إضافة إلى هرمونات الدرقية، تفرز الدرقية أيضًا **كالسيتونين Calcitonin**، وهو هرمون ببتيدي يؤدي دورًا في الحفاظ على مستوى مناسب من الكالسيوم في الدم. فعندما يرتفع تركيز كالسيوم في الدم كثيرًا يحفز كالسيتونين تناول الكالسيوم في العظام، ولهذا فإنه يقلل مستواه في الدم. وعلى الرغم من أن كالسيتونين قد يكون مهمًّا في فيزيولوجيا بعض الفقريات، إلاّ أنه يبدو أقل أهمية في التنظيم اليومي لمستويات الكالسيوم في الإنسان البالغ. ومع ذلك، فإنه يؤدي دورًا مهمًّا في تشكيل العظام في الأطفال، حيث يكون النمو سريعًا.

الهرمون الجاردرقي *Parathyroid hormone*

الغدد جارات الدرقية هي 4 غدد صغيرة تتعلق بالدرقية، وبسبب صغر حجمها، فقد أهملها الباحثون تمامًا حتى القرن العشرين. وقد جاءت أولى الاقتراحات بأن لهذه الأعضاء وظيفة غدية صماء من تجارب على الكلاب: فإذا أزيلت الغدد جارات الدرقية، فإن تركيز الكالسيوم في دم الكلاب ينخفض إلى أقل من نصف القيمة الطبيعية. ويعود تركيز الكالسيوم إلى وضعه الطبيعي عند حقن مستخلص جارات الدرقية ثانية. ولكن إذا حقن الكثير من المستخلص، فإن تركيز الكالسيوم يرتفع كثيرًا فوق المعدل الطبيعي، في حين تبدأ بلّورات فوسفات الكالسيوم في العظام في الذوبان. لذا كان واضحًا أن جارات الدرقية تنتج هرمونًا يحفز تحرر الكالسيوم من العظام.

الهرمون الذي تنتجه جارات الدرقية هو ببتيد يدعى **الهرمون الجاردرقي Parathyroid hormone**. يُبنى الجاردرقي ويتم تحريره، استجابة لانخفاض مستوى الكالسيوم في الدم. هذا الانخفاض لا يسمح له بالاستمرار دون تصحيح؛ لأن هبوطًا واضحًا في مستوى الكالسيوم في الدم يسبب تشنجات عضلية حادة. إن معدلًا طبيعيًّا من الكالسيوم في الدم مهم لعمل العضلات بما في ذلك القلب، وإنه مهم لعمل الأجهزة العصبية والغدد الصماء بشكل صحيح. يحفز الجاردرقي خلايا محطمة العظم (خلايا في العظم) لتحلل بلّورات فوسفات الكالسيوم في المادة البينية للعظم، ويحرر كالسيوم الدم (الشكل 46-13). يحفز الجاردرقي كذلك الكلى لإعادة امتصاص كالسيوم البول، ويقود إلى تنشيط فيتامين د المطلوب لامتصاص كالسيوم الطعام في الأمعاء.



الشكل 46-13

تنظيم مستوى كالسيوم الدم عن طريق الهرمون الجاردرقي. عندما يكون الكالسيوم في الدم منخفضًا يُفرَز الجاردرقي من قبل الغدد جارات الدرقية. ينبه الجاردرقي إذابة العظم وإعادة امتصاص الكالسيوم عن طريق الكلية. يشجع الجاردرقي بصورة غير مباشرة امتصاص الأمعاء للكالسيوم عن طريق تنبيه إنتاج الشكل النشط من فيتامين د.

فيتامين د *Vitamin D*

يُنتَج فيتامين د في الجلد من مشتق من الكوليسترول، استجابة للضوء فوق البنفسجي، وهو يدعى فيتامينًا أساسيًّا؛ لأنه في المناطق المعتدلة من العالم يحتاج المرء إلى مصدر غذائي لمساندة الكميات التي تنتج في الجلد. (في المناطق الاستوائية، يحصل الناس عادة على كمية كافية من ضوء الشمس لإنتاج فيتامين د بشكل مناسب). إن فيتامين د الذي يصل إلى الدم من الجلد هو في الواقع شكل غير نشط من الهرمون، ولكي يصبح نشطًا، فإن الجزيء يجب أن يحصل على مجموعتي هيدروكسيل ($—OH$) تضاف إحدى هاتين عن طريق أنزيم في الكبد، في حين تضاف الأخرى عن طريق أنزيم في الكلية.

يُحفَّز الأنزيم المطلوب لهذه الخطوة الأخيرة عن طريق الهرمون الجار درقي، وبهذا يُنتج الشكل النشط من فيتامين د المعروف باسم 1.25- ثنائي هيدروكسي فيتامين د. يحفِّز هذا الهرمون امتصاص الأمعاء للكالسيوم، وبهذا يساعد على رفع مستويات كالسيوم الدم، بحيث يبقى العظم محتويًا كمية كافية من المعادن. لهذا، فإن وجبة فقيرة بفيتامين د قد تقود إلى تكوين رديء للعظام، وهي حالة تدعى الكساح. ولضمان الحصول على كميات مناسبة من هذا الهرمون الأساسي، فإن فيتامين د يضاف الآن إلى الحليب المنتج تجاريًّا في الولايات المتحدة وفي أقطار أخرى. وهذه بالتأكيد طريقة تشكل بديلًا أفضل من الطريقة السابقة التي كان يحقن بها فيتامين د على هيئة جرعة غير مستساغة من زيت كبد سمك القد.

تفرز الغدة الكظرية كاتيكولأمينات وهرمونات ستيرويدية

تقع **الغدتان الكظريتان Adrenal glands** فوق الكليتين (الشكل 46-14). تتكون كل غدة من جزء داخلي هو نخاع الكظرية، وطبقة خارجية هي قشرة الكظرية.

نخاع الكظرية *Adrenal medulla*

يستقبل نخاع الكظرية إشارات عصبية واردة من محاور للقسم الودي للجهاز العصبي الذاتي، ويفرز الكاتيكولأمينات **إبينفرين Epinephrine** و**نورإبينفرين Norepinephrine** استجابة للتنبيه من هذه المحاور. يطلِق عمل هذه الهرمونات استجابة "إنذارًا بالخطر" شبيهة بتلك التي يطلقها القسم الودي، فيساعد على تحفيز الجسم لأقصى جهد ممكن. ومن بين تأثيرات هذه الهرمونات، زيادة نبض القلب، وزيادة ضغط الدم وانبساط القصبات الهوائية، ورفع مستوى جلوكوز الدم، وانخفاض تدفق الدم نحو الجلد والأعضاء الهضمية وزيادة تدفق الدم في القلب والعضلات. إن أفعال إبينفرين الذي يتحرر بوصفه هرمونًا تكمل وتساند تلك النواقل العصبية التي تتحرر من الجهاز العصبي الودي.

قشرة الكظرية *Adrenal cortex*

هرمونات قشرة الكظرية كلها ستيرويدات، ويشار إليها معًا على أنها **ستيرويدات قشرية Corticosteroids**. فكورتيزول (ويدعى أيضًا هيدروكورتيزون) والستيرويدات القريبة له تفرزها قشرة الكظرية، وتعمل على خلايا مختلفة في الجسم للحفاظ على اتزان جلوكوز. يشار إلى هذه الهرمونات في الثدييات، بأنها ستيرويدات قشرية سكرية، وينظِّم إفرازها بشكل أساسي عن طريق هرمون منشط قشرة الكظرية المفرز من النخامية الأمامية. تنبه الستيرويدات القشرية السكرية تحطيم بروتين العضلات إلى أحماض أمينية، حيث تحمل بالدم إلى الكبد. وتنبه الكبد لإنتاج أنزيمات مطلوبة لبناء جلوكوز جديد، بحيث تحول الأحماض الأمينية إلى جلوكوز. إن بناء الجلوكوز من البروتين هو مهم بشكل خاص في أثناء فترات الصوم الطويلة أو عند التمرين، حيث قد ينخفض مستوى جلوكوز الدم إلى مستويات متدنية خطيرة.

وبينما نجد أن الستيرويدات القشرية السكرية مهمة في التنظيم اليومي للجلوكوز والبروتينات، فإنها كما هي هرمونات نخاع الكظرية، تُفرَز بكميات كبيرة استجابة للكرْب. ولقد اقترح أنه في أثناء الكرْب، فإنها تحفز إنتاج جلوكوز على حساب بناء البروتينات والدهون.

إضافة إلى تنظيم أيض الجلوكوز، تحور الستيرويدات القشرية السكرية بعض جوانب الاستجابة المناعية. ولا تزال الأهمية الفيزيولوجية لهذا العمل غير واضحة تمامًا، وهي تظهر فقط تحت ظروف يحافَظ فيها على مستويات مرتفعة من الستيرويدات القشرية السكرية فترات طويلة من الوقت (أي الكرْب طويل الأمد). تعطى الستيرويدات القشرية السكرية طبيًّا لتثبيط جهاز المناعة في أشخاص ذوي اضطرابات مناعية مثل التهاب المفاصل الرماتيزمي، ولمنع جهاز المناعة من رفض الأعضاء المزروعة. وتُعدّ بعض مشتقات كورتيزول، مثل بردنيسولون، ذات استخدام طبي واسع بوصفها عوامل مضادة للالتهاب.

يصنّف ألدوستيرون، وهو الستيرويد القشري الرئيس الآخر، على أنه ستيرويد قشري معدني؛ لأنه يساعد على تنظيم توازن المعادن. يُحفَّز إفراز ألدوستيرون من قشرة الكظرية عن طريق أنجيوتنسين II، وهو ناتج لنظام رنين – أنجيوتنسين الموصوف في (الفصل الـ 50)، إضافة إلى التركيز المرتفع من بوتاسيوم (K^+). يُحفز أنجيوتنسين II إفراز ألدوستيرون عندما ينخفض ضغط الدم.

الفعل الأساسي لألدوستيرون هو تحفيز الكلى على إعادة امتصاص Na^+ من البول (ينخفض مستوى Na^+ في الدم إذا لم تتم إعادة امتصاصه من البول). إن الصوديوم هو المذاب خارج الخلوي الرئيس، وهو مطلوب للحفاظ على حجم الدم الطبيعي وضغطه، إضافة إلى توليد جهود الفعل في العصبونات والعضلات. ودون ألدوستيرون، سوف تفقد الكلى كميات زائدة من صوديوم الدم في البول.

إن إعادة امتصاص Na^+ التي يُحفزها ألدوستيرون تسبب كذلك إخراج الكلية للبوتاسيوم في البول. ولهذا، فإن ألدوستيرون يمنع تراكم K^+ في الدم، وهو أمر قد يقود إلى اضطراب وظيفة الإشارات الكهربائية في الأعصاب والعضلات. وبسبب هذه الوظائف الأساسية التي ينجزها ألدوستيرون، فإن إزالة الغدد الكظرية أو حدوث أمراض تمنع إفراز ألدوستيرون، تُعدّ قاتلة ما لم تتم المعالجة الهرمونية.

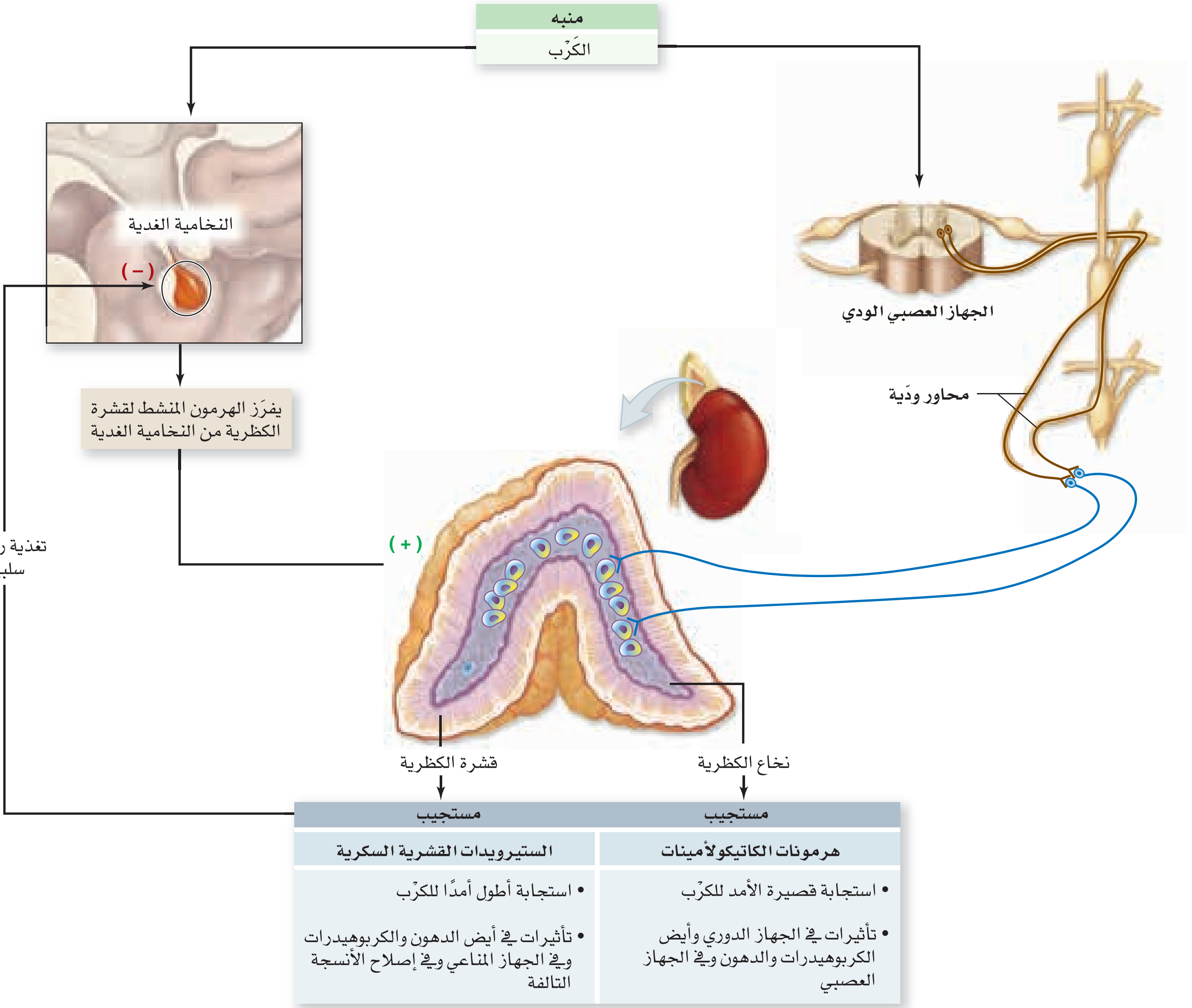
هرموناتُ البنكرياس مُنظِّماتُ رئيسة لأيض الكربوهيدرات

يقع البنكرياس مجاورًا للمعدة، وهو موصول بالاثني عشر العائد للأمعاء الدقيقة عن طريق قناة بنكرياسية. وهو يفرز أيونات البيكربونات، وتشكيلة من الأنزيمات الهاضمة في الأمعاء الدقيقة خلال هذه القناة (الفصل الـ 48). وقد اعتبر البنكرياس مدة طويلة غدة خارجية الإفراز بشكل مطلق.

الأنسولين *Insulin*

عام 1869، وصف طالب طب ألماني اسمه بول لانجرهانز تجمعات غير عادية من خلايا مبعثرة في البنكرياس؛ وقد سميت هذه التجمعات لاحقًا جُزيرات لانجرهانز. وقد لاحظ العاملون في المختبرات لاحقًا أن الإزالة الجراحية للبنكرياس تدفع إلى ظهور الجلوكوز في البول، وهي علامة مهمة على مرض السكري. لقد قاد هذا إلى اكتشاف أن البنكرياس، وجُزيرات لانجرهانز على وجه التحديد، تُنتج هرمونًا يمنع هذا المرض.

هذا الهرمون هو الأنسولين الذي تفرزه خلايا بيتا في هذه الجُزيرات. لم يتم عزل أنسولين إلا عام 1922 عندما نجح كل من بانتج وبَسْت في ذلك، حيث فشل الآخرون. ففي 11 يناير من عام 1922، حقنا مستخلصًا منقى من بنكرياس الأبقار في طفل مصاب بالسكري عمره 13 عامًا كان وزنه قد نقص حتى 30 كيلوجرامًا، ولم يكن متوقعًا له أن يعيش. بتلك الحقنة الوحيدة، انخفض معدل جلوكوز في دم الصبي بمقدار 25%، وعندما استخدم مستخلص أكثر قوة، انخفض المعدل إلى المستوى الطبيعي. وهكذا، فقد حقق الأطباء أول حالة للعلاج الناجح بأنسولين.

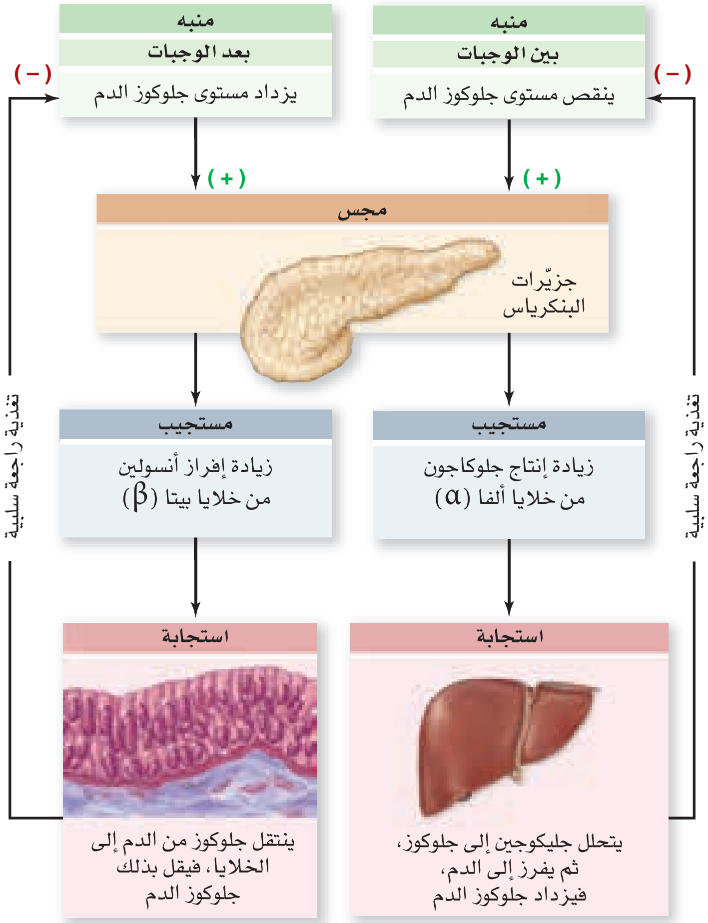


الشكل 46–14

الغدتان الكظريتان. يُنتِج نخاع الكظرية الكاتيكولأمينات إبينفرين ونورإبينفرين، ما يبدأ الاستجابة لِلكَرْب الآني. وتنتج قشرة الكظرية هرمونات ستيرويدية من ضمنها الستيرويد القشري السكري كورتيزول. عند الاستجابة للكرْب، يزيد إفراز كورتيزول من إنتاج جلوكوز، وينبه الاستجابة المناعية.

جلوكاجون *Glucagon*

تُنتج جزيرات لانجرهانز هرمونًا آخر؛ فخلايا ألفا في الجزيرات تفرز جلوكاجون الذي يعمل بشكل مضاد لأنسولين (الشكل 46-15). فعندما يتناول المرء الكربوهيدرات، يرتفع تركيز الجلوكوز في الدم. يحفز جلوكوز الدم هذا مباشرة إفراز أنسولين من خلايا بيتا، ويثبط إفراز جلوكاجون من خلايا ألفا. يحفز أنسولين



الشكل 46–15

الأفعال المتضادة لأنسولين وجلوكاجون على جلوكوز الدم. ينبه أنسولين تناول الخلايا لجلوكوز الدم في العضلات الهيكلية، والخلايا الدهنية، والكبد بعد الوجبات. وينبه جلوكاجون تحلل جليكوجين الكبد بين الوجبات، بحيث تستطيع الكبد أن تفرز جلوكوز في الدم. تساعد التأثيرات المتضادة هذه في الحفاظ على اتزان تركيز جلوكوز الدم.

تناول الخلايا للجلوكوز في الكبد، والعضلات، والخلايا الدهنية. وإنه يحفز أيضًا خزن جلوكوز على هيئة جليكوجين في الكبد والعضلات، أو كدهن في الخلايا الدهنية. أما بين الوجبات، وعندما ينخفض تركيز جلوكوز الدم، فإن إفراز أنسولين ينخفض، ويزداد إفراز جلوكاجون. يشجع جلوكاجون تحلل جليكوجين المخزون في الكبد والدهن في النسيج الدهني. نتيجة لذلك، يتحرر جلوكوز والأحماض الدهنية في الدم، ويمكن للخلايا أن تتناولها، وتستخدمها بوصفها مصادر للطاقة.

معالجة السكري

على الرغم من أن كثيرًا من الهرمونات (هرمون النمو والستيرويدات القشرية السكرية وجلوكاجون مثلًا) تحبذ تحريك الجلوكوز خارج الخلايا، فإن الأنسولين هو الهرمون الوحيد الذي يشجع حركة الجلوكوز من الدم إلى الخلايا. لذا، فإن حدوث اضطراب في إشارة أنسولين الكيميائية يمكن أن يقود إلى عواقب خطيرة، فالأشخاص الذين لديهم النوع الأول، أو المعتمد على أنسولين، من السكري يفتقرون إلى خلايا بيتا المفرزة لأنسولين؛ لذا لا ينتجون الأنسولين. وتتكون معالجة هؤلاء المرضى من حُقن أنسولين (وحيث إن أنسولين هو هرمون ببتيدي، فإنه سوف يهضم، إذا تم تناوله عن طريق الفم، ولهذا يجب أن يحقن في الدم حقنًا).

في الماضي، لم يكن متوافرًا إلا الأنسولين المستخلص من بنكرياس الأبقار، أو الأبقار، أما الآن، فإن الأشخاص المعتمدين على أنسولين يستطيعون حقن أنفسهم بأنسولين الإنسان المنتج من قبل بكتيريا مهندسة وراثيًا. ويحمل البحث النشط في الوقت الحاضر حول إمكانية زراعة جزيرات لانجرهانز أملًا كبيرًا في معالجة دائمة لهؤلاء المرضى.

إن معظم مرضى السكري مع ذلك هم من النوع الثاني، أو السكري غير المعتمد على أنسولين. هؤلاء عادة لديهم معدل طبيعي أو فوق الطبيعي من الأنسولين في دمائهم، لكن خلاياهم لها حساسية منخفضة لأنسولين. قد لا يتطلب هؤلاء الأشخاص حقن أنسولين، وهم يستطيعون السيطرة على السكري من خلال الحمية الغذائية والتمرين. ويعتقد أن أكثر من 90% من حالات السكري في الولايات المتحدة هي من النوع الثاني، ويوجد حول العالم على الأقل 171 مليون شخص يعانون السكري، هذا الرقم مرشح للزيادة. إن النوع الثاني من السكري شائع بصورة خاصة في الأقطار المتقدمة، ولقد اقترح أن هناك علاقة بين السكري من النوع الثاني والبدانة.

تنظم هرمونات من غدد صماء محيطية عمليات مختلفة. فهرمونات الدرقية والستيرويدات القشرية السكرية من الكظرية، وهرمونات البنكرياس تنظم أيض الكربوهيدرات، والدهون، والبروتين. أيض المعادن، بما في ذلك معدل كالسيوم وصوديوم وبوتاسيوم في الدم ينظمها كالسيتونين، والهرمون الجاردرقي، وفيتامين د والستيرويدات القشرية المعدنية. إبينفرين ونورإبينفرين من نخاع الكظرية، والستيرويدات القشرية السكرية تتحرر في أثناء الكرْب لتحريك المواد الغذائية لأجل البقاء.

5-46 هرمونات أخرى وآثارها

تُنظَّم تشكيلة كبيرة من عمليات الفقريات واللافقريات عن طريق هرمونات ورسل كيميائية أخرى. وفي هذا الجزء سنراجع تلك العمليات الأكثر أهمية.

تنظم هرمونات الجنس الستيرويدية التطور التكاثري

إن المبايض والخصى في الفقريات هي غدد صماء مهمة تنتج هرمونات جنس ستيرويدية، بما في ذلك إستروجين، وبروجستيرون، وتستوستيرون (سنصفها في الفصل الـ 52 بالتفصيل). يشكل إستروجين وبروجسترون ستيرويدات الجنس الرئيسة في "الإناث"، في حين يشكل تستوستيرون، ومشتقاته المباشرة ستيرويدات الجنس الرئيسة في "الذكور" أو ما يدعى الأندروجينات. مع ذلك، يمكن أن يوجد كلا النوعين من الهرمونات في كلا الجنسين. يُعدّ إنتاج تستوستيرون في جنين الذكر مهمًا لتطور أعضاء الجنس الذكرية في أثناء التكوين الجنيني.

وفي الثدييات، تكون ستيرويدات الجنس مسؤولة عن تطور الصفات الجنسية الثانوية عند البلوغ. تشمل هذه الصفات الثدي في الإناث، والشعر وزيادة كتلة

العضلات في الذكور. وبسبب هذا الأثر الأخير، فقد أساء بعض الرياضيين استعمال الأندروجينات لزيادة كتلة عضلاتهم. إن استخدام الستيرويدات لهذا الغرض تحاسب عليه جميع المُنظِّمات الرياضية الرئيسة، وقد يسبب اضطرابات في الكبد، إضافة إلى عدد من الأعراض الجانبية الخطيرة الأخرى.

في الإناث، تُعدّ ستيرويدات الجنس مهمة بشكل خاص لتنظيم الدورة الجنسية. فإستروجين وبروجستيرون اللذان تنتجهما المبايض مُنظِّمان حرجان للدورة الشهرية والدورة المبيضية. في أثناء الحمل يحافظ إنتاج بروجستيرون في المشيمة على بطانة الرحم، ما يحمي الجنين قيد التطور، ويغذيه.

ميلاتونين ضروري جدًا للدورات الإيقاعية

إحدى الغدد الصماء الرئيسة هي **الغدة الصنوبرية Pineal gland** الواقعة في سقف البطين الثالث للدماغ في معظم الفقريات (انظر الشكل 44-22). يقارب حجمها حبة البازيلاء، ويشبه شكلها مخروط الصنوبر الذي اقتبست منه اسمها.

تطورت الغدة الصنوبرية من عين وسطية حساسة للضوء (تدعى أحيانًا "العين الثالثة" على الرغم من أنها لا تشكل صورًا) موجودة أعلى الجمجمة في الفقريات الابتدائية. لا تزال هذه العين الصنوبرية موجودة في الأسماك الابتدائية (دائرية الفم) وبعض الزواحف الحديثة. في الفقريات الأخرى، دُفعت الغدة الصنوبرية عميقًا في الدماغ، وهي تعمل بوصفها غدة صماء بإفرازها هرمون ميلاتونين.

سمّي ميلاتونين هكذا لقدرته على إحداث شحوب في جلد الفقريات الدنيا بتقليله انتشار حبيبات ميلانين. ونحن نعرف الآن أنه يعمل بوصفه إشارة توقيت مهمة ينقلها الدم. يزداد تركيز ميلاتونين في الدم في أثناء الظلام، وينخفض في أثناء النهار.

يُنظَّم إفراز ميلاتونين عن طريق نشاط النواة فوق التصالبية لتحت المهاد. تعمل النواة على أنها الساعة البيولوجية الرئيسة في الفقريات التي تنسق، وتضبط عمليات الجسم المختلفة للإيقاع اليومي – الإيقاع الذي يتكرر مرة كل 24 ساعة. فمن خلال التنظيم الذي تحدثه النواة فوق التصالبية ينشط إفراز ميلاتونين من الغدة الصنوبرية في الظلام.

تُنظِّم الدورة اليومية لتحرر ميلاتونين دورات النوم والاستيقاظ ودرجة حرارة الجسم. إن اضطراب هذه الدورات، كما قد يحدث عند الانتقال بالطائرة من الشرق إلى الغرب أو العكس (تلكؤ الطائرة النفاثة)، أو في أثناء مناوبات العمل الليلية، يمكن تخفيف آثاره بإعطاء ميلاتونين. يساعد ميلاتونين أيضًا على تنظيم الدورات التكاثرية في بعض أنواع الهرمونات التي تتميز بوجود فصول تكاثر محددة.

بعض الهرمونات لا تنتجها غدد صماء

تُفرز مجموعة من الهرمونات عن طريق أعضاء لا تُعدّ غددًا صماء بشكل حصري. فالغدة الزعترية هي موقع إنتاج خلايا T في كثير من الفقريات، ومكان نضج خلايا T في الثدييات. وتفرز عددًا من الهرمونات تعمل على تنظيم جهاز المناعة.

يفرز الأذين الأيمن في القلب الهرمون الأذيني المدر للصوديوم *Atrial natriuretic hormone* الذي ينبه الكلى لإخراج الملح والماء في البول. ويعمل هذا الهرمون بصورة معاكسة لألدوستيرون الذي يسبب الاحتفاظ بالملح والماء.

تُفرز الكلى هرمون إريثروبوييتين *Erythropoietin*، وهو الهرمون الذي يحفز نخاع العظم على إنتاج خلايا الدم الحمراء. هناك أعضاء أخرى كالكبد، والمعدة، والأمعاء الدقيقة تفرز هرمونات، وقد أشرنا سابقًا إلى أن الجلد يفرز فيتامين د.

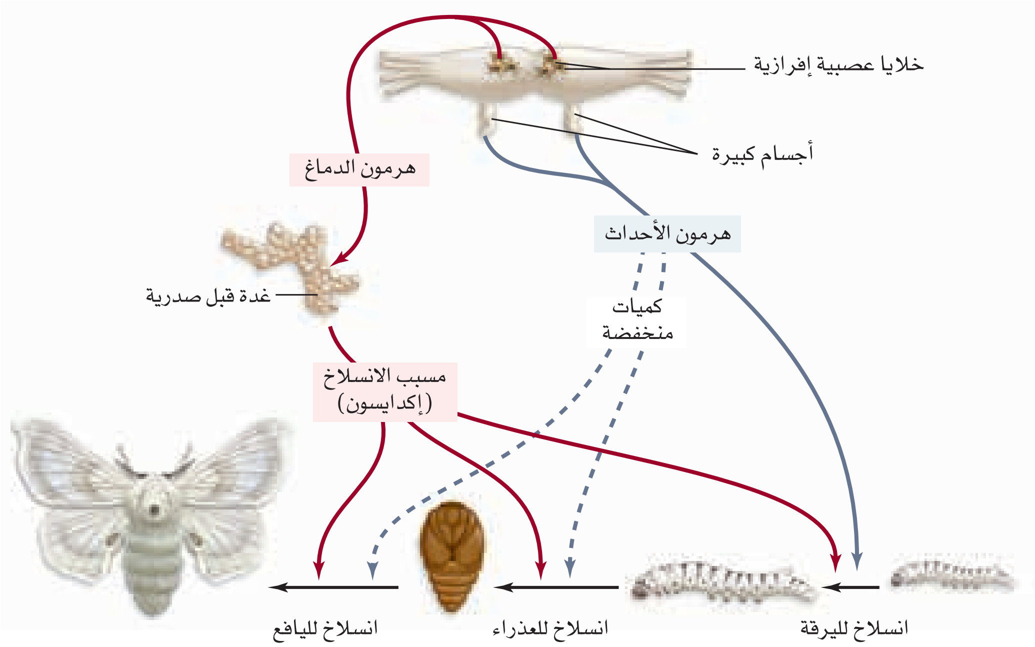
هرمونات الحشرات تنظم الانسلاخ والتحول

تُنتج معظم مجموعات اللافقريات هرمونات أيضًا، وهذه الهرمونات تسيطر على التكاثر، والنمو، وتغير اللون. أحد الآثار الدرامية للهرمونات في الحشرات شبيه بالدور الذي تؤديه هرمونات الدرقية في تحول البرمائيات، فبينما تنمو الحشرات في أثناء التطور بعد الجنيني، فإن هيكلها الخارجي المتصلب لا يتوسع.

وللتغلب على هذه المشكلة تمر الحشرات بسلسلة من **الانسلاخات Molts**، يتم فيها التخلص من الهيكل الخارجي القديم (الشكل 46-16)، ويفرز هيكلًا جديدًا أكثر اتساعًا. في بعض الحشرات تمر الحشرة الصغيرة العمر، أو اليرقة بتحول جذري إلى مرحلة البالغ خلال انسلاخ واحد، وتدعى هذه العملية **التحول البعدي Metamorphosis**

الشكل 46-16

الحشرة القشرية في أثناء الانسلاخ. تخرج هذه الحشرة البالغة من جُليدها القديم. الانسلاخ عملية تقع تحت السيطرة الهرمونية.



الشكل 46-17

السيطرة الهرمونية على التحول في عث دودة الحرير *Bombyx mori*. هرمون الانسلاخ، إكدايسون، هو المسيطر في أثناء حدوث الانسلاخ. ينبه هرمون الدماغ الغدة قبل الصدرية لإنتاج الهرمون المسبب للانسلاخ. يقرر هرمون الأحداث نتيجة أي انسلاخ. ينتج هرمون الأحداث من أجسام قرب الدماغ تدعى الأجسام الكبيرة. وتثبط تراكيز عالية من هرمون الأحداث تكوين العذراء. أما التراكيز المنخفضة فهي ضرورية لانسلاخ العذراء وتحولها إلى الشكل البالغ.

تؤثر الإفرازات الهرمونية في الانسلاخ والتحول البعدي في الحشرات. قبل الانسلاخ، تفرز خلايا عصبية إفرازية على سطح الدماغ ببتيدًا صغيرًا هو **الهرمون المنشط لما قبل الصدر Prothoracicotropic hormone**، الذي ينبه بدوره غدة في الصدر، تدعى الغدة قبل الصدرية، لأن تنتج **هرمون الانسلاخ Molting hormone** المسمى **إكدايسون** (مسبب الانسلاخ) **Ecdysone** (الشكل 46-17). تسبب المستويات المرتفعة من مسبب الانسلاخ تغيرات بيوكيميائية وسلوكية تؤدي إلى حدوث الانسلاخ.

يُنتج زوج آخر من الغدد الصماء قرب الدماغ، تدعى الأجسام الكبيرة *Corpora allata* هرمونًا يدعى **هرمون الأحداث Juvenile hormone**. تمنع مستويات عالية من هرمون الأحداث التحول إلى اليافع، وتسبب الانسلاخ من يرقة إلى يرقة أخرى. وعندما تصبح مستويات هرمون الأحداث منخفضة، فإن الانسلاخ يسبب التحول البعدي لليافع.

قد تغير الخلايا السرطانية إنتاج الهرمونات، أو قد يكون لها استجابات هرمونية مختلفة

تنظِّم الهرمونات والإفرازات نظيرة الصماء النمو وانقسام الخلايا بصورة فعالة. في الوضع الطبيعي، يبقى إنتاج الهرمونات تحت السيطرة الدقيقة، لكن اضطراب الوظيفة في أنظمة الترميز قد يحدث أحيانًا. يمكن أن يقود التنبيه الهرموني غير المُنظِّم إلى عواقب جسمية خطيرة.

يمكن أن تُنتج الأورام التي تتطور في الغدد الصماء، كما في النخامية الأمامية أو الدرقية، كمياتٍ زائدةً من الهرمونات، ما يسبب حالات كالعملقة، أو فرط إفراز الدرقية. ويمكن أن تتلف الطفرة التلقائية المستقبلات أو بروتينات الترميز داخل الخلايا، ما ينتج عنه تحفيز استجابات الخلايا الهدف حتى بغياب التحفيز الهرموني. فالطفرات في مستقبلات عوامل النمو، مثلًا، يمكن أن تنشط الانقسام الزائد للخلايا، ما ينجم عنه تكون الأورام. بعض الأورام التي تتطور في أنسجة مستجيبة للستيرويدات كالثدي والبروستاتا تبقى حساسة للتنبيه الهرموني. ويمكن أن يقلل منع إفراز الهرمون الستيرويدي من نمو الورم.

إن الآثار المهمة للهرمونات على التكوين الجنيني والتمايز موضحة في حالة ثنائي إثيل ستلبسترول. ثنائي إثيل ستلبسترول هو إستروجين مخلَّق أعطي للنساء الحوامل منذ 1940 وحتى 1970 لمنع الإجهاض، ولقد اكتشف لاحقًا أن الفتيات اللاتي تعرضن للهرمون عندما كنَّ أجنة طوّرن -لاحقًا في أثناء الحياة- شكلًا نادرًا من سرطان عنق الرحم باحتمال مرتفع. وهكذا، فإن التغيرات التطورية الجنينية التي تنتج من المعالجة الهرمونية قد تأخذ كثيرًا من السنوات لتصبح واضحة.

تنظم الهرمونات الستيرويدية من الغدد التناسلية التكاثر، ويساعد ميلاتونين الذي تفرزه الغدة الصنوبرية على تنظيم الإيقاع اليومي، وتساعد هرمونات الزعترية على تنظيم جهاز المناعة في الفقريات. التحول البعدي يُنظم عن طريق هرمونات الدرقية في البرمائيات، وعن طريق مسبب الانسلاخ، وهرمون الأحداث في الحشرات. في السرطان، قد يتغير إنتاج الهرمونات أو الحساسية لها.

مراجعة المفاهيم

46-1 تنظيم عمليات الجسم عن طريق الرسل الكيميائية

تستخدم المواد الكيميائية للتواصل بين الخلايا ضمن المخلوق الواحد أو بين الأفراد.

- الهرمونات جزيئات للترميز يحملها الدم.
- الفيرومونات مواد كيميائية تتحرر في البيئة للتواصل بين أفراد النوع الواحد.
- بعض النواقل العصبية تتوزع في الدم، وتعمل بوصفها هرمونات عصبية.
- إنتاج الهرمونات وتحررها غالبًا ما يُسيطر عليه بصورة مباشرة أو غير مباشرة من قبل الجهاز العصبي.
- يتكون جهاز الغدد الصماء من غدد صماء تفرز ثلاث طوائف من الهرمونات: ببتيدات وبروتينات، ومشتقات من الأحماض الأمينية وستيرويدات (الجدول 46-1).
- تفرز الغدد خارجية الإفراز مواد مباشرة إلى قنوات تنقلها خارج الجسم.
- الهرمونات قد تكون محبة للدهون (غير مستقطبة، ذائبة بالدهون) أو محبة للماء (مستقطبة، ذائبة بالماء).
- يتم تدمير الجزيئات الهرمونية أو تعطيل عملها بعد الاستخدام، وتخرج عن طريق الصفراء أو البول.
- يحدث تنظيم الهرمونات نظيرة الصماء في معظم الأعضاء، وبين خلايا الجهاز المناعي.
- البروستاغلاندينات مجموعةٌ متباينة من الأحماض الدهنية ذات علاقة بالاستجابة الالتهابية.
- بناءُ البروستاغلاندنيات هدفٌ لكثير من مسكنات الألم والأدوية غير الستيرويدية المضادة للالتهاب.

46 - 2 عمل الهرمونات المحبة للدهون مقارنة مع الهرمونات المحبة للماء

مستقبلات وأعمال الهرمونات المحبة للدهون والهرمونات المحبة للماء هي مختلفة بشكل واضح.

- الهرمونات المحبة للدهون مثل الستيرويدات وهرمونات الدرقية تمر خلال الأغشية البلازمية، وتحفز مستقبلات داخل الخلايا.
- الهرمونات المحبة للدهون في الدم تُنقل مرتبطة إلى بروتينات ناقلة (الشكل 46-3).
- اعتمادًا على النوع، قد ترتبط الهرمونات الستيرويدية مع بروتينات مستقبلة داخل الخلايا، ثم تنتقل إلى النواة، أو قد تنتشر مباشرة إلى النواة لترتبط بمستقبل داخل النواة (الشكل 46-5).
- تعمل مستقبلات الهرمونات الستيرويدية بالارتباط بمنطقة مثيرة لجينات معينة، تدعى عناصر استجابة الهرمون، لتنشيط الاستنساخ.
- تُنشط الهرمونات المحبة للماء مستقبلات تقع على السطح الخارجي لأغشية الخلية الهدف. يُنشئ هذا الارتباط مسار تحويل الإشارة الذي قد ينتج رسولًا ثانيًا (الشكل 46-6).
- مفسفِر تيروسين المستقبل يستطيع فسفرة بروتينات أخرى عند ارتباط الرابط به.
- يمكن أن ينشط مفسفِر تيروسين المستقبل نقل الإشارة، خلال مسلسل مفسفِر MAP الذي يتضمن تنشيطًا تسلسليًّا لأنزيمات مفسفِرة.
- عندما يرتبط هرمون بمستقبل مرتبط مع بروتين G، فإن بروتين G، يحفز أنزيمًا ينتج رسولًا ثانيًا مثل أدينوسين أحادي الفوسفات الحلقي.
- ارتباط الهرمونات المحبة للماء بمستقبلها يكون قصير الأمد، ما يوقف عمل الهرمونات.

46-3 النخامية وتحت المهاد: مراكز السيطرة في الجسم

مناطق السيطرة الرئيسة في الجسم هي الغدة النخامية المركبة، وتحت المهاد العائد للجهاز العصبي المركزي.

- الغدة النخامية، وتدعى أيضًا النمو السفلي، تتعلق من قاعدة تحت المهاد.
- النخامية الأمامية (النخامية الغدية) مكونة من أنسجة غدية. النخامية الخلفية (النخامية العصبية) تحرر هرمونات عصبية تنتج في تحت المهاد.
- تنتج النخامية الأمامية سبعة هرمونات تنبه نمو الأنسجة الهدف أو غددًا صماء أخرى (الجدول 46-1).
- الهرمونات العصبية لتحت المهاد تمر إلى النخامية الأمامية خلال نظام بابي، وتنظم النخامية الأمامية عن طريق هرمونات مفرِزة، وأخرى مثبِّطة للإفراز محددة (الشكل 46-8).
- يُنظَّم نشاط هرمونات النخامية الأمامية عن طريق التغذية الراجعة السلبية (الشكل 46-9).

46-4 الغدد الصماء المحيطية الرئيسة

الغدد الصماء المحيطية الرئيسة لا تشمل الغدة النخامية، وهي موجودة في مواقع أخرى.

- بعض الغدد الصماء يُسيطر عليها بالهرمونات النشطة للنخامية، في حين أن بعضها الآخر مستقل عن سيطرة تحت المهاد.
- تفرز الغدة الدرقية ثيروكسين وثلاثي يود الثايرونين لتنظيم الأيض القاعدي في الفقريات، ولإطلاق التحول البعدي في البرمائيات (الشكل 46-12).
- يُنظم كالسيوم الدم عن طريق كالسيتونين الذي يخفض مستوى كالسيوم الدم وعن طريق الهرمون الجاردرقي الذي يرفع مستوى كالسيوم الدم (الشكل 46-13).
- الكاتيكولأمينات مثل إبينفرين ونورإبينفرين من نخاع الكظرية تطلق استجابة الإنذار بالخطر (الشكل 46-14).
- تحافظ الستيرويدات القشرية السكرية على اتزان الجلوكوز، وتحور بعض جوانب الاستجابة المناعية.
- تنظم الستيرويدات القشرية المعدنية، مثل ألدوستيرون، توازن المعادن بتحفيز الكلى لإعادة امتصاص صوديوم، وإخراج بوتاسيوم.
- يفرز البنكرياس الأنسولين الذي يخفض مستوى جلوكوز الدم، وجلوكاجون الذي يرفع جلوكوز الدم (الشكل 46-15).

46-5 هرمونات أخرى وآثارها

تنظَّم مجموعة من عمليات الفقريات واللافقريات عن طريق هرمونات ورسل كيميائية أخرى.

- تنتج الغدد التناسلية ستيرويدات الجنس التي تنظم الصفات الجنسية الثانوية، من بين أشياء أخرى عدة.
- تنتج المبايض الإستروجين والبروجستيرون، وهما مسؤولان في الثدييات عن الصفات الجنسية الثانوية في الإناث، وعن تطور الحويصلات والرحم والشعور بالنشوة الجنسية.
- تنتج الغدة الصنوبرية الميلاتونين الذي يسيطر على توزيع حبيبات الصبغة، وينظم دورات النوم والاستيقاظ اليومية.
- تنتج الخصي التستوستيرون، وهو مسؤول في الذكور عن الصفات الجنسية الثانوية وإنتاج الحيوانات المنوية والنشوة الجنسية.
- تفرز الزعترية عددًا من الهرمونات تعمل على تنظيم الجهاز المناعي.
- يفرز الأذين الأيمن للقلب الهرمون الأذيني المدر للصوديوم الذي يعمل بشكل معاكس لألدوستيرون.
- تفرز الكلى الإريثروبويتين، وهو هرمون ينبه نخاع العظم لصناعة خلايا الدم الحمراء.
- تفرز أعضاء أخرى؛ كالكبد، والمعدة، والأمعاء الدقيقة هرمونات، ويفرز الجلد فيتامين د.
- في الحشرات، ينبه هرمون مسبب الانسلاخ عملية الانسلاخ، وتسيطر مستويات هرمون الأحداث على طبيعة الانسلاخ.
- قد تغير الأورام في الغدد الصماء من إنتاج الهرمونات.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. أفضل وصف للهرمونات هو:
   أ. غير مستقرة نسبيًّا، وتعمل فقط في المنطقة المجاورة للغدة التي تنتجها.
   ب. مواد كيميائية طويلة التأثير تفرز من الغدد.
   ج. جميعها ذائبة بالدهون.
   د. رسل كيميائية تفرز في البيئة.
2. لديك شك في أن أحد لاعبي فريقك يستخدم الستيرويدات البنائية لبناء عضلاته. وأنت تعرف أن الاستخدام المستمر لهذه الستيرويدات قد يسبب تغيرات واسعة في وظائف الخلايا. يعود السبب في ذلك جزئيًّا إلى أن مستقبلات الهرمونات الستيرويدية تقع:
   أ. في السيتوبلازم أو النواة. ب. ضمن الغشاء البلازمي.
   ج. ضمن الميتوكوندريا. د. في بلازما الدم.
3. الذي تفرزه قشرة الكظرية، وينبه إعادة امتصاص الصوديوم في الكلى هو:
   أ. إبينفرين. ب. ألدوستيرون.
   ج. جلوكوز. د. كورتيزول.
4. الهرمون العصبي:
   أ. يؤثر فقط في الجهاز العصبي المركزي.
   ب. ينتج من قبل الجهاز العصبي.
   ج. يحاكي تأثير نواقل عصبية محددة.
   د. ناقل عصبي يعمل بوصفه هرمونًا.
5. عندما يتناول شخص ما الكحول، فإنه يحتاج إلى التبول مرات عدة. تفسيرك للأمر أن الهرمون الذي ينشِّط الكحولُ إفرازَه، وينظم احتفاظ الكلية بالماء هو:
   أ. برولاكتين.
   ب. أوكسيتوسين.
   ج. ثيروكسين.
   د. فاسوبرسين (المانع لإدرار البول).
6. يُحفز الرسول الثاني استجابة لـ:
   أ. هرمونات ستيرويدية. ب. ثيروكسين.
   ج. هرمونات ببتيدية. د. كل ما سبق ذكره.
7. طلب منك في بحث علمي أن تصمم مبيدًا للآفات يعيق عمل جهاز الغدد الصماء في المفصليات، دون أن يؤذي الإنسان أو الثدييات الأخرى. المادة التي ستكون هدف الاستقصاء هي:
   أ. أنسولين. ب. فاسوبرسين.
   ج. هرمونات الأحداث. د. كورتيزول.
8. عند تناولك وجبة غذائية متوازنة وغنية بالكوليسترول أو الدهون، وبعد قراءتك لهذا الفصل، فإنك تستطيع أن تدعي أمام أصدقائك، بأنك ستصبح قادرًا على صناعة الكثير من الهرمونات:
   أ. الببتيدية. ب. الستيرويدية.
   ج. الببتيدية والستيرويدية. د. لا شيء مما ذكر.
9. واحد مما يأتي صحيح فيما يتعلق بالهرمونات المحبة للدهون:
   أ. ذائبة بحرية في الدم.
   ب. تتطلب بروتينات ناقلة في تيار الدم.
   ج. لا تستطيع الدخول إلى الخلايا الهدف.
   د. يجري تعطيل عملها بسرعة بعد ارتباطها بمستقبلاتها.
10. المشترك بين عوامل النمو ومحركات الخلايا والبروستاغلاندينات هو أن جميعها:
   أ. هرمونات ستيرويدية.
   ب. هرمونات تعتمد على الحمض الأميني فنيل ألانين.
   ج. هرمونات ببتيدية أو بروتينية.
   د. مواد نظيرة صماء أو مُنظِّمات محلية.
11. يصنف العضو بأنه جزء من غدة صماء إذا:
   أ. كان ينتج الكوليسترول.
   ب. كان قادرًا على تحويل أحماض أمينية إلى هرمونات.
   ج. كانت له مستقبلات داخل خلوية للهرمونات.
   د. كان قادرًا على إفراز هرمونات في الجهاز الدوري.
12. الذي يستطيع العبور خلال الغشاء البلازمي هو:
   أ. هرمونات الدرقية. ب. إستروجين.
   ج. إبينفرين. د. أ و ب معًا.
13. للهرمونات المتحررة من الغدة النخامية مصدران مختلفان. تلك التي تنتجها عصبونات في تحت المهاد، وتتحرر خلال ________________
   أما تلك التي تنتج ضمن النخامية فهي تتحرر خلال ________________
   أ. المهاد، قرن أمون.
   ب. النخامية العصبية، النخامية الغدية.
   ج. النخامية اليمنى، النخامية اليسرى.
   د. القشرة، النخاع.
14. واحد مما يأتي ليس له علاقة بإنتاج هرمون النمو:
   أ. السيطرة على كالسيوم الدم. ب. القزمية النخامية.
   ج. زيادة إنتاج الحليب في الأبقار. د. تضخم النهايات.
15. إبينفرين ونورإبينفرين والستيرويدات القشرية السكرية:
   أ. كلها هرمونات محبة للماء.
   ب. كلها تتحرر من النخامية الأمامية.
   ج. تُستخدَم جميعها لتحريك المواد الغذائية في أثناء استجابة الكرب.
   د. كلها مواد سابقة لهرمونات الجنس.

أسئلة تحدٍّ

1. كيف يؤدي منع إنتاج الهرمونات إلى التقليل من النمو السرطاني الورمي؟
2. افترض أن عضوين مختلفين كالكبد والقلب حساسان لهرمون معين (مثل إبينفرين)، وأن الخلايا في كلا العضوين لها مستقبلات متماثلة للهرمون، وأن ارتباط الهرمون بالمستقبل ينتج الرسول الثاني نفسه داخل الخلايا في كلا العضوين، لكن الهرمون ينتج تأثيرات مختلفة في كلا العضوين. فسِّر كيف يمكن أن يحدث ذلك.
3. كثير من المؤشرات الفيزيولوجية، مثل تركيز الكالسيوم في الدم، أو مستوى جلوكوز الدم، يُسيطَر عليها عن طريق هرمونين لهما تأثيرات متعاكسة. ما فائدة تحقيق التنظيم بهذه الطريقة بدلًا من استخدام هرمون واحد يغير المؤشرات في اتجاه واحد فقط؟

ARIS™
هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 47

الجهاز العضلي الهيكلي

The Musculoskeletal System

مقدّمة

إن القدرةَ على الحركة جزءٌ كبير من حياتنا اليومية، التي علينا تقبّلها بشكل بدهي. تكون الحركة ممكنة بتعاون الجهاز الهيكلي شبه الصلب، والمفاصل التي تعدّ مراكز للحركة، والجهاز العضلي الذي يسحب هذه العظام. تحدث الحركة الموضعية في الحيوانات بسبب قوة عضلية تنتج تغيرًا في شكل الجسم، ما يسلط قوة على المحيط الخارجي. فعند بداية الركض، تتحرك قوائم حصان السباق إلى الأمام وإلى الخلف، وعندما تلامس قوائمه الأرض تنتج قوة تدفع الجسم إلى الأمام بسرعة معقولة، وبالطريقة نفسها، يقلع الطائر في أثناء الطيران عندما تسلط أجنحته قوة على الهواء، والسمكة السابحة تدفع ضد الماء. في هذا الفصل، سنلقي نظرة على العضلات والجهاز الهيكلي، اللذين يسمحان للحيوانات بالحركة.

موجز المفاهيم

1-47 أنواع الأجهزة الهيكلية

- *يستخدم الهيكل الهيدروستاتيكي ضغط الماء داخل جدار الجسم.*
- *يتكون الهيكل الخارجي من غطاء خارجي صلب.*
- *يتكون الهيكل الداخلي من أعضاء داخلية صلبة.*

2-47 نظرة فاحصة على العظم

- *تقسم العظام إلى مجموعتين بحسب طريقة تكوينها الجنيني.*
- *يحتوي العظم على أوعية دموية وأعصاب.*
- *إمكانية إعادة بناء العظام تسمح لها بالاستجابة للاستعمال أو للإهمال.*

3-47 حركة المفاصل والعظام

- *تختلف المفاصل المتحركة في مدى الحركة بحسب نوعها.*
- *العضلات المخططة تسحب العظام لإحداث حركة المفصل.*

4-47 انقباض العضلات

- *تنقبض العضلة عند انزلاق الخيوط المتداخلة معًا.*
- *الانقباض يعتمد على إطلاق أيونات الكالسيوم تبعًا للإشارة العصبية (الإثارة).*
- *النوعان الرئيسان من الألياف العضلية: الومضة السريعة والومضة البطيئة.*
- *يتغير أيض العضلات تبعًا لنوع المجهود المطلوب منها.*
- *التدريب الحركي يزيد من السعة الهوائية والقوة العضلية.*

5-47 أنماط حركات الحيوان

- *الحيوانات المائية تظهر عددًا من التكيفات الحركية.*
- *الحركة على اليابسة عليها التعامل أولًا مع الجاذبية.*
- *تستخدم الحيوانات الطائرة الهواء للدعم.*

1-47 أنواع الأجهزة الهيكلية

تسحب العضلات ضد شيء معين لإحداث تغير ينتج الحركة. يحتاج هذا بالضرورة إلى شكل من أشكال الدعم يقوم بـه الجهاز الهيكلي. يميز علمـاء الحيوان ثلاثة أنواع من الجهـاز الهيكلي لدى الحيوانات، هي: الهيكل الهيدروسـتاتيكي، والهيكل الخارجي، والهيكل الداخلي.

يستخدم الهيكل الهيدروستاتيكي ضغط الماء داخل جدار الجسم

يوجد الهيكل الهيدروستاتيكي بشكل أساسي في أجسام اللافقريات الأرضية الرخوة كدودة الأرض، والبزاق، واللافقريات المائية الرخوة؛ كقنديل البحر، والحبار، والإخطبوط، وغيرها.

عمل الجهاز العضلي الهيكلي في دودة الأرض

يوجد في هذه الحيوانات تجويف مركزي مليء بالسائل، ومحاط بمجموعتين من العضلات في جدار الجسم: العضلات الدائرية الموجودة بشكل قطع متكررة على طول الجسم، والعضلات الطولية التي تعاكس في عملها تأثير العضلات الدائرية.

تعمل العضلات على السائل الموجود في التجويف المركزي الذي يمثل الهيكل الهيدروستاتيكي. عند بدء الحركة الموضعية (الشكل 47-1) تنقبض العضلات الدائرية الأمامية ضاغطة بذلك على السائل الداخلي، فتنتج بذلك قوة تجعل مقدمة الجسم رفيعة. وبذلك، فإن جدار الجسم يمتد إلى الأمام.

توجد في أسفل جسم الدودة تراكيب شوكية دقيقة، تدعى الأهلاب أو الأشواك **Chaetae**. فعندما تعمل العضلات الدائرية، تسحب الأشواك في تلك المنطقة في اتجاه الجسم، فتفقد الأشواك الاتصال بالأرض. وهذا يؤدي إلى انتشار نشاط العضلات الدائرية إلى الخلف قطعة قطعة، لتشكل موجه انقباض تتجه إلى الخلف.

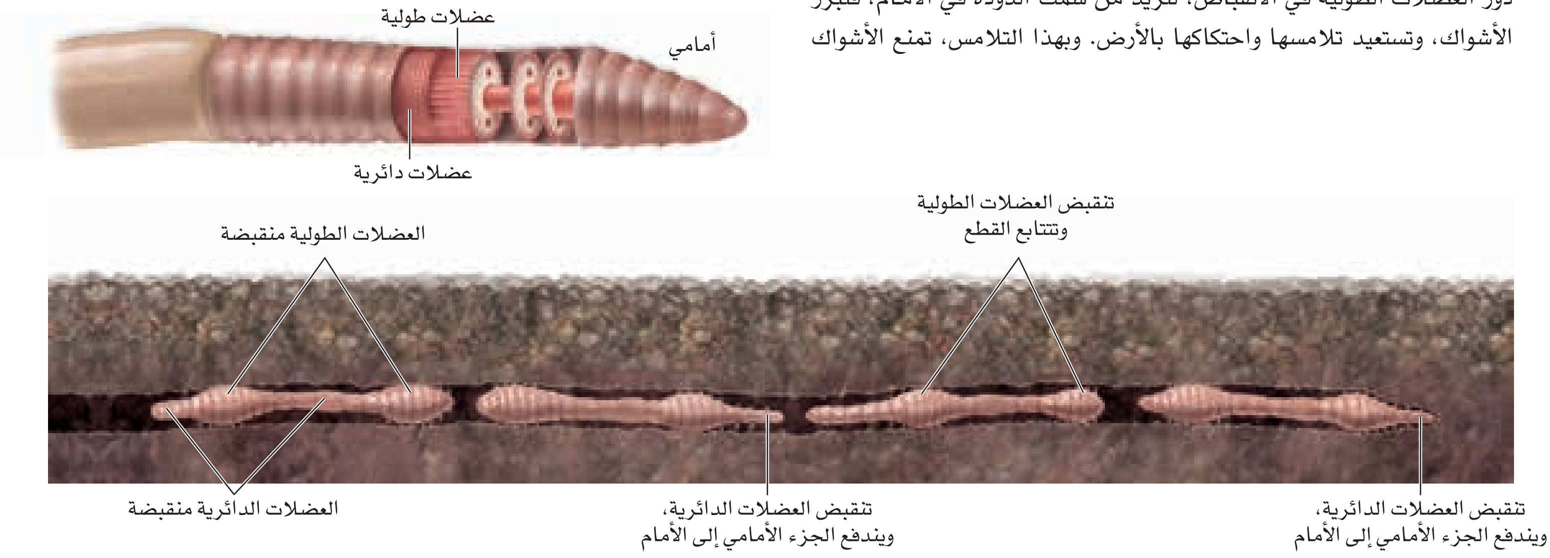
وعندما تستمر موجة الحركة تلك، ترتخي العضلات الدائرية في الأمام، ليبدأ دور العضلات الطولية في الانقباض، لتزيد من سمك الدودة في الأمام، فتبرز الأشواك، وتستعيد تلامسها واحتكاكها بالأرض. وبهذا التلامس، تمنع الأشواك ذلك الجزء من الدودة من الانزلاق إلى الخلف. وتستمر هذه الحركة الموضعية الناجمة عن أمواج من الانقباض للعضلات الدائرية، يتبعها انقباض العضلات الطولية، فتتحرك الدودة إلى الأمام.

عمل الجهاز العضلي الهيكلي في اللافقريات المائية

تستخدم بعض الحيوانـات البحريـة طريقـة للحركـة معتمـدة علـى السـائل، هـذه لا تنطبق بشـكل مثالـي مع تعريـف الحركـة الموضعية باسـتخدام الهيكل الهيدروسـتاتيكي. وهنا يتم إطلاق (قذف) السـائل الذي تـم أخذه من المحيط، بطريقة يسميها بعضهـم القذف أو النفث jetting. ومثال ذلك الحركة في قنديل البحـر الـذي يحتوي علـى جزأين: جرس فيه ألياف منقبضـة، **وكتلـة هلامية mesoglea** تملأ معظم تجويف جسـم الحيوان (الشكل 47-2 أ). تُنتج الألياف المنقبضـة نبضات منتظمة تؤدي إلى عصر الجرس. وتؤدي كل عملية انقباض إلى إخراج كمية من الماء الموجود داخل الجرس.

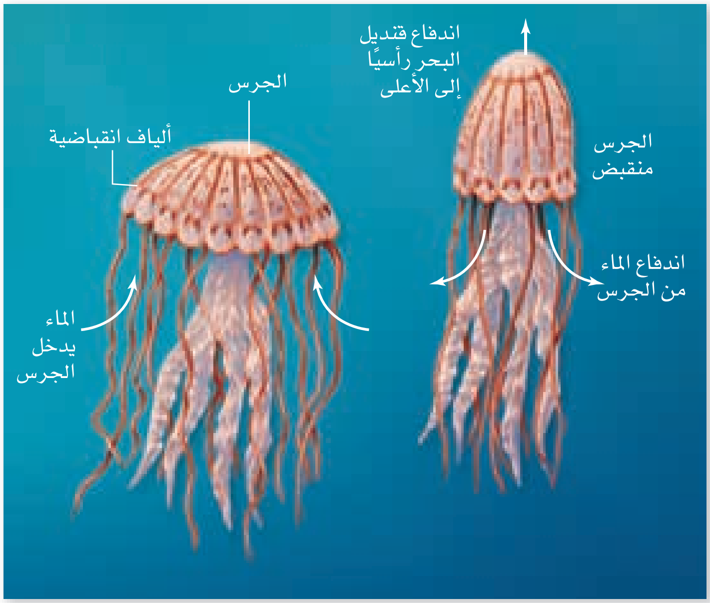
إن عملية نفث الماء ليست قوية، ولكنها كافية لإبقاء قنديل البحر طافيًا على سطح الماء بشكل أفقي متوازن، معتمدًا على درجة انحناء الجرس. إضافة إلى ذلك، فإن عملية الانقباض تضغط الطبقة الوسطى التي تعود لوضعها بسبب مرونتها، ما يعيد الجرس لشكله المفتوح بالكامل.

إن الحركة اللطيفة لقنديل البحر لا تُعدّ شيئًا مقارنة بحركة الحبار. يستخدم الحبار الحركة التموجية لزعانفه لأغراض السباحة. وكذلك يستخدم طريقة السباحة النفاثة القوية، كما في حالة قنديل البحر، ولكن باستخدام ماء البحر بدلًا من السائل داخل جسمه. يوجد في داخل عباءة الحبار تجويف مركزي كبير، يمكن ملؤه بالماء (الشكل 47-2 ب). ولا يدخل الماء إلى تجويف الجسم من خلال السيفون، ولكن من خلال فتحة صغيرة جانبية واقعة بين الرأس والعباءة.

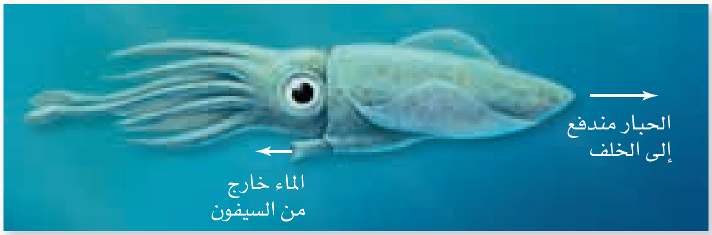


الشكل 47-1

الحركة عند دودة الأرض. يُستخدم الهيكل الهيدروستاتيكي في دودة الأرض لتحريك السائل الموجود في تجويف الجسم المقسم إلى حلقات، ويؤدي هذا إلى تغيير شكل الحيوان. عندما تنقبض العضلات الدائرية في جدار جسم الدودة، يرتفع الضغط على السائل داخل تجويف الجسم. في الوقت نفسه، ترتخي العضلات الطولية، ويصبح الجسم مستطيلًا ورفيعًا. عندما تنقبض العضلات الطولية، ترتخي العضلات الدائرية، وتمتد الأشواك على السطح البطني للدودة لتثبت الجسم، وتمنع الانزلاق إلى الخلف. إن تتابع موجة انقباض العضلات الدائرية، ثم انقباض العضلات الطولية على طول الجسم، يؤدي إلى حركة الدودة إلى الأمام.



أ.



ب.

الشكل 47-2

السابحات النفاثة: قنديل البحر والحبار. **أ.** يسبح قنديل البحر من خلال انقباضات الجرس الذي يدفع الماء خارجًا إلى أسفل. **ب.** يستطيع الحبار ملء تجويف العباءة بماء البحر، ثم يدفعه بقوة إلى الخارج خلال السيفون، ليندفع الحيوان إلى الخلف.

تقوم العضلات التي تمر خلال العباءة بتقليل سمكها، ويؤدي ذلك إلى تمدد التجويف الداخلي. ويدخل الماء نتيجة لذلك، ولكنه يمنع من النفاذ إلى الخارج عن طريق الصمام الموجود في فتحة دخول الماء. بعد ذلك، تنقبض العضلات الدائرية في العباءة، فتدفع الماء بقوة إلى الخارج من خلال السيفون، ويندفع الحيوان بقوة إلى الخلف. تُعدّ الحركة النفاثة السريعة طريقة للهرب السريع، ويساعد على ذلك الانقباض السريع للعضلات الدائرية، ما يسمح للحبّار بالانطلاق بسرعة تعادل سرعة أسرع الأسماك البحرية.

يتكون الهيكل الخارجي من غطاء خارجي صلب

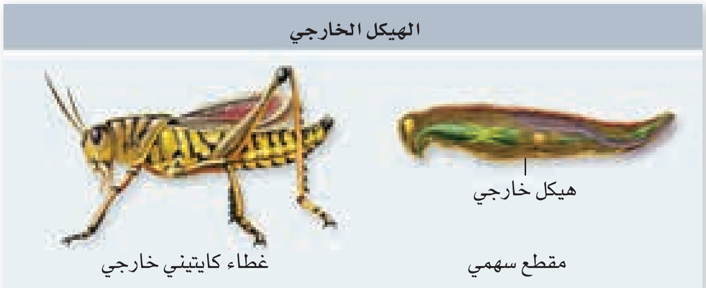
يحيط الهيكل الخارجي بالجسم كعلبة صلبة قاسية. تمتلك الحيوانات المفصلية كالقشريات والحشرات هيكلًا خارجيًّا مكونًا من مركب عديد التسكر يدعى الكايتين *chitin* (الشكل 47-3 أ). وكما تعلمت في فصول سابقة، فإن الكايتين موجود في جدر الخلايا عند الفطريات والأوليات، إضافة إلى الهيكل الخارجي عند الحيوانات المفصلية.

يقاوم الكايتين عملية الانثناء، ويعمل من ثم كقالب هيكلي للجسم، إضافة إلى وظيفته في حماية الأعضاء الداخلية، والتصاق العضلات الموجودة داخل صفائح الهيكل الخارجي به. وحتى يتمكن الحيوان من النمو، لا بد له من طرح الهيكل الخارجي دوريًّا (انظر فصل الـ 34). ويصبح الحيوان عرضة للافتراس، ريثما يتكون هيكله الخارجي من جديد (أكبر عادةً). وتختبئ السلطعونات وجراد البحر عادة في أثناء عملية طرح الهيكل الخارجي. وإذا لم تطفُ هذه الحيوانات عن طريق الماء، فإن الحيوانات الأكبر والأثقل تتكمش بسبب ثقلها خلال هذه العملية.

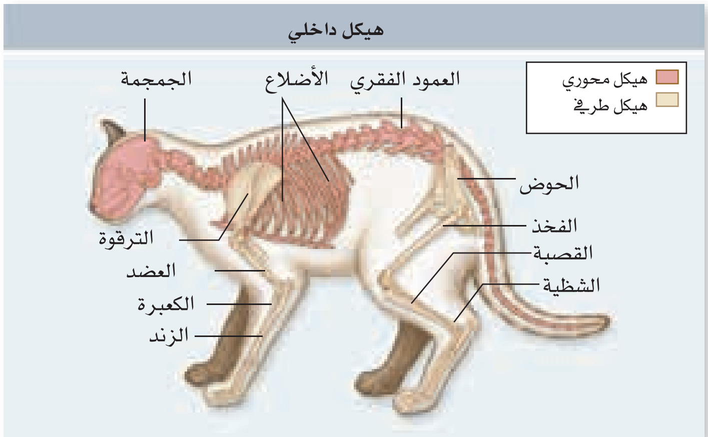
وللهيكل الخارجي سيئات أخرى: إن الهيكل الكايتيني ليس بقوة الهيكل العظمي الداخلي. وهذه الحقيقة أدت إلى تحديد حجم الحشرة، لكن هناك شكلًا أكثر أهمية من أشكال القصور. ويتمثل ذلك في الجهاز التنفسي للحشرة المكون من فتحات في جدار الجسم تقود إلى أنابيب صغيرة. وعندما يكبر حجم الحيوان أكثر من حد معين، ينعدم التناسق بين الحجم الداخلي لهذه الأنابيب وحجم الجسم، ويثقل هذا كاهل هذا النوع من الأجهزة التنفسية. وأخيرًا، وعندما تكون العضلات ملتصقة من الداخل بالهيكل الخارجي، فإنه لا يمكنها النمو في الحجم والقوة مع الاستخدام المتزايد، مقارنة بالعضلات المرتبطة بالهيكل الداخلي للحيوانات الأخرى.

يتكون الهيكل الداخلي من أعضاء داخلية صلبة

الهيكلُ الداخليُّ Endoskeleton الموجود في الفقريات وشوكيات الجلد صلبٌ، يمثل هيكلًا أو إطارًا للجسم، ويقدم سطوحًا لارتباط العضلات. يتكون الهيكل الداخلي لشوكيات الجلد مثل قنفذ البحر، ودولار الرمل، من هيكل مكون من مادة الكالسيت Calcite، وهي شكل من كربونات الكالسيوم المتبلورة.



أ.



ب.

الشكل 47-3

الجهاز الهيكلي الخارجي والداخلي. أ. تمتلك المفصليات غطاء خارجيًّا صلبًا وقويًّا، مكوّنًا من مادة الكايتين، ويمثل هيكلها الخارجي. **ب.** أما الفقريات كالقط، فعندها هيكل داخلي مكون من العظام والغضروف. بعض العظام الرئيسة معلمة بأسمائها.

ويختلف مركب الكالسيوم هذا عن ذلك الموجود في العظام الذي يعتمد على فوسفات الكالسيوم.

النسيج الهيكلي في الفقريات

يشتمل الهيكل الداخلي في الفقريات على نسيج ضام ليفي كثيف، إضافة إلى النسيج الضام الأكثر صلابة، أي الغضروف أو العظم (انظر الفصل الـ 43). الغضروف نسيج قوي به درجة من المرونة، وتظهر أهميته في وظيفته كحشوة لنهايات العظام، حيث تلتقي مع بعضها عند المفاصل. ومع أن هناك حيوانات كبيرة الحجم ونشيطة تمتلك هيكلًا غضروفيًّا بشكل كامل مثل قرش البحر، فإن العظم هو المكون الرئيس في الهيكل عند الفقريات؛ العظم أصلب من الغضروف، ولكنه أقل مرونة منه.

تركيب الهيكل عند الفقريات

يتكون الهيكل الداخلي للفقريات من شقين؛ محوري وطرفي (الشكل 47-3 ب). وكما يدل الاسم، فإن عظام الهيكل المحوري **Axial skeleton** تمثل محور الجسم ابتداءً من الجمجمة في مقدمة الجسم وانتهاءً بالذيل في المؤخرة. إضافة إلى الجمجمة، فإن الهيكل المحوري يشتمل على الفقرات والأضلاع وعظمة القص. وتدعم هذه العظام الجسم كهيكل رئيس، وتسمح بحركة الفكين وانحناء الجسم. كذلك تقدم حماية لأعضاء الجسم كالرأس، والرقبة، والجذع.

أما **الهيكل الطرفي Appendicular skeleton** فيشتمل على عظام الأطراف (في الأسماك عظام الزعانف) المرتبطة بالحزام الصدري (الأطراف الأمامية) والحزام الحوضي (الأطراف الخلفية). يرتبط الحزام الصدري عند الأسماك العظمية بالجمجمة. ويختفي هذا الاتصال بين الرأس والحزام الصدري عند الفقريات التي تعيش على اليابسة، حيث يلتحم الحزام الصدري بالأضلاع عن طريق عضلات ونسيج ضام ليفي. في بعض هذه الفقريات، يلاحظ أن الحزام الحوضي مرتبط بواحدة أو أكثر من الفقرات العجزية المختصة. وهذه الحالة غير موجودة عند الأسماك التي تفتقر إلى الفقرات العجزية في عمودها الفقري.

هناك ثلاثة أنواع من الهيكل الداخلي عند الحيوان، هي: الهيكل الهيدروستاتيكي، والهيكل الخارجي والهيكل الداخلي. يوجد الهيكل الهيدروستاتيكي عند الديدان واللافقريات البحرية. أما الهيكل الخارجي للحشرات فيتكوَن من الكايتين الذي يتم التخلص منه بشكل دوري عند نمو الحيوان. في حين يتكون الهيكل الداخلي في الفقريات من نسيج ضام ليفي كثيف، هو العظم أو الغضروف، وينتظم في شقين؛ محوري وطرفي.

2-47 نظرة فاحصة على العظم

العظم نسيج صلب ومرن تتميز به الحيوانات الفقرية. ظهر هذا النسيج الضام في البداية منذ أكثر من 520 مليون سنة خلت في مخلوقات شبيهة بالحنكليس، تدعى كونودونت Conodont (جذر السن). ومنذ ذلك الوقت، توجد العظام بأشكال متعددة في مجموعات حيوانية مختلفة، بما في ذلك الحنكليس الحقيقي، وهو تحت مجموعة نشأت بعد ذلك بملايين السنين.

تقسم العظام إلى مجموعتين بحسب طريقة تكوينها الجنيني

يمكن تقسيم العظام إلى مجموعات عدة، وبحسب طرق مختلفة. أكثر النظم استخدامًا هو الاعتماد على طريقة نمو العظم وتطوره الجنيني. هناك طريقتان أساسيتان، هما: التكوين داخل الغشائي *Intramembranous development*، وهي الطريقة الأبسط في النمو، والأخرى التكوين الغضروفي الداخلي *Endochondral development*، وهي الطريقة الأكثر تعقيدًا.

التكوين داخل الغشائي *Intramembranous development*

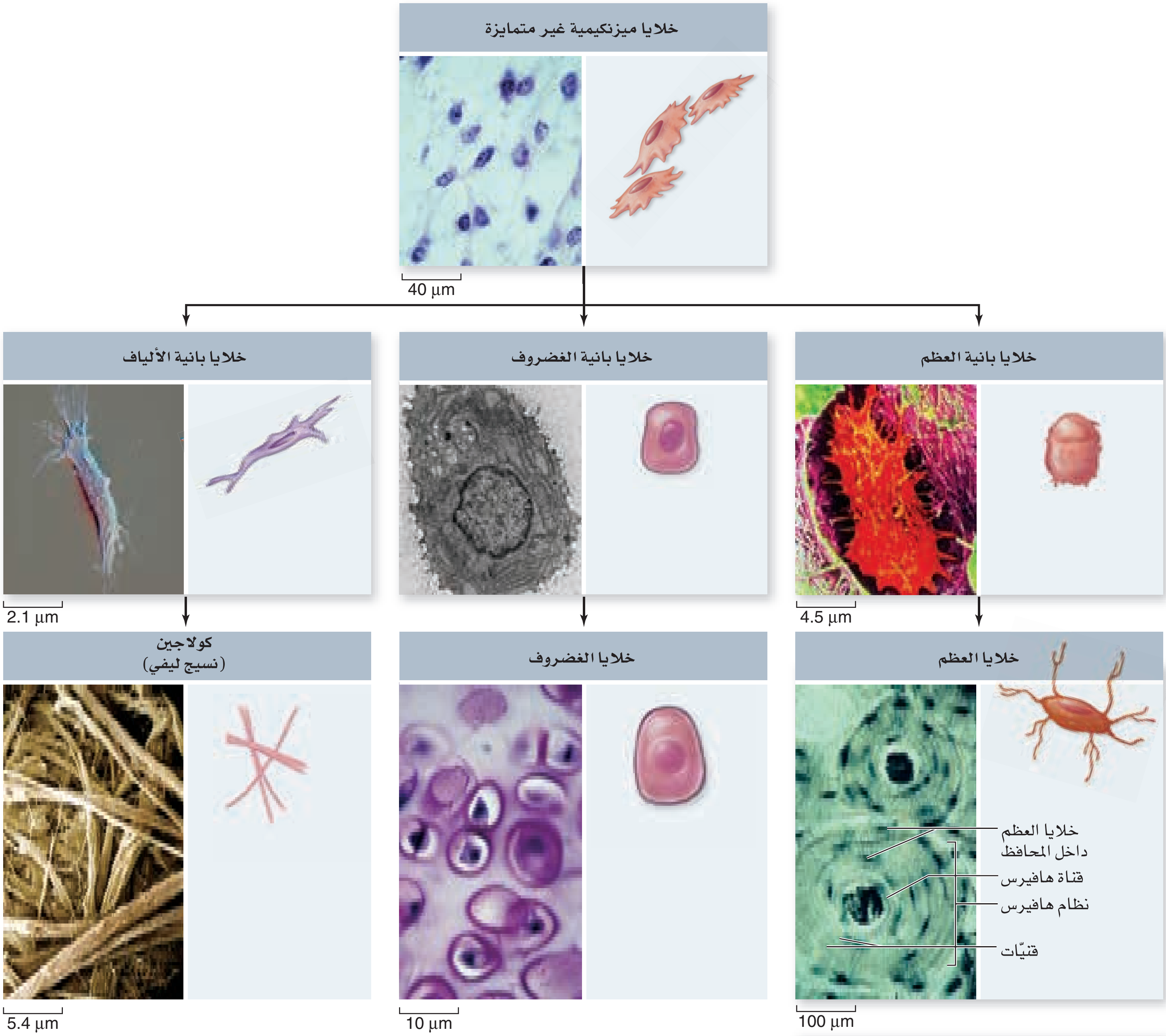
يتكون العظم هنا في طبقات داخل النسيج الضام، وتتكون عظام كثيرة بهذه الطريقة خاصة الجزء الخارجي من الجمجمة.

يبدأ تكوين العظام ونموها بالتكوين داخل الغشائي بشكل نموذجي في أدمة الجلد. وخلال تكون الجنين، تتكون الأدمة بشكل أساسي من **النسيج الميزنكيمي Mesenchyme** الذي يملأ فراغ الجسم، وهو نسيج ضام مفكك مكون من خلايا ميزنكيمية غير متمايزة، ومن غيرها من الخلايا المنبثقة عنها، إضافة إلى ألياف الكولاجين. بعض هذه الخلايا غير المتمايزة تكمل نموها لتصبح خلايا متخصصة تسمى **خلايا بانية العظم Osteoblasts** (الشكل 47-4). تصطف هذه الخلايا على طول خيوط الكولاجين، وتفرز أنزيم محلل الفوسفات القلوي، الذي يسبب تكوين أملاح فوسفات الكالسيوم على شكل بلّورات تسمى **هيدروكسي أباتيت Hydroxyapatite**، وهذه البلّورات تعمل على تغطية خيوط الكولاجين.

وتعطي بلورات هيدروكسي أباتيت العظم صلابته، في حين تأتي المرونة من ألياف الكولاجين، فيصبح العظم صلبًا، ولكنه هش بدرجة خطيرة. يحتوي العظم النموذجي حجمين متساويين من الكولاجين وهيدروكسي أباتيت، ويشكل الأخير نحو 65% من وزن العظم.

وخلال تكوين خلايا بانية العظم لبلّورات العظم، يصبح بعض هذه الخلايا محاطًا بالكامل بحشوة العظم، فتتحول الخلايا عندها إلى **خلايا العظم Osteocytes**. وقد يحصل تحول كبير في شكلها ووظيفتها، فهي توجد في فراغ ضيق يسمى **المحفظة Lacuna**، ويتفرع من كل محفظة **قُنيَّات صغيرة Canaliculi**، تعطي المحفظة شكلًا نجميًّا، وتوفر إمكانية اتصال كل خلية عظم بالخلية المجاورة لها (الشكل 47-4). بهذه الطريقة، يشترك كثير من الخلايا في العظم في الاتصال بين الخلوي.

عندما ينمو العظم داخل الغشائي يتغير شكله. ويمكن تمثيل ذلك بما يحصل عند تصنيع وعاء من الصلصال الصغير. فإذا أردنا زيادة حجمه، فلا يكفي إضافة الصلصال إليه من الخارج، بل لا بد من إزالة جزء من الصلصال من الداخل أيضًا. فنمو العظم يحتاج أيضًا إلى إعادة البناء والتشكيل، حيث تتم إضافة نسيج من جهة، وإزالة نسيج آخر من جهة أخرى. وإزالة النسيج أو تحليله هي وظيفة **خلايا هادمة العظم Osteoclasts**، التي تكونت من خلال اندماج خلايا وحيدة (نوع من أنواع خلايا الدم البيضاء) لتتشكل خلايا كبيرة متعددة الأنوية، وظيفتها تحطيم نسيج العظم.



الشكل 47–4

يرجع أصل هذه الخلايا إلى الخلايا الميزنكيمية الجنينية غير المتمايزة، التي تعطي أنواعًا متعددة من الخلايا ذات الوظائف المختلفة. فخلايا بانية الألياف تنتج الكولاجين، والخلايا بانية الغضروف تنتج الغضروف، وتتحول إلى خلايا الغضروف، أما الخلايا بانية العظم فهي خلايا تكّون العظم. وعندما تصبح الخلايا بانية العظم محصورة داخل نسيج العظم، فإنها تتحول إلى خلايا العظم. وهي تظهر في مقطع من العظم داخل نظام هافيرس، وبين أجزائه. تقع خلايا العظم داخل فراغ ضيق يسمى المحفظة. تخرج من المحفظة قنيّات صغيرة ترتبط بالمحافظ الأخرى، وهي تحتوي أذرع خلايا العظم. الخلايا هادمة العظم لا يرجع أصلها إلى الخلايا الجنينية كباقي الخلايا في نسيج العظم، بل تنتج من اندماج الخلايا الوحيدة، التي هي نوع من خلايا الدم البيضاء.

التكوين الغضروفي الداخلي *Endochondral development*

تتكون بهذه الطريقة العظام التي تكوّن الشكل العام للجسم، وتوجد في مناطق عميقة داخل الجسم، مقارنة بالنوع السابق (داخل الغشائي). ومثال ذلك: الفقرات، والأضلاع، وعظام الكتف، وعظام الحوض، والعظام الطويلة كعظام الأطراف، والعظام الداخلية للجمجمة. يبدأ هذا العظم بنمو غضروفي صغير، يأخذ شكلًا بدائيًّا لشكل العظمة التي سوف تتكوّن.

يأتي تكوين العظم هنا بإضافته إلى خارج النموذج الغضروفي، في أثناء إحلال العظم محل الغضاريف الداخلية. يُنتج العظم المضاف إلى الخارج في هذا النموذج في غمد ليفي يغلف الغضروف. يكون الغمد قويًّا، ويتكون من ألياف الكولاجين، ويحتوي أيضًا على خلايا ميزنكيمية غير متمايزة. تظهر خلايا بانية العظم، وتنتظم على طول الألياف في الجزء الأعمق من الصفيحة. وعندها يتكون العظم بين الصفيحة والغضروف. تشبه هذه العملية ما يحدث في الأدمة خلال تكوين العظم داخل الغشائي.

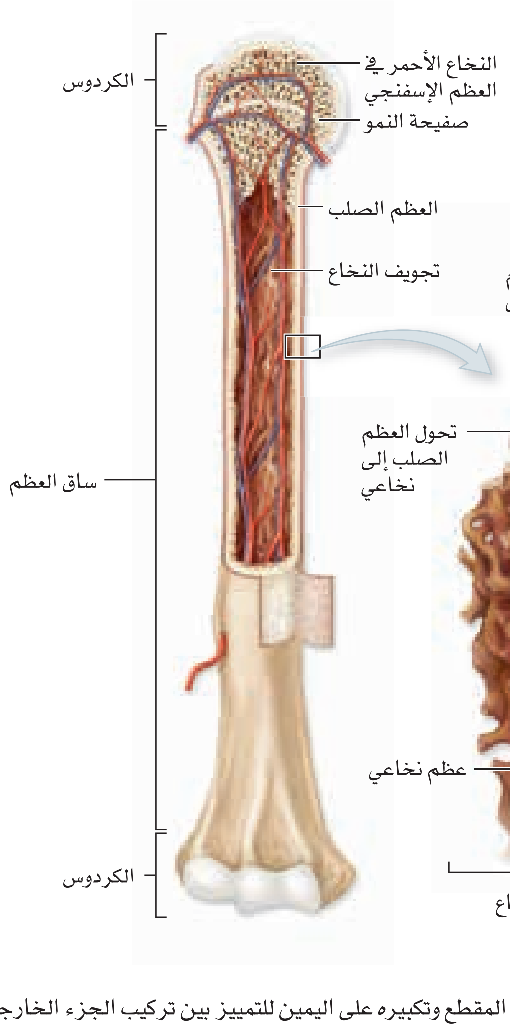
وبينما يتشكل العظم في الخارج، فإن الغضروف الداخلي يبدأ بالتكلس. ويبدو أن مصدر الكالسيوم هو خلايا الغضروف نفسها. وبحصول التكلس، فإن النسيج الغضروفي يتكسر إلى أجزاء صغيرة. وتبدأ الأوعية الدموية في الصفيحة الخارجية، التي أصبحت تسمى **سمحاق العظم Periosteum**، بشق طريقها بقوة من خلال الغلاف الخارجي للعظم المتكون، وتستقر داخل النموذج الغضروفي، لتساعد على التخلص من المواد المترسبة في الداخل. كذلك تتحول خلايا بانية العظم إلى خلايا العظم، وتنتج خلايا هادمة العظم بطريقة مشابهة لما حصل في نوع العظم السابق.

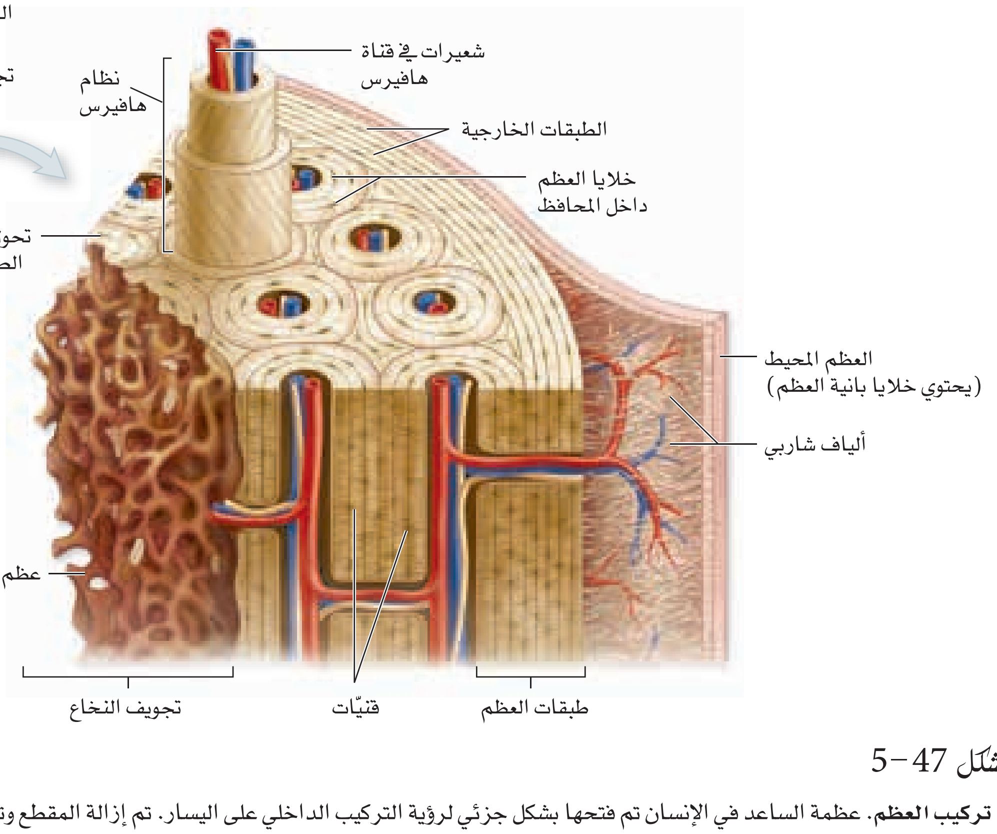
إن الزيادة في سمك العظم تنتج عند إضافة نسيج العظم تحت سمحاق العظم، وإعادة تشكيله من الداخل عن طريق الخلايا هادمة العظم. أما الزيادة في الطول هنا فهي أكثر تعقيدًا؛ خذ مثلًا زيادة طول عظمة الساعد في الثدييات، وهي من العظام الطويلة. تحتوي هذه العظمة على ساق **Shaft** رفيعة، ونهايات عريضة تسمى الكردوس **Epiphysis** (الشكل 47-5).

إن الغضروف المتبقي بعد استبدال العظم بالغضروف، يُعدّ ضروريًّا ليستكمل العظم نموه ووظيفته. فالغضروف المتبقي على سطوح الكردوس يشكل وسادة عند سطح نهايتي العظمة التي تلامس العظام الأخرى في المفصل.

تحتوي مناطق أخرى على غضاريف، تبقى ما دام العظم في مرحلة نمو فقط. وتمثل هذه صفيحة نمو الكردوس *Epiphyseal growth plate*، التي تفصل كردوس العظمة عن ساقها. ويمكن تلخيص ما يحدث في الصفيحة بما يأتي:

1. خلال نمو العظام الطويلة، يكبر الغضروف في منطقة صفيحة النمو بشكل طولي ليزيد من سمك الصفيحة.
2. هذا النمو يدفع الكردوس بعيدًا عن ساق العظمة، ما يزيد من طولها.
3. في الوقت نفسه، يحدث تكلس للغضاريف من جانب ساق العظم، وتحيط بذلك صفيحة النمو الغضروفي، وبذلك فإن عظم الساق يزداد في الحجم. وإذا كان نمو الغضروف في السمك أسرع من عملية التكلس، يبقى جزء من الغضروف دون تكلس، ويزيد العظم طولًا. بعد ذلك، يبطؤ نموّ الغضروف، وتغلب عليه عملية التكلس التي تعمّ أجزاء العظم كله.





الشكل 47-5

تركيب العظم. عظمة الساعد في الإنسان تم فتحها بشكل جزئي لرؤية التركيب الداخلي على اليسار. تم إزالة المقطع وتكبيره على اليمين للتمييز بين تركيب الجزء الخارجي الصلب للعظمة، والجزء الإسفنجي الداخلي للعظمة الواقع في مركزها، ويبطن تجويف اللب. يمكن رؤية تفاصيل الطبقات الأمامية إضافة إلى قناة هافيرس وخلايا العظم داخل المحافظ.

يتوقف نمو العظم عند الإنسان في مرحلة متأخرة من المراهقة. وينطبق هذا فقط على نمو العظمة الطولي، وليس النمو في السمك، فيمكن زيادة سمك الساق بإضافة عظم تحت نسيج السمحاق.

يحتوي العظم على أوعية دموية وأعصاب

تحتوي العظام في أثناء النمو على مصدر داخلي للدم في معظم الأحيان، وخاصة حالة التكوين الغضروفي الداخلي. لكن مصدر الدم هذا قد لا يبقى بعد اكتمال نمو العظمة. عند الثدييات، تحتفظ العظام التي تنمو بطريقة التكوين الغضروفي الداخلي بأوعية الدم الداخلية، وتسمى العظام في هذه الحالة **العظام الوعائية Vascular bones**. توجد العظام الوعائية أيضًا في كثير من الزواحف، والقليل من البرمائيات. تحتوي العظام الوعائية خلايا العظم وكثير منها وعائية، وتتميز بأنها تبقى نشيطة وفعالة (الشكل 47-5).

تتميز العظام في الأسماك والطيور بأنها **لاوعائية Avascular**، ولا تحتوي على خلايا عظم، وبذلك فهي عظام لاخلوية *Acellular bones*. هذه العظام اللاوعائية واللاخلوية خاملة وغير فعالة باستثناء منطقة السطح، حيث يوجد نسيج السمحاق والخلايا الميزنكيمية القادرة على إصلاح العظم وقت الحاجة بداخله.

الكثير من العظام، وخاصة ذات التكوين الغضروفي الداخلي الطويلة تحتوي تجويفًا مركزيًّا يسمى الفجوة النخاعية *Medullary cavity*. في كثير من الفقريات، تحتوي الفجوة النخاعية على نخاع العظم، وهو مركز تصنيع خلايا الدم الحمراء، وعندها تسمى **فجوة النخاع Marrow cavity**. لا تحتوي كل الفجوات النخاعية على نخاع العظم. فالطيور ذات العظام الخفيفة تحتوي فجوة داخلية كبيرة دون نخاع عظم، فهي تعتمد على الخلايا الجذعية الموجودة في أماكن أخرى من الجسم لإنتاج خلايا الدم الحمراء.

يختلف نسيج العظم المبطن للفجوة النخاعية عن العظام الملساء والصلبة الموجودة على السطح الخارجي. واعتمادًا على الكثافة والتركيب، تم تقسيم العظام إلى ثلاث مجموعات، هي: **العظام الصلبة** (المصمتة) **Compact bone**، **والعظام النخاعية Medullary bone** التي تبطن الفجوة الداخلية، **والعظام الإسفنجية Spongy bone** ذات التركيب الشبيه بخلايا العسل، وتشكل الجزء الأساسي من الكردوس محاطًا بغلاف من العظم الصلب.

العظام الصلبة والإسفنجية تسهمان في قوة العظم، أما العظام النخاعية فهي محاطة بنسيج رقيق يُسمى **السمحاق الداخلي Endosteum**، الذي لا يحتوي على الكولاجين، ولكن يمكن أن يحتوي على أجزاء أخرى مثل الخلايا الميزنكيمية.

تحتوي العظام الوعائية على تركيب داخلي منتظم يُسمى **نظام هافيرس Harversian system**. تحت الطبقة الخارجية الأساسية، تترتب عظام الغضروف الداخلي بشكل طبقات دائرية متحدة المركز، تُسمى طبقات هافيرس *Harversian lamellae*. تتمركز هذه الطبقات حول قنوات ضيقة تُسمى قنوات هافيرس *Harversian canals*، التي تجري موازية لطول العظمة. يمكن أن تحتوي قنوات هافيرس على ألياف عصبية، ولكنها تحتوي دومًا على أوعية دموية، تبقي على خلايا العظم حية على الرغم من أنها مدفونة داخل حشوة العظم.

تتكون هذه الأوعية الدموية من شرايين وأوردة صغيرة، وغالبًا شعيرات دموية، حيث ترتبط بأوعية أكبر تمتد داخليًّا من السمحاق الخارجي، والسمحاق الداخلي، وتسير في قنوات عمودية بالنسبة إلى قناة هافيرس.

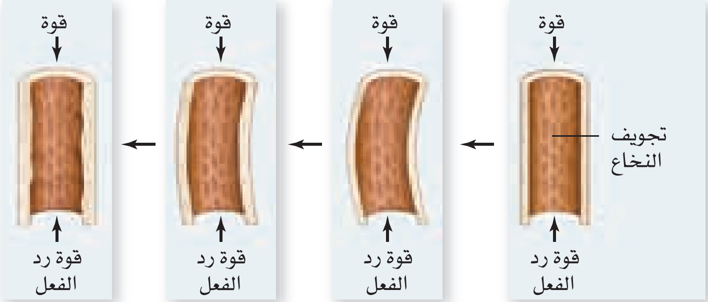
إمكانية إعادة بناء العظام تسمح لها بالاستجابة للاستعمال أو للإهمال

من السهل علينا، التفكير في أن العظام خاملة، خاصة ونحن لا نراها إلا وهي على هيئة هيكل عظمي لحيوان نافق. لكنها كأي جزء آخر من الجسم، كالعضلات والجلد، قابلة للتغير بحسب الضغوط البيئية، وإن العظم نسيج ديناميكي يستطيع التغير وَفق ما هو مطلوب منه.

فالتأثيرات الميكانيكية كالضغط على المفاصل، أو القوة الناتجة عن انقباض العضلات على أجزاء وخواص للعظم، وتأثيرات أخرى قد تشكل جميعها عوامل إعادة تشكيل ونمذجة، لا تغير شكل العظم فقط في أثناء التطور الجنيني، ولكن بعد الولادة أيضًا. واعتمادًا على اتجاه القوى المؤثرة في العظم ومقدارها، فإن سمك العظم قد يزداد، وقد يتغير حجم خصائص السطوح التي ترتبط بها العضلات والأوتار والأربطة وشكلها كذلك. وقد تتغير التراكيب العظمية الصغيرة التي تشكل العظم الإسفنجي. إن النشاط الرياضي، أو استخدام العضلة المعدة للقيام بوظيفة معينة لا يؤثر في العضلة فقط، ولكنه أيضًا يزيد من كمية الأوعية الدموية والأنسجة الليفية الضامة، ويصبح الهيكل العظمي أغلظ وأصلب بزيادة سمك العظم وقوته.

إن ظاهرة **إعادة التشكيل Remodeling** تحدث في العظام جميعها، ولكنها تظهر بشكل أفضل في العظام الطويلة. إن القوى الصغيرة قد لا تؤثر في العظم، ولكن القوة الكبيرة المتكررة قد تسهم في إعادة البناء (الشكل 47-6). فالقوة الكبيرة قد تعمل على ثني العظم إلى درجة لا يمكن للعين مشاهدتها دائمًا. فهذه القوى تعمل على تحفيز تكوين العظم، وزيادة سمك العظم الصلب. ومع زيادة السمك، فإن مقدار انحناء العظم سوف يقل ليمنع الانحناء بشكل كامل، وهنا يتم إيقاف تكون العظم عند هذه النقطة. وهذا مثال آخر على التغذية الراجعة السلبية.

إن عملية إعادة بناء العظم ليست مفهومة بشكل كامل. ولكن يمكن تفسيرها من خلال تركيب بلّورات هيدروكسي أباتيت نفسها. وهناك أنواع كثيرة من البلّورات



الشكل 47-6

تظهر الصورة مقطعًا بيانيًّا من عظم طويل كعظمة الساق. هذا المقطع وقع تحت تأثير قوة أدت إلى قوة رد فعل من الأرض، حيث تقف الساق.

أ . تحت تأثير قوة ضغط ضعيفة، فإن العظمة لا تنثني.

ب. إذا زادت القوة، وكان العظم الصلب غير سميك بما فيه الكفاية، فإن العظم سوف ينثني (الانحناء في الصورة مبالغ فيه للتوضيح).

ج. عند حدوث الضغط، فإن خلايا بانية العظم تحفَّز عند منطقة الثني لتقوم بإنتاج عظم إضافي. ومع إضافة عظم صلب جديد، يقلّ مقدار الانحناء.

د. عندما تضاف كمية كافية من العظم الصلب لمنع الانحناء، يتوقف إنتاج الخلايا بانية العظم، وتتوقف بذلك إضافة العظم الصلب.

يمكـن أن تغيـر موقعها بسـبب قـوى خارجية، ويـؤدي ذلـك إلى فقدان شـحنتها المحايـدة، حيث تصبـح مشـحونة. تُسـمى هـذه الظاهـرة **التأثيـر الكهربائي للضغط Piezoelectric effect**، حيـث يمكن للمؤثـر الميكانيكي التأثير في تركيب بلّورات الهيدروكسي أباتيت.

إن الشحنات الناتجة بالطريقة السابقة تعمل على تحفيز إنتاج خلايا بانية العظم، ومن ثم إنتاج عظم جديد في تلك المنطقة. وكما قلنا، فإننا لإعادة بناء العظم نحتاج إلى إزالته من مناطق أخرى، مستعينين بخلايا هادمة العظم، ولكن ما يحفزها غير معروف بصورة مؤكدة.

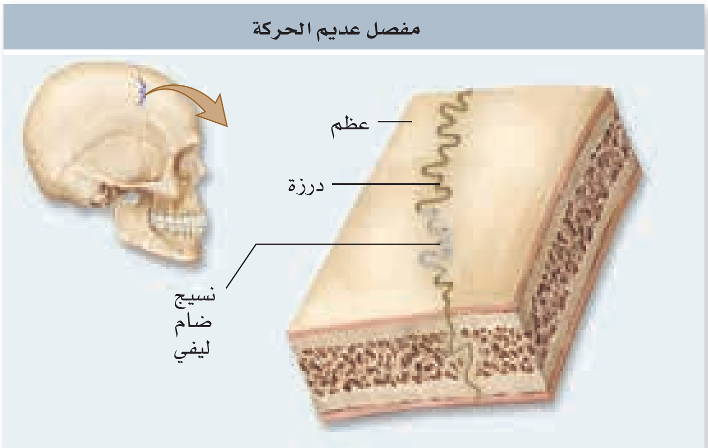
يمكن تقسيم العظم بحسب طريقة تكوينه الجنيني إلى عظم داخل غشائي، أو غضروفي داخلي. يتم إنتاج العظم عن طريق خلايا بانية العظم، التي ترتب نفسها في شرائط من الأنسجة الضامة، وتفرز بلّورات من فوسفات الكالسيوم تُسمى الهيدروكسي أباتيت. يتكون العظم المتخصص من تشكيلة من الكولاجين، وبلّورات هيدروكسي أباتيت. تحتوي الكثير من العظام دورة دموية داخلية، وخلايا حية ضمن مكوناتها. تتم عملية إعادة تشكيل للعظام استجابة لمؤثرات فيزيائية.

3-47 حركة المفاصل والعظام

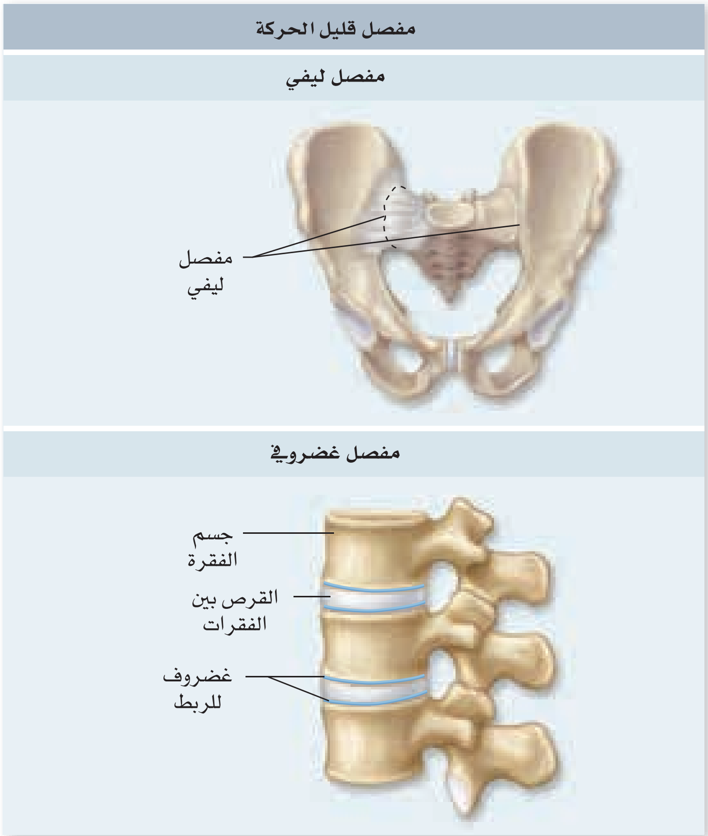
يتحرك الهيكل الداخلي بالقوة الناتجة عن الجهاز العضلي الهيكلي. ترتبط العضلات الهيكلية بالعظام بطرق عدة. فألياف العضلات ترتبط مباشرة بالسمحاق الخارجي في العظم أو النسيج الضام في العضلات الهيكلية لتشكل حبلًا ليفيًّا قويًّا يُسمى **الوتر Tendon** الذي يربط ألياف العضلة بسمحاق العظم. تحدث حركة الهيكل استجابة لانقباض العضلة عند **المفاصل Joints** أو أماكن الارتباط، حيث تلتقي عظمة بأخرى.

هناك ثلاثة أنواع رئيسة من المفاصل، هي:

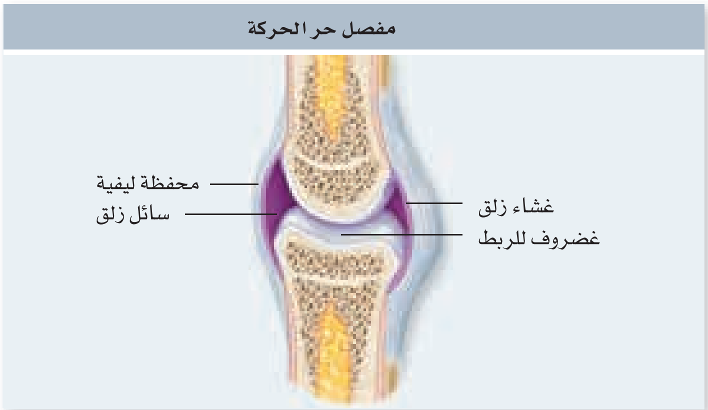
1. **المفاصل عديمة الحركة Immovable joints** التي تشمل الدرزات التي تربط عظام الجمجمة (الشكل 47-7 أ).
2. **المفاصل قليلة الحركة Slightly movable joints** التي تشمل نوعين اعتمادًا على المادة الرابطة بين العظمتين: الأولى تحتوي على نسيج



أ.



ب.



جـ.

الشكل 47-7

ثلاثة أنواع من المفاصل:

أ . الدرزات في الجمجمة مفاصل عديمة الحركة.

ب. مفاصل قليلة الحركة. وتشمل المفصل العجزي الحرقفي عند الثديات، وهو مفصل ليفي (أعلى) والمفاصل الغضروفية بين الفقرات (أسفل).

جـ. المفاصل حرة الحركة، وهي المفاصل الزلقة كمفاصل الأصابع.

ضام ليفي كتلك التي في المفصل العجزي الحرقفي، حيث يلتقي الحوض بالعمود الفقري، والثانية تحتوي على غضاريف كما في الأقراص بين الفقرات في العمود الفقري، حيث تعمل كوسادة ملطفة للحركة (الشكل 47-7 ب).

3. **المفاصل حرة الحركة Free movable joints** وهي شائعة عند الفقريات، وتدعى المفاصل الزلقة *Synovial joints*؛ لأن العظام تلتقي مع بعضها عن طريق محفظة (غشاء) زلقة *Synovial capsule* مليئة بسائل زجاجي يساعد على الانـزلاق. نهاية كل عظمة مغطاة بغضاريف، والجزء الخارجي للكبسولة الزلقة يتكون من ألياف سميكة قوية تُبقي العظام المتقابلة في موقعها. تتضمن المفاصل الزلقة مفاصل الأطراف، والفك، والأصابع (الشكل 47-7 ج).

تختلف المفاصل المتحركة في مدى الحركة بحسب نوعها

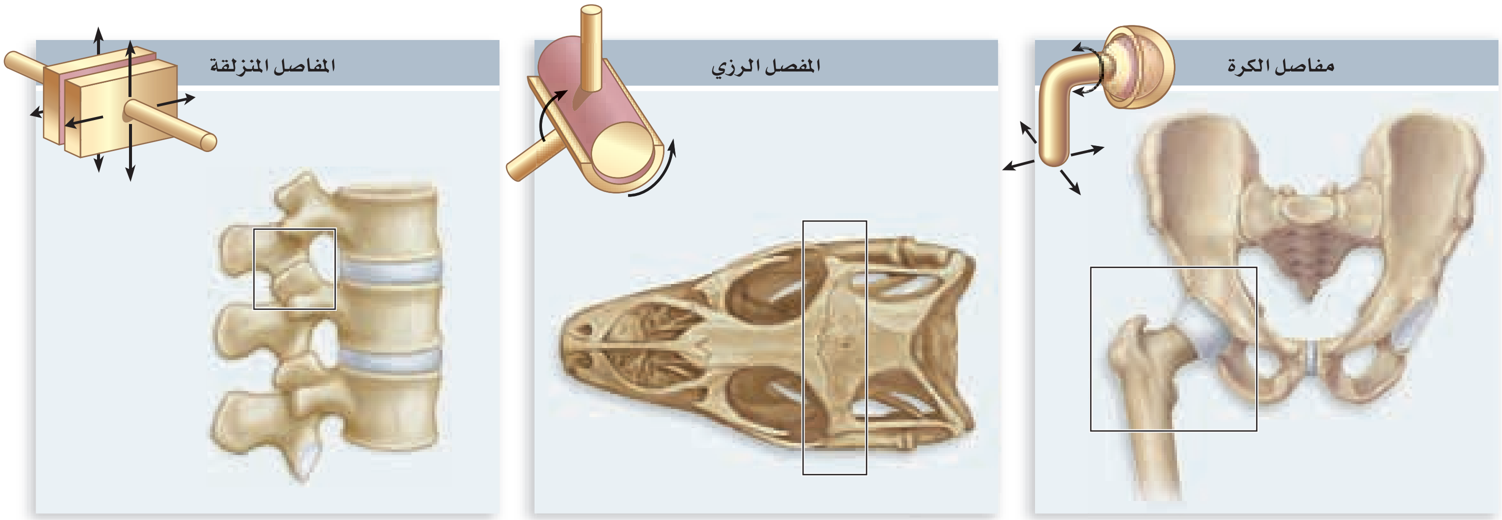
يحتوي كل مفصل في الهيكل على مدى مميز من الحركة، وأنماط الحركة الأربعة المعروفة، هي: الكرة والمحجر (الكرة والجيب)، والـرَّزِّي (ثنائي الاتجاه)، والمنزلق، والمركب.

مفاصل الكرة–المحجر Ball-and-socket تشبه تلك الموجودة في مفصل الورك، حيث تشكل عظمة الساق العليا الكرة التي تلائم المحجر الموجود في عظمة الحوض. يشكل هذا المفصل حركة عامة في الاتجاهات جميعها إضافة إلى التفاف الكرة ودورانها (الشكل 47-8 أ).

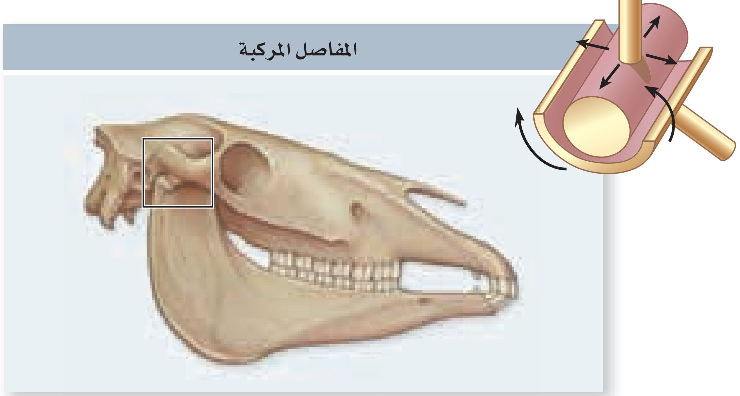
أبسط أنواع المفاصل هي **المفاصل الرزية** (ثنائية الاتجاه) **Hinge** كمفصل الركبة، حيث تقتصر حركة عظم الساق السفلى على الدوران إلى الأمام أو الخلف، دونما حركة جانبية. والمفصل الليفي الذي يشبه الدرزات في أعلى جمجمة السحلية هو أيضًا مثال على هذه المفاصل (الشكل 47-8 ب).

المفاصل المنزلقة Gliding joints توجد في جمجمة بعض الفقريات اللافقرية، وأيضًا بين النتوءات الجانبية للفقرات في الثدييات (الشكل 47-8ج). النتوءات الجانبية تكون على شكل أزواج، وتمتد من الأمام والخلف في كل فقرة. والنتوءات الأمامية تكون مائلة للأسفل قليلًا، وكل منها ينزلق على السطح الواقع تحتها للنتوءات الخلفية من الفقرة التي تليها. هذا المفصل الزلق والمنزلق يعطي ثباتًا للعمود الفقري، ويسمح في الوقت نفسه ببعض المرونة للحركة بين الفقرات.

المفاصل المركبة Combination Joint هي التي تمتلك صفات حركية موجودة في نوعين أو أكثر من المفاصل. وأفضل مثال على ذلك هو مفصل الفك في الثدييات، وهو مفصل زلق، ولكنه يختلف في نوع الحركة التي يسمح بها مقارنة مع باقي المفاصل الزلقة. فمفصل الفك في السحلية هو رَزِّي (ثنائي الاتجاه). أما الثدييات، فهي مختلفة؛ لأنها تقوم بطحن الطعام في الفم إلى أجزاء صغيرة، ثم تبتلعه خلافًا لباقي الفقريات التي تستطيع ابتلاع الضحية مرة واحدة، أو على شكل قطع كبيرة. ولكي تستطيع طحن الطعام وتقطيعه، فلا بد للفك السفلي من الحركة من جانب إلى آخر لحصول الاحتكاك والتلاقي بين الأسنان العلوية والسفلية بشكل جيد. ويمكن للفك السفلي أن ينزلق إلى الأمام والخلف لحد ما. في الوقت نفسه، يجب أن يمتلك مفصل الفك شكلًا قريبًا من شكل المفصل الرزي ليسمح للفم بالفتح والإغلاق. وعليه، فإن مفصل الفك مزيج لصفات المفصل الرزي وحركته، والمفصل المنزلق (الشكل 47-8 د).



أ. ب. ج.



د.

الشكل 47–8

أنماط حركة المفاصل:

أ . مفاصل الكرة- المحجر، كما في مفصل الـورك: يسمح بحركة الساق والتفافها ضمن محجر (تجويف) الورك.

ب. المفصل الرزي (ثنائي الاتجاه): يسمح بالحركة ضمن مستوى واحد، كما في المفاصل الليفية في أعلى جمجمة السحلية، ومفصل الركبة.

ج. المفاصل المنزلقة، وتتمثل جيدًا في المفاصل الجانبية للفقرات (ليس المركزية) التي تسمح بانزلاق سطح على آخر.

د. المفاصل المركبة التي تمثل مجموعة من المفاصل تعمل معًا، كما في مفصل الفك في الثدييات الذي يسمح بحركة دائرية وأخرى انزلاقية من جانب إلى آخر.

العضلات المخططة تسحب العظام

لإحداث حركة المفصل

إن انقباض العضلات يؤدي إلى تحريك الهيكل العظمي. وبشكل عام، تتصل كل نهاية من نهايتي العضلة بعظمة مختلفة، أو بجزء آخر كالجلد. هناك طريقتان لارتباط العضلة: الأولى، ارتباط ألياف العضلة بالسمحاق الخارجي بشكل مباشر. والثانية، انتهاء العضلة بنسيج ضام كثيف على هيئة حبل يسمى الوتر الذي يرتبط بالسمحاق (الشكل 47-9 ب).

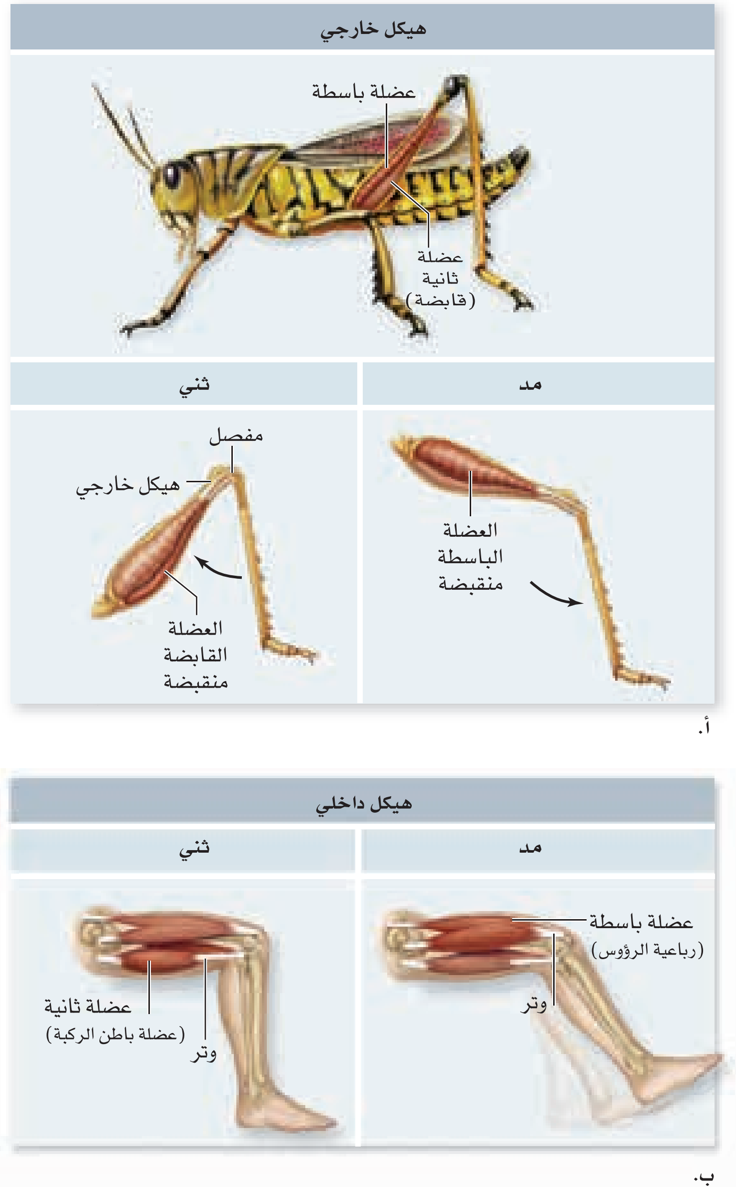
يطلق على مكان الارتباط الأول **للعضلة الأصل** (المثبِّت) **Origin** ويبقى في مكانه تقريبًا عند الحركة والانقباض. أما مكان ارتباط النهاية الأخرى للعضلة فيسمى **المُرتَكَز Insertion** ويرتبط بالعظمة التي تتحرك عند انقباض العضلة. فالعضلة ذات الرؤوس الأربعة في الساق تسبب حركة الساق السفلى إلى الأمام أو الخلف بالنسبة إلى الساق العلوية.

تترتب العضلات بشكل أساسي، بحيث إن أي حركة تنتجها عضلة معينة يمكن عكسها بعضلة أخرى. فالعضلات القابضة للساق (الشكل 47-9 ب) تحرك الساق السفلى إلى الخلف والأعلى، فيتم ثني الركبة. تسمى هذه المجموعة من العضلات **عضلات رائدة Agonist** وحركتها معاكسة لحركة العضلة ذات الرؤوس الأربعة التي يطلق عليها **العضلة المضادة Antagonist** والعكس صحيح، فيمكن تسمية العضلة ذات الرؤوس الأربعة بالرائدة. لذا، فإن العضلة القابضة للساق تكون المضادة. المهم هنا أن كل عضلتين أو مجموعتين من العضلات تعمل كعضلات متعاكسة، وعليه، فكل عضلة رائدة يقابلها عضلة مضادة.

عندما ترفع وزنًا معينًا بقبض العضلة ذات الرأسين في ذراعك، فإن القوة الناتجة عن العضلة هي أكبر من قوة الجاذبية على ذلك الوزن. في هذه الحالة يقلّ طول العضلة خلال عملية رفع الوزن. يسمى هذا النوع من الانقباض **انقباض متساوي التوتر** (تواتري) **Isotonic contraction**؛ لأن القوة أو التوتر داخل العضلة تبقى ثابتة تقريبًا في أثناء عملية الانقباض.

أما إذا كان الوزن أكبر من أن تحمله العضلة، فإن العضلة تنقبض دون أن ينقص طولها؛ لأنها لا تستطيع رفع الوزن. ويدعى هذا الانقباض الانقباض **متساوي الطول (القياسي) Isometric contraction** لأن طول العضلة لا يتغير. هذا الانقباض ضروري للمحافظة على وضع الجسم وبقاء الأشياء في موقع ثابت. إن كلا النوعين من الانقباض التواتري والقياسي يحتاجان إلى طاقة. ومعظم حركاتنا تضمّ النوعين من الانقباض.

تمنح المفاصل الهيكل الصلب قدرة على الحركة، فتسمح بمجال معين من الحركة اعتمادًا على نوع المفصل. أنواع المفاصل هي: الكرة-المحجر، والرزية (ثنائية الاتجاه)، والزلقة، والمركبة. تتموضع العضلات عبر المفصل، ويعمل انقباضها على حركة الجسم. العضلات المتضادة لها أعمال متعاكسة.



الشكل 47-9

العضلات القابضة والباسطة في الساق. أ. العضلات المتضادة تتحكم في الحركة عند الحيوانات ذات الهيكل الخارجي، كعملية القفز عند الجندب. فعند انقباض عضلة الساق الصغرى (القصبة) تسحب الساق السفلى إلى أعلى. ومن ثم، فإن انقباض عضلة الساق الباسطة تقوم بجعل الساق مستقيمة بشكل كامل، وتدفع الحشرة من ثم في الهواء (إلى أعلى). **ب.** تعمل العضلات المتضادة بالمثل في الهيكل الداخلي. مثال ذلك عضلة باطن الركبة (المأبض) التي تتصل بالركبة من أسفل، وتتحكم في حركة الساق السفلية، تقوم بثني الساق إلى أسفل عند انقباضها. أما رباعية الرؤوس التي تتصل بالركبة من أعلى فتمدّ الساق السفلية إلى أعلى عند انقباضها.

4-47 انقباض العضلات

يركز هذا الجزء على العضلات الهيكلية في الفقريات، فعضلات الفقريات تم دراستها وفهمها بشكل جيد في الحيوانات. تحتوي كل عضلة هيكلية على عدد من **الألياف العضلية Muscle fibers** كما هو موضح في (الفصل الـ43). وتحتوي كل ليفة عضلية حزمة من **الليفيات العضلية Myofibrils** يتراوح عددها بين 4-20 في كل ليفة عضلية. وتتكون كل لُييفية عضلية من **خيوط عضلية Myofilaments** رفيعة وغليظة (الشكل 10--47).

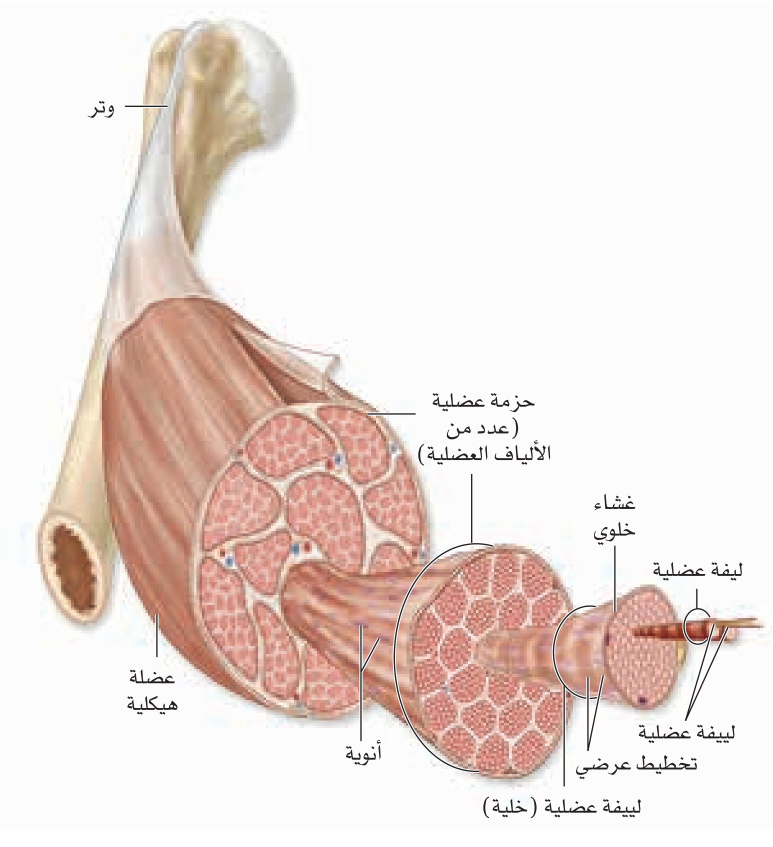
يمكن أن نرى تحت المجهر أن الليفات العضلية تحتوي على أشرطة Bands متكررة غامقة وفاتحة، وهذا يعطي المظهر المخطط للعضلات الهيكلية. تجتمع الخيوط العضلية الغليظة لتعطي الشريط الغامق، وتسمى شريط *A*، أما الخيوط الرفيعة فتوجد في الشريط الفاتح، أو شريط *I*.

يقسم كل شريط فاتح في الليف العضلي في المنتصف بقرص كثيف متعرج من البروتينات يسمى خط Z ‏(*Z line*)، وقد سُمّي هكذا بسبب مظهره في المجهر الإلكتروني. تركتز الخيوط الرفيعة إلى هذا القرص المتعرج. تظهر صورة المجهر الإلكتروني لليف العضلي (الشكل 47-11) تكرار التركيب من خط **Z** إلى آخر، هذا التركيب يُسمّى **قطعة عضلية Sarcomere** وهي أصغر وحدة وظيفية في العضلة.

تنقبض العضلة عند انزلاق الخيوط المتداخلة معًا

تبرز الخيوط الرفيعة، وتتداخل جزئيًّا مع الخيوط الغليظة في كل جانب من جانبي حزمة A، ولا تصل إلى منتصف العضلة المنبسطة (المرتخية). لذا، فإن منتصف حزمة A، يسمى حزمة *H (H Band)*، يكون أفتح من أطراف حزمة A لأن الأطراف تحتوي على الخيوط الرفيعة والغليظة، أما حزمة H فيحتوي خيوطًا غليظة فقط.

تنقبض العضلة، ويقصر طولها عندما ينقبض الليف العضلي ويقصر. وعند حدوث ذلك، فإن الخيوط العضلية لا تقصر، ولكن الخيوط الرفيعة والغليظة تنزلق بالنسبة إلى بعضها بعضًا (الشكل 47-1). تنزلق الخيوط الرفيعة بشكل أعمق في حزمة A وحتى في مرحلة نهائية تسبب قصر حزمة H حتى يختفي تمامًا. يعمل هذا على جعل حزمة I أضيق أيضًا، بسبب تقريب حزم A لبعضها. وهذه هي آلية الخيوط المنزلقة في انقباض العضلات.

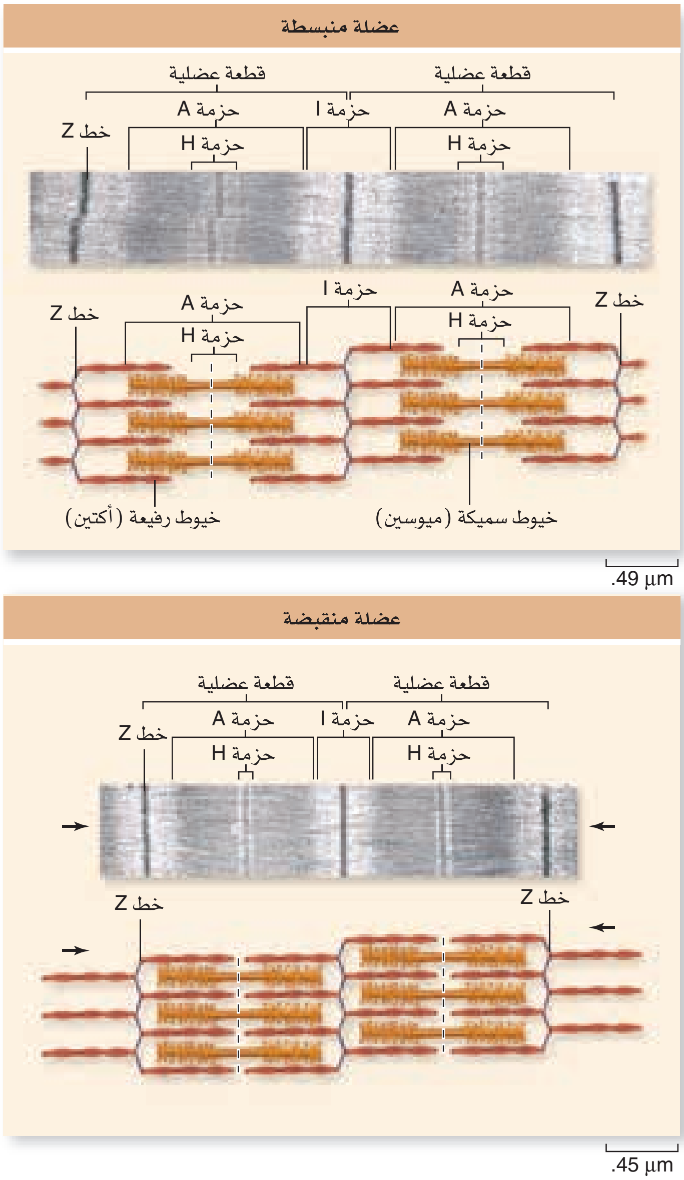


الشكل 47-10

تركيب العضلات الهيكلية في الفقاريات. تتكون كل عضلة من عدد من الحزم العضلية، وكل منها مكون من حزمة ألياف أو خلايا عضلية. وتحتوي كل خلية عددًا من اللييفات التي يتكون كل منها من خيوط عضلية.

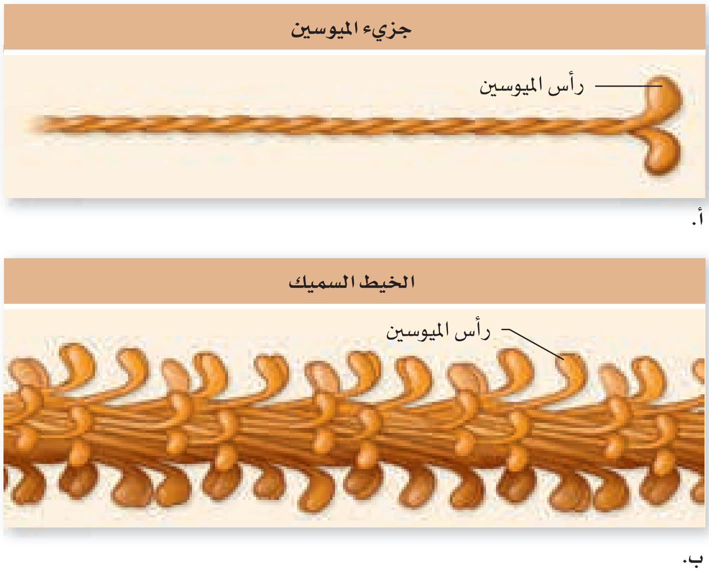
آلية الخيوط المنزلقة *The sliding filament hypothesis*

تظهر صور المجهر الإلكتروني **جسورًا عرضية Cross- bridges** تمتد من الخيوط الغليظة وحتى الرفيعة، ما يقترح آلية قد تسبب انزلاق الخيوط العضلية. إن فهم كيفية حدوث ذلك يؤكد أهمية دراسة الخيوط الغليظة والرفيعة على مستوى جزيئي. أظهرت الدراسات البيوكيمائية أن الخيوط الغليظة تتكون من جزيئات البروتين **ميوسين Myosin** المرتبطة مع بعضها. يتكون بروتين ميوسين من تحت



الشكل 47-11

تركيب القطعة العضلية في كلّ من العضلتين المنبسطة والمنقبضة. تظهر في الشكل قطعتان عضليتان، إضافة إلى الخيوط الرفيعة والسميكة. يمثل خط Z حدود القطعة العضلية، والحزمة A الخيوط السميكة. توجد الخيوط الرفيعة ضمن الحزمة I وتنتشر داخل الحزمة A متبادلة مع الخيوط السميكة. حزمة H هي الأفتح لونًا مقارنة بما حولها، وتتمركز في حزمة A وتحتوي فقط على الخيوط السميكة. العضلة العليا منبسطة (مرتخية). في العضلة السفلى المنقبضة، تتحرك خطوط Z لتقترب من بعضها، أما الحزمتان I و H فتصبحان أقصر. في حين أن حزمة A لا يتغير طولها؛ لأنها تحتوي الخيوط السميكة التي لا يتغير طولها.



الشكل 47-12

الخيوط السميكة تتكون من الميوسين.

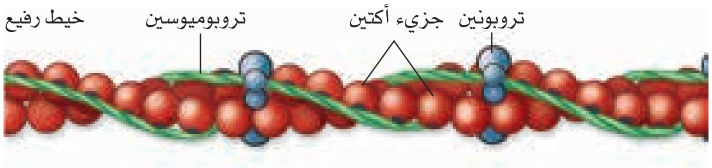
أ. يتكون كل جزيء ميوسين من سلسلتين من عديد الببتيد ملتفتين حول بعضهما. وفي نهاية كل سلسلة منطقة كروية تُسمّى الرأس.

ب. تتكون الخيوط السميكة من جزيئات ميوسين مندمجة معًا في حزم، وتبرز رؤوس الميوسين على مسافات منتظمة.

وحدتين تحتوي كل منهما رأسًا يمتد خارجًا من الخيط الرئيس الطويل الذي يلتف مع الآخر. يتكون الخيط الغليظ من نسخ من جزيئات الميوسين، بحيث إن الرؤوس تبرز في الحزمة الرئيسة على طول الخيط الغليظ (الشكل 47-12). ويشكل الرأس في بروتين الميوسين الجسر العرضي مع الخيوط الرفيعة، الذي يُرى تحت المجهر الإلكتروني.

يتكون كل خيط رفيع بشكل أساسي من كثير من **جزيئات البروتين Actin** الكروي مرتبة في خيطين ملتفين حول بعضهما بشكل لولبي مزدوج (الشكل 47-13). وإذا استطعنا رؤية القطعة العضلية على المستوى الجزيئي فسوف تكون كما تظهر في (الشكل 47-14).

يشكل الميوسين مثالًا على البروتينات المتحركة *Motor proteins* القادرة على تحويل الطاقة الكيميائية في جزيء ATP إلى طاقة حركية (انظر الفصل الـ4). ويحدث هذا بتسلسل من الأحداث يُسمى **دورة الجسور العرضية Cross-bridge cycle** (الشكل 47-15). عندما تحطّم رؤوس ميوسين ATP إلى



الشكل 47-13

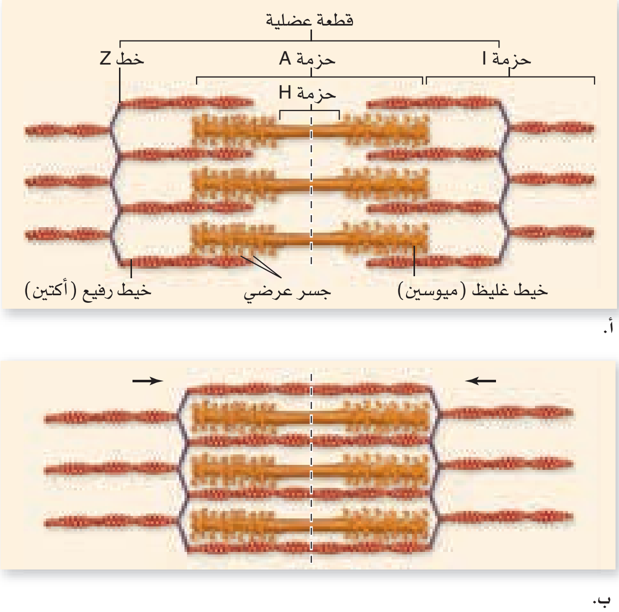
الخيوط الرفيعة تتكون من بروتين أكتين الكروي. يتشكل الخيط الرفيع من صفين من جزيئات أكتين ملتفين بشكل حلزوني. وترتبط بروتينات أخرى بخيط أكتين، وهذه هي تروبوميوسين وتروبونين التي تسهم في انقباض العضلة.

$ADP+P_i$ يتغيّر الشكل الفراغي لميوسين، ويصبح في الحالة النشطة استعدادًا لشوط القوة اللاحق. يبقى ADP و P_i مرتبطين برأس الميوسين، فيبقى هذا في الحالة النشطة. للمقارنة، يستخدم عادة مثال الزناد في المسدس لوصف هذه العملية. ففي وضع الاستعداد، ترتبط رؤوس ميوسين بأكتين مشكّلة جسورًا عرضية. وعندما يرتبط رأس الميوسين بأكتين، ويشكلان جسرًا عرضيًّا يتحرر ADP وPi، ويحصل تغير في شكل الميوسين مرة أخرى، ما يدفع الخيوط الرفيعة في اتجاه منتصف القطعة العضلية، وهذا ما يطلق عليه شوط القوة *Power stroke* (الشكل 47-14 ب، 47-15). وفي نهاية مرحلة شوط القوة، يرتبط رأس الميوسين بجزيء ATP جديد، وهذا يفصله عن أكتين. وتستمر هذه الدورة مع استمرار حث العضلة على الانقباض. يمكن تمثيل هذه الأحداث بسحب حبل بصورة تتابعية؛ يدًا بعد الأخرى. فرؤوس ميوسين هي الأيدي وألياف أكتين هي الحبل.

بعد موت الكائن الحي، تتوقف الخلايا عن إنتاج ATP. وبذلك، فإن الجسور العرضية لا يمكن أن تنفصل عن أكتين؛ لأن الانفصال يحتاج إلى ارتباط ATP مع رؤوس الميوسين من جديد. ويسبب هذا تصلبًا في العضلات، يتبعه الموت، ويسمى تصلب الوفاة أو التخشب الموتي *Rigor mortis*. في المقابل، فإن الخلية الحية يكون لديها رصيد من ATP يسمح لميوسين بالانفصال عن أكتين. والسؤال هنا هو: كيف تستطيع العضلة إيقاف تكوين الجسور العرضية للاسترخاء؟ وسوف يتم دراسة تنظيم عمليتي الانقباض والانبساط لاحقًا.

الانقباض يعتمد على إطلاق أيونات الكالسيوم تبعًا للإشارة العصبية (الإثارة)

عند ارتخاء العضلة، يكون رأس الميوسين في الحالة النشطة ومرتبطًا بـ ADP و P_i، ولكنه لا يملك القدرة على الارتباط بأكتين. والسبب في ذلك أنه في

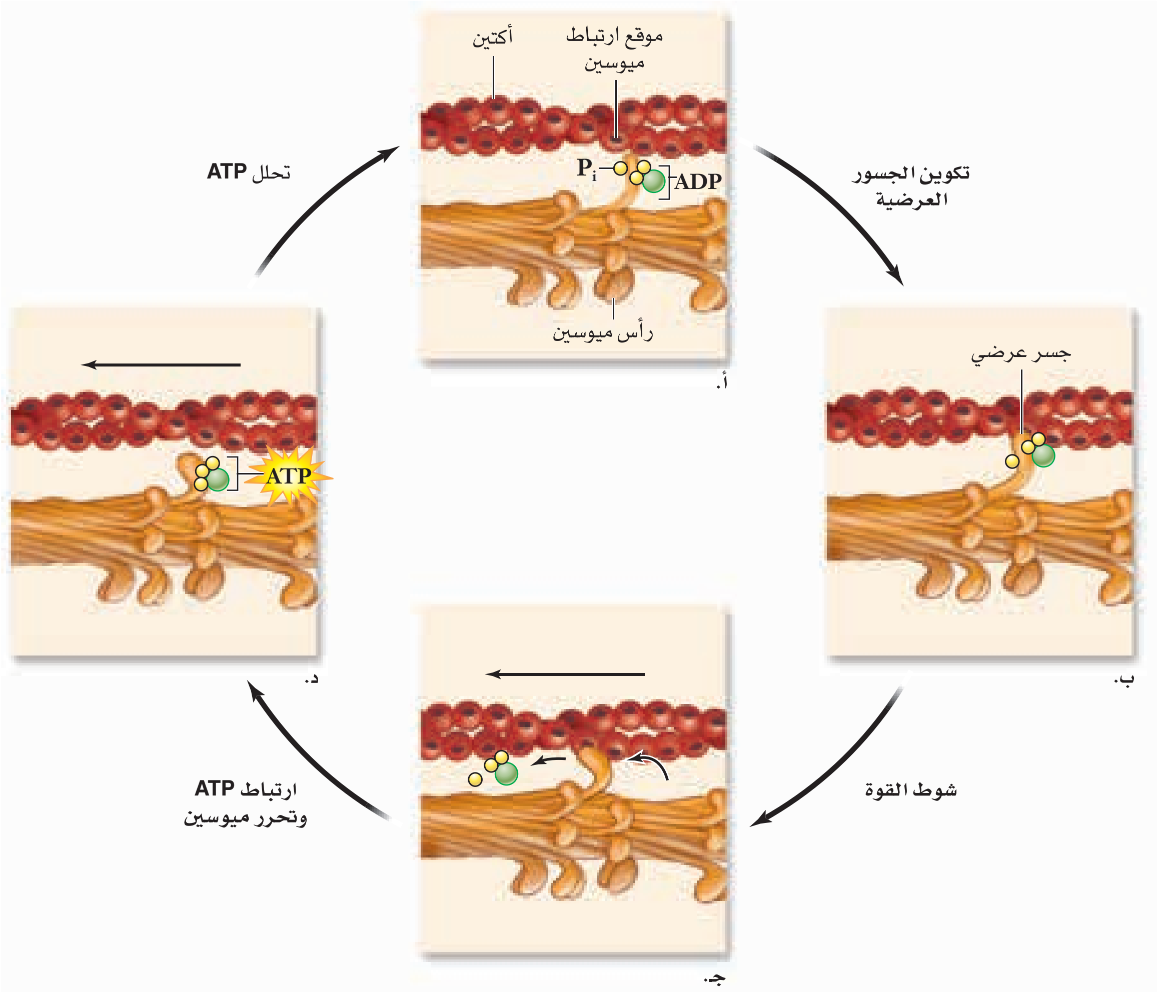


الشكل 47-14

تفاعل الخيوط الرفيعة مع السميكة في قطعة عضلية لعضلة هيكلية.

أ. تترتب رؤوس الميوسين عند نهايتي الخيط السميك في اتجاهين متعاكسين. وهذا يسمح بسحب الخيوط الرفيعة وخطوط Z عن طريق الجسور العرضية نحو منتصف القطعة العضلية.

ب. يسبب انزلاق الخيوط العضلية انقباض العضلة.



الشكل 47-15

دورة الجسر العرضي في انقباض العضلة.

أ. إن تحطم ATP عن طريق ميوسين يُنتج تغيرًا في شكل رأس ميوسين، ويحوله إلى الوضع النشط. ويبقى ADP وP_i ملتصقين برأس ميوسين الذي يستطيع الآن الارتباط بأكتين.

ب. يرتبط ميوسين بأكتين ليشكلا الجسر العرضي.

ج. يعود ميوسين إلى شكله الأصلي خلال شوط القوة، ويطلق ADP و P_i.

د. يرتبط جزيء ATP برأس ميوسين، فيسبب انفكاك الجسر العرضي، يتبعه تحطم ATP ليعيد رأس ميوسين إلى الحالة النشطة لتبدأ الدورة من جديد.

حالة الانبساط يكون مكان الارتباط مغلقًا فيزيائيًا عن طريق بروتين آخر يُسمّى **تروبوميوسين Tropomyosin** موجود في الخيوط الرفيعة، وبذلك لا يتكون الجسر المتداخل العرضي، ولا تنزلق الخيوط العضلية.

لحصول الانقباض، يجب إبعاد تروبوميوسين من الطريق؛ لكي يتمكن رأس الميوسين من أن يرتبط هذا باكتين في مكان الارتباط الذي أصبح مكشوفا الآن. إن عملية إبعاد تروبوميوسين تحتاج إلى بروتين آخر يسمى **تروبونين Troponin** وهو بروتين تنظيمي يربط تروبوميوسين وأكتين معًا. إن التفاعل التنظيمي بين تروبونين وتروبوميوسين تسيطر عليه أيونات الكالسيوم Ca^{2+} في سيتوبلازم الخلية العضلية.

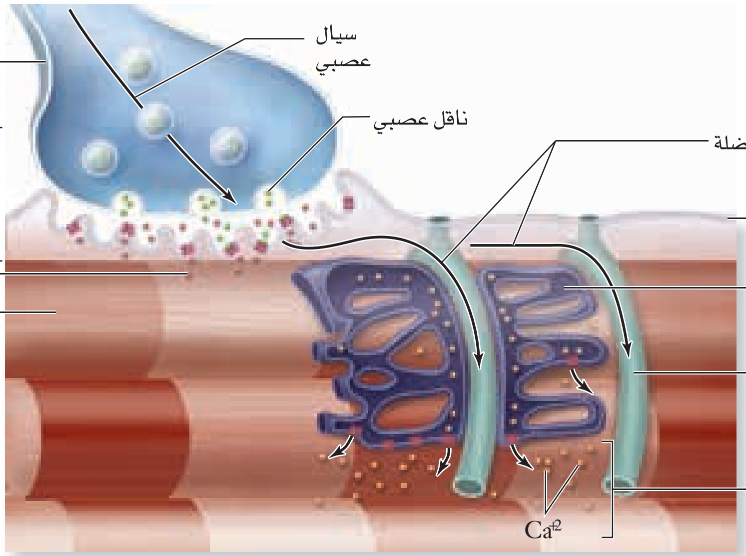
عندما يكون تركيز Ca^{2+} في السيتوبلازم قليلًا، يثبط تروبوميوسين تكوين الجسر العرضي بين أكتين وميوسين (الشكل 47-16أ). وعندما يزداد تركيز Ca^{2+}، يرتبط Ca^{2+} بتروبونين مغيرًا بذلك شكل المعقد تروبونين- تروبوميوسين، ويزيحه قليلًا عن موضعه. يعرض هذا التغير في الشكل مناطق ارتباط ميوسين الموجودة على أكتين، ما يسمح هذا بتكوين الجسر العرضي، ومن ثم انقباض العضلة (الشكل 47-16 ب).

الشكل 47-16

كيفية سيطرة أيونات الكالسيوم على انقباض العضلات الهيكلية. أ. في حالة الراحة، تغلق الخيوط الطويلة للبروتين تروبوميوسين مكان ارتباط ميوسين على أكتين. بسبب عدم مقدرة ميوسين على الارتباط بأكتين لا يحصل الانقباض. **ب.** ارتباط كالسيوم بالبروتين تروبونين وتشكيل المعقد تروبونين-كالسيوم يقوم بإزاحة تروبوميوسين، ويظهر أماكن ارتباط ميوسين على خيط أكتين، وبذلك يسمح بتكوين الجسور العرضية، ومن ثم انقباض العضلة.

الشكل 47–17

العلاقة بين الليف العضلي، والأنيبيبات المستعرضة والشبكة العضلية البلازمية. يطلق الناقل العصبي عند المفصل العضلي العصبي، فيرتبط بقنوات Na^+ ذات المستقبلات الكيميائية فيسبب إزالة استقطاب غشاء الخلية العصبية. وتنقل هذه الاستثارة على طول غشاء الخلية وإلى داخل الخلية عبر الأنيبيبات المستعرضة إلى داخل الشبكة العضلية البلازمية. وعندما ينتشر كالسيوم خلال السيتوبلازم إلى الليفات العضلية يحصل الانقباض.



تحتاج العضلات إلى مصدر معتمد من Ca^{2+}. تحتفظ الألياف العضلية بالكالسيوم في الشبكة الأندوبلازمية المعدلة التي تُسمّى الشبكة **العضلية البلازمية Sarcoplasmic reticulum (SR)** (الشكل 47–17). عند استثارة الليف العضلي للانقباض، فإن غشاء الليف العضلي يفقد حالة الاستقطاب، فيصبح مزال الاستقطاب. وتنقل هذه الاستثارة إلى داخل الليفة العضلية عن طريق انغمادات في الغشاء البلازمي تدعى **الأنيبيبات المستعرضة Transverse tubule (T tubule)**.

إن فقدان الاستقطاب في الأنيبيبات المستعرضة سوف يؤدي إلى فتح قنوات كالسيوم في الشبكة العضلية البلازمية، ما ينتج عنه إطلاق الكالسيوم في السيتوبلازم. ينتشر Ca^{2+} إلى الليفات العضلية، حيث يرتبط هناك بتروبونين مغيرًا شكله ليسمح بالانقباض. يطلق على عملية تدخل Ca^{2+} في انقباض العضلة **مزدوج الاستثارة–الانقباض Excitation –contraction coupling**؛ لأن إطلاق Ca^{2+} هو الذي يربط استثارة العضلة عن طريق العصب الحركي بعملية الانقباض.

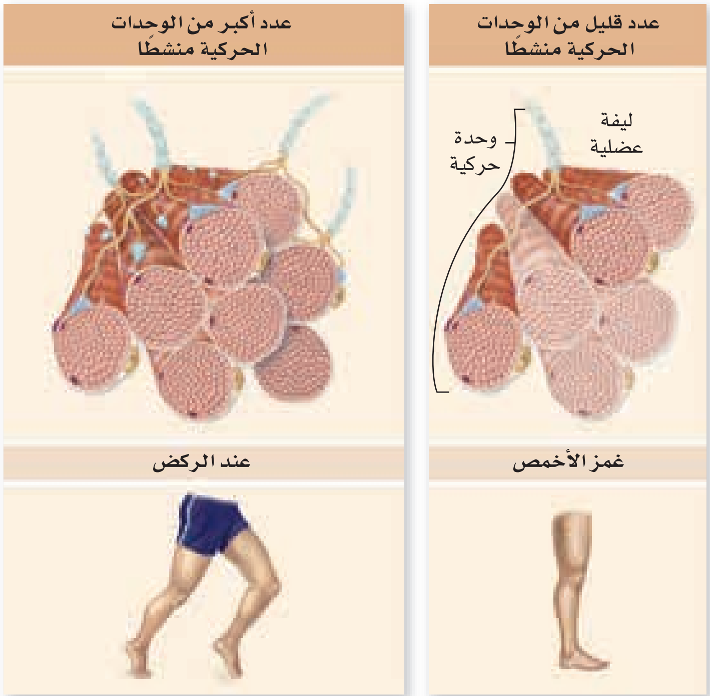
السيال العصبي ينتج عن الأعصاب الحركية

يعمل العصب الحركي على تحفيز العضلة للانقباض. وتدعى الأعصاب المحركة التي تنشط العضلات الهيكلية الأعصاب الحركية الجسمية *Somatic motor neurons*. يمتد المحور العصبي للعصب الحركي من جسم الخلية العصبية، ويتفرع ليغذي عددًا من الألياف العضلية. ويُسمّى هذا الارتباط بين نهاية العصب والخلية العضلية المفصل العصبي العضلي *Neuromuscular junction* (الشكل 47–17). يمكن لمحور واحد أن يحفز عددًا كبيرًا من الألياف العضلية، وفي بعض الحيوانات يمكن لليف العضلي الواحد أن يحفز من قبل أكثر من عصب حركي واحد. أما في الإنسان، فإن كل ليفة عضلية متصلة بفرع واحد من محور العصب الحركي.

عندما ينقل العصب الحركي الجسمي تيارًا كيميائيًا كهربائيًا، فإنه يحفز انقباض العضلة التي يرتبط بها من خلال العمليات الآتية:

1. يعمل العصب الحركي عند المفصل العصبي العضلي على إطلاق الناقل العصبي أستيل كولين (ACh). يرتبط أستيل كولين بالمستقبلات في غشاء الخلية العصبية، وتفتح بذلك قنوات Na^+ ليدخل Na^+ داخل الخلية العضلية، فيعمل ذلك على استثارة غشاء الخلية العضلية.
2. تمتد الاستثارة العصبية على طول غشاء الخلية العضلية وفي داخلها، عن طريق القنوات المستعرضة.
3. تنقل القنوات المستعرضة الاستثارة (السيال) في اتجاه الشبكة العضلية البلازمية، فتفتح قنوات كالسيوم ما يؤدي إلى تحرره، حيث يرتبط كالسيوم بتروبونين، ويحصل بعدها انقباض العضلة.

إن توقف السيال العصبي يؤدي إلى توقف إفراز أستيل كولين، فيتوقف بذلك إنتاج الاستثارة في الليف العضلي. يعمل بعدها بروتين غشائي في الشبكة العضلية على ضخ كالسيوم إلى داخل الشبكة العضلية مستخدمًا ATP بوصفه مصدرًا للطاقة، ويُسمّى



الشكل 47–18

عدد الوحدات الحركية وحجمها. تتألف الوحدة الحركية من العصبون الحركي وجميع الألياف العضلية التي ترتبط به، ويحفزها. أ. الانقباض العضلي الدقيق يحتاج إلى عدد قليل من الوحدات الحركية. ب. أما الحركة العضلية الكبيرة، فتحتاج إلى حجم أكبر من الوحدات الحركية. وكلما زاد عدد الوحدات الحركية النشطة زادت قوة الانقباض.

هذا النقل النشط. وهنا لا يعود تروبونين مرتبطًا بكالسيوم، فيعود تروبوميوسين إلى وضعه السابق المانع للانقباض، وترتخي العضلة.

الوحدة العضلية والاستنفار *Motor units and recruitment*

يمكن لليف عضلي واحد إنتاج درجات توتر مختلفة اعتمادًا على تكرار التنبيه. تعتمد استجابة العضلة بشكل كامل على عدد الألياف العضلية المتصلة بتفرعات محور العصب الحركي جميعها، إضافة إلى العصب الحركي نفسه. تشكل مجموعة الألياف العضلية التي تغذيها فروع محور عصبون حركي واحد إضافة إلى العصبون الحركي نفسه **الوحدة الحركية Motor unit** (الشكل 47-17).

في كل مرة يطلق العصب الحركي السيال العصبي، تنقبض جميع الألياف العضلية المشكلة للوحدة الحركية معًا. إن تقسيم العضلة إلى وحدات حركية يسمح بالانقباض التدريجي للعضلة، وبالتحكم في قوة انقباضها، وهو متطلب ضروري لتنسيق الحركة. فالعضلات التي تحتاج إلى حركة دقيقة مثل عضلات العين تحتاج إلى وحدات عضلية أصغر، أي عدد ألياف عضلية أقل لكل عصب. أما في العضلات ذات الحركة الأقل دقة، ولكنها تحتاج إلى قوة أكبر مثل عضلات الساق، فإن عدد الألياف العضلية لكل عصب حركي أكبر بكثير.

تحتوي معظم العضلات وحدات حركية بأحجام مختلفة، وهذه يمكن استثارتها بشكل انتقائي عن طريق الجهاز العصبي. ويتضمن أضعف انقباض للعضلة استثارة عدد قليل من الوحدات الحركية الصغيرة. وعند الحاجة إلى انقباض أقوى، فإن عددًا أكبر من الوحدات الحركية يتم استثارته. لهذا، فإن الزيادة الابتدائية من أجل زيادة القوة هي صغيرة نسبيًا. فكلما زاد عدد الوحدات العضلية المستثارة وحجمها تزداد قوة الانقباض. وتدعى زيادة أعداد الوحدات الحركية وحجمها من أجل إنتاج انقباض أكبر **الاستنفار Recruitment**.

النوعان الرئيسان من الألياف العضلية: الومضة السريعة، والومضة البطيئة

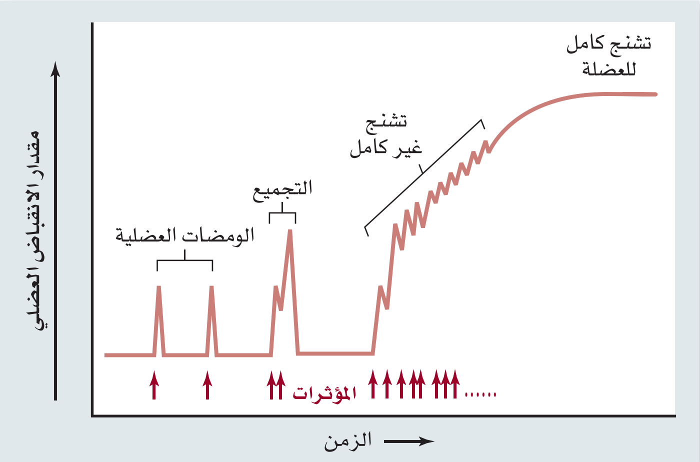
يمكن تحفيز العضلة الهيكلية المعزولة عن طريق الصدمة الكهربائية. فعند تحفيز العضلة بصدمة كهربائية واحدة، فإنها تنقبض وتنبسط (ترتخي) بسرعة، ويدعى ذلك **الومضة العضلية Twitch**. إن زيادة فرق جهد المنبه يزيد من قوة الومضة لتبلغ أقصى مدى لها. وإذا نبهت مرة ثانية بعد الأولى مباشرة، فإن العضلة ستعطي ومضة ثانية تندمج مع الومضة الأولى بشكل متراكم أو «تمتطيها». ويطلق على الاستجابة التراكمية هذه **التجميع Summation** (الشكل 47-19).

عند زيادة تكرار التنبيه الكهربائي، يقلّ زمن الارتخاء بين الومضات، وتزداد قوة الانقباض. وعند تكرار معين، لا يظهر هناك أي ارتخاء في العضلة بين الومضات المتعاقبة. ويكون الانقباض مستدامًا وسلسًا كما هو الحال في أثناء الانقباض العضلي الطبيعي في الجسم، ويسمى هذا الانقباض **المستدام التشنج Tetanus**. وقد أخذ مرض التيتانوس (الكزاز) اسمه هذا؛ لأن المصاب به يعاني انقباضًا دائمًا في عضلاته.

يمكن تقسيم العضلات الهيكلية بحسب سرعة الانقباض إلى ألياف الومضة البطيئة *Slow–twitch (Type I)* وألياف الومضة السريعة، *Fast-twitch (Type II)* فالعضلات التي تحرك العين تحتوي نسبة كبيرة من ألياف الومضة السريعة، حيث تصل إلى أقصى انقباض (توتر) لها في نحو 7.3 ميللي ثانية. أما العضلة الأخمصية في الساق، فإنها تحتوي عددًا كبيرًا من ألياف الومضة البطيئة، وتحتاج إلى 100 ميللي ثانية لتصل إلى أقصى توتر (الشكل 47-20).

ألياف الومضة البطيئة

هذه الألياف غنية بالشعيرات الدموية، وتحتوي عددًا كبيرًا من الميتكندريا وأنزيمات التنفس الخلوي إضافة إلى تركيز عالٍ من **الميوجلوبين Myoglobin** وهي صبغة حمراء تشبه الهيموجلوبين في خلايا الدم الحمراء، ولكنها ذات قوة جذب أكبر للأكسجين لضمان وصوله إلى الألياف العضلية. ولأن هذه الألياف تحتوي كمية كبيرة من الميوجلوبين فإنها تُدعى أيضًا **الألياف الحمراء Red**

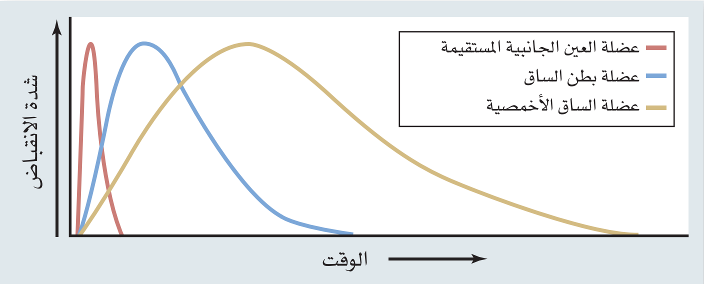


الشكل 47–19

يمكن جمع الومضات العضلية لتكوين انقباض تشنجي مستدام. ويمكن حدوث ذلك عند تحفيز العضلة كهربائيًّا أو عن طريق الأعصاب في الوضع الطبيعي. التشنج، وهو انقباض مستدام هو النوع الطبيعي من الانقباض في عضلات الجسم.

استقصاء

ما الذي يحدد المقدار الأقصى من الانقباضات العضلية المتجمعة (التراكمية)؟



الشكل 47–20

تحتوي العضلات الهيكلية على كميات متفاوتة من الألياف ذات الومضة السريعة أو البطيئة. العضلة التي تحرك العين تتألف بشكل كلي من ألياف ذات ومضة سريعة، أما العضلات الداخلية في الساق فأليافها ذات ومضة بطيئة. في حين أن تركيب عضلة بطن الساق متوسطة.

استقصاء

كيف يمكنك تحديد ما إذا كانت عضلة بطن الساق تحتوي على مزيج من ألياف ذات ومضة سريعة وبطيئة، أو أنها تحتوي أليافًا ذات تركيب متوسط؟

fibers ويمكن لهذه الألياف أن تتحمل الحركة والانقباض مدة طويلة دون أن يصيبها الإعياء Fatigue.

الألياف ذات الومضة السريعة

تحتوي هذه الألياف السميكة عددًا أقل من الشعيرات الدموية والميتوكندريا مقارنة بالألياف ذات الومضة البطيئة، وأيضًا كمية أقل من الميوجلوبين، ولهذا تُسمّى أحيانًا الألياف البيضاء *White fibers*. ولقد تكيفت الألياف البيضاء لتقوم بالتنفس اللاهوائي باستخدام كميات كبيرة من الجليكوجين، وتراكيز كبيرة من الأنزيمات المحطمة لجليكوجين. تحتوي اللحوم الداكنة والفاتحة في الدجاج، والديك الرومي بشكل رئيس على عضلات ذات ألياف حمراء وبيضاء على التوالي. ولقد تكيفت الألياف ذات الومضة السريعة لإنتاج سريع للطاقة والنمو والازدياد في القوة، استجابة للتدرب على حمل الأوزان، ولكنها تفتقر إلى قوة الاحتمال الموجودة لدى الألياف ذات الومضة البطيئة.

إضافة إلى النوعين الأول والثاني من الألياف، تحتوي عضلات الإنسان على أشكال متوسطة من الألياف ذات الومضة السريعة، ولكنها تمتلك أيضًا قدرة كبيرة على الأكسدة. ومن ثم، فإنها أكثر تحملًا وأقل عرضة للإعياء. وقد وجد أن تمارين التحمل تزيد من كمية هذه الألياف في العضلات.

يتغير أيض العضلات تبعًا لنوع المجهود المطلوب منها

تحصل العضلات الهيكلية على معظم طاقتها وقت الراحة من التنفس الهوائي للأحماض الدهنية. وخلال استخدام العضلة في أثناء التدريب مثلًا، تستهلك العضلة الجليكوجين والجلوكوز القادم من الدم بوصفه مصدرًا للطاقة. إن الطاقة المستخلصة خلال التنفس الهوائي تستخدم لصنع ATP الذي تحتاج إليه العضلات في:

1. حركة الجسور العرضية خلال انقباض العضلة.
2. إعادة ضخ كالسيوم إلى داخل الشبكة العضلية البلازمية خلال ارتخاء العضلة.

تتنفس العضلات الهيكلية لاهوائيًّا خلال فترة أول 45 إلى 90 ثانية من التدريب المتوسط -القاسي؛ لأن الجهاز التنفسي والوعائي القلبي يكون في حاجة إلى هذا الوقت لزيادة تزويد العضلات بالأكسجين. وإذا كان التدريب متوسطًا، فإن التنفس الهوائي يمثل الجزء الأكبر من مصادر الطاقة اللازمة للعضلة خاصة في فترة أول دقيقتين من التدريب.

إن اختلاف طبيعة التمرين، سهلًا كان، أو صعبًا أو متوسطًا لشخص معين، يعتمد على القدرة القصوى للتمارين الهوائية. إن أقصى معدل لاستهلاك الأكسجين من قبل الجسم يدعى السعة الهوائية *Aerobic capcity*. كذلك، فإن كثافة التمرين يمكن معرفتها عن طريق عتبة حمض اللاكتيك. هذه العتبة هي النسبة المئوية للسعة الهوائية التي يحدث عندها ارتفاع ملحوظ في مستوى حمض اللاكتيك في الدم بسبب التنفس اللاهوائي. وعلى سبيل المثال، فإن الإنسان معتدل الصحة ينتج كمية واضحة من حمض اللاكتيك في الدم، عندما يتم التمرين عند 50-70% من السعة الهوائية.

التدريب الحركي يزيد من السعة الهوائية والقوة العضلية

يقصد **بتعب العضلة Muscle fatigue** انخفاض قدرتها على إنتاج القوة مع الاستمرار في الاستخدام. وهناك أوجه وأسباب عدة لتعب العضلة. إن شدة الانقباض ومدته يؤديان دورًا في تعب العضلة. كذلك، فإن تعبها يعتمد على الأيض الخلوي: أكان هوائيًّا أم غير هوائي. في حالة قيام العضلة بأقصى جهد مدة قصيرة يحصل تعب العضلة. وقد اعتُقِد مدة طويلة أن ذلك يعود إلى تراكم حمض اللاكتيك (الناتج عن التنفس اللاهوائي). هناك أبحاث حديثة تشير إلى أن تعب العضلة يمكن أن ينجم عن تراكم الفوسفات غير العضوي، والناتج عن تحطم فوسفات الكرياتين، الذي يحدث أيضًا خلال الأيض اللاهوائي. ولكن خلال القيام بالتمرين بالجهد الأقل، مدة أطول، يُعتَقد أن التعب ينتج بسبب نقص مستوى الجليكوجين.

ولأن نقص الجليكوجين في العضلة يضع حدًّا لمدة التدريب وقوته، فإن أي تكيف للعضلة للاستغناء عن الجليكوجين سوف يحسن مقدار التدريب. وهذا ما يحدث مع الرياضيين، فقد تكيفت عضلاتهم لإنتاج الطاقة من خلال التنفس الخلوي اعتمادًا على الأحماض الدهنية، وبذلك يقل استخدام الجليكوجين في العضلة. ويتميز الرياضيون أيضًا بزيادة عدد الأوعية الدموية الواردة إلى العضلات ما يزيد من وصول الأكسجين، وإزالة حمض اللاكتيك. وبسبب زيادة السعة الهوائية لدى الرياضيين المتدربين على التحمل، فإن الأداء لديهم يكون أفضل وأطول قبل حدوث تعب العضلة.

لا تزيد تمارين التحمل من حجم العضلة، ولكن حجمها يزداد بفترات متكررة من التمرين الرياضي المكثف؛ حيث تعمل العضلة ضد قوة مؤثرة (المقاومة) مثل رفع الأثقال. وتزيد هذه التمارين من حجم الألياف العضلية ذات الومضة السريعة (النوع الثاني II) ما ينتج نموًا في حجم العضلة يُسمّى **التضخم Hypertrophy** وليس من خلال انقسام الخلايا وزيادة عددها.

تحتوي الخلايا العضلية على الليفات العضلية التي تقصر خلال انقباض العضلة. يحصل الانقباض بسبب انزلاق الخيوط العضلية المتداخلة. يتضمن انزلاق الخيوط العضلية البروتين ميوسين الذي يبني الجسور العرضية مع خيوط أكتين. يتم التحكم في هذه العملية عن طريق أيونات الكالسيوم التي ترتبط ببروتين آخر هو تروبونين. يتحكم تروبونين في موقع تروبوميوسين الذي يغلق أماكن ارتباط ميوسين على خيط أكتين. تبدأ عملية ارتباط ميوسن بأكتين مع وصول جهد الفعل العصبي من العصب الحركي الذي يعمل على إطلاق كالسيوم من مخازنه في الشبكة العضلية البلازمية. يسبب المؤثر الواحد ومضة في العضلة. ويمكن جمع هذه الومضات لتشكل انقباضًا مستدامًا.

5-47 أنماط حركات الحيوان

تتميز الحيوانات عن باقي الكائنات متعددة الخلايا بقدرتها على الحركة النشطة من مكان إلى آخر. تحتاج الحركة إلى نظام دفع وأسلوب للسيطرة. وهناك كثير من أنظمة الدفع، تستخدم معظمها العضلات المنقبضة لإنتاج القوة الضرورية. وفي الخلاصة، فإن الجهاز العصبي هو الذي ينشط، وينظم العضلات المستخدمة في الانتقال.

تنتج الحركة النشطة في الحيوانات الكبيرة بشكل كلي عن طريق الأطراف ذات الحركة الرتيبة (التموجية)، أو حركة الأطراف *Appendicular locomotion*، أو عن طريق الأجسام المتموجة أو النابضة، أو بالحركة الدودية (الحركة المحورية) *Axial locomotion*.

ومع أن الحركة عند الحيوانات تحدث بأشكال مختلفة، يبقى المبدأ العام واحدًا عند كل المجموعات. إن المعيقات الفيزيائية للحركة (الجاذبية وقوة الاحتكاك) متشابهة في البيئات جميعها، ولكنها تختلف في الدرجة أو المقدار.

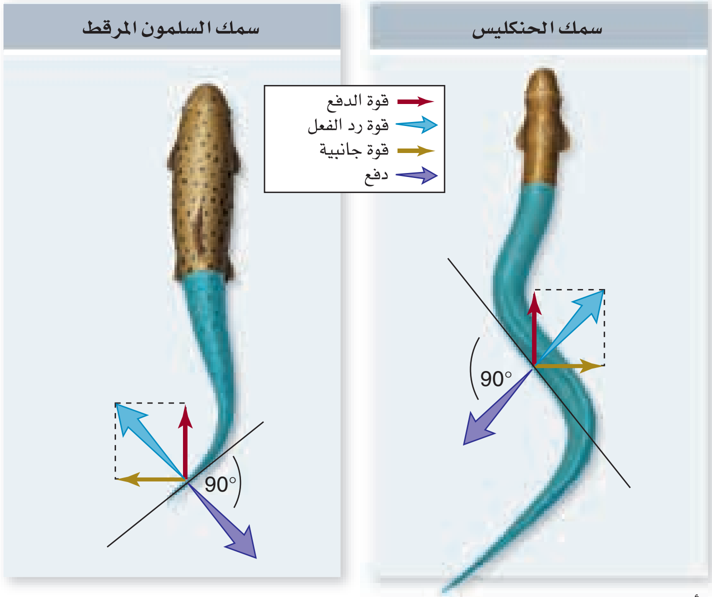
الحيوانات المائية تظهر عددًا من التكيفات الحركية

تتحرك الكثير من اللافقريات المائية زاحفة على قعر الماء مستخدمة طريقة الحركة الشبيهة بتلك المستخدمة عند الحيوانات البرية الزاحفة على سطح الأرض. تستخدم الديدان المفلطحة النشاط الهدبي لتزحف إلى الأمام. أما الديدان الأسطوانية فتستخدم الحركة الدودية، في حين يستخدم العلق الطبي في زحفه طريقة الانقباض- والتثبت- الامتداد، طريقة لا تختلف عن حركة ديدان الأرض. أما السلطعونات فتتحرك باستخدام الأطراف لتدفع بأجسامها إلى الأمام، وتستخدم الرخويات القدم العضلية، في حين يستخدم نجم البحر القدم الأنبوبية في حركته.

تمثل الحركة أو السباحة خلال الماء نوعًا من التحدي المختلف تمامًا. إن كثافة الماء تقلل من أثر الجاذبية. يعدّ عامل الاحتكاك العائق الرئيس للحركة المتقدمة إلى الأمام. لذلك، كان لشكل الجسم أهمية في تقليل الاحتكاك والاضطراب الناتج عن السباحة خلال الماء.

تتحرك بعض اللافقريات البحرية باستخدام الدفع الهيدروليكي. على سبيل المثال، يشدّ المحار طرفي صدفته بقوة إلى بعضهما، في حين يدفع الحبار والأخطبوط الماء كنفاث مائي، كما أوضحنا سابقًا.

إن اللافقريات المائية جميعها سبّاحة. وتتضمن السباحة استخدام الجسم أو زوائده لدفع الجسم ضد الماء. يسبح سمك الحنكليس عن طريق الحركات التموجية التي تشمل جسمه كله (الشكل 47-21 أ). إن الحركات التموجية للجسم السابح مثل سمك الحنكليس ناجمة عن أمواج من الانقباضات العضلية تتبادل بين العضلات المحورية اليسرى واليمنى. وعندما تدفع كل قطعة من الجسم الماء، تقوم موجات الماء المتحركة بدفع الحيوان إلى الأمام.



الشكل 47-21

حركة الأسماك السباحة. أ. يدفع سمك الحنكليس جسمه ضد الماء عن طريق تموجات تسري بطول جسمه كله. في حين ب. يدفع سمك السلمون المرقط جسمه ضد الماء عن طريق تموجات نصف جسمه الخلفي.

تستخدم الأسماك في حركتها آلية مشابهة لحركة الحنكليس، ولكنها تنتج معظم قوة الدفع من الجزء الخلفي للجسم مستخدمة زعنفتها الذيلية (الخلفية) (الشكل 47-21 ب). وهذا يعطي المجال للجزء الأمامي للقيام بالعمل المتخصص دون التضحية بقوة الدفع. أما الزواحف مثل القاطور، فتعتمد على تموجات الذيل بشكل رئيس لدفع أجسامها إلى الأمام.

تسبح الحيتان وباقي الثدييات البحرية مستخدمة الحركة التموجية لأجسامها. ولكن خلافًا للأسماك، فإن الأمواج تسري من الأسفل إلى الأعلى، وليس من جانب إلى آخر. إن عضلات الجسم عند الحنكليس والأسماك مقسمة بشكل واضح، حيث يكون كل زوج من الفقرات المتلاصقة مغطى بقطعة عضلية. وعندما تتداخل العضلات على طول الجسم تنساب الحركة التموجية بنعومة مع طول الجسم. أما الحيتان فلا تتمكن من إنتاج التموجات لأجسامها؛ لأن العمود الفقري في الثدييات مركب ليسمح بالانثناء العلوي السفلي، وليس بالانثناء من جانب إلى آخر.

يستطيع كثير من الفقريات الأرضية رباعية الأقدام السباحة من خلال تحريك أطرافها. معظم الطيور السبّاحة كالبط والإوز تدفع أجسامها ضد الماء عن طريق أرجلها الخلفية، حيث تمتلك عادة أرجلًا مجذافية. وكذلك الضفادع والسلاحف ومعظم الثدييات البحرية تسبح باستخدام أرجلها الخلفية التي تكون عادة ذات أغشية. أما الفقريات التي تسبح عن طريق أطرافها الأمامية فتكون أطرافها عادة متحورة، وتأخذ شكل زعنفة لتسمح بسحب الجسم خلال الماء، ومثال ذلك السلاحف البحرية، والبطريق، والفقمة ذات الفراء. القليل من الفقريات رباعية الأقدام مثل الدب القطبي، ومنقار البط، والإنسان تسبح عن طريق الأطراف الأمامية المستخدمة عادة للمشي، وليست متحورة لغرض السباحة.

الحركة على اليابسة عليها التعامل أولًا مع الجاذبية

تتحرك المجموعات الثلاث الأكبر من الحيوانات البرية: الرخويات، ومفصلية الأرجل، والفقريات على سطح الأرض بطرق مختلفة. تتحرك الرخويات بكفاءة أقل من المجموعات الأخرى. تفرز الحلزونيات والبزاق ممرًّا من المخاط تزحف فوقه، عندما تدفع أجسامها عن طريق القدم العضلية. أما بقية الفقريات ومفصلية الأرجل (الحشرات، والعناكب، والقشريات) فقد طورت طرقًا أسرع للحركة على السطوح. وفي كلتا المجموعتين نرى أن الجسم مرفوع عن الأرض، ويتحرك إلى الأمام عن طريق مجموعة من الزوائد المفصلية، أو الأرجل.

من وظائف الأرجل الدعامة والدفع. لذا كان من الأهمية بمكان ألّا تؤدي حركتها إلى إبعاد نقطة توازن الجسم عن محيط دعم الأرجل للجسم، إلا إذا كانت مدة عدم التوازن قصيرة. وخلافًا لذلك، فإن الحيوان سيسقط. إن الحاجة إلى الاحتفاظ بالثبات يحدد تعاقب حركة الأرجل المتشابهة عند الفقريات ومفصليات الأرجل.

الفرق الرئيس في طبيعة الحركة عند هاتين المجموعتين يعكس الفرق في عدد الأرجل. تمتلك الفقريات أربع أرجل، في حين تمتلك مفصليات الأرجل جميعها ستة أطراف أو أكثر. إن زيادة عدد الأطراف تزيد الاتزان في أثناء الحركة، وكذلك فإنها تحدّ من السرعة القصوى التي يمكن للحيوان بلوغها. إن النمط الأساسي في حركة ذات الأربع أرجل من السلمندر وحتى معظم الثدييات تأخذ الترتيب الآتي: الرجل اليسرى الخلفية- الرجل اليمنى الأمامية- الرجل اليمنى الخلفية- الرجل اليسرى الأمامية. ينتج هذا النظام نمطًا قطريًّا لإيقاع الأرجل. إن أقصى سرعة ركض لذوات الأربع أرجل كعدو الحصان يمكن أن يشمل حالات يكون الحيوان مرتكزًا فيها على رجل واحدة، أو يكون مرتفعًا عن سطح الأرض. وتفسير ذلك أن الثدييات قد حدث لديها تطور وتغير في تركيب الهيكل المحوري والطرفي، ما سمح بالركض عن طريق سلسلة من القفزات إلى الأمام.

إن كثيرًا من الحشرات كالجراد يستخدم القفز إلى الأمام عن طريق أرجله الخلفية القوية. وإن الثدييات كالكنغر، والأرنب، والضفدع هي أيضًا من الحيوانات التي تتحرك بالقفز (الشكل 47-22). إن حيوانات المراعي المفتوحة (السفانا) كالغزلان وباقي حيوانات الرعي تستخدم طريقتي العدو، والقفز إستراتيجية فعالة للهرب من المفترسين.

تستخدم الحيوانات الطائرة الهواء للدعم

تطورت عملية الطيران عند الحيوانات أربع مرات: عند الحشرات، وعند الزواحف المجنحة (زواحف طائرة منقرضة)، وعند الطيور، وعند الخفافيش. تحصل عملية الطيران النشط في هذه المجموعات الأربع بالأسلوب نفسه. تحدث عملية الاندفاع عن طريق الضغط على الهواء إلى أسفل عن طريق الأجنحة. وهذا وحده يولد قوة دفع إلى أعلى كافية لإبقاء الحشرة في الهواء. أما الفقريات، فلكونها أكبر، فإنها تحتاج إلى قوة رفع أكبر تحصل عليها من الأجنحة ذات السطح العلوي الأكثر تحدبًا من سطحها السفلي. إن أي سائل، كالهواء أيضًا، يقل ضغطها الداخلي كلما زادت سرعة حركتها. لذا، فإن هناك ضغطًا أقل على السطح العلوي للجناح، في حين أن الضغط على السطح السفلي له أكبر. وهذا هو المبدأ نفسه المستخدم في أجنحة الطائرة.

يمكن رفع الأجنحة وخفضها عند الطيور والحشرات عن طريق الانقباض المتبادل للعضلات القابضة (الرافعة) والعضلات الباسطة (الخافضة). وهناك أربع رتب من الحشرات (تشمل الذباب، والبعوض، والدبور، والنحل، والخنافس) تتذبذب أجنحتها بمعدلات تتراوح بين 100 وإلى ما يزيد على 1000 مرة/ ثانية، وهذا أسرع من قدرة الأعصاب على نقل السيالات المتعاقبة.

إن عضلات الطيران في هذه الحشرات غير مرتبطة بالأجنحة كليًّا، بل إنها مرتبطة بالجدار الصلب المحيط بالصدر الذي ينضغط إلى الداخل والخارج بفعل انقباض تلك العضلات. إن هذه العضلات تنقبض بسرعة هائلة؛ لأن انقباض مجموعة من هذه العضلات يؤدي إلى شد مجموعة أخرى حاثًّا إياها على الانقباض دون انتظار وصول سيال عصبي جديد.

أما في الفقريات، فقد ظهر الطيران أولًا قبل نحو مئتي مليون سنة عند الزواحف الطائرة التي تدعى الزواحف المجنحة (الشكل 47-23). وبوصفها مجموعة ناجحة ومتنوعة، تراوحت الزواحف المجنحة في حجمها من أفراد في حجم العصفور الدوري، إلى أفراد في حجم الطائرة المقاتلة. وخلال تلك الفترة اشتركت تلك الحيوانات السماء مع الطيور، التي يعتقد علماء الأحافير أنها تطورت من ديناصورات ذات ريش منذ نحو 150 مليون سنة.

الشكل 47-23

تطورت الأجنحة ثلاث مرات عند الحيوانات الفقرية. تمتلك هذه الحيوانات الفقرية المختلفة عظامًا خفيفة وأطرافًا أمامية تحورت إلى أجنحة.

الخفافيش، وهي ثدييات طائرة، ظهرت بعد انقراض الزواحف المجنحة. تطير في الليل، ولأنها تطير ليلًا، فإن بإمكان الخفافيش العيش في مخازن على الوفير من الغذاء برفقة القليل من الرفقاء مثل البعوض والحشرات، والعث. تكيفت الخفافيش للنشاط الليلي بتطوير أعضاء حس مميزة تعتمد على رجع الصدى (انظر الفصل الـ 45) بدلًا من اعتمادها على الإبصار. وأثبتت هذه الطريقة فاعليتها، حيث تمثل الخفافيش ربع أنواع الثدييات مجتمعة.

تنتج الحركة عند الحيوانات الكبيرة بشكل رئيس عن طريق الزوائد التي تدفع الوسط المحيط بطريقة ما. في الوسط المائي يشمل ذلك تموج الجسم كاملًا عند سمك الحنكليس، والجزء الخلفي من الجسم عند باقي الأسماك. يمكن للحيوان الطيران، عندما يولِّد قوة رفع بسبب الاختلاف في الضغط فوق سطوح الأجنحة وأسفلها.

الشكل 47-22

الحيوانات التي تقفز تستخدم أرجلها الخلفية لدفع جسمها في الهواء. إن العضلات الخلفية القوية لهذا الضفدع مكنته من الانتقال من وضع الانطلاق إلى الوضع الأفقي في مدة 100 ميلي ثانية تقريبًا.

مراجعة المفاهيم

1-47 أنواع الأجهزة الهيكلية

تنتج التغيرات في الحركة بسبب دفع العضلات ضد تركيب داعم.

- الهيكل الهيدروستاتيكي يستخدم انقباض العضلات لإنتاج ضغط ماء داخل جدار الجسم (الشكل 47-1).
- تستخدم قوة النفث في الحركة عن طريق نفث الماء خارج الجسم، كما في قنديل البحر والحبار (الشكل 47-2).
- الهيكل الخارجي يمثل علبة صلبة وقاسية لحماية الجسم. يتخلص الحيوان من هذا الهيكل ليتمكن من النمو، واستخدام القصبة الهوائية للتنفس يحدّ من حجم الجسم (الشكل 47-2).
- الهيكلُ الداخلي للفقريات أنسجةٌ تحتوي فوسفات الكالسيوم، وهو صلب، وقاسٍ، وداخلي. (الشكل 47-3 ب).
- الهيكل عند الفقريات يقسم إلى جزأين: المحوري الذي يمثل محور الجسم، والطرفي الذي يتكون من الأطراف، وما يرتبط في حزام الكتف، وحزام الحوض (الشكل 47-3 ب).

2-47 نظرة فاحصة على العظم

العظم نسيج صلب، ولكنه مرن، وخاص بالحيوانات الفقرية.

- يتطور العظم جنينيًّا بطريقتين مختلفتين، هما: التطور داخل الغشائي، والتطور داخل الغضروفي الأكثر تعقيدًا.
- في حالة تطور العظم داخل الغشائي، يتشكل العظم على هيئة نسيج ضامّ أساسي عن طريق الخلايا بانية العظم والخلايا العظمية، وهذا شائع في تكوين عظام الجمجمة (الشكل 47-4)
- في حالة تطور العظم داخل الغضروفي، تحصل عملية التكلس عميقًا في الجسم ابتداءً من الغشاء الليفي المحيط بالغضروف، الذي يدعى بعد ذلك السمحاق، ويستمر نحو الداخل.
- ينمو العظم طوليًّا وعرضيًّا. ويبقى الغضروف بعد تطور الكردوس ليشكل طبقة عازلة بين سطوح العظم (الشكل 47-5).
- العظم عند الطيور والأسماك غير مزود بالأوعية الدموية، بل إنه غير خلوي كذلك، أما عند باقي الفقريات فالعظم يحتوي نوعين من الخلايا، وهو مزود بأوعية دموية، وأعصاب تمر خلال قنوات هافيرس.
- تشارك ثلاثة أنواع من الخلايا في تكوين العظم، هي: الخلايا بانية العظم التي تبدأ عملية تكوين العظم، وخلايا العظم الناتجة عن النوع السابق المطمور في العظم، والخلايا هادمة العظم التي تمتص العظم.
- يتغير تركيب العظم بحسب الاستعمال، ووَفق القوى المؤثرة في العظم (الشكل 47-6).

3-47 حركة المفاصل والعظام

تحدث حركة الجهاز الهيكلي التي تستجيب لأثر العضلات عند المفاصل، حيث تتقابل العظام.

- ترتبط العضلات مباشرة بالسمحاق الخارجي، وهو نسيج ضامّ كثيف يحيط بالعظم، أو تتصل عن طريق الأوتار التي تربط العضلة بالسمحاق الخارجي.
- هناك ثلاثة أنواع من المفاصل، هي: مفاصل عديمة الحركة (الثابتة) التي توصل بين العظام، ومفاصل قليلة الحركة غنية بنسيج ضام ليفي أو غضروف، وأخيرًا المفاصل حرة الحركة أو المفاصل الزلقة المليئة بسائل يسهل الحركة (الشكل 47-7).
- تمتلك المفاصل المتحركة مجالًا مميزًا من الحركة. تقوم المفاصل من نوع الكرة والمحجر بحركة عامة في الاتجاهات جميعها، أما المفاصل من النوع الرزي فحركتها محدودة، والمفاصل الزلقة تنزلق وتعطي الجسم الثبات والمرونة. وأخيرًا، فإن المفاصل المركبة تسمح بالدوران والانزلاق (الشكل 47-8).
- تعمل العضلات الهيكلية ضمن أزواج متضادة، حيث يكون فعل إحدى العضلات معاكسًا لفعل العضلة الأخرى (الشكل 47-9).

4-47 انقباض العضلات

تحتوي العضلة الهيكلية كثيرًا من الألياف العضلية المكونة من لييفات عضلية محتوية على خيوط عضلية (الشكل 47-10).

- تتميز اللييفات العضلية الموجودة في العضلات الهيكلية أو المخططة بمورفولوجية واضحة: يتكون الشريط A من الأكتين والميوسين، في حين يحتوي الشريط I الأكتين، أما الخط Z فموجود على طرفي القطعة العضلية (الشكل 47-11).
- يحصل انقباض العضلة عندما تنزلق خيوط الأكتين والميوسين بالنسبة إلى بعضها، وتُشكِّل جسورٌ عرضيةٌ فيما بينها (الشكل 47-11).
- تتكون الخيوط السميكة من عدد من خيوط الميوسين. ويتألف جزيء الميوسين من وحدتين: منطقة الرأس، وخيط طويل يلتف بشكل حزمة مع غيره من الخيوط الطويلة (الشكل 47-12).
- الميوسين أحد البروتينات الحركية التي تحوّل الطاقة الكيميائية ATP إلى طاقة ميكانيكية عندما يتغير الشكل النهائي لجزيئات الميوسين (الشكل 47-13).
- يتكون كل خيط رفيع من سلسلتين من جزيئات الأكتين الكروية ملتفتين على شكل لولب حلزوني، ومن البروتينات تروبوميوسين وتروبونين (الشكل 47-13).
- يشكل رأس الميوسين جسرًا عرضيًّا مع خيوط الأكتين عندما يتحلل جزيء ATP إلى $ADP + P_i$ (الشكل 47-15).
- يمنع جزيء تروبوميوسن فيزيائيًّا تكوين الجسور العرضية، ويرتبط تروبوميوسين بالأكتين من خلال بروتين آخر هو تروبونين.
- ينظم عمل التروبونين عن طريق أيونات الكالسيوم. ويقوم تربونين المرتبط بالكالسيوم بتحريك تروبوميوسين جانبيًّا ليسمح بتكوين الجسور العرضية (الشكل 47-16).
- يختزن الكالسيوم داخل الشبكة العضلية البلازمية، وانطلاق أستيل كولين من النهايات العصبية يؤدي إلى إزالة استقطاب الغشاء الخلوي للخلية العضلية.
- تنتقل إزالة الاستقطاب إلى داخل الليفة العضلية عن طريق الأنيبيبات المستعرضة، فينطلق الكالسيوم إلى السيتوبلازم، وتدعى هذه العملية مزدوج الاستثارة والانقباض (الشكل 47-18).
- يستطيع الليف العضلي الواحد إنتاج توتر عضلي متغير اعتمادًا على مقدار تكرار التحفيز العصبي. ولكن استجابة العضلة كاملة تعتمد على عدد الألياف (الخلايا) العضلية المستخدمة، وعلى درجة توترها.
- الوحدات الحركية ذات الأحجام المختلفة تتكون من مجموعة من الألياف العضلية تغذيها تفرعات خلية عصبية حركية، إضافة إلى الخلية العصبية الحركية نفسها.
- ينتج الاستنفار انقباضات عضلية أقوى عند زيادة عدد الوحدات الحركية المنشطة وحجمها.
- تشير الومضة العضلية إلى المدة الزمنية بين انقباض العضلة المنبهة وارتخائها. وعملية التجميع هي استجابة تراكمية عندما تضاف الاستجابة الثانية إلى الاستجابة الأولى. وتدخل العضلة في حالة التشنج عندما لا يكون هناك ارتخاء بين عمليات الومضات المتتالية (الشكل 47-19).
- تحتوي العضلات الهيكلية نوعين رئيسين من الألياف العضلية، هما: ذات الومضة البطيئة أو الألياف من النوع I التي تستطيع تحمل النشاط مدة طويلة من الزمن، والنوع الثاني ذات الومضة السريعة أو الألياف من النوع II التي تكيفت للقيام بأنشطة قوية، ولكنها تفتقر إلى التحمل.
- تحصل العضلة المنشطة على الطاقة من خلال أيض الأحماض الدهنية، في حين تحصل العضلة في حالة الراحة على الطاقة من الجلوكوز والجليكوجين.
- يحصل الأعياء عند العضلات بسبب ضعف المقدرة على إنتاج الطاقة الناجم عن الاستمرار في استعمال العضلة.
- التمرين طويل الأمد لا يزيد من حجم العضلة، ولكن ما يزيد حجم العضلة هو التمرين عالي الكثافة مع وجود المقاومة.

5-47 أنماط حركات الحيوان

تُظهر الحيوانات أشكالًا عدة من آليات الدفع التي يحفزها، ويسيطر عليها الجهاز العصبي.

- في الحيوانات الكبيرة، يكون الانتقال طرفيًّا عن طريق تموجات الزوائد، أو محوريًّا عن طريق التموجات أو الأمواج الدودية (الشكل 47-21).
- أنماط الحركة على اليابسة: تندفع الرخويات عبر مسار مخاطي عن طريق القدم العضلي. في حين تمشي الحيوانات الأخرى أو تقفز عند دفعها القدم ضد الأرض، وتطير أخرى عن طريق إنتاج قوة رفع ناتجة عن الفرق في الضغط على سطحي الجناح.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. يختلف الهيكل الخارجي والداخلي فيما يأتي:
   أ. الهيكل الخارجي صلب، أما الداخلي فهو مرن.
   ب. الهياكل الداخلية موجودة فقط عند الفقريات.
   ج. تتكون الهياكل الخارجية من الكالسيوم، أما الهياكل الداخلية فمبنية من الكايتين.
   د. الهياكل الخارجية تقع خارج أنسجة طرية، في حين أن الهياكل الخارجية تقع داخل الجسم.

2. تستخدم الديدان واللافقريات البحرية هيكلًا هيدروستاتيكيًّا للحركة، حيث:
   أ. تمتلئ عظامها بالماء الذي يعطي الهيكل وزنه.
   ب. ينتج التغير في تركيب الجسم عن انقباض العضلات التي تضغط على سوائل الجسم.
   ج. تحتوي العضلات فجوات مائية تعطي تركيبًا داخليًّا قاسيًا عندما تمتلئ بالماء.
   د. يشير المصطلح هيدروستاتيكي إلى الوسط الرطب. وتنتج الحركة بطريقة تشبه مفصليات الأرجل.

3. لديك صورة أشعة X لشخصين. ربيع، حامل أثقال وكمال أجسام مدة 30 عامًا، أما بشير فعاش معظم حياته جالسًا. تتوقع الفرق بين صورتي X لكليهما:
   أ. لا فرق؛ يمتلك الاثنان عظامًا أسمك من الأشخاص الأصغر سنًّا بسبب النمو الطبيعي مع الزمن.
   ب. لا فرق؛ فطريقة المعيشة لا تؤثر في كثافة العظم.
   ج. ربيع، سيكون لديه عظام أسمك بسبب إعادة التشكيل الناتجة عن الضغط الفيزيائي.
   د. عظام بشير أكثر سماكة؛ لأن العظم يتراكم مثل الدهن بسبب بقائه جالسًا.

4. ينتج العظم عن طريق واحدة من طريقتين اعتمادًا على الهيكل الأساسي. الزوج الذي يصف هذه الميكانيكية بشكل صحيح مما يأتي هو:
   أ . داخل غشائي، وخارج غشائي.
   ب. داخلي غضروفي، وخارجي غضروفي.
   ج. خارج غشائي، وخارج غضروفي.
   د. داخلي غضروفي، وداخل غشائي.

5. الجملة التي تمثل أفضل وصف لميكانيكية الخيوط المنزلقة في انقباض العضلة هي:
   أ. لا تقصر خيوط الأكتين والميوسين، ولكنها تنزلق خلف بعضها.
   ب. تقصر خيوط الأكتين والميوسين، وتنزلق خلف بعضها.
   ج. عندما تنزلق الخيوط خلف بعضها، تقصر خيوط الأكتين دون خيوط الميوسين.
   د. عندما تنزلق الخيوط خلف بعضها، تقصر خيوط الميوسين دون خيوط الأكتين.

6. تم التعرف إلى مرض يتعلق بتخزين أيونات الكالسيوم في الجرذ. يؤثر عدم المقدرة على تخزين الكالسيوم في انقباض العضلة، حيث:
   أ. لن تتمكن أيونات الكالسيوم من الارتباط بتروبوميوسين، وهذا يسمح لتروبونين بالحركة وكشف مواقع ارتباط الجسور العرضية.
   ب. لن تتمكن أيونات الكالسيوم من الارتباط بتروبونين، وهذا يسمح لتروبوميوسين بالحركة وكشف مواقع ارتباط الجسور العرضية.
   ج. لن تتمكن أيونات الكالسيوم من الارتباط بتروبوميوسين، وهذا يسمح لتروبونين بتحرير ATP.
   د. لن تتمكن أيونات الكالسيوم من الارتباط بتروبونين، وهذا يسمح لتروبوميوسين بتحرير ATP.

7. تُنشِّط الخلايا العصبية الحركية انقباض العضلة من خلال تحرير:
   أ. أيونات الكالسيوم. ب. ATP.
   ج. أسيتل كولين. د. الهرمونات.

8. واحدة من الجمل الآتية حول الأيض عند العضلة غير صحيحة:
   أ. تحصل العضلات الهيكلية على الطاقة في أثناء الارتخاء من جليكوجين العضلات وجلوكوز الدم.
   ب. يتكون ATP بسرعة من اتحاد ADP مع الفوسفات المستمد من فوسفات الكرياتين.
   ج. تتناسب شدة التمرين مع المعدل الأعلى لاستهلاك الأكسجين.
   د. تحتاج ATP إلى ضخ أيونات الكالسيوم ثانية إلى داخل الشبكة العضلية البلازمية.

9. إذا أردت أن تدرس استخدام ATP خلال دورة انقباض واحدة داخل الخلية العضلية، فإن العملية التي تستخدمها هي:
   أ. التجميع. ب. الومضة العضلية.
   ج. ظاهرة الدرج. د. التشنج العضلي.

10. الترتيب الصحيح للأحداث الآتية:
   1. انسياب أيونات الكالسيوم من الشبكة العضلية البلازمية.
   2. ارتباط ميوسين بأكتين.
   3. وصول السيال العصبي من الخلية العصبية.
   4. ارتباط أيونات الكالسيوم بتروبونين هو:
   أ. 1، 2، 3، 4. ب. 3، 1، 2، 4.
   ج. 2، 4، 3، 1. د. 3، 1، 4، 2.

11. تحرك العضلات يدك في الهواء ب:
   أ. الانقباض. ب. الارتباط بعظمتين عبر مفصل.
   ج. الجاذبية. د. أ + ب.

12. الذي يسمح للحيوان بالطيران هو الفرق في:
   أ. الجاذبية. ب. الرطوبة.
   ج. الضغط. د. الحرارة.

13. تستمر خلايا العظم حية داخل العظم بسبب:
   أ. تكوّن العظم من خلايا ميتة أو ساكنة فقط.
   ب. وجود قنوات هافيرس في العظم، التي تحتوي أوعية دموية تزود خلايا العظم بما تحتاج إليه من مواد.
   ج. امتداد زوائد من أغشية خلايا العظم؛ لتساعدها على تبادل المواد.
   د. أن العظم مجوف من الداخل، والضغط المنخفض هناك يسحب السوائل من الدم؛ ليغذي خلايا العظم.

أسئلة تحدٍّ

1. تريدُ تصميم مركبة لاستكشاف الفضاء لاستخدامها على كوكب جاذبيته أعلى من جاذبية الأرض. فإذا خيِّرت بين نظام هيدروستاتيكي أو هيكل خلوي. فماذا تختار؟ لماذا؟
2. تبدأ الركض بأسرع ما تستطيع. بعد ذلك تخفض السرعة إلى مستوى يمكن تحمله. كيف يحصل التحول في استهلاك مصادر الطاقة في العضلة خلال عملية التحول تلك؟ لماذا؟
3. يعمل غاز الأعصاب مثل فسفونو حمض الفلوريديك (سارين) على تنشيط الأنزيم أسيتل كولين إستيريز، الضروري لتحطيم أسيتل كولين. اعتمادًا على هذه المعلومة، ما مدى أثر هذا الغاز في عمل الأعصاب؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™

الفصل 48

الجهاز الهضمي

The Digestive System

مقدّمة

تستطيع النباتات والمخلوقات الحية الأخرى القادرة على عمل البناء الضوئي إنتاج الجُزيئات العضوية التي تحتاج إليها من مركبات غير عضوية. لهذا، تُدعى مخلوقات ذاتية التَّغذية، أو ذاتية الإمداد. تُعدّ الحيوانات، مثل السنجاب الأمريكي الظاهر في الصورة، مخلوقات غير ذاتية التَّغذية: يجب على هذه المخلوقات أن تستهلك الجزيئات العضوية الموجودة في مخلوقات حية أخرى. ويجب على الجزيئات التي تتغذى عليها المخلوقات غير ذاتية التَّغذية أن تكون قابلة للهضم إلى جزيئات صغيرة؛ لكي تتمكن هذه المخلوقات من امتصاصها إلى داخل أجسامها. عندما تدخل نواتج الهضم إلى داخل الجسم، يستخدمها المخلوق لإنتاج الطاقة من خلال عملية التَّنفس الخلوي، أو تُستخدم لبناء جزيئات كبيرة تُشكل أنسجته. في هذا الفصل، سيتمُّ التركيز على عملية الهضم في الحيوانات.

موجز المفاهيم

1-48 أنواع أجهزة الهضم
- *الأجهزة الهضمية في اللافقريات هي أكياس أو أنابيب.*
- *الأجهزة الهضمية في الفقريات تحتوي على تراكيب مُتخصِّصة بحسب طبيعة الغذاء.*

2-48 الفم والأسنان: التقاط الغذاء ومُعالجة المقادير الكبيرة
- *تكيَّفت أسنان الفقريات بحسب طبيعة غذائها.*
- *الفم هو حجرة البلع وبداية الهضم.*

3-48 المريء والمعدة: بداية الهضم
- *الانقباضات العضلية في المريء تدفع الغذاء إلى المعدة.*
- *المعدة هي "محطَّة تجميع وتخزين" تحطّم الغذاء باستخدام الأحماض.*

4-48 الأمعاء الدَّقيقة: التَّحطيم (الهضم) والامتصاص
- *تركيب الأمعاء الدَّقيقة مُصمم لهضم المواد الغذائية وامتصاصها.*
- *تُفرز الأعضاء المُساعدة (الغُدد المُلحقة) الأنزيمات في الأمعاء الدَّقيقة.*
- *تذهب المواد الغذائية المُمتصة إلى الشُّعيرات الدَّموية أو الشعيرات الليمفية.*

5-48 الأمعاء الغليظة: التَّخلُّص من الفضلات

6-48 الاختلافات في الجهاز الهضمي للفقريات
- *المُجترات تُعيد مضغ الغذاء المُجتر.*
- *تمتلك آكلات الأعشاب الأخرى إستراتيجية بديلةً للهضم.*

7-48 التَّنظيم العصبي والهرموني للجهاز الهضمي

8-48 وظائف الأعضاء المُساعدة (الغُدد المُلحقة)
- *يُعدِّل الكبد بعض المواد الكيميائية للحفاظ على الاتزان الدَّاخلي.*
- *المُحافظة على تركيز جلوكوز الدَّم بفعل الأنسولين والجلوكاجون.*

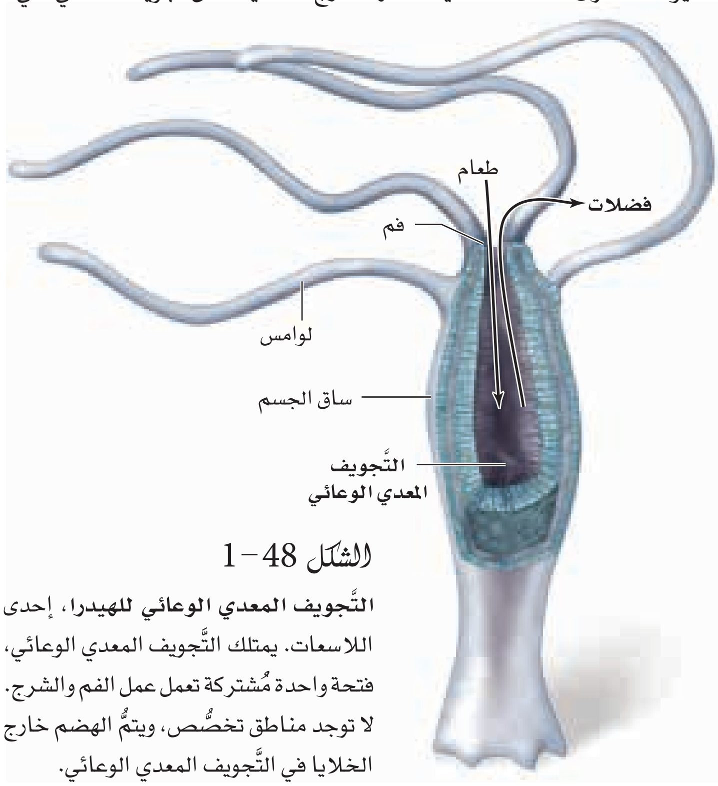
9-48 طاقة الغذاء، وإنفاق الطَّاقة، والمواد الغذائية الضرورية
- *الإجهاد يزيد من مُعدَّل الأيض.*
- *تناول الغذاء يتحكم فيه الجهاز العصبي والغُدد الصّماء.*
- *المواد الغذائية الأساسية هي الأغذية التي لا يستطيع الجسم تصنيعها.*

1-48 أنواع أجهزة الهضم

تُقسَّم المخلوقات غير ذاتية التَّغذية إلى ثلاث مجموعات اعتمادًا على مصدر غذائها. تُسمّى الحيوانات التي تعتمد في غذائها على النباتات عاشبة التغذية أو **عواشب Herbivores**؛ ومن الأمثلة الشائعة عليها الحلزونات الآكلة للطّحالب، والحشرات الماصّة للعُصارة النَّباتية، والفقريات مثل الأبقار، والخيول، والأرانب، وعصافير الدَّوري. الحيوانات التي تعتمد في غذائها على حيوانات أخرى، مثل السَّلطعونات، والحبار، وكثير من الحشرات، والقطط، والنسور، وسمك السلمون المرقط، والضفادع، تُسمّى لاحمة التغذية أو **لواحم Carnivores**. أما الحيوانات التي تعتمد في غذائها على نباتات وحيوانات أُخرى، فتعد **خليطة التغذية Omnivores**. ومن الأمثلة عليها: الإنسان، والخنازير، والدِّببة، والغربان.

الأجهزة الهضمية في اللافقريات هي أكياس أو أنابيب

تهضم المخلوقات وحيدة الخلية والإسفنجيات طعامها داخل الخلايا. وتهضم حيوانات أخرى متعددة الخلايا طعامها خارج الخلايا داخل تجويف هضمي. في هذه الحالة، تُطلق الأنزيمات الهاضمة إلى داخل تجويف يمتد إلى البيئة الخارجية للحيوان. في اللواسع والديدان المُفلطحة مثل البلاناريا، يمتلك التَّجويف الهضمي فتحة واحدة فقط تعمل عمل الفم والشرج (انظر الفصل الـ 33). لا يوجد تخصُّص في هذا النَّوع من الجهاز الهضمي، الذي يُسمّى التَّجويف المعدي الوعائي *Gastrovascular cavity*، حيث إنَّ كل خلية مُعرَّضة لمراحل هضم الغذاء جميعها (الشكل 48-1).



الشكل 48-1

التَّجويف المعدي الوعائي للهيدرا، إحدى اللاسعات. يمتلك التَّجويف المعدي الوعائي، فتحة واحدة مُشتركة تعمل عمل الفم والشرج. لا توجد مناطق تخصُّص، ويتمُّ الهضم خارج الخلايا في التَّجويف المعدي الوعائي.

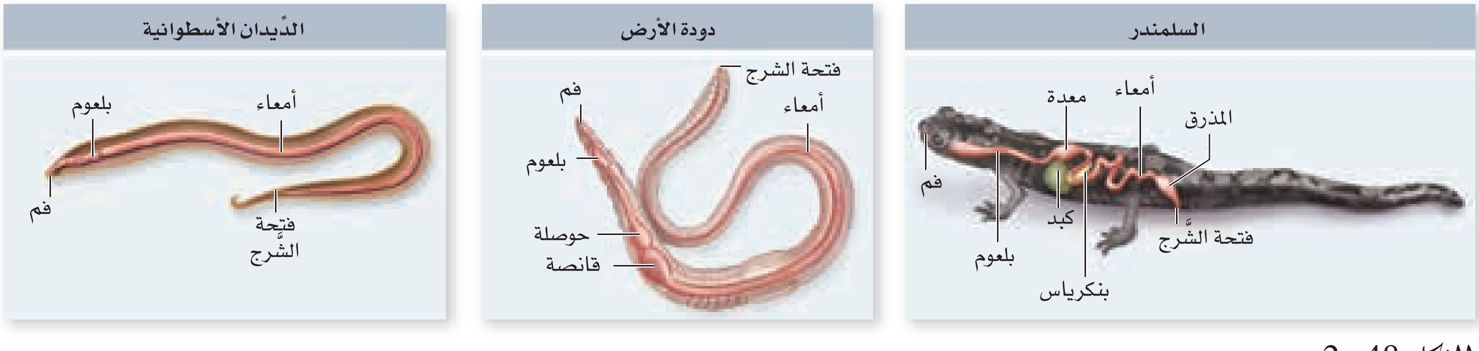
يحدث التَّخصص فقط عندما تمتلك القناة الهضمية فمًا وفتحة شرج مُنفصلتين، ولهذا يتحرك الغذاء في اتجاه واحد. إنَّ أكثر القنوات الهضمية بدائية تُلاحظ في الدِّيدان الأسطوانية (شعبة الديدان الأسطوانية)، حيثُ تكون القناة الهضمية على شكل أنبوب مُحاط بغشاء طلائي. تمتلك ديدان الأرض (شعبة الدِّيدان الحلقية) قناةً هضمية مُتخصِّصة في مناطق مُختلفة لابتلاع الغذاء، وتخزينه، وتجزئته، وهضمه، وامتصاصه. مُعظم المجموعات الحيوانية الأكثر تعقيدًا ومن ضمنها الفقريات جميعها، لها تخصُّصات مُماثلة (الشكل 48-2).

إنَّ الغذاء المهضوم يُمكن أن يُخزَّن في أماكن مُتخصّصة في القناة الهضمية، أو أن يتعرَّض في البداية إلى تجزئة فيزيائية. تحصل عملية التَّجزئة من خلال عملية المضغ باستخدام الأسنان (تُوجد في فم كثير من الفقريات) أو يُطحن الغذاء عن طريق الحصى (في القانصة لديدان الأرض والطيور). بعد ذلك، يتمُّ الهضم الكيميائي، بحيث تُحطَّم جزيئات الغذاء الكبيرة مثل السكريات المُتعدِّدة وثنائية التَّسكر، والدُّهون، والبروتينات إلى تحت وحدات بنائية صغيرة.

يتضمَّن الهضم الكيميائي تفاعلات التَّحلُّل المائي التي تُحرر تحت الوحدات البنائية- في المقام الأول إلى سكريات أحادية التَّسكر، وأحماض أمينية، وأحماض دُهنية - من الغذاء. تمرُّ نواتج الهضم الكيميائي هذه عبر النَّسيج الطلائي المُبطِّن للقناة الهضمية إلى الدَّم، في عملية تُسمّى الامتصاص *Absorption*. لا يستطيع الحيوان استخدام ما تبقى من جزيئات الغذاء التي لم يحدث لها امتصاص. فهذه الفضلات يتمُّ إخراجها على شكل براز من خلال فتحة الشَّرج.

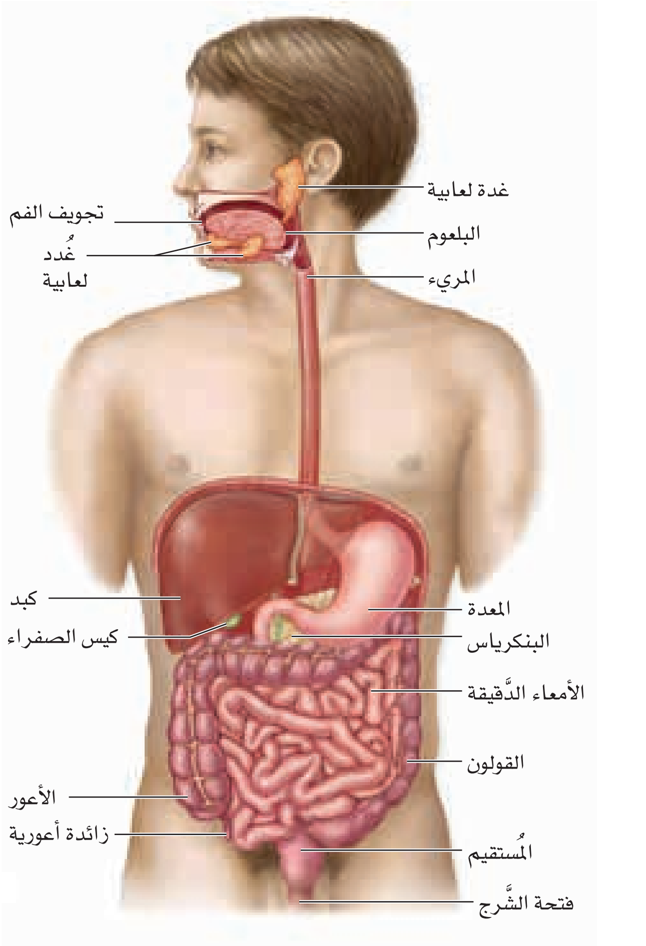
الأجهزة الهضمية في الفقريات تحتوي على تراكيب متخصصة بحسب طبيعة الغذاء

يتكوَّن الجهاز الهضمي في الإنسان والفقريات الأخرى من قناة معدية معوية أنبوبية، وأعضاء هضمية مُساعدة (الشكل 48-3).



الشكل 48-2

الجهاز الهضمي أحادي الاتجاه في الدِّيدان الأسطوانية، وديدان الأرض، والفقريات. إنَّ الحركة في اتجاه واحد في القناة الهضمية يسمح لمناطق مُختلفة من القناة أن تكون مُتخصِّصة لتقوم بوظائف مُختلفة.



الشكل 48–3

الجهاز الهضمي في الإنسان. يتكوَّن الجهاز الهضمي في الإنسان من: تجويف الفم، والمريء، والمعدة، والأمعاء الدَّقيقة، والأمعاء الغليظة، والمُستقيم، وفتحة الشَّرج؛ وتساعده الأعضاء المُساعدة.

نظرة شاملة للقناة الهضمية

تبدأ القناة المعدية المعوية بالفم والبلعوم، الذي يعدّ ممرًّا مُشتركًا لتجويف الفم والتَّجويف التَّنفسي. يُؤدي البلعوم إلى المريء، وهو أنبوب عضلي يُوصل الغذاء إلى المعدة التي يحدث بها هضم تمهيدي.

ينتقل الغذاء من المعدة إلى الأمعاء الدَّقيقة، وهناك تقوم مجموعة من الأنزيمات الهاضمة بإكمال عملية الهضم. يتمُّ في الأمعاء الدَّقيقة امتصاص نواتج الهضم، والمعادن، ومُعظم الماء إلى مجرى الدَّم. وما تبقى يُفرَّغ في الأمعاء الغليظة، حيثُ يُمتصّ ما تبقَّى من الماء والمعادن.

في معظم الفقريات من غير الثدييات، تخرج الفضلات من الأمعاء الغليظة إلى تجويف يُدعى المذرق (المجمع) (انظر الشكل 48–2)، الذي يستقبل أيضًا نواتج الجهاز البولي والتَّناسلي. في الثدييات، تنفصل نواتج الجهازين التَّناسلي والبولي عن المادة البُرازية الموجودة في الأمعاء الغليظة؛ تدخل المادة البُرازية إلى المُستقيم، ثم تُطرد من خلال فتحة الشَّرج.

تتضمَّن الأعضاء الهضمية المُساعدة الكبد الذي يُفرز العصارة الصفراء *Bile* (محلول أخضر اللَّون يعمل على استحلاب الدُّهون)، وكيس الصفراء أو المرارة التي تُخزِّن، وتُركِّز العُصارة الصَّفراء، والبنكرياس. يُفرز البنكرياس العصارة الهاضمة البنكرياسية *Pancreatic juice*، التي تحتوي على الأنزيمات الهاضمة والبيكربونات المُنظِّمة لدرجة الأحماضة. تُفرز العُصارة الهاضمة البنكرياسية والعصارة الصفراء في الجزء الأول من الأمعاء الدَّقيقة، الذي يُدعى (الاثنا عشر) حيثُ تقوم بالمُساعدة في عملية الهضم.

الأنسجة المُكوِّنة للقناة الهضمية

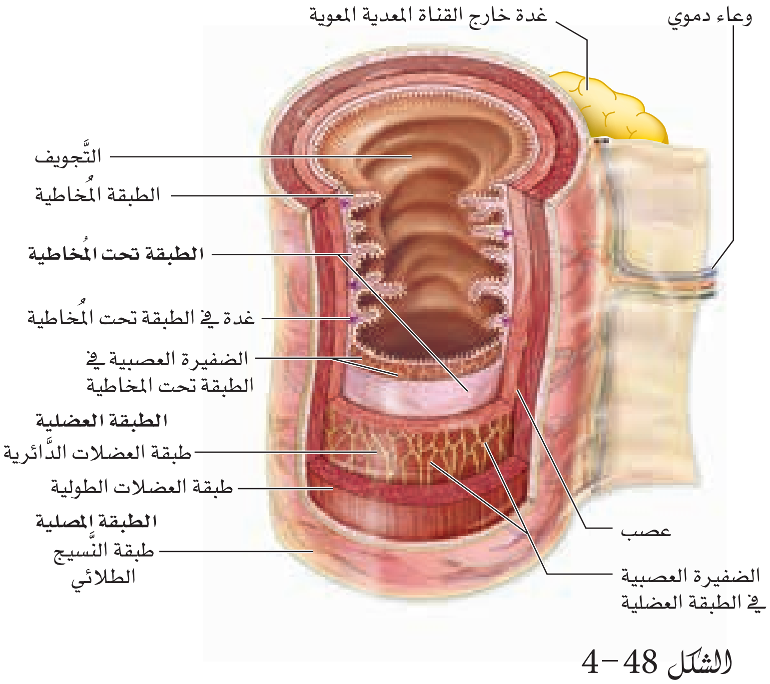
تتكوَّن القناة المعدية المعوية الأنبوبية في الفقريات من تركيب مميز ذي طبقات (الشكل 48–4). الطَّبقة الدَّاخلية هي **الطبقة المُخاطية Mucosa**، وهي طبقة من النَّسيج الطلائي تُبطِّن القناة من الدَّاخل، أو **التَّجويف الداخلي Lumen**، للقناة. الطبقة التي تليها، وتُصنع من النَّسيج الضّام، تُسمّى **الطبقة تحت المُخاطية Submucosa**.

توجد **الطبقة العضلية Muscularis** إلى الخارج من الطبقة تحت المُخاطية، وهي تتكوَّن من طبقتين من العضلات الملساء. تترتَّب الطبقة الدَّاخلية بشكل دائري، والخارجية بشكل طولي. يُغطي السَّطح الخارجي للقناة طبقة طلائية أخرى تُدعى **الطبقة المصلية Serosa**. وتندس شبكات عصبية على شكل ظفائر *Plexuses* بين الخلايا العضلية، وفي الطبقة تحت المُخاطية لتقوم بتنظيم نشاط القناة المعدية المعوية.

الاختلافات في تركيب القناة الهضمية

بشكل عام، تمتلك آكلات اللحوم أمعاء أقصر بالنسبة إلى أحجامها من آكلات الأعشاب. إنَّ قصر الأمعاء في آكلات اللحوم مُلائم لها، لكن آكلات الأعشاب تبتلع كميات كبيرة من السليلوز النَّباتي الذي يُقاوم الهضم. ولذا، تمتلك هذه الحيوانات أمعاء دقيقة، طويلة وملتوية.

إضافة إلى ذلك، يمتلك نوع من أنواع الثدييات يُسمى **المُجترات Ruminants** (مثل الأبقار) التي تستهلك الأعشاب ونباتات أخرى، حُجرات قبل المعدة، حيثُ يتمُّ فيها هضم السليلوز باستخدام البكتيريا. تمتلك آكلات أعشاب أخرى، مثل



الشكل 48–4

طبقات القناة المعدية المعوية. تحتوي الطَّبقة المُخاطية على البطانة الطلائية؛ وتتكوَّن الطبقة تحت المُخاطية من نسيج ضام؛ وتتكوَّن الطبقة العضلية من عضلات ملساء. تُفرز الغُدد المواد عن طريق قنوات مُباشرة إلى مناطق مُختلفة من القناة.

الأرانب والخيول، بكتيريا هاضمة للسليلوز في كيس يُدعى **الأعور Cecum** يقع عند التقاء الأمعاء الدَّقيقة والغليظة. وسوف تُناقش الاختلافات في الأجهزة الهضمية للفقريات في الجزء 48-6.

فيما تبقى من هذا الفصل، سنناقش تفاصيل تركيب الجهاز الهضمي ووظيفته في الفقريات. سنختتم هذا الفصل بمُناقشة المواد الغذائية الضَّرورية للفقريات.

تهضم مُعظم الحيوانات الغذاء خارج خلاياها. تسمح القناة الهضمية، التي تنقل الغذاء في اتجاه واحد، وتمتلك مناطق مُتخصِّصة لوظائف مُختلفة، بابتلاع الغذاء، وبتَّجزئته فيزيائيًّا، وبالهضم الكيميائي، والامتصاص. يتكوَّن الجهاز الهضمي في الفقريات من قناة معدية معوية مُكوَّنة من عدد من الطبقات النَّسيجية، ويحتوي على مجموعة من الأعضاء المُساعدة. تمتلك الفقريات تكيُّفات في القناة الهضمية تهيِّئُها لنوع الغذاء المُتناول، وتُساعدها على هضمه.

2-48 الفم والأسنان: التقاط الغذاء ومُعالجة المقادير الكبيرة

تعكس تخصُّصات الجهاز الهضمي في الفقريات المُختلفة طريقة معيشتها. فالأسماك مثلًا تمتلك **بلعومًا Pharynx** كبيرًا يحتوي على فتحات خيشومية، في حين تحتوي الفقريات التي تتنفَّس الهواء مُباشرة بلعومًا أصغر بكثير. تمتلك كثير من الفقريات الأسنان (الشكل 48-5)، التي تستخدمُها لعملية المضغ *Mastication*، التي تُحطِّم الغذاء إلى جُزيئات صغيرة، وتمزجه مع إفرازات سائلة.

تُحطِّم الطُّيور، وهي عديمة الأسنان، الغذاء في معدتها المُكوَّنة من حجرتين (الشكل 48-6). واحدة من هذه الحُجرات، تُسمّى القانصة *Gizzard*، حيث تمتزج مجموعة من الحصى يبتلعها الطائر، مع الغذاء بقوة عن طريق فعل عضلي. يُساعد هذا على طحن البذور وكثير من المواد النَّباتية الصلبة إلى قطع صغيرة يستطيع الطائر هضمها بسهولة.

تكيُّفت أسنان الفقريات بحسب طبيعة غذائها

تمتلك الثدييات آكلة اللحوم أسنانًا حادة تفتقر إلى السطوح المستوية الطَّاحنة. إنَّ مثل هذه الأسنان قد تكيَّفت لتقطيع الغذاء وتمزيقه، حيثُ عادةً ما تقوم آكلات اللحوم بتمزيق الفريسة إلى قطع، ولا تحتاج إلى مضغها؛ لأنها تمتلك أنزيمات هاضمة قادرة على العمل بشكل مُباشر على الخلايا الحيوانية. بالمُقارنة، تمتلك آكلة الأعشاب أسنانًا كبيرة مُسطَّحة مُلائمة لعملية طحن الأنسجة النباتية، بحيث تُساعدها على سحق السليلوز المُكوِّن للجُدران الخلوية في الأنسجة النَّباتية، قبل أن تقوم البكتيريا الموجودة في المعدة الأولى أو في الأعور بهضمها. هذه الحيوانات لها أسنان مسطحة كبيرة وذات نتوءات معقدة مناسبة تمامًا للطحن.

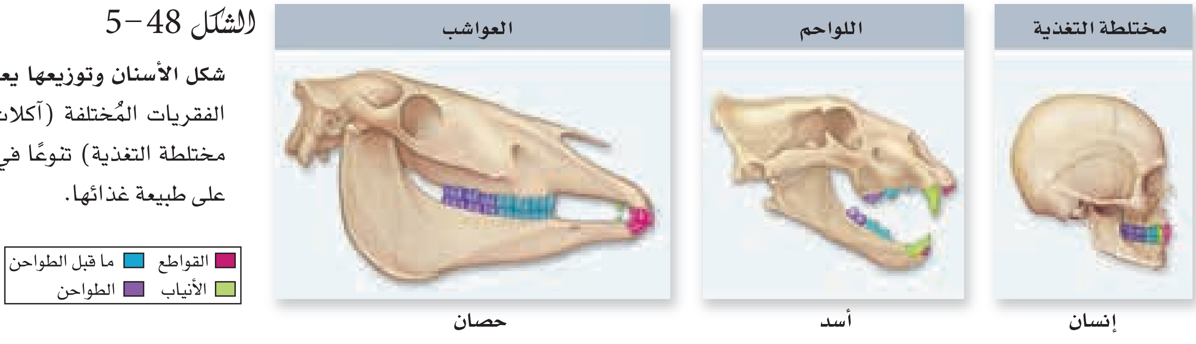
تخصَّصت أسنان الإنسان في تناول الغذاء الحيواني والنَّباتي. حيث يُعدّ الإنسان بشكل بسيط، آكل لحوم في النَّاحية الأمامية للفم، وآكل أعشاب في الخلف (انظر الشكل 48-5). الأسنان الأربع الأمامية في الفك السفلي والعلوي هي قواطع حادة، ذات شكل إزميلي، وتستخدمها لعملية العض والتَّقطيع. على كل جانب من جانبي القواطع هناك أسنان مُدبَّبة، تُسمَّى الأنياب، تُستخدم لتمزيق الغذاء. خلف الأنياب، هناك اثنان من الأضراس الأمامية وثلاثة من الأضراس الخلفية، تمتلك جميعها سطوحًا مُستوية لتكسير الغذاء وطحنه (الشكل 48-7). يمتلك الأطفال 20 سنًّا من الأسنان المُتساقطة، لكنها تُفقد في مرحلة الطُّفولة، ويُستبدل بها 32 من أسنان البلوغ.

الشكل 48-6

القناة الهضمية لدى الطُّيور. لا تمتلك الطيور أسنانًا إلا أنَّها تمتلك قانصة تعمل على تكسير الغذاء وتحطيمه. تبتلع الطُّيور حُبيبات حصى قاسية تستقر في القانصة التي تطحن الغذاء قبل أن يمر في الأمعاء. يُخزَّن الغذاء في الحوصلة.

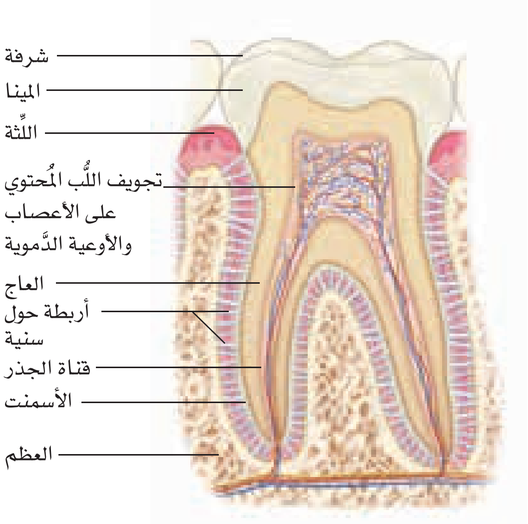
الفم هو حجرة البلع وبداية الهضم

يمزج اللِّسان في داخل الفم الغذاء بمحلول مُخاطي يُسمّى **اللُّعاب Saliva**. عند الإنسان، هناك ثلاثة أزواج من الغُدد اللعابية تفرز اللعاب في الفم من خلال قنوات موجودة في البطانة المُخاطية للفم. يرطّب اللُّعاب الغذاء، ويُساعد على مروره، بحيث يكون أسهل ابتلاعًا، ولا يخدش الأنسجة التي يمر بها في طريقه خلال المريء.



الشكل 48-5

شكل الأسنان وتوزيعها يعتمد على طبيعة الغذاء. طوَّرت الفقريات المُختلفة (آكلات الأعشاب، وآكلات اللحوم، أو مختلطة التغذية) تنوعًا في شكل أسنانها وتوزيعها اعتمادًا على طبيعة غذائها.



الشكل 48–7

تركيب السِّن في الإنسان. يمتلك الإنسان أسنانًا تُشبه أسنان آكلات اللحوم في مُقدمة الفم، وأسنانًا تُشبه أسنان آكلات الأعشاب في مؤخرته. تحتوي كل سن على أعصاب وأوعية دموية في تجويف اللب، ولهذا، فإنَّه يتَّصف بالحياة. يُعدّ المينا الصَّلب السَّطح الحقيقي للهضم، وهو يُغطِّي العاج اللَّين الذي يُشكِّل جسم السِّن.

يحتوي اللُّعاب أيضًا على أنزيم مُحلِّل هو **أنزيم أميليز اللعابي Salivary amylase**، الذي يبدأ عملية تحطيم النَّشا عديد التَّسكر إلى المالتوز ثُنائي التَّسكر. عادةً ما يكون هذا الهضم محدودًا في الإنسان؛ لأنَّ مُعظم الأشخاص لا يمضغون الطعام ساعات طويلة.

تنبيه إفراز اللُّعاب

يتحكم الجهاز العصبي في إفراز الغُدد اللعابية، حيث يحافظ في الإنسان على إفراز ما يُقارب نصف ملليلتر في كل دقيقة، عندما يكون الفم خاليًا من الغذاء. هذا الاستمرار في الإفراز يُحافظ على رطوبة الفم.

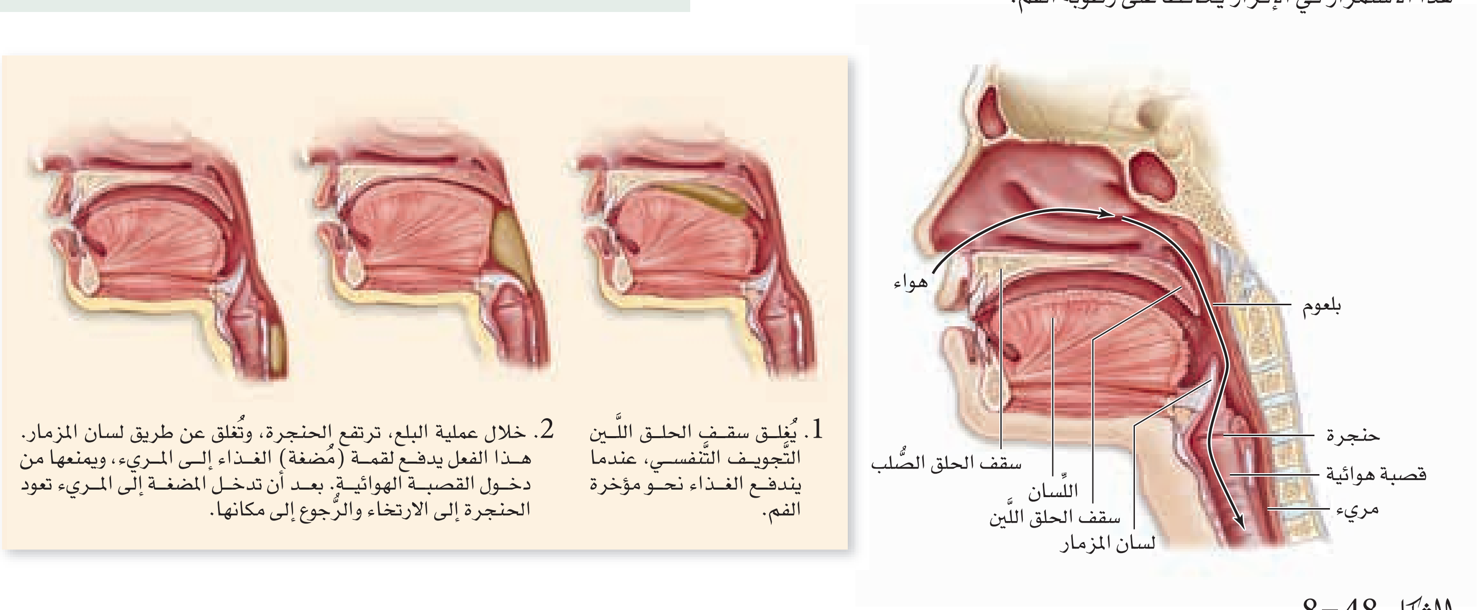
يُحفز وجود الغذاء في الفم على زيادة الإفراز من الغُدد اللُّعابية. تُرسل براعم الذَّوق والأعصاب الشَّمية إشارات عصبية إلى الدِّماغ، فيستجيب لها بدوره بتنبيه الغدد اللُّعابية للإفراز (انظر الفصل الـ 45). تُعدّ المحاليل الحمضية أكثر المُؤثِّرات قوةً لزيادة مُعدَّل الإفراز؛ فمثلًا، تقوم عصارة الليمون بزيادة مُعدَّل الإفراز ثمانية أضعاف. إن رؤية الطعام أو سماعه، أو شمّه تحفز إفرازات الغُدد اللُّعابية في الكلاب بشكل كبير، لكن مجرد التَّفكير أو التَّحدث عن الطعام عند الإنسان قد يسبب زيادة إفرازات الغُدة اللُّعابية.

البلع

يبدأ البلع بحركات إرادية، ويستمر بعد ذلك تحت سيطرة غير إرادية. عندما يصبح الطعام جاهزًا للبلع، يدفعه اللسان إلى المنطقة الخلفية من الفم. في الثدييات، تبدأ عملية البلع عندما يقوم سقف الحلق بالارتفاع إلى الأعلى، ضاغطًا على الجدار الخلفي للبلعوم (الشكل 48-8). يعمل ارتفاع سقف الحلق على إغلاق تام للتَّجويف الأنفي، ومن ثم يمنع الغذاء من المرور فيه. إنَّ الضغط على البلعوم يُولِّد رد فعل آلي، واستجابة غير إرادية، تُدعى **رد فعل البلع Swallowing reflex**، وهي عملية لا يمكن إيقافها حالما تبدأ.

ترسل الأعصاب في جدار البلعوم إشارات عصبية إلى مركز البلع في الدِّماغ. استجابة لذلك، تحفز إشارات كهربائية في الأعصاب الحركية انقباض العضلات وارتفاع **الحنجرة Larynx** (صندوق الصوت). وهذا بدوره يدفع **فتحة المزمار Glottis**، وهي الفتحة من الحنجرة نحو القصبة الهوائية، نحو طية من النسيج تُسمَّى **لسان المزمار Epiglottis**. يدفع هذا الفعل الغذاء في اتجاه المريء، بدلًا من الممر التَّنفسي.

> **في كثير من الفقريات، يتجزَّأ الغذاء المُبتلع من خلال تمزيقه وطحنه باستخدام الأسنان. في الطُّيور، يتمُّ ذلك من خلال طحن الغذاء في القانصة باستخدام الحصى. يُحفِّز طعم الغذاء ورائحته إفراز اللُّعاب الذي يُسهِّل انزلاق الغذاء. يُحفِّز هذا أيضًا استجابة ابتلاع الغذاء، حيث يبتلع الغذاء الممزوج مع اللعاب، ويدخل المريء.**



الشكل 48–8

آليات البلع. مقطع عرضي خلال الرَّأس والحلق يُبيِّن الأجزاء التي تُشارك في عملية البلع (يسار). خلال عملية البلع (اليمين)، يدفع اللِّسان سقف الحلق الصُّلب إلى الأعلى، فيُغلق سقف الحلق اللَّين التَّجويف التَّنفسي (الأنفي). يُؤدي ارتفاع الحنجرة إلى إغلاق القصبة الهوائية عن طريق لسان المزمار، وهذا يمنع مرور الغذاء إلى الممرات الهوائية.

3-48 المريء والمعدة: بداية الهضم

يدخل الغذاء المُبتلع إلى داخل أنبوب عضلي يُسمَّى المريء، يربط بين البلعوم والمعدة. يدفع نشاط المريء مُضغة الغذاء، أو **اللُّقمة الغذائية Bolus**، إلى الأمام باستخدام العضلات. يُخزَّن الغذاء في المعدة، وتبدأ عملية الهضم الأولية.

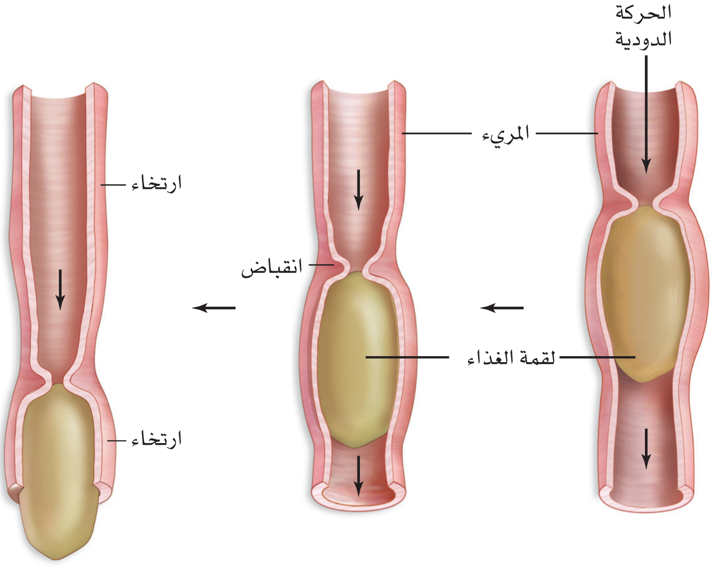
الانقباضات العضلية في المريء تدفع الغذاء إلى المعدة

في الإنسان البالغ، يبلغ طول **المريء Esophagus** نحو 25 سم؛ يتضمَّن الثلث الأول منه عضلات هيكلية إرادية تتحكَّم في عملية البلع، في حين يحتوي الثُّلثان المُتبقيان على عضلات ملساء غير إرادية. يُنبه مركز البلع أمواجًا مُتعاقبة من الانقباضات تتم في اتجاه واحد، وتدفع بدورها الغذاء على طول المريء إلى المعدة. تُسمَّى هذه الأمواج المُنتظمة من الانقباضات العضلية **الحركة الدُّودية Peristalsis** (الشكل 48-9)؛ تُمكِّن هذه الحركة الإنسان والفقريات الأخرى من ابتلاع الغذاء، حتى لو كان الرأس إلى الأسفل، والأرجل إلى الأعلى.

في كثير من الفقريات، يتحكَّم في حركة الغذاء من المريء إلى المعدة حلقة من العضلات الملساء الدَّائرية، تُسمَّى عاصرة *Sphincter*، التي تفتح استجابة لضغط الغذاء عليها. يمنع انقباض هذا الصّمام أو العاصرة الغذاء من الرجوع من المعدة إلى المريء. تمتلك القوارض والخيول صمامات حقيقية، ومن ثم لا تستطيع التَّقيؤ؛ الإنسان يفتقد إلى هذا الصَّمام الحقيقي ومن ثم يستطيع التقيؤ. ويكون المريء عادةً مُغلقًا في أثناء عملية الابتلاع.

المعدة هي "محطة تجميع وتخزين" تحطِّم الغذاء باستخدام الأحماض

المعدة **Stomach** (الشكل 48-10) جزء شبيه بالكيس تابع للقناة الهضمية. يُعدّ السَّطح الدَّاخلي للمعدة كثير التَّعرُّج، وتُساعد هذه التَّعرجات على انطواء المعدة عندما تكون مُفرَّغة، وعلى تمدُّدها عندما تكون مُمتلئة بالغذاء. فمثلًا، يكون حجم المعدة في الإنسان 50 مليلترًا تقريبًا عندما تكون فارغة، لكنَّها، قادرة على التَّمدد لاحتواء لترين إلى أربعة لترات تقريبًا من الغذاء، عندما تكون مُمتلئة. تمتلك الحيوانات آكلة اللحوم، التي يعتمد غذاؤها على التهام الغذاء في فترات مُتقطِّعة، معدةً قادرة على التَّمدُّد أكثر من ذلك، وتعدّ هذه إستراتيجية مُهمة للبقاء في هذه الحيوانات.



الشكل 48-9

المريء والحركة الدُّودية. بعد دخول الغذاء إلى المريء، يتحرَّك الغذاء إلى المعدة، عن طريق أمواج عضلية انقباضية مُنتظمة تُدعى الحركة الدُّودية.

أجهزة الإفراز

تحتوي المعدة على طبقة ثالثة من العضلات الملساء لتحطيم الغذاء وخلطه مع **العُصارة المعدية Gastric juice**، وهي إفرازات حمضية من الغُدد المعدية الأنبوبية الموجودة في الطبقة المُخاطية (انظر الشكل 48-10). تمتلك الغُدد خارجية الإفراز هذه نوعين من الخلايا الإفرازية، هما: الخلايا الجدارية *Parietal cells*، التي تُفرز حمض الهيدروكلوريك، والخلايا الرَّئيسة *Chief cells* التي تُفرز أنزيم **مُولِّد البيسين Pepsinogen**، وهو الشَّكل غير الفعَّال من **أنزيم البيسين Pepsin** الهاضم للبروتين.

يمتلك مُولِّد البيسين 44 حمضًا أمينيًّا إضافيًّا تحجب الموقع النَّشط منه. يعمل حمض الهيدروكلوريك على فرد طية مُولِّد البيسين، كاشفًا بذلك الموقع النَّشط، الذي يعمل بدوره على إزالة 44 حمضًا أمينيًّا. يُنتج هذا بدوره أنزيمًا فعّالًا هاضمًا للبروتين هو البيسين. إنَّ إفراز شكل غير فعّال من الأنزيم وتحويله إلى شكل فعّال خارج الخلايا يحمي الخلايا الرئيسة من هضم نفسها.

في الإنسان البالغ، يتمُّ هضم جزئي للبروتينات في المعدة- ولا تُهضم الكربوهيدرات والدُّهون بشكل ملموس.

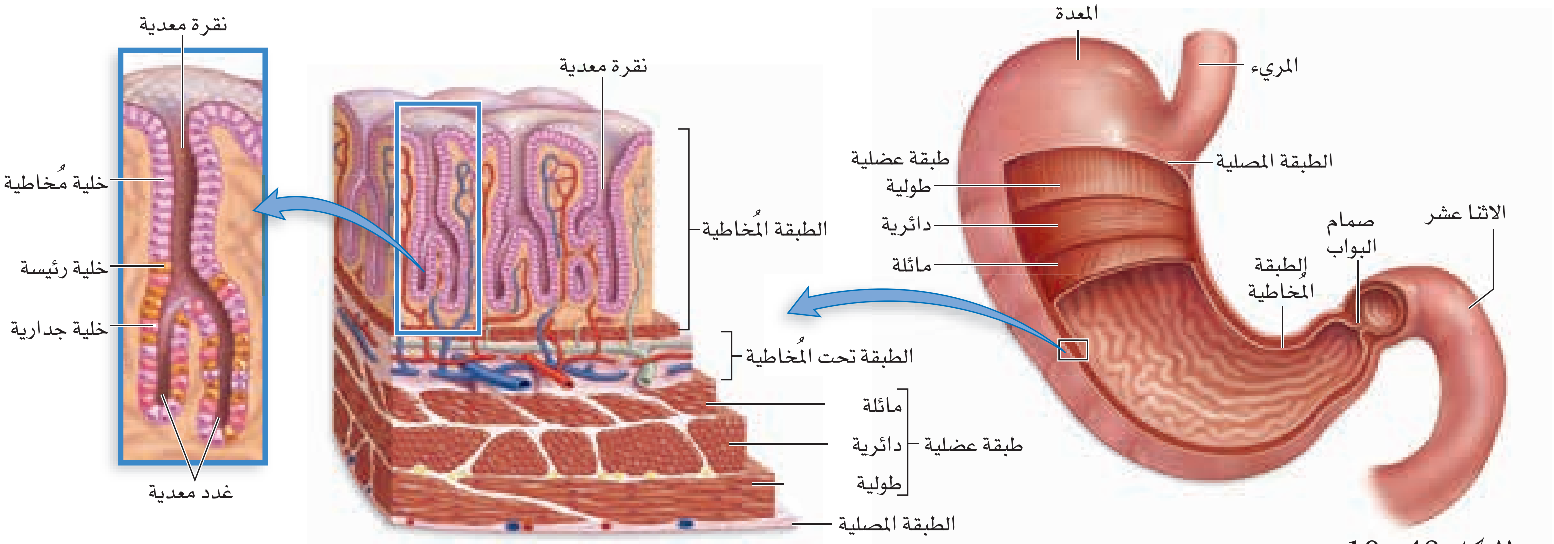
إضافة إلى حمض الهيدروكلوريك، تقوم الخلايا الجدارية بإفراز **عامل داخلي Intrinsic Factor**، وهو عديد ببتيد نحتاج إليه لامتصاص فيتامين ب12. وحيثُ إنَّ هذا الفيتامين ضروري لإنتاج خلايا الدَّم الحمراء، والأشخاص المُصابون بنقص العامل الداخلي يتولَّد لديهم نوع من أنواع فقر الدم (عدد قليل من خلايا الدَّم الحمراء) يُسمى فقر الدَّم الوبيل (الخبيث) *Pernicious anemia*.

فعل الأحماض

تُفرز معدة الإنسان لترين تقريبًا من حمض الهيدروكلوريك، وإفرازات معدية أخرى كل يوم، مُشكِّلةً بذلك محلولًا حمضيًا قويًّا في المعدة. يبلغ تركيز حمض الهيدروكلوريك في هذا المحلول 10 (مليجزيئي)، أي ما يُقارب درجتي أحماضة (pH=2). لهذا، تُعدّ العُصارة المعدية أكثر حمضية من الدَّم الذي يملك 7.4 درجة أحماضة، أي 250 ألف مرة تقريبًا.

يُساعد انخفاض درجة الأحماضة في المعدة على إزالة طبيعة بروتينات الغذاء، وبذلك يُسهِّل عملية هضمها، ويُحافظ على نشاط أنزيم البيسين عند درجته القصوى. يحلِّل البيسين الفعّال البروتين إلى سلاسل قصيرة من عديدات الببتيدات التي لا تُهضم بشكل كامل، وستُهضم لاحقًا في الأمعاء الدَّقيقة. إنَّ مزيج الغذاء المهضوم بشكل جُزئي والعصارة المعدية يُدعى **الكايموس Chyme**.

تقتل البيئة الحمضية في المعدة مُعظم البكتيريا التي تُبتلع مع الغذاء. والعدد القليل المتبقي من البكتيريا القادرة على العيش في المعدة يذهب إلى الأمعاء، حيث تنمو وتتكاثر هناك، خاصةً في الأمعاء الغليظة. وفي الحقيقة، تحتوي الفقريات على مُستعمرات مُزدهرة من البكتيريا في أمعائها، وتُعدّ البكتيريا جزءًا رئيسًا من البُراز. وكما سنتحدث لاحقًا، فإنَّ البكتيريا التي تعيش في القناة الهضمية تؤدي دورًا مُهمًّا في قدرة هذه الثدييات على هضم السليلوز.



الشكل 48-10

المعدة والاثنا عشر. يدخل الغذاء إلى المعدة من المريء. تتحكَّم حلقة من العضلات الملساء تُدعى صمّام البواب في دخول الغذاء من المعدة إلى الاثنا عشر، وهو الجزء العلوي من الأمعاء الدَّقيقة. الجدار الطلائي للمعدة منقَّر بانغمادات عميقة تحتوي على الغُدد المعدية، وتُسمَّى النقر المعدية. تتكوَّن الغُدد المعدية من خلايا مُخاطية، وخلايا رئيسة تُفرز مُولِّد الببسين، وخلايا جدارية تُفرز حمض الهيدروكلوريك. تعدّ النقر المعدية فتحات للغُدد المعدية.

القُرحات *Ulcers*

يمكن للإفراز الزَّائد من العُصارة المعدية الحمضية أن يحدث تآكلًا في جدار المعدة والاثنا عشر، مُسبِّبًا القُرحة المعدية. وعلى الرَّغم من أنَّ مُعظم السبب يعود إلى الغذاء الحار في تكوين القُرحة المعدية، إلا أنَّ الاعتقاد السائد هذه الأيام أنَّ السبب الرئيس هو إصابة المعدة بنوع من البكتيريا التي تسمَّى هيليوباكتر بايلوري *Heliobacter pylori*.

تنمو هذه البكتيريا على البطانة الدَّاخلية لمعدة الإنسان، وتكون قادرة على تحمُّل درجة الأحماضة في المعدة عن طريق إفراز مواد تُنظِّم درجة الأحماضة في البيئة المُحيطة بها مُباشرة. وعلى الرَّغم من أنَّ الإصابة بهذه البكتيريا شائعة في الولايات المتحدة (20% ممن هم أقل من 40 عامًا و50% ممن هم أكبر من 60 عامًا)، فإن مُعظم الناس لا يُظهرون أعراضًا للإصابة. إنَّ الإصابة بهذه البكتيريا، في بعض الحالات، يُمكن أن تُسبِّب اختزال أو ضعف البطانة المُخاطية في المعدة أو الاثنا عشر، سامحًا للإفرازات الحمضية بمُهاجمة النَّسيج الطِّلائي. ويُمكن أن يُقلِّل العلاج بالمُضادات الحيوية من أعراض قرحة المعدة أو يشفيها.

مُغادرة المعدة

يُغادر الكايموس المعدة من خلال عاصرة البواب *Pyloric sphincter* (انظر الشكل 48-10) ليدخل إلى الأمعاء الدَّقيقة، حيث يكتمل هضم الكربوهيدرات، والدُّهون، والبروتينات إلى نواتجها- أحماض أمينية، جلوكوز،... إلخ- وهناك يتم امتصاصها إلى الدَّم. ويمتص جزء قليل جدًا من الماء الموجود في الكايموس، وبعض المواد مثل الأسبرين والكحول، خلال جدار المعدة.

تسحب الحركة الدُّودية الغذاء إلى المعدة. تحتوي العُصارة المعدية على حمض الهيدروكلوريك القوي والأنزيم الهاضم للبروتينات الببسين، الذي يبدأ في عملية هضم البروتينات إلى متعددة الببتيدات الصغيرة. ينتقل الكايموس الحمضي من خلال صمام البواب إلى الأمعاء الدَّقيقة.

4-48 الأمعاء الدَّقيقة: التحطيم (الهضم) والامتصاص

إنَّ سعة الأمعاء الدَّقيقة مُحدَّدة، وعملية الهضم فيها لا تحتاج إلى وقت طويل. لذلك، فإنَّ عملية الهضم الفعّال تحتاج إلى أن يكون الكايموس القادم من المعدة ذا حجم صغير. إنَّ ذلك يتطلب تنسيقًا بين نشاط المعدة والأمعاء، ويتمُّ ذلك من خلال الإشارات العصبية والهرمونية، التي سنُناقشها في الجزء 48-7.

تركيب الأمعاء الدَّقيقة مُصمم لهضم المواد الغذائية وامتصاصها

يبلغ طول **الأمعاء الدَّقيقة Small intestine** 4.5 أمتار تقريبًا في الإنسان الحي، ويُمكن أن يمتد إلى 6 أمتار عندما تكون عضلاتها جميعها مُرتخية. يُدعى الجزء الأول (وطوله 25 سم) من الأمعاء الدَّقيقة **الاثنا عشر Duodenum**؛ ويقسم ما تبقى من الأمعاء إلى **الصَّائم Jejunum** و**اللَّفائفي Ileum**.

يستقبل الاثنا عشر الكايموس الحمضي من المعدة، والأنزيمات الهاضمة والبيكربونات من البنكرياس، والعُصارة الصفراء من الكبد والمرارة. تهضم العصارة البنكرياسية جزيئات الغذاء الكبيرة إلى أجزاء صغيرة. ويحدث هذا بشكل رئيس في الاثنا عشر والصائم.

يمتلك الجدار الطلائي المبطن للأمعاء الدَّقيقة بروزات كأصابع اليد تُسمَّى **الخملات Villi** (مُفردها، خملة؛ الشكل 48-11). وتحتوي الخلايا المُبطنة للخملات نتوءات سيتوبلازمية على سطحها العلوي (السَّطح المُقابل للتَّجويف) تُسمَّى **الخملات الدقيقة Microvilli**. عادةً ما تُرى هذه الخملات الدقيقة باستخدام المجهر الإلكتروني. وفي الصورة المأخوذة باستخدام المجهر الضوئي، تظهر هذه الخملات الدقيقة مثل شعيرات الفرشاة، ولهذا السبب يُدعى الجدار الطلائي للأمعاء الدَّقيقة حافة الفرشاة *Brush border*.

تعمل الخملات والخملات الدقيقة على زيادة مساحة سطح الأمعاء؛ ففي الإنسان مثلًا، تبلغ مساحة هذا السطح 300 متر مربع- ما يُقارب 3200 قدم مربع! هذه المساحة الكبيرة هي التي يتمُّ من خلالها امتصاص المواد المهضومة.

تُشارك الخملات الدقيقة في الهضم، حيث تمتلك أنزيمات هاضمة منغرسة في الأغشية البلازمية للخلايا الطلائية المُكوِّنة لها، بحيث يكون الجزء النَّشط من هذه الأنزيمات مُعرَّضًا للكايموس. تضُم هذه الأنزيمات الأنزيمات المُحلِّلة للسُّكريات الثنائية اللاكتوز والسُّكروز، وغيرها. كثير من الأشخاص البالغين الذين ليس لديهم القدرة على إنتاج **أنزيم اللاكتيز Lactase** لا يستطيعون هضم سكر اللاكتوز (سكر الحليب)، ما يسبِّب لهم حالة شائعة تدعى عدم القدرة على تحمل اللاكتوز *Lactose intolerance*. تُكمل أنزيمات حافة الفرشاة عملية هضم السُّكريات التي بدأها أنزيم الأميليز المفرز من الغُدد اللُّعابية في الفم.

تُفرز الأعضاء المُساعدة (الغدد الملحقة) الأنزيمات في الأمعاء الدَّقيقة

من أهم الأعضاء التي تُساعد على عملية الهضم البنكرياس، والكبد، والمرارة (الحويصلة الصفراء) التي تطرح إفرازها، المكون بشكل رئيس من الأنزيمات، من خلال قنوات مُباشرة إلى الأمعاء الدَّقيقة.

إفرازات البنكرياس

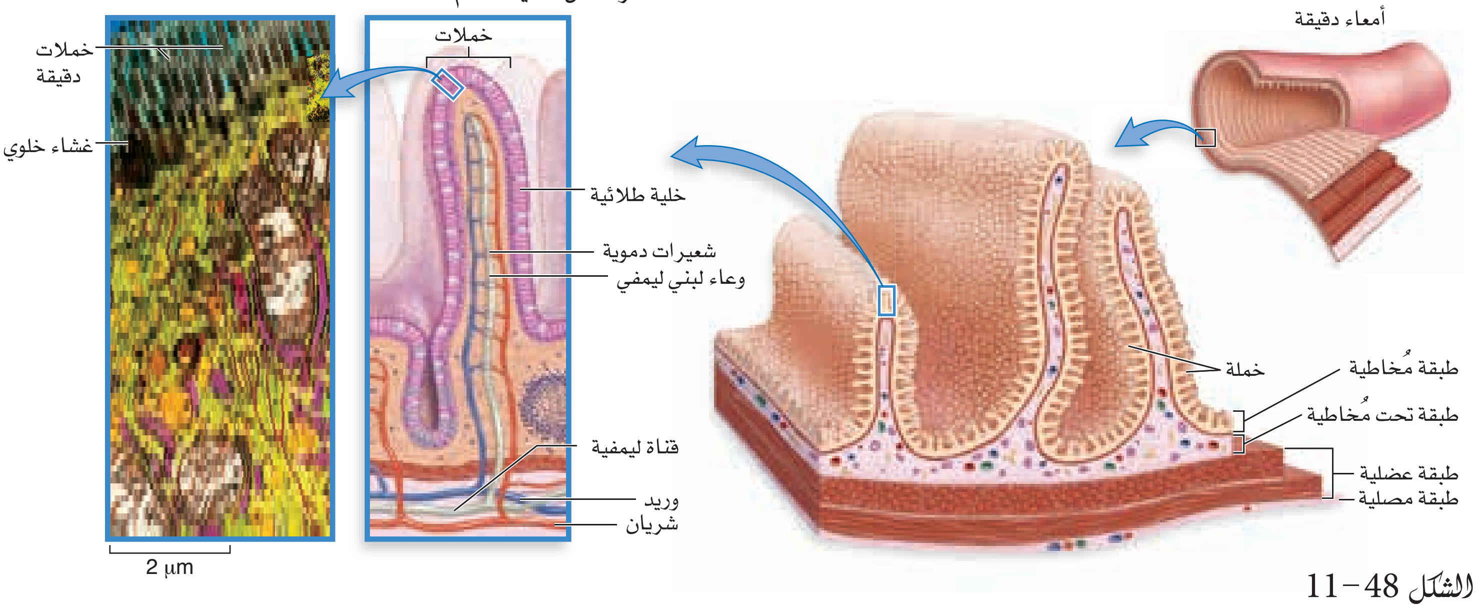
البنكرياس Pancreas (الشكل 48-12)، غدة كبيرة تقع بالقرب من التقاء المعدة والأمعاء الدَّقيقة، حيثُ تُفرز العصارة البنكرياسية في الاثنا عشر عبر القناة البنكرياسية *Pancreatic duct*؛ ولهذا، يُعدّ البنكرياس غدة قنوية خارجية الإفراز. تحتوي هذه العصارة الهاضمة على **أنزيمات التربسين Trypsin والكيموتربسين Chymotrypsin**، التي تقوم بهضم البروتينات؛ وتحتوي على **الأميليز البنكرياسي Pancreatic amylase**، الذي يهضم النَّشا؛ وتحتوي أيضًا **اللايبيز Lipase** (محلل الدهون)، الذي يهضم الدُّهون. تُفرز هذه الأنزيمات عادةً في الاثنا عشر على أشكال غير فعّالة، تُدعى مولدات الأنزيم، وينشطها أنزيم التربسين، الذي يُنشط أولًا باستخدام أنزيمات حافة الفراشة الموجودة في الأمعاء.

تقوم الأنزيمات البنكرياسية بهضم البروتين إلى عديدات ببتيد الصغيرة، وبهضم السُّكريات متعددة التَّسكر إلى سلاسل قصيرة من السُّكر، وبهضم الدُّهون إلى أحماض دهنية حُرَّة وجزيئات أحادية الجليسرول. يكتمل هضم البروتينات والكربوهيدرات بعد ذلك عن طريق أنزيمات حافة الفرشاة في الأمعاء. تحتوي العُصارة البنكرياسية على البيكربونات، التي تقوم بمعادلة العُصارة المعدية الحمضية، وتجعل الكايموس الموجود في الاثنا عشر قاعديًّا بدرجة بسيطة. تُفرز الأنزيمات الهاضمة والبيكربونات من تجمعات من الخلايا الإفرازية تدعى **العُنيبات Acini**.

إضافة إلى أنَّ البنكرياس غدة قنوية تؤدي دورًا في الهضم، فإنه يُعدّ أيضًا غدة صماء، حيثُ يُفرز مجموعة من الهرمونات في الدَّم التي تُنظِّم مُستوى الجلوكوز ومواد غذائية أخرى فيه. تنتُج هذه الهرمونات من **جزر لانجرهانز Islets of langerhans**، وهي تجمُّعات من الخلايا الصَّماء مُوزَّعة على طول البنكرياس. إنَّ أهم هرمونين يُفرزان من البنكرياس هما الأنسولين والجلوكاجون، وقد وصفا في (الفصل الـ 46)؛ وستناقش تأثيراتهما لاحقًا.

الكبد والمرارة (الحويصلة الصَّفراء)

الكبد Liver من أكبر الأعضاء الدَّاخلية في الجسم (انظر الشكل 48-3). حيث يبلغ وزنه في الإنسان البالغ 1.5 كجم تقريبًا، وحجمه حجم كرة القدم. يُفرز الكبد بشكل رئيس عصارة خاصة تُسمَّى العصارة الصفراوية، وهي مزيج مُكوَّن من أصباغ صفراوية وأملاح صفراوية *Bile pigments and bile salts* وتُطرح في الاثنا عشر خلال عملية هضم الغذاء.



الشكل 48-11

الأمعاء الدَّقيقة. تكبيرات مُتتالية تُبيِّن انثناءات الطَّبقة الطلائية مُرصَّعة بالخملات التي تزيد من مساحة السَّطح. تُظهر الصورة المأخوذة بالمجهر الإلكتروني خلية طلائية تمتلك كثيرًا من الخملات الدقيقة.

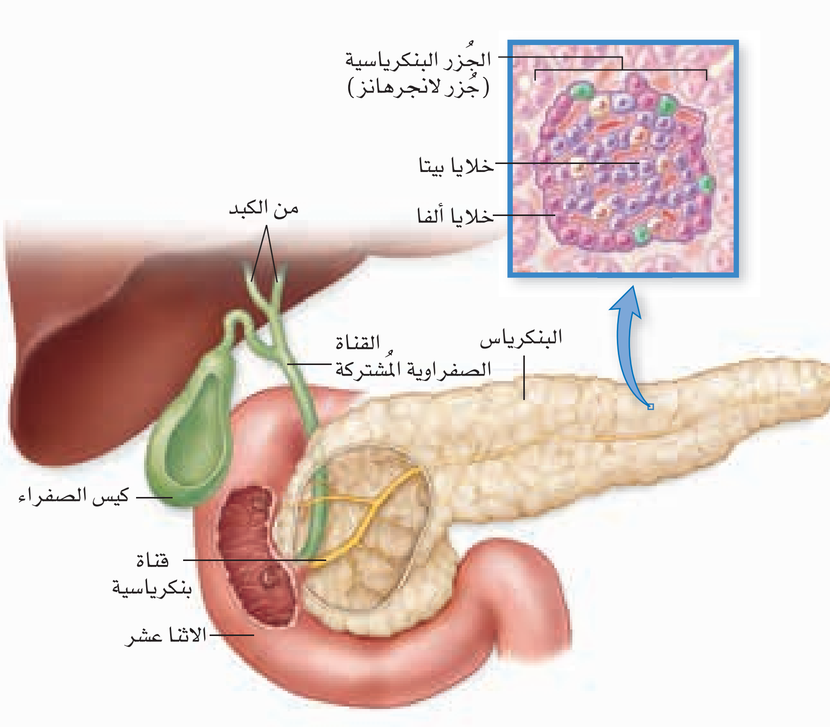
إنَّ الأصباغ الصفراء في العُصارة الصفراوية لا تُشارك في عملية الهضم؛ وتعدّ نواتج فضلات ناتجة عن تحطُّم خلايا الدَّم الحمراء الهرمة في الكبد، ويتخلَّص الجسم من هذه الأصباغ عن طريق البُراز (الغائط). وإذا لم يستطع الكبد التَّخلُّص من هذه الأصباغ بسبب انسداده، فإنَّ هذه الأصباغ تتجمَّع في الدَّم مُسبِّبة اصفرار الأنسجة المعروف باليرقان *Jaundice*.

بالمُقارنة، تؤدي الأملاح الصَّفراوية دورًا مُهمًّا في تحضير الدُّهون للهضم الأنزيمي المُستقبلي. وحيث إنَّ الدهون لا تذوب في الماء، فإنَّها تدخل الأمعاء على شكل كرات داخل كايموس مائي. تقوم الأملاح الصفراوية، التي تستطيع الذَّوبان بشكل جزئي في الدُّهون والماء، بتفكيك هذه الكرات الكبيرة إلى كرات صغيرة. يُنتج هذا العمل الاستحلابي مساحة سطح أكبر للدُّهون ليعمل عليها أنزيم اللايبيز، فيسمح من ثم بهضم الدُّهون بشكل أسرع.

بعد أن يتم تصنيع العصارة الصفراوية في الكبد، تُخزَّن وتُركَّز في كيس الصفراء (المرارة). يُحدث وصول الغذاء الدُّهني إلى الاثنا عشر رد فعل عصبي وهرموني يُحفِّز كيس الصفراء على الانقباض، مُسبِّبًا خروج عصارة الصفراء إلى الاثنا عشر عبر قناة تُدعى قناة الصفراء المشتركة. (ستناقش في الجزء اللاحق). يترسب الكوليسترول ليُشكِّل ما يُدعى حصى الصفراء في بعض الأشخاص. فإذا استطاعت هذه الحصى إغلاق القناة الصفراوية، فإنَّ انقباضات كيس الصفراء تُسبِّب ألمًا شديدًا، في منطقة الظهر. وفي حالة الانسداد الكامل للقناة، فإنَّ كيس الصفراء يُزال جراحيًّا.

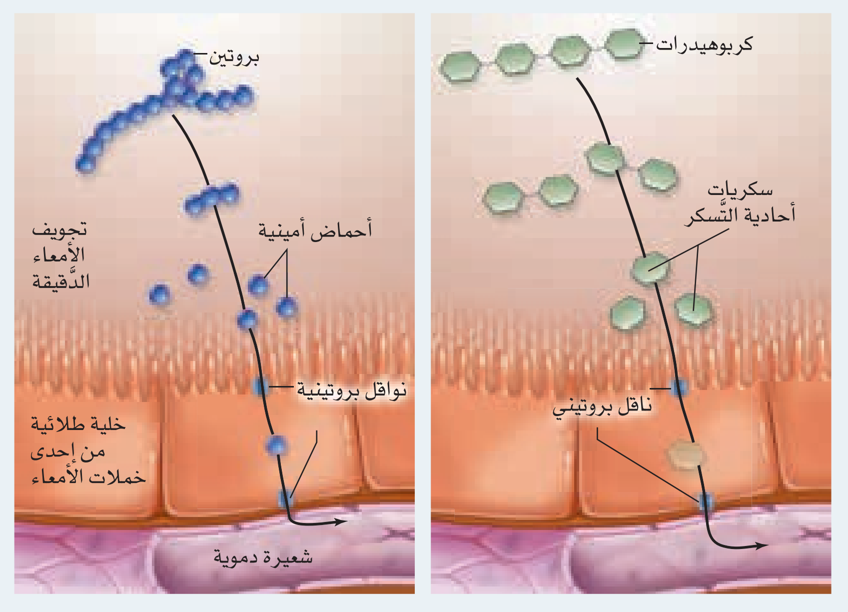
تذهب المواد الغذائية المُمتصة إلى الشُّعيرات الدَّموية أو الشُّعيرات الليمفية

بعد أن يتمَّ تحطيم البروتينات والكربوهيدرات بفعل الأنزيمات تُمتص على شكل أحماض أمينية أو سكريات أحادية التَّسكر، على التوالي. تُنقل هذه المواد عبر الخلايا الطلائية التي تُبطِّن الأمعاء الدَّقيقة عن طريق النَّقل النَّشط والانتشار

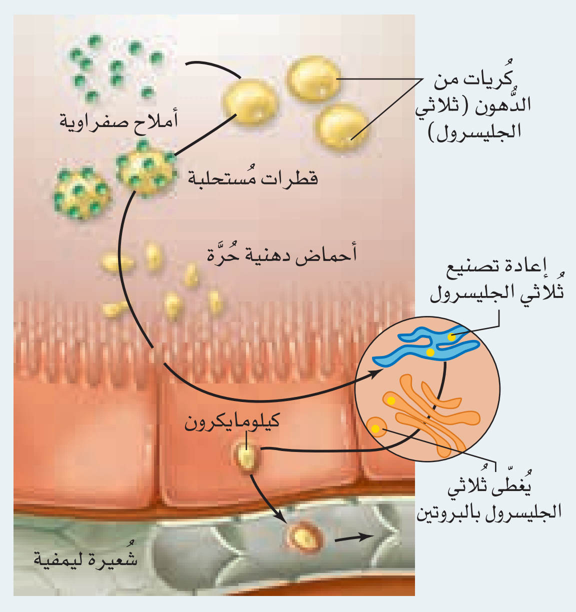


الشكل 48-12

البنكرياس. تفرغ القناة البنكرياسية والقناة الصفراوية مُحتوياتهما في الاثنا عشر. يُفرز البنكرياس العصارة البنكرياسية إلى القناة البنكرياسية. تُفرز جزر لانجرهانز البنكرياسية الهرمونات في الدَّم؛ تُفرز خلايا ألفا الجلوكاجون، وتُفرز خلايا بيتا الأنسولين. يُفرز الكبد العصارة الصفراوية، التي تتكوَّن من أصباغ الصفراء (نواتج الفضلات من الكبد) وأملاح الصفراء. تؤدي هذه الأملاح دورًا في هضم الدُّهون. تُخزَّن العُصارة الصفراوية في داخل كيس الصفراء لحين استخدامها في الاثنا عشر عند قُدوم الغذاء.



أ.



ب.

الشكل 48-13

امتصاص نواتج الهضم. أ. تُنقل السُّكَّريات أحادية التَّسكر والأحماض الأمينية إلى الشُّعيرات الدَّموية. **ب.** تُنقل الأحماض الدُّهنية والجليسرول الأحادي من تجويف الأمعاء الدَّقيقة إلى داخل الخلايا الطلائية، وهناك تتحوَّل إلى ثلاثي الجليسرول. تُغلَّف هذه الجزيئات بالبروتينات لتُشكِّل ما يُسمَّى كيلومايكرونات تدخل بعد ذلك إلى الشُّعيرات الليمفية.

المُيسَّر (الشكل 48-13أ). ينتقل الجلوكوز عن طريق النَّقل المُشترك مع أيون الصوديوم (النَّقل النَّشط الثانوي). وينتقل الفركتوز، الموجود في مُعظم الفاكهة، عن طريق الانتشار المُيسَّر. وتنتقل الأحماض الأمينية عن طريق النَّقل النَّشط باستخدام نواقل مُتنوعة. بعض هذه النَّواقل تستخدم النَّقل المُشترك مع الصوديوم؛ وبعضها الآخر ينقل الأحماض الأمينية فقط. بعد أن تعبر السُّكريات والأحماض الأمينية الممتصة الخلايا الطلائية عبر الغشاء، تنتقل من خلال السيتوبلازم، وتعبر الغشاء الجانبي القاعدي، ومن ثمَّ إلى الشُّعيرات في الخملات.

ينقُل الدَّم نواتج عملية الهضم من الأمعاء إلى الكبد عن طريق **الوريد الكبدي البابي Hepatic portal vein**. يصل الوريد البابي بين مجموعتين من الشُّعيرات الدَّموية بدلًا من أن يعود إلى القلب. في هذه الحالة، تتصل الأمعاء مع الكبد عن طريق الوريد البابي. ولهذا، فإنَّ الكبد يستقبل الدَّم المُحمَّل بالمواد الغذائية القادمة من الأمعاء. وبسبب وجود الوريد الكبدي البابي، يعدّ الكبد أول عضو يستقبل نواتج الهضم باستثناء الدُّهون.

يتمُّ امتصاص نواتج هضم الدُّهون بطريقة مُختلفة (الشكل 48-13 ب). تتحلَّل الدُّهون (ثلاثيات الجليسرول) إلى أحماض دهنية وجزيئات أحادية الجليسرول عن طريق الهضم. هذه الأحماض الدُّهنية وأحادية الجليسرول كلها جزيئات غير مُستقطبة، ومن ثم، فهي قادرة على المرور من خلال أغشية الخلايا الطلائية عن طريق الانتشار. لكنها تتجمع من جديد بعد أن تدخل الخلايا لتُكوِّن ثلاثي الجليسرول. يتَّحد ثلاثي الجليسرول مع بروتينات أخرى ليُشكِّل ما يُدعى **الكيلومايكرونات Chylomicrons**، التي تمتلك حجمًا كبيرًا لا يُسمح لها بالمرور إلى الشُّعيرات الدَّموية في الأمعاء. وبدلًا من أن تدخل هذه الجزيئات الكبيرة الدَّورة الكبدية البابية، فإنَّها تُمتص من قبل الشُّعيرات الليمفية (الفصل المقبل)، التي تطرح بدورها مُحتوياتها إلى الدَّم عن طريق الأوردة القريبة من العنق. تستطيع الكيلومايكرونات أن تجعل من بلازما الدَّم ذات طبيعة عكرة إذا تمَّ سحب الدَّم مُباشرة بعد وجبة غنية بالمواد الدُّهنية.

تُقدَّر كمية السَّوائل التي تمرُّ من خلال الأمعاء الدَّقيقة في اليوم الواحد 9 لترات تقريبًا. وعلى الرَّغم من ذلك، فإن مُعظم هذه السوائل يتمُّ امتصاصها، ولا تخرج مع البُراز؛ إذ يتمُّ امتصاص 8.5 لترات تقريبًا في الأمعاء الدَّقيقة، وما يقارب 350 مللترًا إضافية في الأمعاء الغليظة. يُغادر الجسم فقط 50 جرامًا من المواد الصلبة تقريبًا و100 مللتر من السوائل على شكل بُراز. وتصل نسبة كفاءة امتصاص السوائل في القناة الهضمية للإنسان إلى 99% تقريبًا، وهي تعدّ كبيرة جدًا.

يحدث الهضم بشكل أولي في الاثنا عشر بمُساعدة إفرازات البنكرياس والكبد. تُوفِّر الأمعاء الدَّقيقة مساحة سطحية كبيرة لعملية الامتصاص. يتمُّ امتصاص الجلوكوز والأحماض الأمينية عن طريق النَّقل النَّشط والمُيسَّر. بعد أن يتمَّ امتصاص هذة الجزيئات تدخل إلى مجرى الدَّم عن طريق الوريد الكبدي البابي، وتذهب مُباشرة إلى الكبد. يتمُّ امتصاص الدُّهون مُباشرة من خلال خلايا مُبطِّنة للأمعاء عن طريق الانتشار البسيط، ثُمَّ تدخل هذه الدُّهون إلى الجهاز الليمفي على شكل كيلومايكرونات.

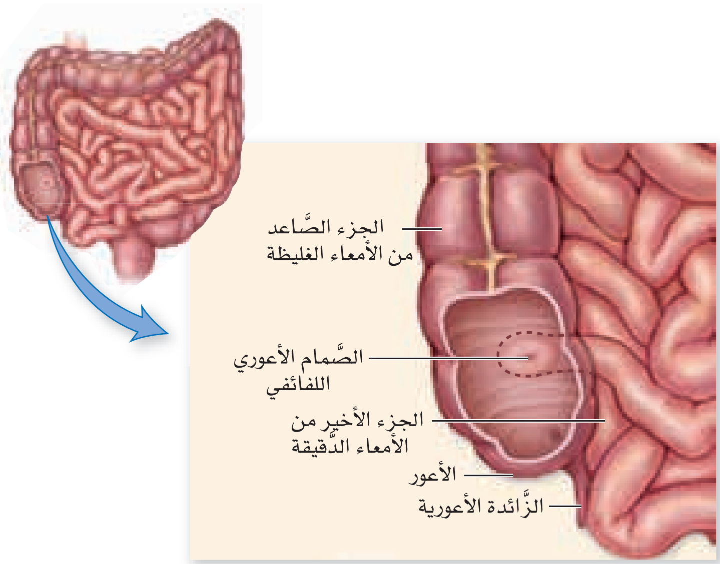
5-48 الأمعاء الغليظة: التَّخلُّص من الفضلات

الأمعاء الغليظة Large intestine، أو القولون **Colon**، أقصر بكثير من الأمعاء الدَّقيقة، وتُشكِّل الجُزء الأخير من القناة الهضمية (آخر متر من القناة الهضمية)؛ وتُدعى "بالغليظة" نسبة إلى قطرها. تطرح الأمعاء الدَّقيقة مُحتوياتها مُباشرة في الأمعاء الغليظة عند نقطة التقائهما، حيث توجد هناك تراكيب ليس لها أي وظيفة، وهي **الأعور Cecum والزَّائدة الدُّودية Appendix** (الشكل 48-14). لا يحدث الهضم في الأمعاء الغليظة، ويتمُّ امتصاص 4% فقط من السَّوائل هنا.

لا تلتف الأمعاء الغليظة مثل الأمعاء الدَّقيقة، ولا تمتلك سطوحها الدَّاخلية خملات. لذلك، فإنَّ الأمعاء الغليظة تمتلك مساحة سطحية أقل من ثُلث التي تمتلكها الأمعاء الدَّقيقة. إنَّ أهمَّ وظائف الأمعاء الغليظة امتصاصُ الماء، وما تبقَّى من الأملاح، ونواتج الأيض في البكتيريا (فيتامين ك). تُحضِّر الأمعاء الغليظة الفضلات ليتم إخراجها من الجسم.

كثير من البكتيريا تعيش، وتتكاثر في الأمعاء الغليظة، والزَّائد منها يدخل في تركيب المواد المطروحة التي تُدعى البُراز *Feces*. يُنتج التَّخمُّر البكتيري للفضلات غازات داخل القولون بمُعدَّل 500 مل لكل يوم. ويزداد هذا المُعدَّل بشكل كبير بعد تناول الفاصولياء وأنواع أخرى من الخضروات حيث إنَّ مرور مواد نباتية غير مهضومة (ألياف) في الأمعاء الغليظة يُوفِّر مواد تستخدمها البكتيريا لعملية التَّخمُّر.

يُعتقد أن الأمعاء الغليظة (القولون) في الإنسان قد تطورت لمُعالجة الغذاء الذي يحتوي على نسبة عالية من الألياف. تعدّ الأطعمة قليلة الألياف، والمُنتشرة بشكل كبير في الولايات المُتحدة والدُّول المُتقدمة، سببًا في تقليل مرور الغذاء خلال



الشكل 48-14

التقاء الأمعاء الدَّقيقة والغليظة في الإنسان. تبدأ الأمعاء الغليظة بالأعور، وهو صغير الحجم في الإنسان مُقارنة مع الثدييات الأخرى. يمتد من الأعور تركيب يُدعى الزَّائدة الأعورية.

الأمعاء الغليظة. ويُعتقد أن الأطعمة قليلة الألياف تُساعد على زيادة مُستوى سرطانات الأمعاء الغليظة (سرطان القولون) في الولايات المُتحدة، الذي يعدّ من أكثر السَّرطانات انتشارًا في العالم.

يمرُّ البُراز، مدفوعًا بانقباضات الحركة الدُّودية من الأمعاء الغليظة، إلى أنبوب قصير يُسمّى المُستقيم. يخرج البُراز من المُستقيم إلى خارج الجسم عن طريق فتحة الشَّرج . يتحكَّم صمّامان في مرور البراز خلال فتحة الشَّرج: الأول يتكوَّن من عضلات ملساء، ويفتح بطريقة غير إرادية استجابة للضَّغط في المُستقيم والثَّاني مُكوَّن من عضلات مُخطَّطة، ويُمكن التَّحكم فيه عن طريق الدِّماغ بشكل إرادي، ومن ثم يسمح بتأخير عملية التَّبرُّز في الإنسان الواعي.

في مُعظم الفقريات، يشترك الجهازان التَّناسلي والبولي مع القناة الهضمية في تجويف يُدعى المذرق. في بعض الزَّواحف والطُّيور، يتمُّ امتصاص الماء من البُراز أو البول في هذا المذرق قبل أن يتم إخراجهما إلى خارج الجسم. الاستثناء لذلك، هو مُعظم الثدييات التي لا تمتلك مذرقًا، إذ يقوم الجهازان البولي والتَّناسلي بطرح مُحتوياتهما بشكل مُنفصل عن الجهاز الهضمي إلى خارج الجسم.

تقوم الأمعاء الغليظة بتركيز الفضلات قبل إخراجها عن طريق امتصاص الماء منها. يتمُّ امتصاص بعض الفيتامينات وفيتامين (ك) في الأمعاء الغليظة.

6-48 الاختلافات في الجهاز الهضمي للفقريات

تفتقر الحيوانات إلى الأنزيمات اللازمة لهضم السليلوز، ولكن القناة الهضمية في بعض الحيوانات تحتوي بكتيريا وأوليات قادرة على تحويل السليلوز إلى مواد يُمكن امتصاصها. وعلى الرَّغم من أنَّ الهضم باستخدام مخلوقات دقيقة معدية معوية يؤدي دورًا صغيرًا نسبيًّا في تغذية الإنسان، فإن هذه المخلوقات ذات أهمية بالغة في تغذية أنواع أخرى من الحيوانات بما في ذلك الحشرات، مثل النمل الأبيض والصراصير، ومجموعات قليلة من الثدييات آكلة الأعشاب. إنَّ العلاقة بين هذه المخلوقات الدَّقيقة والحيوانات العائلة لها هي علاقة تبادل للمنفعة، وتُشكل مثالًا مناسبًا على التَّعايش (انظر الفصل الـ 56).

المُجترات تُعيد مضغ الغذاء المجترّ

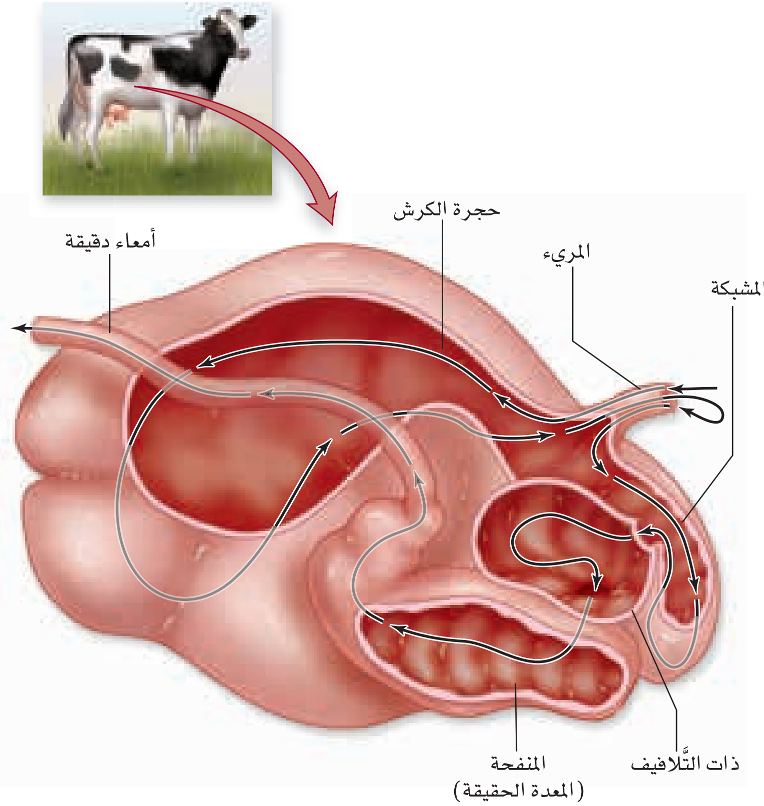
تمتلك المُجترات معدة ذات أربع حجرات (الشكل 48-15). أول ثلاثة أجزاء تضمُّ المُشبَّكة، والكرش، وذات التَّلافيف. ويلي هذه الحجرات المعدة الحقيقية، أو المنفحة.

الكرش، الذي يتَّسع إلى خمسين جالونًا تقريبًا، يعمل بوصفه وعاء تخمير، حيثُ تقوم البكتيريا والأوليات بتحويل السليلوز وجزيئات أُخرى إلى أنواع مُتعدِّدة من المُركبات البسيطة. إنَّ موقع الكرش في بداية المعدة الرُّباعية ذو أهمية كبيرة، حيثُ يسمح للحيوانات بإعادة مضغ مُحتويات الكرش، ويُسمى هذا النَّشاط الاجترار *Rumination*، أو "مضغ قطع الغذاء الرَّاجعة من المعدة". يُحطِّم الاجترار الألياف الصلبة في الغذاء إلى جزيئات صغيرة، ومن ثم يزيد من مساحة السَّطح الذي تعمل عليه المخلوقات الدَّقيقة.

بعد مضغ المُضغة الغذائية للمرة الثانية، يتمُّ ابتلاعها لتعمل عليها البكتيريا مرة أخرى في الكرش. بعد ذلك، تذهب المُضغة إلى ذات التَّلافيف، ومن ثمَّ إلى المنفحة، وهناك تختلط بالعُصارة الهاضمة. تقود هذه العملية إلى هضم ذي كفاءة أكبر للسليلوز في المُجترات مُقارنة مع المخلوقات آكلة الأعشاب الأخرى مثل الخيول، التي تفتقر إلى الكرش.

تمتلك آكلات الأعشاب الأخرى إستراتيجية بديلة للهضم

في بعض الحيوانات، مثل: القوارض، والخيول، والغزلان، والأرنبيات (الأرانب والأرانب البرية)، يتمُّ هضم السليلوز عن طريق مخلوقات دقيقة تُوجد في الأعور؛ إذ تمتلك هذه المخلوقات أعور كبيرًا (الشكل 48-16). وحيثُ إنَّ الأعور يقع خلف المعدة، فإنَّ إعادة محتوياته إلى الفم وإعادة مضغها أمر مُستحيل.



الشكل 48-15

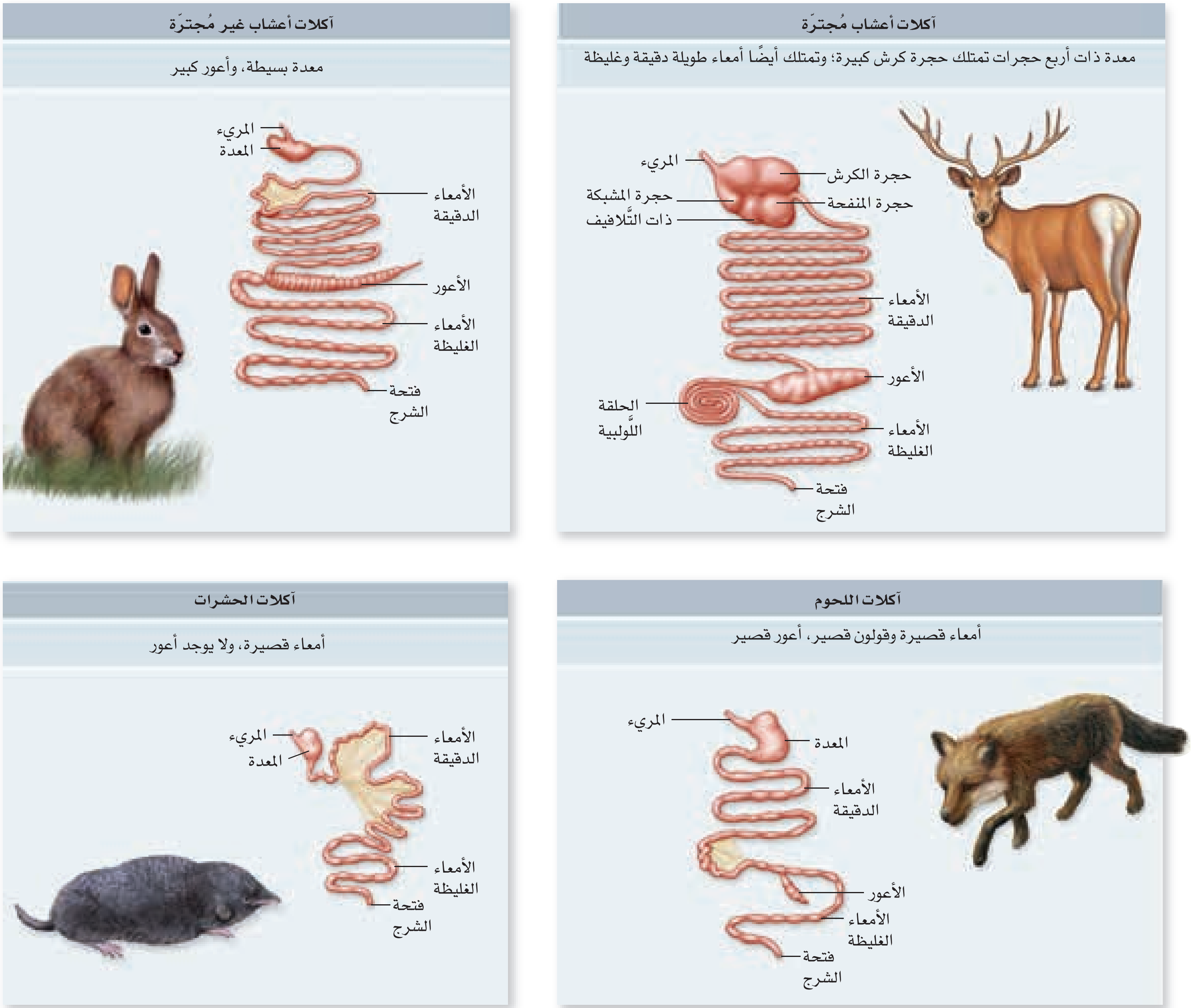
المعدة ذات الأربع حجرات في المُجترات. تدخل الحشائش والنباتات الأخرى التي تتناولها الحيوانات المُجترة إلى حجرة الكرش، حيث يحدث لها هضم جُزئي. يمتلك هذا الجزء البكتيريا القادرة على تحطيم السليلوز الموجود في الجدار الخلوي للخلايا النباتية. قبل أن ينتقل الغذاء إلى الحُجرة المقبلة، المشَبَّكة، يعود إلى الفم ليُمضغ من جديد. بعد ذلك، ينتقل الغذاء إلى الحُجرتين الخلفيتين: ذات التَّلافيف والمنفحة. تقوم المنفحة بإفراز العُصارة المعدية فقط كما هو الحال في معدة الإنسان.

لقد طوَّرت القوارض والأرنبيات طريقة أخرى للاستفادة من المواد الغذائية في السليلوز التي تصل إلى درجة كفاءة مُشابهة لما تقوم به المُجترات، حيثُ تعمل هذه المخلوقات على أكل روثها (بُرازها)، وتُدعى هذه المخلوقات **آكلة الروث Coprophagy** ولهذا، فهي تُمرِّر الغذاء مرة أخرى من خلال القناة الهضمية. إنَّ مرور الغذاء مرة أخرى من خلال القناة الهضمية يسمح للحيوانات بامتصاص المواد الغذائية التي نتجت بفعل عمل المخلوقات الدَّقيقة في الأعور. هذه الحيوانات لا تبقى بصحة جيدة إذا مُنعت من تناول برازها (روثها).

الحيوانات الأخرى التي لا تتغذى على أطعمة تحتوي على السليلوز، مثل آكلات الحشرات واللحوم، لا تمتلك الأعور، وإذا امتلكته، فإنه يكون مُختزلًا بشكل كبير.

هضم الشَّمع

السليلوز ليس النَّاتج النَّباتي الوحيد الذي تستخدمه الفقريات بوصفه غذاء، بفضل المخلوقات الحية الدَّقيقة، إذ يمكن هضم الشَّمع، وهو مادة غير قابلة للهضم لدى مُعظم الحيوانات التي تعيش على اليابسة، بفعل بعض أنواع البكتيريا التَّعايُشية التي تعيش في أمعاء بعض الطيور، مثل دليل العسل الإفريقي، *Prodotiscus insignis*، الذي يتغذّى على الشمع الموجود في خلايا النَّحل.



الشكل 48–16

الأجهزة الهضمية للثدييات المُختلفة تعكس طبيعة غذائها. آكلات الأعشاب، مثل الأرانب والغزلان، تحتاج إلى قناة هضمية طويلة مع أجزاء مُتخصِّصة لتحطيم النَّباتات. الأطعمة البروتينية سهلة الهضم مُقارنة مع النَّباتات؛ ولهذا، فإنَّ آكلات الحشرات واللحوم من الثدييات، مثل الخُلد والثعالب على التَّوالي، تمتلك قناة هضمية قصيرة مع جيوب مُتخصِّصة قليلة.

في السلسلة الغذائية البحرية، يُعدّ الشمع من أهم مكونات مجدافية الأرجل (وهي قشريات توجد في العوالق)، وتُبدي بعض الأسماك البحرية والطيور قُدرة على هضم الشّمع الموجود في هذه القشريات بمُساعدة البكتيريا التّعايُشية.

فيتامين ك

مثال آخر على استخدام بكتيريا الأمعاء في عمليات أيض الحيوان المُعيل لهذه البكتيريا هو عملية تصنيع فيتامين ك. تعتمد الثدييات جميعها على هذه البكتيريا لتصنيع هذا الفيتامين اللازم لعملية تجلط الدَّم. وتعتمد الطُّيور التي لا تمتلك هذه البكتيريا على الغذاء بوصفه مصدرًا لهذا الفيتامين.

في الإنسان، تُقلّل كثرة استخدام المُضادات الحيوية من عدد هذه البكتيريا في الأمعاء، وفي هذه الظروف، يجب تناول هذا الفيتامين بوصفه مضافًا غذائيًّا. إنَّ إعادة هذه البكتيريا إلى الجهاز الهضمي قد يُساعد على التَّوقف عن تناول هذا الفيتامين.

مُعظم القيمة الغذائية في النباتات مُرتبطة بالسليلوز، ولهذا فإنَّ الجهاز الهضمي لعدد من الحيوانات يستضيف مُستعمرات من المخلوقات الدَّقيقة الهاضمة للسليلوز. تقوم المخلوقات الدَّقيقة الموجودة في الأمعاء بإنتاج جُزيئات مثل فيتامين (ك) الذي يُعدّ ضروريًا للعائل الفقري الذي يستضيف هذه المخلوقات الدَّقيقة.

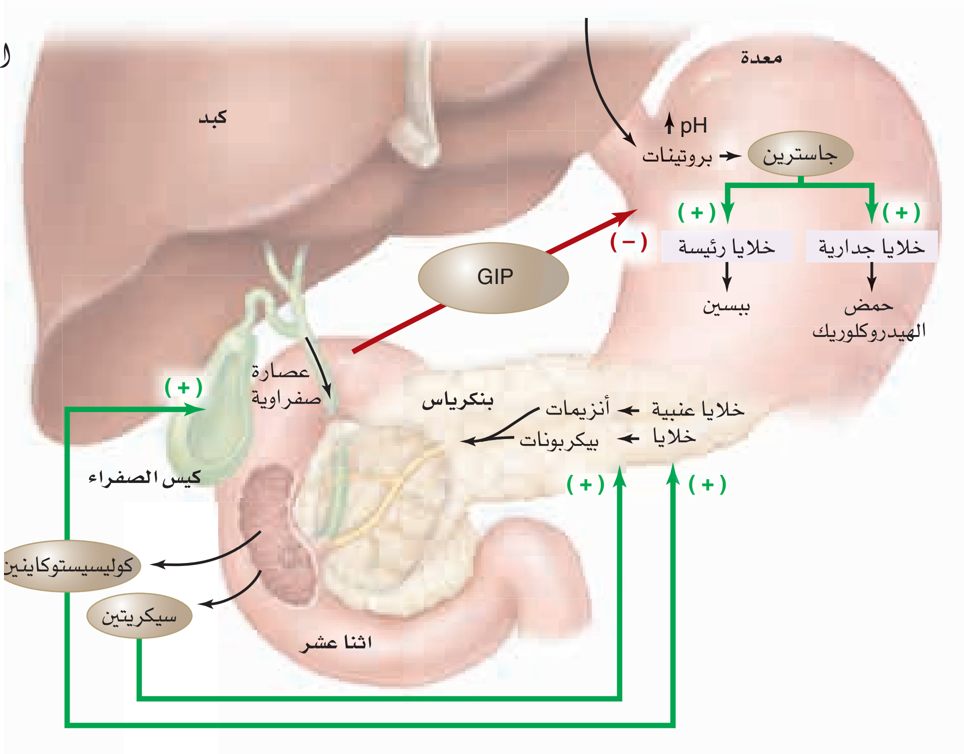
7-48 التَّنظيم العصبي والهرموني للجهاز الهضمي

تُنظَّم أنشطة القناة المعدية المعوية عن طريق الجهاز العصبي وجهاز الغدد الصماء. فمثلًا، يقوم الجهاز العصبي بتحفيز الإفرازات اللعابية والهضمية استجابة لرؤية الأطعمة وشمها، وتناولها. وعندما يصل الغذاء إلى المعدة، تُحفِّز البروتينات الموجودة في الغذاء إفراز الهرمون المعوي **جاسترين Gastrin** الذي يُنبِّه بدوره إفراز مولد الببسين وحمض الهيدروكلوريك من الغُدد المعدية (الشكل 48-17). يقوم حمض الهيدروكلوريك بزيادة درجة أحماضة العصارة الهاضمة التي تعمل على تثبيط إفراز المزيد من جاسترين بآلية حلقة التَّغذية الرَّاجعة السالبة. بهذه الطريقة، يبقى إفراز الحمض المعوي تحت سيطرة مُحكمة.

يُؤدي دخول الكايموس من المعدة إلى الاثنا عشر إلى تثبيط انقباضات المعدة، ومن ثم لا يمر كايموس إضافي إلى الاثنا عشر إلى أن تتم مُعالجة الكايموس الذي دخل. يتمُّ هذا التَّثبيط عن طريق رد فعل عصبي، وعن طريق الهرمونات التي يُفرزها الاثنا عشر إلى الدَّم. تُدعى هذه الهرمونات مُجتمعة **إنتروجاسترون** (المعدي المعوي) **Enterogastrons**.

تضُّم هذه الهرمونات **كوليسيستوكاينين (CCK) Cholecystokinin** وسكرتين **Secretin**، **والببتيد المُثبِّط المعدي Gastric inhibitory peptide (GIP)**. يُعدّ الكايموس المُحتوي على نسبة دهون عالية مُحفِّزًا قويًّا لإفراز كوليسيستوكاينين والببتيد المُثبِّط المعدي، في حين تؤثر زيادة أحماضة الكايموس في إفراز سكرتين. تعمل هذه الهرمونات الثلاثة على تقليل حركة المعدة وإفراز العُصارة المعدية؛ ولهذا فإنَّ الوجبات الدُّهنية عادةً ما تبقى في المعدة فترات أطول مُقارنة مع الوجبات التي لا تحتوي على دهون.

إضافة إلى تثبيط المعدة، يمتلك هرمونا كوليسيستوكاينين وسكرتين وظائف تنظيمية مُهمة في عملية الهضم، حيث يُحفِّز هرمون كوليسيستوكاينين الإفرازات البنكرياسية المُحتوية على الأنزيمات الهاضمة، ويُحفِّز أيضًا كيس الصفراء. يحقن انقباض كيس الصفراء المزيد من الصفراء في الاثنا عشر، فتعمل بدورها على زيادة استحلاب الدُّهون، ومن ثم تزيد من فعالية هضم الدُّهون. يقوم هرمون



الشكل 48-17

الهرمونات المُتحكِّمة في القناة المعدية المعوية. يُحفِّز الجاسترين، المُفرز من الطَّبقة المُخاطية في المعدة إفراز حمض الهيدروكلوريك ومولد الببسين (الذي يتحوَّل إلى ببسين). يُفرز الاثنا عشر ثلاثة هرمونات: كوليسيستوكاينين؛ الذي يُحفِّز انقباض كيس الصفراء وإفراز الأنزيمات البنكرياسية، وسيكريتين؛ الذي يُحفِّز إفراز البيكربونات من البنكرياس، والببتيد المُثبِّط المعدي؛ الذي يُثبِّط طرح مُحتويات المعدة إلى الاثنا عشر.

سكرتين بتنبيه البنكرياس لإفراز البيكربونات، التي تعمل على مُقاومة أحماضة الكايموس. ويتميَّز هذا الهرمون بكونه أول هرمون تمَّ اكتشافه. ويُلخِّص (الجدول 48-1) عمل الأنزيمات والهرمونات الهاضمة.

إنَّ ردود الأفعال العصبية والهرمونية تُنظِّم نشاط الجهاز الهضمي. تُنظَّم إفرازات المعدة عن طريق الغذاء وهرمون جاسترين. يعمل إنتيروجاسترون المُفرز من الاثنا عشر على تثبيط الهضم المعدي وتحفيز الهضم في الاثنا عشر.

الجدول 48-1 هرمونات وأنزيمات الهضم

الهرمونات

الهرمون	الصنف	المصدر	المُحفِّز	الوظيفة	ملاحظات
الجاسترين	عديد الببتيد	الجزء البوابي من المعدة	دخول الغذاء للمعدة	يُحفِّز إفراز حمض الهيدروكلوريك ومولد البيسين من المعدة.	يعمل على العضو المُفرز له.
الكوليسيستوكاينين (CcK)	عديد الببتيد	الاثنا عشر	الكايموس الدُّهني في الاثنا عشر.	يُحفِّز انقباض كيس الصفراء وإفراز الأنزيمات الهاضمة من البنكرياس.	يُشبه من النَّاحية التَّركيبية الجاسترين.
الببتيد المُثبِّط المعدي (GIP)	عديد الببتيد	الاثنا عشر	الكايموس الدُّهني في الاثنا عشر.	يمنع طرح مُحتويات المعدة في الاثنا عشر.	يُحفِّز إفراز الأنسولين أيضًا.
السيكرتين	عديد الببتيد	الاثنا عشر	الكايموس الحمضي في الاثنا عشر.	يُحفِّز إفراز البيكربونات من البنكرياس.	أول هرمون تمَّ اكتشافه (1902)

الأنزيمات

الموقع	الأنزيم	المادة التي يعمل عليها	نواتج الهضم
الغدة اللعابية	الأميليز	النشا، الجلايكوجين	سكريات ثنائية التَّسكر.
المعدة	البيسين	البروتينات	ببتيدات قصيرة
البنكرياس	اللايبيز (مُحلِّل الدُّهون)	الدُّهون ثلاثية الجليسرول	أحماض دهنية، جليسرول أحادي
	تريبسين، كيموتربسين	البروتينات	ببتيدات قصيرة
	DNAse (مُحلِّل DNA)	DNA (الحمض النووي الرَّايبوزي منقوص الأكسجين)	نيوكليوتيدات
	RNase (مُحلِّل RNA)	RNA (الحمض النووي الرَّايبوزي)	نيوكليوتيدات
الأمعاء الدَّقيقة (الحافة الفرشاة)	ببتيديز (مُحلِّلات الببتيد)	ببتيدات قصيرة	أحماض أمينية
	نيوكلييز (محللات الأحماض النووية)	DNA و RNA	سكر، القواعد النتروجينية للأحماض النَّووية.
	لاكتيز، مالتيز، سكريز	السكريات ثنائية التَّسكر	سكريات أحادية التَّسكر

8-48 وظائف الأعضاء المُساعدة (الغدد الملحقة)

يؤدي كل من الكبد والبنكرياس أدوارًا مهمة أخرى غير إنتاج الأنزيمات الهاضمة. ويُعدّ الكبد من أهم الأعضاء التي تؤدي دورًا في تحطيم المواد السّامة. كذلك يقوم البنكرياس بإفراز هرمونات تُنظِّم مستوى الجلوكوز في الدَّم عن طريق تأثيره جُزئيًّا في خلايا الكبد.

يُعدِّل الكبد بعض المواد الكيميائية للحفاظ على الاتزان الدَّاخلي

حيث إنَّ المواد الغذائية تنتقل من المعدة والأمعاء مُباشرة إلى الكبد عن طريق الوريد الكبدي البابي، فإن الكبد يُعدّ في موقع جيد ليقوم بتعديل المواد المُمتصة من القناة الهضمية قبل انتقالها إلى أنحاء الجسم المُختلفة. فمثلًا، الكحول والأدوية المُتناولة تذهب إلى الكبد وتُعالج هناك؛ وهذا هو أحد العوامل التي تُسبِّب تلفًا للكبد نتيجة الإدمان على الكحول والأدوية.

يعمل الكبد أيضًا على إزالة السُّموم، والمُبيدات، والمواد المُسرطنة، وسموم أخرى، عن طريق تحويلها إلى مواد أقل سمية. من أهم الأمثلة على ذلك، تحويل الكبد مادة الأمونيا السَّامة التي تُنتجها البكتيريا الموجودة في الأمعاء إلى بولينا، حيث يستطيع الجسم احتواء البولينا بشكل آمن وحملها في الدَّم بتراكيز مُرتفعة.

بشكل مُشابه، يعمل الكبد على تنظيم عدد من المواد التي يُنتجها الجسم. فمثلًا، يتمُّ تحويل الهرمونات الستيرويدية، إلى مواد أقل فاعلية وأكثر ذائبية في الماء عن طريق الكبد. يتمُّ دمج هذه المواد بعد ذلك مع عُصارة الصفراء، ويتمُّ التَّخلُّص منها عن طريق البُراز، أو تُنقل عن طريق الدَّم إلى الكليتين، ويتمُّ التَّخلُّص منها عن طريق البول.

يُنتج الكبد أيضًا مُعظم بروتينات بلازما الدَّم. ويُعدّ مجموع تركيز بروتينات بلازما الدَّم مهمًّا، حيث إنه يُحافظ على التَّوازن الأسموزي ضمن مدى مُعيَّن بين الدَّم والسائل بين الخلوي. فإذا انخفض تركيز بروتينات بلازما الدَّم بشكل كبير، كما يحدث عند الإصابة بمرض تشمُّع الكبد، فإنَّ السَّوائل تتجمَّع في الأنسجة، مُسبِّبة ما يُدعى الاستسقاء *Edema*.

المُحافظة على تركيز جلوكوز الدَّم بفعل الأنسولين والجلوكاجون

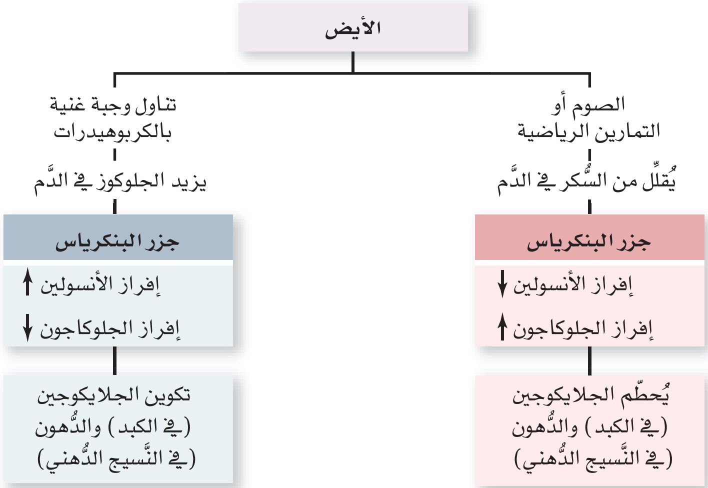
تحصل العصبونات في الدِّماغ على طاقتها من تحطيم الجلوكوز القادم من بلازما الدَّم، بعملية التَّنفس الهوائي. ولهذا، من المُهم جدًا عدم انخفاض تركيز الجلوكوز كثيرًا في الدَّم، كما يحدث خلال عملية الصوم، أو إجراء التَّمارين الرِّياضية مدة

طويلة. وإن من المُهم أيضًا عدم ارتفاع تركيز الجلوكوز في الدَّم إلى مُستويات عالية، كما يحدث عند الأشخاص المُصابين بمرض السُّكري عند عدم تناولهم العلاج، حيث يُسبِّب ارتفاع السُّكر في الدَّم إلى مستويات عالية تلفًا للأنسجة.

بعد تناول وجبة غنية بالكربوهيدرات، يقوم الكبد والعضلات الهيكلية بإزالة مُعظم الجلوكوز الزَّائد من الدَّم وخزنه على شكل **جلايكوجين Glycogen**. تُحفَّز هذه العملية عن طريق هرمون الأنسولين، الذي يُفرز من خلايا بيتا في جزر لانجرهانز البنكرياسية (الشكل 48-18).

عندما يقلّ تركيز الجلوكوز في الدَّم، كما هو الحال بين الوجبات، أو خلال الصوم، أو في أثناء التَّمارين الرِّياضية، يقوم الكبد بإطلاق الجلوكوز إلى الدَّم. يتم الحصول على هذا الجلوكوز من تحطيم الجلايكوجين المُخزون في الكبد إلى جلوكوز -6- فوسفات، وتُسمَّى هذه العملية **تحلُّل الجلايكوجين Glycogenolysis**. يقوم الكبد بعد ذلك بإزالة مجموعة الفوسفات مُطلقًا جزيء الجلوكوز الحر في الدَّم. تفتقر العضلات الهيكلية إلى الأنزيم الذي نحتاج إليه لإزالة مجموعة الفوسفات هذه، ومع أنَّ العضلات تُعدّ مخازن للجلايكوجين، إلا أنَّها غير قادرة على إطلاق الجلوكوز إلى الدَّم. على الرَّغم من ذلك، تستطيع الخلايا العضلية استخدام هذا الجلوكوز مُباشرة في عملية إنتاج الطاقة، حيث إنَّ الجلوكوز6-- فوسفات هو ناتج أول تفاعل في عملية تحلُّل الجلوكوز. إنَّ تحطُّم الجلايكوجين الموجود في الكبد يتمُّ تحفيزه عن طريق هرمون آخر، هو الجلوكاجون، الذي يفرز من خلايا ألفا التَّابعة لجزر لانجرهانز في البنكرياس (انظر الشكل 48-18).

إذا استمرت عملية الصوم أو إجراء التَّمارين الرِّياضية، يبدأ الكبد بتحويل جزيئات أخرى، مثل الأحماض الأمينية وحمض اللبن، إلى جلوكوز. تُدعى هذه العملية **تكوين** (تخليق) **الجلوكوز Gluconeogenesis**. نحصل على الأحماض الأمينية المُستخدمة في هذه العملية من البروتينات الموجودة في العضلة، وهذا يُفسِّر حدوث ضمور العضلات أو ضعفها في أثناء الصوم مددًا طويلة.



الشكل 48-18

عمل الأنسولين والجلوكاجون. بعد تناول الوجبة، تُحفِّز زيادة إفراز الأنسولين من خلايا بيتا في جُزر البنكرياس تكوين الجلايكوجين والدُّهون. في أثناء الصوم أو أداء التَّمارين الرِّياضية، تُحفِّز زيادة إفراز الجلوكاجون من خلايا ألفا في جزر البنكرياس، وانخفاض إفراز الأنسولين تحطُّم الجلايكوجين والدُّهون (من خلال تفاعلات التَّحلُّل المائي).

يُعدّ الكبد مسؤولًا عن تعديل الجزيئات الكيميائية، مثل السُّموم والهرمونات الستيرويدية. يتمُّ تنظيم تركيز الجلوكوز في الدَّم عن طريق هرمونات البنكرياس، والكبد. يُحفِّز الأنسولين تكوين الجلايكوجين والدُّهون في الكبد. ويُحفِّز الجلوكاجون تحطُّم الجلايكوجين في الكبد، الذي يُطلق بدوره الجلوكوز إلى الدَّم.

9-48 طاقة الغذاء، وإنفاق الطاقة، والمواد الغذائية الضَّرورية

يُستخدم الغذاء المهضوم لأداء وظيفتين أساسيتين، هما: تزويد الجسم بمصدر طاقة، وكذلك تزويده بالمواد الأولية التي لا يستطيع الجسم تصنيعها وحده.

حتى الحيوانات التي لا تقوم بأي نشاط تحتاج إلى طاقة لتدعم عمليات الأيض بها؛ إنَّ أقل مُعدَّل للطَّاقة يتمُّ استهلاكه في هذه الظُّروف يُسمَّى **مُعدَّل الأيض القاعدي (BMR) Basal metabolic rate**. هذا المعدل ثابت للفرد تقريبًا، ويعتمد بشكل أساسي على العمر، والجنس، وحجم الجسم.

الإجهاد يزيد من مُعدَّل الأيض

إنَّ الإجهاد البدني يزيد من مُعدَّل الأيض فوق المُستوى القاعدي. ولهذا، فإنَّ كمية الطَّاقة التي يستهلكها الجسم في اليوم الواحد لا تُحدَّد فقط بمعدل الأيض القاعدي، ولكن أيضًا بمستوى النَّشاط البدني. فإذا تمَّ تناول كمية من الطَّاقة أكثر مما تستهلكه في اليوم، فإنَّ الطَّاقة الزَّائدة ستُخزَّن على شكل جلايكوجين ودهون. وحيث إنَّ كمية تخزين الجلايكوجين مُحدَّدة، فإنَّ الزِّيادة في الطاقة المأخوذة ستُسبِّب تراكم الدُّهون.

إنَّ كمية الطَّاقة الموجودة في الغذاء والمأخوذة تُقاس **بالكيلو سعر Kilocalories** (واحد كيلوسعر = 1000 سُعر؛ إنَّ اختصاصيي التَّغذية يستخدمون كلمة سُعر بدلًا من كيلوسُعر). إنَّ كمية الكيلوسُعرات في الغذاء تُحدَّد بكمية الحرارة النَّاتجة عند "حرق الغذاء"، إما في جهاز يُدعى المُسعر الحراري، أو في الجسم، حيث يتمُّ أخذ الغذاء وأكسدته خلال عملية التَّنفس الخلوي. تتغير كمية السُّعرات المأخوذة بتغيُّر الغذاء، وإنَّ كمية الطَّاقة التي ننفقها تتغيَّر بحسب نمط حياة الفرد.

إنَّ كمية الإنفاق اليومية من الطاقة تتراوح بين 1300 إلى 5000 كيلوسُعر في اليوم اعتمادًا على مُعدَّل الأيض القاعدي ومُستوى النَّشاط البدني. وعندما يكون مجموع الكيلوسعرات المأخوذة أكبر من مُعدَّل الأيض مدة طويلة، فإنَّ الشَّخص يُراكم كمية من الدُّهون تكون ضارة لصحته، وتُعرف هذه الحالة **بالسِّمنة Obesity**. توصف السِّمنة في هذه الأيام باستخدام ما يُسمَّى **مُؤشِّر كتلة الجسم المتري Metric body mass index (BMI)**. المؤشر هو نسبة الطُّول إلى الوزن، التي تُعطي تقديرًا لكمية الدُّهون دون قياسها بشكل مُباشر. يُحسب مُؤشِّر كتلة الجسم بقسمة الوزن بالكيلوجرام على مُربَّع الطُّول بالمتر. فإذا كان الرَّقم النَّاتج أكثر من 30 يعدّ الشَّخص سمينًا. في الولايات المُتحدة، يعاني نحو 34% من الأشخاص البالغين الذين أعمارهم بين 40 و 59 سنة من السّمنة. ومن بين الرِّجال الذين تبلغ أعمارهم ما بين 40 إلى 59 سنة، فإنَّ 31% تقريبًا يصنفون بأنهم سمان. ومن بين النِّساء اللواتي تبلغ أعمارهنّ بين 40 إلى 59 سنة فإنَّ 37% تقريبًا يُوصفن بالسِّمنة. إذا تمَّ إضافة مَن هم في أعمار من 20 إلى 40 سنة، فإنَّ نسبة السِّمنة تنخفض قليلًا، لكنها تبقى قريبة من 30%.

تناول الغذاء يتحكم فيه الجهاز العصبي والغُدد الصَّماء

منذ سنوات عدة، كان الأساس الهرموني والعصبي للشَّهية لغزًا. بيَّنت التَّجارب التي مُنعت فيها الفئران من تناول الغذاء (الصوم) أو زيدت تَّغذيتها أنَّ كمية الغذاء المأخوذة تزيد بعد انتهاء عملية الصَّوم. وهذا يزيد من سرعة استرجاع الوزن المفقود للحيوانات لتعود إلى القيمة التي كانت تمتلكها قبل الصوم. بعد ذلك يبدأ تناول الغذاء في الانخفاض. يدلُّ هذا على وجود آلية تحكُّم تربط بين تناول الغذاء والتَّوازن في الطَّاقة. تمَّ افتراض وجود عامل الشَّبع *Satiety factor* الهرموني الذي يُنتج من النَّسيج الدُّهني، لتفسير هذه المُلاحظات. وتمَّ أيضًا إثبات أنَّ مناطق في تحت المهاد تتدخل في السُّلوك الغذائي. وقد عرفت دراسات أجريت على القوارض عددًا من الجينات التي تُسبِّب السِّمنة. لقد سمح علم الوراثة الجُزيئية باستنساخ عدد من هذه الجينات، فأدَّى هذا إلى رسم نموذج يربط بين تناول الغذاء والتَّوازن في الطَّاقة. يتضمَّن هذا النَّموذج إشارات قادمة مُرتبطة بالنَّسيج الدُّهني والسُّلوك الغذائي، وإشارات مُغادرة مُرتبطة بإنفاق الطَّاقة، وتخزينها، والتَّكاثر والسلوك الغذائي. وسوف نُناقش في البداية الهرمونات التي لها علاقة بذلك، ومن ثمَّ نُبيِّن كيف تعمل هذه الهرمونات في دائرة التَّحكُّم سابقة الذِّكر.

هرمون ليبتن

إنَّ أحد نماذج السِّمنة عند القوارض، هو الفأر السَّمين، الذي تسببه طفرة في جين يُسمّى *Ob*. فالفئران التي تمتلك أليلات هذا الجين بصفة نقية ومُتنحية تُصبح سمينة مُقارنةً مع الفئران البرية (الشكل 48-19). بعد عزل الجين المسؤول عن هذا الطِّراز الشَّكلي أثبتت التَّجارب أنَّ هذا الجين يشفِّر معلومات لهرمون يُدعى **ليبتن Leptin**. عندما يُحقن هرمون ليبتن في حيوانات تمتلك *ob/ob*، فإنَّها تتوقف عن النهم في تناول الغذاء، ولا تُصبح سمينة (انظر الشكل 48-19). لقد بيَّنت هذه التَّجارب أيضًا أنَّ ليبتن هو عامل الشَّبع، وهو عامل مُهم في عملية التَّحكُّم في الشَّهية. وتمَّ عزل جين مُستقبلات ليبتن (*db*) وتبيَّن أنَّ عملية تصنيع هذه المُستقبلات تحدث في خلايا الدِّماغ في تحت المهاد التي لها علاقة بعملية تناول الطَّاقة.

الشكل 48-19

تأثيرات هرمون ليبتن. كلا الفأرين هنا نقيا الصفة للطفرة المُتنحية *ob*، التي تُسبِّب السِّمنة. يحتوي الجين *ob* على المعلومات اللازمة لإنتاج الهرمون الببتيدي ليبتن. الفأر على اليمين تمَّ حقنه بليبتن، وخلال أسبوعين، تمَّ فقدان 30% تقريبًا من وزنه، من دون ظهور أعراض جانبية.

يعتقد الباحثون أنَّ ليبتن هو أهم إشارة ترميز في الجُزء الوارد من دائرة التَّحكُّم لرصد الطاقة، وتناول الغذاء، وإنفاق الطَّاقة. يُفرز ليبتن من النَّسيج الدُّهني استجابة للتَّغذية، ويتناسب تركيزه طرديًّا مع السُّلوك الغذائي وكمية الدُّهون في الجسم. إنَّ قلة تناول الغذاء تقلِّل من مُستوى ليبتن، هذا بدوره يُعطي إشارة للدِّماغ إلى أن تناول الغذاء أصبح ضروريًّا. إنَّ تناول الغذاء بعد الصَّوم يُسبِّب زيادة سريعة في مُستوى ليبتن. إما الجُزء المُغادر من هذه الدَّائرة فهو مُعقَّد، ويضمُّ التَّحكم في الطاقة المُنفقة، وتخزين الطَّاقة، والسُّلوك الغذائي. ويُمكن للتَّكاثر أن يتأثَّر كذلك، حيثُ إن التَّكاثر يُثبَّط في ظروف المجاعة.

لقد تمَّ عزل جين ليبتن من الإنسان، ويبدو أنَّه يعمل مثل عمله في الفئران. تبيَّن الدِّراسات الحديثة على الإنسان أنَّ نشاط الجين *ob* وتركيز ليبتن في الدَّم عالٍ في الأشخاص السِّمان مُقارنة مع الأشخاص النحاف، وأنَّ ليبتن الذي يُفرز من الأشخاص السمان هو طبيعي في مُعظم حالات السِّمنة. وقد اقتُرح أن السِّمنة في الإنسان تنتُج من انخفاض الحساسية لهرمون ليبتن في الدِّماغ، لا من انخفاض إنتاجه عن طريق الخلايا الدُّهنية. إن الأبحاث على ليبتن في الإنسان مُستمرة، حيثُ يهتم به العلماء الأكاديميون، كما تهتم به الصِّناعات الدَّوائية.

الأنسولين

على الرَّغم من أنَّ السِّمنة المُفرطة المرتبطة بطفرات تُؤدي إلى فقدان وظيفة جين *ob* تدلّ على أنَّ إشارات هرمونية أخرى لا تستطيع التعويض عن ليبتن، إلا أنَّ هرمونات أخرى لها دور في السِّمنة. يدخل الأنسولين في إشارة الشبع، إضافة إلى الليبتن، وينخفض مستوى هذا الهرمون مع الصَّوم، ويرتفع مع السِّمنة. وحيث إنَّ الأنسولين يؤدي دورًا مُهمًّا في الحفاظ على تركيز الجلوكوز في الدَّم ثابتًا، كما ذُكر سابقًا، فإنَّ دوره في الدَّائرة المُتحكِّمة بتنظيم الطَّاقة مُعقَّد.

هرمونات القناة الهضمية

تُفرز المعدة مجموعة من الهرمونات التي تتحكَّم في فسيولوجية الهضم، كما تحدَّثنا سابقًا. بعض هذه الهرمونات تدخل في عملية تنظيم تناول الغذاء، حيثُ إنَّها تُفرز بشكل مُباشر استجابة لتناول الغذاء، وهو أمر ضروري لدورها في الهضم.

يمتلك هرمونا الببتيد المُثبِّط المعدي وكوليسيستوكاينين مُستقبلات في تحت المهاد، ويقومان بإرسال إشارات مُثبِّطة للدِّماغ، مثل ليبتن وأنسولين. تتغيَّر مُستويات هذين الهرمونين بحسب السُّلوك الغذائي بطريقة تُشبه ما يحدث لكل من ليبتن وأنسولين.

يمتلك هرمون المعدة جريلين Ghrelin تأثيرًا مُضادًّا للهرمونات السَّابقة المُثبِّطة للشَّهية. يمتلك هذا الهرمون مُستقبلات في تحت المهاد، لكنَّه يُحفِّز تناول الغذاء. هذا الدَّور تمَّ إثباته بدراسات على الجرذان، حيثُ تبيَّن أنَّ إعطاء هذه الحيوانات هرمون جريلين مدة زمنية طويلة يُؤدي إلى السِّمنة. يرتفع مستوى هرمون جريلين قبل تناول الغذاء، ويُعتقد أنَّه يؤدي دورًا عند بداية تناول الغذاء. إنَّ أحد علاجات السِّمنة المُفرطة، هو تخطي المعدة جراحيًّا، هذا يُؤدي إلى نقص مُستوى هذا الهرمون. ويُعتقد أن هذا النّقص أحد الأسباب وراء تثبيط الشَّهية التي نراها مُباشرة بعد هذه العملية.

الببتيدات العصبية

إنَّ السَّيطرة المُغادرة على تناول الغذاء والتَّوازن في الطَّاقة هي أقل وضوحًا من السَّيطرة القادمة التي نُوقشت سابقًا. إنَّ المُنظِّم المركزي هو تحت المهاد، واثنان من الببتيدات العصبية الدِّماغية: **الببتيد العصبي Y (Neuropeptide Y)** والهرمون المُحفِّز للخلايا الصبغية. هذه الهرمونات هي مُتضادة في عملها، حيثُ يعمل الهرمون الأول على تحفيز تناول الغذاء، أما الثاني فيُقلِّل منه.

إنَّ الأدلة على ذلك تمَّ الحصول عليها من تجارب أوضحت أن إنتاج الهرمون المُحفِّز للخلايا الصبغية وإفرازه يحفزه ليبتن، وأن حقن الهرمون المُحفِّز للخلايا الصبغية يُثبِّط تناول الغذاء. وإنَّ فقدان وظيفة مُستقبلات الهرمون المُحفِّز للخلايا الصبغية يُسبِّب السّمنة. في المقابل، فإنَّ التعبير عن الببتيد العصبي Y يُنظم سلبيًّا عن طريق ليبتن، وحقنه يُحفِّز سلوك تناول الغذاء.

نموذج لتوازن الطاقة

إنَّ النَّموذج الحالي لتوازن الطاقة والسُّلوك الغذائي مُلخَّص في (الشَّكل 48-20). يوجه ليبتن وأنسولين تنظيمًا طويل الأمد للجُزء القادم من هذه الشَّبكة من الإشارات. يُفرز ليبتن وأنسولين من النَّسيج الدُّهني والبنكرياس على التَّوالي استجابةً لتأثيرات السُّلوك الغذائي، وليس استجابة مُباشرة لعملية التَّغذية نفسها. يُؤدي هذا إلى ارتفاع مُستوى ليبتن في الدم بنسبة تتناسب طرديًّا مع كمية النَّسيج الدُّهني. المثال الواضح لذلك هو الارتفاع الكبير في مُستوى ليبتن في حالة السّمنة. يعمل ليبتن وأنسولين على تحت المهاد لتزيد من مُستوى الهرمون المُحفِّز للخلايا الصبغية، وتُقلِّل من مُستوى الببتيد العصبي Y. يُؤدي هذا إلى تقليل الشَّهية، وزيادة إنفاق الطَّاقة، ويسمح كذلك بالتَّكاثر والنُّمو. يعمل المُستوى المُنخفض لليبتن وأنسولين على تحت المهاد ليُقلِّل من الهرمون المُحفِّز للخلايا الصبغية، ويزيد من مُستوى الببتيد العصبي Y. يُؤدي هذا إلى زيادة في الشَّهية وتقليل إنفاق الطَّاقة. وإذا استمر توفُّر تركيز قليل من ليبتن، فإنَّ ذلك يُؤدي إلى تثبيط التَّكاثر والنُّمو.

تُفرز هرمونات كوليسيستوكاينين والببتيد المثبط المعدي استجابة لتناول الغذاء، وتُعدّ مُنظِّمات قصيرة الأجل للجُزء القادم من دائرة التَّحكُّم في توازن الطَّاقة. إن تأثيرها هو مثل ليبتن وأنسولين. يُعدّ هرمون المعدة جريلين أيضًا مُنظِّمًا لأمد قصير، حيث يُحفِّز تناول الغذاء.

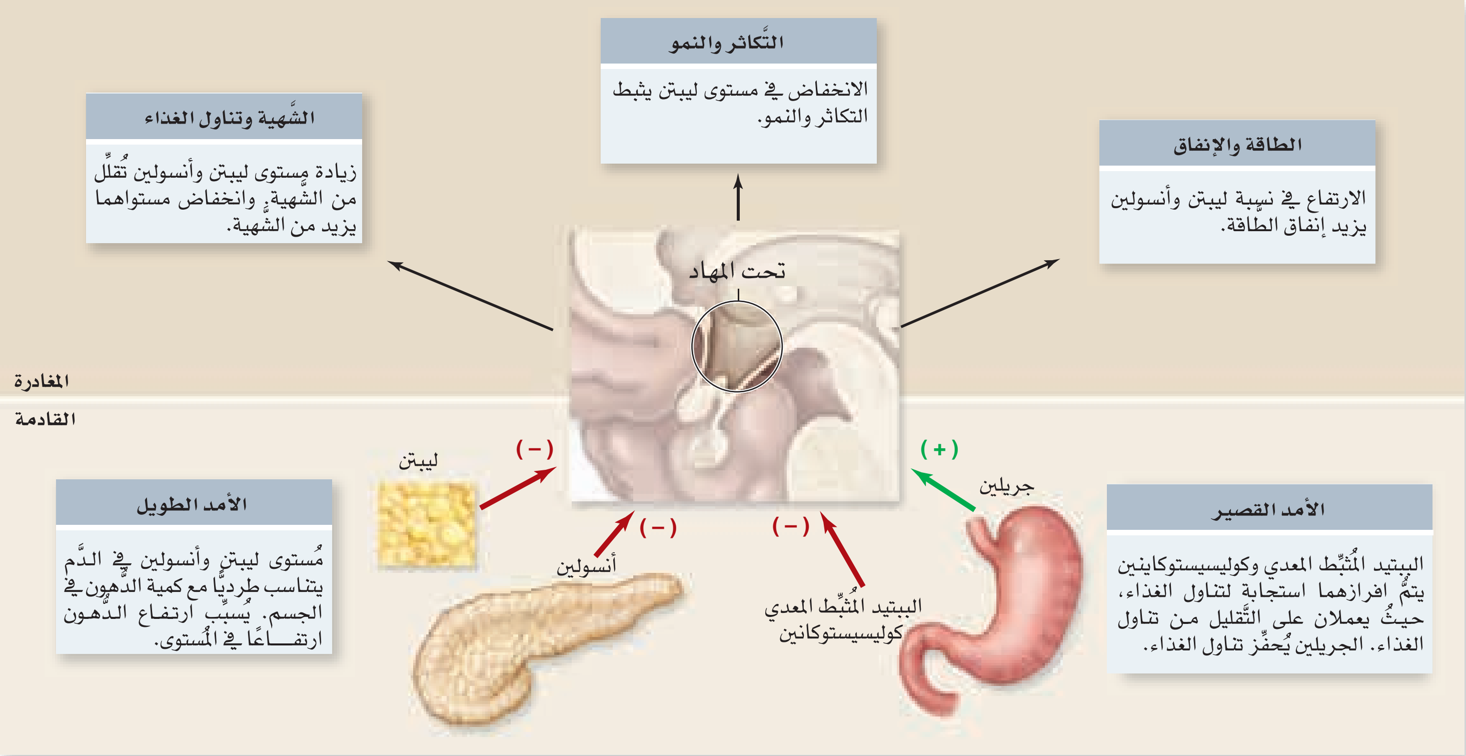
اضطرابات ناجمة عن تناول الغذاء

أصبحت الاضطرابات النَّاتجة عن تناول الغذاء في الولايات المتحدة، أكثر شيوعًا في السبعينيات من القرن السَّابق. إنَّ أكثر هذه الاضطرابات شيوعًا هو فقدان الشَّهية العصبي Anorexia nervosa، وهي حالة يقوم الأشخاص المتأثرون بها بتجويع أنفسهم بشدة، والشَّهية الكلبية Bulimia، التي فيها يقوم الأشخاص بعمل استفراغ بعد الأكل، ولهذا يبقى وزنهم ثابتًا. إن 90% إلى 95% ممن يُعانون هذه الاضطرابات هم من النِّساء؛ حيث قدَّر الباحثون أن 2% إلى 5% من الإناث البالغات، والنِّساء صغيرات السِّن في الولايات المُتحدة لديهن اضطرابات ناتجة عن تناول الغذاء.

المواد الغذائية الأساسية هي الأغذية التي لا يستطيع الجسم تصنيعها

عبر مراحل التَّطور، فقدت كثير من الحيوانات القُدرة على تصنيع بعض المواد التي تؤدي دورًا مهمًّا في عمليات الأيض لديها. هذه المواد التي لا يستطيع الحيوان تصنيعها، ولكنَّها ضرورية له، ويجب أن يحصل عليها من غذائه تُسمّى **المواد الغذائية الأساسية Essential nutrients**.

من هذه المواد الغذائية الأساسية **الفيتامينات Vitamins**، وهي مواد عضوية نحتاج إليها بكميات قليلة جدًا. فمثلًا، فقدت المخلوقات الآتية: الإنسان، والقرود، والخنزير الغيني القدرة على تصنيع حمض الأسكوربيك (فيتامين ج). فإذا لم يتم تناول هذا الفيتامين بكميات كافية، تُصاب هذه المخلوقات الثدية بمرض الأسقربوط، وهو مرض خطير يُسبِّب تآكل الأنسجة الضَّامة. ويحتاج الإنسان إلى 13 فيتامينًا مُختلفًا على الأقل (الجدول 48-2).



الشَّكل 48-20

التَّحكُّم الهرموني في السلوك الغذائي. يقع التَّحكُّم الهرموني في السلوك الغذائي تحت سيطرة التَّحكم طويل الأمد المُرتبط بكمية النَّسيج الدُّهني، وتحت سيطرة التَّحكم قصير الأمد المُرتبط بفعل التَّغذية. يتمُّ هذا التَّحكُّم عن طريق الجهاز العصبي المركزي. إنَّ أهم منطقة في الدِّماغ تنجز هذا العمل هي تحت المهاد.

بعض المواد الغذائية الأساسية نحتاج إليها بكميات أكبر مما نحتاج إليه في حالة الفيتامينات. فمثلًا، الكثير من الفقريات، لا تستطيع تصنيع واحد أو أكثر من العشرين حمضًا أمينيًّا. يجب أن يتمَّ الحصول على هذه الأحماض الأمينية الأساسية *Essential amino acids* عن طريق الفم. ويحتاج الجسم إلى 9 أحماض أمينية. فبالنِّسبة إلى الأشخاص الذين يأكلون الخضراوات فقط يجب أن يختاروا طعامهم بعناية ليحصلوا على الأحماض الأمينية الأساسية. هؤلاء الأشخاص يحتاجون إلى مُضافات غذائية تزوِّدهم ببعض الفيتامينات غير الموجودة بكميات كبيرة في النباتات، مثل فيتامين ب.

إضافة إلى ذلك، فقدت الفقريات كلها قدرتها على تصنيع بعض الأحماض الدُّهنية غير المُشبعة طويلة السلسلة، ولهذا يجب أن يتم الحصول عليها من الغذاء. بالمُقارنة، فإنَّ بعض المواد الغذائية الأساسية التي تستطيع الفقريات تصنيعها لا يُمكن أن تصنعها حيوانات أخرى. فمثلًا، تستطيع الفقريات تصنيع الكوليسترول، وهو جزء مهم في تركيب الهرمونات الستيرويدية، ولا تستطيع تصنيعه الحشرات آكلة اللحوم.

يُزوِّدنا الغذاء أيضًا **بالمعادن الأساسية Essential minerals** مثل الكالسيوم، والماغنسيوم، والفوسفور، ومواد غير عضوية أخرى، مثل العناصر النادرة *Trace elements* كالخارصين والمولبيديوم، التي نحتاج إليها بكميات قليلة جدًا. تحصل الحيوانات على هذه العناصر الضئيلة مُباشرة من النَّباتات أو من الحيوانات التي تتغذّى على النَّباتات.

تعتمد كمية السُّعرات المُستهلكة من قبل الجسم على مُعدَّل الأيض القاعدي والسُّعرات الإضافية المُستهلكة في أثناء التَّمارين الرِّياضية. تحدث السّمنة إذا زادت كمية طاقة الغذاء المأخوذة عن كمية طاقة الغذاء المُنفقة مدة زمنية طويلة. إنَّ التَّحكم في كمية تناول الغذاء مُرتبط بإنفاق الطَّاقة عن طريق هرمون ليبتن. يرتبط مُستوى ليبتن في الجسم بكمية الدُّهون. يتحكَّم تحت المهاد في السُّلوك الغذائي وتخزين الطَّاقة وإنفاقها. يحتاج الجسم إلى الفيتامينات والمعادن، ويحصل عليها من الغذاء. إضافة إلى ذلك، فإنَّ الغذاء يجب أن يُزوِّد الجسم بالأحماض الأمينية والأحماض الدُّهنية الأساسية التي لا يستطيع تصنيعها.

الجدول 48-2 الفيتامينات الرئيسة التي يحتاج إليها الإنسان

الفيتامين	الوظيفة	المصدر	أعراض العوز
فيتامين أ (ريتنول)	يدخل في تركيب صبغات العين، ويُحافظ على النَّسيج الطِّلائي.	الخضراوات، مُشتقات الحليب، الكبد.	الرؤية الليلية الضعيفة أو (العمى الليلي)، وجفاف الجلد.
مجموعة ب			
ب1	مُرافق أنزيم في إزالة ثاني أكسيد الكربون خلال عملية التَّنفس الخلوي.	الحبوب، اللحوم، البقوليات.	البري بري، ضعف القلب، الاستسقاء.
ب2 (رايبوفلافين)	يُشكل جزءًا من مُرافقات الأنزيمات وحاملات الطَّاقة التي تعمل في التَّنفس الخلوي FAD و FMN، والتي تؤدي دورًا في العمليات الأيضية.	أنواع عدة من الغذاء.	التهاب الجلد وتحطّمه (قروح)، وتهيُّج العين.
ب3 (نياسين)	يُشكِّل جزءًا من تركيب NAD^+ و $NADP^+$	الكبد، اللحوم، الحبوب.	البلاجرا (الجلد الخشن)، التهاب الأعصاب، أمراض عصبية.
ب5 (حمض البانتوثينك)	يُشكِّل جزءًا من تركيب مُرافق الأنزيم-أ، الرابط الأساسي بين تفاعلات أيض الدُّهون والكربوهيدرات.	أنواع عدة من الغذاء.	نادرة: التَّعب، فقدان التَّناسق الحركي العصبي.
ب6 (البريدوكسين)	مُرافق أنزيمي في كثير من مراحل الأيض للأحماض الأمينية.	الحبوب، الخضراوات، اللحوم.	فقر الدَّم، تشنُّج العضلات، تهيُّج.
ب12 (سيانوكوبالامين)	مُرافق أنزيم في إنتاج الأحماض الأمينية.	اللحوم الحمراء، الألبان.	فقر الدَّم الوبيل (فقر الدم الخبيث).
البيوتين	مرافق أنزيم في صناعة الدُّهون وأيض الأحماض الأمينية	اللحوم، الخضراوات.	نادرة: الاكتئاب، الغثيان.
حمض الفوليك	مرافق أنزيم في أيض الأحماض الأمينية والأحماض النووية	الخضراوات الخضراء.	فقر الدَّم، الإسهال.
فيتامين ج	أساسي لتكوين الكولاجين، المادة الأسمنتية في العظام، الأسنان، النَّسيج الضَّام في الأوعية الدَّموية؛ يزيد المُقاومة ضد العدوى	الفواكه، الخضراوات ذات الأوراق الخضراء.	الإسقربوط، تشقُّق الجلد، الأوعية الدَّموية.
فيتامين د (كالسيفيرول)	يزيد من امتصاص الكالسيوم، ويُحفِّز تكوُّن العظام	مشتقات الألبان، زيت كبد الكود	الكساح، تشوه العظام وتغيُّر شكلها.
فيتامين هـ (توكوفيرول)	حماية الأحماض الدُّهنية والغشاء الخلوي من الأكسدة	المارجرين، الحبوب، الخضراوات ذات الأوراق الخضراء	نادرة
فيتامين ك	ضروري لتخثُّر الدَّم	الخضراوات ذات الأوراق الخضراء	إطالة زمن تخثُّر الدَّم وحصول نزيف شديد في حالات العوز الشديد

مراجعة المفاهيم

48-1 أنواع أجهزة الهضم

تُقسَّم الحيوانات بحسب مصادر غذائها إلى حيوانات: عاشبة، ولاحمة، وخليطة التغذية.

- في اللواسع والدِّيدان المُفلطحة يمتلك التَّجويف الهضمي أو المعدي الوعائي فتحة واحدة (الشكل 48-1).
- سمح الجهاز الهضمي ذو الاتجاه الواحد بوجود مناطق مُتخصِّصة لِـ: البلع، والتجزئة، والهضم الكيميائي، والامتصاص.
- الهضم الكيميائي هو تحطيم جزيئات الغذاء إلى وحدات بنائية صغيرة.
- تتكون القناة المعدية المعوية من: الفم، والبلعوم، والمريء، والمعدة، والأمعاء الدَّقيقة والغليظة، والمذرق أو المُستقيم (الشكل 48-3).
- تمتلك القناة المعدية المعوية أربع طبقات (الشكل 48-4).

48-2 الفم والأسنان: التقاط الغذاء ومعالجة المقادير الكبيرة

يعكس التَّخصص في الأجهزة الهضمية طبيعة معيشة المخلوق الحي.

- تمتلك الكثير من الفقريات أسنانًا لتحطيم الغذاء. وتمتلك الطيور قانصةً تحتوي حصى تساعد على طحن الغذاء إلى جُزيئات صغيرة.
- أسنان الثدييات تعكس عاداتها الغذائية (الشكل 48-5).
- عندما يدخل الغذاء إلى الفم، تبدأ الغُدد اللعابية بإفراز اللعاب الذي يعمل على ترطيب الغذاء، ويسهِّل من انزلاقه، ويحتوي اللعاب على أنزيم الأميليز.
- تبدأ عميلة البلع إراديًّا، وتستمر بشكل غير إرادي (الشكل 48-8).

48-3 المريء والمعدة: بداية الهضم

يُغادر الغذاء المُبتلَع البلعوم، ويدخل إلى المريء ومن ثم يُكمل طريقه إلى المعدة، حيث يُخزَّن، وتبدأ عملية الهضم هناك.

- تدفع الحركة الناتجة عن الانقباضات العضلية المُتناغمة، أو الحركة الدُّودية، لقمة الغذاء إلى المعدة.
- في المعدة، يُمزج الغذاء مع حمض الهيدروكلوريك ومولد الببسين غير النَّشط، الذي يُنشط عند انخفاض درجة الأحماضة (الشكل 48-10).
- يتحوَّل مُولِّد الببسين إلى الببسين، وهو أنزيم فعّال يُحطِّم البروتينات.
- تُفرز الخلايا الجدارية العامل الداخلي الذي يحفِّز امتصاص فيتامين B_{12}.
- تعمل درجة الأحماضة المُنخفضة للمعدة على تغيير شكل البروتينات وطبيعتها في الغذاء.
- إنَّ الغذاء المهضوم جزئيًّا والممزوج مع العصارة المعدية، المسمى الكايموس، ينتقل عبر صمام البواب إلى الأمعاء الدَّقيقة.
- إنَّ الإصابة ببكتيريا هيليكوباكتر بايلوري *Helicobacter pylori* تُضعف بطانة المعدة، وتسمح للمعدة بتكوين القرحة.

48-4 الأمعاء الدَّقيقة: التحطيم (الهضم) والامتصاص

يحدث الهضم النِّهائي للكربوهيدرات، والدُّهون، والبروتينات ومُعظم الامتصاص في الأمعاء الدَّقيقة.

- يستقبل الاثنا عشر الأنزيمات الهاضمة والبيكربونات من البنكرياس، ويستقبل العصارة الصفراوية من الكبد وكيس الصفراء.
- تعمل زوائد شبيهة بالأصابع تُدعى الخملات على زيادة مساحة سطح الأمعاء الدَّقيقة (الشكل 48-11).
- تتضمن الأعضاء المُساعدة للهضم البنكرياس، والكبد، وكيس الصفراء (الشكل 48-12).
- يُفرز البنكرياس الأنزيمات الهاضمة والبيكربونات.
- تشتت أملاح الصفراء الدُّهون إلى كرات صغيرة.
- يُفرز الكبد العصارة الصفراوية، ويُخزِّنها في كيس الصفراء.
- تنتقل الأحماض الأمينية والسكريات أحادية التَّسكر إلى الخلايا الطلائية عن طريق النَّقل النَّشط، والنَّقل المُيسَّر (الشكل 48-13).
- تتحطَّم الدُّهون إلى أحماض دهنية وجليسرول أحادي، وتنتشر إلى داخل الخلايا الطلائية، ثم تتجمَّع على شكل كيلومايكرونات.
- تدخل الكيلومايكرونات إلى الجهاز الليمفي، ومن ثمَّ تنتقل إلى الجهاز الدَّوري (الشكل 48-13).
- تنتقل المواد الغذائية المُمتصة إلى الكبد من خلال الوريد البابي الكبدي.

48-5 الأمعاء الغليظة: التَّخلُّص من الفضلات

تلتقي الأمعاء الدَّقيقة مع الغليظة عند نقطة التقاء تركيبين مختزلين: الأعور والزَّائدة الأعورية (الشكل 48-14).

- يتمُّ امتصاص القليل من الماء، وفيتامين ك، والأيونات في الأمعاء الغليظة.
- الوظيفة الرَّئيسة للأمعاء الغليظة هي تركيز الفضلات.
- يُخزن البراز في المُستقيم حتى يُطرح إلى خارج الجسم.
- تمتلك مُعظم الثدييات المُستقيم، في حين تمتلك مُعظم الفقريات تجويفًا يُدعى المذرق، تلتقي فيه قنوات الجهاز: البولي، والتَّناسلي، والهضمي.

48-6 الاختلافات في الجهاز الهضمي للفقريات

لا تستطيع مُعظم الحيوانات هضم السليلوز، لكن بعض أنواع البكتيريا والأوليات التي تعيش في القناة الهضمية تُساعدها على هضم السليلوز (الشكل 48-16)

- تمتلك المُجترات معدة ذات أربع حجرات مُقسمة بشكل متسلسل إلى: الكرش، والمشبكة، وذات التلافيف، والمنفحة.
- يُعالَج الغذاء في النِّهاية في الكرش، وهو غرفة التَّخمُّر التي تحتوي على البكتيريا والأوليات (الشكل 48-15).
- في بعض الحيوانات آكلة النباتات، يتمُّ هضم السليلوز باستخدام المخلوقات الدَّقيقة في الأعور الذي يقع بعد المعدة.
- للاستفادة القصوى من المواد الغذائية التي تنتُج عن نشاط المخلوقات الدَّقيقة في الأعور، تقوم القوارض والأرنبيات بإعادة ابتلاع برازها.
- تقوم بعض الحيوانات بهضم الشمع بمُساعدة المخلوقات الدَّقيقة.

48-7 التَّنظيم العصبي والهرموني للجهاز الهضمي

تُنسق أنشطة القناة الهضمية عن طريق الجهاز العصبي، وجهاز الغُدد الصماء (الشكل 48-17 والجدول 48-1).

- في المعدة، يُحفِّز البروتين إفراز هرمون جاسترين، الذي يقوم بدوره بتحفيز إفراز حمض الهيدروكلوريك ومولد الببسين.
- تقوم هرمونات الاثنا عشر بتثبيط انقباضات المعدة، وتمنع الكايموس من الدُّخول إلى الاثنا عشر.
- يُحفِّز الكايموس ذو المحتوى الدُّهني العالي إفراز كوليسيستوكاينين والببتيد المُثبِّط المعدي، ويُحفِّز الكايموس الحمضي إفراز سكرتين.
- يُحفِّز الكوليسيستوكاينين إفراز أنزيمات البنكرياس وانقباض كيس الصفراء. في حين يُحفِّز سكرتين إفراز البيكربونات.

48-8 وظائف الأعضاء المُساعدة (الغدد الملحقة)

يؤدي البنكرياس والكبد دورًا أكبر من إفراز الأنزيمات الهاضمة.

- يعمل الكبد على إزالة السُّمية، وتنظيم مستوى الهرمونات الستيرويدية، وإنتاج بروتينات بلازما الدَّم.
- تُنظم الهرمونات البنكرياسية، أنسولين وجلوكاجون، مستوى الجلوكوز في الدَّم، وتصنع الجلايكوجين، الذي يُخزَّن في الكبد.

48-9 طاقة الغذاء، إنفاق الطَّاقة والمواد الغذائية الضرورية

يُزوِّد تناول الغذاء الجسم بمصدر الطَّاقة والمواد الأولية.

- مُعدَّل الأيض القاعدي هو أقل كمية طاقة تُستهلك في ظروف الرَّاحة.
- يُنظم تناول الغذاء عن طريق هرمونات، ليبتن وأنسولين، وهرمونات المعدة، والببتيدات العصبية (الشكل 48-20).
- المواد الغذائية الأساسية لا يُمكن تصنيعها في جسم الإنسان (الجدول 48-2).

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. تُعدّ الأمعاء في العواشب ______________ مُقارنةً بأمعاء اللواحم.
   أ. أطول. ب. أقصر.
   ج. مُتماثلة من ناحية الطول. د. أقل التفافًا.
2. واحدة من الوظائف الآتية لا تُعدّ من وظائف الجهاز الهضمي:
   أ. البلع.
   ب. الهضم (ميكانيكي وكيميائي).
   ج. الامتصاص.
   د. كل ما ذُكر من وظائف الجهاز الهضمي.
3. في الطيور، الجزء الذي يقوم مقام الأسنان في طحن الغذاء هو:
   أ. النتوءات الصلبة في المنقار.
   ب. الحصى في القانصة.
   ج. المريء كثير العضلات.
   د. طعام الطيور لا يحتاج إلى طحن لهضمه.
4. يختلف هضم الدُّهون عن هضم الكربوهيدرات والبروتينات في:
   أ. يحدث هضم الدُّهون في الأمعاء الدَّقيقة، في حين يحدث هضم البروتينات والكربوهيدرات في المعدة.
   ب. يتمُّ امتصاص الدُّهون إلى الخلايا على شكل أحماض دهنية وجليسرول أحادي، ومن ثَمَّ يُعدَّل ليتمَّ امتصاصه؛ أما الأحماض الأمينية والجلوكوز فلا يُحدث لها تعديل إضافي بعد هضم الكربوهيدرات والبروتينات.
   ج. تدخل الدُّهون إلى الدَّورة الكبدية البابية، في حين تدخل البروتينات والكربوهيدرات المهضومة إلى الجهاز الليمفي.
   د. يتمُّ امتصاص الدُّهون المهضومة في الأمعاء الغليظة، في حين يتمُّ امتصاص البروتينات والكربوهيدرات المهضومة في الأمعاء الدَّقيقة.
5. على الرَّغم من الاعتقاد السائد أن المعدة هي اللاعب الرئيس في عملية الهضم، فإن مُعظم الهضم الكيميائي يتمُّ في:
   أ. الفم. ب. الزَّائدة الأعورية.
   ج. الاثنا عشر. د. الأمعاء الغليظة.
6. بعد أن يتمَّ امتصاص الجلوكوز والأحماض الأمينية من خلال الطبقة المُخاطية في الأمعاء، الجلوكوز والأحماض الأمينية:
   أ. تُمتصّ مُباشرة إلى الدَّورة الجهازية.
   ب. يُبنى الجلايكوجين والببتيدات قبل أن تنطلق إلى خلايا الجسم.
   ج. تُنقل مُباشرة إلى الكبد عبر الوريد الكبدي البابي.
   د. تُحطّم مرة أخرى عن طريق العصارة الصفراوية قبل إطلاقها إلى الدَّم.
7. تتخصَّص الأمعاء الدَّقيقة في الامتصاص؛ لأنها:
   أ. آخر جزء من القناة الهضمية، وتحتفظ بالغذاء مدة طويلة.
   ب. تمتلك امتدادات تُشبه الأكياس على طولها، وتقوم هذه الامتدادات بجمع الغذاء.
   ج. لا تمتلك مخرجًا لتصريف مُحتوياتها، ولهذا يبقى الغذاء مدة طويلة في داخلها.
   د. تمتلك مساحة سطحية كبيرة جدًا تزيد من تعرُّضها للغذاء.
8. أحد الأزواج الآتية غير صحيح:
   أ. نقل الدُّهون / الجهاز الليمفي.
   ب. نقل الجلوكوز / الجهاز الليمفي.
   ج. نقل الأحماض الأمينية / الجهاز الدَّوري.
   د. جميع ما ذُكر صحيح.
9. الوظيفة الرئيسة للأمعاء الغليظة هي تركيز الفضلات على شكل مواد صلبة (البراز) لإخراجها من الجسم. يتمُّ ذلك:
   أ. بإضافة خلايا أخرى من الطبقة المُخاطية.
   ب. بامتصاص الماء.
   ج. بإفراز الأملاح.
   د. كل هذه طرق تستخدمها الأمعاء الغليظة لتقوم بهذا العمل.
10. الطريقة التي لا تستخدمها الفقريات لزيادة القيمة الغذائية للغذاء الذي تتناوله هي:
    أ. اجتراره وإعادة هضمه.
    ب. تناول البراز مرة أُخرى.
    ج. إضافة المعادن من الدَّم إلى الغذاء.
    د. زيادة طول سطح القناة الهضمية ومساحتها.
11. تُساعد المخلوقات الدَّقيقة على الهضم والامتصاص عن طريق:
    أ. هضم السليلوز. ب. إنتاج الجلوكوز.
    ج. تصنيع فيتامين ك . د. (أ) و (ج).
12. افترض أنَّك التحقت بمديرية الشرطة بعد تخرُّجك في كلية الطِّب. وكان عملك هو دراسة التَّأثير المُحتمل لتعرُّض الجهاز الهضمي للسُّموم. العضو الذي يعدّ مكانًا لتعديل السُّموم ومعالجتها هو:
    أ. الاثنا عشر. ب. الكبد.
    ج. البنكرياس. د. كيس الصفراء.
13. يؤدي ______________ و ______________ أدوارًا مُهمة في عملية الهضم عن طريق إنتاج مواد كيميائية نحتاج إليها لهضم البروتينات، والدُّهون، والكربوهيدرات.
    أ. الكبد؛ البنكرياس. ب. الكبد؛ كيس الصفراء.
    ج. الكليتان؛ الزَّائدة الأعورية. د. البنكرياس؛ كيس الصفراء.
14. عمل الأنسولين هو زيادة مُستوى الجلوكوز في الدَّم عن طريق:
    أ. تحلُّل الجلايكوجين.
    ب. تحفيز إنتاج الجلايكوجين.
    ج. تكوين الجلايكوجين.
    د. تحفيز أخذ الخلايا للجلوكوز.
15. في إحدى حلقات التِّلفاز الطِّبية، سمعت عن شخص يتناول الغذاء دون توقف. أشار البرنامج إلى وجود سرطان في الدِّماغ وراء هذا السُّلوك. الجزء من الدِّماغ المسؤول عن التَّحكُّم في السُّلوك الغذائي، ويمكن أن يكون مكان السَّرطان لدى هذا الشخص هو:
    أ. قشرة المُخ. ب. المُخيخ.
    ج. الفُص الخلفي من الدِّماغ. د. تحت المهاد.

أسئلة تحدٍّ

1. تمتلك كثير من الطيور حوصلة، وعلى الرَّغم من ذلك عدد قليل من الثدييات يمتلك ذلك. اقترح سببًا لهذا الاختلاف بين الطيور والثدييات.
2. افترض أنَّك تُريد أن تطور دواء لعلاج السّمنة اعتمادًا على هرمون ليبتن. أي جزء من جسم الإنسان يُفرز ليبتن؟ ماذا يعمل هذا الهرمون؟ هل الدَّواء الذي تُريد تطويره يجب أن يزيد أو يُقلِّل مستوى ليبتن في الدَّم؟ هل يمكن أن يكون لهذا الدَّواء أثر في أجهزة الجسم الأُخرى؟
3. كيف تربط بين الإدمان على الكحول والمُخدِّرات، وانخفاض تركيز البروتينات في البلازما، وانخفاض إنتاج العُصارة الصَّفراوية؟

ARIS™
هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل **49**

الجهازان: الدّوريّ والتّنفُّسي

The Circulatory and Respiratory Systems

مقدّمة

كلّ خليّة في جسم الحيوان يجب أن تتبادل المواد الغذائية مع البيئة المُحيطة. في المخلوقات أُحادية الخليّة، يحدث هذا التّبادل مُباشرة عبر الغشاء الخلوي مع البيئة الخارجية. أما في المخلوقات الحيَّة متعددة الخلايا، فتكون مُعظم الخلايا غير مُتَّصلة مع البيئة الخارجية. ولهذا، يجب أن تعتمد على أجهزة مُتخصِّصة للنَّقل والتَّبادل. وعلى الرَّغم من أنَّ هذه الأجهزة تُساعد على نقل كميات كبيرة، فإن خصائص النّقل عبر الغشاء تبقى كما هي. كثير من التَّكيفات البنائية والتَّركيبية زادت مساحة السَّطح المُستخدم في عملية النَّقل في المملكة الحيوانية. ولهذا، يتم إشباع حاجات الخلايا جميعها. إنَّ السَّطح البيني الواقع بين الهواء من البيئة الخارجية والدَّم في رئة الثَّدييات يُعطي مثالًا جيدًا على زيادة الفعالية مع زيادة مساحة السَّطح. عند حدوث التّنفس، تنتقل بلايين جُزيئات الأكسجين عبر 80 مترًا مُربعًا من أغشية الحويصلات إلى الشُّعيرات الدّمويّة. في هذا الفصل، سنناقش الجهازين الدّوريّ والتّنفسيّ، وهما الجهازان اللذان يعملان على الدَّعم المُباشر لأجهزة الجسم الأُخرى وأنسجته.

موجز المفاهيم

1-49 الأجهزة الدورية في اللافقريات

- الأجهزة الدورية المفتوحة تُحرِّك السَّوائل في اتجاه واحد.
- الأجهزة الدورية المُغلقة تدفع السَّوائل أو تحركها في دورة مُغلقة.

2-49 الأجهزة الدورية في الفقريات

- طوَّرت الأسماك جهازًا دوريًّا فعَّالًا بالتَّزامن مع وجود الخياشيم.
- في البرمائيات ومعظم الزَّواحف، احتاجت الرئة إلى دورة دموية مُنفصلة.
- تمتلك الثَّدييات، والطُّيور، والتَّماسيح دورتين دمويتين منفصلتين تمامًا.

3-49 القلب رباعي الحُجرات والأوعية الدّمويّة

- تقود الدَّورة القلبية الجهاز القلبي الوعائي.
- تتشعب الشَّرايين والأوردة من مناطق الجسم المُختلفة وإليها.
- يمكن قياس ضغط الدَّم الشِّرياني.
- انقباض عضلات القلب ينشأ من خلايا ذات إثارة ذاتية الإيقاع.

4-49 خصائص الأوعية الدّمويّة

- الأوعية الدّمويّة الكبيرة مُكونة من أربع طبقات.
- الشَّرايين والشُّريِّنات تطورت لتحمُّل الضَّغط.
- تُشكِّل الشُّعيرات الدّمويّة شبكة ضخمة لتبادل المواد.
- تمتلك الأوردة والوريدات عضلات أقل في جدرانها.
- الجهازُ الليمفاوي مفتوحٌ في اتجاه واحد.
- الأمراض القلبية الوعائية تُؤثر في جهاز النقل.

5-49 تنظيم تدفُّق الدَّم وضغطه

- الجهاز العصبي يُسرِّع أو يبطئ مُعدَّل ضربات القلب.
- يزيد الناتج القلبي مع الإجهاد.
- منعكَس مُستقبلات الضَّغط يحافظ على الاتزان الدَّاخلي لضغط الدَّم.
- تنظيم حجم الدَّم عن طريق الهرمونات.

6-49 أجزاء الدَّم (مكونات الدم)

- بلازما الدَّم هي السائل بين الخلوي.
- تتضمن العناصر المُشكَّلة الخلايا والصَّفائح الدّمويّة.
- العناصر المُشكلة تُنتَج من خلايا جذعية.
- تخثُّر الدَّم مثالٌ على سلسلة من التَّفاعلات الأنزيمية (الشَّلال الأنزيمي).

7-49 تبادل الغازات عبر السّطوح التَّنفسية

- يتضمن تبادُل الغازات انتشارها عبر الأغشية.
- عظَّمت إستراتيجيات تطورية انتشار الغازات.

8-49 الخياشيم، والتَّنفس الخلوي، وأجهزة القصبات الهوائية

- الخياشيم الخارجية موجودة في الأسماك والبرمائيات غير النَّاضجة.
- الحجرات الخيشومية تحمي الخياشيم في بعض اللافقريات.
- خياشيم الأسماك العظمية مُغطاة بالغطاء الخيشومي.
- يحتاج التَّنفس عبر الجلد إلى ترطيبه بشكل مُستمر.
- نظام القصبات الهوائية الموجودة في مفصليات الأرجل.

9-49 الرئتان

- التَّنفس بالهواء يستفيد من الضَّغط الجزئي للغازات.
- رئاتُ البرمائيات والزَّواحف امتداداتٌ مُتخصِّصةٌ من القناة الهضمية.
- الرئتان في الثَّدييات زادت مساحة السَّطح بشكل كبير.
- جهازُ التَّنفس في الطُّيور جهازُ تدفُّق عالي الكفاءة.

10-49 تراكيب التَّهوية وآلياتها

- تركيب الرِّئة ووظيفتها تدعم الدَّورة التَّنفسية.
- تعتمد فعالية التَّهوية على السِّعة الرِّئوية ومُعدَّل التَّنفس.
- التَّهوية تحت سيطرة الجهاز العصبي.
- الأمراض التَّنفسية التي تعيق تبادل الغازات.

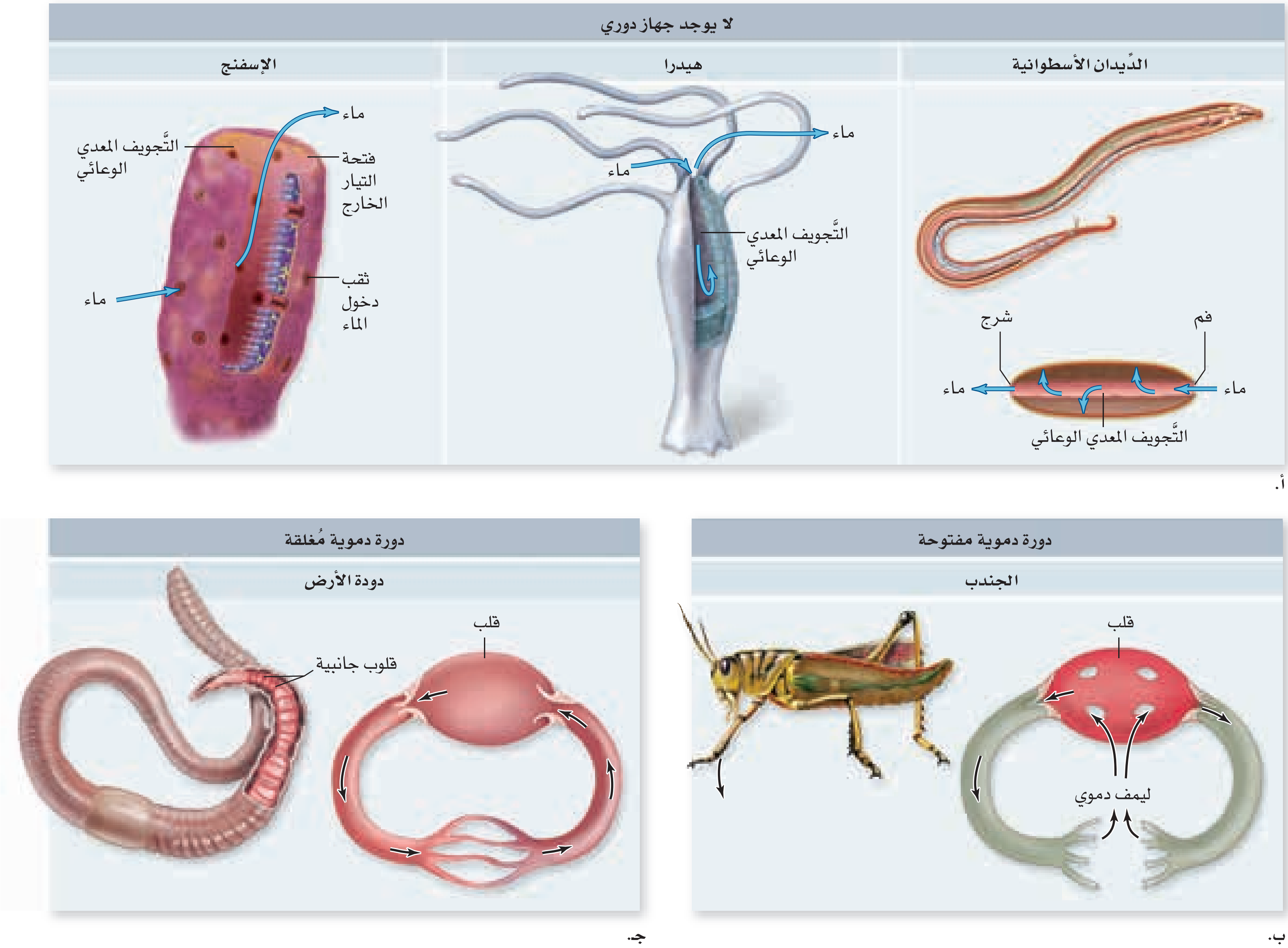
11-49 نقل الغازات في سوائل الجسم

- الصِّبغات التَّنفسية ترتبط بالأكسجين لنقله.
- يُشكِّل الهيموجلوبين احتياطيًّا جيِّدًا من الأكسجين.
- يتأثر عشق الهيموجلوبين للأكسجين بكل من درجة الحموضة والحرارة.
- ينتقل ثاني أكسيد الكربون بشكل رئيس على هيئة أيون البيكربونات.

الأجهزة الدورية في اللافقريات

تعتمد طبيعة الجهاز الدّوريّ في اللافقريات على حجم المخلوق وتعقيده وطبيعته. في الإسفنجيات ومُعظم اللاسعات، يُستخدم الماء من البيئة الخارجية بوصفه سائلًا دوريًّا، حيث تُمرِّر الإسفنجيات الماء عبر مجموعة من القنوات في أجسامها، وتقوم الهيدرا واللاسعات الأُخرى بتدوير الماء من خلال **التَّجويف المعوي الوِّعائي Gastrovascular cavity** (الشكل 49-1أ). وحيث إنَّ الجدار المُكوِّن لجسم الهيدرا يتكون من طبقتين من الخلايا، فإنَّ كلّ طبقة تكون على اتصال إما مع البيئة الخارجية، أو مع التَّجويف المعوي الوِّعائي.

تستخدم الحيوانات اللافقرية كاذبة السيلوم (الدِّيدان الأسطوانية، والعجيليات) السَّوائل الموجودة في تجويف الجسم للنَّقل. إنَّ مُعظم هذه اللافقريات صغيرة، أو طويلة ونحيفة. ولهذا، تحدث عندها عملية دوران جيِّدة عن طريق حركة أجسامها ضدَّ هذه السَّوائل، التي تكون على اتصال مُباشر مع الأنسجة والأعضاء الدَّاخلية. أما الحيوانات الكبيرة التي تمتلك أنسجة يبلغ سمكها عددًا من الطَّبقات، فإنَّ كثيرًا من هذه الخلايا تكون بعيدة عن السطح أو التَّجويف الهضمي، لتستطيع عمل تبادل للمواد بشكل مُباشر. بدلًا من ذلك، فقد طوَّرت هذه الحيوانات جهازًا دوريًّا يحتوي على سائل داخلي ينقل الأكسجين والمواد الغذائية من البيئة الخارجية والتَّجويف الهضمي إلى خلايا الجسم المُختلفة.



الشكل 49-1

الأجهزة الدورية في المملكة الحيوانية. أ. الإسفنجيات (الجزء الأيسر) لا تمتلك جهازًا دوريًّا مُنفصلًا. تستخدم المياه الدَّائرة عددًا من الثُّقوب لدخول الماء وثقبًا واحدًا لخروج الماء. التَّجويف المعدي الوِّعائي للهيدرا (الجزء الأوسط) يُستخدم بوصفه جهازًا هضميًّا ودوريًّا، يوصل هذا التَّجويف المواد الغذائية مُباشرة إلى الخلايا النسيجية عن طريق الانتشار من التَّجويف الهضمي. الدِّيدان الأسطوانية (الجزء الأيمن) رفيعةٌ بما يكفي لتجعل القناة الهضمية تُستخدم أيضًا بوصفها جهازًا دوريًّا. تحتاج الحيوانات الكبيرة إلى جهاز منفصل لنقل المواد الغذائية إلى الأنسجة والفضلات بعيدًا عنها. **ب.** في الدَّورة الدّمويّة المفتوحة للحشرات، يُضخ الليمف الدموي من القلب الأُنبوبي إلى تجاويف في جسم الحشرة؛ ثم يعود الليمف الدموي إلى الأوعية الدّمويّة ليُعاد ضخُّه. **ج.** في الدَّورة الدّمويّة المُغلقة لدودة الأرض، يبقى الدَّم الذي يضخه القلب داخل مجموعة من الأوعية التي تُعيده إلى القلب. تمتلك الفقريات كلها جهازًا دوريًّا مُغلقًا.

الأجهزة الدورية المفتوحة تحرك السَّوائل في اتجاه واحد

يُقسم الجهاز الدّوريّ إلى جهازين دوريين: مفتوح، ومُغلق. في **الجهاز الدّوريّ المفتوح** **Open circulatory system** مثل الأجهزة الموجودة في الرَّخويات، ومفصليات الأرجل (49-1ب)، لا فرق بين السَّائل الدّوريّ والسَّائل خارج الخلوي في الأنسجة. هذا السَّائل يُطلق عليه **الليمف الدموي** (هيموليمف) **Hemolymph**.

في الحشرات، يَضُخُّ أُنبوب عضلي، أو **القلب Heart**، الليمف الدموي خلال شبكة من القنوات والتَّجاويف في الجسم. يُصبُّ هذا السَّائل بعد ذلك في التَّجويف المركزي.

الأجهزة الدورية المُغلقة تدفع السَّوائل أو تحركها في دورة مُغلقة

في **الجهاز الدّوريّ المُغلق Closed circulatory system**، يوجد الدَّم، أو السَّائل الدّوريّ، دائمًا في أوعية دموية تنقله من القلب وإليه (الشكل 49-1جـ).

بعض اللافقريات، مثل رأسيات القدم الرَّخوية والدِّيدان (انظر الفصل الـ 34)، ومُعظم الفقريات تمتلك جهازًا دوريًا مُغلقًا.

في الدِّيدان الحلقية مثل دودة الأرض، ينقبض الوعاء الظَّهري بشكل مُتناغم ومُستمر، ليعمل عمل مضخة، فيُدفع الدَّم من خلال خمسة شُريِّنات صغيرة، التي تعمل أيضًا بوصفها مضخات، إلى الوعاء البطني الذي ينقل بدوره الدَّم إلى النَّاحية الخلفية حتى يعود في النِّهاية إلى الوعاء الظَّهري. يتفرع من كلّ شريان أوعية صغيرة تُزوِّد أنسجة دودة الأرض بالأكسجين والمواد الغذائية، وتخلصها من نواتج الفضلات.

لقد أدَّت حاجات المخلوقات الكبيرة والمُعقَّدة إلى نقل المواد الغذائية والفضلات من الخلايا جميعها وإليها، إلى تطور أجهزة دورية. في اللافقريات، تضُخ الأجهزة الدورية المفتوحة الليمف الدموي إلى الأنسجة، حيث يصب بعد ذلك في تَجويف مركزي. تقوم أجهزة الدَّوران المُغلقة بتحريك السَّائل الدَّوريّ في حلقة مُغلقة من المنطقة الضَّاخة وإليها، مثل القلب.

2-49 الأجهزة الدورية في الفقريات

أدَّت زيادة حجم الجسم وتعقيده الفسيولوجي في الحيوانات، إلى الحاجة لزيادة مساحة السَّطح لاستقبال المواد الغذائية والأكسجين، ولإزالة الفضلات وثاني أكسيد الكربون من الأنسجة ذات الكتلة المتزايدة. لقد طوّرت الفقريات تكيُّفات كبيرة، حيث ربطت ما بين الجهازين الدّوريّ والتّنفسيّ، وبذلك سمحت بتطور أجسام كبيرة قادرة على العيش على اليابسة.

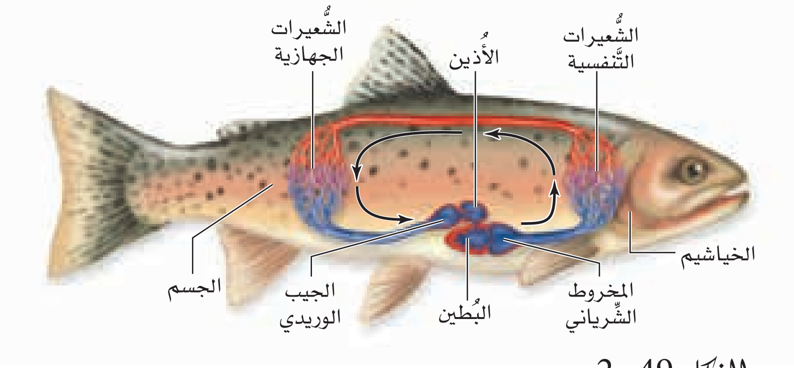
طورت الأسماك جهازًا دوريًا فعّالًا بالتَّزامن مع وجود الخياشيم

يُعتقد أن أُصول الفقريات من الحبليات كانت تمتلك قلبًا أُنبوبيًا كبيرًا، مُشابهًا لذلك الموجود الآن في السُّهيم (انظر الفصل الـ 35). لقد كان القلب عبارة عن منطقة مُتخصِّصة من الشريان البطني تحتوي على عضلات أكثر من بقية الشَّرايين؛ وتنقبض هذه المنطقة بشكل أمواج انقباضية دودية بسيطة.

إنَّ تطور الخياشيم لدى الأسماك يحتاج إلى مضخة أكثر فعالية. ولهذا، فإنَّ الأسماك طوَّرت قلبًا ذا غُرف حقيقية قابلة للانقباض. يتكون قلب السَّمكة بشكل رئيس من أُنبوب يحتوي على أربعة تراكيب مُرتبة واحدة تلو الأُخرى، لتُشكِّل هذه التَّراكيب غرفتين أو حجرتين (الشكل 49-2). إنَّ التَّركيبين الأوليين – **الجيب الوريدي Sinus venosus والأذين Atrium** – شكَّلا الحجرة الأولى؛ في حين شكّل الاثنان المُتبقيان، **البُطين Ventricle والمخروط الشّرياني Conus arteriosus**، الحجرة الثَّانية. يبدأ الانقباض بداية بالجيب الوريدي، ثم الأذين، ثم البُطين، ثم المخروط الشّرياني.

على الرغم من تغيُّر مواقع هذه التَّراكيب في الفقريات، فإن تسلسل الانقباضات يبقى ثابتًا. في الأسماك، تبدأ السّيالات الكهربائية الانقباض في الجيب الوريدي؛ في الفقريات الأُخرى، وتبدأ السّيالات الكهربائية في تركيب مُشابه له يُدعى العقدة الجيبية الأذينية **Sinoatrial node (SA)**.

بعد انتقال الدَّم من المخروط الشّرياني ينتقل إلى الخياشيم، وهناك يُزود بالأكسجين. يُغادر الدَّم بعد ذلك الخياشيم من خلال شبكة من الشرايين إلى باقي الجسم، ليعود إلى الجيب الوريدي. هذه الحلقة البسيطة تمتلك مُحدِّدًا واحدًا هو هبوط ضغط الدَّم بشكل كبير عند مروره في الشُّعيرات الدّمويّة في الخياشيم.



الشكل 49-2

القلب والدَّورة الدّمويّة للأسماك. رسم تخطيطي لقلب السَّمكة، يبيِّن التَّراكيب على التَّوالي: (جيب وريدي؛ أُذين؛ بُطين؛ مخروط شّرياني) التي تُشكِّل حجرتي ضخ. يُضخ الدَّم عن طريق البُطين إلى الخياشيم، ومن ثمَّ إلى الجسم. الدَّم الغني بالأكسجين يظهر باللَّون الأحمر؛ والدَّم قليل الأكسجين يظهر باللَّون الأزرق.

يؤدي هذا إلى بُطء اندفاع الدَّم من الخياشيم إلى بقية أجزاء الجسم، ومن ثم يُقلِّل من توصيل الأكسجين إلى الأنسجة.

في البرمائيات ومعظم الزَّواحف، احتاجت الرِّئة إلى دورة دموية مُنفصلة

إنَّ وجود الرِّئة في البرمائيات تطلَّب وجود تغيُّر في طبيعة الدَّورة الدّمويّة فيها، حيث طوَّرت هذه المخلوقات دورة أخرى. بعد أن يتم ضخ الدَّم من القلب خلال الشرايين الرِّئوية إلى الرِّئة، فإنها لا تذهب مُباشرة إلى أنسجة الجسم المُختلفة، ولكنها تعود عن طريق الأوردة الرِّئوية إلى القلب. يُغادر الدَّم القلب مرة أُخرى ليذهب إلى الأنسجة المُختلفة. يُدعى هذا النِّظام **الدَّورة المُزدوجة Double circulation**: حيث تضم **الدَّورة الرِّئوية Pulmonary circulation**، وهي حركة الدَّم بين القلب والرِّئة، **والدَّورة الجهازية Systemic circulation**، وهي حركة الدَّم بين القلب وبقية أجهزة الجسم.

الدّورة الدّمويّة في البرمائيات

إن أفضل تصميم، هو انتقال الدَّم المحمل بالأكسجين من الرِّئة مُباشرة إلى الأنسجة، بدلًا من أن يتمَّ خلطُه في القلب مع الدَّم غير المحمل بالأكسجين العائد من الجسم. للتَّقليل من هذا الخلط؛ طوَّرت البرمائيات تركيبين للحدّ من ذلك (الشكل 49-3). أولًا، لقد تمَّ فصل الأُذين إلى حجرتين: الأُذين الأيمن يستقبل الدَّم غير المحمل بالأكسجين من الدَّورة الدّمويّة الجهازية، والأذين الأيسر يستقبل الدَّم المحمل بالأكسجين من الرِّئة. ومن ثم، فإنَّ هذين النَّوعين من الدَّم لا يتم اختلاطهما.

ولأنّ قلب البرمائيات يحتوي على بُطين واحد، فإنَّ فصل الدَّورة الرِّئوية عن الدَّورة الجهازية يكون غير كامل. يقلل من هذا الاختلاط في البُطين قنوات داخلية تصنعها نتوءات في جدار البطين. لقد تمَّ فصل المخروط الشِّرياني جزئيًّا عن طريق حاجز يوجِّهُ الدَّم غير المحمّل بالأكسجين إلى الشريان الرِّئوي، والدَّم المحمّل بالأكسجين إلى الشريان الأبهر، أي الشريان الرِّئيس في الدَّورة الجهازية.

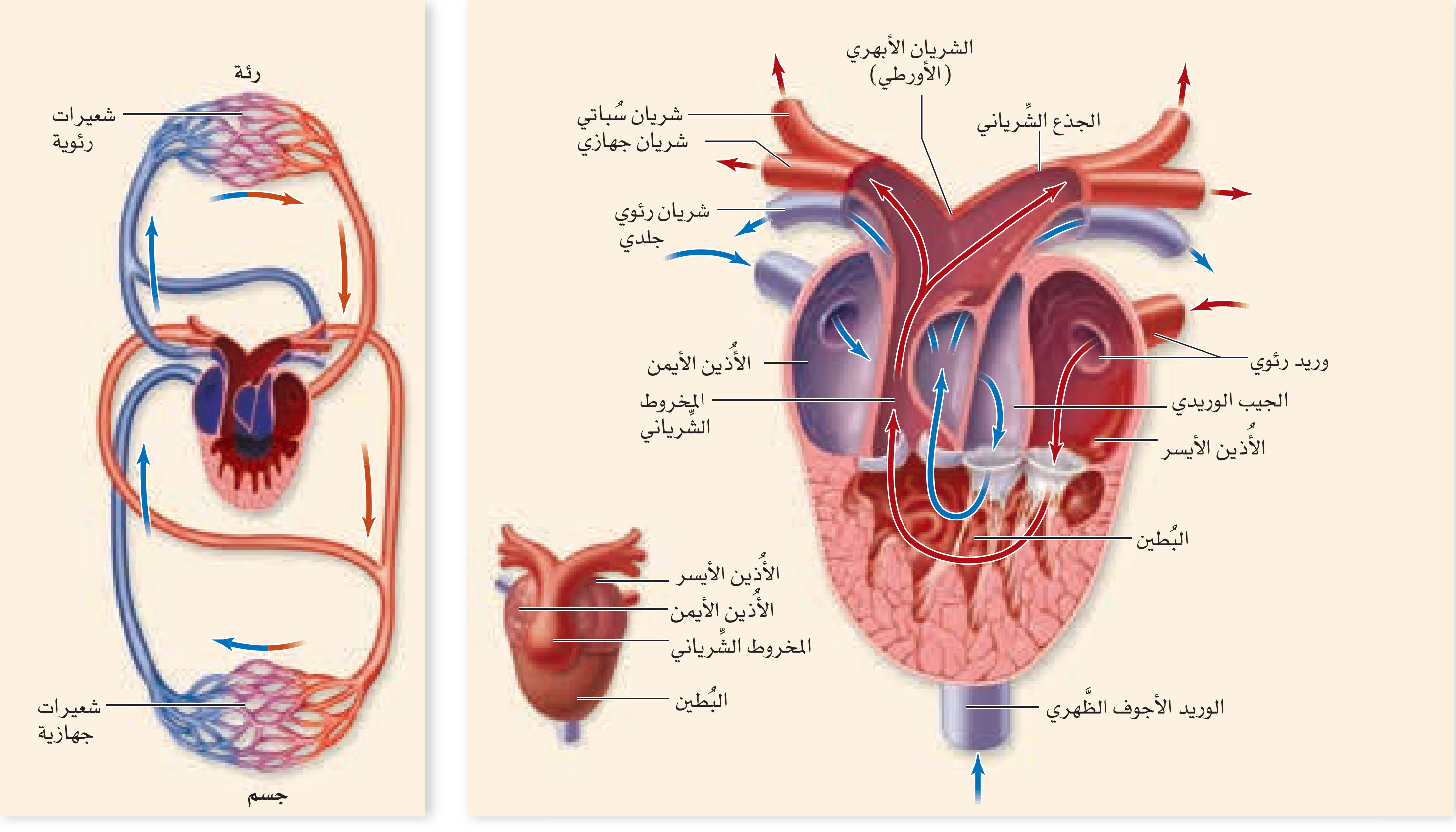
تستطيع البرمائيات التي تعيش في الماء الحصول على أكسجين إضافي عن طريق الجلد. ومن ثم، تمتلك هذه البرمائيات دورة رئوية–جلدية *Pulmocutaneous* تُرسل الدَّم إلى الرِّئة والجلد. يوجد التَّنفس الجلدي أيضًا في الكثير من الزَّواحف المائية، مثل السَّلاحف المائية.

الدّورة الدّمويّة في الزَّواحف

لقد أُضيفت تعديلات أُخرى إلى القلب للتَّقليل من خلط الدَّم المحمّل بالأكسجين، وغير المحمل بالأكسجين في الزَّواحف. إضافة إلى احتواء الزواحف على أذينين مُنفصلين، فإنها تمتلك حاجزًا يقسم البُطين جزئيًّا إلى قسمين. يكون هذا الفصل كاملًا في واحدة من رتب الزواحف، التَّماسيح، التي تمتلك بطينين مُنفصلين تمامًا (انظر الجزء اللاحق). ومن التَّغيُّرات الأُخرى على الدَّورة الدّمويّة في الزَّواحف، اندماجُ المخروط الشِّرياني في جذوع الشَّرايين الكبيرة المُغادرة من القلب.

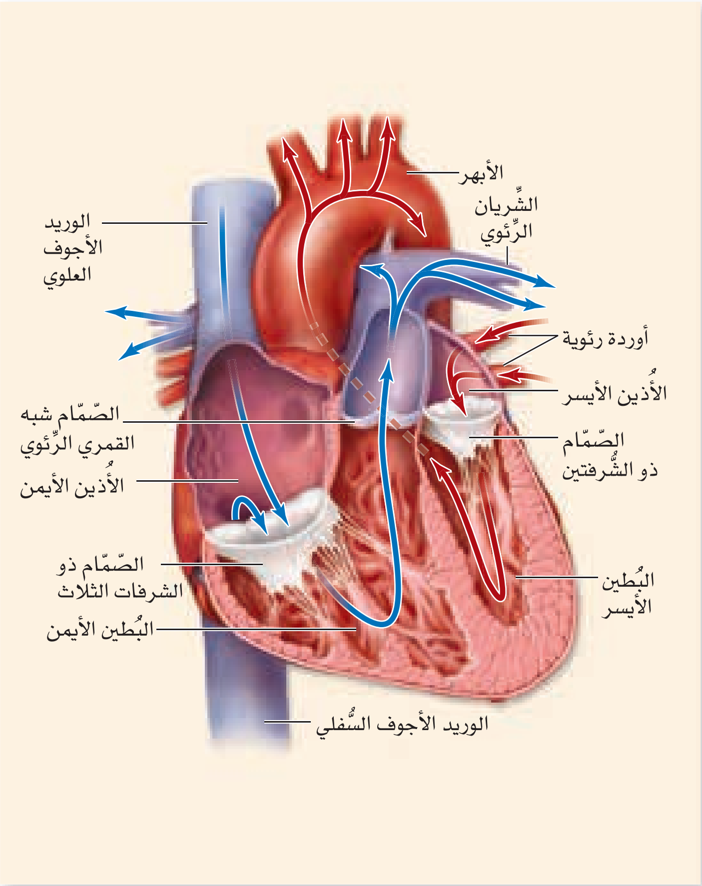
تمتلك الثَّدييات والطُّيور والتَّماسيح دورتين دمويتين منفصلتين تمامًا

تمتلك الثَّدييات، والطُّيور، والتَّماسيح قلبًا بأربع حُجرات، يكون فيها كلّ من الأذينين والبطينين مُنفصلين تمامًا (الشكل 49-4). يستقبل الأُذين الأيمن الدَّم غير المحمّل بالأكسجين من أنحاء الجسم المُختلفة، ويصبُّه في البُطين الأيمن، حيث يضخّه البُطين الأيمن إلى الرِّئة. يستقبل الأُذين الأيسر الدَّم المحمل بالأكسجين من الرِّئة، ويصبُّه في البُطين الأيسر، الذي يضخّه بدوره إلى بقية الجسم.

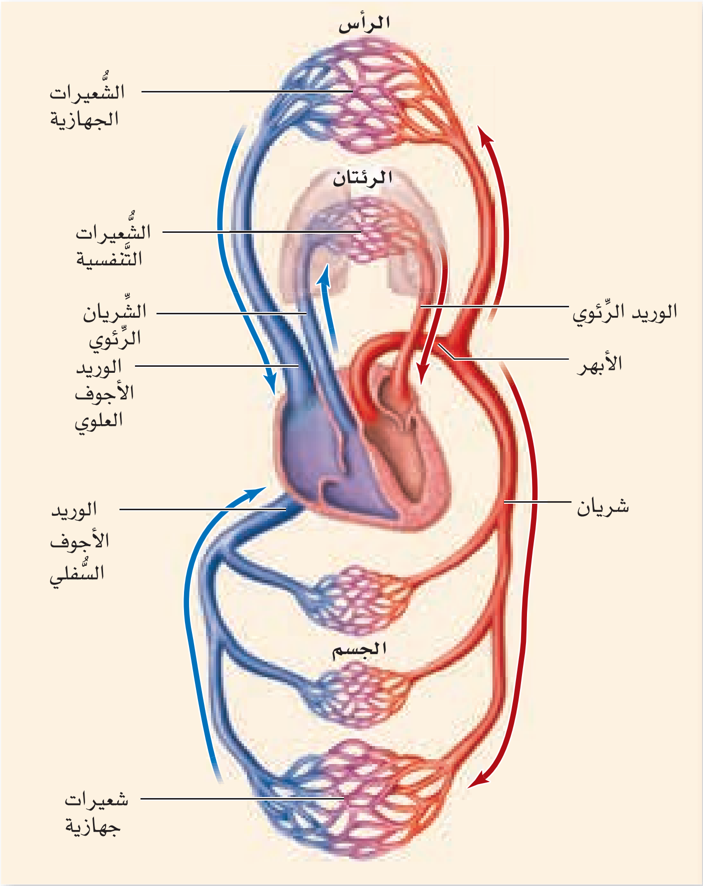


الشكل 3-49

القلب والدَّورة الدّمويّة للبرمائيات. أ. يمتلك الضفدع قلبًا ذا ثلاث حجرات: أُذينين وبُطين واحد، وهو يضخُّ الدَّم إلى الرئتين والجسم. ب. على الرغم من احتمالية الخلط، فالدَّم المحمل بالأكسجين وغير المحمل بالأكسجين (الخطوط الحمراء والزرقاء، على التَّوالي) يختلط بشكل قليل عند ضخّه إلى الرئتين والجسم. يحدث تزويد الدَّم بالأكسجين أيضًا عن طريق تبادل الغازات عبر الجلد.



أ.



ب.

الشكل 49-4

القلب والدَّورة الدّمويّة في الثّدييات والطُّيور. أ. طريق مرور الدَّم خلال القلب ذي الأربع حجرات. ب. يستقبل الجزء الأيمن من القلب الدَّم منزوع الأكسجين، ويضُّخه إلى الرِّئتين؛ في حين يستقبل الجزء الأيسر من القلب الدَّم المحمل بالأكسجين، ويضُّخه إلى الجسم. بهذه الطريقة، تبقى الدَّورة الدَّمويّة الرِّئوية مُنفصلة بشكل كامل عن الدّورة الجهازية.

القلب في هذه الفقريات ذات الدورتين. يمتلئ الأذينان بالدَّم، وينقبضان معًا في وقت واحد، طارحين ما يملكانه من الدَّم إلى البُطينين. ينقبض أيضًا البُطينان في الوقت نفسه دافعين الدَّم إلى الدَّورة الرِّئوية والدَّورة الجهازية.

يُعتقد أنَّ وجود جهاز دوري يمتلك دورتين دمويتين في الثّدييات والطُّيور مهم لتطُّور الحيوانات ذات الدَّم الحار، حيث تحتاج إلى دورات ذات كفاءة عالية لدعم مُعدَّلات الأيض المُرتفعة التي تحتاج إليها هذه الحيوانات للحفاظ على درجة حرارة أجسامها الدَّاخلية ثابتة حول نقطة مُعينة.

بقي الجيب الوريدي، خلال عملية تطور قلب الفقريات، يعمل بوصفه صانع خطو، وهو مكان تَكوُّن السّيالات العصبية التي تُسبِّب نبضات القلب. وعلى الرغم من أنَّ الجيب الوريدي شكَّل حُجرة رئيسة بقلب الأسماك، فقد اختُزِل من ناحية الحجم في البرمائيات، واختُزِل أكثر في الزَّواحف. لا يوجد الجيب الوريدي على شكل حُجرة منفصلة في الطُّيور والثَّدييات، على الرغم من بقاء أجزاء من أنسجته في جدار الأُذين الأيمن. هذه الأنسجة، أي العُقدة الجيبية الأذينية، لا تزال المكان الذي تنشأ منه نبضات القلب، كما سَيُوضَّح هذا لاحقًا.

تمتلك مُعظم الفقريات جهازًا دوريًا مُغلقًا. يُعَدُّ قلب السَّمكة أنبوبًا مُعدَّلًا، يتكون من حُجرتين، حيث يُضخ الدَّم من القلب إلى الخياشيم، ثم يُوزَّع إلى بقية الجسم. تمتلك البرمائيات والزَّواحف دورتين - دورة رئوية وأخرى جهازية - تُرسِل الأولى الدَّم إلى الرِّئة، في حين تُرسل الأُخرى الدَّم إلى بقية أنحاء الجسم. وحيث إنَّ هذه الفقريات تمتلك بُطينًا واحدًا، فإنَّ بعض الخلط يحدث بين الدَّم المحمَل بالأكسجين وغير المحمَل بالأكسجين. في الطُّيور والثَّدييات والتَّماسيح، يتمُّ فصل البطينين بشكل كامل، ولا يحدث خلط بين الدَّم المحمل بالأكسجين وغير المحمل بالأكسجين.

القلب رباعي الحُجرات والأوعية الدّمويّة

كما ذكرنا سابقًا، يمر القلب في الثّدييات، والطُّيور، والتّماسيح بدورتين انقباضيتين: انقباض أحد الأُذينين لإرسال الدّم إلى البُطين، وانقباض أحد البُطينين لإرسال الدّم إلى الدّورة الرِّئوية أو الجهازيَّة. هذان الانقباضان، إضافة إلى فترة الرَّاحة بينهما، يُشكِّلان **الدّورة القلبية Cardiac cycle** التي تُشكِّل النَّبضة القلبية.

تقود الدّورة القلبية الجهاز القلبيّ الوعائيّ

يمتلك القلب زوجين من الصمامات (الشكل49-5). أحد هذه الأزواج، **الصمامات الأذينية البُطينية Atrioventricular (AV) valves**، تُحافظ على اتجاه تدفُّق الدّم من الأذينين إلى البطينين. يُدعى الصّمام الأُذينيُّ البُطينيُّ الموجودُ على الجهة اليُمنى من القلب **الصّمام ثُلاثيَّ الشُرفات Tricuspid valve**، والصّمام الموجود على الجهة اليُسرى **الصّمام ثنائي الشُّرفات Bicuspid or Mitral valve**. الزَّوج الآخر من الصمامات، يُسمّى **الصمامات نصف القمرية** (أو نصف هلالية) **Semilunar valves**، تسمح بمرور الدّم من البُطينين إلى الأنظمة الشِّريانية. **الصّمام الرِّئوي Pulmonary valve** يقع عند مخرج البُطين الأيمن، **أمّا الصّمام الأبهري Aortic valve** فيقع عند مخرج البُطين الأيسر. تُفتَح هذه الصّمامات، وتُغلَق عند مرور القلب بالدّورة القلبية. يُسبِّب إغلاق هذه الصّمامات صوت القلب "لَبّ دَبّ" الذي يُسمع باستخدام سمّاعة الطبيب.

يعود الدّم إلى القلب المُستريح من خلال أوردة تُصب في الأُذينين الأيمن والأيسر. عندما يمتلئ الأُذينان، يرتفع الضّغط الدّاخلي، ويُسبِّب ذلك فتح الصّمامات الأُذينية البُطينية، ويتدفق الدّم إلى البُطينين. يؤدي هذا إلى امتلاء البطينين بما يقارب 80%. إنَّ انقباض الأُذينين بعد ذلك يُكمِّل الـ 20% المُتبقية من الثمانين مللترًا، في المُعدَّل، التي يستطيع كلّ من البطينين استقبالها في حالة الرَّاحة للشَّخص. تتم هذه الأحداث عندما يكون البُطينان في حالة الانبساط، وتُسمّى هذه الفترة من الرَّاحة **الانبساطَ البُطينيّ Diastole**.

بعد فترة تلكؤ قليلة، ينقبض البُطينان، وتُسمّى هذه الفترة من الانقباض **الانقباضَ البُطينيّ Systole**. إنَّ الانقباض في كلّ بطين يزيد من الضّغط الدّاخلي في كلّ حجرة، مُسبِّبًا إغلاقًا قويًّا للصّمامات الأُذينية البُطينية (صوت «لَبّ»)، مانعًا الدّم من الرُّجوع إلى الأذينين. بعد إغلاق الصّمامات الأُذينية البُطينية مباشرةً، يرتفع الضَّغط في البُطينين مُسبِّبًا فتح الصّمامات نصف القمرية ليخرج الدّم إلى الأنظمة الشِّريانية. بعد ارتخاء البُطينين، يمنع إغلاقُ الصّمامات نصف القمرية رجوعَ الدّم إلى البُطينين (صوت «دَبّ»).

تتشعب الشَّرايين والأوردة من مناطق الجسم المُختلفة وإليها

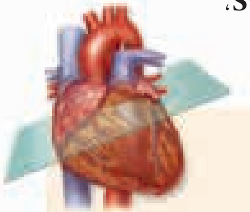
تنقُل **الشَّرايين الرِّئوية Pulmonary arteries** اليُمنى واليُسرى الدّم غير المحمل بالأكسجين من البُطين الأيمن إلى الرئتين اليُسرى واليُمنى. وكما ذكرنا سابقًا، فإنَّ **الأوردة الرِّئوية Pulmonary veins** تعيد الدّم المحمل بالأكسجين من الرِّئتين إلى الأُذين الأيسر من القلب.

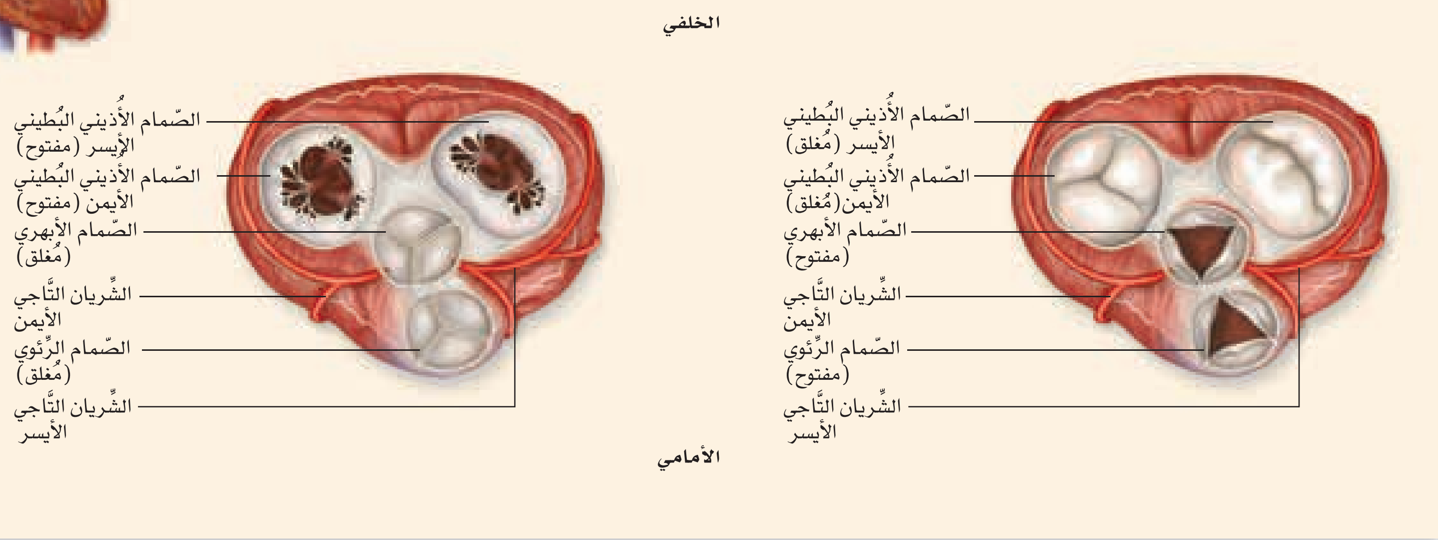
الأبهرُ **Aorta** وتشعُّباته جميعها شرايين جهازيةٌ، تحمل الدّم المحمل بالأكسجين من البُطين الأيسر إلى أجزاء الجسم كلّه. **الشَّرايين التَّاجية Coronary arteries** هي أول التَّفرعات من الأبهر؛ حيث تُزوِّد هذه الشَّرايين عضلات القلب بالدّم المحمل بالأكسجين (الشكل 49-5 ب). تتفرَّع الشَّرايين الجهازية الأُخرى من القوس الأبهري فوق القلب والجزء الهابط والعابر للتَّجويف الصَّدري والبطني.

يعود الدّم قليل الأكسجين، من أعضاء الجسم المُختلفة إلى القلب عن طريق الأوردة الجهازية. تُصب هذه الأوردة في النِّهاية في وريدين رئيسين: **وريد أجوف علوي Superior vena cava**، يجمع الدّم من الأجزاء العلوية، **ووريد أجوف سفلي**

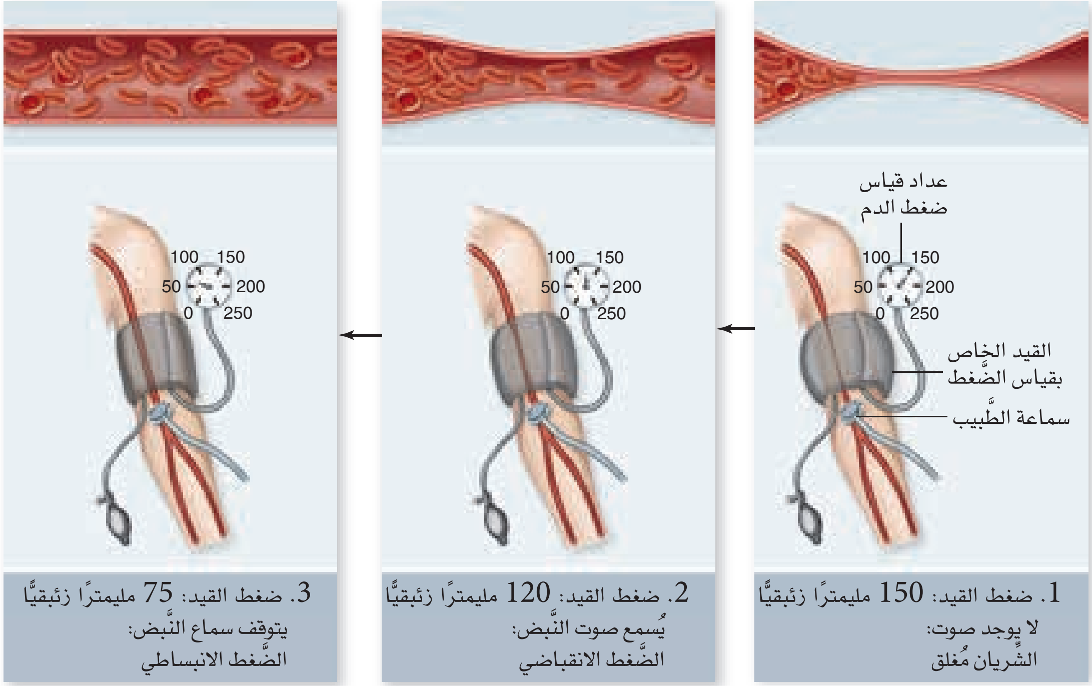
الشكل 49-5

صمامات القلب والدَّورة التَّاجية. أ. الصّمامات الأربعة للقلب مُوضَّحة في هذا الشَّكل، وتبدو الصمامات الأُذينية -البُطينية مفتوحة (الأيسر)، وكذلك الصّمام الأبهري والرِّئوي مفتوحان (الأيمن). تمنع هذه الصّمامات عودة الدَّم إلى الخلف (رجوع الدَّم) في أثناء عمل القلب. ب. أول التَّفرعات من الشريان الأبهر هو الشّرايين التَّاجية التي تمد القلب بالدَّم. يعود الدَّم مُباشرة إلى القلب عبر الأوردة التَّاجية.





أ. صمّامات القلب.



الشكل 49-6

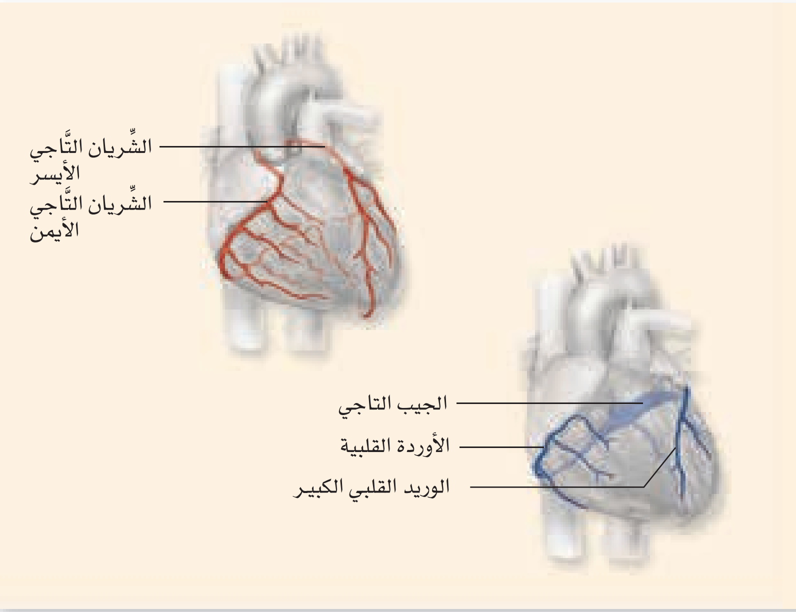
قياس ضغط الدَّم. يتم ربط القيد الخاص بقياس ضغط الدَّم بشكل مُحكم؛ لكي يُمنع تدفُّق الدَّم عبر الشريان العضدي. بعد تقليل الضغط في هذا القيد، يُصبح ضغط الدَّم الانقباضي أكبر من ضغط القيد، ولهذا يُسمع النَّبضُ باستخدام سمَّاعة الطَّبيب. يُسجَّل الضَّغطُ عند هذه النقطة بوصفه ضغطًا انقباضيًّا. مع تخفيض الضَّغط في القيد تدريجيًّا، يقلّ تشوّه الأوعية الدّمويّة، فيختفي الصوت، ويعود تدفُّق الدَّم الصامت. الضغط الانبساطي هو الضَّغط الذي يتوقف عنده سماع الصوت.

Inferior vena cava، يجمع الدَّم من الأجزاء السُّفلية. تصبُّ هذه الأوردة في الأُذين الأيمن، فتكتمل بذلك الدَّورة الدّمويّة الجهازية.

يتسبَّب الضَّغط المُتولِّد عن الانقباض البُطيني في تدفُّق الدَّم في الشَّرايين، والشُّعيرات الدّمويّة، والأوردة. ويجب على البُطينين الانقباض بقوة كافية لتحريك الدَّم عبر الجهاز الدّوريّ كاملًا.

يمكن قياس ضغط الدَّم الشِّرياني

ينتقل الضَّغط المُتولِّد بعد انقباض البُطينين إلى الشَّرايين بعد أن يُفتح الصّمام الأبهر. إنَّ النَّبض المحسوس عند معصم اليد أو الرَّقبة سببه تغيُّرات في الضَّغط، حيث تتمدد الشَّرايين المرنة أو تتقلّص مع تدفُّق الدَّم فيها. يستخدم الأطباء عادةً ضغط الدَّم مؤشرًا عامًّا يدلّ على سلامة الجهاز القلبي الوعائي، حيث إنَّ ظروفًا مُتنوعة تُسبِّب زيادة أو نقصًا في ضغط الدَّم.



ب. الدَّورة التَّاجية في القلب.

يُقاس ضغط الدَّم بجهاز، يُسمّى المضغاط (جهاز قياس ضغط الدَّم) *Sphygmomanometer*، عن طريق الشِّريان العضدي الموجود في الجزء الدَّاخلي للذراع، فوق الكوع (الشكل 49-6). تُلف قطعة قماش تُشبه القيد على الجزء العلوي للذراع بشكل جيد، وتنفخ لتمنع تدفُّق الدَّم إلى الجزء السُّفلي للذراع. عند تخفيف الضغط تدريجيًّا في قطعة القماش (القيد)، نبدأ سماع نبضات بسماعة الطَّبيب، وهذا بسبب مرور الدَّم في الشَّرايين. في اللحظة التي يبدأ فيها سماع الصَّوت، تُؤخذ القراءة، ويدل ذلك على قمة الضَّغط في الشِّريان، أو **ضغط الانقباض Systolic pressure**، وهو ناتج عن انقباض البُطينين. عند زيادة ارتخاء القيد، لا يكون هناك عائق لتدفُّق الدَّم، لهذا يتوقف سماع النَّبضات. وتُشير هذه النُّقطة إلى أقل ضغط أو **ضغط الانبساط Diastolic pressure**. عندها، يكون البُطينان في حالة ارتخاء.

يُكتب ضغط الدَّم بوصفه نسبة الضَّغط الانقباضي إلى الضَّغط الانبساطي، وللشخص الطَّبيعي في العِشرينيّات من عمره، يكون ضغط الدَّم تقريبًا 120 / 75 (تُقاس بالمليمتر الزِّئبقي، mmHg). إذا زاد هذا الرَّقم على 150 مليمترًا زئبقيًّا بالنِّسبة إلى الضَّغط الانقباضي، أو زاد على 90 مليمترًا للضَّغط الانبساطي، فإنّ هذا يشير إلى **ارتفاع ضغط الدَّم Hypertension**.

انقباض عضلات القلب ينشأ من خلايا ذاتية الإيقاع

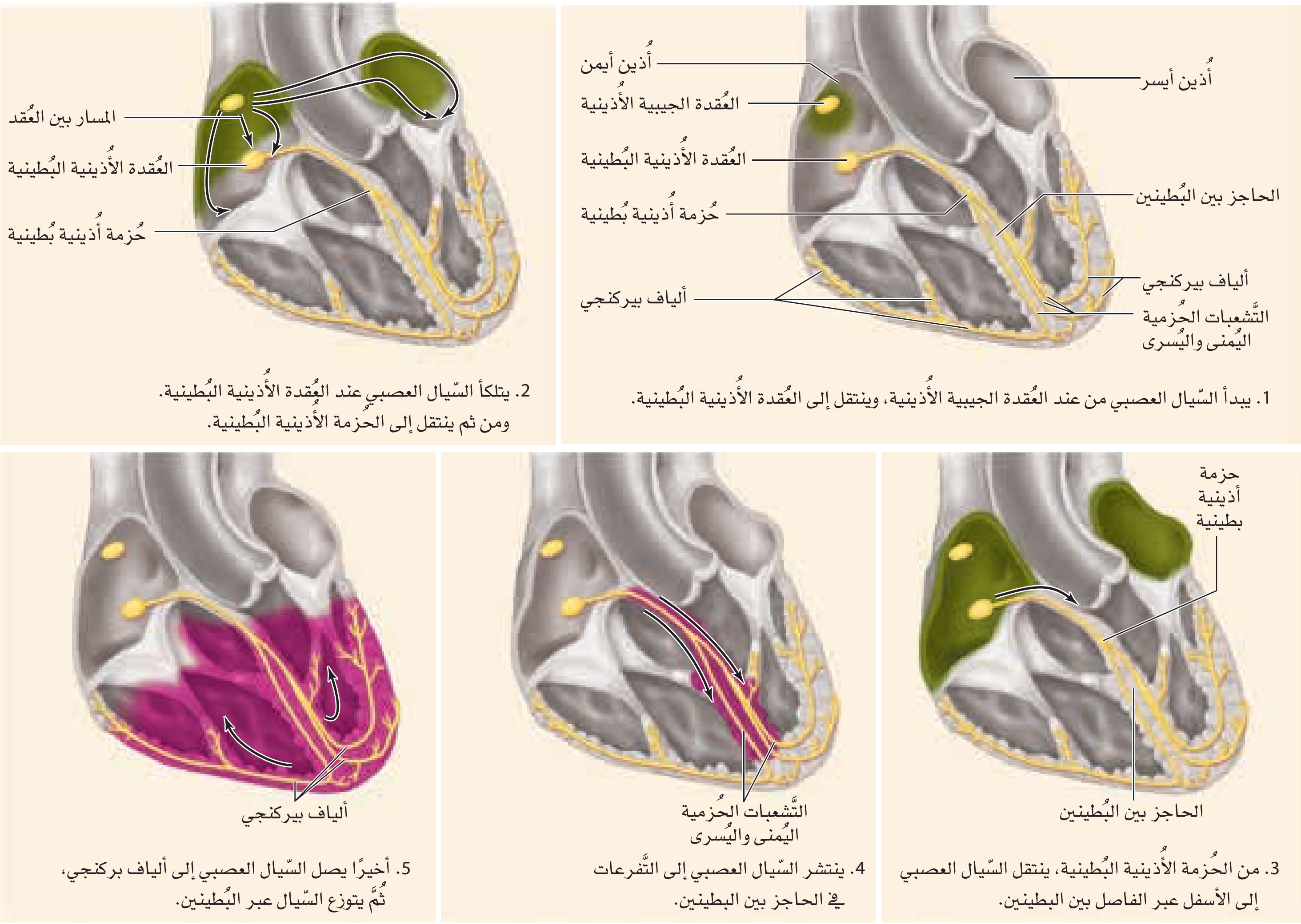
تحفّز إزالةُ الاستقطاب الغشائي انقباضَ الخلايا القلبية، كما يحدث في الخلايا العضلية الأُخرى (انظر الفصل الـ 44 و 47). تقوم السّيالات العصبية القادمة من العصبونات الحركية بإزالة الاستقطاب، في العضلات الهيكلية. يمتلك القلب، بالمُقارنة مع الخلايا العضلية الهيكلية، خلايا عضلية مُتخصصة لديها قابلية "الإثارة الذَّاتية" تُدعى **أليافًا ذاتية الإيقاع Autorhythmic fiber**، وتستطيع تكوين سيالات عصبية على فترات مُنتظمة دون الحاجة إلى تنشيط عصبي.

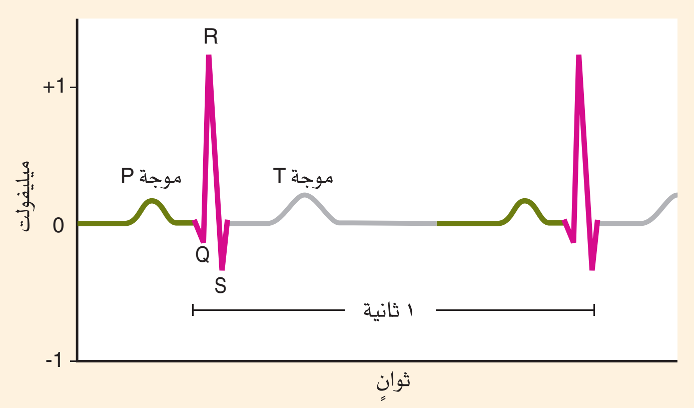
العُقدة الجيبية الأذينية أهم مجموعة من الخلايا ذاتية الإيقاع، وقد تمَّ وصفها في السَّابق (الشكل 49-7). تقع هذه العُقدة في جدار الأُذين الأيمن، وتعمل بوصفها صانع الخطو لبقية القلب؛ لأنها تكوِّن سيالات عصبية تلقائية بمعدَّل عالٍ مُقارنة مع الخلايا ذاتية الإيقاع الأُخرى. سبب السّيالات العصبية التِّلقائية هو التَّدفُّق

المُستمر لأيونات الصوديوم إلى داخل الخليَّة الذي يعمل على إزالة الاستقطاب. عند وصول جهد العتبة، يحدث السّيال العصبي. عند انتهاء السّيال العصبي، يكون الكمون الغشائي (جهد الغشاء) أقل من شدة العتبة، وتعود العملية لتبدأ من جديد. تُكوِّن العُقدة الجيبية الأُذينية سيالًا عصبيًّا كلّ 0.6 ثانية، وهذا يعادل ما يقارب 100 نبضة في الدَّقيقة. وكما سنرى لاحقًا في هذا الفصل، فإنَّ الجهاز العصبي الذَّاتي يستطيع تغيير هذا المُعدَّل.

تنتقل إزالة الاستقطاب من هذه العُقدة عبر طريقين: الأول إلى الألياف العضلية القلبية للأُذين الأيسر. والثاني إلى الأُذين الأيمن، ومن ثمَّ إلى **العُقدة الأُذينية البطينية Atrioventricular (AV) node**. عندما تنشأ إزالة الاستقطاب، تنتشر بسرعة من خليّة عضلية إلى أُخرى على شكل موجة تُغلِّف كلاًّ من الأُذين؛ الأيمن والأيسر في الوقت نفسه تقريبًا. إنَّ هذا الانتقال السَّريع لإزالة الاستقطاب ممكن الحدوث بسبب وجود ألياف توصيل مُتخصِّصة، وبسبب اتصال الخلايا العضلية مع بعضها من خلال الأقراص البينية *Intercalated disks* (انظر الفصل الـ 43).

تفصل صفيحة من النَّسيج الضَّام الأُذينين عن البُطينين، وتمنع انتشار السّيالات العصبية عبر الألياف العضلية من الأُذين إلى البطين. تعمل العُقدة الأذينية البُطينية بوصفها طريقًا وحيدًا لمرور إزالة الاستقطاب وتوصيله من الأذينين إلى البُطينين. تقلِّلُ الألياف المُكوِّنة للعُقدة الأُذينية البطينية سرعة توصيل إزالة الاستقطاب،





الشكل 49–7

مسار التَّهيُّج الكهربائي في القلب. الأحداث التي تتم في أثناء انقباض القلب تتماشى مع قياسات النَّشاط الكهربائي في التَّخطيط الكهربائي للقلب (ECG). إزالة الاستقطاب/ انقباض الأُذينين يظهران باللَّون الأخضر في الأعلى، ويقابلان الموجة P من مُخطَّط القلب الكهربائي (وهي أيضًا باللَّون الأخضر). إزالة الاستقطاب/ انقباض البُطينين يظهران باللَّون الأحمر، ويقابلان الموجة QRS من المُخطط الكهربائي للقلب (باللَّون الأحمر أيضًا). الموجة T في المُخطط الكهربائي للقلب تقابل إعادة استقطاب البُطينين. تُغطّى إعادة استقطاب الأُذينين بالموجة QRS ومن ثم، فهي لا تظهر.

مُقلّلة بذلك انقباض البُطين بمقدار 0.1 ثانية. ويسمح هذا التَّأثير للأُذين بإتمام عملية الانقباض وطرح ما يحويه من دم قبل أن يبدأ البُطين بالانقباض.

بعد ذلك، تنتقل إزالة الاستقطاب بشكل سريع إلى البُطين عبر شبكة من الألياف تُسمّى **الحزمة الأُذينية البطينية Atrioventricular bundle**، أو **حزمة هِسّ Bundle of His**. تنتقل إزالة الاستقطاب بعد ذلك من هذه الألياف إلى **أَلياف بيركنجي Purkinje fibers**،التي تُحَفِّزُ انقباض الخلايا العضلية القلبية في كلٍّ من البطينين الأيمن والأيسر بشكل مُباشر، مُسببةً انقباضها في الوقت نفسه.

إنَّ تحفيز الخلايا العضلية القلبية يُسبِّب تكوين جهد الفعل بها، الذي يؤدي بدوره إلى انقباض هذه الخلايا. يتم التَّحكُّم في عملية الانقباض هذه عن طريق الكالسيوم ونظام تروبونين/ تروبوميوسين بشكل مُشابه لما يحدث في العضلة الهيكلية (انظر الفصل الـ 47)، لكن شكل جهد الفعل في الخلايا العضلية القلبية مُختلف عنه في خلايا العضلة الهيكلية. يتبع فترة الصُّعود التي يُسبِّبها تدفُّق أيونات الصوديوم عبر قنوات، تفتح وتُغلق مُعتمدة على التَّغيُّر في فرق الجهد حول الغشاء، فترة ثبات في إزالة الاستقطاب التي تسمح بحدوث انقباض دائم. إنَّ سبب هذه الفترة يعود إلى فتح قنوات الكالسيوم المُعتمدة في فتحها وإغلاقها على التَّغير في فرق الجهد حول الغشاء. يُسبِّب استمرار تدفُّق الكالسيوم من الخارج استمرارًا في إزالة الاستقطاب عندما يتم وقف تنشيط قنوات الصوديوم. يؤدي هذا الاستمرار في إزالة الاستقطاب إلى زيادة عدد قنوات الكالسيوم المفتوحة الموجودة في الشبكة الأندوبلازمية وزيادة تدفُّق الكالسيوم نحو السيتوبلازم، وهذا يُسبِّب انقباضًا مُستديمًا. يُزال الكالسيوم من السيتوبلازم عن طريق مضخَّة في الشَّبكة الأندوبلازمية تُشبه تلك الموجودة في العضلات الهيكلية، وعن طريق نواقل إضافية على غشاء الخليّة، تقوم بضخ الكالسيوم من السيتوبلازم إلى الفراغ بين الخلوي.

يُمكن تسجيل النَّشاط الكهربائي للقلب من السَّطح الخارجي للجسم عن طريق أقطاب توضع على الأطراف والصَّدر. يُسمّى هذا التَّسجيلُ **التَّخطيطَ الكهربائيَّ للقلب Electrocardiogram (ECG)**، الذي يُبيِّن إزالة الاستقطاب أو إعادته لخلايا القلب خلال الدَّورة القلبية (انظر الشَّكل 49-7). تُسبِّب إزالةُ الاستقطاب انقباضَ القلب، وتُسبِّب إعادةُ الاستقطاب ارتخاءَه.

تنتج القمة الأولى في التَّخطيط، P، من إزالة الاستقطاب الحاصلة في الأُذينين، وترتبط هذه القمة بانقباضهما. وتُعبِّر القمّة الثانية، QRS عن إزالة الاستقطاب في البُطينين؛ في خلال هذه الفترة، ينقبض البُطينان (الانقباض البُطيني). القمّة الأخيرة، T، تُعبِّر عن إعادة استقطاب البُطينين؛ وفي هذه الفترة يحدث ارتخاء البُطينين.

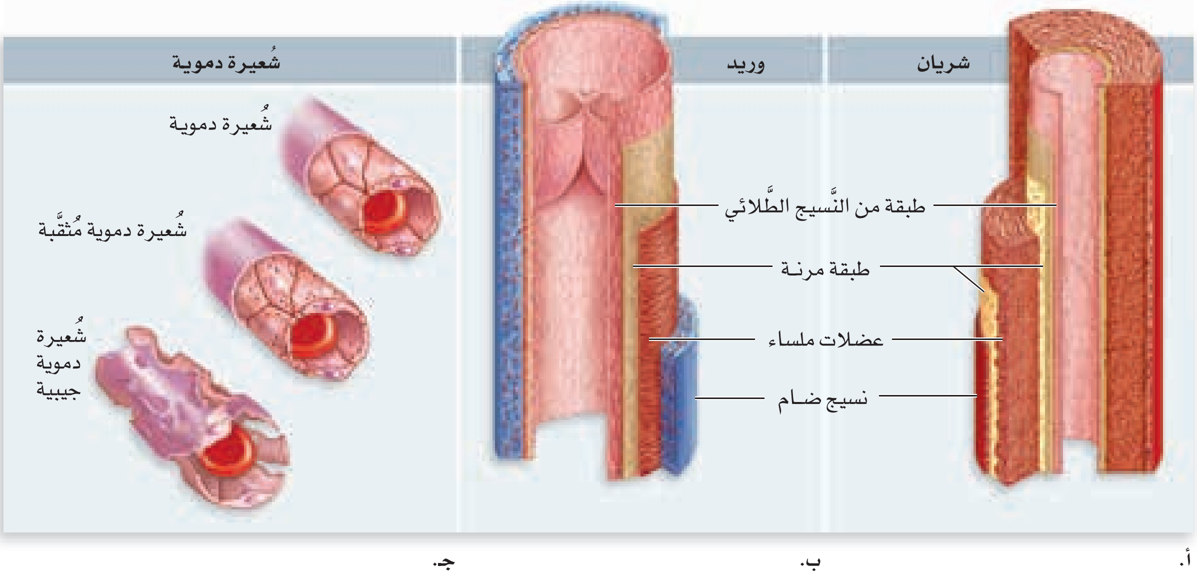
تتكوَّن الـدَّورة القلبية من مرحلتين: مرحلة انقباضية وأخرى انبساطية؛ ينقبض البُطين عند المرحلة الانقباضية، ويرتخي عند المرحلة الانبساطية. تنشأ أمواج إزالة الاستقطاب من العُقدة الجيبية الأُذينية في الأُذين الأيمن، وتُحفِّز هذه الأمواج انقباض الأُذينين في البداية، ومن ثم البُطينين. يستمر الانقباض مدة أطول في العضلات القلبية منها في العضلات الهيكلية بسبب وجود قنوات الكالسيوم المُعتمدة في فتحها على التَّغيُّر في فرق الجهد حول الغشاء، التي تضيف المزيد من الكالسيوم إلى السيتوبلازم، ومن ثم تجعل الانقباض يستمر مدة طويلة. التَّخطيط الكهربائي للقلب يتبع إزالة الاستقطاب الذي يحدث خلال الدَّورة القلبية.

4-49 خصائص الأوعية الدّمويّة

عرفت أنَّ الدَّم يُغادر القلب من خلال أوعية دموية تُدعى الشَّرايين **Arteries**. تتفرع هذه الأوعية، لتُشكِّل "شجرة" مُتفرِّعة تصل إلى أعضاء الجسم كلّه. إنَّ أدق هذه التَّشعبات هي **الشُّريِّنات Arterioles**. ينتقل الدَّم من الشُّريِّنات إلى **الشُّعيرات الدّمويّة Capillaries**، وهي شبكة من الأنابيب الضَّيقة، ذات جدار رقيق. بعد أن يعبر الدَّم الشُّعيرات الدّمويّة، يتجمَّع في **الوُرَيِّدات Venules**، التي تنقل الدَّم إلى أوعية دموية أكبر تُسمّى **الأوردة Vein**، تُرجِع الدَّم إلى القلب.

الأوعية الدّمويّة الكبيرة مُكوَّنة من أربع طبقات

تمتلك الشَّرايين، والشُّريِّنات، والأوردة، والوريدات تركيبًا مُتشابـهًا (الشكل 49-8). الطَّبقة الدَّاخلية للأوعية الدّمويّة هي طبقة طلائية حرشفية داخلية تُسمّى إندوثيليوم *Endothelium*. تُغطّي هذه الطبقة طبقة رقيقة من الألياف المرنة، وطبقة ثانية من العضلات الملساء، وطبقة ثالثة من النَّسيج الضَّام. تتميز جدران هذه الأوعية الدّمويّة، بأنها سميكة، بحيث لا تسمح بعملية تبادُل المواد بين الدَّم والأنسجة المُحيطة بالأوعية الدّمويّة.



الشَّكل 49-8

تركيب الأوعيـة الدّمويّة. الشَّرايين (أ) والأوردة (ب) تمتلك طبقات نسيجية مُتشابهة، لكن طبقة العضلات الملساء في الشَّرايين أكثر سُمكًا. وهناك طبقتان مرنتان. (جـ) الشُّعيرات الدّمويّة تتكون من طبقة واحدة من النَّسيج الطِّلائي. (أبعاد القياس غير حقيقية).

في المقابل، تتميز جدران الشُّعيرات الدّمويّة، بأنها تتكوَّن من طبقة واحدة من الطلائية الداخلية، ولهذا تستطيع الجُزيئات والأيونات مُغادرة بلازما الدَّم عن طريق الانتشار، والمرور من خلال الثُّقوب الموجودة بين الخلايا المُكوِّنة لجدر الشُّعيرات الدّمويّة، ومن خلال النَّقل عبر الخلايا الطِّلائية نفسها. لهذا، يمكننا القول: إن تبادُل الغازات والمواد الأيضية بين الدَّم والسائل بين الخلوي وخلايا الجسم تحدث من خلال الشُّعيرات الدّمويّة.

الشَّرايين والشُّرينات تطورت لتحمُّل الضَّغط

تمتلك الشَّرايين الكبيرة أليافًا مرنة في جدارها أكثر من الأوعية الدّمويّة الأُخرى، تسمح لها هذه الخاصيَّة بأن ترتد بعد أن تتمدَّد في كلّ مرة تستقبل فيها كمية من الدَّم تُضخ إليها من القلب. الشَّراينُ الصَّغيرةُ والشُّريّنات أقلُّ مرونةً، لكنها تمتلك طبقة سميكة تقريبًا من العضلات الملساء، وهذا يُساعدها على عدم الانفجار عند استقبالها للدَّم.

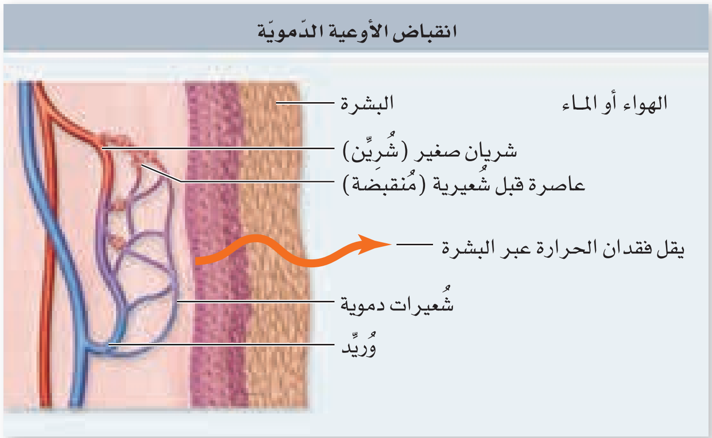
وكلما ضاقت الأوعيَّة، زادت المُقاومة لتدفُّق الدَّم من خلالها. فمثلًا، إذا قلَّ قُطر وعاء دموي ما إلى النِّصف، فإنَّ المُقاومة تزداد بمقدار 16 مرة عما كانت عليه سابقًا. تتناسب مُقاومة التَّدفُّق عكسيًّا مع قُطر الوعاء الدَّموي مرفوعًا للقوة الرابعة. ولهذا، فإنَّ الشرايين الصغيرة والشُّريّنات تُشكِّل مُقاومة كبيرة لتدفُّق الدَّم في الشجرة الشريانية.

إنَّ انقباض طبقة العضلات الملساء في الشُّرينات يُسبِّب تضيُّق **الأوعية الدّمويّة Vasoconstriction** الذي يزيد بدوره المُقاومة، ويُقلِّل من التَّدفُّق. أما ارتخاء العضلات فيُسبِّب **توسُّع الأوعية Vasodilation**، وهذا يُقلِّل من المُقاومة، ويزيد من تدفُّق الدَّم إلى الأعضاء (الشكل 49-9). إنَّ تضيُّق الشُّريّنات يُسبِّب ارتفاعًا في ضغط الدَّم.

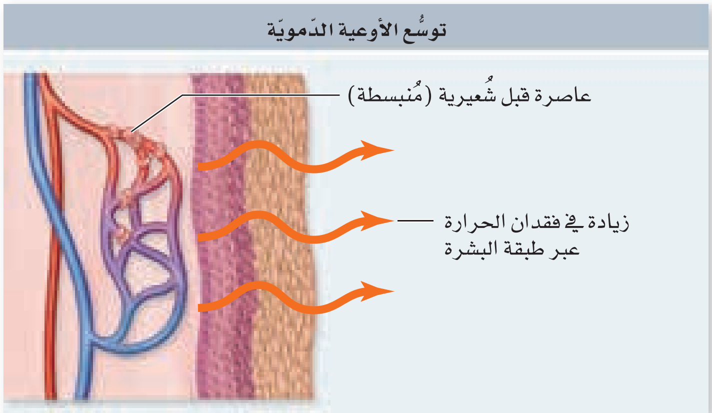
تُشكِّل الشُّعيرات الدّمويّة شبكة واسعة لتبادُل المواد

إنَّ العدد الكبير من تفرعات الشُّعيرات الدّمويّة يؤكد أن كلّ خليّة في الجسم تكون على بعد 10 ميكرومترات من الشُّعيرات الدّمويّة. وفي المُعدَّل العام، فإنَّ طول الأوعية الدّمويّة ميليمتر واحد وقطرها 80 ميكرومترًا تقريبًا، وهذا القطر أكبر بقليل من قطر خلايا الدَّم الحمراء (5 – 7 ميكرومترات). على الرغم من قُرب قطر خلايا الدَّم الحمراء من قطر الشُّعيرات الدّمويّة، فإنها قادرة على المرور دون مشكلات، بسبب مُرونة خلايا الدَّم الحمراء.

إنَّ مُعدل تدفُّق الدَّم خلال الأوعية الدّمويّة يتحكم فيها قوانين علم الموائع. فكلما قلّت مساحة المقطع العرضي للوعاء الدَّموي، زادت سرعة التَّدفُّق به. بناءً على ذلك، يُتوقَّع أن التَّدفُّق في الشُّعيرات الدّمويّة يكون الأسرع مُقارنة مع بقية أجزاء الجهاز القلبي الوعائي. إنَّ السُّرعة الكبيرة هذه ليست جيدة لإتمام عملية الانتشار، وحقيقةً هذا لا يحدث في الشُّعيرات الدّمويّة. وعلى الرغم من أنَّ الشُّعيرات الدّمويّة ضيقة جدًا، فإن مجموع مساحات المقطع العرضي للشُّعيرات الدّمويّة هو أكبر من مساحة المقطع العرضي لأي وعاء دموي. ومن ثم، فإنَّ الدَّم يمر عبر الشُّعيرات الدّمويّة ببطء، وهذا يجعله يمتلك الوقت الكافي ليقوم بتبادُل المواد مع السَّائل خارج الخلوي المُحيط بالشُّعيرات الدّمويّة. بعد أن يصل الدَّم إلى نهاية الشُّعيرات الدّمويّة، يكون قد تخلص من الأكسجين والمواد الغذائية الموجودة به، والتقط ثاني أكسيد الكربون والفضلات الأخرى. يقل ضغط الدَّم وسرعته عندما ينتقل الدَّم من الشَّرايين إلى الشُّريّنات، ثم إلى الشُّعيرات الدّمويّة. ولكن كلما صَغُرَت مساحة المقطع العرضي مع السَّير في الجانب الوريدي، زادت سرعة الدَّم.



أ.



ب.

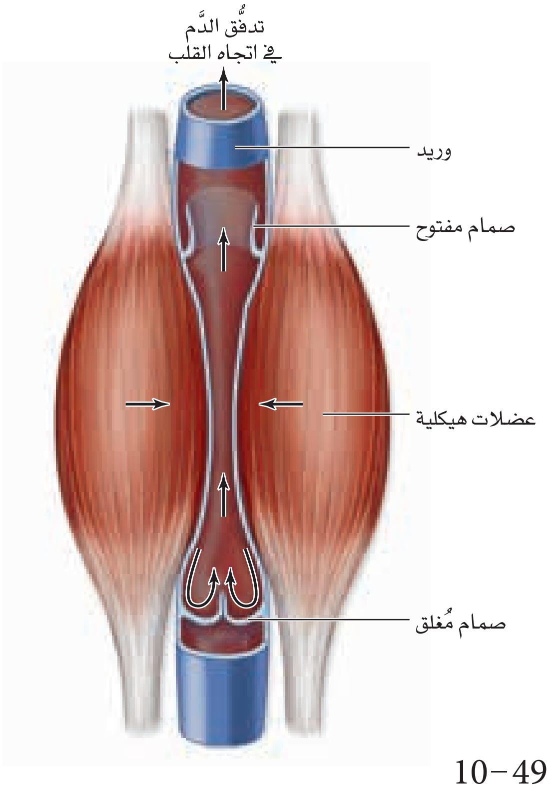
الشكل 49-9

تنظيم فقدان الحرارة. يمكن تنظيم كمية الحرارة المفقودة من سطح الجسم عن طريق التَّحكم في تدفّق الدَّم إليه. أ. انقباض الأوعية الدّمويّة السَّطحية يُقلِّل من تدفُّق الدَّم وفقدان الحرارة. **ب.** توسُّع الأوعية الدّمويّة يزيد من تدفُّق الدَّم وفقدان الحرارة.

تمتلك الأوردة والوريدات كمية أقل من العضلات في جدرانها

تمتلك الأوردة والوريدات الطَّبقات النَّسيجية نفسها التي للشَّرايين، إلا أنها تمتلك طبقة أقل سمكًا من العضلات الملساء. يعزى سبب قلّة العضلات في الأوردة والوريدات إلى أنَّ ضغط الدَّم عادةً يكون عُشْر مقدار الضَّغط في الشَّرايين. تحتوي الأوردة على مُعظم الدَّم الموجود في الجهاز القلبي الوعائي، وهذه الأوردة لديها القدرة على التَّمدد لاستيعاب كميات إضافية من الدَّم. تستطيع رؤية هذا التمدُّد في قدميك عندما تقف مدة طويلة من الزَّمن.

إنَّ الضَّغط الوريدي ليس كافيًا لإرجاع الدَّم إلى القلب من القدمين والرجلين، ولكن هناك عدد من مصادر الضَّغط التي تُساعد على ذلك. أكثر هذه المصادر تأثيرًا هو العضلات الهيكلية المُحيطة بالأوردة، حيث لديها القدرة على دفع الدَّم إلى الأمام عند انقباضها، وتُعرف هذه الآلية **بالمضخة الوريدية Venous pump**. ينتقل الدَّم في اتجاه واحد في الأوردة راجعًا إلى القلب بمُساعدة **الصمامات الوريدية Venous valves** (الشكل 49-10). عندما تتمدَّد هذه الأوردة كثيرًا نتيجة تراكم الدَّم فيها، تفقد الصمامات الوريدية عملها، وهذا يؤدي إلى تجمُّع الدَّم بكثرة في الأوردة. تُعرف هذه الحالة بدوالي الأوردة.



الشكل 49–10

تدفُّق الدَّم خلال الأوردة في اتجاه واحد. تضمن صمامات الأوردة حركة الدَّم في اتجاه واحد، أي إنه عائدٌ إلى القلب.

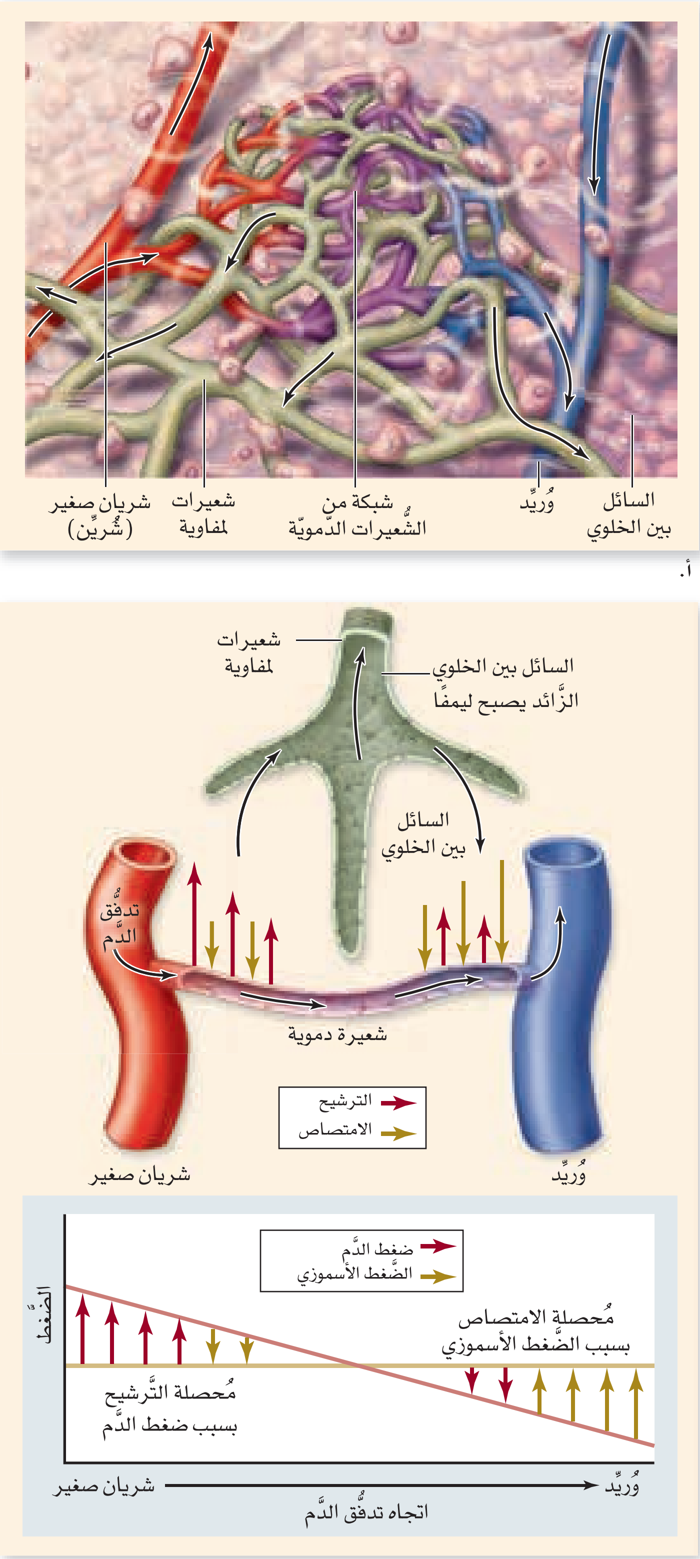
الجهازُ اللِّيمفاوي مفتوحٌ في اتجاه واحد

الجهازُ القلبيُّ الوعائيُّ مغلَق، حيث ترتبط الأوعية جميعها ببعضها، ولا يوجد من هذه الأوعية ما يملك طرفًا مغلقًا. ترشح كمية جيدة من الماء والمواد المذابة في بلازما الدَّم من جدار الشُّعيرات الدّمويّة لتُشكِّل السَّائل بين الخلوي (السَّائل النسيجي). مُعظم السَّائل الذي يُغادر الشُّعيرات الدّمويّة يُغادرها بالقرب من الطَّرف الشّرياني، حيث يكون ضغط الدَّم هناك مُرتفعًا؛ ويعود إلى الشُّعيرات بالقرب من الطَّرف الوريدي (الشكل 49-11).

إنَّ رجوع السَّائل يحدث عن طريق الخاصيَّة الأُسموزية (انظر الفصل الـ 5). لا تُغادر مُعظم بروتينات البلازما الشُّعيرات الدّمويّة لِكِبَر حجمها، وهذا يؤدي إلى ارتفاع تركيزها في البلازما أكثر من تركيز البروتينات في السَّائل بين الخلوي. هذا الاختلاف في التَّركيز، يُسبِّب فرقًا في الضَّغط الأُسموزي، ويُسبِّب اندفاع الماء إلى الشُّعيرات الدّمويّة من الفراغ بين الخلوي.

يُسبِّب ارتفاع ضغط الدَّم في الشُّعيرات الدّمويّة تراكمًا كبيرًا للمحلول بين الخلوي. في النِّساء الحوامل، مثلًا، نجد أنّ كِبَرَ حجم الرَّحم، الذي يحمل الجنين، وضغطه على الأوردة في التَّجويف البطني يزيد من ضغط الدم في الشُّعيرات الدّمويّة في الأطراف السُّفلية للمرأة. إنَّ زيادة المحلول بين الخلوي يُسبِّب انتفاخ أنسجة القدمين، أو ما يُدعى **بالاستسقاء Edema** الذي قد يسببه نقص تركيز بروتينات البلازما، حيث يبقى السَّائل بين الخلوي في الخارج، ولا يعود إلى الشُّعيرات الدّمويّة.

إنَّ نقص تركيز البروتينات في البلازما قد يُسبِّبه مرض الكبد؛ لأنّ الكبد يُنتِج مُعظم بروتينات البلازما، أو قد يسببه قِلَّة تناول الوجبات البروتينية، كما يحدث في حالات الجوع الشديد.



ب.

الشكل 49–11

العلاقة بين الدَّم واللِّيمف والسائل بين الخلوي. **أ.** يُبيِّن الشَّكلُ الأوعيةَ في الجهاز الدّوريّ واللِّيمفاوي مع وجود أسهم تُشير إلى اتجاه تدفُّق السائل في الأوعية. **ب.** السائل البلازمي، دون البروتينات، يخرج خارج الشُّعيرات، مُكوِّنًا السائل بين الخلوي الذي يغمر الأنسجة. يعود الكثير من هذا السائل إلى الشُّعيرات الدّمويّة عن طريق الخاصية الأسموزية بسبب التَّركيز العالي للبروتينات في البلازما. يُصبّ الزَّائد من السَّائل بين الخلوي في الشُّعيرات اللِّيمفاوية، ذات الطَّرف المفتوح، التي في النهاية تصُبّ هذا السائل في الجهاز القلبي الوعائي.

الوريدية التي تدفع الدَّم في الأوردة. في بعض الحالات، تنقبض الأوعية اللِّيمفاوية بشكل مُنتظم. ففي مُعظم الأسماك، وكلّ البرمائيات والزَّواحف، وأجنة الطُّيور، وبعض الطُّيور البالغة، يُدفَع اللِّيمف عن طريق **القلوب اللِّيمفاوية Lymph hearts** (الشكل 49-12).

يتم تحوير اللِّيمف في أثناء مروره بالعُقد اللِّيمفاوية والأعضاء اللِّيمفاوية عن طريق خلايا بلعمية تُبطِّن قنوات هذه الأعضاء. تحتوي العُقد اللِّيمفاوية والأعضاء اللِّيمفاوية على المراكز الجرثومية *Germinal centers*، حيث يتم بها تنشيط الخلايا اللِّيمفاوية وتكاثرها.

الأمراض القلبية الوعائية تُؤثر في جهاز النقل

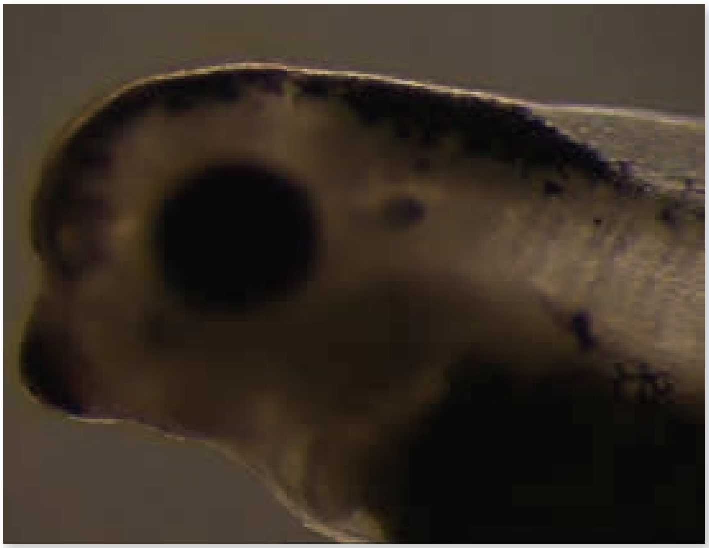
الأمراض القلبية الوعائية من أهم الأسباب المُؤدية للموت في الولايات المُتحدة؛ فأكثر من 42 مليون شخص يعانون أنواعًا من الأمراض القلبية الوعائية. كثيرٌ من هذه الأمراض ناجم عن مشكلات في الشَّرايين، مثل انسدادها أو تمزقها.

الجلطاتُ القلبية Heart attacks هي المُسبِّبُ الرّئيس للموت الناجم عن الأمراض القلبية الوعائية في الولايات المُتحدة، حيث يُشكِّل ما يُقارب خُمس الوفيات نتيجة هذا المرض. يؤدي نقص التَّروية إلى جزء أو أكثر من القلب إلى موت الخلايا العضلية القلبية في هذه الأجزاء. تنتج الجلطة القلبية عن انسداد أحد الشَّرايين التَّاجية نتيجة لتخثر الدَّم بها، أو نتيجة للتَّصلُّب الدهني للشَّرايين. إنَّ الشِّفاء من هذا المرض ممكن إذا كان الجزء المُصاب من القلب صغيرًا، ولا يؤثِّر في انقباض القلب بوصفه وحدة وظيفية واحدة.

تحدث **الذَّبحة الصَّدرية Angina pectoris**، التي تعني حرفيًّا "ألم الصّدر"، لأسباب مُشابهة لأسباب الجلطة القلبية، ولكنّها ليست بشدَّتها. يحدث الألم عادةً في القلب، والكتف والذراع اليسرى. تُعَدُّ الذَّبحة الصَّدرية إشارة تحذير إلى أن تروية عضلة القلب غير كافية، لكنّها غير كافية لموت الخلايا العضلية.

تحدث **الجلطة الدِّماغية Strokes** نتيجة التَّدخل في تروية الدِّماغ بالدَّم. يمكن أن تنجم عن تمزق الأوعية بالدَّماغ (جلطة دماغية نزيفية)، أو عند انسداد شريان الدِّماغ عن طريق خثرة دموية، أو عن طريق التَّصلُّب الدهني للشَّرايين (الجلطة الناجمة عن نقص الأكسجين). تعتمد تأثيرات الجلطة الدِّماغية على شدَّة التلف الناتج، ومكان حدوثه.

التَّصلُّب الدهني Atherosclerosis هو تجمُّع المواد الدُّهنية في داخل الشَّرايين، وكمية غير طبيعية من العضلات الملساء، وترسبات الكولسترول



100 μm

الشكل 49-12

قلب ليمفاوي.

في الوضع الطَّبيعي، تكون كمية السائل الرَّاشح من الشُّعيرات الدّمويّة أكثر من كمية السَّائل العائد إليها عن طريق الخاصيَّة الأُسموزية. يعود ما تبقَّى إلى الجهاز القلبي الوعائي عن طريق الجهاز الدَّوري المفتوح المُسمّى **الجهاز اللِّيمفاوي Lymphatic system**.

يتكون الجهاز اللِّيمفاوي من الشُّعيرات اللِّيمفاوية، والأوعية اللِّيمفاوية، والعُقد اللِّيمفاوية، والأعضاء اللِّيمفاوية، مثل الطُّحال والغدَّة الزَّعترية. يدخل السَّائل الزائد في الأنسجة إلى الشُّعيرات اللِّيمفاوية ذات الطَّرف المُغلق والنَّفاذية العالية. يُدعى هذا السَّائلُ بعد دخوله الجهاز اللِّيمفاوي، **اللِّيمف Lymph**. يمُر اللِّيمف بعد ذلك إلى الأوعية اللِّيمفاوية الأكبر التي تمتلك تركيبًا شبيهًا بالأوردة، وتمتلك صمامات تُمرِّر اللِّيمف في اتجاه واحد (مُشابه للشَّكل 49-10). يدخل الليمف في النهاية إلى وعاءين لمفاويين رئيسين، يصبان بعد ذلك في الوريد تحت الترقوي الأيمن والأيسر اللذين يقعان تحت عظام الترقوة.

يتحرك اللِّيمف في التَّديبات عن طريق دفعه بفعل انقباض العضلات الهيكلية التي تضغط على الأوعية اللِّيمفاوية، لتدفع اللِّيمف إلى الأمام بآلية تُشبه عمل المضخة

الشكل 49-13

التَّصلب الدهني. أ. شريان تاجي به انسداد صغير. ب. شريانٌ يمتلك تصلُّبًا دهنيًّا حادًا– مُعظم الممر تمَّ إغلاقه ببناء مواد على الجدار الدَّاخلي للشِّريان. جـ. شريان تاجي مُغلق تمامًا.

أو الفايبرين، أو أي نوع من الحُطام الخلوي. هذه التجمُّعات تزيد من المُقاومة الوعائية، ومن ثم تُقلّل من تدفُّق الدَّم (49-13). يمكن أن يقل تضيُّق تجويف الشريان أكثر عن طريق تكوُّن الخثرات التي تنتج من التصلُّب الدهني. في الحالات الشديدة، قد يتم إغلاق الشريان بشكل كامل.

إنَّ تراكم الكولسترول في الأوعية الدّموية يتأثر بعوامل عدة، مثل مجموع تركيز الكولسترول في المصل، ومستوى البروتينات المُختلفة النَّاقلة للكولسترول. وبسبب عدم ذوبان الكولسترول في الماء، فإنَّه يُنقل في الدَّم على شكل مُعقدات بروتينية دهنية. وهناك شكلان من هذه البروتينات الدُّهنية يختلفان عن بعضهما في الكثافة، هما: بروتينات دهنية ذات كثافة قليلة (LDL) وبروتينات دهنية ذات كثافة عالية (HDL). وعادةً ما تُدعى البروتينات الدهنية ذات الكثافة العالية "بالكولسترول الجيد"، وتُدعى البروتينات الدهنية قليلة الكثافة "بالكولسترول السيئ". إنَّ سبب هذه التَّسمية هو قيام البروتينات الدهنية عالية الكثافة بنقل الكولسترول خارج الدَّورة الدّموية إلى الكبد للتَّخلص منه. أما البروتينات الدهنية قليلة الكثافة فهي تنقل الكولسترول إلى خلايا الجسم جميعها. تنشأ المُشكلة عندما تمتلك الخلايا كفايتها من الكولسترول. هذا الشَّيء يُقلّل من كمية مُستقبلات البروتينات الدهنية قليلة الكثافة، ما يؤدي إلى ارتفاع مستوى هذه البروتينات الدهنية في الدَّم، التي ينتهي بها المطاف بالتَّرسُّب على الأوعية الدّمويّة.

هناك عوامل عدة تُشجِّع على حدوث التَّصلُّب الدهني مثل العوامل الوراثية، والتَّدخين، وارتفاع ضغط الدَّم، وتأثيرات الكولسترول التي نوقشت سابقًا. إنَّ التَّوقف عن التَّدخين أحد أفضل الإجراءات التي يأخذها المُدخِّن ليُقلِّل من خطورة هذا المرض.

يحدث **تصلُّب الشَّرايين Arteriosclerosis**، عندما يترسّب الكالسيوم على جُدر الشَّرايين، وهو يحدث عادةً بوصفه مرحلة مُتقدِّمة من التَّصلُّب الدهني. يعمل هذا المرض على إعاقة تدفُّق الدَّم، ويمنع توسُّع الشَّرايين. يجبر هذا النقص في مرونة الأوعية الدّمويّة القلب على العمل بشكل أكبر؛ حتى يزيد من ضغط الدَّم للمُحافظة على تدفُّق الدَّم بشكل ثابت.

يضخ القلب الدَّم إلى الجهاز الشّرياني، الذي يتشعب إلى شُريّنات دقيقة. تصب هذه الشُّريّنات الدَّم في الشُّعيرات الدّمويّة ذات الجدار الرَّقيق، وهناك تتمّ عملية تبادُل المواد مع الأنسجة. يعود الدَّم إلى القلب عبر الوريدات والأوردة. يدفع ضغط الدَّم السَّوائل خارج الشَّرايين، وتعود مُعظم هذه السَّوائل إلى الأوردة بفعل الخاصيَّة الأُسموزية. إنَّ ما تبقى من هذه السوائل بين الخلوية، ويُدعى اللِّيمف، يعود إلى الجهاز القلبي الوعائي عن طريق الجهاز اللِّيمفاوي. يُسبِّب نقصُ التَّروية مجموعةً من الأمراض القلبية الوعائية، وهذه الأمراض تشمل الجلطة القلبية، والجلطة الدّماغية، والتَّصلب الدهني، وتصلُّب الشَّرايين.

5-49 تنظيم تدفُّق الدَّم وضغطه

على الرغم من أنَّ الجهاز العصبي الذَّاتي لا يُنشئ ضربات القلب، فإنه يعمل على تعديلها من ناحية عددها، وقوة انقباضها. إضافة إلى ذلك، هناك عدد من الآليات تُنظِّم خصائص الجهاز القلبي الوعائي، وتشمل هذه الخصائص الناتج القلبي، وضغط الدَّم، وحجم الدَّم.

الجهاز العصبي يُسرِّع أو يُبطِّئ مُعدَّل ضربات القلب

يتحكم الجهازُ العصبيُّ الذَّاتيّ في مُعدَّل ضربات القلب. يتكون مركز القلب في النُّخاع المستطيل (جزء من الدِّماغ الخلفي؛ الفصل الـ 44) من مركزين عصبيين يعملان على تعديل عدد ضربات القلب، إذ يُرسل **المركز المُسرِّع للقلب Cardioacceleratory center** إشارات عصبية عن طريق الأعصاب الودية المُسرعة للقلب إلى العُقدة الجيبية الأذينيَّة، والعُقدة الأذينية البطينية، والعضلات القلبية. تُفرز هذه الأعصاب نورإبينفرين، الذي يزيد من مُعدَّل ضربات القلب. إنَّ تنبيه الجهاز العصبي الودي يزيد أيضًا من قوة انقباض القلب، ولهذا فالقلب يقذف كمية أكبر من الدم مع كل انقباض (حجم الضربة).

يقوم **المركز المُبطِّئ Cardioinhibitory center** بإرسال إشارات عصبية عن طريق ألياف نظير وِدِّية موجودة في العصب الحائر إلى العقدة الجيبيَّة الأُذينيَّة، والعقدة الأذينية البُطينية. يُفرز العصب الحائر مادة أستيل كولين، التي تمنع تَكوُّن السّيالات العصبية في القلب وتُقلّل بذلك ضرباته.

يزيد الناتج القلبي مع الإجهاد

يُعرَّف **الناتج القلبي Cardiac output** بأنه كمية الدَّم التي يضخها القلب من كلّ بُطين في الدَّقيقة. يُحسب الناتج القلبي بضرب مُعدَّل ضربات القلب بحجم الضَّربة *Stroke volume*، الذي يمثل كمية الدَّم التي يقذفها كلّ بُطين في الانقباض الواحد (الضَّربة الواحدة). فمثلًا، إذا كان عدد ضربات القلب 72 في الدَّقيقة، وحجم الضربة 70 مللترًا، فإنَّ الناتج القلبي يساوي 5 لترات/ دقيقة، التي تُقارب المُعدَّل الطبيعي في الإنسان في أثناء الرَّاحة.

يزيد الناتج القلبي في أثناء الإجهاد، حيث يزيد مُعدَّل ضربات القلب، ويزيد حجم الضَّربة. عند بداية الإجهاد، مثل ما يحدث عند الرَّكض، يزيد مُعدَّل ضربات القلب إلى ما يقارب 100 ضربة /دقيقة. وعندما تصبح الحركة أكثر شدة، تضغط العضلات الهيكلية على الأوردة بقوة أكبر، ويعود الدَّم إلى القلب بشكل أسرع. إضافة إلى ذلك، تزيد قوة انقباض البُطينين، ومن ثم تُفرّغ المُحتويات بشكل كامل مع كلّ ضربة قلب.

خلال التَّمرين، يزيد الناتج القلبي إلى ما يُقارب 25 لترًا/دقيقة في الإنسان الشاب البالغ. على الرغم من أنَّ الناتج القلبي يزيد بمقدار 5 أضعاف، فلا تستقبل الأعضاء جميعها 5 أضعاف تدفُّق الدَّم؛ بعضها يستقبل أكثر، وبعضها أقل. الشُّريِّنات في بعض الأعضاء، كالجهاز الهضمي، تتضيَّق، في حين تتوسع الشُّريِّنات في العضلات العاملة والقلب.

منعَكس مُستقبلات الضَّغط يحافظ على الاتزان الدَّاخلي لضغط الدم

يعتمد ضغط الدَّم الشّرياني على عاملين: الناتج القلبي والمُقاومة لتدفُّق الدَّم في الجهاز الوعائي. هذه العلاقة يُعبَّر عنها كما يأتي:

ضغط الدَّم الشّرياني (BP) = الناتج القلبي (CO) × مقاومة تدفُّق الدم (R)

يزداد ضغط الدَّم، في حالة زيادة مُعدَّل ضربات القلب، أو حجم الضَّربة (حيث يعمل الاثنان على زيادة الناتج القلبي)، أو عن طريق تضيُّق الأوعية، التي تزيد بدورها من مقاومة تدفُّق الدَّم. وعلى العكس من ذلك، يقلّ ضغط الدَّم إذا انخفض معدل ضربات القلب، أو قلّ حجم الضَّربة – مثلًا، في حالة الجفاف أو النَّزيف الشَّديد (نزف الدَّم).

يُحِسّ ضغط الدَّم الشِّرياني عن طريق **مُستقبلات الضَّغط Baroreceptors** الموجودة في القوس الأبهري والشَّرايين السُّباتية (انظر الفصل الـ 45). هذه المجسَّات مُستقبلاتٌ حسَّاسةٌ للشَّد، والتَّمدُّد، وانقباض الشَّرايين. عندما تشعر هذه المُستقبلات بهبوط ضغط الدَّم، يقل عدد السَّيالات العصبية الصّادرة منها والمتَّجهة إلى مركز القلب في الدِّماغ، هذا يؤدي إلى زيادة تنبيه الأعصاب الودية، ويقلل تنبيه الأعصاب نظير الودية للقلب والأعضاء الأُخرى. وهذا يزيد معدل ضربات القلب، وحجم الضَّربة، وبذلك يزيد النّاتج القلبي. ويُسبِّب هذا انقباض الأوعية الدّمويّة في الجلد والأمعاء، مُسبِّبًا زيادة في مقاومة التَّدفُّق. تؤدي هذه مجتمعة لزيادة ضغط الدَّم، فتُغلق دائرة التَّغذية الرَّاجعة في هذا الاتجاه (الشكل 49-14 الأعلى).

عند إحساس مُستقبلات الضَّغط بارتفاع ضغط الدَّم، يزيد عدد السّيالات العصبية المُرسلة منها إلى مركز القلب. هذا يعطي تأثيرًا مُعاكسًا، حيث يُقلِّل من تنبيه الأعصاب الوديَّة، ويزيد تنبيه الأعصاب نظير الودية للقلب. يؤدي هذا إلى نقص مُعدَّل ضربات القلب وحجم الضَّربة ليُقلِّل بذلك من النّاتج القلبي. يرسل مركز القلب أيضًا إشارات عصبية مُسبِّبًا توسُّع (انبساط) الأوعية الدّمويّة في الجلد والأمعاء، مُقلِّلًا بذلك من مُقاومة تدفُّق الدَّم. تؤدي هذه مجتمعة إلى تقليل ضغط الدَّم، فتغلق بذلك دائرة التَّغذية الرَّاجعة في هذا الاتجاه. لهذا، يمكن القول: إن رد فعل مُستقبلات الضَّغط يُشكِّل تغذية راجعة سلبية استجابةً للتَّغيُّر في ضغط الدَّم (الشكل 49-14، الأسفل).

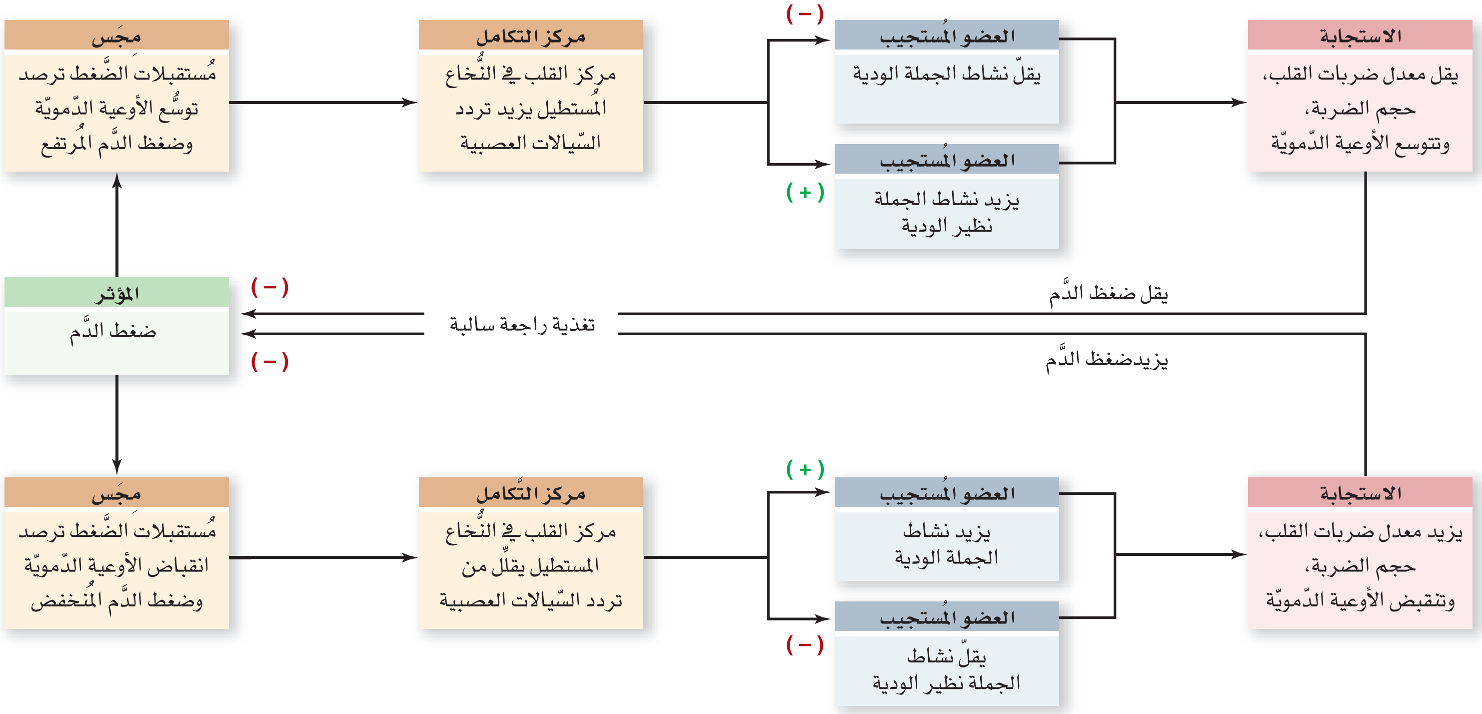
تنظيم حجم الدَّم عن طريق الهرمونات

يعتمد ضغط الدَّم جُزئيًا على حجم الدَّم الكلي؛ لأن ذلك يؤثِّر في النّاتج القلبي. يسبب نُقصان حجم الدَّم انخفاضًا في ضغط الدَّم، إذا كان هناك ثبات في العوامل الأُخرى. يتأثر حجم الدَّم بالهرمونات الأربعة الآتية: (1) الهرمون المانع لإدرار البول. (2) ألدوستيرون. (3) الهرمون الأذيني المُدِّر للصوديوم. (4) أُكسيد النتريك.

الهرمون **المانع لإدرار البول Antidiuretic hormone**، ويُسمّى الهرمون القابض للأوعية الدّمويّة *Vasopressin*، يُفرَز من الفصّ الخلفي للغُدَّة النُّخامية استجابةً لزيادة أُسموزية بلازما الدَّم (انظر الفصل الـ 46). فمثلًا، في حالة العطش الشَّديد، يحدث نقص في حجم الدَّم. تفسِّرُ المُستقبلات الأسموزية الموجودة في تحت المِهاد ذلك على شكل إحساس بالعطش، وتُحفِّز إفراز الهرمون. يعمل هذا الهرمون، بدوره، على تنشيط الكليتين لزيادة إعادة امتصاص الماء، مُخرجًا بولًا مُركزًا. لهذا، فالشخص العَطِش يشرب ماءً أكثر، ويخرج بولًا أقل، وهذا يزيد حجم الدَّم، ويحافظ على الاتزان الدّاخلي (البيئة الدّاخلية ثابتة).

عندما يقلّ حجم الدَّم المُتدفِّق للكليتين، فإنَّ مجموعة من الخلايا تبدأ بإفراز أنزيم يسمى رنين *Renin* في الدَّم. يعمل رنين على تنشيط بروتين الدَّم، أنجيوتنسين، الذي يُحفز انقباض الأوعية الدّمويّة في أجزاء مُختلفة من الجسم، ويُحفِّز أيضًا إفراز هرمون ألدوستيرون من القشرة الكظريّة. يعمل هذا الهرمون على الكلية، ويُحفزّها على إعادة امتصاص الصوديوم والماء إلى الدَّم (انظر الفصل الـ 46).

عند زيادة تركيز الصوديوم في الدَّم، تقل كمية ألدوستيرون المُفرَزة من القشرة الكظرية، ولهذا يقل رجوع الصوديوم والماء إلى الدَّم عن طريق الكليتين. حديثًا، استطاع العلماء اكتشاف زيادة إفراز الصوديوم في البول تحت تأثير هرمون آخر، هو **الهرمون الأذيني المُدر للصوديوم Atrial natriuretic hormone**. يُفرز هذا الهرمون من الأُذين بسبب زيادة حجم الدَّم. إنَّ عمل هذا الهرمون يكمل دائرة التَّغذية الرَّاجعة السِّلبية، مُقلِّلًا بذلك حجم الدَّم وضغطه.



الشكل 49-14

تتحكم دورات التَّغذية الرَّاجعة السَّالبة لمُستقبلات الضَّغط بضغط الدَّم. تتحكم مُستقبلات الضَّغط العائدة للجزء الوارد من دورة التَّغذية الرَّاجعة في ضغط الدَّم. يتناسب تردُّد السيالات العصبية من مُستقبلات الشَّد (التمدُّد) تناسبًا طرديًّا مع ضغط الدَّم. تُعالَج هذه المعلومات في مركز القلب الموجود في النُّخاع المُستطيل. الجزء الصادر من هذه الدَّورة يتضمن الأعصابَ الودية، ونظيرَ الودية التي تغذي القلب. تستطيع هذه السَّيطرة زيادة أو تقليل معدل ضربات القلب، أو حجم الضربة، لزيادة أو تقليل ضغط الدَّم استجابة إلى إشارات عصبية قادمة من مُستقبلات الضَّغط، بلازما الدم.

أُكسيد النتريك Nitric Oxide هو غاز تفرزه الخلايا الطلائية المُبطِّنة للأوعية الدّموية. وكما تم ذكره في الفصل الـ 46، يُعَدُّ أُكسيد النتريك واحدًا من كثير من المُنظِّمات التي تُفرَز على الخلايا المُجاورة. في المحاليل، ينتقل أُكسيد النتريك في اتجاه الخارج من خلال طبقات الأوعية الدّمويّة، مُسبِّبًا استرخاء العضلات الملساء المُغلِّفة للأوعية الدّمويّة، وتوسعًا في قطرها. لأكثر من قرن، وصِف النيتروجلسرين للمُصابين بالأمراض القلبية للتَّقليل من آلام الصَّدر، وقد أصبح واضحًا في الوقت الحالي فقط أنَّ هذه المادّة تُطلِق غاز أُكسيد النتريك.

يعتمد الناتج القلبي على مُعدَّل ضربات القلب، وكمية الدَّم التي تُضخ في كلّ ضربة (انقباض). يُنظِّم تدفُّق الدَّم عن طريق انقباض الشَّرايين، التي تُؤثِّر بدورها في مُقاومة تَدفُّق الدَّم. يتأثر ضغط الدَّم بحجم الدَّم؛ إنَّ كمية الماء المُعادة للجهاز الوعائي تعتمد على الهرمونات التي تعمل على الكليتين والأوعية الدّمويّة.

6-49 أجزاء الدَّم (مكوِّنات الدَّم)

الدَّم نسيجٌ ضام يتكون من مادة سائلة بين خلوية، تُدعى **البلازما Plasma**، وأنواع مُختلفة من الخلايا و**العناصر المُشكّلة الأُخرى Formed elements** التي تسبح في المادة السائلة بين الخلوية (الشكل 49-15). **الصَّفائح الدّمويّة Platelets**، على الرغم من ضمِّها في الشّكل 49-15، فإنها ليست خلايا كاملة؛ بل هي أجزاء من خلايا تُنتَج في نخاع العظم. (سنُناقِش دور الصَّفائح الدّمويّة في تخثر الدَّم لاحقًا).

يمكن تلخيص وظائف الدَّم بما يأتي:

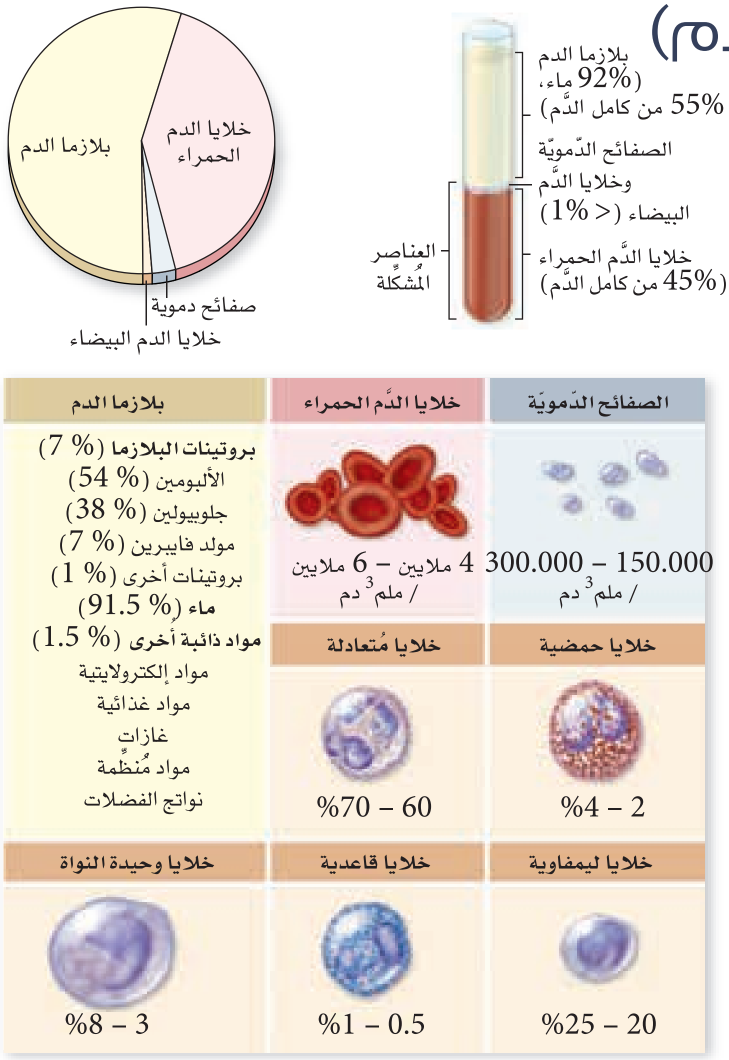
1. **النَّقل Transport**. ينقل الدَّم المواد الضَّرورية جميعها واللازمة لعمليات الأيض الخلوية. تنقل خلايا الدَّم الحمراء الأكسجين مُرتبطًا مع الهيموجلوبين، وتُنقل المواد الغذائية في البلازما، وفي بعض الأحيان مُرتبطة مع نواقل، يتمُّ التَّخلص من الفضلات الأيضيَّة، عندما يمرّ الدَّم المُحمَّل بها في الكبد والكليتين.
2. **التَّنظيم Regulation**. ينقل الجهاز القلبي الوعائي الهرمونات المُفرزة من الغدد الصَّماء، وكذلك يُسهِم في التَّنظيم الحراري. تَضيق أو تتوسّع الأوعية الدّمويّة بالقرب من السَّطح، تحت طبقة الأدمة الخارجية، ما يُساعد على فقدان الحرارة أو الحفاظ عليها (انظر الشكل 49-6).
3. **الحماية Protection**. يقي الجهاز الدّوريّ الجسم من الجروح والأجسام الغريبة أو السَّامة الدَّاخلة إليه. ويعمل تخثُّر الدَّم على منع فقدان الدَّم عند تلف الأوعية. تتخلَّص خلايا الدَّم البيضاء من الأجسام الغريبة المُهاجمة للجسم، مثل الفيروسات والبكتيريا (انظر الشكل 51).

بلازما الدَّم هي السّائل بين الخلوي

بلازما الدَّم هي السّائل بين الخلوي الذي تسبح فيه خلايا الدَّم والصفائح الدّمويّة. ينشأ السّائل بين الخلوي (خارج الخلوي) في أنسجة الجسم المُختلفة من السَّائل الموجود في بلازما الدَّم.

وعلى الرغم من أنَّ بلازما الدَّم تحتوي على 92% ماء، فهي تحتوي على المواد المُذابة الآتية:

1. **المواد الغذائية، والفضلات، والهرمونات Nutrients, wastes and hormones**. يذاب في بلازما الدَّم المواد الغذائية جميعها الناتجة عن عملية الهضم التي تستطيع الخليّة استخدامها، وتشمل هذه المواد الجلوكوز، والأحماض الأمينيَّة، والفيتامينات. وتذوب الفضلات في البلازما مثل المُركبات النتروجينية وثاني أُكسيد الكربون اللَّذين تنتجهما الخلايا بعد القيام بالعمليات الأيضية. يحمل الدَّم أيضًا الهرمونات المُفرزة من الغدد الصَّماء إلى الخلايا التي تعمل عليها، أو الخلايا الهدف.
2. **الأيونات Ions**. البلازما محلول ملحيّ مُخفَّف. أكثر الأيونات الموجودة في بلازما الدَّم هي الصوديوم، والكلور، وأيونات البيكربونات (HCO_3^-).

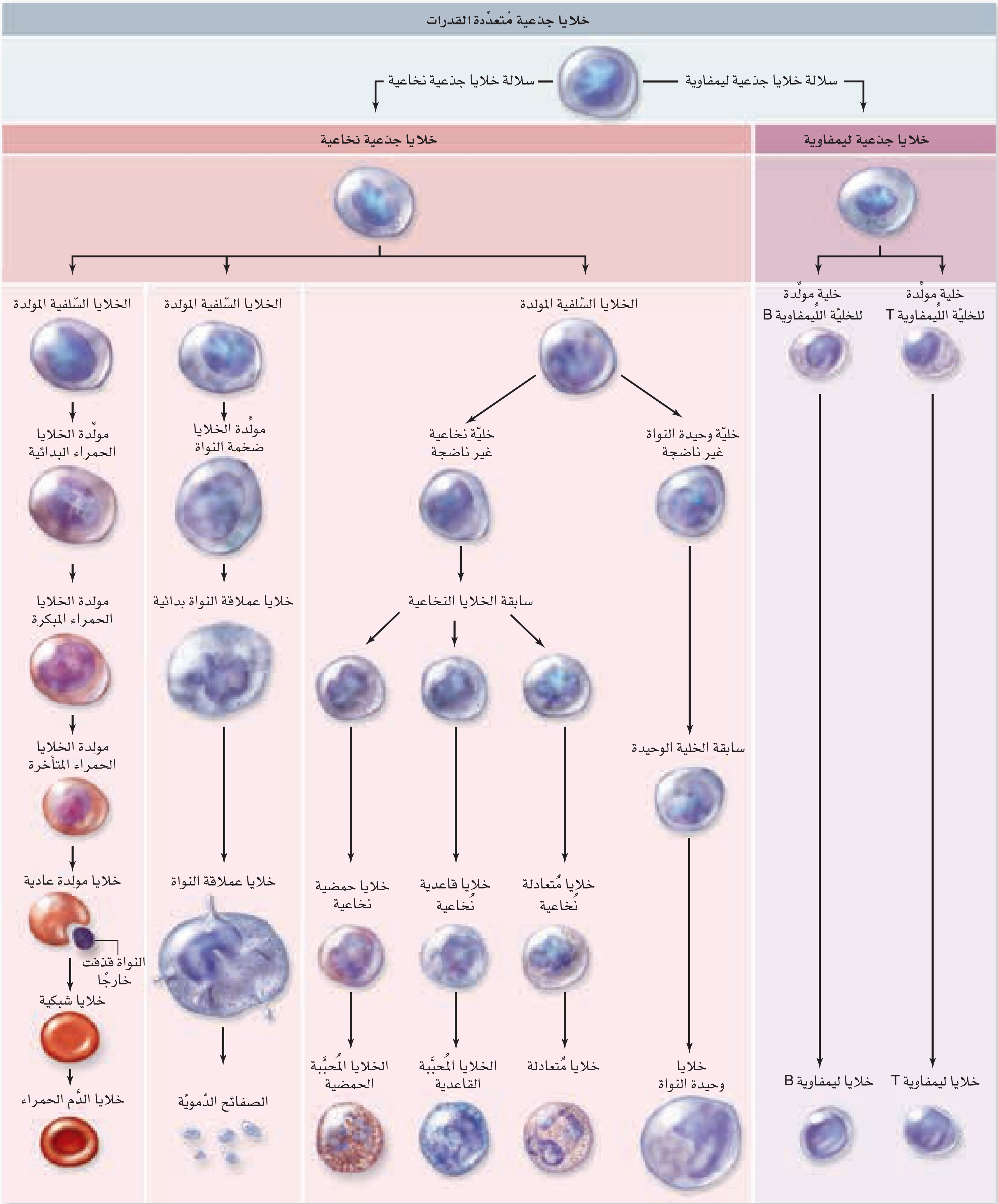


الشكل 49-15

تركيب الدم.

إضافة إلى ذلك، تحتوي البلازما على كميات قليلة جدًا من أيونات أُخرى مثل الكالسيوم، والماغنسيوم، والنُّحاس، والبوتاسيوم، والزنك.

3. **البروتينات Proteins**. كما ذكرنا سابقًا، فإنَّ الكبد يُنتِج مُعظم بروتينات بلازما الدَّم، تتضمن هذه البروتينات **الألبيومين Albumin**، الذي يُشكِّل الجزء الأكبر من بروتينات البلازما؛ **وألفا وبيتا جلوبيولين Globulins**، التي تعمل على نقل الدُّهون والهرمونات الستروديية؛ **ومولد الفايبرين Fibrinogen**، الذي يُستخدم في عملية تخثُّر الدَّم. بعد نزع الفايبرينوجين من بلازما الدَّم، يسمّى بلازما الدَّم **المصل Serum**.



الشكل 49–16

الخلايا الجذعية وإنتاج العناصر المشكلة.

تَتَضَمَّنُ العناصرُ المُشَكَّلَةُ الخلايا والصفائحَ الدَّمويّة

تتضمنُ **العناصرُ المُشَكَّلَةُ Formed elements** في الدَّم خلايا الدَّم الحمراء، وخلايا الدَّم البيضاء، والصَّفائح الدّمويّة. كل واحد من هذه العناصر يمتلك وظائف مُحدَّدة للحفاظ على صحة الجسم واتزانه الدَّاخلي.

خلايا الدَّم الحمراء *Red blood cells*

يحتوي كلّ ملليمتر واحد على ما يُقارب خمسة ملايين خليّة دم حمراء، **Erythrocytes**. ويُسمّى الجزء الذي تحتله خلايا الدَّم الحمراء من المجموع الكلي لحجم الدَّم الهيماتوكريت *Hematocrit*، أو حجم خلايا الدَّم المتراصَّة؛ يُقدَّر هذا الحجم، في الإنسان، بـ 45% من حجم الدَّم الكلي تقريبًا.

تشبه خلايا الدَّم الحمراء في الثَّدييّات قطعة حلوى الدونات، قرصية الشكل ومقعرة من الوجهين. في الثدييات، تفتقر خلايا الدَّم الحمراء الناضجة للنواة. تحتوي هذه الخلايا في الفقريات على هيموجلوبين، الصبغة التي ترتبط بالأكسجين وتنقله. (سنُناقِش صبغة الهيموجلوبين لاحقًا في هذا الفصل عندما نتحدث عن التَّنفس). في الفقريات، يوجد الهيموجلوبين في خلايا الدَّم الحمراء، أما في اللافقريات، فتوجد الصَّبغة المُرتبطة بالأكسجين (ليس دائمًا هيموجلوبينًا) في البلازما.

خلايا الدَّم البيضاء *White blood cells*

تُشكِّل **خلايا الدَّم البيضاء Leukocytes** أقل من 1% من خلايا الدَّم في الإنسان؛ حيث تكون نسبة خلايا الدَّم البيضاء إلى الحمراء 1 أو 2 إلى 1000. تمتلك خلايا الدَّم البيضاء حجمًا أكبر وأنوية، مُقارنةً مع خلايا الدَّم الحمراء. تستطيع خلايا الدَّم البيضاء مُغادرة الشُّعيرات الدّمويّة من خلال الفراغات بين الخلوية إلى السّائل النَّسيجي المُحيط.

تحتوي خلايا الدَّم البيضاء على أنواع مُختلفة من الخلايا، ولكلّ واحدة من هذه الخلايا دور خاص في الدِّفاع عن الجسم ضد المخلوقات الدَّقيقة والمُهاجمة والمواد الغريبة الأُخرى، كما سَيوصَف في (الفصل الـ 51). تضم **خلايا الدَّم البيضاء المُحبَّبة Granular leukocytes** الخلايا المُتعادلة، والخلايا الحمضية، والخلايا القاعدية، وجميعها اكتسبت تسميتها بحسب خصائص اصطباغ الحُبيبات الموجودة في السيتوبلازم. تضم **خلايا الدَّم البيضاء غير المُحبَّبة Nongranular leukcytes** خلايا وحيدات النواة، والخلايا اللِّيمفاوية. في الإنسان، تُشكِّل الخلايا المُتعادلة الجزء الأكبر، ثم تليها بالتَّرتيب الخلايا اللِّيمفاوية، فالخلايا وحيدة النواة، فالخلايا الحمضية، فالخلايا القاعدية.

الصفائح الدّمويّة *Platelets*

هي أجزاء خلوية نتجت عن تحطُّم خلايا كبيرة في نخاع العظم. يبلغ قطر هذه الصفائح 3 ميكرومترات تقريبًا. تُفرز الصفائح الدّمويّة عوامل مُخثِّرة (بروتينات) في الدَّم، بعد جرح الوعاء الدَّموي. بوجود هذه العوامل، يتحول مولد الفايبرين إلى خيوط غير ذائبة تُسمّى الفايبرين. تتجمع هذه الخيوط بعد ذلك لتُشكِّل الخثرة الدّمويّة (الجلطة الدّمويّة).

العناصر المشكّلة تَنتُج من خلايا جذعية

تمتلك العناصر المُشكّلة عمرًا مُحدَّدًا، ولهذا يجب أن تُجدَّد باستمرار. إنَّ كثيرًا من أجزاء الخلايا القديمة يتمُّ هضمها عن طريق خلايا البلعمة الموجودة في الطحال؛ على الرغم من ذلك، فإنَّ بعض نواتج هضم الخلايا القديمة، مثل الحديد والأحماض الأمينيَّة، تُستخدم في تصنيع مكونات الدَّم الجديدة. يبدأ تكوين العناصر المُشكلة للدَّم في نخاع العظم، كما ذكرنا سابقًا في (الفصل الـ 47).

تتطور مُعظم مُكوِّنات الدَّم من خلايا تُسمّى **خلايا جذعية مُتعدِّدة القدرات Pluripotent stem cells** (انظر الفصل الـ 19). يتم إنتاج خلايا الدَّم في نخاع العظم، وتُسمّى العملية **إنتاج خلايا الدَّم Hematopoiesis**. تُولِّد هذه العملية نوعين من الخلايا الجذعية، هما: الخلايا الجذعية اللِّيمفاوية التي تُنتِج الخلايا اللِّيمفاوية، والخلايا الجذعية النُّخاعية التي تُنتِج ما تبقى من خلايا الدَّم (الشكل 49-16).

إذا قلّت وفرة الأكسجين في الدَّم، فإنَّ الكليتين تحوِّلان بروتين البلازما إلى **هرمون إيرثروبويتين Erythropoietin**. يُحَفِّزُ هذا الهرمون إنتاج خلايا الدَّم الحمراء من خلال عملية تُسمّى تكوُّن خلايا الدَّم الحمراء *Erythropoiesis*.

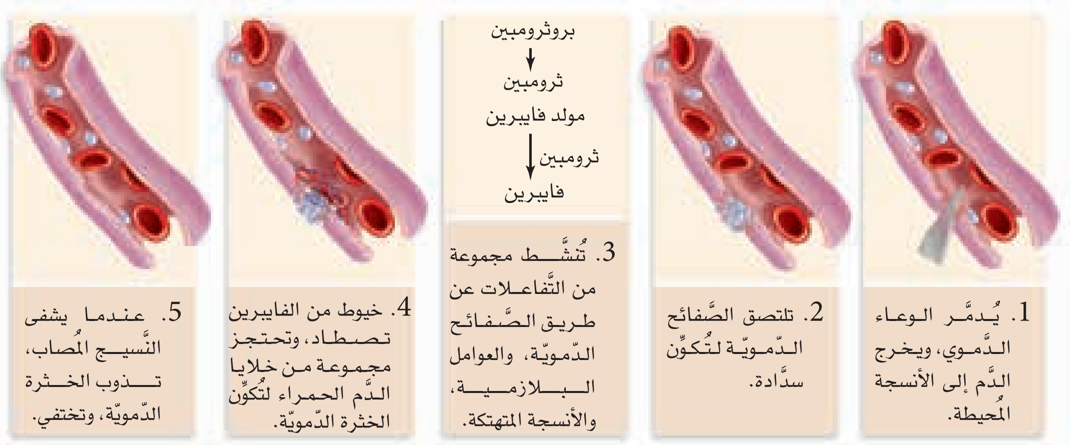
في الثدييات، تفقد خلايا الدَّم الحمراء أنويتها قبل أن تنطلق إلى الدَّورة الدّمويّة. على العكس من ذلك، فإنَّ خلايا الدَّم الحمراء الناضجة في الفقريات الأُخرى تبقى ذات أنوية. الخلايا ضخمة النواة مثال على خلايا ملتزمة Committed cell تتشكَّل في نخاع العظم من الخلايا الجذعية. تتكسَّر هذه الخلايا إلى قطع سيتوبلازمية مُكوِّنة الصَّفائح الدّمويّة.

استقصاء ؟

لماذا تعتقد أنَّ استخدام إيرثروبويتين بوصفه دواءً دواء مُنع في الدَّورات الأولمبية وبعض الرِّياضات الأُخرى؟

تخثُّرُ الدَّم مثالٌ على سلسلة من التَّفاعلات الأنزيمية (الشَّلال الأنزيمي)

عندما ينقطع الوعاء الدَّموي أو يتمزّق، فإنَّ العضلات الملساء فيه تنقبض، مُسبِّبةً تضيُّقًا له. تتجمَّع الصَّفائح الدّمويّة عند مكان الجرح (القطع) يلتصق بعضها ببعض وبالأنسجة المُحيطة بها مشكلةً بذلك سدَّادة (الشكل 49-17). تُنَبِّهُ الصَّفائح الدّمويّة، والعوامل البلازمية، والجزيئات التي تُطلق من النَّسيج التالف سلسلة من التفاعلات الأنزيمية.



الشكل 49-17

تجلُّط الدَّم. يتشكَّل الفايبرين من بروتين ذائب، يُسمّى مولد الفايبرين. يُحفَّز هذا التَّفاعل عن طريق أنزيم الثرومبين، الذي يتشكل من أنزيم غير نشط يُدعى سابق ثرومبين. يعدّ تنشيط الثرومبين آخر خطوة في مجموعة التفاعلات الأنزيمية التي تنتج الجلطة الدّمويّة، عندما يتلف أو يُجرح الوعاء الدَّموي.

إنَّ أهم نواتج سلسلة التفاعلات هذه هو بروتين مولد الفايبرين، الذائب في البلازما، الذي يتحول إلى فايبرين غير ذائب في بلازما الدَّم. تُقوِّي هذه الخيوط من الفايبرين السدَّادة التي تشكَّلت من تجمُّع الصفائح الدّمويّة، عن طريق انقباض الفايبرين. السدَّادة المُكوَّنة من الصفائح الدّمويّة، والفايبرين، وخلايا الدَّم الحمراء العالقة تُكوِّنُ الخثرة الدّمويّة (الجلطة).

بعد شفاء النسيج التَّالف (الجُرح)، تبدأ عملية إذابة الجلطة الدّمويّة. هذه العمليَّة مُهمّة؛ لأنّ تكسُّر الخثرة وانتقالها عبر الدَّورة الدّمويّة قد يُسبِّب انسداد الأوعية الدّمويّة في الدِّماغ، مُكوِّنًا ما يُدعى الجلطة الدِّماغية، أو في القلب، مُسبِّبًا الجلطة القلبية.

تحتوي البلازما؛ الجزء السّائل من الدَّم، على أنواع مُختلفة من المواد الغذائية، والفضلات، والهرمونات، وتحتوي على البروتينات والأيونات. تتضمن العناصر المشكلة للدَّم من الخلايا وأجزاء الخلايا (الصفائح الدّمويّة). تحتوي خلايا الدَّم الحمراء على هيموجلوبين، وتنقل الأكسجين. تمتلك خلايا الدَّم البيضاء وظائف مُتخصّصة؛ فهي تحمي الجسم من المخلوقات الدَّقيقة الخلوية المُسبِّبة للمرض، وتُشارك الصَّفائح الدّمويّة في عملية تخثُّر الدَّم. يتضمَّن هذا سلسلة من التَّفاعلات الأنزيمية لتُكوِّن الفايبرين من مُولِّد الفايبرين.

7-49 تبادُل الغازات عبر السّطوح التَّنفسية

من أهم وظائف الجهاز الدّوريّ الحصول على الغازات، وتوزيعها، وإزالتها لدعم أنسجة الجسم. إنَّ من أهم التَّحديات الفسيولوجية التي تواجهها المخلوقات مُتعدِّدة الخلايا الحصول على كمية الأكسجين الكافي، والتَّخلص من ثاني أكسيد الكربون (الشكل 49-18). يُستخدم الأُكسجين في الميتوكندريا في عملية التَّنفس الخلوي، تُنتِج هذه العملية ثاني أُكسيد الكربون بوصفه فضلات (انظر الفصل الـ 7). يتضمن التَّنفس على مستوى أجهزة الجسم مجموعة من العمليات ليست موجودة على مستوى الخليّة، تتراوح هذه العمليات من ميكانيكية التَّنفس إلى تبادل الأكسجين وثاني أكسيد الكربون في الأعضاء التَّنفسية.

تُظهر اللافقريات تنوعًا كبيرًا في الأعضاء التَّنفسية، مثل النَّسيج الطلائي، والقصبات، والخياشيم. بعض الفقريات، مثل الأسماك، ويرقات البرمائيات، تستخدم أيضًا الخياشيم. أما البرمائيات البالغة، فتستخدم الجلد أو أنسجة طلائيــة أُخرى بوصفها عضوًا مساعدًا أو عضوًا تنفسيًّا خارجيًّا رئيسًا.

الشكل 49-18

فقمةُ البحر بطلٌ تنفسيٌّ. يغوص هذا الحيوان إلى أعماق البحر أكثر من أي حيوان بحري آخر، مثل الحيتان، وسلاحف البحر، وأفيال البحر، حيث يستطيع هذا الحيوان وقف التَّنفس مدة أكثر من ساعتين، صاعدًا وهابطًا في البحر، ويتحمَّل الغوص المُتكرِّر دون المعاناة من أي مشكلات تنفسية ظاهرة.

يملك كثيرٌ من البرمائيات البالغة، والزَّواحف، والطُّيور، والثَّدييات رئتين لإنجاز التَّنفس الخارجي. في الحيوانات البحرية والبرية التي تعيش على اليابسة، تشكل هذه الأعضاء التَّنفسية عالية التَّروية الدّمويّة مكان انتشار الأكسجين للدَّم، وخروج ثاني أكسيد الكربون منه. ويكون اتجاه انتشار الغاز في أنسجة الجسم، مُعاكسًا لما يحدث في الأعضاء التَّنفسية.

في هذا الفصل، سنُناقِش آلية عمل الأجهزة التَّنفسية وتركيبها وتطورها، إضافة إلى مبادئ انتشار الغازات بين الدَّم والأنسجة.

يتضمن تبادُل الغازات انتشارها عبر الأغشية

حيث إنَّ الأغشية الخلوية يجب أن تُحاط بالماء لتكون ثابتة، فإنَّ البيئة الخارجية التي يتمُّ من خلالها تبادُل الغازات تكون دائمًا مائية. ينطبق هذا حتى على الفقريات التي تعيش على اليابسة؛ ففي هذه الحالة، يذوب الأكسجين في طبقة رقيقة من السّائل الذي يُغطِّي السّطوح التَّنفسية.

في الفقريات، تنتشر الغازات إلى داخل الطَّبقة المائية المُغطِّية للخلايا الطّلائية التي تُبطِّن الأعضاء التَّنفسية. إنَّ عملية الانتشار هذه سالبة، ولا تحتاج إلى طاقة، وتعتمد على اختلاف فرق تركيز الأكسجين وثاني أكسيد الكربون على جانبي الغشاء، وعلى درجة ذوبانهما في الأغشية البلازمية. في حالة الغازات الذَّائبة، يُعبَّر عن تركيز الغازات بالضَّغط؛ سنناقِش ذلك بعد قليل.

بشكل عام، يَتحكم في مُعدَّل الانتشار بين منطقتين علاقة تُعرف **بقانون (فِكْ) للانتشار Fick's law of diffusion**. ينصُّ قانون فِكْ للغازات الذائبة على أنَّ معدل الانتشار (R) يتناسب طرديًّا مع فرق الضَّغط (Δp) على جانبي الغشاء ومساحة المنطقة (A) التي تمَّ من خلالها الانتشار. إضافة إلى ذلك، يتناسب مُعدَّل الانتشار عكسيًّا مع المسافة (d) التي يحدث خلالها الانتشار. ويعتمد ثابت الانتشار الخاص بالجُزيء، D، على حجم الجُزيء، ونفاذية الغشاء، ودرجة الحرارة. ويمكن التَّعبير عن قانون فِكْ، بالصِّيغة الآتية:

$$R = \frac{DA\Delta p}{d}$$

حدثت هناك تغيُّرات تطورية في آلية التَّنفس لزيادة فاعلية عملية الانتشار (انظر الشكل 49-18).

يمكن زيادة فعالية مُعدَّل الانتشار R بإحداث التَّغيُّرات الآتية: (1) زيادة مساحة السَّطح الذي يتمُّ من خلاله الانتشار، A؛ (2) تقليل المسافة التي يحدث من خلالها الانتشار، d؛ أو (3) زيادة فرق التَّركيز، ΔP. لقد تضمَّنت عملية تطور الأجهزة التَّنفسية تغيُّرات في هذه العوامل جميعها.

استقصاء

ما الجزء التَّابع للجهاز القلبي الوعائي الذي زاد مساحة السطح؟

عظمت إستراتيجيات تطوريّة من انتشار الغازات

لا يمكن الحصول على الكمية المُناسبة من الأكسجين التي تحتاج إليها عملية التَّنفس الخلوي باستخدام الانتشار وحده إذا زادت المسافة عن نصف مليمتر بين مصدر الأكسجين ومكان حدوث التنفس الخلوي. أعاقت هذه المشكلة وبشكل كبير من حجم وتركيب المخلوقات الحية التي تعتمد في أثناء حصولها على الأكسجين بشكل رئيس على عملية الانتشار من البيئة. البكتيريا، والبكتيريا القديمة، والأوليات جميعها صغيرة بما يكفي ليكون الانتشار كافيًا لها، حتى إن كانت على شكل مُستعمرات (الشكل 49-19أ)، لكن مُعظم الحيوانات مُتعدِّدة الخلايا تحتاج إلى تراكيب تكيُّفية لتزيد، وتُحسِّن من عملية تبادل الغازات.

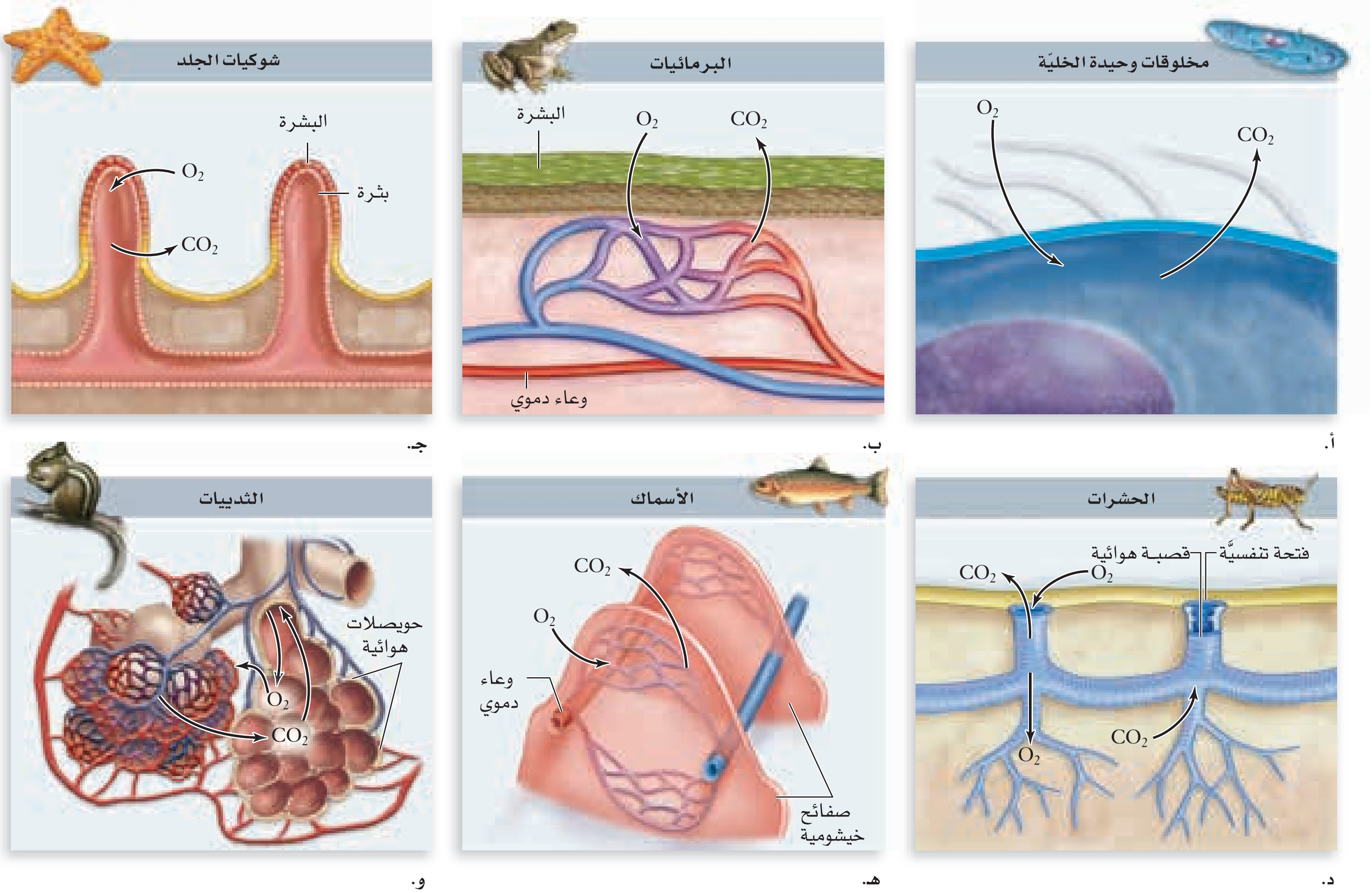
زيادة فرق الضَّغط (التَّركيز)

مُعظم شُعب اللافقريات تفتقر إلى الأعضاء التَّنفسية المُتخصِّصة، إلاّ أنها طوَّرت وسائل تُحسِّن من عملية الانتشار. كثير من المخلوقات الحية صنعت تيارًا مائيًّا يعمل على تغيير الماء بشكل مُستمر فوق السّطوح التَّنفسية؛ وتقوم الأهداب، عادةً، بعمل هذا التيار. وبسبب هذا التَّدفق المُستمر للماء، فإن التَّركيز الخارجي للأكسجين لا يتغيّر على طول مسار الانتشار، وعلى الرغم من أن بعض جزيئات الأكسجين التي دخلت إلى المخلوق الحي قد أُزيلت من الماء المحيط، فإنّ الماء الجديد المُستمر يحل محل الماء الخالي من الأكسجين. وهذا يؤدي إلى زيادة فرق التركيز- Δp في معادلة فِك.

زيادة مساحة السَّطح وتقليل المسافة

تمتلك اللافقريات الأكثر تعقيدًا (الرَّخويات، ومفصليات الأرجل، وشوكيات الجلد) والفقريات، أعضاء تنفسيَّة زادت من مساحة السَّطح المُتوافر لعملية الانتشار، مثل الخياشيم، والقصبات الهوائية، والرِّئات. هذه التَّكيفات تُقرِّب ما بين البيئة الخارجية (الهواء أو الماء) والبيئة الدَّاخليّة، مثل الدَّم والليمف الدموي، التي عادةً ما تدور خلال الجسم. لهذا زادت الأعضاءُ التَّنفسيةُ مُعدَّلَ الانتشار بزيادة مساحة السَّطح (A) وبتقليل المسافة (d) التي على الغازات قطعها.

تبادُل الأكسجين وثاني أُكسيد الكربون بين المخلوقات الحية وبيئتها يُعظَّم (يصل إلى أقصى حدوده) زيادة فرق التركيز، ومساحة السَّطح، وتقليل المسافة التي يجب أن تقطعها هذه الغازات.



الشكل 49-19

أجهزة تبادُل الغازات المُختلفة في الحيوانات. أ. تنتشر الغازات مباشرة إلى المخلوقات وحيدة الخليّة. ب. البرمائيات وحيوانات أخرى تتنفَّس عبر الجلد. البرمائيات أيضًا تتبادل الغازات من خلال الرئتين. جـ. تمتلك شوكيات الجلد زوائد بثرية تزود المخلوق بمساحة سطح تنفُّسي أكبر. د. تتنفَّس الحشرات من خلال نظام القصبات الهوائية واسع الانتشار. هـ. خياشيم الأسماك تزود الأسماك بمساحة سطح تنفسيَّة عالية جدًا وتبادل تياري متعاكس. و. الحويصلات الهوائية في رئتي الثديِّيات تزود الثدييات بمساحة سطح تنفسيَّة عالية، ولكنها لا تسمح بتبادل تياري مُتعاكس.

8-49 الخياشيم، والتَّنفس الخلوي، وأجهزة القصبات الهوائية

الخياشيمُ Gills امتداداتٌ نسيجيَّةٌ مُتميِّزةٌ تندفع نحو الماء. يمكن أن تكون الخياشيم بسيطة، كما في بثرات شوكيات الجلد (انظر الشكل 49-19 جـ)، أو معقدة، مثل الخياشيم كثيرة الالتواءات في الأسماك (الشكل 49-19 هـ). إنَّ مساحة سطح الخياشيم الكبيرة التي يتم عبرها الانتشار مكَّنت المخلوقات الحية البحرية من استخلاص كمية أكسجين من الماء أكبر بكثير من الكمية التي يمكن أخذها عن طريق الجلد وحده. في هذا الجُزء، سنُركِّز على الخياشيم الموجودة في الحيوانات الفقرية.

تؤدي السطوح الرَّطبة دورًا في تبادُل الغازات في بعض الفقريات واللافقريات. يشكّل تبادُل الغازات عبر الجلد إستراتيجية شائعة في كثير من البرمائيات، ومفصليات الأرجل التي تعيش على اليابسة، مثل الحشرات التي طوَّرت نظام قصبات هوائية يسمح بتبادُل الغازات عبر هيكلها الخارجي الصلب.

الخياشيم الخارجية موجودة في الأسماك والبرمائيات غير النَّاضجة

الخياشيم الخارجية ليست موجودة داخل تراكيب الجسم. من الأمثلة على الفقريات التي تحتوي على الخياشيم الخارجية يرقاتُ كثير من الأسماك والبرمائيات، وكذلك في برمائيات مثل السلمندر، الذي يُحافظ على صفات اليرقات طول مدة حياته.

إحدى مساوئ الخياشيم الخارجية أن عليها الاستمرار في الحركة لكي تبقى على اتصال مع الماء الغني بالأكسجين. إنَّ الخياشيم كثيرة التَّشعب تقاوم هذه الحركة، جاعلةً هذا النَّوع من التَّنفس غير فعّال إلا في الحيوانات الصغيرة. ومن المساوئ أيضًا، سهولة التَّلف، إذ إنَّ الخياشيم الخارجية تمتلك نسيجًا طلائيًّا رقيقًا لتبادُل الغازات.

الحُجرات الخيشومية تحمي الخياشيم في بعض اللافقريات

طوَّرت أنواع أُخرى من الحيوانات البحرية حجرات خيشومية *Branchial chambers*، تضخّ الماء فوق الخياشيم الساكنة. يفتح تجويف العباءة الدَّاخلي للرَّخويات نحو الخارج وهو يحتوي على الخياشيم. ويُسبِّب انقباضُ الجدار العضلي لتَّجويف العباءة جرَّ المياه إلى الدَّاخل، ومن ثَمَّ طرحها.

في القشريات، تقع الحجرة الخيشومية بين الجسم والهيكل الخارجي الصلب للحيوان. تحتوي هذه الحجرة على الخياشيم، وتفتح إلى السطح تحت الأطراف. وتُسبِّب حركة الأطراف سحب الماء عبر هذه الحجرات، ومن ثم تولِّد تيارًا فوق الخياشيم.

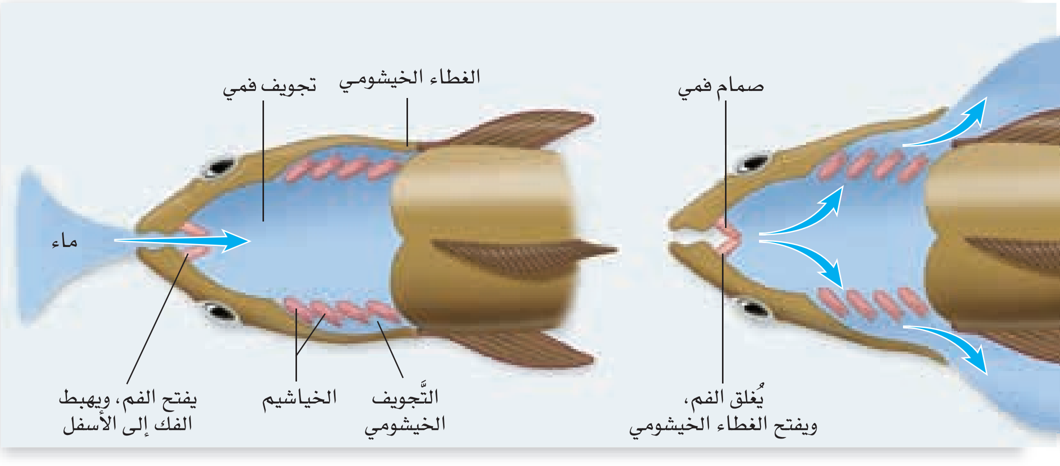
خياشيم الأسماك العظميَّة مُغطّاة بالغطاء الخيشومي

تقع الخياشيم في الأسماك العظمية بين التجويفين الفمي، والخيشومي الذي يحتوي على الخياشيم (الشكل 49-20). يعمل هذان التَّجويفان مثل مضختين تتمدَّدان بشكل متبادل لتُحرك الماء إلى الفم، وعبر الخياشيم، ثم إلى خارج السمكة من خلال فتحة **الغطاء الخيشومي Operculum**.

تمتلك بعض الأسماك العظمية التي تسبح باستمرار، مثل أسماك التونا، غطاء خيشوميًا غير مُتحرك. تسبح هذه الأسماك وفمها مفتوح جزئيًّا، دافعة الماء بشكل مستمر فوق الخياشيم، وتُعرف هذه العمليةُ التهوية بالقوة *Ram ventilation* الشكل 49-20). على الرغم من ذلك، تمتلك مُعظم الأسماك العظمية غطاء خيشوميًا مرنًا. مثل، سمك الشَّك، وهو سمك يُمسك و"يعلق" على ظهر سمك القرش وكتفيه. يستخدم هذا السمك التهوية بالقوة عندما تكون أسماك القرش سابحة، ولكنه يضخّ الماء عن طريق الأغطية الخيشومية عندما يتوقف سمك القرش عن السِّباحة.

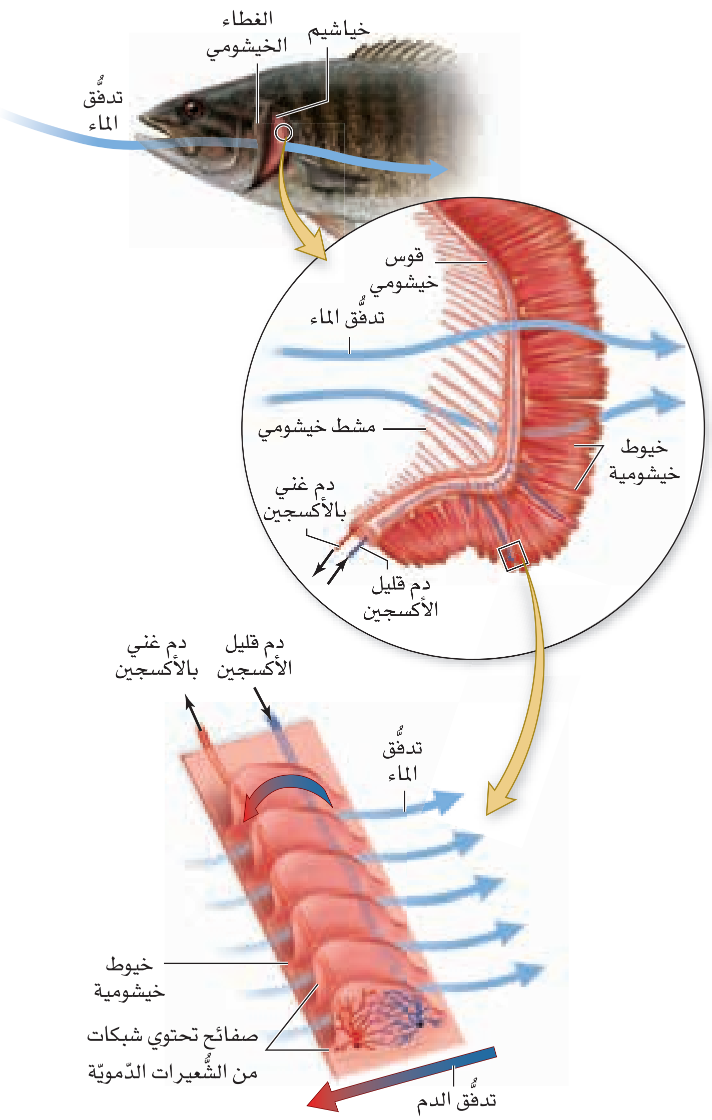
هناك أربعة **أقواس خيشومية Gill arches** على كلّ جانب من رأس السمكة. كلّ قوس يتكون من صفين من الخيوط الخيشومية، ويحتوي كلّ خيط من هذه الخيوط على صفائح غشائية رقيقة، تبرز إلى الخارج في مسار تدفُّق الماء (انظر الشكل 49-21). يمرّ الماء عبر هذه الصفائح في اتجاه واحد.

في كلّ صفيحة، يمر الدَّم مُعاكسًا لاتجاه حركة الماء. يدعى هذا التَّرتيبُ **تَدَفُّقَ التَّيار المُتعاكس Countercurrent flow**، يعمل هذا التَّرتيب على زيادة (بأقصى حد) نسبة الأكسجين في الدَّم عن طريق زيادة فرق تركيز الأكسجين على طول مسار الانتشار، فتزيد Δp في قانون (فِك) للانتشار. الفائدة العائدة من هذا التَّرتيب مُوضحة في (الشَّكل 49-22. أ). يضمن تدفق التَّيار المُتعاكس أنَّ يبقى فرق تركيز الأكسجين بين الدَّم والماء المُحيط قائمًا على طول الصفيحة الخيشومية. يسمح هذا للأكسجين باستمرار الانتشار على طول الصفيحة، ولهذا يكون للدَّم الذي يغادر الخياشيم تركيزٌ مرتفعٌ للأكسجين، وهو قريب من تركيز الأكسجين الموجود بالماء الدَّاخل إلى الخياشيم.



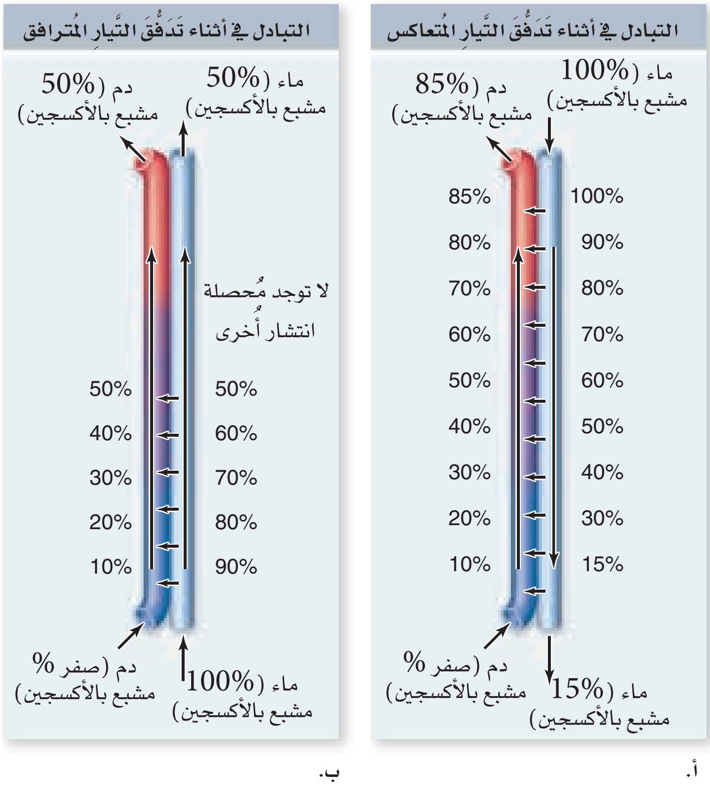
الشَّكل 49-20

كيف تتنفَّس الأسماك العظمية. تقع الخياشيم بين التَّجويفين: الفمي والخيشومي. يحدث التَّنفس على مرحلتين. يفتح الصِّمام الفمي، ويهبط الفك إلى الأسفل، ساحبًا الماء إلى التَّجويف الفمي، في حين يكون التَّجويف الخيشومي مُغلقًا. بعد ذلك، يُغلق صمامُ الفم، ويُفتح الغطاءُ الخيشومي، دافعًا الماء عبر الخياشيم إلى الخارج.



الشكل 49–21

تركيب الخياشيم في الأسماك. يمر الماء عبر القوس الخيشومي فوق الخيوط (من اليسار إلى اليمين في الرَّسم). يمر الماء دائمًا عبر الصفائح في الاتجاه المُعاكس لاتجاه تدفُّق الدَّم من خلال الصفائح. إنَّ نجاح عمل الخياشيم يعتمد على التَّدفُّق المُتعاكس لتيار الدَّم والماء.



الشكل 49–22

التَّبادُل التَّياري المتُعاكس. تسمح هذه العملية بتحميل الدَّم بالأكسجين بشكل فعّال جدًا. عندما يتدفق الدَّم والماء في اتجاهين مُتعاكسين (أ)، يكون الفرق الأولي في تركيز الأكسجين بين الدم والماء قليلًا، لكنه كافٍ لانتشار الأكسجين من الماء إلى الدم. وكلما زاد انتشار الأكسجين إلى الدم، يرتفع تركيز الأكسجين فيه، يُقابل الدَّم ماء يمتلك تركيزًا أعلى من الأكسجين. عند كلّ نقطة، يكون تركيز الأكسجين أعلى في الماء، ولهذا يستمر تدفُّق الأكسجين من الماء إلى الدَّم. في هذا المثال، يحتوي الدَّم تركيزًا من الأكسجين يبلغ 85%. عندما يتدفق الماء والدَّم في الاتجاه نفسه (ب)، ينتشر الأكسجين من الماء إلى الدَّم بسرعة في البداية، لكن بعد ذلك يقلّ معدل الانتشار كلما انتشار الأكسجين من الماء إلى الدَّم، حتى يتساوى تركيز الأكسجين في الماء والدَّم في النهاية. في هذا المثال، لا يزيد تركيز الأكسجين في الدَّم على 50%.

إذا كان اتجاه حركة الماء والدَّم نفسه، فإنَّ التدفُّق يكـون مُترافقًا *Concurrent* (الشكل 49–22ب). في هذه الحالة، يقل فرق التَّركيز على طول الصفيحة الخيشومية بشكل سريع حالما يفقد الماء الأكسجين للدَّم، ولهذا فإنَّ مُحصلة انتشار الأكسجين تقلّ، ثم تتوقف عندما تصل إلى مرحلة الاتزان.

تُعَدُّ خياشيم الأسماك من أكثر الأعضاء التَّنفسية فعالية، بسبب وجود تبادل الغازات عن طريق التَّيار المُتعاكس.

يحتاج التَّنفس عبر الجلد إلى ترطيبه بشكل مستمر

للأكسجين وثاني أكسيد الكربون القدرةُ على عبور الجلد في بعض الفقريات (انظر الشَّكل 49–19 ب). في معظم الأحيان، تكون هذه الفقريات بحرية، مثل البرمائيات وبعض السَّلاحف، وتمتلك نسيجًا طلائيًّا عالي التَّروية الدّمويّة. تُسمّى عمليةُ تبادل الأكسجين وثاني أكسيد الكربون عبر الجلد **التَّنفسَ الجلديَّ Cutaneous respiration**. في البرمائيات، يُعَدُّ التَّنفس الجلدي مساعدًا لعمل الرئتين. وعلى الرغم من بعض الحالات غير الشائعة، فإنَّ بعض برمائيات اليابسة، مثل السلمندر، تعتمد على التَّنفس الجلدي بشكل كامل.

من بين الزواحف البحرية، تستطيع السَّلاحف ذات الغطاء اللِّين أن تغمر نفسها في رواسب النَّهر ساعات عدة دون أن تستخدم التَّهوية الرِّئوية. في هذا المستوى القليل من النَّشاط، يقدّم التَّنفس الجلدي الأكسجين الكافي للأنسجة. تستخدم مُتزلجات البرك الشائعة كذلك التَّنفس الجلدي ليساعدها على البقاء مغمورة. في فصل الشتاء، تستطيع هذه السلاحف البقاء مغمورة في الماء أيامًا عدة دون حاجة إلى تنفّس الهواء.

نظام القصبات الهوائية الموجودة في مفصليات الأرجل

ليس لمفصليات الأرجل عضو تنفسي واحد. فالجهاز التّنفسيّ لمعظم مفصليات الأرجل التي تعيش على اليابسة يتكون من قنوات صغيرة، مُتشعبة مُبطنة بمادة الكيوتيكل تُسمّى **القصبات الهوائية Tracheae** (انظر الشكل 49-19 د). هذه القصبات، تتشعب في النهاية إلى **قُصيبات هوائية دقيقة Tracheoles** جدًا، وهي سلسلة أنابيب تنقل الغازات إلى جميع أجزاء جسم مفصليات الأرجل. تكون هذه القُصيبات الهوائية على اتصال مُباشر مع الخلايا، وينتشر الأكسجين مباشرة عبر الغشاء الخلوي للخلايا.

يدخل الهواء إلى القصبات الهوائية من خلال فتحات مُتخصِّصة في الهيكل الخارجي تُسمّى **الفتحات التَّنفسية Spiracles**. تُفتحُ هذه الفتحات وتُغلقُ في معظم مفصليات الأرجل التي تعيش على اليابسة عن طريق صمامات. إنَّ القدرة على إغلاق هذه الفتحات التَّنفسية للتَّقليل من فقدان الماء كان من أهم التَّكيفات التي سَهَّلت عملية غزو هذه المخلوقات لليابسة.

الخياشيمُ تراكيب كثيرةُ التَّقسيمات لتسمح بزيادة مساحة السَّطح الذي يتم من خلاله التَّبادُل. في خياشيم الأسماك العظمية، يتدفق الدَّم في اتجاه مُعاكس لتدفُّق الماء. تدفُّق التيار المتعاكس هذا يُعظّم تبادل الغازات، جاعلًا خياشيم الأسماك من أكثر الأعضاء التَّنفسية كفاءة. تعتمد بعض البرمائيات على التَّنفس الجلدي، وخاصة وهي في طور اليرقة. في مفصليات الأرجل، سمح تطور نظام القصبات الهوائية المزود بفتحات تنفسية بإجراء تبادل الغازات على الرغم من وجود الهيكل الخارجي وسمح لها بغزو اليابسة.

9-49 الرئتان

على الرغم من الكفاءة العالية للخياشيم بوصفها أعضاء تنفسية في البيئة البحرية، فإنها استُبدِلَت في الحيوانات التي تعيش على اليابسة لسببين رئيسين، هما:

1. **الهواء أقل دعامة من الماء.** لا تمتلك الصفائح الخيشومية دعامة بنائية قوية؛ لذا تعتمد على الماء من أجل ذلك. فإذا أخرجت الأسماك من الماء، على الرغم من وجود الأكسجين، فإنها تختنق بسرعة؛ لأنَّ الخياشيم تُصبح كتلة من الأنسجة. على العكس من ذلك، تستطيع الممرات الدَّاخلية مثل القصبات الهوائية والرئتين البقاء مفتوحة، حيث تمتلك هذه الأجسام التَّراكيب الدِّعامية التَّركيبية اللازمة.
2. **تبخر الماء.** عادةً ما يكون الهواء غير مشبع ببخار الماء، إلا بعد هطل المطر مُباشرة. ولهذا، فإنَّ المخلوقات الحية التي تعيش على اليابسة تفقد الماء باستمرار إلى الجو. تمتلك الخياشيم مساحة سطح كبيرة تجعلها تفقد كمية كبيرة من الماء.

تُقلِّل **الرِّئة Lung** هذا التَّبخر، حيث تُمرِّر الهواء إلى ممرات أُنبوبية مُتشعبة. إنَّ نظام القصبات الهوائية في مفصليات الأرجل يستخدم أيضًا الأنابيب الدَّاخلية للتَّقليل من التَّبخر.

يتشبَّع الهواء المار في الممرات التَّنفسية ببخار الماء قبل أن يصل إلى المناطق الدَّاخلية للرِّئة. في هذه المناطق، يوجد غشاء رطب رقيق يسمح بعملية تبادُل الغازات. باستثناء الطيور، تستخدم الفقرياتُ التي تعيش على اليابسة جميعها مجموعةً مُتجانسة من الغازات التي تلامس سطوح التبادُل الغازي. على العكس من مرور الماء في اتجاه واحد الذي يُعدّ فعّالًا جدًا في الخياشيم، فإنَّ الغازات تمر إلى الرِّئتين، ومنهما عبر الممرات الهوائية نفسها، أي نظام التدفُّق ثنائي الاتجاه. تمتلك الطيور جهازًا تنفسيًّا استثنائيًّا، وسنرى ذلك لاحقًا.

التَّنفس بالهواء يستفيد من الضَّغط الجزئي للغازات

يحتوي الغاز الجاف على 78.09% نيتروجين، و20.95% أكسجين، و0.93% آرجون وغازات خاملة أُخرى، و 0.03% ثاني أكسيد الكربون. تجعل تيارات الحمل الحراري الجو مُحافظًا على ثبات هذه التَّركيبة لارتفاع يصل إلى 100 كم على الأقلّ، على الرغم من أنَّ كمية هذه الغازات (عدد الجزيئات) في الهواء تقلّ كلما ارتفعنا إلى الأعلى (الشكل 49-23).

وبسبب وجود قوة الجاذبية، فإنَّ الهواء يُشكل ضغطًا للأسفل. يُستخدم جهاز مقياس الضَّغط لقياس ضغط الهواء، حيث القيمة 760 ملم زئبقي هي مقدار ضّغط الهواء عند سطح البحر. كذلك يُعرف هذا الضغط بأنه يساوي **ضغطًا جويًا واحدًا 1 atmosphere** (1 atm).

يُسهم كلّ نوع من الغازات في المجموع الكلي للضَّغط الجوي بحسب نسبة مجموع الجزيئات الموجودة. ويُسمّى الضغط الذي يُسهم به غاز ما **الضَّغط الجزئي Partial pressure**، ويُشار إليه بـ P_{N_2}، P_{O_2}، P_{CO_2}، وهكذا. يكون الضَّغط الجزئي لـ N_2، O_2، CO_2 عند مستوى سطح البحر، كما يأتي:

$P_{N_2} = 760 \times 79.02\ \% = 600.6$ ملم زئبقي

$P_{O_2} = 760 \times 20.95\% = 159.2$ ملم زئبقي

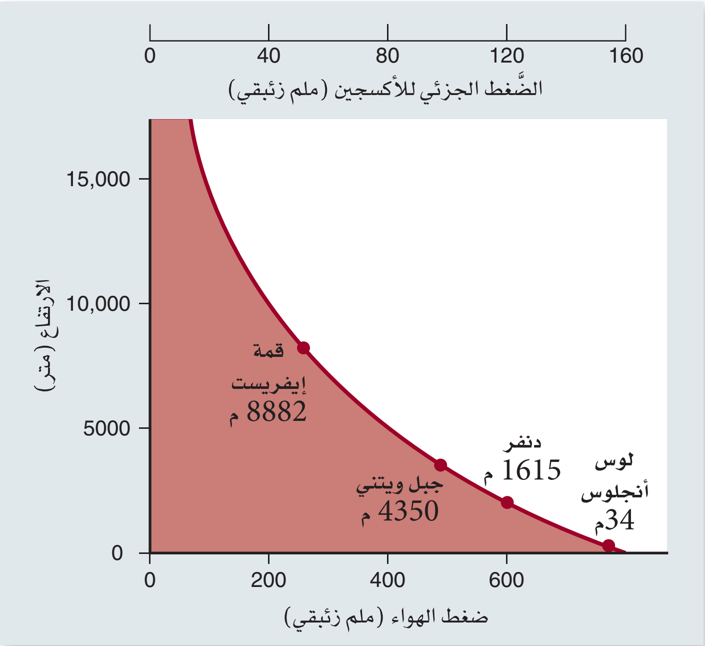
$P_{CO_2} = 760 \times 0.03\% = 0.2$ ملم زئبقي

لا يعيش الإنسان مدة طويلة على ارتفاعات أعلى من 6000م. وعلى الرغم من أنَّ الهواء هناك يحتوي على20.95% أكسجين، فإنَّ الضَّغط الجوي هو 380 ملم زئبق تقريبًا، ولهذا يكون P_{O_2} 80 ملم زئبق (380 × 20.95%)، وهذه نصف كمية الأكسجين المُتوافرة عند سطح البحر.

في الأجزاء القادمة، سوف نصف التَّنفس في الفقريات التي تمتلك رئة، مبتدئين بالزَّواحف والبرمائيات. وسنُلخص بعد ذلك الرِّئتين في الثدييات، والرِّئتين في الطيور التي تكيَّفت وتخصَّصت بشكل كبير.

رئاتُ البرمائيات والزَّواحف امتداداتٌ مُتخصِّصةٌ من القناة الهضمية

رئات البرمائيات تُشكل ما يُشبه كيسًا يبرز من القناة الهضمية (الشكل 49-24). على الرغم من احتواء السَّطح الدَّاخلي لهذه الأكياس على انثناءات، فإن مساحة السَّطح المُتوافرة لعملية التبادُل في البرمائيات أقلُّ من مساحة السَّطح في رئات الفقريات الأخرى التي تعيش على اليابسة. تتصل كلّ رئة في البرمائيات بالجزء الخلفي من تجويف الفم، أو البلعوم، ويتحكم صمام، يُدعى المزمار، في فتح الممر من هذه الأجزاء إلى الرئة وإغلاقه.



الشكل 49–23

العلاقة بين ضغط الهواء والارتفاع فوق مستوى سطح البحر. ضغط الهواء عند المرتفعات العالية (عند قمم الجبال) أقل بكثير مما هو عند مستوى سطح البحر. عند قمة جبل إيفريست، أعلى جبل في العالم، يبلغ ضغط الهواء ثلث ما هو عند سطح البحر.

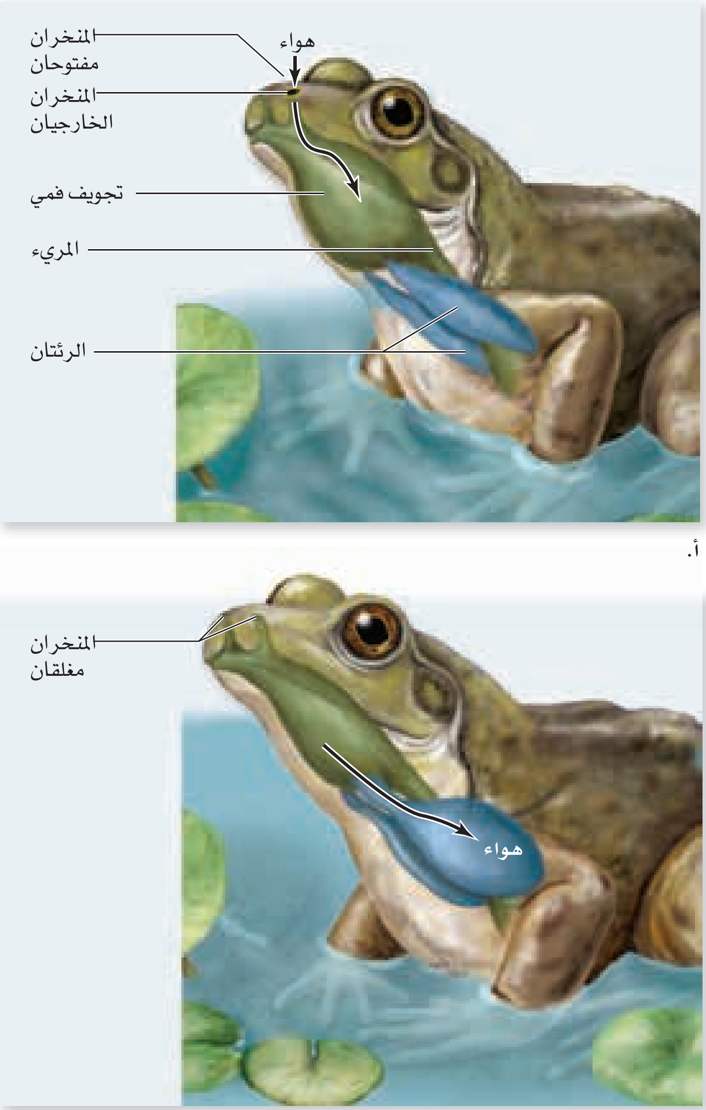
استقصاء

ما الفرق في نسبة أكسجين الجو بين قمة إيفريست وجبل ويتني؟

تتنفس البرمائيات بطريقة تختلف عن الفقريات الأُخرى التي تعيش على اليابسة. تجبر البرمائيات الهواء على الدُّخول إلى رئاتها؛ حيث تعمل على ملء تجويف الفم بالهواء (الشكل 49–24 أ)، وتغلق فمها وفتحتي الأنف لديها، ومن ثم تقوم برفع سقف تجويف الفم. هذا يجعل الهواء يندفع إلى الرِّئتين بطريقة مُشابهة لاستخدام أسطوانة الغاز المضغوط في ملء بالون (الشكل 49–24 ب). ويُسمّى هذا التَّنفس طريقة **الضَّغط الموجب Positive pressure breathing**؛ في الإنسان، يشبه ذلك عملية إدخال الهواء بقوة إلى رئتي شخص ما عن طريق عمل التّنفس الاصطناعي عن طريق الفم.

الزَّواحف التي تعيش على اليابسة تمتلك جلدًا جافًّا، قاسيًا، وحرشفيًّا لا يمنع فقط الجفاف، لكنه يمنع التَّنفس الجلدي، الذي تستخدمه كثير من البرمائيات كذلك. توسِّع الزَّواحف أقفاصها الصدرية عن طريق انقباضات عضلية. يُنشئ هذا الأمر نقصًا في الضغط داخل رئاتها مقارنة مع الجو المحيط بها، إنَّ الضَّغط الجوي العالي من الخارج يدفع الهواء إلى داخل رئات هذه الحيوانات. هذا النوع من التَّهوية يُسمّى التَّنفس بطريقة **الضَّغط السلبي Negative pressure breathing** حيث «يُسحب» الهواء إلى داخل الحيوان بدلًا من أن «يُدفع».

تمتلك رئات الزَّواحف مساحة سطح أكبر من رئات البرمائيات، ولهذا تُعَدُّ فعاليتها أكبر في تبادل الغازات. إنَّ التّنفس الجلدي، قد يحدث، مع ذلك، في بعض الزَّواحف، مثل أفاعي البحر.



الشكل 49–24

رئتا البرمائيات. كلّ رئة لهذا الضفدع هي امتداد للقناة الهضمية، وتعبأ بالهواء عن طريق تكوين ضغط موجب في التَّجويف الفمي. أ. يتمدَّد التَّجويف الفمي ويتدفَّق الهواء من خلال فتحات الأنف. ب. تُغلق فُتحتا الأنف، وينضغط (ينكمش) تجويف الفم، وهذا يُحدث ضغطًا موجبًا يُستخدم لملء الرئتين. تفتقر الرئة في البرمائيات إلى التَّراكيب الموجودة في رئات الحيوانات الفقرية الأُخرى التي تعيش على اليابسة والتي تعطيها مساحة سطح كبيرة لتبادل الغازات، ولهذا فهي ليست فعّالة مثل رئات الفقريات الأُخرى.

الرِّئتان في الثَّدييات زادت مساحة السَّطح بشكل كبير

الحيوانات داخلية الحرارة، مثل الطُّيور والثَّدييات، تمتلك مُعدلًا عاليًا ومستمرًّا من عمليات الأيض. تمتلك هذه المجموعات من الفقريات أجهزة تنفُّسية مُعقَّدة وذات كفاءة عالية مُقارنة مع الحيوانات ذات الدَّم البارد. إنَّ تطور هذه الأجهزة جاء ليلبي الطَّلب الزَّائد على التَّنفس الخلوي في هذه الحيوانات ذات الدَّم الحار.

تحتوي رئتا الثَّدييات على ملايين الحويصلات الهوائية **Alveoli**، وهي أكياس صغيرة تتجمع مثل قطوف العنب (الشكل 49-25). يزوِّد هذا كلّ رئة بمساحة سطح كبيرة لتبادُل الغازات. تتكون كلّ حويصلة هوائية من نسيج طلائي يبلغ سمكه خليّة واحدة، ويُحاط بالشُّعيرات الدّمويّة التي تمتلك جدارًا سمكه طبقة واحدة من الخلايا أيضًا. ولهذا، فإنَّ المسافة d التي تقطعها الغازات قليلة جدًا؛ فقط 0.5 – 1.5 ميكرومترًا.

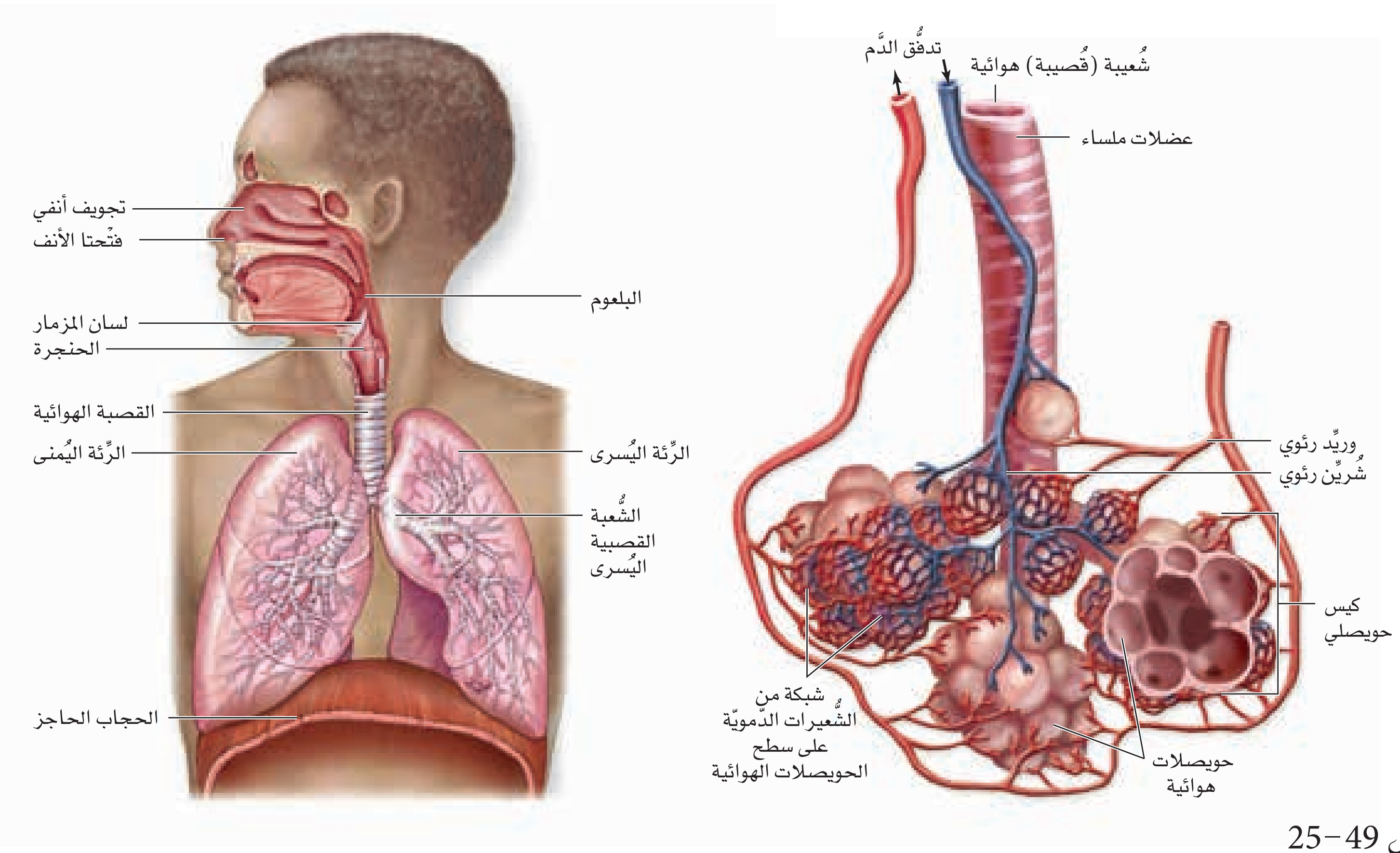
يُؤخذ الهواء عن طريق الفم والأنف، ثم يمر إلى البلعوم، ومن ثم إلى **الحنجرة Larynx** (صندوق الصوت)، بعد ذلك يمر الهواء من خلال فتحة في الحبال الصوتية، تُسمّى المزمار *Glottis*، إلى أنبوب مدعم بحلقات غضروفية لها شكل حرف C، تُسمّى **القصبة الهوائية Trachea**. تُستخدم القصبة الهوائية في الفقريات وفي مفصليات الأرجل لتُشكِّل الأنابيب التَّنفسية. تتشعَّب القصبة الهوائية في الثدييات إلى **شعبتين هوائيتين Bronchi**: يُمنى ويُسرى، تدخل كلّ منهما إلى رئة، ومن ثم تتفرع إلى **شعيبات هوائية Bronchioles** توصل الهواء إلى الحويصلات الهوائية.

تُحاط الحويصلات الهوائية بشبكة كبيرة من الشُّعيرات الدّمويّة. يحدث معظم التَّبادُل بين الهواء والدَّم عبر جدران الحويصلات الهوائية. إنَّ تشعُّب القصبات الهوائية، ووجود عدد كبير من الحويصلات الهوائية زاد من مساحة السَّطح كثيرًا بالمقارنة مع البرمائيات والزَّواحف. في الإنسان، هناك ما يُقارب 300 مليون حويصلة هوائية في كلّ رئة، ومجموع مساحة السطح الموجودة لعملية الانتشار أكثر من 80 م^2، أو ما يُعادل 42 مرة مساحة سطح الجسم. وستُناقش تفاصيل عملية التَّبادُل بين الشُّعيرات الدّمويّة والحويصلات الهوائية في الأجزاء المقبلة.

جهازُ التَّنفسِ في الطُّيور جهازُ تدفُّق عالي الكفاءة

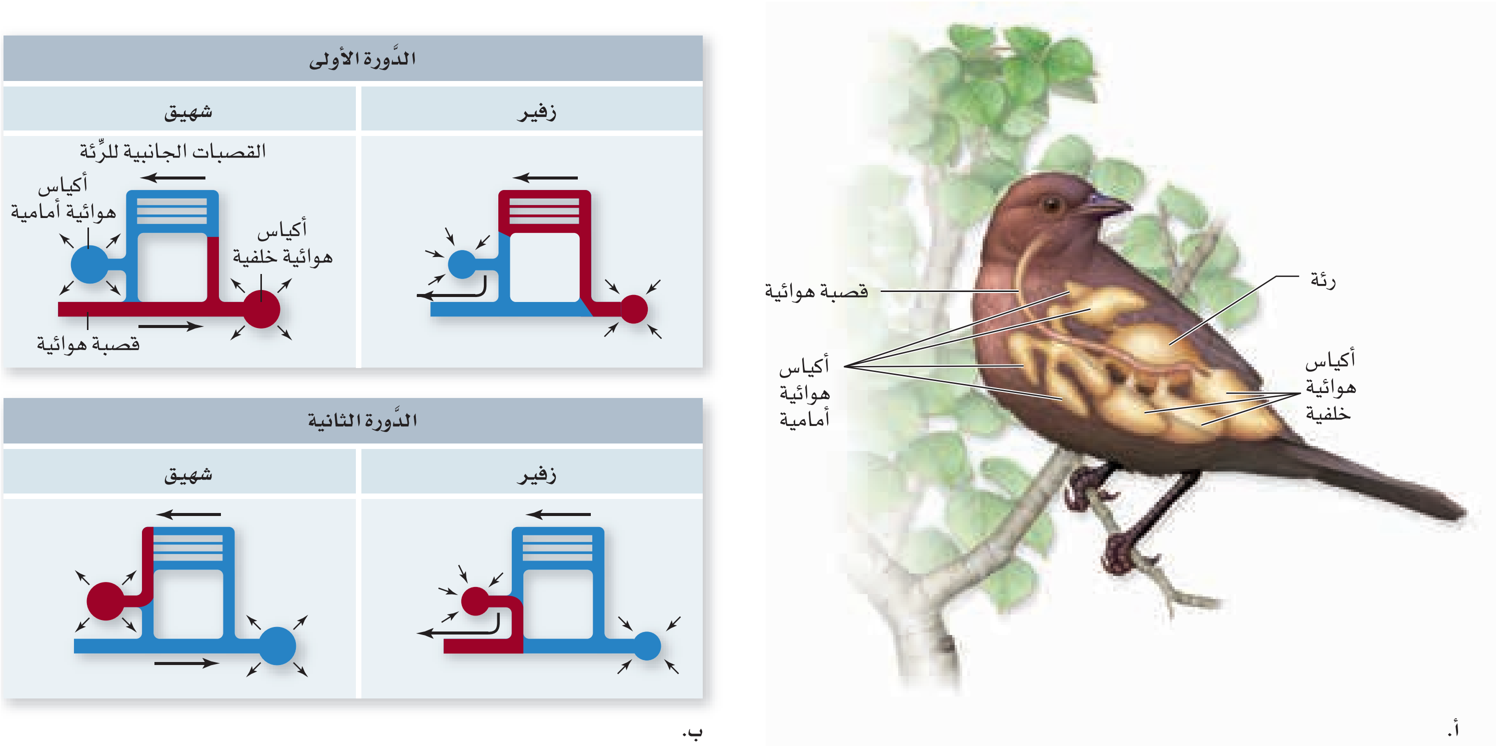
الجهاز التّنفسيّ في الطُّيور ذو تركيب فريد، إذ يزود الطُّيور بتنفس أكثر فاعلية مُقارنة مع الفقريات الأُخرى على اليابسة، وبصورة تختلف عما هو عليه الحال في رئة الثَّدييات التي تنتهي بحويصلات هوائية مُغلَقة النِّهايات. تدفع الرئة في الطيور الهواء إلى أوعية هوائية مُتعدِّدة صغيرة تُسمّى **القصبات الجانبية Parabronchi**، التي يحدث فيها تَّبادُل للغازات. يمرُّ الهواء من خلال هذه القصبات الجانبية في اتجاه واحد فقط. هذا شبيه بمرور الماء في اتجاه واحد من خلال الخياشيم في الأسماك.

في الفقريات الأُخرى التي تعيش على اليابسة، يختلط الهواء النَّقي الدَّاخل مع الهواء «القديم»، الأفقر بالأكسجين المتبقي من عملية التَّنفس السابقة. لا تُفرِّغ الرئتان في البرمائيات، والزواحف، والثَّدييات محتوياتِها من الغازات بشكل كامل. أما في الطُّيور، فالهواء النقي فقط هو الذي يدخل إلى القصبات الجانبية، ويخرج الهواء «القديم» من طريق آخر. إنَّ هذا الاتجاه الأُحادي في تدفُّق الهواء يحدث بسبب وجود الأكياس الهوائية الأمامية والخلفية التي تُميِّز الطُّيور (الشكل 49-26 أ). عندما يتم أخذ الهواء في أثناء الشَّهيق، فإنَّ هذه الجيوب تتمدد وتمتلئ بالهواء، وعندما يحدث الزَّفير، فإنها تنضغط (تنقبض) دافعةً الهواء إلى الرِّئتين.



الشكل 49-25

الجهاز التّنفسيّ للإنسان وتركيب الرِّئة في الثَّدييات. تمتلك رئتا الثَّدييات مساحة سطح كبيرة بسبب امتلاكها ملايين الحويصلات الهوائية التي تتجمع عند نهايات القُصيبات الهوائية. يعمل هذا على تبادُل الغازات بشكل فعّال مع الدَّم.



الشكل 49–26

كيف تتنفَّس الطيور. أ. تمتلك الطيور جهازًا من الأكياس الهوائية، مُقسّمًا إلى مجموعتين: أمامية وخلفية، وهي تمتّد بين الأعضاء الدَّاخلية وفي العظام. ب. يحدث التَّنفس عبر دورتين: في الأولى، يُسحب هواء الشَّهيق (مُبيَّن باللّون الأحمر) من القصبة الهوائية إلى الأكياس الهوائية الخلفية، ومن ثم يحدث له إخراج (زفير) إلى الرِّئتين. وفي الدَّورة الثانية يُسحب الهواء من الرِّئتين إلى الأكياس الهوائية الأمامية، ومن ثمَّ يحدث له إخراج (زفير) إلى الخارج عبر القصبة الهوائية. يكون مرور الهواء عبر الرئتين دائمًا في الاتجاه نفسه، من الخلف إلى الأمام (من اليمين إلى اليسار في هذا الرَّسم).

يحدث التَّنفس في الطُّيور على دورتين (الشكل 49-26 ب). تتضمن كلّ دورة شهيقًا وزفيرًا، لكن الهواء الذي يُؤخذ في الشَّهيق في الدَّورة الأولى لا يتم إخراجه حتى الدَّورة الثانية.

في حالة الشهيق، تتمدَّد الأكياس الهوائية الأمامية والخلفية، إلا أنَّ الهواء يدخل في حالة الشهيق هذه إلى الأكياس الخلفية فقط، وتمتلئ الأكياس الأمامية بالهواء المسحوب من الرِّئتين. في حالة الزَّفير، يخرج الهواء من الأكياس الهوائية الأمامية إلى خارج الجسم، أمّا الهواء فيخرج من الأكياس الهوائية الخلفية إلى الرئتين. تُعاد هذه العملية في الدَّورة الثانية.

إنَّ تدفُّق الهواء في اتجاه واحد يسمح بكفاءة تنفسيّة كبيرة: يتدفق الدَّم من خلال رئة الطُّيور بزاوية 90° بالنسبة إلى تدفُّق الهواء. هكذا تدفُّق عرضي التيار، ليس بفاعلية تدفق التيار المُتعاكس الذي يستخدم زاوية 180° في خياشيم الأسماك، على الرغم من أنَّ هذا النِّظام يمتلك القدرة الكبيرة على استخلاص الأكسجين من الهواء مُقارنة مع رئة الثَّدييات.

بسبب هذه التَّكيُّفات التَّنفسية، فإنَّ العصفور الدّوريّ يمكن أن يعيش على ارتفاع يقارب 6000 م، أمّا الفأر، الذي يملك كتلة الجسم نفسها ومُعدَّل الأيض نفسه كذلك، فإنه سيموت بسبب قلة الأكسجين في وقت قصير.

الفقريات التي تعيش على اليابسة تأخذ الهواء إلى رئتين تُشبه الأكياس تزوِّد هذه الفقريات بمساحة سطح كبيرة لتبادُل الغازات. يُساعد التَّنفس الجلدي على تبادل الغازات في بعض البرمائيات والزَّواحف المائية. يُعَدُّ الجهاز التَّنفسيّ في الطُّيور من أكثر الأجهزة كفاءة مُقارنة مع الفقريات الأُخرى التي تعيش على اليابسة، حيث يمتلك تدفقًا هوائيًا في اتجاه واحد يتقاطع مع تيار الدَّم المُتدفِّق بزاوية 90° في الرِّئتين.

10-49 تراكيب التَّهوية وآلياتها

يوجد ما يقارب 30 بليون شُعيرة دموية في كلّ رئة، أي نحو 100 شُعيرة دموية لكلّ حويصلة هوائية. لهذا، يمكن تخيُّل الحويصلة الهوائية على أنها فقاعة هوائية صغيرة جدًا يُغطّى سطحُها كلّه بالدَّم. يحدث تبادُل الغازات بسرعة كبيرة عند السَّطح البيني؛ بين الدَّم والحويصلات الهوائية.

يعود الدَّم من الدَّورة الجهازية، منزوعًا منه الأكسجين، ويمتلك ضغطًا جزئيًّا للأكسجين (P_{O_2}) يُقارب 40 مليمترًا زئبقيًّا. بالمقارنة، فإنَّ مزيج الغاز في الحويصلات الهوائية يملك ضغطًا جزئيًّا مقداره 105 مليمترات زئبقية تقريبًا. يؤدي هذا الاختلاف في ضغط الغازات، Δp، في معادلة (فِك)، المُقدَّر بـ 65 مليمترًا زئبقيًّا، إلى حركة الأكسجين نحو الدم. يُغادر الدَّم الرِّئتين، نتيجة هذا التبادل، بضغط جزئي للأكسجين مقداره نحو 100 مليمتر زئبقي. كما ترى، تقوم الرِّئتان بعمل فعّال، لكنه ليس كاملًا، من ناحية تزويد الدَّم بالأكسجين. هذه التَّغيرات في P_{O_2} للدَّم، وكذلك التغيُّرات في ثاني أكسيد الكربون في البلازما (يُشار إليها P_{CO_2})، موضَّحة في (الشكل 49-27).

تركيب الرِّئة ووظيفتها تدعم الدَّورة التَّنفسية

يُغطّى السَّطحُ الخارجي للرِّئة في الإنسان وثدييات أُخرى بغشاءٍ رقيق يُسمّى **غشاءَ الجَنْب الحشوي Visceral pleural membrane**، في حين يُبطن **غشاءُ الجنب الجداري Parietal pleural membrane** الجدارَ الدَّاخلي للتَّجويف الصدري. يُسمّى الفراغُ بين هذين الغشاءين **تجويفَ الجنب Pleural cavity**، وهو صغير جدًا وممتلئ بسائل. يعمل هذا السائل على التصاق الغشاءين مع بعضهما، ومن ثم ربط الرِّئتين مع التَّجويف الصدري بفعالية. تغلف أغشية الجنب كلّ رئة وحدها، حيث إنَّ انهيار إحدى الرِّئتين أو انفشاشها بسبب ثقب في الغشاء، لا يؤثر في الرئة الأخرى؛ لذا فإنها ستظل عاملة.

خلال عملية الشهيق، يزيد حجم التَّجويف الصدري من خلال انقباض مجموعتين من العضلات: عضلات بين الأضلاع الخارجية *Intercostal muscles* وعضلة الحجاب الحاجز *Diaphragm*. يؤدي انقباض عضلات بين الأضلاع الخارجية إلى ارتفاع الأضلاع، وتمدُّد القفص الصدري. أما انقباضُ الحجاب الحاجز، وهو صفيحة مُحدبة من العضلات المُخطَّطة تفصل التَّجويف الصدري عن التَّجويف البطني، فيُسبِّبُ انخفاضَ الحجاب الحاجز وجعله مستوي الشكل. يؤدي هذا إلى تمدد حجم التَّجويف الصدري والرئتين، وزيادة الضغط على الأعضاء في البطن، مُسببًا ما يُسمّى التَّهوية بتأثير الضَّغط السالب (الشكل 49-28 أ).

يمتلك البلعوم والرئتان درجة من المرونة؛ إنَّ تمدُّد هذه التَّراكيب خلال عملية الشهيق يضعها تحت شّد مرن. ارتخاء عضلات بين الأضلاع الخارجية والحجاب الحاجز يُنتج زفيرًا سببه إزالة الشّد المرن، سامحًا للبلعوم والرئتين بالارتداد إلى وضعهما قبل الشَّهيق. يمكنك إخراج كمية أكبر من الهواء عن طريق انقباض عضلات البطن، مثل ما يحدث خلال عملية نفخ بالون (الشكل 49-28 ب).

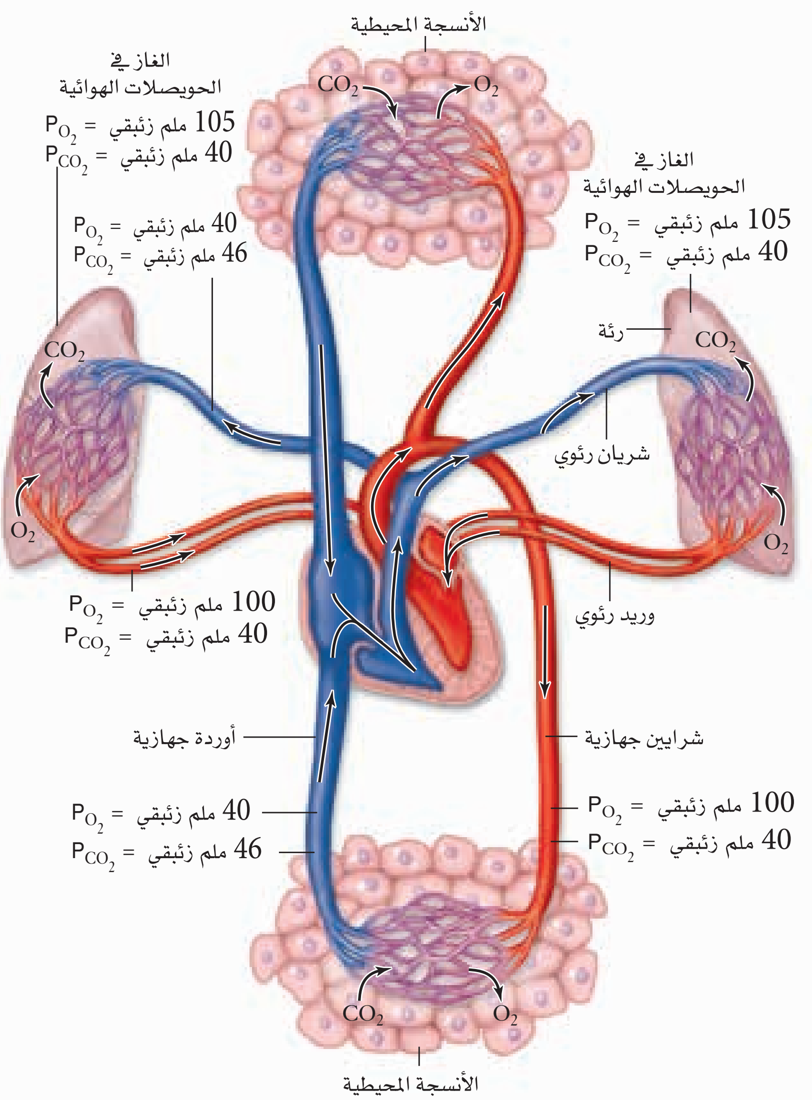
تعتمد فعالية التَّهوية على السِّعة الرِّئوية ومُعدل التَّنفس

تُستخدم مجموعة متنوعة من المُصطلحات لوصف التَّغيرات في حجم الرِّئة خلال عملية التَّنفس. في حالة الرَّاحة، يحرك الشَّخص في كلّ حركة تنفُّس ما يقارب 500 مل من الهواء إلى داخل الرئة وإلى خارجها، ويُسمّى هذا الحجم من الهواء حجم **المدّ والجزْر Tidal volume**. يبقى 150 مل من هذا الحجم في الممرات الأنبوبية (القصبة، والشُّعب القصبية، والقُصيبات)، حيث لا يحدث تبادل للغازات، تُسمّى هذه الممرات الحيز الميت التَّشريحي *Anatomical dead space*. يمتزج الغاز في هذه الممرات مع الغاز النَّقي خلال عملية الشَّهيق. هذا الاختلاط هو أحد الأسباب التي تجعل عملية التَّنفس في الثَّدييات ليست بكفاءة عملية التَّنفس في الطُّيور، حيث يمر الهواء في الرِّئتين في اتجاه واحد فقط.

تُسمّى الكميةُ العُظمى من الهواء التي يمكن إخراجها قسريًّا، بعد أقصى كمية من الهواء يمكن إدخالها قسريًّا **السِّعةَ الحيوية Vital capacity**. يبلغ مُعدَّل هذه السِّعة، في الرِّجال الشباب 4.6 لترات تقريبًا، وفي النِّساء الشابات نحو 3.1 لترات، هذه السِّعة مُهمة من النَّاحية الطِّبيّة؛ حيث يمكن أن يدل انخفاضها على وجود تلف في الحويصلات الهوائية في كثير من الأمراض الرِّئوية.

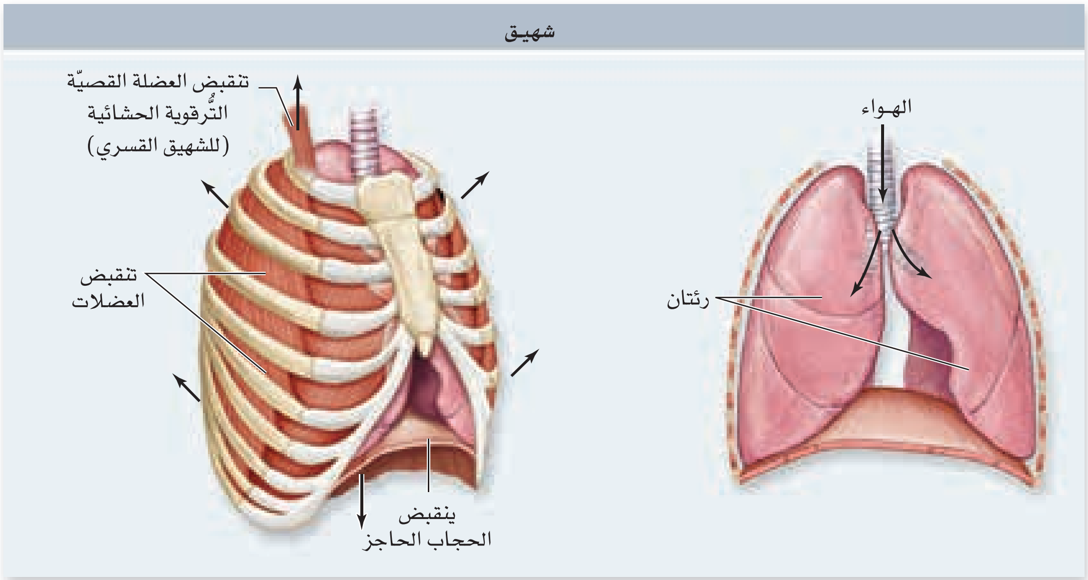
يُحافظ مُعدل التَّنفس وعمقه في العادة على P_{O_2} وP_{CO_2} ضمن معدلهما الطَّبيعي. إذا أصبح التَّنفس غير كافٍ للمحافظة على المُعدل الطبيعي لكمية الغازات في الدَّم (مثل زيادة P_{CO_2})، يوصف الشخص بأنه في حالة **نقص التَّهوية Hypoventilation**. وإذا زاد التَّنفس، ينخفض P_{CO_2} في الدَّم، ويوصف الشَّخص بأنه في حالة **زيادة التَّهوية Hyperventilation**.

لا تُعَدُّ زيادة التَّنفس التي تحدث خلال الإجهاد المُتوسط حالة زيادة تهوية؛ لأنَّ زيادة مُعدَّل التَّنفس وقوته يصاحبهما زيادة في مُعدَّل الأيض، ولهذا تبقى قياسات الغازات في الدَّم ضمن مُعدلها الطّبيعي. في الأجزاء المقبلة، سنصف كيف يُنظَّم التَّنفس ليبقى متوازيًا (متماشيًا) مع عمليات الأيض.

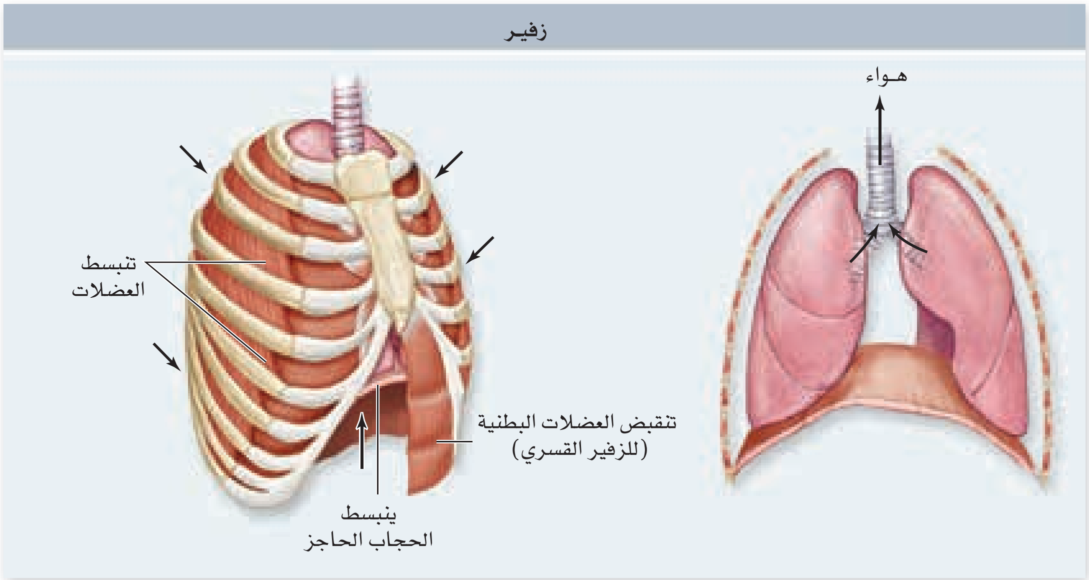


الشكل 49-27

تبادُل الغازات في الشُّعيرات الدَّمويّة في الرِّئة والدَّورة الجهازية. نتيجة لتبادل الغازات في الرِّئتين، تحمل الشَّرايين الجهازية الدَّم المحمل بالأكسجين والمحتوي على تركيز قليل من ثاني أكسيد الكربون. بعد تفريغ الأكسجين في الأنسجة، يصبح محتوى الدم من الأكسجين في الأوردة الجهازية منخفضًا، في حين يكون تركيز ثاني أكسيد الكربون عاليًا.



أ.



ب.

الشكل 49–28

كيف يتنفَّس الإنسان. أ. الشَّهيق. ينقبض الحجاب الحاجز، ويتمدد التَّجويف الصدري، يؤدي هذا إلى زيادة حجم التَّجويف والرِّئتين. نتيجة لزيادة حجم الرِّئتين، يدخل الهواء إلى الرِّئتين. ب. الزَّفير. يعود الحجاب الحاجز وجدار الصدر إلى مواقعهما السابقة بسبب المرونة، ويؤدي هذا إلى نقص حجم التَّجويف الصدري، وإخراج الهواء من الرِّئة إلى الخارج عبر القصبة الهوائية. لاحظ أنّه يمكن تُقوية الشهيق بانقباض عضلات تنفُّسية مُساعدة أُخرى (مثل العضلة القصيّة التّرقوية الحشائية)، ومن المُمكن تقوية الزَّفير بانقباض العضلات البطنية.

التَّهوية تحت سيطرة الجهاز العصبي

يبدأ كلّ شهيق عن طريق خلايا عصبية في مركز السّيطرة التّنفسية *Respiratory control center* الموجود في النُّخاع المُستطيل. تُنبّه هذه الخلايا العصبية عضلات الحجاب الحاجز وعضلات بين الأضلاع الخارجية للانقباض، ولهذا فهي تُسبِّب الشَّهيق. عندما تتوقف هذه الخلايا العصبية عن إرسال السّيالات، فإن العضلات تسترخي، ويحدث الزَّفير. وعلى الرغم من أنَّ عضلاتِ التَّنفس هيكليةٌ، فإنها تكون في العادة تحت سيطرة أوتوماتيكية. على الرغم من أنَّ هذه السيطرة يمكن التغلُّب عليها إراديًّا، في حالة نقص التَّهوية (التوقف عن التَّنفس) أو زيادتها.

يجب على الخلايا العصبية في النُّخاع المُستطيل أن تستجيب للتّغيرات في P_{CO2} و P_{O2} لتحافظ على الاتزان الدّاخلي. يمكن أن توضّح هذه الآلية بإيقاف التَّنفس لديك. هذه العملية تؤدي إلى ارتفاع مُباشر في تركيز ثاني أكسيد الكربون، ونقصان في مستوى الأكسجين. بعد وقت قصير، تُصبح الحاجة إلى التّنفس ضرورية بسبب هذه التَّغيُّرات في غازات الدَّم. إنَّ ارتفاع تركيز ثاني أكسيد الكربون في الدَّم، كما يدل عليه ارتفاع P_{CO2}، هو السبب الرّئيس المولِّد للتَّنفس، وليس انخفاض مستوى تركيز الأكسجين.

إنَّ ارتفاع P_{CO2} يُسبِّب زيادة في إنتاج حمض الكاربونيك (H_2CO_3)، الذي يدل على انخفاض درجة حموضة الدَّم وقاعديته. هذا الانخفاض يُسبِّب تنبيه الخلايا الحساسة للتغيُّرات الكيميائية في **الأجسام الأبهرية Aortic bodies والأجسام السُّباتية Carotid bodies**، الموجودة في الأبهر والشِّريان السُّباتي (الشكل 49–29 أ). تُرسل هذه المُستقبلات الطَّرفية سيالات عصبية إلى مركز التَّحكم التّنفسيّ، الذي يزيد بدوره مُعدَّل التَّنفس. يحتوي الدِّماغ أيضًا

على مُستقبلات كيميائية مركزية تُنشَّط بانخفاض درجة الحموضة في السائل الدِّماغي الشوكي (CSF) (الشكل 49-29 ب).

لا يستطيع الشَّخص إنجاز نقص التهوية بشكل إرادي مدة طويلة. حيث يُسبِّب هذا نقصًا في P_{CO_2} في البلازما، وزيادة درجة الحموضة فيها وفي السائل الدِّماغي الشوكي بسبب نقص التَّهوية الذي يثبِّط عمل رد الفعل المُسبِّب للتَّنفس. إنَّ زيادة التَّهوية تسمح للأشخاص بحبس أنفاسهم مدة طويلة، ليس بسبب زيادة الأكسجين في الدَّم، بل بسبب انخفاض مستوى ثاني أكسيد الكربون واحتياجه إلى وقت أطول ليتراكم، مُؤجِّلًا الحاجة إلى التَّنفس.

في الأشخاص الذين يملكون رئتين طبيعيتين، يُصبح P_{O2} مؤثرًا فعّالًا للتَّنفس فقط على المرتفعات، حيث يكون P_{O2} منخفضًا في الجو. تُعرف الأعراض التي تنجم عن نقص الأكسجين على المرتفعات بمرض الجبال، يتضمن هذا المرض شعورًا بالضَّعف، والصداع، والغثيان، والتقيؤ، وضعف في الوظائف العقلية. سببُ هذه الأعراض كلها انخفاضُ الضَّغطِ الجزئي للأكسجين، وتزول هذه الأعراض بإعطاء المريض الأكسجين اللازم.

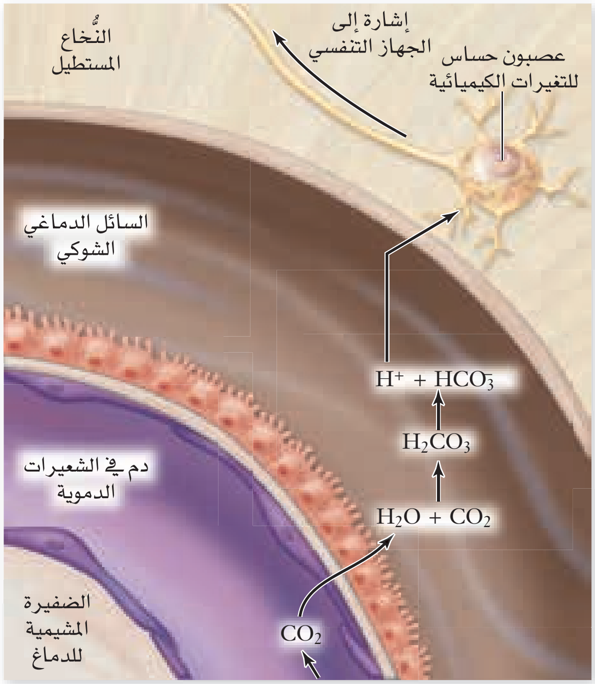
الأمراض التَّنفسية التي تعيق تبادُل الغازات

مرض الانسداد الرئوي المُزمن Chronic obstructive pulmonary disease

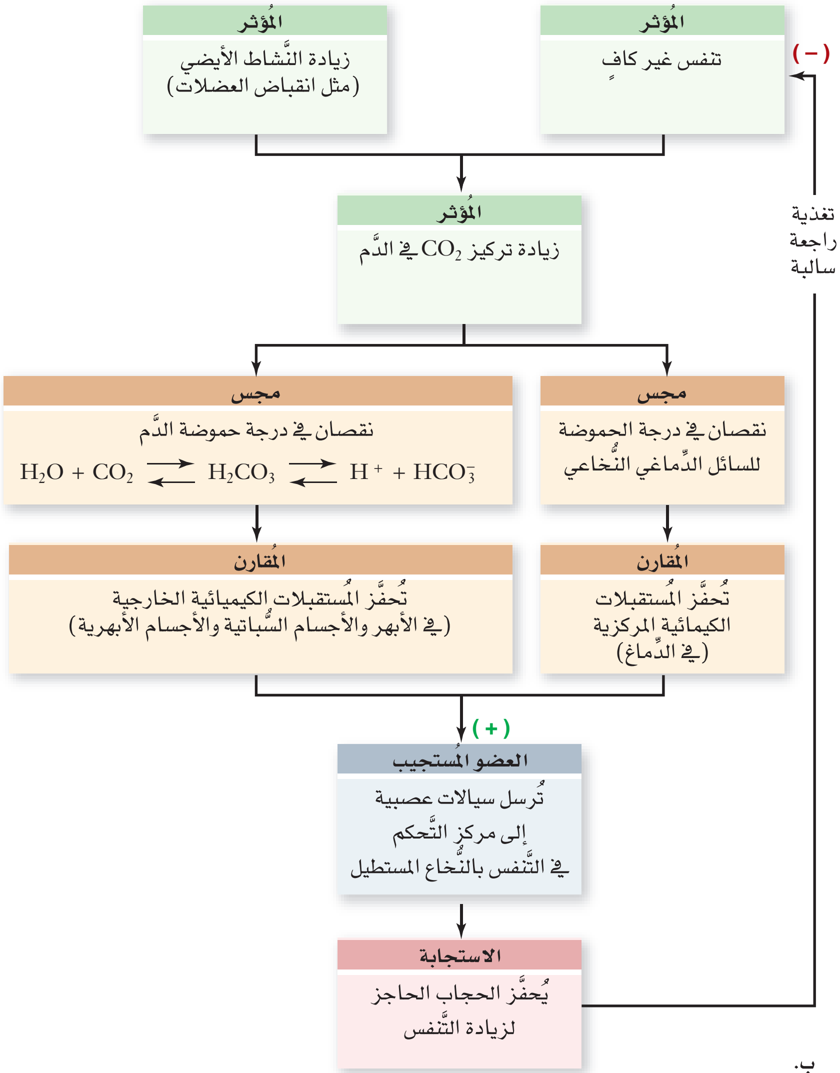
يشير هذا المصطلح إلى أي مرض يعمل على إغلاق مجرى الهواء مدة طويلة. من الأمراض الرَّئيسة التي تقع تحت هذه التَّسمية: الرَّبو، والالتهاب الشُّعَبي المُزمن، والإمفيزيما. في **الرَّبو Asthma**، تعمل المادة المُسبِّبة للحساسية على إفراز مادة الهستامين ومواد كيميائية أُخرى مُسببة للالتهاب. تسبب هذه المواد تضيُّقًا شديدًا للقصبات الهوائية، وتصل في بعض الأحيان إلى الاختناق. من الأنواع الأُخرى لأمراض الانسداد الرِّئوي المُزمن ما يكون سببه بشكل كبير التَّدخين، وتلوث الهواء، أو التَّعرض لهواء مُحمَّل بمواد مُهيِّجة للجهاز التَّنفسيّ.

الإمفيزيما *Emphysema* (انتفاخ الرئة)

في هذا المرض، تتحطَّم جدران الحويصلات الهوائية، وتصبح الرِّئة ذات حويصلات هوائية كبيرة لكن عددها قليل. وتصبح الرِّئة مُتليفة وقليلة المُرونة. تُفتح الممرات التَّنفسية بشكل مُناسب خلال عملية الشَّهيق، إلاّ أنها تنهار، وتمنع خروج الهواء إلى الخارج. يكون الأشخاص المصابون بهذا المرض مُنهكين، حيث



أ.



ب.

الشكل 49-29

تنظيم التَّنفس عن طريق المُستقبلات الكيميائية الحسّاسة للتَّغير في درجة الحموضة. أ. تُحِسُّ التَّغيرات في درجة حموضة السائل الدِّماغي الشوكي عن طريق المُستقبلات الكيميائية الحساسة لأيون الهيدروجين في الدِّماغ، التي تُساعد على تنظيم التَّنفس. ب. ترصد المُستقبلات الكيميائية المحيطة والمركزية الانخفاض في درجة حموضة الدم والسائل الدِّماغي الشوكي، على التَّوالي، عندما يزيد تركيز ثاني أكسيد الكربون نتيجة التَّنفس غير الكافي. استجابة لذلك، تقوم هذه المُستقبلات بتنبيه مركز التَّحكم التَّنفسيّ في النُّخاع المُستطيل الذي يُسبِّب زيادةً في مُعدل التَّنفس. نتيجة لذلك، يعود تركيز ثاني أكسيد الكربون إلى وضعه الطبيعي، مكملًا حلقة التَّغذية الرَّاجعة السلبية.

أ.

ب.

الشكل 49-30

مُقارنة بين رئة سليمة (أ) وأخرى مُصابة بالسَّرطان (ب).

ينفقون طاقة أكثر من ثلاث إلى أربع مرات من كمية الطّاقة التي يُنفقها الشَّخص العادي للتَّنفس. إنَّ ثمانين إلى تسعين في المئة من الأشخاص الذين يموتون من هذا المرض هم من المُدخنين.

استقصاء

باستخدام قانون فِك، كيف تؤثر الإمفيزيما في مُعدل انتشار الغازات إلى الرِّئة ومنها؟

سرطان الرِّئة

يُسبِّب **سرطان الرِّئة Lung cancer** الموت أكثر من أيّ نوع آخر من السّرطانات. التدخينُ أهمُّ مُسبِّبات سرطان الرِّئة، ويتبعه من على بُعد كبير عامل تلوث الهواء (الشكّل 49-30). يتبع سرطان الرئة مرض الانسداد الرِّئوي المُزمن أو يتزامن معه.

ينشأ أكثر من 90% من سرطان الرِّئة في الغشاء المُخاطي للشعب الكبيرة. عندما يُهاجم السَّرطان جدار الشّعب، وينمو حولها، فهو يضغط على المسار الهوائي، وربما يُسبِّب انهيار (إغلاق) الأجزاء البعيدة من الرئة. إنَّ نمو السَّرطان عادة ما ينتج عنه السُّعال، لكن السُّعال هو عادةً ما يحدث كلّ يوم للمُدخنين، وهو نادرًا ما يُشير إلى وجود سرطان. إنَّ أول الإشارات الجادّة التي تدل على وجود مشكلات هو مصاحبة خروج الدَّم مع السُّعال.

ينتشر سرطان الرِّئة بشكل سريع، حيث يكون قد هاجم أعضاء أُخرى عندما يُكتشف ويُشخص. إنَّ فرصة الشفاء قليلة، حيث تبلغ نسبة الأشخاص الذين يعيشون خمس سنوات بعد اكتشاف المرض 7%.

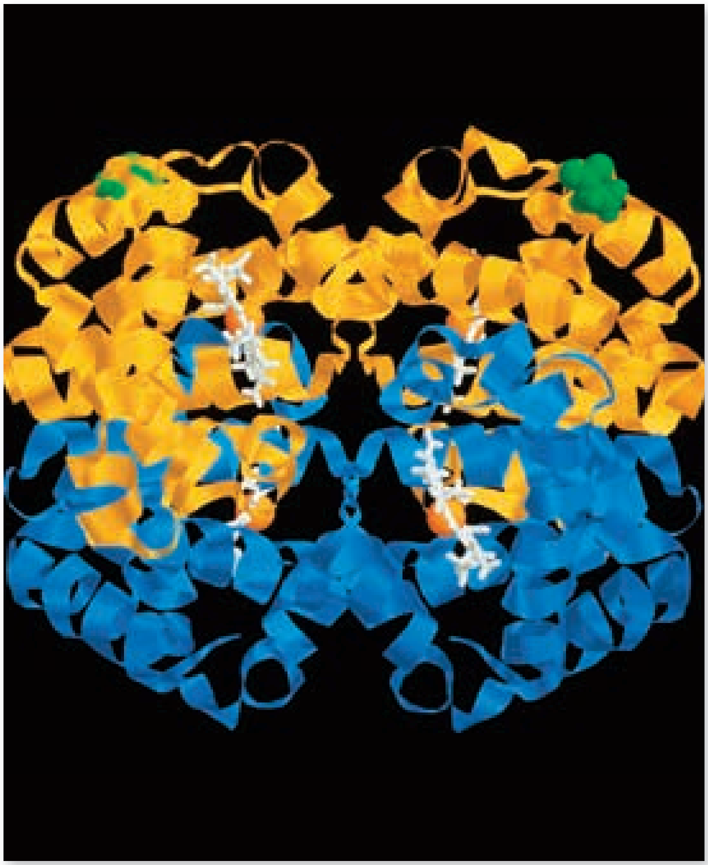
الإنسان، مثل الفقريات الأُخرى، يستنشق الهواء من خلال انقباض عضلات الحجاب الحاجز وعضلات بين الأضلاع، مولدًا بذلك تهوية ذات ضغط سالب. تحدث عملية الزَّفير بشكل رئيس عن طريق استرخاء العضلات والارتداد المرن. تُحافظ التَّهوية على غازات الدَّم ودرجة الحموضة ضمن مُعدلها الطبيعي، وهي تحت تحكُّم رد فعل المُستقبلات الكيميائية. الأمراض التَّنفسية، مثل أمراض الانسداد الرِّئوي المُزمن تحدُّ من تبادُل الغازات. يرتبط سرطان الرِّئة مع التَّدخين، ومُعدَّلُ بقاء المريض على قيد الحياة مُنخفضٌ.

11-49 نقل الغازات في سوائل الجسم

تعتمد كمية الأكسجين التي تذوب في بلازما الدم بشكل مُباشر على P_{O2} للهواء الموجود في الحويصلات الهوائية، كما أوضحنا سابقًا. عندما تعمل رئتا الثدييّات بشكل طبيعي، فإنَّ بلازما الدَّم المُغادرة للرئتين تمتلك كمية من الأكسجين المُذاب مساوية لما هو محسوب نظريًّا، بناءً على P_{O2} الموجودة في الهواء. ولأنّ الأكسجين يمتلك ذائبية قليلة، فإنّ أقصى ما تستطيع بلازما الدَّم امتلاكه هو 3 مل من الأكسجين فقط لكلّ لتر. لكن مُعظم الدَّم يستطيع حمل 200 مل تقريبًا من الأكسجين لكلّ لتر. يكون معظم هذا الأكسجين في الدَّم مُرتبطًا مع جزيئات الهيموجلوبين في داخل خلايا الدَّم الحمراء.

الصِّبغات التَّنفسية ترتبط بالأكسجين لنقله

الهيموجلوبين Hemoglobin بروتينٌ مكّونٌ من أربع سلاسل من عديد الببتيد، وأربعة مركبات عضوية تُسمّى كلّ منها مجموعة الهيم *Heme group*. توجدُ في مركز كلّ واحدة من هذه المجموعات ذرةُ حديد تستطيع الارتباط بجزيء الأكسجين (الشكل 49-31). لهذا، فإنَّ كلّ جزيء هيموجلوبين يرتبط بأربع ذرات من الأكسجين.



الشّكل 49 – 31

تركيب بروتين الهيموجلوبين. يتكون الهيموجلوبين من أربع سلاسل من عديد الببتيد: سلسلتا ألفا وسلسلتا بيتا. كلّ سلسلة تشترك مع مجموعة هيم، وتمتلك كلّ مجموعة هيم ذرة حديد مركزية ترتبط مع جزيء الأكسجين.

يُحمَّل الهيموجلوبين بالأكسجين في الشعيرات الدّمويّة التّابعة للحويصلات الهوائية في الدورة الدّمويّة الرّئوية، مُشكلًا **أوكسي هيموجلوبين Oxyhemoglobin**. ويمتلك هذا الجزيء لونًا أحمر فاقعًا. عندما يمر الدّم بالشعيرات التابعة للدّورة الدّمويّة الجهازية، يفقد بعض هذا الهيموجلوبين الأكسجين، ويُصبح **هيموجلوبينًا منزوع الأكسجين Deoxyhemoglobin**. يمتلك هذا الجزيء لونًا أحمر قاتمًا؛ ويمنح لونًا أزرق خفيفًا للأنسجة. وتُبيِّن رسومُ الجهاز القلبي الوعائي الأوعيةَ المُحمَّلة بالدَّم المحمّل بالأكسجين باللّون الأحمر، والأوعيةَ التي تحمل دمًا منزوع الأكسجين باللّون الأزرق.

يُعَدُّ الهيموجلوبين بروتينًا قديمًا؛ حيث إنه لا يُستخدم حاملًا للأكسجين بالفقريات فقط، بل يُستخدم أيضًا بوصفه ناقلًا للأكسجين في كثير من اللافقريات، مثل: الديدان الحلقية، والرّخويات، وشوكيات الجلد، والديدان المُفلطحة، وحتى بعض الأوليات. كثير من اللافقريات الأخرى، تستخدم حاملًا مُختلفًا للأكسجين، مثل هيموسيانين **Hemocyanin**. في الهيموسيانين، الذّرة التي ترتبط بالأكسجين هي النُّحاس. الهيموسيانين ليس مُرتبطًا بخلايا الدَّم، بل هو بروتين حر يدور في السائل الدّوريّ (الليمف الدموي) لمفصليات الأرجل وبعض الرَّخويات.

؟ استقصاء

إذا كان لونُ الأوعية الدّمويّة قليلة الأكسجين هو الأزرقَ، فهل هذا يعني أن الأوردة جميعها في الجسم تمتلك اللّون الأزرق؟ أو لماذا لا تمتلك هذا اللون؟

يُشكِّل الهيموجلوبين احتياطيًّا جيدًا من الأكسجين

يكون 97% من الهيموجلوبين في خلايا الدم الحمراء على شكل أوكسي هيموجلوبين عندما يكون P_{O2} للدم 100 مليمتر زئبقي، هذا المستوى موجود في الدم المغادر للحويصلات الهوائية، ويشار إليه بنسبة إشباع الأوكسي هيموجلوبين بمقدار 97%.

عندما يكون الشخص مرتاحًا، يمتلك الدَّم العائد إلى القلب عبر الأوردة الجهازية PO_2 منخفضة حتى 40 مليمترًا زئبقيًّا. عند هذا المستوى المنخفض من P_{O2}، تكون نسبة إشباع الهيموجلوبين 75%. هذا يعني في حالة الرَّاحة أن 22 % فقط (97% ناقص 75%) من الأوكسي هيموجلوبين أطلقت محتوياتها من الأكسجين إلى الأنسجة. بعبارة أخرى، أُطلق خُمس الأكسجين إلى الأنسجة، تاركًا أربعة أخماس الأكسجين في الدَّم احتياطيًّا. يُسمّى الرَّسمُ الذي يوضِّح هذه التغيُّرات مُنْحَنى انحلال أوكسي هميوجلوبين (الشكل 49-32).

يمتلك هذا الاحتياطي الكبير من الأكسجين وظيفة مهمة؛ حيث يزوِّد الجسم باحتياجاته من الأكسجين خلال عملية الإجهاد والرَّاحة. خلال التمارين الرِّياضية، مثلًا، تتسارع عمليات الأيض في العضلات، ومن ثم تستخدم أكسجينًا أكثر، ويقلل P_{O2} في الدم الوريدي. يمكن أن يصل P_{O2} في الدَّم الوريدي إلى 20 مليمترًا زئبقيًّا. في هذه الحالة، يكون إشباع الهيموجلوبين 35% (انظر الشكل 49-32). وحيث إنَّ الدَّم الشّرياني لا يزال يحتوي على 97% من الأوكسي هيموجلوبين، فإنَّ كمية الأكسجين التي أفرغت من الهيموجلوبين ستكون الآن 62% (97% ناقص 35%)، بدلًا من 22% عند الرَّاحة.

إضافة إلى هذه الوظيفة، فإنَّ احتياطي الأكسجين يضمن أيضًا أنَّ الدَّم يحتوي على الكمية الكافية من الأكسجين للمُحافظة على الحياة من 4-5 دقائق إذا توقف التَّنفس، أو توقف القلب عن ضخ الدَّم.

؟ استقصاء

استنادًا إلى المعلومات السابقة، هل يستفيد الشخص السليم بشكل كبير من تنفس هواء يحتوي على 100% أكسجين بعد أداء تمرين رياضي مجهد، مثل سباق 400 م؟

يتأثر عشق الهيموجلوبين للأكسجين

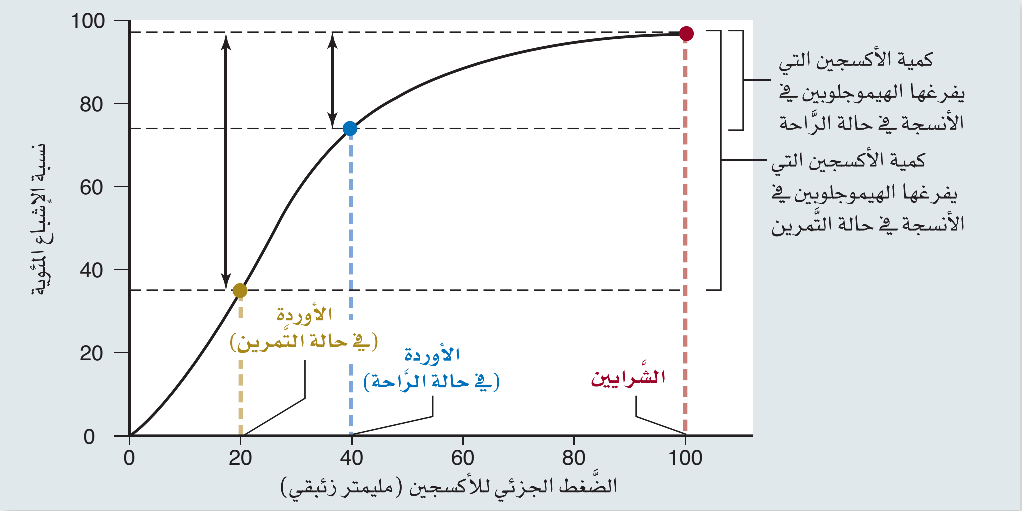
بكل من درجة الحموضة والحرارة

يتأثر نقل الأكسجين بالدَّم بعوامل مثل الحرارة ودرجة الحموضة. يتَّحد ثاني أكسيد الكربون الناتج عن عمليات الأيض بالأنسجة مع الماء، ليُشكِّل حمض الكربونيك (H_2CO_3). يتحلَّل حمض الكربونيك إلى أيون البيكربونات (HCO_3^-) وأيون الهيدروجين، لهذا يُقلِّل من درجة حموضة الدَّم وقاعديته. يحدث هذا التفاعل داخل خلايا الدَّم الحمراء، حيث يُقلِّل انخفاض درجة الحموضة عشق الهيموجلوبين للأكسجين، مُسببًا إطلاق الأكسجين من الهيموجلوبين بشكل سريع.

يُعرف تأثير درجة الحموضة على عشق الهيموجلوبين للأكسجين، **بانتقال بور Bohr shift**، وسببه ارتباط أيون الهيدروجين إلى الهيموجلوبين. يُوضَّح هذا في الرَّسم بإزاحة منحنى انحلال أوكسي هميوجلوبين إلى اليمين (الشكل 49-33 أ).

الشكل 49–32

منحى انحلال أوكسي هيموجلوبين. يتَّحد الهيموجلوبين مع الأكسجين في الرِّئتين، وينتقل هذا الدَّم المحمل بالأكسجين عن طريق الشَّرايين إلى خلايا الجسم. بعد إزالة الأكسجين من الدَّم للقيام بالتَّنفس الخلوي، يدخل الدَّم إلى الأوردة مُحتويًا على كمية أقل من الأكسجين.

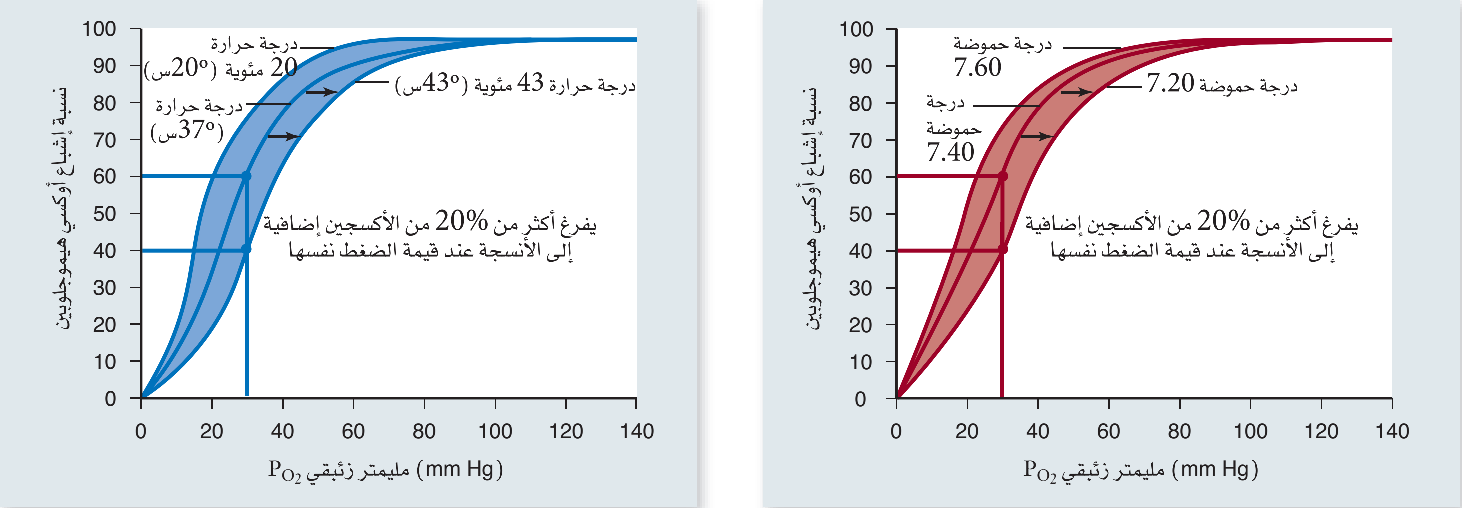


تملك زيادة الحرارة تأثيرًا مشابهًا في عشق الهيموجلوبين للأكسجين (الشكل 49-33 ب). لأنَّ العضلات الهيكلية تُنتج ثاني أكسيد الكربون بشكل سريع خلال عملية التَّمرين، وتُنتج أيضًا العضلات النَّشطة الحرارة، فإنَّ الدَّم يفقد نسبة أكبر من الأكسجين المحمول خلال التَّمرين.

ينتقل ثاني أكسيد الكربون بشكل رئيس على هيئة أيون البيكربونات

يُنقل نحو 8% من ثاني أكسيد الكربون ذائبًا في بلازما الدَّم؛ وينقل 20% عن طريق الهيموجلوبين. وحيث إنَّ ثاني أكسيد الكربون يرتبط بجزيء البروتين في الهيموجلوبين، وليس بأيون الحديد في مجموعة الهيم، فإنه لا يتنافس مع الأكسجين؛ إلا أنه يُغيِّر في شكل الهيموجلوبين، مسببًا انخفاضًا في عشقه للأكسجين.

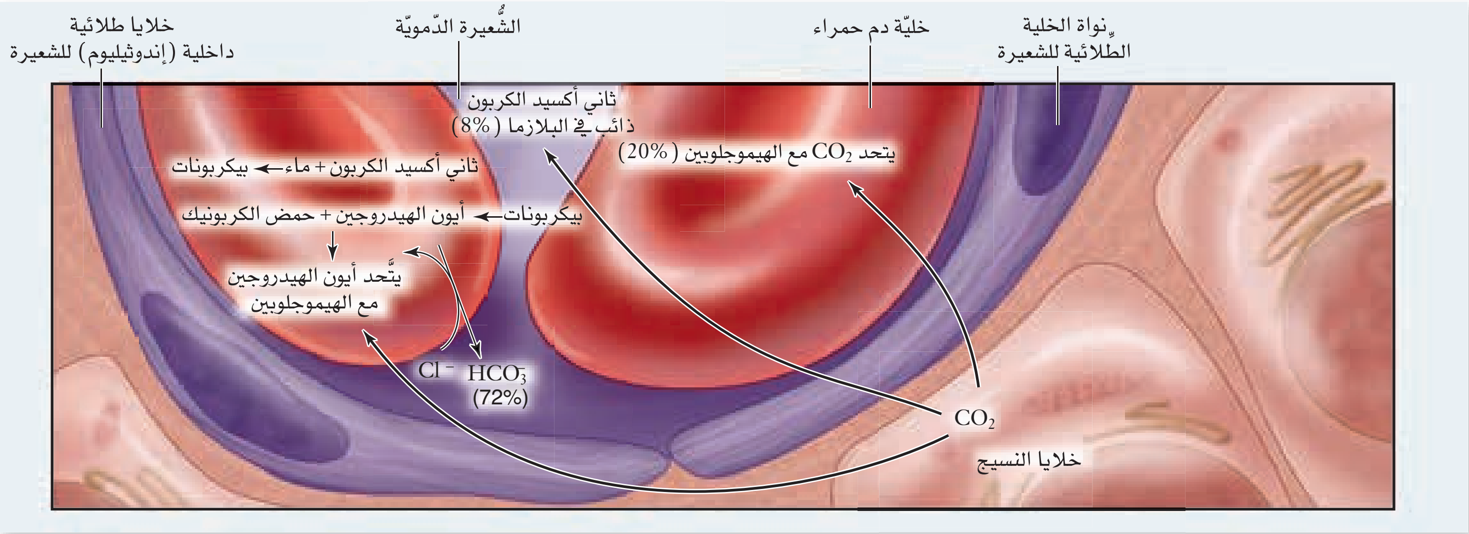
ينتشر ما بقي من ثاني أكسيد الكربون، الذي يشكِّل 72% إلى خلايا الدَّم، حيث يقوم أنزيم مجفف **حمض الكربونيك Carbonic anhydrase** بتحفيز ارتباط ثاني أكسيد الكربون مع الماء ليُشكِّل حمض الكربونيك COH. يتحلل هذا المركب في داخل خلايا الدم إلى أيون البيكربونات وأيونات الهيدروجين. يرتبط أيون الهيدروجين إلى الهيموجلوبين منزوع الأكسجين، ويخرج أيون البيكربونات خارج خلايا الدَّم الحمراء، أي إلى بلازما الدَّم، عن طريق ناقل ينقل جزيئًا واحدًا



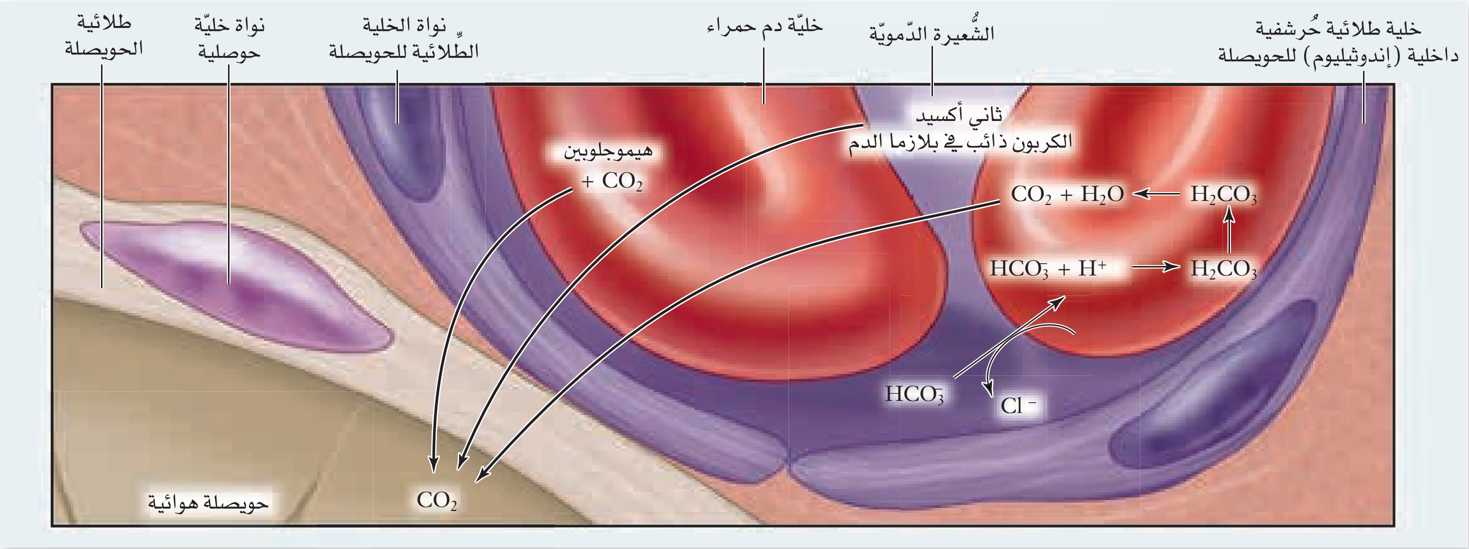
أ. الإزاحة بفعل درجة الحموضة
ب. الإزاحة بفعل درجة الحرارة

الشكل 49–33

تأثير درجة الحموضة والحرارة في منحى انحلال أوكسي هيموجلوبين. أ. انخفاض درجة الحموضة. (ب) ارتفاع درجة الحرارة يُزيح منحى انحلال أوكسي هيموجلوبين إلى اليمين، مُسهِّلًا انحلال الأكسجين. في هذا المثال، هذا الشيء يمكن ملاحظته، عندما تقل نسبة إشباع أوكسي هيموجلوبين من 60% إلى 40%، حيث يشير المثال هذا إلى أن الأكسجين المنفك إلى الأنسجة يكون أكثر بنسبة 20%.



أ.



ب.

الشكل 49–34

نقل ثاني أكسيد الكربون في الدَّم. أ. مرور ثاني أكسيد الكربون إلى الدم. ينتقل ثاني أكسيد الكربون بثلاث طرق، هي: الذوبان في بلازما الدم، أو الارتباط مع الجزيء البروتيني للهيموجلوبين، أو على شكل بيكربونات تتشكّل في خلايا الدَّم الحمراء. إنَّ تفاعل ثاني أكسيد الكربون مع الماء ليُشكِّل حمض الكربونيك يُحفَّز بأنزيم يُدعى مجفف حمض الكربونيك الموجود في خلايا الدم الحمراء. **ب.** إزالة ثاني أكسيد الكربون من الدَّم. عند مرور الدَّم عبر الشُّعيرات الرِّئوية، تنعكس هذه التَّفاعلات، فينتج غاز ثاني أكسيد الكربون، الذي يخرج بعملية الزَّفير.

من الكلور لكلّ أيون من أيونات البيكربونات (يُسمّى هذا «انتقال الكلوريد»).

يزيلُ هذا التفاعل كمية كبيرة من ثاني أكسيد الكربون من بلازما الدَّم، مُحافظًا على فرق في التَّركيز الذي يسمح لكميات إضافية من ثاني أكسيد الكربون بالانتشار إلى بلازما الدم من الأنسجة المُحيطة (الشكل 49–34 أ). يؤدي تشكل H_2CO_3 دورًا مهمًّا في المحافظة على توازن الأحماض والقواعد في الدَّم؛ وتؤدي أيونات البيكربونات دورًا محلولًا مُنظِّمًا رئيسًا لدرجة الحموضة في بلازما الدَّم.

إنَّ انخفاض P_{CO2} للغازات داخل الحويصلات الهوائية في الرئتين يعمل على جعل تفاعل أنزيم مجفف حمض الكربونيك يسير في اتجاه معاكس، محولًا H_2CO_3 إلى ماء وثاني أكسيد الكربون (الشكل 49–34ب). ينتشر ثاني أكسيد الكربون خارج خلايا الدَّم الحمراء وإلى الحُويصلات الهوائية، مُغادرًا الجسم في عملية الزَّفير المقبلة.

هناك غازات ذائبة أخرى تنقل بالهيموجلوبين، أكثرها ملاحظة هو أكسيد النتريك Nitric oxide، الذي يؤدي دورًا مهمًّا في توسُّع الأوعية الدّمويّة. يرتبط أول أكسيد الكربون بقوة أكبر مع الهيموجلوبين مُقارنة مع الأكسجين، وهذا يُسبِّب الوفاة بالتَّسمم بأول أكسيد الكربون (الاختناق). يمتلك المصابون بالتَّسمم بأول أكسيد الكربون جلدًا أحمر فاتحًا بسبب ارتباط الهيموجلوبين مع أول أكسيد الكربون.

يرتبط الهيموجلوبين منزوع الأكسجين مع الأكسجين في الرئتين ليشكل أوكسي هيموجلوبين الذي يتفكّك في الشُّعيرات الدّمويّة للأنسجة ليُطلق الأكسجين. ينتقل ثاني أكسيد الكربون في الدم بثلاث طرق: ذائبًا في بلازما الدم، أو مرتبطًا مع الهيموجلوبين، أو على شكل بيكربونات في بلازما الدَّم المُتشكِّلة عن طريق تفاعل يُحفَّز أنزيميًّا، ويحدث في خلايا الدَّم الحمراء.

مراجعة المفاهيم

1-49 الأجهزة الدورية في اللافقريات

يتناسب الجهاز الدّوريّ للمخلوقات متعددة الخلايا مع حجم المخلوق الحيّ، ودرجة تعقيده، وطريقة معيشته (الشكل 49-1).

- تمرر الإسفنجيات الماء من خلال قنوات، وتدوِّر اللاسعات الماء خلال التجويف المعدي الوعائي.
- الحيوانات الصغيرة تستخدم سوائل التّجويف الجسمي لعملية التّدوير.
- تمتلك الأجهزة المُغلقة سائلًا دوريًّا مميزًا محصورًا داخل الأوعية الدّمويّة، وينتقل في دوائر مغلقة.

2-49 الأجهزة الدورية في الفقريات

إنَّ زيادة الحجم والتعقيد تحتاج إلى مساحة سطح أكبر لتوصيل المواد الغذائية والأكسجين، والتخلص من الفضلات وثاني أكسيد الكربون.

- تمتلك الأسماك قلبًا خطيًّا يحتوي حجرتي ضخ لزيادة فعالية مرور الدَّم من خلال الزّعانف (الشكل 49-2).
- الدّورة الرِّئوية تضخ الدم إلى الرئتين، أمّا الدّورة الجهازية فتضخ الدَّم إلى بقية الجسم.
- يمتلك قلب الضفدع أذينين يفصلان تدفق الدم إلى الرئتين والجسم، وبُطينًا واحدًا (الشكل 49-3).
- تمتلك الزّواحف حاجزًا يفصل البُطين جزئيًّا، مُقللةً بذلك من اختلاط الدَّم المحمل بالأكسجين وغير المحمل بالأكسجين.
- تمتلك الثدييّات، والطُّيور، والتّماسيح، بطينين (الشكل 49-4).

3-49 القلب رباعي الحجرات والأوعية الدّمويّة

يستخدم القلبُ رباعي الحجرات دورةً قلبية كاملة تحتوي على فترة راحة، ودورتين انقباضيتين.

- يُحافَظ على تدفُّق الدَّم عبر القلب في اتجاه واحد عن طريق صمامين يقعان بين الأذينين والبطينين (الشكل 49-5).
- خلال مرحلة الارتخاء القلبي، يسترخي البطينُ وينقبض الأذينان؛ خلال مرحلة الانقباض القلبي ينقبض البطينان.
- تنقل الشّرايين والشُّرينات الدَّم المحمل بالأكسجين إلى الجسم، وتُرجع الأوردة والوريدات الدَّم غير المحمل بالأكسجين إلى القلب (الشكل 49-4).
- يبدأ الانقباض من العقدة الجيبية الأذينية (الشكل 49-7).

4-49 خصائص الأوعية الدّمويّة

تمتلك الأوعية الدّمويّة -ما عدا الشُّعيرات الدّمويّة- التّركيب الأساسي نفسه.

- تتكون الشرايين والأوردة من طبقة من النسيج الطلائي، وأليافٍ مرنة، وعضلات ملساء، وأنسجة ضامة (الشكل 49-8).
- تمتلك الشُّعيرات الدّمويّة طبقة واحدة فقط من النَّسيج الطلائي.
- تتحمل الشرايين والشُّرينات التّغيرات في ضغط الدَّم، وتتحكم في تدفُّق الدم بسبب وجود الألياف المرنة في جدرانها.
- تبادلُ المواد في الشُّعيرات الدّمويّة سريعٌ (الشكل 49-9).
- تُسهِّل عودة الدَّم إلى القلب عن طريق الأوردة عن طريق انقباض العضلات الهيكلية ووجود صمامات تفتح في اتجاه واحد (الشكل 49-10).
- يخرج السائل من بلازما الدم خارج الشُّعيرات الدّمويّة، ثم يعود عن طريق الخاصية الأسموزية والجهاز اللمفاوي المنفصل (الشكل 49-11).
- يتحرك اللِّيمف من خلال الأوعية اللِّيمفاوية إلى العقد والأعضاء اللِّيمفاوية، ويعود إلى القلب عن طريق الأوردة تحت التّرقوية.

5-49 تنظيم تدفُّق الدم وضغطه

يتم تنظيم تدفُّق الدَّم وضغطه عن طريق الجهاز العصبي الذّاتي (الشكل 49-14).

- يزيدُ نورإبينيفرين، المُفرز من الأعصاب الودية، مُعدَّلُ ضربات القلب؛ أما الأستيل كولين، المفرز من الأعصاب شبه الودية، فيُقلِّل من مُعدَّل ضربات القلب.
- الناتج القلبي، حاصل ضرب معدل ضربات القلب في وحدة من الزمن في حجم الضربة يزيد مع الإجهاد.
- تتم السيطرة على ضغط الدَّم الشّرياني عن طريق مُستقبلات الضّغط الموجودة في القوس الأبهري، والشرايين السُّباتية.
- يُنَظِّمُ حجمُ الدَّم عن طريق هرمونات.

6-49 أجزاء الدَّم (مكونات الدم)

الدَّمُ نسيجٌ ضامٌّ مُكوَّنٌ من سائل خلوي، وبلازما، وعناصر أُخرى مُكوِّنة تضم الخلايا وأجزاء من الخلايا (الشكل 49-16).

- تحتوي البلازما على 92% ماء، إضافة إلى المواد الغذائية، وفضلات، وهرمونات، وأيونات، وبروتينات (الشكل 49-15).
- تشمل خلايا الدَّم: خلايا الدَّم الحمراء، وخلايا الدَّم البيضاء، والصفائح الدّمويّة.
- خلايا الدَّم تنشأ من خلايا جذعية مُتعددة القدرات في نخاع العظم عن طريق عملية تُسمّى تكوُّنَ الدَّم (الشكل 49-16).
- تحتوي خلايا الدَّم الحمراء على الهيموجلوبين لنقل الأكسجين.
- تُشكِّل خلايا الدَّم البيضاء جزءًا من جهاز المناعة.
- تُنتج الصفائح الدّمويّة الخثرات الدّمويّة (الجلطة الدّمويّة) (الشكل 49-16).

7-49 تبادُل الغازات عبر السطوح التّنفسية

إحدى الوظائف الرّئيسة للجهاز الدّوريّ الحصولُ على الغازات وتوزيعها وإزالتها لتدعم النَّشاط الأيضي.

- يتضمن تبادُل الغازات انتشارها عبر الأنسجة الرَّطبة.
- الانتشار عملية لا تحتاج إلى طاقة، ومعدل الانتشار يقاس بقانون (فِكْ) للانتشار (صفحة 1000).

8-49 الخياشيم، والتّنفس الجلدي، وأجهزة القصبات الهوائية

زاد التَّطور من انتشار الغازات لأقصى حدوده في الخياشيمَ والرِّئتين (الشكل 49-19).

- زادت الخياشيم مساحة سطح التَّنفس لتبادُل الغازات.
- في الأسماك العظمية، زاد الانتشار إلى حده الأقصى عن طريق تبادُل التَّيار المُتعاكس (الشكل 49-20 و 49-21).
- الكثير من البرمائيات تستخدم التَّنفس الجلدي لتبادُل الغازات.
- تمتلك الحشرات قصيبات تنقل الأكسجين مباشرة إلى الخلايا.

9-49 الرئتان

حلّت الرئتان بدلًا من الخياشيم في المخلوقات الحية التي تعيش على اليابسة بسبب الحاجة إلى تراكيب مدعومة، وبسبب تبخر الماء بسرعة.

- تُمرر الرئتان الهواءَ عبر ممرات متشعبة أنبوبية لتقلِّل من تبخر الماء (الشكل 49-25).
- تحدث تهوية الرِّئتين بطريقة الضّغط الموجب والضغط السالب (الشكل 49-28).
- مساحة سطح الرِّئتين كبيرة بسبب وجود أعداد كبيرة من الحويصلات الهوائية، مُحاطة بشبكة كثيفة من الشُّعيرات الدّمويّة (الشكل 49-25).
- يُعَدُّ الجهازُ التّنفسيّ في الطُّيور فعالًا جدًا (الشكل 49-26).

10-49 تراكيب التّهوية وآلياتها

يعتمد تبادل الغازات على فرق الضغط وتهوية الرئتين.

- يدفع فرق الضّغط الجزئي للغازات عملية التّبادل للغازات (الشكل 49-27).
- انقباضُ عضلات الحجاب الحاجز وعضلات بين الأضلاع الخارجية، الذي يحدث ضغطًا سالبًا هو السببُ في تعبئة الرئتين (الشكل 49-28).
- تهوية الرِّئة تحت تحكُّم الجهاز العصبي (الشكل 49-29).

11-49 نقل الغازات في سوائل الجسم

تعتمد كمية الأكسجين في الدَّم على الضّغط الجزئي للأكسجين. إنَّ قلة ذائبية الأكسجين في الدَّم تحتاج إلى وجود نواقل للأكسجين.

- يزيد الهيموجلوبين قدرة الدَّم على نقل الأكسجين، ويزوِّد الجسم باحتياطي من الأكسجين (الشكل 49-32).
- كلما قلت درجة الحموضة والقاعدية، وزادت درجة الحرارة، قلّ عشق الهيموجلوبين للأكسجين (الشكل 49-33).
- ينتقل ثاني أكسيد الكربون بشكل رئيس على هيئة أيونات البيكربونات (الشكل 49-34).

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. أنت تمتلك مجموعة من الصبغات التي يمكن أن تُضاف إلى الدَّم، وتمتلك أيضًا جهازًا لقياس هذه الصبغات في الجسم. إذا تمَّ حقن صبغة حمراء إلى الدَّورة الجهازيــة وصبغة صفراء إلى الدَّورة الرِّئوية، في أي من المخلوقات الآتية يمكن أن تختلط هذه الصبغات لتُشكِّل لونًا برتقاليًّا؟
   أ. الطُّيور. ب. الثَّدييات.
   ج. البرمائيات. د. التَّماسيح.
2. من ميزات الجهاز الدّوريّ المُغلق كلٌّ مما يأتي ما عدا:
   أ. فصل السائل الدّوريّ (الدم) عن السائل خارج الخلوي.
   ب. نقل الأكسجين.
   ج. توصيل فعّال إلى مناطق خاصة من الجسم.
   د. زيادة حجم الجسم وتعقيده.
3. يقيس ECG (تخطيط القلب الكهربائي):
   أ. التَّغيُّرات في فرق الجهد الكهربائي خلال الدّورة القلبية.
   ب. تركيز الكالسيوم في البُطينين في حالة الاسترخاء.
   ج. قوة انقباض الأذينين خلال مرحلة الانقباض.
   د. كمية الدَّم التي تُضخ خلال دورة الانقباض.
4. الانقباض مهم وحيوي لعمل القلب، ويبدأ في القلب نتيجة:
   أ. تنشيط العقدة الأذينية – البطينية.
   ب. تنشيط العُقدة الجيبية الأذينية (SA).
   ج. فتح قنوات البوتاسيوم الحسّاسة للتغيُّر في فرق الجهد.
   د. فتح الصمامات نصف القمرية.
5. التَّسلسل الصحيح للأحداث في الدَّورة الدّمويّة هو:
   أ. القلب، الشرايين، الشُّرينات، الشُّعيرات الدّمويّة، الوريدات اللِّيمف، القلب.
   ب. القلب، الشرايين، الشُّرينات، الشُّعيرات الدّمويّة، الأوردة الوريدات، القلب.
   ج. القلب، الشرايين، الشُّرينات، الشُّعيرات الدّمويّة، الوريدات الأوردة، القلب.
   د. القلب، الشُّرينات، الشرايين، الشُّعيرات الدّمويّة، الوريدات الأوردة، القلب.
6. إحدى هذه الجمل غير صحيحة:
   أ. تحمل الشرايين الدم المؤكسد فقط.
   ب. تمتلك الشرايين والأوردة طبقة من العضلات الملساء.
   ج. الشرايين والأوردة تتفرع إلى شبكة شعيرات دموية.
   د. العاصرات قبل الشعيرات الدّمويّة تُنظم تدفق الدَّم خلال الشُّعيرات الدّمويّة.
7. يشبه الجهاز الليمفاوي الجهاز الدّوريّ من حيث إنَّ الاثنين:
   أ. لهما عقد تعمل على ترشيح مسببات المرض.
   ب. لهما شبكة من الشرايين.
   ج. لهما شعيرات دموية.
   د. نظامان مغلقان.
8. واحد من التَّراكيب الآتية لا يمر فيه جزيء من ثاني أكسيد الكربون المتولد في العضلة القلبية للبطين الأيسر قبل خروجه من الجسم:
   أ. الأذين الأيمن. ب. البطين الأيمن.
   ج. الأذين الأيسر. د. البطين الأيسر.
9. في قلب الفقريات، ينقبض الأذينان من الأعلى، وينقبض البُطينان من الأسفل (القاع). كيف يتم ذلك؟
   أ. تنتشر إزالة الاستقطاب من العقدة الجيبية الأذينية عبر الأذينين من الأعلى، أما في العقدة الأذينية–البطينية، فإنّ إزالة الاستقطاب تنتشر منها إلى قاع البطينين قبل أن تنتشر عبر النسيج البطيني.
   ب. تبدأ إزالة الاستقطاب من العقدة الجيبية الأذينية عن طريق أعصاب حركية هابطة من الدماغ، أما إزالة الاستقطاب في العقدة الأذينية – البطينية فتبدأ من أعصاب حركية صاعدة من النُّخاع الشوكي.
   ج. تحمل الجاذبية إزالة الاستقطاب من العقدة الجيبية الأذينية إلى الأسفل من القلب، في حين يقوم انقباض الحجاب الحاجز بإجبار إزالة الاستقطاب على الحركة من العقدة الأذينية البطينية من قاع القلب إلى الأعلى.
   د. هذه المقولة غير صحيحة؛ فكلاهما ينقبضان من القاع.
10. عند أخذ نفس عميق، تندفع المعدة إلى الأمام بسبب:
    أ. ابتلاع الهواء يزيد من حجم التجويف الصدري.
    ب. يجب على المعدة عدم التحرك إلى الأمام عند أخذ نَفَسٍ عميق، وذلك لزيادة حجم التجويف الصدري، وليس البطني.
    ج. انقباض عضلات البطن يدفع المعدة إلى الأمام، مولدًا ضغطًا سالبًا في الرئتين.
    د. عندما تنقبض عضلات الحجاب الحاجز، فإنها تتحرك إلى الأسفل دافعةً التَّجويف البطني إلى الأمام.
11. إذا امتنعت عن التَّنفس مدة طويلة من الزَّمن، فإنَّ مستوى ثاني أكسيد الكربون في الجسم ____________، ودرجة حموضة سوائل الجسم ____________.
    أ. تزيد، تزيد. ب. تقل، تزيد.
    ج. تزيد، تقل. د. تقل، تقل.
12. الازدواج بين التَّركيب والوظيفة غير الصحيح هو:
    أ. خلايا الدم الحمراء: نقل الأكسجين.
    ب. الصفائح الدّمويّة: تخثر الدَّم.
    ج. بلازما الدَّم: نقل الفضلات.
    د. كلّ ما سبق صحيح.
13. إن الزيادة في فعالية تبادل الغازات في الفقريات سببها وجود الآليات الآتية ما عدا:
    أ. التَّنفس الجلدي.
    ب. تدفُّق الهواء في اتجاه واحد.
    ج. تدفق التيار العرضي.
    د. وجود الحلقات الغضروفية في القصبة الهوائية.
14. الطريقة الرَّئيسة التي يُنقل بها ثاني أكسيد الكربون إلى الرئتين هي:
    أ. الذوبان في بلازما الدّم.
    ب. الارتباط بالهيموجلوبين.
    ج. الانتقال على شكل أول أكسيد الكربون.
    د. الانتقال على شكل بيكربونات.

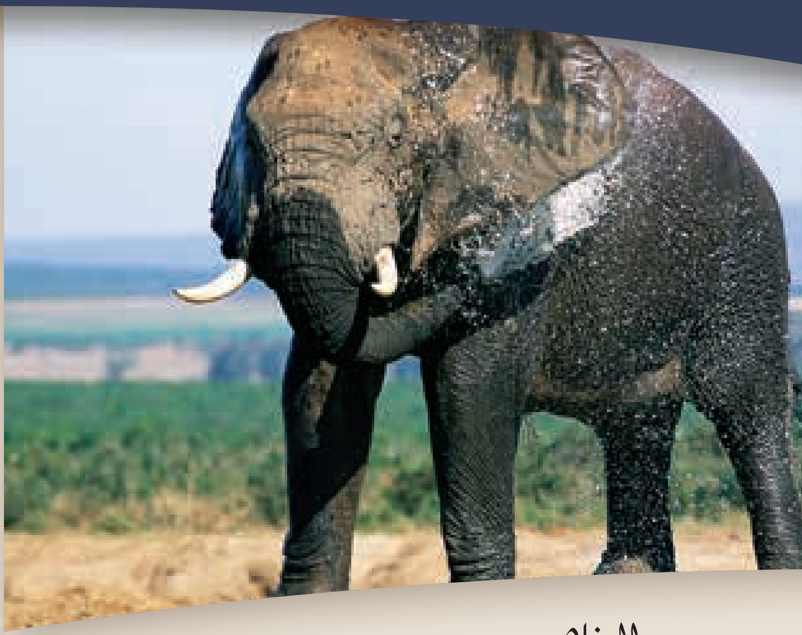
أسئلة تحدٍّ

1. لدى الإنسان عدد من الآليات التي تساعده في المُحافظة على ضغط الدَّم، وخاصة عندما ينخفض بشكل كبير. وضِّح كيف تعمل الكلية وجهاز الغدد الصماء في المحافظة على ضغط الدم.
2. وضِّح لماذا يستطيع الطائر الدّوريّ الطيران فوق قمم الجبال على ارتفاع أكثر من 6.000 م، لكن فأرًا بالحجم نفسه يموت من نقص الأكسجين على هذا الارتفاع.
3. عادت زميلتك توًّا من سباق 5 كم، وهي تتنفس بسرعة، وتتصبب عرقًا. في بداية السباق استهلك جسمها الكثير من الجلوكوز، وأطلق الكثير من ثاني أكسيد الكربون مقارنة بالجلوكوز وبثاني أكسيد الكربون، عندما كانت في حالة راحة. كيف يتعامل الجسم مع هذه الزِّيادة في ثاني أكسيد الكربون خلال التَّمرين؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل **50**

درجة الحرارة والتّنظيم الأسموزيّ والجهاز الْبوليّ
Temperature, Osmotic Regulation, and the Urinary System



مقدّمة

في يوم شتاء بارد، تكون درجة الحرارة في كثير من المناطق مُقاربة لدرجة التّجمد. وعند مغادرتك المنزل، فإنَّ درجة حرارة جسمك لا تنخفض بشكل مُباشر. يعود السبب في ذلك إلى قدرتك على إنتاج حرارة من الدّاخل، وإلى امتلاكِك أيضًا مُنظِّم حرارة في الدِّماغ يعمل وفق درجة حرارة مُحدَّدة مُسبقًا. إضافة إلى ذلك، فإنَّ مُعظمَ وزن الجسم ماءٌ، وأنت توجد في بيئة جافة بالمُقارنةً مَعَ تركيب جسمك. تستطيع المُحافظة على ذلك بسبب امتلاكك آليات مُحكمة ودقيقة تُساعدك في الحفاظ على الماء، وتنظيم القوة الأسموزيّة لدمك، والسوائل بين الْخلويّة. إنَّ تنظيم الحرارة الدَّاخليّة، وتنظيم السّائل الدَّاخلي ومكوناته، تُعَدُّ أمثلة على الاتزان الدَّاخلي، وهي قدرة المخلوقات الحيّة في المُحافظة على الظروف الدَّاخليّة ضمن المدى الأمثل. في هذا الفصل، سوف نُناقش هذين النَّوعين من التّنظيم. تمتلك الحيوانات عددًا من التّكيّفات لتساعدها على تنظيم درجة الحرارة، من ضمنها السُّلوك الحيواني مثل ما يفعله الفيل في الصورة. سنصف أيضًا أجهزة التّنظيم الأسموزيّ لعدد من الحيوانات، ومن ضمنها الجهاز الْبوليّ في الثّدييّات. هذه الأجهزة تُحافظ على الماء والتّوازن الأيوني للسوائل في الجسم.

موجز المفاهيم

1-50 تنظيم درجة حرارة الجسم

- *Q_{10} هو مقياس الحساسية للحرارة.*
- *تُحدَّد درجة الحرارة بعوامل داخليّة وخارجية.*
- *تُقسّم المخلوقات الحية اعتمادًا على مصدر الحرارة.*
- *تُنظّم المخلوقاتُ خارجية الحرارة درجةَ حرارة جسمها بالسُّلوك.*
- *المخلوقات داخليّة الحرارة تنتج حرارة أيضية داخليّة للمُحافظة على درجة حرارة الجسم، أو للتخلص منها.*
- *في الثّدييّات، يتحكم تحت المهاد في التّنظيم الحراري.*

2-50 المولارية الأسموزيّة والتّوازن الأسموزيّ

- *الضّغطُ الأسموزيّ مقياسُ فرق التّركيز.*
- *المخلوقات المُتطابقة مَعَ بيئتها أسموزيًا تعيش في بيئات بحرية.*
- *المخلوقات المُنظِّمة للأسموزية تتحكم في المولارية الأسموزيّة داخليًا.*

3-50 الأعضاء المُنظّمة للأسموزية

- *تستخدم اللافقريات خلايا وأُنيبيبات خاصة.*
- *تمتلك الحشرات جهاز تنظيم أسموزيًا فريدًا.*
- *تقوم كِلية الفقريّات بعمليات التّرشيح، ومن ثم إعادة الامتصاص.*

4-50 تطور كِلية الفقريّات

- *الأسماك التي تعيش في الماء العذب يجب أن تُحافظ على تركيز الأيونات المُذابة، وتتخلص من الماء الزائد للخارج.*
- *على الأسماك العظمية التي تعيش في مياه البحر المحافظة على الماء وإخراج المواد الإلكتروليتية الزائدة.*
- *تضخُّ الأسماك الغضروفية المواد الإلكتروليتية إلى الخارج، وتمتص البولينا، وتحتفظ بها.*
- *تمتلك البرمائيات والزّواحف تكيُّفات أسموزية لبيئتها.*
- *تستطيع الثّدييّات والطّيور طرح بول مُركز، وتُحافظ على الماء.*

5-50 الفضلات النيتروجينية: الأمونيا، واليوريا (البولينا)، وحمض اليوريك (البوليك)

- *الأمونيا مُركب سام يجب التّخلص منه بسرعة.*
- *البولينا وحمض البوليك أقل سُمّيّة، لكن لهما ذائبية مُختلفة.*

6-50 الْكلية في الثّدييّات

- *النيفرون (الوحدة الأنبوبية الكلوية) هي وحدة الترشيح في الْكلية.*
- *الماء، وبعض المواد الغذائية، وبعض الأيونات يُعاد امتصاصها؛ جزيئات أُخرى يتمّ إفرازها.*
- *التّخلص من المواد السّامة والأيونات الزائدة يُحافظ على الاتزان الدَّاخلي.*
- *كل جزء من الوحدة الأنبوبية الكلوية في الثّدييّات ينجز وظيفة نقل خاصة.*

7-50 السَّيطرة الهرمونية للتَّنظيم الأسموزيّ

- *الهرمون المانع لإدرار البول يُحافظ على الماء.*
- *تتحكم هرمونات الألدوستيرون والعامل الأُذيني المُدر للصوديوم في تركيز أيونات الصوديوم.*

1-50 تنظيم درجة حرارة الجسم

تُعدّ درجة الحرارة من أهم مظاهر البيئة التي تواجهها المخلوقات الحية. وكما سنرى، فإنَّ بعض المخلوقات الحية تمتلك درجة حرارة جسم تتطابق مَعَ درجة حرارة البيئة وبعض آخر من هذه المخلوقات تُنظِّم درجة حرارة أجسامها. في البداية، دعنا نتكلم عن أهمية درجة الحرارة.

Q_{10} هو مقياس الحساسية للحرارة

إنَّ مُعدل أي تفاعل كيميائي يتأثر بدرجة الحرارة؛ حيث يزيد هذا المُعدل بزيادة درجة الحرارة، ويقل بنقصانها. بالنِّسبة إلى التَّفاعلات التي تُحفَّز بالأنزيمات فإنها تُبدي الشيء نفسه، إضافة إلى أنَّ الأنزيمات نفسها أيضًا تتأثر بالحرارة.

يُمكن التَّعبير عن هذا الاعتماد الحراري كميًّا عن طريق دراسة مُعدَّل التَّفاعل على درجتي حرارة مُختلفتين. إنَّ النِّسبة بين هذين المُعدَّلين على هاتين الدَّرجتين من الحرارة اللتين تختلفان بمقدار 10^{o}س تُسمَّى Q_{10} لهذا الأنزيم:

$$Q_{10} = R_{T+10}/R_T$$

تتراوح قيمة Q_{10} لمُعظم الأنزيمات حول 2، وذلك يعني أنّه كلما زادت درجة الحرارة بمقدار 10 درجات، فإنَّ مُعدَّل التَّفاعل يتضاعف. من الواضِّح أنَّ هذا لا يستمر إلى ما لانهاية، حيث تؤثر درجات الحرارة العالية في تركيب الأنزيم، وتجعله غير فعّال.

يُمكن تطبيق مفهوم Q_{10} على مُعظم عمليات الأيض في الجسم. تبقى المُعادلة في هذه الحالة مُشابهة لما سبق، ولكن بدلًا من حساب مُعدَّل التَّفاعل لتفاعل واحد، يحسب مُعدَّل التَّفاعل لكلّ عمليات الأيض. عندما يتمُّ حساب ذلك، وجد أن مُعظم المخلوقات الحية تمتلك Q_{10} لمُعدَّلات الأيض يتراوح بين 2 إلى 3. هذه المُلاحظة تدل على أنَّ التأثير الحراري عادةً ما يكون على الأنزيمات التي تدخل في عمليات الأيض.

في الحالات النادرة – مثلًا، بعض اللافقريات التي تعيش في المناطق القريبة من الشاطئ يكون Q_{10} قريبًا من 1. وهذا يعني أنَّ مُعدَّلات الأيض لا تتغير بتغيُّر درجة الحرارة. في حالة هذه اللافقريات، فهي تتعرض إلى تذبذب كبير في درجات الحرارة خلال عملية طوفانها المُتعاقب، حيث تُغمر بالماء البارد، ومن ثم تتعرض إلى أشعة الشمس المُباشرة، والهواء ذي درجة الحرارة العالية. تكيَّفت هذه المخلوقات الحية لتتعامل مَعَ هذا التَّذبذب الكبير في درجة الحرارة، من خلال تطوير أنزيمات مُختلفة لمسار أيضي واحد، بحيث تمتلك هذه الأنزيمات درجات حرارة مثالية مُتباينة. وهذا يسمح لأنزيم ما أن يُعوِّض أنزيمات أُخرى قلَّ نشاطها عند درجة حرارةٍ مُعينة.

تُحدّد درجة الحرارة بعوامل داخليّة وخارجية

تتأثر درجة حرارة الجسم بعدد كبير من المُتغيرات. هذه المُتغيرات تضم عوامل داخليّة وخارجية، وسلوكية أيضًا. كما تتذكّر من (الفصل الـ 7)، فإنَّ القانون الثاني للدِّيناميكا الحرارية يُشير إلى أنَّه لا يوجد تحوُّل للطّاقة فعّال 100%. ولهذا، فإنَّ التفاعلات التي تُشكِّل الأيض تُنتج حرارة بشكل مستمر بسبب عدم الكفاءة هذه. هذه الحرارة يجب أن تنتشر وتُشتَّت، أو أن تُستخدم لرفع درجة حرارة الجسم.

بشكل عام، فإنَّ مُعدَّل الأيض ودرجة حرارة الجسم على درجة كبيرة من التَّداخل. فمثلًا، لا يسمح انخفاض درجة حرارة الجسم بمُعدَّل أيض عالٍ بسبب اعتماد الأنزيمات في عملها على درجة الحرارة، كما ذُكِر سابقًا. بالعكس من ذلك، فإنَّ ارتفاع مُعدَّلات الأيض يُسبِّب ارتفاعًا غير مقبول في درجة حرارة الجسم، وهذا يحتاج إلى تبريد.

في الوقت نفسه، تؤدي درجات الحرارة الخارجية دورًا. فمثلًا، تخيَّل بيئة باردة جدًا تتسبَّب في فقدان حرارة كبيرة من الجسم. في حالة انخفاض درجة حرارة الجسم، من الصَّعب توليد حرارة أيضيَّة لرفع درجة حرارته.

لهذا، يجب على المخلوقات الحية التَّعامُل مَعَ العوامل الخارجية والدَّاخليّة التي لها علاقة بدرجة حرارة الجسم، وبعمليات الأيض، والبيئة. إنَّ أبسط وأدقّ نموذج لدرجة حرارة الجسم، هو:

درجة حرارة الجسم = الحرارة الناتجة + (الحرارة المُكتسبة − الحرارة المفقودة).

يمكن تبسيط هذه المعادلة أكثر إلى:

درجة حرارة الجسم = الحرارة الناتجة + الحرارة المنقولة.

لاحظ أنَّ الحرارة المنقولة يمكن أن تكون موجبة أو سالبة، أي إنها تُستخدم للتَّسخين أو للتبريد.

هناك أربع آليات لنقل الحرارة ذات علاقة بالأنظمة البيولوجية، هي: الإشعاع، والتَّوصيل والحمل، والتبخير (الشكل 50-1).

- **الإشعاع Radiation**. انتقال الحرارة عن طريق الإشعاع الكهرومغناطيسي، مثل انتقال الحرارة من الشمس، دون الحاجة إلى الاتصال المُباشر. تنتقل الحرارة من الأجسام الساخنة إلى الأجسام الباردة عن طريق الإشعاع.
- **التَّوصيل Conduction**. يُسمّى انتقال الحرارة المُباشر بين جسمين التَّوصيل. وهو يعني حرفيًّا انتقالًا مباشرًا للطاقة الحركية بين جزيئات جسمين على اتصال مَعَ بعضهما. تنتقل الحرارة من الأجسام الساخنة إلى الأجسام الباردة.
- **الحمل Convection**. نقل الحرارة من خلال حركة الغازات أو السوائل. هذه الحركة يمكن أن يكون سببها خارجيًّا (الرِّياح) أو بسبب اختلاف الكثافة التي لها علاقة بالسخونة والبرودة– مثلًا، الهواء الدافئ له كثافة أقل، ويرتفع إلى أعلى؛ وينطبق الشيء نفسه على الماء.
- **التبخير.Evaporation** مُعظم المواد تمتلك درجة حرارة تتبخر عندها، أي كمية الطّاقة التي تحتاج إليها لتتحوَّل من الحالة السائلة إلى الحالة الغازية. مثلما درسنا في (الفصل الـ 2)، فإنّ الماء، يمتلك حرارة تبخُّر عالية، تستخدمها حيوانات كثيرة مصدرًا لتبريد أجسامها بسبب هذه الخاصية.

عوامل أُخرى

يعتمد انتقال الحرارة بالطُّرق السابقة على عدد من العوامل التي تُؤثر في هذه العمليات الفيزيائية. تتضمَّن هذه العوامل مساحة السّطح، والاختلاف في درجة حرارة الجسم، والحرارة النَّوعية للتوصيل. وبأخذ هذه العوامل بالتَّرتيب، فإنه كلما زادت مساحة السّطح بالنسبة إلى الحجم الكلي للمخلوق، زاد التَّوصيل الحراري. ولهذا، تمتلك المخلوقات الحية الصغيرة مساحة سطح كبيرة نسبيًّا مقارنة مَعَ كتلتها، ومن ثم تفقد وتكتسب الحرارة بشكل أكبر من البيئة المُحيطة بها وإليها. هذا يمكن أن يتأثر، ولو بدرجة قليلة بتغيُّر وضع الجسم، وسحب الأطراف أو مدّها.

إن اختلاف درجة الحرارة مهم أيضًا؛ فكلما زاد الفرق بين درجة حرارة البيئة ودرجة حرارة الجسم، انتقلت الحرارة بشكل أكبر. وكلما اقتربت درجة حرارة الحيوان من درجة حرارة البيئة، فقد الحيوان أو اكتسب حرارة أقل.

أخيرًا، فإنَّ الحيوانات التي تمتلك توصيلًا حراريًّا عاليًا، تكون درجة حرارة جسمها قريبة من درجة البيئة المُحيطة بها. أمّا الحيوانات التي تُنظِّم درجة حرارتها، فإنَّ تغليف الجسم بمادة لها توصيل حراري منخفض يُعَدُّ ذا فائدة: حيثُ تعمل بوصفها عازلًا. المواد العازلة التي لها هذه الخصائص هي: الرِّيش، والفرو، ودهن الحوت. أمّا الحيوانات التي تُنظِّم درجة حرارتها عن طريق السلوك، فإنَّ التَّوصيل الحراري العالي لديها يستطيع زيادة نقل الحرارة إلى الحد الأقصى.

تُقسَّم المخلوقات الحية اعتمادًا على مصدر الحرارة

منذ سنوات عدة، قَسّم علماء وظائف الأعضاء الحيوانات إلى حيوانات قادرة على المُحافظة على درجة حرارة أجسامها ثابتة، وأخرى قادرة على تغيير درجة حرارة جسمها بحسب البيئة المُحيطة بها. الحيوانات التي تُنظِّم درجة حرارة جسمها حول نقطة مُعينة سُميَّت حيوانات داخليّة الحرارة *Homeotherms*، في حين تُسمى الحيوانات التي تسمح بتغيُّر درجة حرارة جسمها لتتطابق مَعَ البيئة المُحيطة حيوانات مُتغيرة الحرارة *Poikilotherms*.

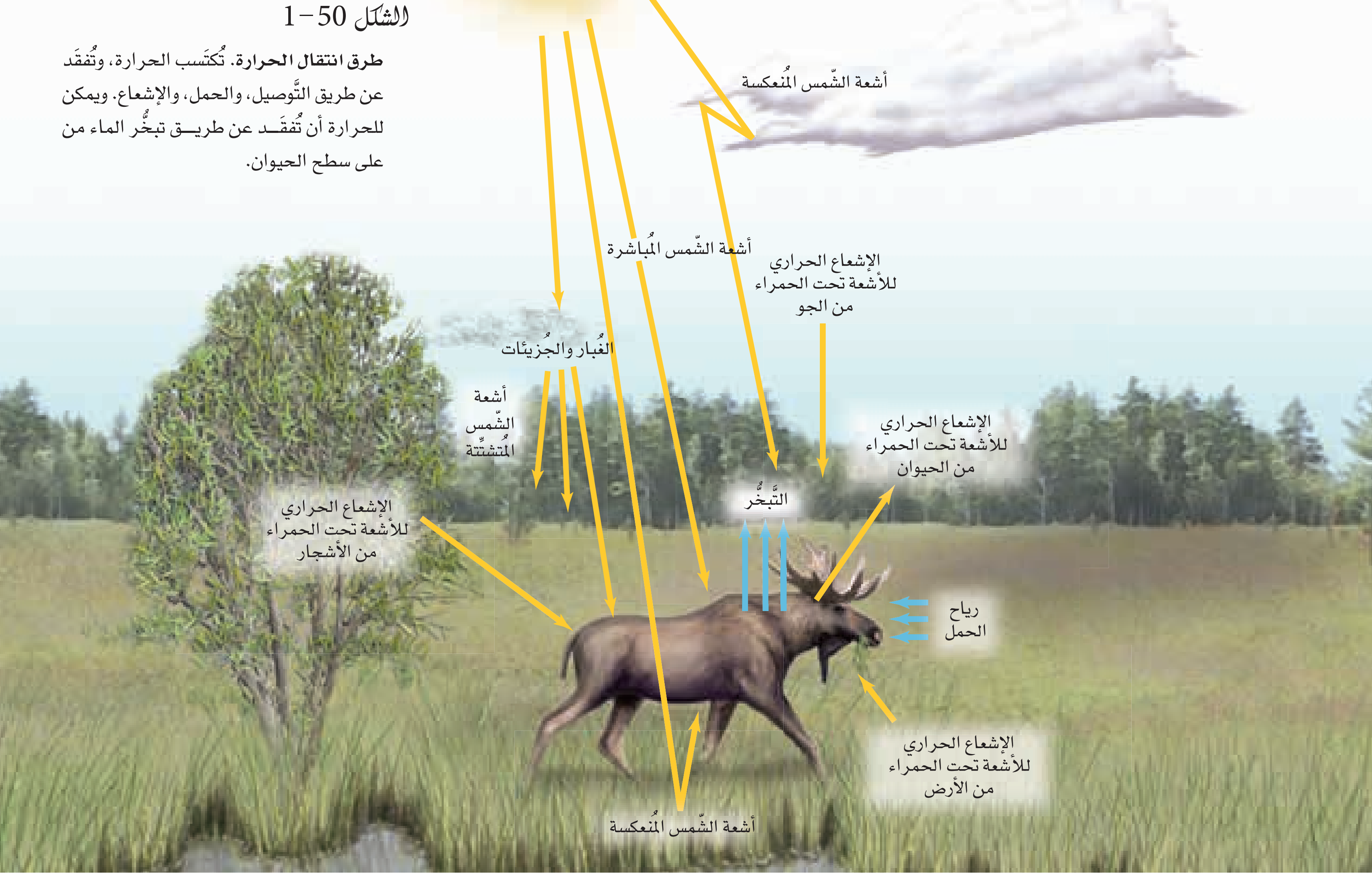
ولأنَّ المخلوقات داخليّة الحرارة تُحاول المُحافظة على درجة حرارة جسمها فوق درجة حرارة البيئة المُحيطة، فإنها تُسمّى ذوات «الدَّم الحار»، وتُسمّى الحيوانات مُتغيرة الحرارة ذوات «الدَّم البارد». إنَّ المُشكلة في هذه التَّسمية هي أنَّ الحيوانات مُتغيرة الحرارة في بيئة مُستقرة من ناحية درجة الحرارة (مثلًا، أنواع عدة من أسماك أعماق البحار) تمتلك ثباتًا في درجة حرارة جسمها أكثر من الحيوانات داخليّة الحرارة.

قادت هذه المُحدِّدات لهذا التَّصنيف الثُّنائي، اعتمادًا على تنظيم درجة الحرارة، إلى رؤية جديدة اعتمادًا على كيفية توليد حرارة الجسم. فالحيوانات التي تستخدم عمليات الأيض لتولِّد حرارة الجسم، وتحافظ عليها فوق درجة حرارة البيئة المُحيطة بها سُميَّت حيوانات **داخليّة الحرارة Endotherm**. أما الحيوانات التي تمتلك مُعدَّل أيض قليلًا نسبيًّا، ولا تستخدم عمليات الأيض لإنتاج الحرارة، وتمتلك درجة حرارة جسم مُتطابقة مَعَ البيئة المُحيطة، فتُسمّى **حيوانات خارجية الحرارة Ectotherm**. تمتلك الحيوانات داخليّة الحرارة توصيلًا حراريًّا مُنخفضًا بسبب آليات العزل التي تمتلكها، أما الحيوانات خارجية الحرارة فتمتلك توصيلًا حراريًّا عاليًا، وتفتقر إلى العزل.

يُمثل هذان المُصطلحان النهايتين المثاليتين لطيف التَّنظيم الحراري الفسيولوجي وللتَّكيُّفات. إنَّ كثيرًا من الحيوانات تقع بين هاتين النِّهايتين، ويمكن اعتبارها حيوانات **متباينة الحرارة. Heterotherms** . إنها مسألة حكم كيف يُصنَّف حيوان مُعيَّن إذا امتلك خصائص من كلتا المجموعتين.

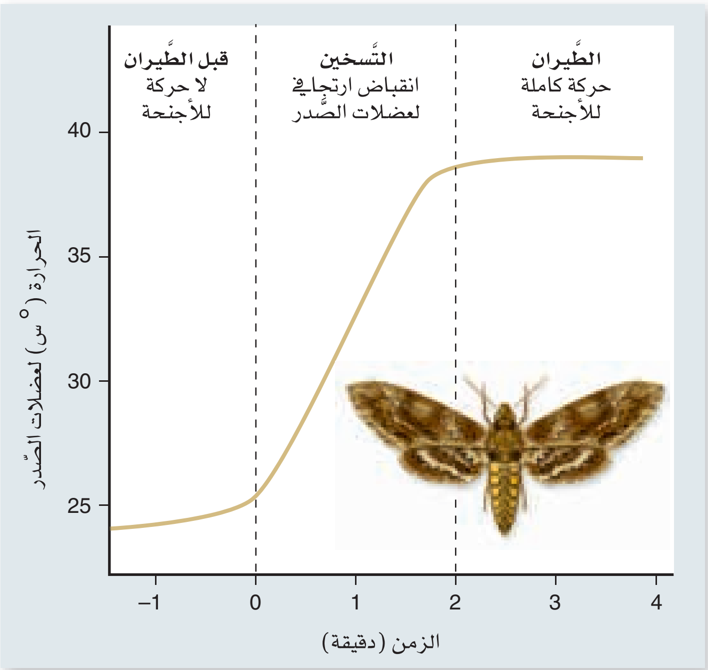
تُنظِّم المخلوقات خارجية الحرارة درجة حرارة جسمها بالسّلوك

على الرغم من أنَّ المخلوقات الحية خارجية الحرارة تمتلك مُعدلات أيضية مُنخفضة، فإنها قادرة على تنظيم درجة حرارة جسمها من خلال السّلوك. تستخدم مُعظم اللافقريات السّلوك لتُعدِّل درجة



الشَّكل 50-1

طرق انتقال الحرارة. تُكتَسب الحرارة، وتُفقَد عن طريق التَّوصيل، والحمل، والإشعاع. ويمكن للحرارة أن تُفقَد عن طريق تبخُّر الماء من على سطح الحيوان.



الشكل 50–2

التَّنظيم الحراري في الحشرات. بعض الحشرات، مثل العث المجنح، تعمل على انقباض عضلات الصّدر لتسخِّن جسمها (الإحماء) من أجل الطَّيران.

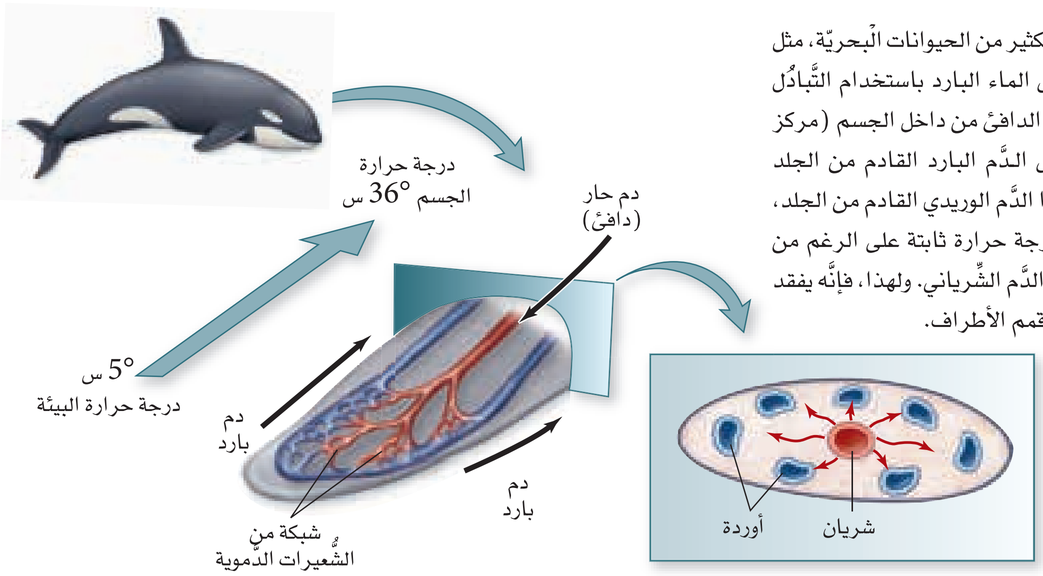
استقصاء

لماذا تتوقف الزِّيادة في حرارة العضلات بعد دقيقتين؟

حرارة جسمها. فالكثير من الفراشات، مثلًا، يجب أن تصل درجة حرارة جسمها إلى درجة حرارة مُعينة قبل أن تكون قادرة على الطَّيران. في الصَّباح عندما تكون درجة الحرارة مُنخفضة، توجّه الفراشات أجسامها مُحاولةً امتصاص أكبر ما يمكن من أشعة الشّمس. تستخدم الفراشات والكثير من الحشرات ردّ الفعل الارتجافي لتُسخِّن عضلات الصّدر المُستخدمة في الطَّيران؛ لتمكنها من عملية الطَّيران (الشكل 50–2).

الشكل 50–3

التَّبادُل الحراري باستخدام التَّيار المُتعاكس. الكثير من الحيوانات الْبحريّة، مثل هذا الحوت القاتل، يحدّ من فقدان الحرارة إلى الماء البارد باستخدام التَّبادُل الحراري عن طريق التَّيار المُتعاكس. يُضخّ الدَّم الدافئ من داخل الجسم (مركز الجسم) إلى الشَّرايين التي تفقد الحرارة إلى الدَّم البارد القادم من الجلد (أطراف الجسم) عن طريق الأوردة. يُسخِّن هذا الدَّم الوريدي القادم من الجلد، ولهذا، فإنَّ مركز الجسم يبقى مُحافظًا على درجة حرارة ثابتة على الرغم من الماء البارد المُحيط بالجسم، ويعمل على تبريد الدَّم الشّرياني. ولهذا، فإنَّه يفقد حرارة أقل عندما يصل هذا الدَّم الشّرياني إلى قمم الأطراف.



الفقريّات من غير الثّدييّات والطّيور هي أيضًا خارجية الحرارة، ومن ثم تعتمد درجة حرارة أجسامها بشكل كبير أو قليل على درجة حرارة البيئة المُحيطة بها. هذا لا يعني أنَّ هذه الحيوانات لا تستطيع المُحافظة على درجة حرارة عالية وثابتة لأجسامها، ولكن يجب عليها أن تستخدم سلوكا مُعيَّنًا لعمل ذلك. كثير من الفقريّات خارجية الحرارة لديها القدرة على المُحافظة على ثبات درجة حرارتها، ومن ثم تُعَدُّ حيوانات ذاتية الحرارة ذات دم بارد Homeothermic ectotherms.

فمثلًا، بعض الأسماك الكبيرة، مثل التونا، وسمك السيف، وبعض أنواع سمك القرش، تستطيع المُحافظة على أجزاء من جسمها على درجة حرارة أعلى من درجة حرارة الماء. تقوم بذلك عن طريق التَّبادُل الحراري باستخدام **التَّيار المُتعاكس Countercurrent heat exchange**. هذا الدَّوران التّكيُّفي، يسمح للدَّم البارد في الأوردة أن يسخن من خلال الإشعاع الحراري الصّادر من الدّم الدافئ الموجود في الشّرايين المُجاورة لهذه الأوردة. تحمل الشَّرايين دمًا أكثر سخونة قادمًا من مركز الجسم (الشكل 50–3).

تُحاول الزَّواحف المُحافظة على درجة حرارة الجسم ثابتة من خلال مجموعة من الوسائل السّلوكية- بوضع أنفسها في أماكن تسقط عليها أشعة الشمس، أو في أماكن فيها ظل. تستطيع بعض الزَّواحف زيادة تأثير التّنظيم السلوكي عن طريق التَّحكُّم في تدفّق الدَّم. تستطيع الحيوانات الْبحريّة زيادة أو تقليل مُعدَّل ضربات القلب، وتوسيع أو تضييق الأوعية الدَّموية لتنظيم كمية الدَّم المُتوافرة لنَقل الحرارة عن طريق التَّوصيل. إنَّ زيادة مُعدَّل ضربات القلب، وتوسيع الأوعية الدَّموية، يسمح لهذه الحيوانات بزيادة درجة الحرارة، عندما تكون على اليابسة، في حين يقلّل نقصان مُعدَّل ضربات القلب وانقباض الأوعية الدَّموية، من فقدان الحرارة عند قيام الحيوان بالغوص من أجل الغذاء.

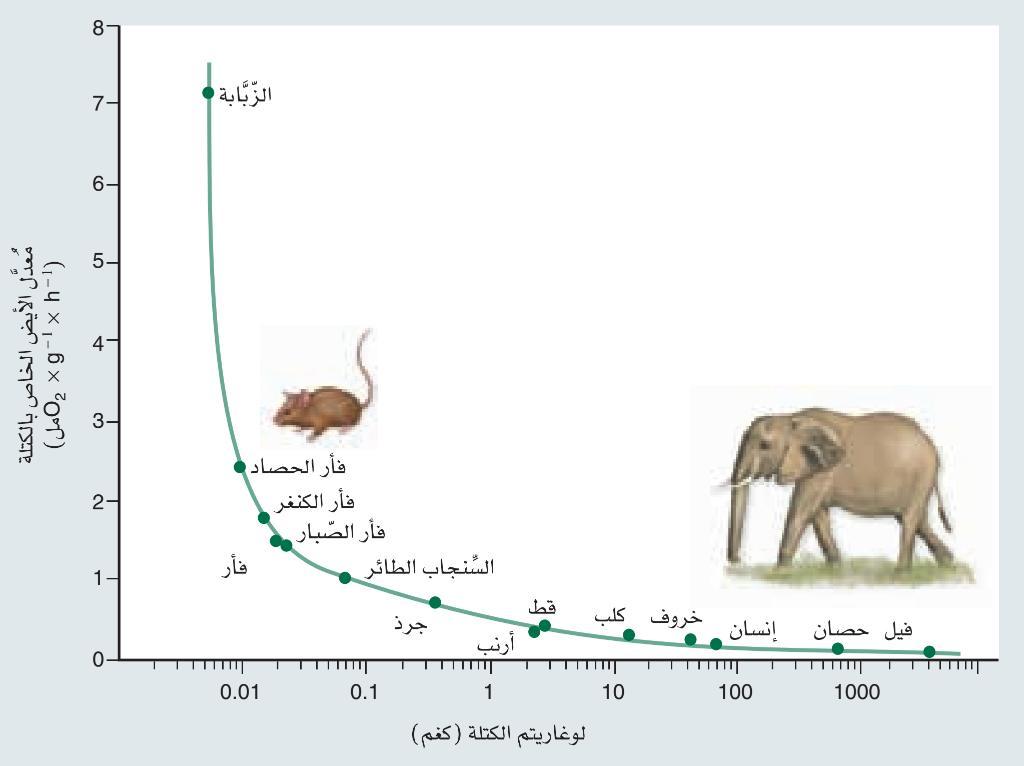
بشكل عام، تمتلك المخلوقات خارجية الحرارة مُعدَّل أيض مُنخفضًا، الذي يُعَدُّ ذا فائدة لها، حيث يتطلَّب كمية أقل من الطَّاقة المُتناولة (الغذاء). لقد قُدِّر أن السّحالي (خارجية الحرارة) تحتاج فقط إلى 10% من الغذاء مُقارنةً مَعَ الفئران (داخليّة الحرارة) المُشابهة لها في الحجم. لكن ثمن ذلك هو عدم قدرتها على القيام بنشاط يحتاج إلى طاقة كبيرة مدة طويلة.

المخلوقات داخليّة الحرارة تنتج حرارة أيضية داخليّة للمُحافظة على درجة حرارة الجسم أو للتَّخلص منها

تستخدم المخلوقات داخليّة الحرارة الحرارة الأيضيَّة الدَّاخليّة لرفع درجة حرارة المخلوق إذا كان الجسم باردًا، وتمثل مصدر حرارة يجب تبديده عند درجة الحرارة العالية.

الشكل 50-4

العلاقة بين كتلة الجسم ومُعدَّل الأيض للثدييات. الحيوانات الصغيرة تمتلك مُعدَّل أيض عاليًا لكلّ وحدة من كتلة الجسم مُقارنة بالحيوانات الكبيرة. في الشكّل، مُعدَّل الأيض الخاص بالكتلة (يُعبَّر عنه بكمية استهلاك الأكسجين لكلّ وحدة كتلة) رُسِمَت مُقابل كتلة الجسم. لاحظ أنَّ محور كتلة الجسم هو بمقياس اللوغاريتم.



استقصاء

ماذا تستنتج من هذا الرَّسم بالنِّسبة للتَّحديات المُختلفة التي تُواجهها الثّدييّات الصغيرة مُقابل الثّدييّات الكبيرة في البيئات الحارة (الدّافئة) والباردة؟

إنَّ أبسط استجابة تؤثّر في نقل الحرارة هي تنظيم كمية الدَّم المُتدفّق إلى سطح الحيوان. توسُّع الأوعية الدَّموية يزيد من كمية الدَّم المُتدفّق إلى السطح، الذي يزيد بدوره التّبادُل الحراري، ويُبدِّدُ الحرارة. على العكس من ذلك، يقلّ انقباض الأوعية الدَّموية من كمية الدَّم المُتدفّق إلى السّطح، ويُقلّل من التّبادُل الحراري، مُقللًا بذلك كمية الحرارة المفقودة بسبب التّوصيل.

عندما ترتفع درجة حرارة البيئة المُحيطة، يستفيد الكثير من الحيوانات داخليّة الحرارة من عملية التّبريد التّبخيري على شكل تعرُّق، أو نفث البخار في أثناء اللّهث. يوجد التَّعرُّق في بعض الثّدييّات، ومن ضمنها الإنسان، ويشتمل على الإخراج النَّشط للماء من الغُدد العرقية إلى سطح الجسم. عندما يتبخر الماء، يبرد الجلد، وهذا الانخفاض ينتقل بدوره إلى داخل الجسم عبر الشُّعيرات الدَّموية الموجودة عند سطح الجلد. إنَّ نفثَ البخار في أثناء اللّهث آليةُ تكيُّف مُشابهة تُستخدم من قبل بعض الثّدييّات والطّيور التي تعتمد على السطوح التّنفسية لعملية التبريد التّبخيري. يجب على الحيوان أن يتحمَّل فقدان الماء ليكون التّبريد التّبخيري فعّالًا.

إنَّ من فوائد حالة داخليّة الحرارة منح القدرة على القيام بنشاط يحتاج إلى طاقة كبيرة مدة طويلة. أما الثمن الذي تدفعه هذه المخلوقات الحية، فهو أنَّ مُعدَّل الأيض العالي يحتاج إلى أخذ كمية كبيرة من الطاقة (الغذاء) وبشكل مستمر.

حجم الجسم والعزل

الحجم من أهم العوامل التي تؤثّر في وظائف الحيوان. إنَّ التَّغيُّر في حجم الجسم يمتلك تأثيرًا كبيرًا في مُعدَّل الأيض. فالحيوانات الصغيرة تستهلك كمية أكبر من الطّاقة لكلّ وحدة حجم مُقارنة بالحيوانات الكبيرة. هذه العلاقة ملخصة في منحى «الفأر إلى الفيل» الذي يُبيِّن العلاقة بين مُعدَّل الأيض وحجم الثّدييّات (الشكل 50-4).

تكون مساحة سطح المخلوقات الصغيرة، التي تمتلك مُعدَّل أيض عاليًا، كبيرة مقارنةً بحجمها. يُشكّل هذا الأمر، في البيئة الباردة، مُشكلة كبيرة لهذه الحيوانات، حيث لا تتمكّن من إنتاج كمية كافية من الحرارة الدّاخليّة لتُعادل كمية الحرارة المفقودة بالتّوصيل عبر مساحة جسمها الكبيرة. لهذا، فإنَّ الحيوانات داخليّة الحرارة الصغيرة في البيئة الباردة تحتاج إلى عزل كبير؛ للمُحافظة على درجة حرارة جسمها. إنَّ كمية العزل يُمكن أن تتغير فصليًّا أو جغرافيًّا؛ حيث تزيد كثافة الغطاء على أجسام الحيوانات في الشمال وفي فصل الشتاء.

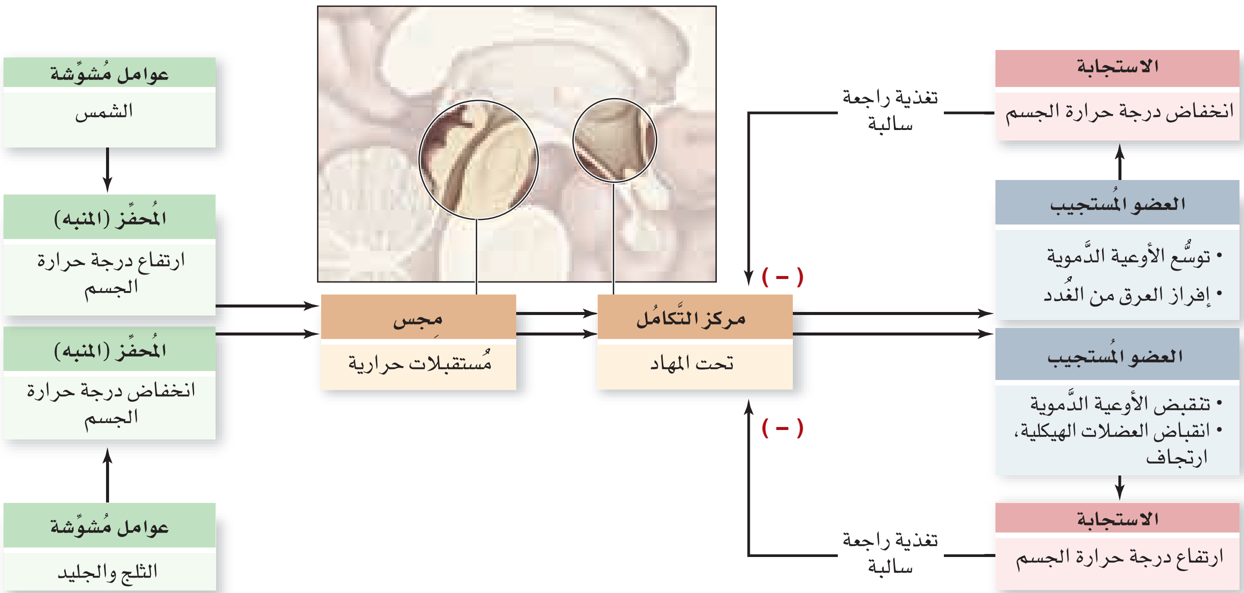
على العكس من ذلك، فإن الحيوانات الكبيرة في البيئات الحارة لديها عكس هذه المُشكلة. على الرغم من أنَّ مُعدَّل الأيض مُنخفض، فإنها تُنتج كمية كبيرة من الحرارة مَع امتلاكها مساحة سطح صغيرة تستخدمها لتبديد الحرارة عن طريق التَّوصيل. لهذا، فإنَّ الحيوانات الكبيرة (داخليّة الحرارة) في البيئات الحارة تمتلك القليل من العزل، وتستخدم السّلوك من أجل فقدان الحرارة، تمامًا مثل ما يقوم به الفيل من عملية تحريك للأذنين لزيادة فقدان الحرارة بالحمل.

التَّوليد الحراري

عندما تصل درجة الحرارة إلى أقل من شدة العتبة الحرجة، فإنَّ الاستجابات التي تقوم بها الحيوانات داخليّة الحرارة تكون غير كافية لرفع درجة حرارة جسم الحيوان. في مثل هذه الحالة، تلجأ الحيوانات إلى ما يُسمّى **التَّوليد الحراري Thermogenesis**، أو استخدام عمليات الأيض الطّاقية العادية لإنتاج الحرارة. يأخذ التَّوليد الحراري شكلين: التَّوليد الحراري الارتجافي والتَّوليد الحراري غير الارتجافي.

في التَّوليد الحراري غير الارتجافي، تتحول عمليات أيض الدُّهون لإنتاج الحرارة بدلًا من إنتاج أدينوسين ثلاثي الفوسفات (ATP). يحدث هذا النَّوع من التَّوليد الحراري في أنحاء الجسم المُختلفة، لكن في بعض الثّدييّات، هناك بعض المُستودعات الدُّهنية الخاصة التي تُسمّى الدُّهون البنية، حيث تُستخدم لهذا الهدف. تُخزَّن هذه الدُّهون البنية في أماكن صغيرة في الرَّقبة وبين الكتفين، وتكون عالية التَّروية الدَّموية، وتسمح بنقل فعّال للحرارة من أماكن إنتاجها.

في حين يستخدم التَّوليد الحراري الارتجافي العضلات لتوليد الحرارة دون إنتاج شغل مُفيد. يحدث هذا النَّوع في بعض الحشرات، كما ذُكر سابقًا في المثال الخاص بتسخين عضلات الطّيران في الفراشة، وفي الفقريّات من نوع الحيوانات داخليّة الحرارة. يتضمَّن الارتجاف استخدام عضلات مُتضادّة لإنتاج مُحصلة حركة قليلة، لكن هذا يُحدِث تحلُّلًا لجزيئات أدينوسين ثلاثي الفوسفات، وبذلك تُنتج الحرارة اللازمة للتَّسخين.



الشكل 50-5

التَّحكُّم في درجة حرارة الجسم عن طريق تحت المِهاد. المُستقبلات الحرارية المركزية في الدِّماغ وفي البطن الأمامي تجس التَّغيُّر في درجة حرارة الجسم. هذه المُستقبلات الحرارية تصنع شقًّا تشابكيًّا (اتصالًا) مَعَ الأعصاب في تحت المِهاد، الذي يعمل بوصفه مركز تكامل للمعلومات وتجميع لها. يتحكّم تحت المهاد بعد ذلك في الأعضاء المُستجيبة مثل الأوعية الدَّموية والغُدد العرقية عن طريق الأعصاب الوِدّية. أيضًا، يُسبِّب تحت المهاد إطلاق هرمونات تحفِّزُ الغُدَّة الدَّرقية لإنتاج الثيروكسين الذي يُنظِّم عمليات الأيض في الجسم.

في الثّديّات، يتحكم تحت المهاد في التّنظيم الحراري

تحتاج الثّديّات التي تُحافظ على ثبات نسبي لدرجة حرارتها إلى جهاز تحكُّم (مُلخَّص في الشكل 50-5). يعمل هذا النظام مثل نظام التدفئة / التبريد في منزلك، الذي يمتلك جهاز تحكُّم في الحرارة (ثيرموستات) مُتصل مَعَ الفرن المُنتج للحرارة، وجهاز التَّكييف الخافض للحرارة. يُحافظ مثل هذا الجهاز على درجة حرارة المنزل حول نقطة مُعيَّنة مُحدَّدة مُسبقًا، وذلك بالتبادل بين التسخين والتبريد كلما كان الأمر ضروريًّا.

عندما تزيد درجة حرارة الدم على 37° س، ترصد الخلايا العصبية الموجودة في تحت المهاد هذا التغيُّر في درجة الحرارة (انظر الفصلين الـ 44 و 46). يؤدي هذا إلى تنبيه مركز فقدان الحرارة *Heat-losing center* في تحت المهاد. تقوم الأعصاب الوِدّية الصادرة من هذه المنطقة بتوسيع الأوعية الدَّموية الطرفية، جالبةً دمًا أكثر إلى السّطح للمُساعدة على تبديد الحرارة وفقدانها. تُحفز أعصاب ودية أخرى إنتاج العرق، حيث يعمل هذا العرق على القيام بالتَّبريد التَّبخيري. يحدث هنا أيضًا تثبيطًا للهرمونات المُحفِّزة للتَّفاعلات الأيضية.

عندما تنخفض درجة حرارتك إلى أقل من 37° س، يقوم تحت المهاد بعمل مجموعة من العمليات المُضادة. تكون هذه العمليات تحت سيطرة مركز تحفيز الحرارة *Heat-promoting center*، الذي يملك أعصابًا وِدّية تقوم بعمل انقباض للأوعية الدَّموية لتُقلِّل بذلك من فقدان الحرارة، وتُثبِّط عملية التَّبريد التَّبخيري الناتج عن التَّعرُّق. ويقوم أيضًا بتحفيز نُخاع الغدة الكظرية لإفراز إبينيفرين، والجزء الأمامي للغدة النخامية لإفراز الهرمون المُحفِّز لإفراز هرمون الغُدَّة الدَّرقية (TSH)، حيث يحفِّز هذان الهرمونان عمليات الأيض. في حالة TSH، يتم هذا بشكل غير مُباشر، حيث يحثّ هذا الهرمون الغُدَّة الدَّرقية على إفراز الثيروكسين، الذي يقوم بدوره بتحفيز عمليات الأيض (انظر الفصل الـ 46). يُحفِّز إبينفرين والأعصاب الوِدّية النَّسيج الدُّهني لإنجاز التَّوليد الحراري لإنتاج حرارة داخليّة أكثر. ومـرةً أُخرى، عندما تعود درجة الحرارة لترتفع، تحدث هناك تغذية سالبة راجعة إلى تحت المهاد لتُقلِّل من الاستجابات التي تُنتِج الحرارة.

الحُمّى

تُسمّى المواد التي ترفع درجة الحرارة **مولدات الحمى Pyrogens**، وهي تُسبِّب حالة تُسمّى **الحُمّى Fever**. تنتُج الحُمّى نتيجة تغيُّر في النُّقطة المُحدَّدة مُسبقًا للحرارة (النقطة المرجعية) Set point الطبيعية في الجسم إلى درجة أعلى. إنَّ كثيرًا من البكتيريا سالبة جرام تمتلك أجزاء في جدارها الخلوي تُسمّى السّم الداخلي (إندوتوكسين) وتعمل مثل مولدات الحمى. بعض المواد التي تُفرز من خلايا الدم البيضاء أيضًا تعمل مثل مولدات الحمى. تعمل مولدات الحمى على تحت المهاد لتزيد من درجة الحرارة المُحدَّدة مُسبقًا.

تبدو القيمة التّكيّفية للحُمّى أنها ترفع من درجة الحرارة لتُقلِّل من نمو البكتيريا. إنَّ الأدلة على ذلك جاءت من مُلاحظة أنَّ بعض الحيوانات مُتغيرة الحرارة تستجيب أيضًا لمولدات الحمى. عندما تُحقن الإيجوانة الصحراوية بالبكتيريا المُنتجة لمولدات الحمى، فإنها تقضي وقتًا أطول في الشمس، رافعةً بذلك درجة حرارة جسمها؛ ولهذا يُقال: إنها أنجزت حُمّى سلوكية.

هذه المُلاحظات قادتنا إلى إعادة التَّفكير في النظر إلى الحُمّى على أنها حالة يجب مُعالجتها طبيًّا. فالحُمّى تُعَدُّ استجابة طبيعية للعدوى، والعلاج لتخفيف الحُمّى ربما يعمل عكس هذا النِّظام الدِّفاعي الطبيعي. إنَّ الحُمّى العالية جدًا، على الرغم من ذلك، يمكن أن تكون خطيرة جدًا، وتُسبِّب أعراضًا تمتد من تشنُّجات إلى هلوسة.

السُّبات

تستطيع الحيوانات داخليّة الحرارة تقليل مُعدَّل الأيض ودرجة حرارة الجسم عن طريق دخولها في حالة من السُّكون تُسمّى **السُّبات Torpor**. تسمح هذه الحالة للحيوان بتقليل الحاجة إلى الغذاء، وذلك بتقليل العمليات الأيضية. بعض الطّيور، مثل الطائر الطَّنان تسمح لدرجة الحرارة في جسمها بالهبوط إلى 20° س في الليل. هذه الإستراتيجية موجودة في الحيوانات الصغيرة داخليّة الحرارة؛ الحيوانات الكبيرة تمتلك كتلة كبيرة من الصَّعب أن يتمّ لها تبريدٌ سريع كهذا.

البيات الشَّتوي Hibernation هو حالة قصوى من السُّبات الذي يصل إلى عدد من الأسابيع، أو حتى عدد من الأشهر. في هذه الحالة، تنخفض درجة حرارة الحيوان $20°$ س أقل من الدَّرجة المرجعية الطَّبيعية مدة طويلة من الوقت. الحيوانات التي تُمارس البيات الشَّتوي تمتلك حجمًا متوسطًا، أما الحيوانات الصَّغيرة داخليّة الحرارة فتستهلك الطاقة بسرعة أكبر مما تستطيع تخزينها، حتى لو قلَّت من مُعدَّلات الأيض لها.

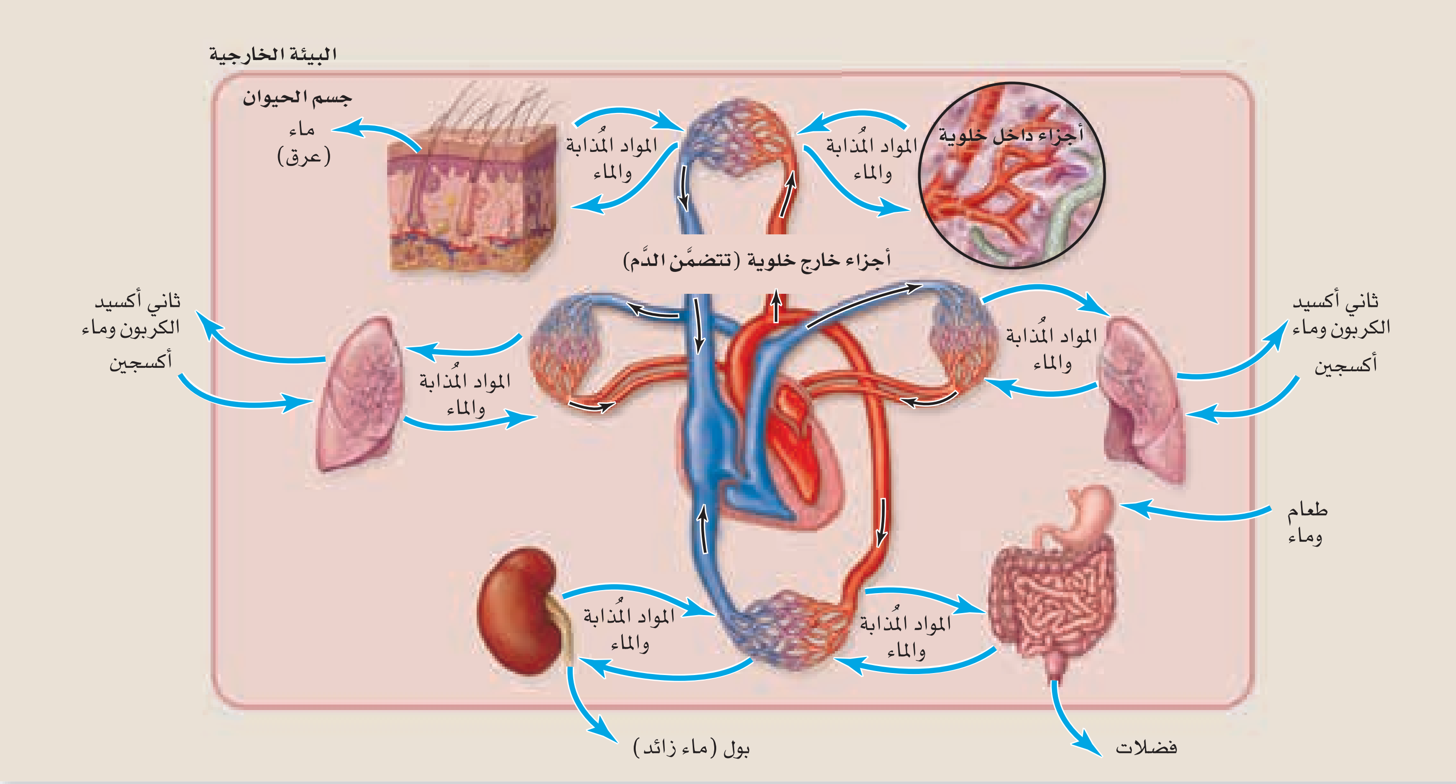
الثَّدييّات الكبيرة جدًا لا تقوم ببيات شتوي. وقد اعتقد النّاس زمنًا طويلًا أنَّ الدّببة تنجز البيات الشتوي، ولكن درجة حرارتها تنخفض في الحقيقة بضع درجات. ولذلك، فهي تقوم بنوم شتوي طويل. وبسبب كتلتها الحرارية الكبيرة، وقلة مُعدَّل فقدان الطّاقة لديها، فإنها لا تحتاج إلى توفير الطّاقة الإضافية التي تستخدمها الحيوانات في البيات الشّتوي.

حرارة الجسم تُساوي الحرارة الناتجة إضافة إلى الحرارة المنقولة. تنتقل الحرارة عن طريق التَّوصيل، والحمل، والإشعاع، والتَّبخر. المخلوقات الحية التي تُولِّد طاقة، وتستطيع الحفاظ على درجة حرارة جسمها فوق درجة حرارة البيئة المُحيطة تُسمّى حيوانات داخليّة الحرارة. أما المخلوقات الحية التي تُطابق درجة حرارتها درجة حرارة البيئة المُحيطة فتُسمّى حيوانات خارجية الحرارة. هذان النَّوعان يستطيعان تنظيم درجة حرارة أجسامهما، لكن الحيوانات خارجية الحرارة تستخدم سلوكها بشكل رئيس لتقوم بذلك. تُحافظ الثَّدييّات على درجة حرارة جسمها ثابتة من خلال عمليات تنظيم يتحكم فيها تحت المهاد. تُستخدم دورتان من التَّغذية الراجعة السالبة لرفع درجة حرارة الجسم أو خفضها بحسب الحاجة.

2-50 المولارية الأسموزيّة والتّوازن الأسموزيّ

يتوزع الماء في المخلوقات متعددة الخلايا بين الأجزاء داخل الْخلويّة وخارج الْخلويّة (الشكل 50-6). للمُحافظة على التّوازن الأسموزيّ، يجب أن يكون الجزء الخارجي من جسم الحيوان (بما في ذلك بلازما الدَّم) قادرًا على أخذ الماء من البيئة المُحيطة، أو إفراز الماء الزَّائد إلى البيئة المُحيطة. يجب أن يتم تبادل الأيونات غير العضوية أيضًا بين سوائل الجسم خارج الْخلويّة والبيئة الخارجية للمُحافظة على الاتزان الداخلي. يحدث تبادُل المواد الإلكتروليتية بين الجسم والبيئة الخارجية عبر خلايا طلائية مُتخصِّصة، وفي مُعظم الفقريّات، من خلال عملية التَّرشيح في الكليتين.

تحافظ مُعظم الفقريّات على الاتزان الداخلي بالنِّسبة إلى مجموع تركيز المواد المُذابة في السَّائل خارج الخلوي، وتركيز بعض الأيونات الخاصّة. الصوديوم (Na^+) هو الأيون الموجب الرّئيس في السوائل خارج الْخلويّة، والكلور (Cl^-) هو الأيون السالب الرّئيس في السوائل خارج الْخلويّة. الأيونات الموجبة ثنائية الشّحنة،



الشكل 50-6

التَّفاعلات بين الأجزاء بين الْخلويّة وخارج الْخلويّة للجسم والبيئة الخارجية. يُكتسب الماء إلى داخل الجسم من البيئة أو يُفقد إلى البيئة. يتم تبادُل الماء والمواد المُذابة بين السوائل خارج الْخلويّة من الجسم والبيئة، ويحدث هذا عبر الخلايا الطِّلائية، ويمكن أن تُرشَّح جزيئات الماء والمواد المُذابة إلى خارج الجسم عن طريق الكليتين. بشكل عام، يجب أن تكون كمية الماء والمواد المُذابة الداخلة للجسم والخارجة منه مُتعادلة؛ كي نُحافظ على الاتزان الداخلي.

مثل الكالسيوم (Ca^{2+}) والماغنسيوم (Mg^{2+})، وأيون البوتاسيوم (K^+) أُحادي الشّحنة الموجب، وأيونات أُخرى، أيضًا تمتلك وظائف مُهمة، ويجب المُحافظة عليها ضمن مستوى ثابت.

الضّغط الأسموزيُّ مقياسُ فرقِ التركيز

لقد درست في (الفصل الـ 5) أنّ **الخاصية الأسموزيّة Osmosis** هي انتشار الماء عبر غشاء شبه مُنفِّذ. تحدث الخاصّية الأسموزيّة من المحلول المُخفَّف (يحتوي على تركيز قليل من المُذاب) إلى محلول أقل تخفيفًا (يحتوي على تركيز عالٍ من المُذاب). **والضّغطُ الأسموزيّ للمحلول Osmotic pressure** هو مقياسُ ميل المحلول لأخذ الماء عن طريق الخاصية الأسموزيّة، وهو مقدار الضّغط المُتولد من حركة الماء.

المحلول الذي يمتلك تركيزًا عاليًا من المُذاب يمتلك ضغطًا أسموزيًّا مرتفعًا. يُقاس هذا **بالمولارية الأسموزيّة للمحلول Osmolarity**، وهي عدد المولات النّشيطة أسموزيًّا للمُذاب لكلّ لتر من المحلول. لاحظ أنّ المولارية الأسموزيّة يمكن أن تختلف عن التّركيز المولي (الجزيئي) Molar concentration إذا كان المُذاب قادرًا على التّفكك في المحلول إلى أكثر من جزيء نشط أسموزيًّا. فمثلًا، محلول من السكروز تركيزه المولي يساوي 1 له مولارية أسموزية تساوي 1 أوسمول Osmolar. لكن محلول NaC1 الذي تركيزه المولي يساوي 1 له مولارية أسموزيّة تساوي 2 أوسمول، حيث يتحلّل إلى أيونين نشطين أسموزيًّا.

التّوترية Tonicity للمحلول هي مقياس قدرة هذا المحلول على تغيير حجم الخليّة عن طريق الخاصية الأسموزيّة. إذا وُضِعت الخليّة الحيوانية في محلول ذي **تركيز عالٍ من المُذاب Hypertonic** فإنها تفقد الماء للمحلول المجاور، وتنكمش. بالمُقارنة، إذا وُضعت الخليّة الحيوانية في محلول ذي **تركيز قليل من المُذاب Hypotonic** فإنها تكتسب الماء، وتتمدَّد. ولكن إذا وُضعت الخليّة الحيوانية في **محلول مُتعادل Isotonic** فلا تكون هناك مُحصِّلة لحركة الماء. في العلاجات الطِّبية، تُستخدم المحاليل المُتعادلة مثل المحلول الملحي و 5% ديكتروز لغمر الأنسجة المكشوفة، وتُعطَّى أيضًا بوصفها محاليل في الأوردة مُباشرةً.

المخلوقات المُتطابقة مَعَ بيئتها أسموزيًّا تعيش في بيئات بحرية

في مُعظم اللافقريات الْبحريّة، تكون المولارية الأسموزيّة للسوائل في أجسامها مُشابهة لمياه البحر (على الرغم من أنّ تركيز بعض الأيونات، مثل الماغنسيوم، غير متساوٍ). وحيث إنّ السوائلَ خارج الْخلويّة مُتعادلةٌ مَعَ ماء البحر، فلا يوجد فرق أسموزي، ولهذا لا يوجد ميل للماء لمُغادرة أو دخول أجسام هذه المخلوقات. تُدعى هذه المخلوقات الحية المخلوقات **مُتطابقة الأسموزية Osmoconformers**، وهي مُتعادلة أسموزيًّا مَعَ البيئة المُحيطة بها.

من بين الفقريّات، تُعدّ أسماك الجرِّيث البدائية وحدها من المخلوقات مُتطابقة الأسموزية مَعَ بيئتها. أسماك القرش وأقاربها في طائفة الغضروفيات (الأسماك الغضروفية) تمتلك محاليل مُتعادلة مَعَ ماء البحر، حتى لو أنّ مستوى كلوريد الصوديوم في دمها أقل من ماء البحر؛ هذا الاختلاف في المولارية الأسموزيّة الكِلية يُعوَّض بتجميع البولينا، كما سيُناقش لاحقًا.

المخلوقات المُنظِّمة للأسموزية تتحكم في المولارية الأسموزيّة داخليًا

الفقريّات الأخرى كلها مخلوقات **مُنظِّمة للأسموزية Osmoregulators** أي إنّها قادرة على الحفاظ على المولارية الأسموزيّة ثابتة تقريبًا للدَّم على الرغم من الاختلاف في التّركيز مَعَ البيئة المُحيطة. هذه القُدرة مكّنت الفقريّات من اكتشاف مناطق بيئية مُختلفة والدخول إليها. لكن تحقيق هذا الثّبات يحتاج إلى تنظيم مُستمر.

فقريات المياه العذبة تمتلك تركيزًا عاليًا من المُذاب في سوائل جسمها مُقارنةً مَعَ الماء المُحيط. بمعنى آخر، تُعدّ ذات تركيز عالٍ بالنِّسبة إلى مُحيطها. وحيث إنَّ خلاياها تمتلك ضغطًا أسموزيًّا مرتفعًا، فإنّ الماء يميل للدُّخول إلى داخل أجسامها. تبعًا لذلك، تكيَّفت هذه المخلوقات الحية لمنع الماء من الدُّخول إلى أجسامها قدر المُستطاع، وللتَّخلص من الماء الداخل. إضافة إلى ذلك، تفقد الفقريّات التي تعيش في المياه العذبة أيونات غير عضوية إلى بيئتها المُحيطة، ولهذا يجب أن تُعيدها إلى أجسامها عن طريق النَّقل النَّشط.

في المقابل، تكون مُعظم الفقريّات الْبحريّة ذات تركيز قليل من المُذاب مقارنةً مَعَ البيئة المُحيطة؛ تمتلك سوائل أجسام هذه المخلوقات ثُلث المولارية الأسموزيّة الموجودة في مياه البحر المُحيطة تقريبًا. لهذا، فإنَّ هذه المخلوقات تعيش تحت خطر فقدان الماء بالخاصيّة الأسموزيّة، لذلك كيَّفت هذه المخلوقات نفسها للحفاظ على الماء لمنع جفاف أجسامها. للحفاظ على الماء. تشرب هذه المخلوقات ماء البحر، وتتخلَّص من الأيونات الزَّائدة من خلال الكليتين والخياشيم.

تحتوي سوائل الجسم في الفقريّات التي تعيش على اليابسة كمية أكبر من الماء مُقارنة مَعَ الهواء المُحيط بها. لهذا، فهي تفقد الماء إلى الهواء المُحيط عن طريق الجلد والرئتين عن طريق التَّبخر. تواجه الزَّواحف والطّيور والثّدييّات جميعها، وكذلك البرمائيات خلال وجودها على اليابسة هذه المشكلة. لقد طورت هذه المخلوقات الأجهزة البولية / المُنظِّمة للأسموزية لمُساعدتها في الحفاظ على الماء.

اللافقرياتُ الْبحريّةُ مخلوقاتٌ حيةٌ مُتطابقةٌ مَعَ بيئتها من النَّاحية الأسموزيّة، وتكون سوائل جسمها مُتعادلة مَعَ بيئتها. مُعظمُ الفقريّاتِ مخلوقاتٌ مُنظِّمةٌ للأسموزية؛ إذ تكون السوائل في جسمها ذات تراكيز عاليةٍ أو مُنخفضة من المُذاب بالنِّسبة إلى البيئة المُحيطة. تُساعد الآليات الفسيولوجية مُعظم الفقريّات للمُحافظة على ثبات أسموزية الدَّم وتركيز الأيونات فيه.

3-50 الأعضاء المُنظِّمة للأسموزية

نشأت آليات مُختلفة في الحيوانات لمُجابهة التّوازن المائي. في كثير من الحيوانات، تكون إزالة الماء أو الأملاح من أجسامها مُترافقة مَعَ إزالة الفضلات الأيضية من خلال جهاز الإخراج، تمتلك الطلائعيات أُحادية الخليّة الفجوات المُنقبضة لهذا الغرض، مثلها مثل الإسفنجيات. الحيوانات الأُخرى مُتعدِّدة الخلايا تستخدم جهازًا للإخراج مُكوَّنًا من أُنيبيبات إخراجية تطرح السائل والفضلات من الجسم. إضافة إلى ذلك، هناك أجهزة دقيقة مُحكمة أُخرى موجودة في اللافقريات؛ الجهازُ الْبوليُّ في الفقريّات مُعقَّدٌ للغاية.

تستخدم اللافقريات خلايا وأُنيبيبات خاصة

في الدِّيدان المفلطحة، تتفرع أُنيبيبات تُسمّى **النفريديا الأولية Protonephridia** في أنحاء الجسم كلّه لتكون **خلايا لهبية Flame cells** تشبه الجزء الزجاجي من المصباح الكهربائي (الشكل 50-7). على الرغم من أنَّ هذه التراكيب الإخراجية البسيطة تفتح إلى خارج الجسم، فإنها لا تفتح إلى الداخل، بل تعمل حركة الأهداب في داخل الخلايا اللهبية على سحب السائل من الجسم إلى داخلها. يتم امتصاص الماء والمواد الأيضية بعد ذلك، وما تبقى، يُطرح إلى الخارج من خلال ثغور إخراجية.

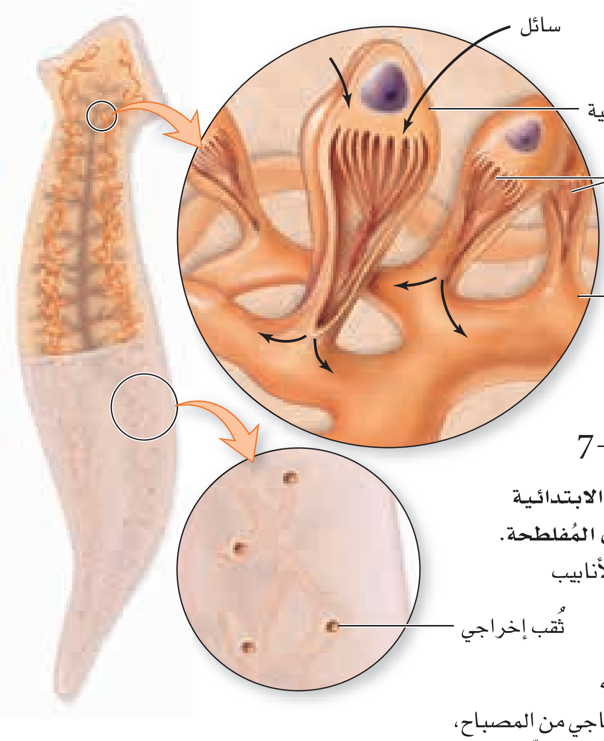
تمتلك لافقريات أُخرى جهازًا من الأنيبيبات تفتح على خارج الجسم وفي داخله. في دودة الأرض، تُعرف هذه الأُنيبيبات **بالنفريديا Nephridia** (التَّركيب البرتقالي اللَّون في الشَّكل 50-8). تحصل النفريديا على السائل من التَّجويف الجسمي من خلال عملية ترشيح المواد إلى التَّركيب الشَّبيه بالقُمع والمُسمّى فم النفريديا *Nephrostome*. استُخدِم مُصطلح التَّرشيح هنا؛ لأنّ السائل يتكون تحت ضغط، ويمر من خلال فتحات صغيرة. ولهذا، لا تمرُّ جزيئات أكبر من حجم مُعيَّن. يُعَدُّ الراشح مُتعادلًا مَعَ السائل الموجود في تجويف الجسم السيلومي، وعندما يمرُّ هذا السائل بعد ذلك في الأُنيبيبات، تُزال جزيئات كلوريد الصوديوم بفعل عمليات النَّقل النَّشط.

إنَّ المُصطلح العام لعملية نقل المواد من الأُنيبيبات إلى السائل الجسمي المُحيط يُسمّى **إعادةَ الامتصاص Reabsorption**. وبسبب إعادة امتصاص الأملاح من الرَّاشح، يكون البول الخارج مخففًا أكثر من سوائل الجسم – أي إنَّ البول يحتوي على تركيز قليل من المواد المُذابة. تُنتج كليتا الرخويات والأعضاء الإخراجية في القشريات (المُسماة بغدد قرون الاستشعار *Antennal glands*) البولَ بعملية التَّرشيح، وتعود وتأخذ بعض الأيونات من الرَّاشح بعملية تُسمّى إعادةَ الامتصاص.

تمتلك الحشرات جهاز تنظيم أسموزيًّا فريدًا

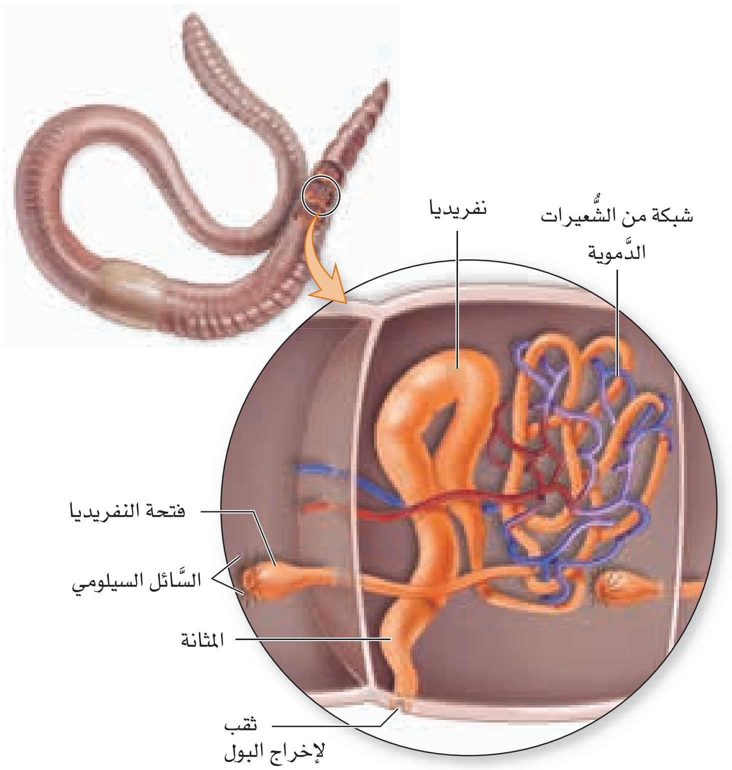
الأعضاء الإخراجية في الحشرات تُسمّى **أنابيب ملبيجي Malpighian tubules** (الشكل 50-9)، وهي امتدادات للقناة الهضمية تتفرع من أمام المعدة الخلفية. لا يتكون البول هنا بعملية التَّرشيح في هذه الأُنيبيبات، حيث لا يوجد فرق في الضّغط بين الدَّم في تجويف الجسم والأُنيبيبات. بدلًا من ذلك، تُفرَز جزيئات الفضلات وأيونات البوتاسيوم إلى الأُنيبيبات من التَّجويف عن طريق النَّقل النَّشط.

الإفراز Secretion عمليةٌ مُعاكسةٌ لعملية إعادة الامتصاص- حيث تنتقل الأيونات والجزيئات من السائل الجسمي إلى الأُنيبيبات. إنَّ إفراز K^+ يُنتج فرقًا



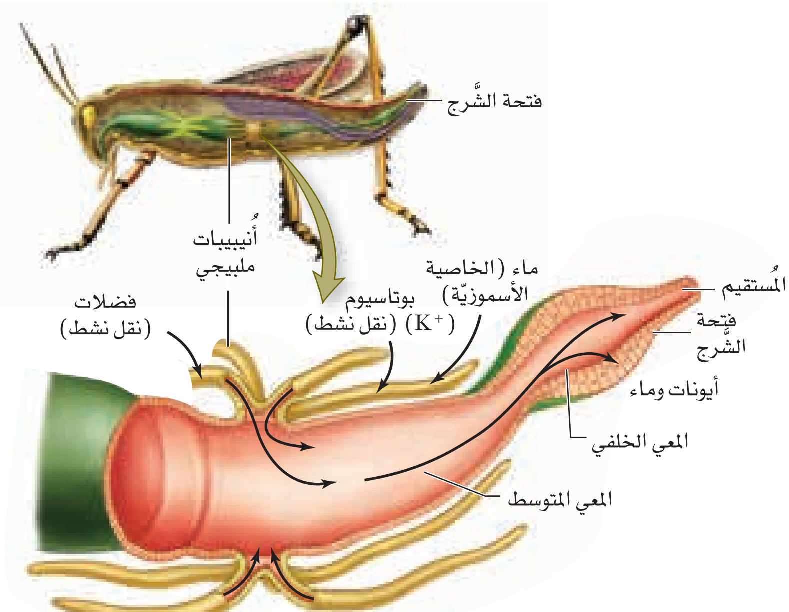
الشكل 50-7

النفريديا الابتدائية في الدِّيدان المُفلطحة. نظام من الأنابيب المُتشعِّبة، وخلايا لهبية تُشبه الجزء الزُّجاجي من المصباح، وثقوب إخراجية تُشكِّل النفريديا الابتدائية في الدِّيدان المفلطحة. الأهداب في داخل الخلايا اللهبية تسحب السوائل من الجسم إلى داخل الأنابيب بسبب حركتها. بعد ذلك، يتمُّ طرح المواد وإخراجها من خلال الثقوب التي تفتح خارج الجسم.



الشكل 50-8

النفريديا في الدِّيدان. مُعظم اللافقريات، مثل دودة الأرض المُبيَّنة هنا، تمتلك النفريديا (البرتقالي). تتكوَّن هذه النفريديا من أُنيبيبات تستقبل الرَّاشح من السائل السيلومي الذي يدخل عن طريق فتحة النفريديا التي تُشبه القمع. تتمّ إعادة امتصاص الأملاح من هذه الأُنيبيبات، والسائل الذي يتبقّى؛ البول، يتمّ طرحه من خلال فتحات إلى البيئة الخارجية.



الشكل 50-9

أُنيبيبات ملبيجي في الحشرات. أُنيبيباتُ ملبيجي هي امتداداتٌ للقناة الهضمية التي تجمَع الماء والفضلات من الجهاز الدَّوري في جسم الحشرة. يُفرز أيون البوتاسيوم إلى داخل هذه الأُنيبيبات، ويسحب معه الماء إلى داخلها عن طريق الخاصية الأسموزيّة. مُعظم هذا الماء (الأسهم) تتمّ إعادة امتصاصه عبر جدار المعي الخلفي.

أسموزيًّا يُسبِّب دخول الماء إلى الأُنيبيبات عن طريق الخاصية الأسموزيّة من الجهاز الدَّوري المفتوح. بعد ذلك، يُعاد امتصاص مُعظم الماء وأيونات البوتاسيوم إلى الجهاز الدَّوري من خلال المعدة الخلفية، فتتخلّف أجزاء صغيرة ونواتج الفضلات ليتّم طرحُها من خلال المُستقيم مَعَ البُراز. تزوِّد أنابيب ملبيجي الحشرات بأداة فعالة جدًا للحفاظ على الماء.

تقوم كِليةُ الفقريّات بعمليات التَّرشيح ومن ثمَّ إعادة الامتصاص

كليتا Kidneys الفقريّات لا تُشبه أُنيبيبات ملبيجي في الحشرات، بل تُشكِّل سائلًا أنيبيبيًّا عن طريق عملية ترشيح الدَّم تحت الضّغط. إضافة إلى نواتج الفضلات والماء، يحتوي الرَّاشح على الكثير من الجزيئات الصغيرة، مثل الجلوكوز، والأحماض الأمينية، والفيتامينات، التي لها قيمة للحيوان. يُعاد امتصاص هذه الجزيئات، ومُعظم الماء من الأُنيبيبات إلى الدَّم، في حين تبقى الفضلات في الرَّاشح. يمكن أن تُفرز فضلات أُخرى إلى الأُنيبيبات، وتُضاف إلى الرَّاشح، ومن ثم يتمّ التَّخلص من البول المحتوي على نواتج الفضلات.

قد يبدو شاذًّا أن تقوم الكِلية في الفقريّات بترشيح كلّ شيء في بلازما الدَّم (ما عدا البروتينات، التي تمتلك حجمًا كبيرًا) ومن ثمَّ تُنفق الطّاقة لإعادة امتصاص المواد التي يحتاج إليها الجسم. إلا أنَّ عملية إعادة الامتصاص المُتخصِّصة تُعطي مرونة أكبر. وهناك مجموعات مُتنوِّعة من الفقريّات طوَّرت القُدرة على إعادة امتصاص جزيئات مُهمة من بيئتها التي تعيش فيها. هذه المرونة في عملية إعادة الامتصاص مكَّنت الفقريّات من العيش في بيئات مُختلفة كثيرة. فيما تبقى من هذا الفصل، سنُركِّز دراستنا على الكِليَةِ في الفقريّات وكيفية تخلُّصها من الفضلات، وخاصةً المُركبات النيتروجينية.

كثير من الفقريّات تُرشّح السائل باستخدام نظام من الأُنيبيبات، ومن ثم تقوم بعمليات إعادة امتصاص للأيونات والماء، تاركةً نواتج الفضلات لطرحها إلى الخارج. تُصنِّع الحشرات السائل الإخراجي عن طريق إفراز أيونات البوتاسيوم ونواتج الفضلات إلى داخل الأُنيبيبات، ويتبع ذلك دخول الماء إلى الأُنيبيبات بالخاصّية الأسموزيّة. تُنتج كِليَةُ الفقريّات الرَّاشح الذي يدخل الأُنيبيبات، ومن ثم يُعدَّل ليُكوِّن بعد ذلك مادة البول.

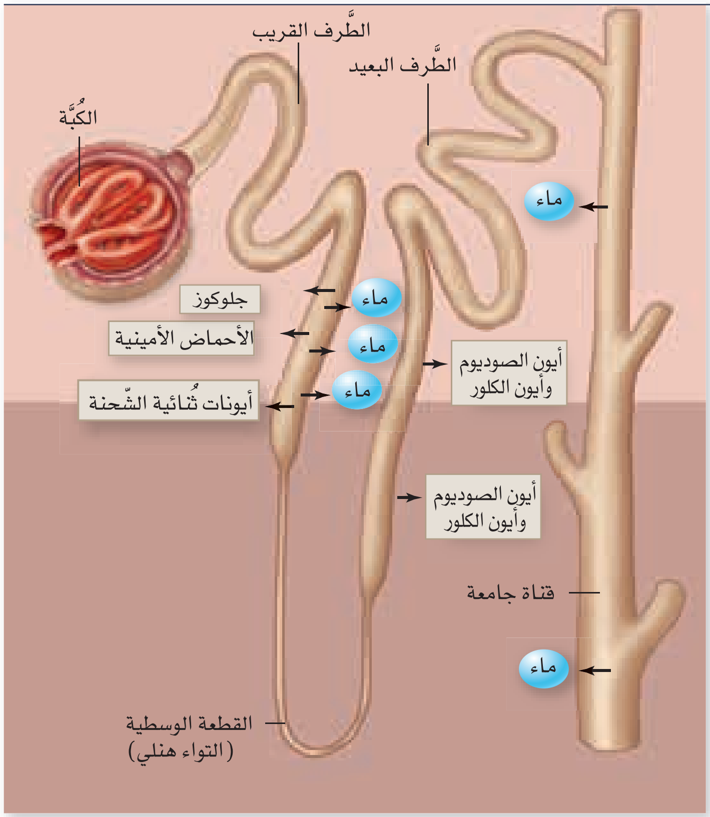
4-50 تطور كِلْيةِ الفقريّات

الكِليةُ عضوٌ مُعقدٌ مكوَّن من آلاف وحدات متكررة تُدعى **الوحدات الأنبوبية الكلوية Nephrons**، كلّ واحدة منها تمتلك التواء يمتد إلى نخاع الكِلية (موضَّح بالرَّسم في الشكل 50–10). يدفع ضغط الدَّم السائل في الدَّم إلى الخروج من مجموعة من الشُّعيرات الدَّموية تُدعى الكُبَّة *Glomerulus* إلى داخل محفظة بومان *Bowman's capsule*، وهي بداية جهاز الأُنيبيبات. تسمح هذه العملية بترشيح الدَّم لتُكوِّن الراشح الذي يُعدَّل عند مروره بباقي الوحدة الأنبوبية الكلوية. تُحافظ الكبة على خلايا الدَّم، والبروتينات، والجزيئات الكبيرة المُفيدة الأُخرى، وتبقيها في الدَّم، إلا أنها تسمح للماء، والجزيئات الصغيرة والفضلات. عندما يمر الراشح في الوحدة الأنبوبية الكلوية، يتم إعادة امتصاص المواد الغذائية والأيونات من الراشح عن طريق آليات النقل النَّشط والنقل السلبي، تاركةً الماء والفضلات الأيضية في الأنبوب لتخرج مَعَ البول. (تفاصيل هذه العملية ستُناقش في الجزء المقبل).

على الرغم من أنَّ كِلَى مُعظم الفقريّات مُتشابهة في تصميمها، فإن هناك بعض التغيُّرات والتعديلات التي حدثت في بعض الفقريّات. ولأنَّ الرَّاشحَ مُتعادلٌ من النّاحية الأسموزيّة مَعَ الدَّم، فإنَّ مُعظم الفقريّات تستطيع إنتاج بول مُتعادل التوتر مَعَ دمها عن طريق إعادة امتصاص الأيونات والماء بالتّساوي. أو، أنها قادرة على إنتاج بول قليل التَّركيز من المادة المُذابة مُقارنة بالدَّم –مخفف مقارنة مَعَ الدم– عن طريق إعادة امتصاص جزء قليل من الماء. تستطيع الطّيور والفقريّات فقط إعادة امتصاص ماء كافٍ من الراشح لإنتاج بول عالي التركيز من المواد المذابة مُقارنة مَعَ الدَّم، عن طريق إعادة امتصاص جزء كبير من الماء.

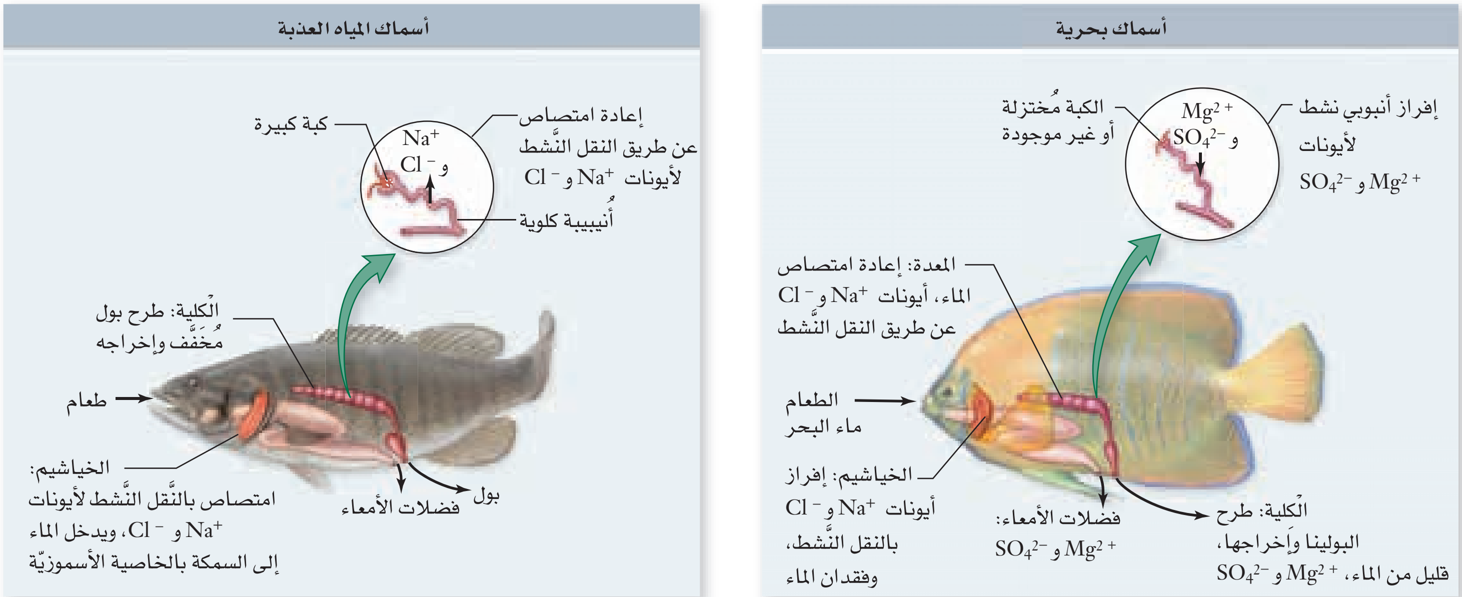
الأسماك التي تعيش في الماء العذب يجب أن تُحافظ على تركيز الأيونات المُذابة وتتخلص من الماء الزائد للخارج

يُعتقد أنّ الكِليَةَ قد نشأت في الأسماك العظمية التي تعيش في المياه العذبة. وحيث إنَّ سوائلَ جسم الأسماك التي تعيش في المياه العذبة عاليةُ التَّركيز بالمواد المُذابة مُقارنةً مَعَ الماء المُحيط، فإنَّ هذه الحيوانات تواجه مشكلتين جادتين: الأولى، دخول الماء من الخارج إلى أجسامها، والثانية خروج المواد المُذابة من أجسامها إلى الماء المحيط.



الشّكل 50–10

تنظيم الوحدة الأنبوبية الكلوية في الفقريّات. الوحدة الأنبوبية الكلوية هي تصميم تمَّ المُحافظة عليه في كلى الفقريّات المُختلفة. السُّكر، والأحماض الأمينية، والماء، والأيونات أُحادية الشّحنة، والأيونات ثنائية الشحنة يُعاد امتصاصها من خلال الطَّرف القريب؛ الماء والأيونات أُحادية الشحنة مثل الصوديوم والكلور تتمّ إعادة امتصاصها من خلال التواء هنلي؛ كمية مختلفة من الماء والأيونات أحادية الشحنة (الصوديوم، الكلور) يمكن امتصاصها من خلال الطَّرف البعيد والقناة الجامعة، اعتمادًا على تأثير الهرمونات.



الشكل 50–11

تواجه أسماك المياه العذبة والأسماك الْبحريّة مشكلات أسموزية مُختلفة. أسماكُ المياه العذبة ذات تركيز عالٍ من المواد المُذابة مُقارنةً مَعَ المياه التي تعيش فيها، أما الأسماك الْبحريّة، فهي ذات تركيز مُنخفض من المواد المُذابة مقارنةً مَعَ المياه التي تعيش فيها. لتعوّض أسماك المياه العذبة ميلها لأخذ الماء إلى داخلها وفقدان الأيونات للخارج، عملت على طرح بول مُخفَّف، وعدم شرب الماء، وإعادة امتصاص الأيونات عبر أُنيبيبات الوحدة الأنبوبية الكلوية. لتعوِّض الأسماك الْبحريّة فقدان الماء بالخاصية الأسموزيّة، تشرب مياه البحر، وتزيل الأيونات الزائدة من خلال النقل النَّشط عبر الخلايا الطّلائية في الخياشيم والْكِلية.

لمعالجة المُشكلة الأولى؛ تقوم الأسماك التي تعيش في المياه العذبة بعدم شرب الماء وإخراج كميات كبيرة من بول مُخفَّف يكون قليل التَّركيز للمواد المُذابة بالمقارنة مَعَ سوائل الجسم. ولمعالجة المُشكلة الثانية؛ قامت هذه الأسماك بإعادة امتصاص الأيونات من الرَّاشح في أثناء مروره بأُنيبيبات الوحدة الأنبوبية الكلوية وإعادتها إلى الدَّم. إضافة إلى ذلك، فهي تنقل الأيونات باستخدام النقل النَّشط عبر سطح الخياشيم من الماء المُحيط في اتجاه الدَّم (الشكل 50–11، يسار).

على الأسماك العظمية التي تعيش في مياه البحر المحافظة على الماء، وإخراج المواد الإلكتروليتية الزائدة

على الرغم من أنَّ مُعظم المجموعات الحيوانية نشأت في البداية في البحر، فإن الأسماك العظمية الْبحريّة ربما نشأت من أسلاف كانت تعيش في المياه العذبة. واجهت هذه الأسماك نوعًا جديدًا من المشكلات في عملية انتقالها من المياه العذبة إلى البحار؛ لأنها تمتلك سوائل قليلة التَّركيز للمواد الذائبة مُقارنة مَعَ مياه البحر. نتيجة لذلك، يُغادر الماء من أجسامها عن طريق الخاصية الأسموزيّة من خلال الخياشيم، وتفقد ماءً عن طريق البول. لتعويض هذا الفقدان في الماء، تشرب الأسماك الْبحريّة هذه كمية كبيرة من ماء البحر (الشكل 50–11، يمين).

إنَّ كثيرًا من الأيونات الموجبة ثنائية الشحنة (خاصةً، الكالسيوم والماغنسيوم) الموجودة في ماء البحر الذي تشربه الأسماك يبقى في الجهاز الهضمي، ويتمُّ التَّخلص منه عن طريق فتحة الشرج. على الرغم من ذلك، فإنَّ بعضها يتمُّ امتصاصه إلى الدَّم، إضافة إلى الأيونات أُحادية الشحنة مثل: البوتاسيوم، والصوديوم، والكلور. تنتقل مُعظم الأيونات أحادية الشحنة بالنَّقل النَّشط من الدَّم إلى الخارج عبر سطوح الخياشيم، في حين يتمُّ إفراز الأيونات ثنائية الشحنة التي دخلت الدَّم إلى الوحدة الأنبوبية الكلوية، ويتمُّ التَّخلص منها بعد ذلك عن طريق البول. باستخدام هاتين الطريقتين، تتخلص الأسماك العظمية الْبحريّة من الأيونات التي تحصل عليها من ماء البحر الذي تشربه. يكون البولُ الخارج من هذه الأسماك مُتعادلًا أسموزيًّا بالمُقارنة مَعَ سوائل الجسم لهذه الأسماك. ويكون هذا البول أكثر تركيزًا من البول الخارج من الأسماك التي تعيش في المياه العذبة، ولكنّه ليس مركزًا كما هو الحال في الطّيور والثّدييّات.

تضخُّ الأسماك الغضروفية المواد الإلكتروليتية إلى الخارج، وتمتص البولينا وتحتفظ بها

تُعَدُّ أسماك غضروفية الخياشيم، التي تضم أسماك القرش، وسمك شيطان البحر، أكثر تحت طائفة مشهورة من طائفة الأسماك الغضروفية. قامت أسماك غضروفية الخياشيم بحل مُشكلة الأسموزيّة التي تفرضها عليها البيئة الْبحريّة التي تعيش فيها بطريقة مُختلفة. بدلًا من أن تمتلك سوائل جسمية عالية التَّركيز من المواد المُذابة مقارنةً مَعَ ماء البحر، حيث يحتم عليها هذا أن تستمر في شرب ماء البحر وضخّ الأيونات عن طريق النَّقل النَّشط، فإنّ أسماك غضروفية الخياشيم تمتصُّ البولينا من أُنيبيبات الوحدة الأنبوبية الكلوية إلى الدَّم، وتُحافظ على تركيز البولينا في الدَّم أكثر 100 مرة مما هو في الثّدييّات.

تجعل إضافة البولينا دم أسماك غضروفية الخياشيم تقريبًا مُتعادل التَّركيز للمواد المُذابة مُقارنة مَعَ ماء البحر المُحيط. وبسبب عدم وجود محصلة انتقال للماء بين محلولين مُتعادلين من ناحية التَّركيز، فإنَّ فقدان الماء في هذه الحالة يكون معدومًا. نتيجةً لذلك، لا تحتاج هذه الأسماك إلى شرب ماء البحر للمُحافظة على التّوازن الأسموزيّ، ولا تزيل الخياشيم والكليتين في هذه الحيوانات كمية كبيرة من الأيونات من أجسامها. إن أنسجة الأسماك الغضروفية وأنزيماتها قادرة على تحمل التَّراكيز العالية للبولينا.

تمتلك البرمائيات والزواحف تكيفات أسموزية لبيئتها

البرمائياتُ أولُ الفقريّات التي عاشت على اليابسة. كِلْيةُ البرمائيات مُشابهةٌ لكِلْيَةِ الأسماكِ التي تعيش في المياه العذبة. لا غرابة في هذا؛ لأنَّ البرمائيات تقضي جزءًا من وقتها في المياه العذبة، وعندما تكون على اليابسة، فهي تبقى في الأماكن المُبلَّلة

والرَّطبة. تُنتج البرمائيات بولًا مخففًا جدًا، وتعوّض ما تفقده من أيونات الصوديوم عن طريق نقل الصوديوم من الماء المُحيط عبر الجلد باستخدام النَّقل النَّشط.

من جهة أُخرى، تعيش الزواحف في بيئات متنوعة. الزواحف التي تعيش بشكل رئيس في المياه العذبة تعيش في بيئة مُشابهة للأسماك والبرمائيات التي تعيش في المياه العذبة، ومن ثم تمتلك كِلْيَةً مشابهة لهما. أما الزواحف الْبحريّة التي تضم بعض التماسيح، والزواحف المائية، والأفاعي الْبحريّة، ونوعًا واحدًا من السحالي، فإنها تمتلك كِليةً تُشبه ما تمتلكه أقاربها في المياه العذبة، إلا أنها تواجه مُشكلة مُعاكسة، حيث تميل لفقدان الماء وأخذ الأملاح إلى داخلها. ومثلها كمثل الأسماك العظمية الْبحريّة، فهي تشرب ماء البحر، وتطرح بولًا مُتعادلًا من النَّاحية الأسموزيّة. تتخلص الزواحف الْبحريّة من الأملاح الزائدة من خلال غُدد ملحية تقع بالقرب من الأنف أو العين.

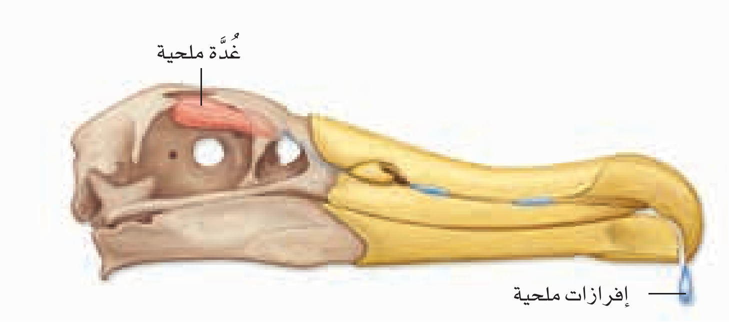
تقوم الكِلْيتان في الزواحف التي تعيش على اليابسة أيضًا بإعادة امتصاص كثير من الأملاح والماء الى داخل أنيبيبات الوحدة الأنبوبية الكلوية، مُحافظةً بذلك على حجم الدَّم في البيئات الجافة. وهي كالأسماك والبرمائيات، لا تستطيع إنتاج بول أكثر تركيزًا من بلازما الدم؛ على الرغم من ذلك، فهي لا تفرز بولًا في الحقيقة، بل تطرح نواتج الكليتين في المذراق أو المجمَع (مخرج مشترك بين الجهاز الهضمي والْبوليّ)، حيث يُعاد امتصاص الماء مرة أخرى، وتخرج الفضلات مَعَ البراز.

تستطيع الثّدييّات والطّيور طرح بول مُركَّز وتحافظ على الماء

الطّيور والثّدييّات هي الفقريّات الوحيدة القادرة على إنتاج بول له تركيز أسموزي عالٍ مُقارنةً مَعَ سوائل الجسم. لهذا تكون هذه الثّدييّات قادرة على طرح نواتج فضلاتها مَعَ كميات قليلة من الماء، وتُحافظ بذلك أكثر على الماء في أجسامها.

تستطيع كِلْيةُ الإنسان إنتاج بول يكون تركيزه 4.2 أضعاف تركيز بلازما الدَّم، لكن كِلْيتي بعض الثّدييّات الأُخرى أكثر فعالية في حفظ الماء. فمثلًا، الجمال والجرابيع والفئران من نوع *Perognathus* تستطيع إنتاج بول تركيزه 8، 14، 22 ضعف تركيز بلازما الدَّم لديها، على التَّوالي. إنَّ كليتي الجرذ الكنغاري (من نوع *Dipodomys*) فعّالة جدًا؛ لأنه لا يشرب ماء؛ ويستطيع الحصول على ما يريده من ماء من الطعام، ومن الماء الذي ينتُج عن عملية التَّنفس الخلوي الهوائي.

إنَّ إنتاج بول ذي تركيز عالٍ من المواد المُذابة يُنجَز عن طريق التواء هنلي *Henle loop* التّابع للوحدة الأنبوبية الكلوية (الشكل 50-10 و50-16)، والموجود فقط في الطّيور والثّدييّات. تعتمد درجة تركيز البول على طول التواء هنلي؛ تمتلك مُعظم الثّدييّات وحدات أنبوبية كلوية قصيرة (التواء هنلي قصير) وأُخرى ذات التواء هنلي طويل. مَعَ ذلك، تمتلك الطّيور عددًا قليلًا، أو لا تمتلك وحدات أنبوبية كلوية لها التواء هنلي طويل، لهذا فهي لا تنتج بولًا ذا تركيز عالٍ مُشابهًا لما تُنتجه الثّدييّات. في أقصى الحدود، تستطيع إعادة امتصاص ماء كافٍ لإنتاج بول ذي تركيز مُضاعف مُقارنةً بتركيز دمها. حلَّت الطّيور الْبحريّة مُشكلة فقدان الماء بشرب ماء مالح، ومن ثمَّ طرح الزَّائد من هذه الأملاح عن طريق غدد ملحية قريبة من العيون (الشكل 50-12).



الشكل 50–12

كيف تتخلّص الطّيور الْبحريّة من الملح الزائد. تشرب الطّيور الْبحريّة مياه البحر، ومن ثم تطرح الملح الزائد من خلال الغُدد الملحية. السائل الملحي الشَّديد الذي يُطْرحُ من خلال هذه الغُدد يمرّ على طول المنقار إلى الخارج.

يذهب البول متوسط التَّركيز بالمواد المُذابة إلى المذراق بعد طرحه من الكليتين ليختلط مَعَ المواد البُرازية القادمة من القناة الهضمية. وإذا اقتضت الحاجة، فإنَّ كمية ماء إضافية يتم امتصاصها من خلال جدران المذراق، لينتج بعد ذلك بول على شكل مادة معجونية بيضاء شبه صلبة، أو على شكل حبيبات، يتمُّ التَّخلص منها إلى خارج الجسم.

الكليتان في الأسماك التي تعيش في المياه العذبة تطرح كمية وافرة من البول المُخفَّف جدًا؛ تشرب الأسماك العظمية الْبحريّة ماء البحر، وتطرح بولًا مُتعادلًا أسموزيًا. إنَّ التصميم الأساسي، ووظيفة الوحدة الأنبوبية الكلوية للأسماك التي تعيش في الماء العذب حُوفظ عليها في الفقريّات التي تعيش على اليابسة. بعض التَّعديلات، مثل وجود التواء هنلي، سمحت للثدييات والطّيور بإعادة امتصاص ماء أكثر، وإنتاج بول ذي تركيز عالٍ بالمواد المذابة مُقارنة مَعَ سوائل الجسم.

5-50 الفضلات النيتروجينية: الأمونيا، واليوريا (البولينا)، وحمض اليوريك (البوليك)

الأحماض الأمينية والأحماض النووية جزيئاتٌ مُحتوية على النيتروجين. عندما تحطّم بعض الحيوانات هذه الجزيئات لإنتاج طاقة، أو تحويلها إلى كربوهيدرات، أو دهون، فإنَّها تُنتِج نواتج جانبية مُحتوية على النيتروجين تُسمّى **الفضلات النيتروجينية Nitrogenous wastes** (الشكل 50-13) التي يجب على الجسم التخلص منها.

الأمونيا مُركَّبٌ سام يجب التخلُّص منه بسرعة

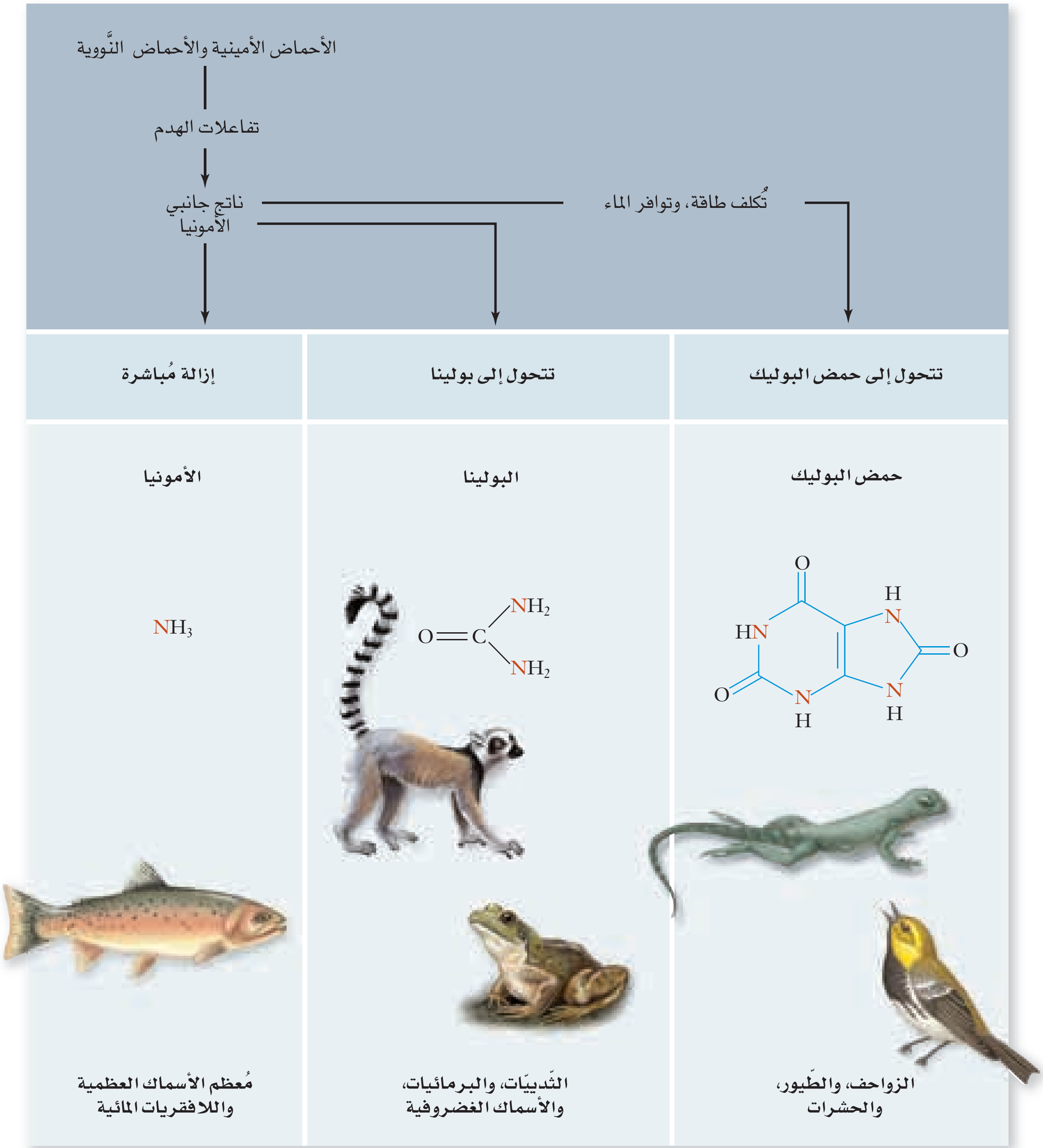
إنَّ أولَ خطوة في عمليات أيض كلٍّ من الأحماض الأمينية والأحماض النووية، هي إزالةُ مجموعة الأمين ($—NH_2$)، ومن ثمَّ اتحادها في الكبد مَعَ أيون الهيدروجين (H^+) لتكوين **الأمونيا Ammonia** (NH_3). الأمونيا سامة جدًا للخلايا، ولهذا فهي آمنةٌ فقط عندما يكون تركيزها قليلًا جدًا. إنَّ التخلُّص من الأمونيا ليس مُشكلة في الأسماك العظمية واليرقات البرمائية، حيث تتخلص منها عن طريق الانتشار من خلال الخياشيم وبدرجة أقل عن طريق البول المُخفَّف جدًا.

البولينا وحمض البوليك أقل سُميَّة. لكن لهما ذائبية مُختلفة

في الأسماك غضروفية الخياشيم، والبرمائيات البالغة، والثّدييّات، يتم التخلُّص من الفضلات النيتروجينية على شكل مُركّب أقل سُميَّة، وهو **البولينا Urea**.

الشكل 50-13

الفضلات النيتروجينية. عندما تتمُّ عمليات الأيض على كلٍّ من الأحماض الأمينية والنَّووية، فإنَّ النَّواتج الجانبية لهذه التَّفاعلات تُكوِّن مُركب الأمونيا، الذي يُعَدُّ مركبًا سامًّا، لكن الأسماك تستطيع التَّخلُّص منه عن طريق الخياشيم. تحوّل الثّدييّات الأمونيا إلى بولينا، التي هي أقل سمية من الأمونيا. تحوّل الطّيور والزواحف التي تعيش على اليابسة الأمونيا إلى حمض البوليك، الذي يكون غير ذائب في الماء. إنتاج حمض البوليك أكثر الفضلات النيتروجينية كلفة إلا أنَّه يوفر ماء أكثر.



ذائبية البولينا جيدةٌ في الماء، ومن ثم يُمكن طرحها بكميات كبيرة في البول. يتمُّ حمل البولينا في مجرى الدَّم من الكبد، وهو مكان تصنيعها، إلى الكِلية، ومكان طرحها إلى الخارج.

تتخلّص الزواحف، والطّيور، والحشرات من الفضلات النيتروجينية على شكل **حمض البوليك Uric acid**، الذي هو قليل الذائبية في الماء. نتيجةً لقلة ذائبية حمض البوليك، فإنَّه يترسب، ويتمُّ التخلُّص منه بوجود كمية قليلة من الماء. يُشكّل حمض البوليك المادة المعجونية البيضاء في بُراز الطّيور التي تُسمّى جوانو *Guano*. يُنفق الحيوان طاقة أكثر عند تصنيع حمض البوليك، لكن هذا الأمر يُعوَّض بالمُحافظة على الماء.

إنَّ القدرة على تصنيع حمض البوليك في هذه المجموعات من الحيوانات مهم؛ لأن بيوض هذه الحيوانات تُحاط بقشرة، ويتمُّ تجميع الفضلات النيتروجينية مَعَ نمو الجنين داخل البيضة. على الرغم من أنَّ تكوين حمض البوليك زاد في طول عملية التَّصنيع التي تحتاج إلى كمية أكبر من الطّاقة، إلا أنّه أنتج مُركبًا بلّوريًّا مُترسبًا.

إن حمض البوليك، بوصفه مادة صلبة مُترسبة، غير قادر على التّأثير في تطور الجنين حتى لو تمَّ تجميعه داخل البيضة. تنتج الثّدييّات أيضًا قليلًا من حمض البوليك، إلا أنَّه يكون ناتجًا بسبب عملية تحطيم البيورينات التابعة للنيوكليوتيدات، وليس من الأحماض الأمينية. تمتلك مُعظم الثّدييّات أنزيمًا يُسمّى يوريكيز *Uricase*، الذي يحوِّل حمض البوليك إلى مادة أكثر ذائبية تُسمّى **الانتوين Allantoin**. الإنسان، والقرود، وبعض أنواع الكلاب التي تفتقر لهذا الأنزيم يجب أن تتخلَّص من حمض البوليك. في الإنسان، تسبب زيادة تراكم حمض البوليك في المفاصل مرضًا يُعرف بالنُّقرس *Gout*.

إنَّ التحطيم الأيضي لكلٍّ من الأحماض الأمينية والنووية يُنتج الأمونيا بوصفها ناتجًا جانبيًا. يتمُّ التخلُّص من الأمونيا في الأسماك العظمية والبرمائيات ذات الخياشيم على هيئتها، ولكن في الفقريّات الأُخرى، تتحول الفضلات النيتروجينية إلى بولينا وحمض البوليك اللّذين يُعدّان أقل الفضلات النيتروجينية سُميَّة.

6-50 الْكِليةُ في الثّدييّات

الْكِليةُ في الإنسان هي ذلك العضو الذي يكون في حجم اليد، ويقع في أسفل الظهر. تستقبل كلّ كِليةٍ دمًا من الشّريان الكلوي، ومن هذا الدَّم يتكوَّن البول. يُصبّ البول من كلّ واحدة من الكليتين في **الحالب Ureter**، الذي يحمل البول إلى **المثانة Urinary bladder**. يمرُّ البول إلى الخارج عن طريق **الإحليل Urethra** (الشكل 50-14).

في داخل الْكِلْية، يتوسّع فم الحالب ليُكوِّن تركيبًا شبيهًا بالقمع، يُعرف **بحوض الْكِلية Pelvis**. يمتلك حوض الْكِلية، امتدادات تُشبه الكؤوس تستقبل البول من النَّسيج الكلوي. يُقسَّم النَّسيج الكلوي إلى طبقة خارجية تُسمّى **القشرة الكلوية Renal cortex** وطبقة داخليّة تُسمّى **النُّخاع الكلوي Renal medulla**.

تمتلك الْكِليةُ ثلاث وظائف أساسية مُلخَّصة في الشَّكل 50-15، هي:

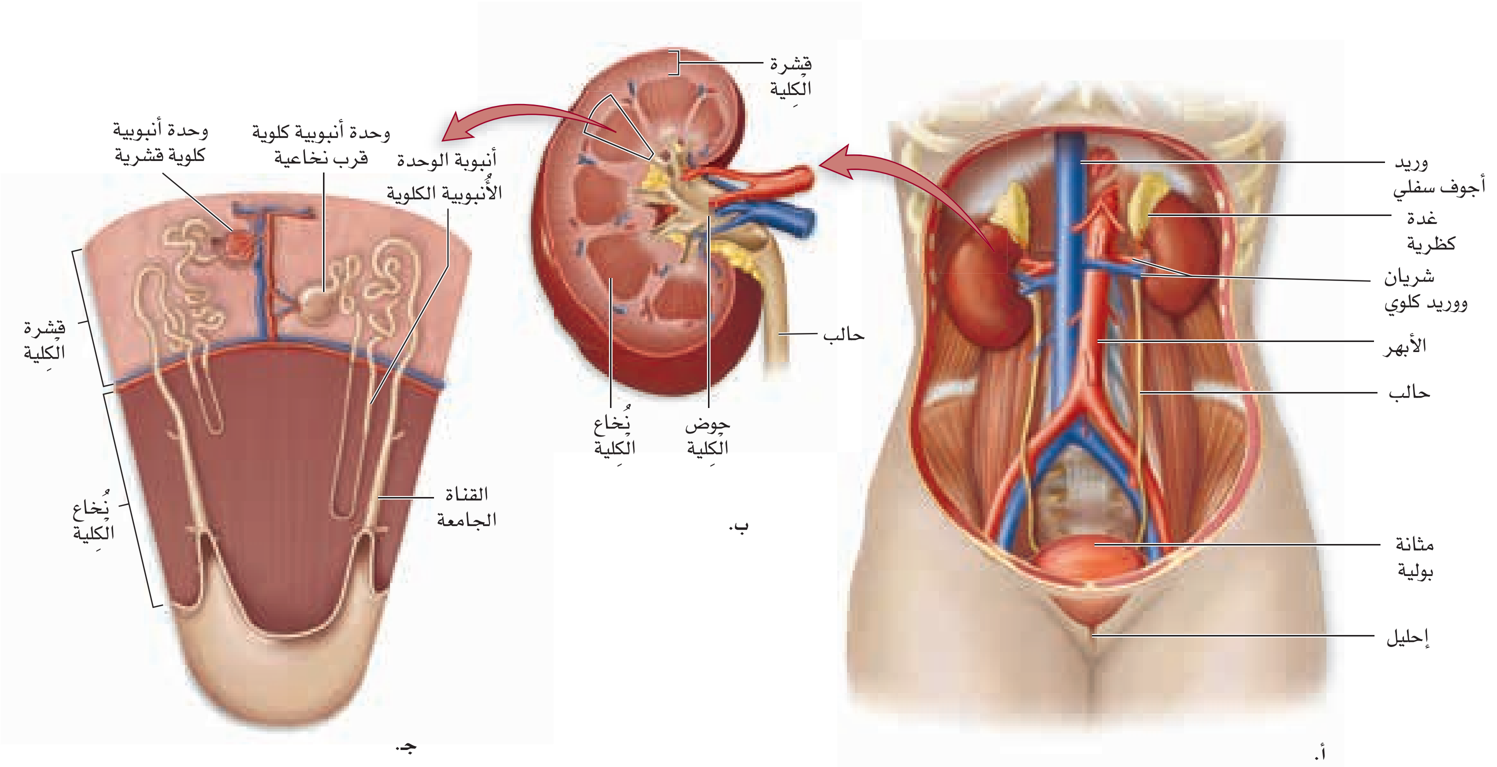
- التَّرشيح *Filtration*: يُرشِّح السائل الموجود في الدَّم إلى داخل نظام من الأُنيبيبات، تاركًا الخلايا والبروتينات الكبيرة في الدَّم. يتكون الرَّاشح من الماء وبعض المواد المُذابة في الدَّم. تتمُّ بعض التغيُّرات والتعديلات على الرَّاشح عن طريق ما تبقى من أجزاء الْكِلية لإنتاج البول لإخراجه.
- إعادة الامتصاص *Reabsorption*: حركةٌ انتقائيةٌ للمواد المُذابة المُهمّة مثل الجلوكوز والأحماض الأمينية، وأنواع متنوعة من الأيونات غير العضوية، خارج الرَّاشح في نظام الأُنيبيبات ونحو السائل خارج الخلوي، ومن ثمَّ عودتها إلى مجرى الدَّم عن طريق الشُّعيرات حول الأُنيبيبية. يُستخدم هنا النَّقل النَّشط أو السّلبي بحسب المواد المُذابة. يُعاد امتصاص الماء أيضًا، ويمكن التحكُّم في ذلك لتحديد كمية الماء المفقودة.
- الإفرازُ *Secretion*: حركةُ المواد من الدَّم إلى السائل خارج الخلوي، ومن ثمَّ إلى الرَّاشح في نظام الأُنيبيبات. على العكس من إعادة الامتصاص التي تُحافظ على المواد في الجسم، يقوم الإفراز بإضافة مواد إلى ما سيتم التخلُّص منه، ويمكن استخدام الإفراز أيضًا لإزالة المواد السامة.

النفيرون (الوحدةُ الأُنبوبيةُ الكلويةُ) هي وحدة الترشيح في الْكِلية

على المستوى المجهري، تحتوي الْكِلية على ما يُقارب مليون وحدة أنبوبية كلوية *Nephron*. تحتوي الْكِليةُ على مزيج من الوحدات الأُنبوبية الكلوية قرب **النُخاعية Juxtamedullary nephrons**، التي تمتلك التواء هنلي طويلًا يهبط عميقًا في النُّخاع، **والوحدات الأنبوبية الكلوية القشرية Cortical nephrons** التي تمتلك التواء هنلي قصيرًا. سنوضح أهمية طول هذه الالتواءات لاحقًا.

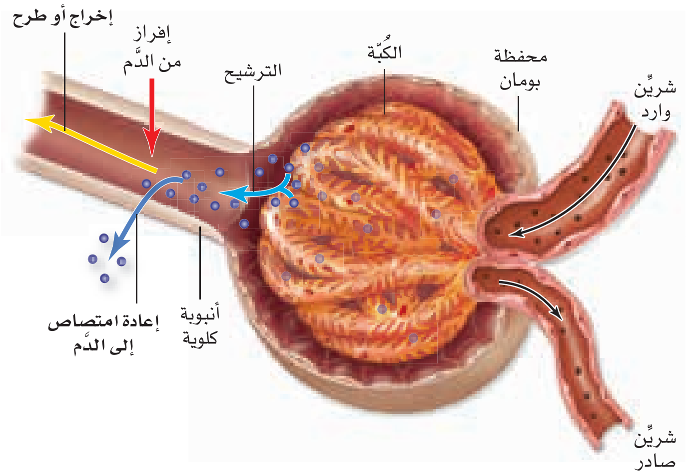
إنتاج الرَّاشح

تتكون الوحدة الأُنبوبية الكلوية من أنبوبة طويلة إضافةً إلى الأوعية الدَّموية الصغيرة المُلحقة (الشكل 50-16). أولًا، يُحمل الدَّم عن طريق شُريِّنات صغيرة واردة *Afferent arterioles* إلى مجموعة الشُّعيرات الدَّموية في قشرة الْكِلية، أو



الشَّكل 50-14

الجهاز الْبوليّ في الإنسان. **أ.** مواقع أعضاء الجهاز الْبوليّ. **ب.** مقطع في الْكِلية يُبيِّن التَّركيب الداخلي. **ج.** موقع الوحدات الأُنبوبية الكلوية في كِلية الثّدييّات. الوحدات الأنبوبية الكلوية القشرية تقع بشكل كامل في قشرة الْكِلية؛ في حين تمتلك الوحدات الأنبوبية الكلوية قرب النخاعية التواء هنلي طويلًا يمتد عميقًا إلى نُخاع الْكِلية.



الشكل 50–15

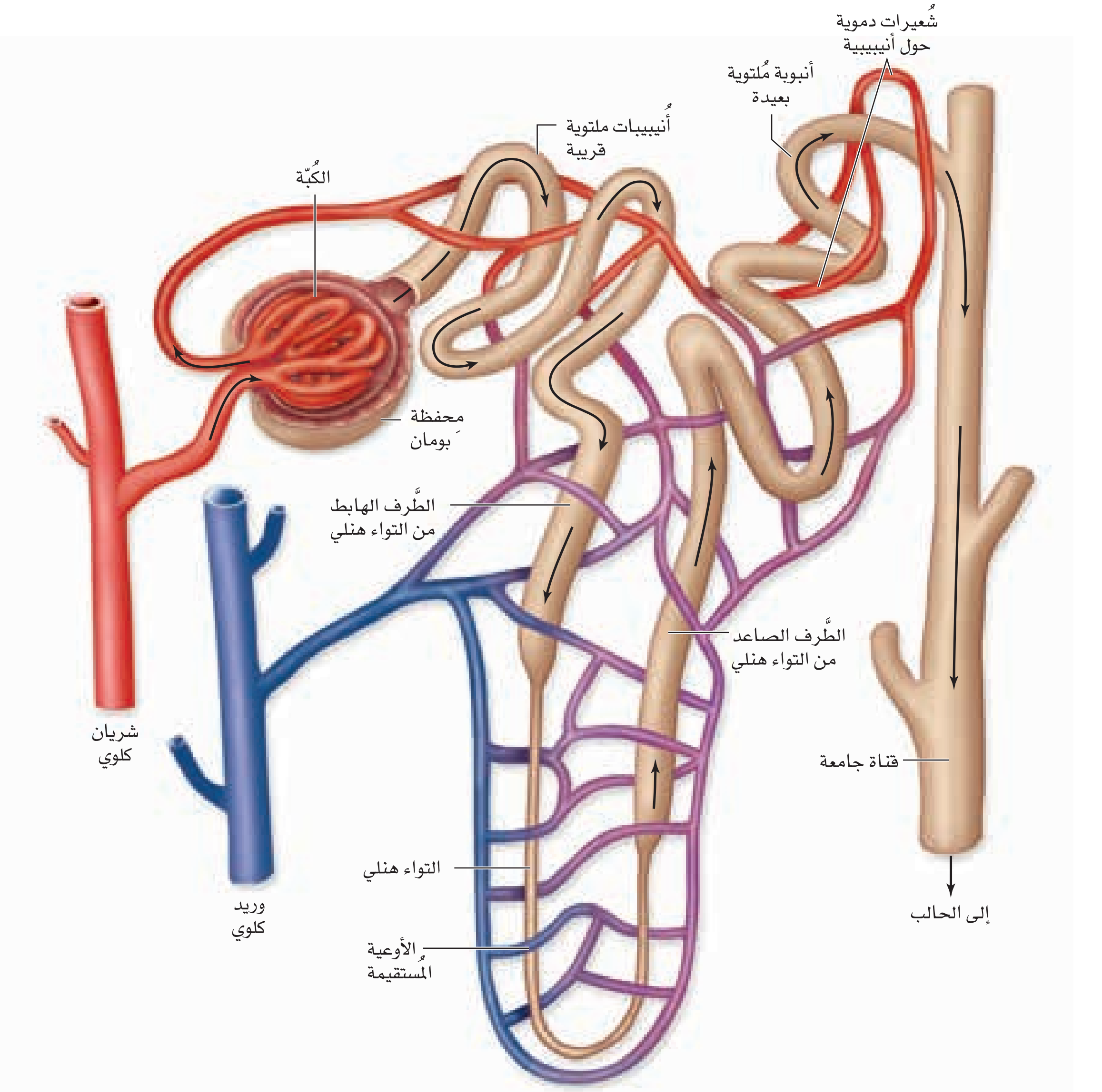
أربع وظائف للكِلية. تدخل الجزيئات البول عن طريق عملية التَّرشيح في الكُبّة وعملية الإفراز إلى الأُنيبيبات من الشُّعيرات الدَّموية حول الأنيبيبية. بعض الجزيئات الموجودة في الرَّاشح تعود إلى الشُّعيرات الدَّموية حول الأنيبيبية عن طريق عملية إعادة الامتصاص. تتخلص الكِلية من السائل المُتبقي في الأُنيبيبات عن طريق طرحه إلى الخارج من خلال الحالب، ومن ثم إلى المثانة.

الكُبّة Glomerulus. هنا يحدث التَّرشيح؛ لأنَّ ضغط الدَّم يُجبر السائل على المرور من خلال ثقوب جدران الشُّعيرات. يَصْعُبُ على خلايا الدَّم وبروتينات البلازما الدُّخول إلى الرَّاشح والخروج من الشُّعيرات؛ الدَّموية بسبب كِبر حجمها، لكن كمية كبيرة من البلازما، المُكوَّنة من الماء والجزيئات الذائبة، تُغادِر الجهاز الوعائي. في هذه الخطوة، يدخل الرَّاشح مُباشرةً إلى أول جزء من الوحدة الأُنبوبية الكلوية. هذه المنطقة، **محفظة بومان Bowman's capsule**، تُغلّف الكبة، مثل بالون كبير يُحيط بيدك، عندما تضغط عليه بقبضة اليد. تمتلك المحفظة شقوقًا تُمكّن الرَّاشح من الدُّخول إلى الوحدة الأُنبوبية الكلوية.

أجزاء الدم التي لم يحدث لها ترشيح (خروج) من الدَّم إلى محفظة بومان، تُصبّ في الشُّريّنات الصَّغيرة الصادرة *Efferent arterioles*، التي تصبُّ محتواها بعد ذلك في مجموعة أُخرى من الشُّعيرات الدَّموية تُسمّى **الشُّعيرات حول الأُنيبيبية Peritubular capillaries** التي تُحيط بالأُنيبيبات. هذا أحد المواقع في الجسم التي بها مجموعتان من الشُّعيرات الدَّموية على التّوالي. في الوحدات الأُنبوبية الكلوية قرب النُّخاعية، تغذي الشُّريّنات الصّغيرة الصادرة والشعيرات حول **الأُنيبيبية الأوعية المُستقيمة Vasa recta** التي تُحيط بالتواء هنلي. وكما سيوصف لاحقًا، فإننا نحتاج إلى الشُّعيرات حول الأُنيبيبية لعمليتي إعادة الامتصاص والإفراز.

الشكل 50–16

الوحدة الأُنبوبية الكلوية في كلية الثّدييات. تُحاط الوحدة الأنبوبية الكلوية بالشُّعيرات حول الأنيبيبية في قشرة الكِلية، والأوعية المُستقيمة تُحيط بالتواء هنلي المُمتد إلى نُخاع الكِلية. تنقل هذه الأوعية الأيونات والمواد الأُخرى التي تمَّ إعادة امتصاصها من الرَّاشح.



بعد أن يدخل الرَّاشح إلى محفظة بومان، يذهب إلى جزء آخر من الوحدة الأُنبوبية الكلوية يُسمّى **الأنيبيبات الملتوية القريبة Proximal convoluted tubules**، الموجودة في قشرة الكِلية. في الوحدات الأُنبوبية الكلوية القشرية، يتدفَّق السائل بعد ذلك إلى **التواء هنلي Loop of Henle** الذي يهبط قليلًا إلى النُّخاع قبل أن يصعد مرة أُخرى إلى القشرة. في الوحدات الأُنبوبية الكلوية قرب النُّخاعية، يمتد التواء هنلي إلى النُّخاع قبل أن يعود، ويصعد إلى القشرة. يُعاد امتصاص كمية أكبر من الماء من خلال الوحدات الأُنبوبية الكلوية قرب النُّخاعية مُقارنةً مَعَ الوحدات الأُنبوبية الكلوية القشرية. بعد ذلك يمرُّ السائل عميقًا إلى النُّخاع، ومن ثَمَّ يعود مُجدّدًا إلى القشرة في التواء هنلي. وكما ذُكر سابقًا، فإنّ كليتي الثّدييّات والطّيور فقط تمتلك التواء هنلي، وهذا هو السبب وراء قُدرة الثّدييّات والطّيور على امتلاك بول مُركَّز.

تجميع البول

بعد مُغادرة الالتواء، يُصبُّ السائل في **الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة Distal convoluted tubules** في القشرة، ومن ثَمَّ يُصَبُّ في **القناة الجامعة Collecting duct**. تهبط القناة الجامعة إلى النُّخاع، وهناك تتَّحد مَعَ قنوات جامعة أُخرى لتصب بعد ذلك محتوياتها، المُسماة الآن البول، في حوض الكِلية.

الماء، وبعض المواد الغذائية، وبعض الأيونات يُعاد امتصاصها؛ جزيئات أخرى يتمُّ إفرازها

مُعظم الماء والمواد المُذابة الموجودة في الرَّاشح يجب أن تُعاد للدَّم عن طريق عملية إعادة الامتصاص، وإلاّ فسيقوم الحيوان بعملية التَّبول حتى الممات تقريبًا. في الإنسان، مثلًا، يمر 2,000 لتر تقريبًا من الدَّم عبر الكليتين كلّ يوم، ويغادر 180 لترًا من الماء الدَّم لتدخل إلى الرَّاشح.

الماء

لأنّ الإنسان يمتلك حجم دم كلي يساوي 5 لترات تقريبًا، وينتج لترًا إلى لترين من البول يوميًّا، فإنّه من الواضح أنَّ كلّ لتر من الدَّم يرشح مرات عدة في اليوم الواحد، وأن مُعظم الماء الرَّاشح يُعاد امتصاصه. يُعاد امتصاص الماء من الرَّاشح عن طريق الأُنيبيبات المُلتوية القريبة، في أثناء مروره بالجُزء الهابط من التواء هنلي ومن القناة الجامعة. إنَّ سبب إعادة الامتصاص الانتقائية في القناة الجامعة هو فرق التَّركيز الأسموزيّ الذي كوَّنه التواء هنلي، كما سَيُشرح بعد قليل.

الجلوكوز ومواد غذائية أُخرى

يُعاد امتصاص الجلوكوز، والأحماض الأمينية، وكثير من الجزيئات التي يحتاج إليها الجسم عن طريق نواقل النَّقل النَّشط والنَّقل النَّشط الثّانوي (النّقل المُترافق). مثل كلّ أنواع النّقل الذي يتمُّ بمساعدة النواقل، فإنَّ مُعدَّلًا أقصى من النَّقل يتمُّ الوصول إليه عندما تُشبع النّواقل جميعها (انظر الفصل الـ 5).

في حالة نواقل الجلوكوز في الأُنيبيبات المُلتوية القريبة، يحدث الإشباع لها عندما يُساوي تركيز الجلوكوز في الدَّم (وبطبيعة الحال في الرَّاشح) 180 مليجرامًا/100 مليلتر من الدَّم. إذا وصل تركيز الجلوكوز في الدَّم إلى هذا التَّركيز أو أكثر، كما يحدث في حالة عدم مُعالجة السكري، يبقى الجلوكوز في الرَّاشح، ولا يتم امتصاصه بكمية كافية، ويخرج مَعَ البول. وفي الحقيقة، يُستخدم وجود الجلوكوز في البول بوصفه تشخيصًا لمرض السُّكري.

إفراز الفضلات

تتضمن عملية إفراز الجزيئات الغريبة وبعض نواتج الفضلات في الجسم نقل هذه الجزيئات عبر الأغشية الخلويّة للشُّعيرات الدَّموية وأُنيبيبات الكِلية إلى الرَّاشح. هذه العملية شبيهة بإعادة الامتصاص، إلا أنّها تحدث في الاتجاه المُعاكس.

يتمُّ التخلُّص من بعض المواد المفرزة إلى البول بسرعة كبيرة، حيث تزالُ من الدَّم مَعَ أول مرور للدَّم في الكليتين. هذه الإزالة السّريعة تُفسِّر وجوب إعطاء البنسلين الذي يتمُّ التخلُّص منه عن طريق الوحدات الأُنبوبية الكلوية، للجسم بتراكيز عالية مرات عدة في اليوم.

التخلُّص من المواد السامة والأيونات الزائدة يُحافظ على الاتزان الدّاخلي

إنَّ الوظيفة الرّئيسة للكِلية هي التخلُّص من كثير من المواد الضارة التي يأكلها الحيوان ويشربها. إضافة إلى ذلك، يحتوي البول على فضلات نيتروجينية، كما ذكرنا سابقًا، التي هي نواتج تحطُّم الأحماض الأمينية والنَّووية. يحتوي البول أيضًا على البوتاسيوم، والهيدروجين، وأيونات أُخرى زائدة تُزال من الدَّم.

يحافظ التَّركيز العالي لأيونات الهيدروجين (درجة حموضة 5 - 7) على التّوازن القاعدي – الحمضي للدَّم في مدى ضيق (درجة الحموضة 7.35 – 7.45). إضافة إلى ذلك، فإنَّ التخلُّص من الماء إلى البول يُسهم في الحفاظ على حجم الدَّم وضغطه (الفصل الـ 49)؛ فكلما زاد حجم البول الذي يتمُّ التخلُّص منه، يقل حجم الدم.

ولهذا، فإنَّ أهمَ وظيفة للكِلية هي حفظُ التّوازن الداخلي؛ حيث تشترك الكليتان في المُحافظة على البيئة الدّاخليّة. عندما تُصاب الكِلية بمرض، سيتسبب ذلك في زيادة تركيز نواتج الفضلات النيتروجينية في الدَّم، وفي خلل في المواد الإلكتروليتية وخلل في التّوازن القاعدي – الحمضي، وفشل في تنظيم ضغط الدَّم. هذه التغيُّرات التي يمكن أن تكون قاتلة تُشير إلى أهمية الكليتين في أداء وظائف أعضاء الجسم المُختلفة.

كل جزء من الوحدة الأُنبوبية الكلوية في الثّدييّات يُنجز وظيفة نقل خاصة

كما ذُكر سابقًا، يدخل ما يقارب 180 لترًا من الرَّاشح مُتعادل التَّركيز إلى محافظ بومان في كليتي الإنسان كلّ يوم. بعد مرور هذا الرَّاشح فيما تبقى من أُنيبيبات الوحدة الأُنبوبية الكلوية، وإذا لم يتم إعادة امتصاص جزء منه إلى الدَّم، فإنه سيخرج على شكل بول. من الواضح استحالة إنتاج هذه الكمية الكبيرة من البول، إذا علمنا أنَّ الماء يستطيع الانتقال بالخاصية الأسموزيّة، وأنَّ الخاصية الأسموزيّة لا يمكن أن تحدث بين محلولين متساويين في التَّركيز. لهذا، يجب أن تكون هناك آلية لإيجاد تدرُّج أسموزي بين الرَّاشح والدَّم، ليسمح بإعادة امتصاص الماء.

الأُنيبيبات القريبة المُلتوية

يُعاد امتصاص مُعظم المواد الغذائية تقريبًا من الرَّاشح إلى الدَّم عن طريق الأُنيبيبات المُلتوية القريبة. إضافة إلى ذلك، يُعاد امتصاص ثلثي (3/2) أملاح كلوريد الصوديوم والماء الموجودين داخل محفظة بومان عبر الجدران المُكوِّنة للأُنيبيبات القريبة المُلتوية بشكل مباشر.

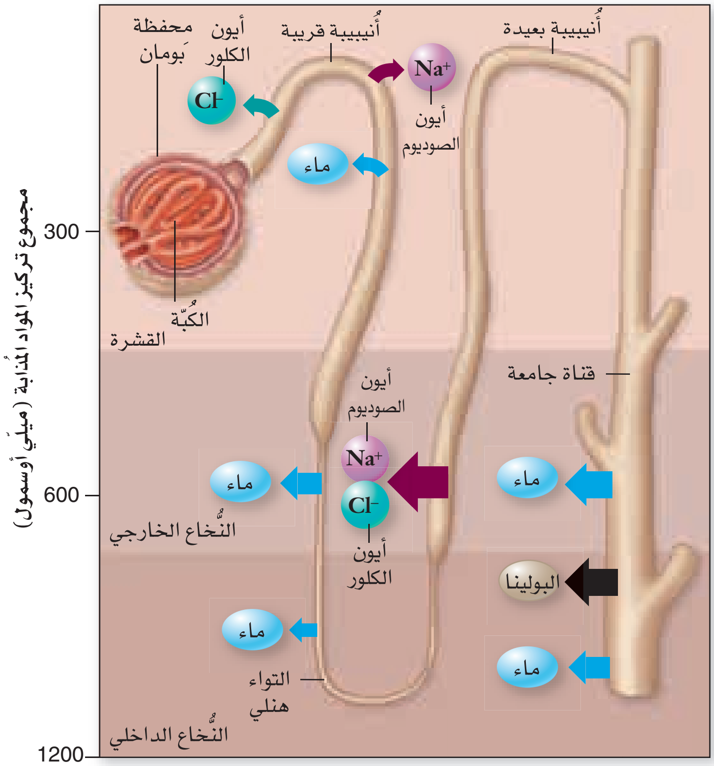
يقود إعادة الامتصاص هذه نقل أيون الصوديوم بآلية النَّقل النَّشط من الرَّاشح في اتجاه الشُّعيرات حول الأُنيبيبة. يتبع أيون Cl^- أيون Na^+ عن طريق النَّقل السالب بسبب التجاذُب الكهربائي، ومن ثمَّ يتبعهما الماء عن طريق الخاصية الأسموزيّة. وحيث إنَّ كمية NaCl والماء التي تتمّ إعادة امتصاصهما من الراشح متساوية، فإنَّ الرَّاشح المُتبقي في الأُنيبيبات يبقى متعادلًا من حيث التَّركيز مُقارنة مَعَ بلازما الدَّم.

على الرغم من أنَّ الرَّاشح المُتبقي بعد عملية إعادة امتصاص أملاح كلوريد الصوديوم والماء يبلغ ثلث كمية الرَّاشح في البداية، فإن هذه الكمية كبيرة (60 لترًا من أصل 180 لترًا في البداية). من الواضح، عدم وجود حيوان يستطيع القيام بطرح هذا الكم من البول، ولهذا فيجب أيضًا أن يُعاد امتصاص مُعظم هذا الماء. يتمُّ هذا الامتصاص بشكل رئيس من خلال القناة الجامعة.

التواء هنلي *Henle loop*

إنَّ وظيفةَ التواء هنلي إيجاد تركيز أسموزي يتزايد بشكل تدريجي من القشرة في اتجاه نخاع الكِلية. يسمح هذا بإعادة امتصاص الماء عند مروره هابطًا في اتجاه نُخاع الكِلية في القناة الجامعة بجانب التواء هنلي. يختلف الطَّرف الهابط عن الطَّرف الصاعد التابعين لالتواء هنلي من ناحية التَّركيب، وفي مدى نفاذية كلّ منهما للأيونات والماء. يُسبِّب هذا تكوُّن تدرُّج أسموزي مُتزايد من القشرة إلى النخاع (الشكل 50-17). إنَّ تركيب التواء هنلي يشكل مثالًا آخر على نظام التّيار المُتعاكس، في هذه الحالة، يعمل هذا النِّظام على زيادة المولارية الأسموزيّة للسائل بين الخلوي. لفهم وظيفة التواء هنلي، من الأفضل والأسهل البدء في الطَّرف الصاعد:

1. الطَّرف الصاعد بكامله غير مُنفِّذ للماء، ينقل الجزءُ الغليظ من الطَّرف الصاعد أيوناتِ الصوديوم من الأُنيبيبات إلى الخارج عن طريق النَّقل النَّشط، ويتبعه أيون الكلور بالنَّقل السالب. أما الجزء الرَّقيق من الطَّرف الصاعد فهو منفذ لأيونات الصوديوم والكلور اللذين يتحركان إلى الخارج عن طريق الانتشار.
2. الطَّرف الهابط من التواء هنلي رقيق ومُنفِّذ للماء، وليس لكلوريد الصوديوم. وبسبب خروج Na^+ و Cl^- من الطَّرف الصاعد، فإنَّ المولارية الأسموزيّة للسائل بين الخلوي تكون أكثر حول الطَّرف الهابط، ولهذا يخرج الماء من الطَّرف الهابط عن طريق الخاصية الأسمـوزيّة. تزيد المـولارية الأسموزيّة للسائل في الأُنيبيبات أيضًا في أثناء نزوله إلى القاع والتفافه للصعود عبر الطَّرف الصاعد، حيث يفقد أيضًا NaCl عن طريق الانتشار، كما ذكرنا سابقًا.
3. إنَّ فقدان الماء عن طريق الطَّرف الهابط يُضاعف تركيز السائل الذي يمكن تحقيقه عند كلّ مستوى من التواء هنلي عن طريق النَّقل النَّشط لأيونات الصوديوم (حيث يتبعها أيون الكلور بالنَّقل السالب) عن طريق الطَّرف الصاعد فقط. كلما زاد طول التواء هنلي، تزيد المنطقة التي يتم فيها التَّفاعل بين كلّ من الطَّرف الهابط والصاعد، ومن ثم يزيد من تركيز الرّاشح الذي يمكن الحصول عليه. في كِلية الإنسان، يكون تركيز الرّاشح عندما يدخل التواء هنلي 300 ميلي أوسمول (mOsm)، وهذا التَّركيز يتضاعف إلى أكثر من 1200 ميلي أوسمول عند قاع أطول التواء من التواءات هنلي في نُخاع الكِلية.



الشكل 50-17

إعادة امتصاص الأملاح والماء في كِلية الثديّيات. النَّقل النَّشط لأيونات الصوديوم خارج الأُنيبيبة القريبة يتبعه انتقال الماء وأيونات الكلور بالنَّقل السالب. إنَّ النَّقل النَّشط لكلوريد الصوديوم من الطَّرف الصاعد لالتواء هنلي يصنع تدرُّجًا أسموزيًّا نحتاج إليه لعملية إعادة امتصاص الماء من خلال الطَّرف الهابط لالتواء هنلي، ومن خلال القناة الجامعة. يُشكِّل طرفا التواء هنلي نظام التَّيار المُتعاكس المُضاعف الذي يزيد من التدرُّج الأسموزيّ. إنَّ التَّغيُّر في المولارية الأسموزيّة من قشرة الكِلية إلى النُّخاع مُشار إليه على يسار الشَّكل.

4. يُعاد امتصاص NaCl المنضوح خارج الطَّرف الصاعد من التواء هنلي من السائل بين الخلوي إلى الأوعية المُستقيمة، ولهذا ينتشر NaCl من الدَّم الذي يغادر النخاع إلى الدَّم القادم إليه. لهذا، تعمل الأوعية المُستقيمة عمل التّيار المُتعاكس، وهذا شبيه لما يحدث للأكسجين عندما يتدفَّق الماء والدَّم بشكل تدفق مُتعاكس في خياشيم الأسماك (انظر الفصل الـ 44). تعمل الأوعية المُستقيمة، على منع إزالة التَّدرُّج الأسموزيّ الذي ينشأ عن طريق التواء هنلي عندما يتدفق الدَّم خلال الشُّعيرات الدَّموية. لهذا، فإنَّ الدَّم يُمكن أن يُغذّي هذه المنطقة من الكِلية دون أن يُؤثّر في قدرة إعادة امتصاص الماء في اتجاه القناة الجامعة.

ولأنَّ السائل يمر في اتجاهين مُتعاكسين في طرفي التواء هنلي، فإنَّ هذا الالتواء يصنع نخاعًا كلويًّا عالي التَّركيز بالمواد المُذابة. ويُعرف هذا **بنظام التَّيار المُتعاكس المُضاعف Countercurrent multiplier system**. هذا التدرُّج الأسموزيّ المُتكوِّن أكبر بكثير مما يُمكن إنتاجه عن طريق النَّقل النَّشط للأملاح وحدها خارج نظام الأُنيبيبات.

إنَّ سبب التَّركيز العالي للمواد المُذابة في النُّخاع الكلوي هو تجمع NaCl الناجم عن نظام التَّيار المُتعاكس المُضاعف. تشترك البولينا أيضًا في تكوين المولارية الأسموزيّة للنُّخاع الكلوي. يُعَدُّ الطَّرف الهابط من التواء هنلي والقناة الجامعة منفذين للبولينا التي تُغادر هذه المناطق عن طريق الانتشار.

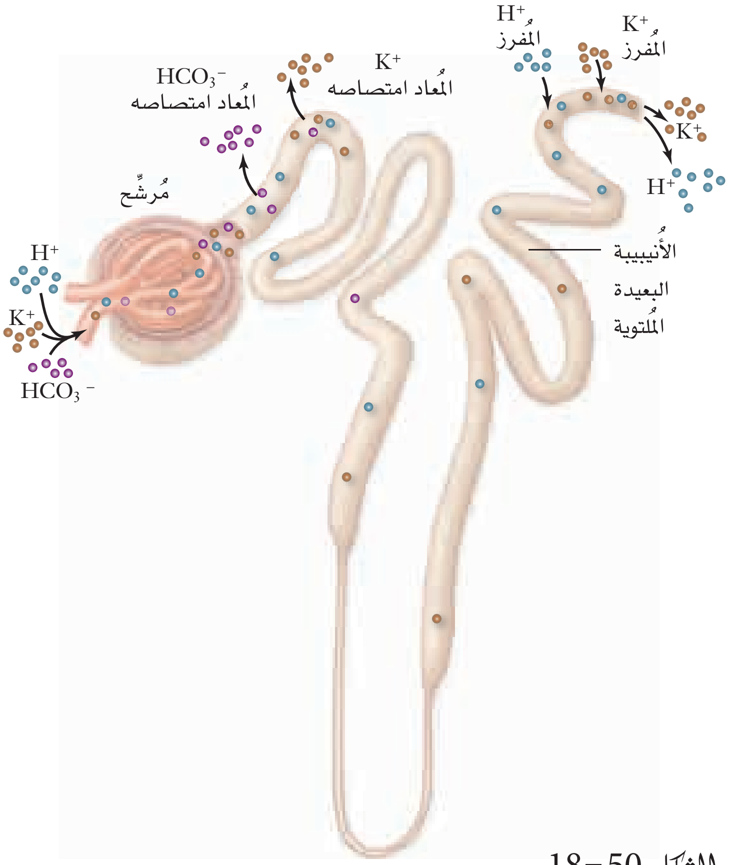
الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة

بسبب أنَّ NaCl يُضخّ من الطَّرف الصاعد لالتواء هنلي، فإنَّ الرَّاشح الذي يصل إلى الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة في قشرة الكِلية يكون قليل التَّركيز بالمواد المُذابة (100 ميلي أوسمول). تحمل القناة الجامعة السائل المُخفَّف إلى نُخاع الكِلية. ونتيجة للسائل بين الخلوي عالي التَّركيز بالمواد المُذابة الموجود في نُخاع الكِلية، يُستخلص الماء من القناة الجامعة إلى الأوعية الدَّموية المُحيطة بسبب التَّدرُّج الأسموزيّ بينهما.

التَّدرُّج الأسموزيُّ حولَ الأُنيبيبات الملتوية البعيدة والقناة الجامعة ثابتٌ، لكن نفاذية هذه الأُنيبيبات للماء مُتغيرة عن طريق الهرمون المانع لإدرار البول *Antidiuretic hormone* ، الذي تمَّ ذكره في (الفصلين الـ 46 و 49). عندما يرغب الحيوان في الحفاظ على الماء، فإنّ الغُدّة النخامية الخلفية تفرز المزيد من الهرمون المانع لإدرار البول. يزيد هذا الهرمون عددَ قنوات الماء في الغشاء البلازمي للخلايا المُكوِّنة للقناة الجامعة. يزيد هذا نفاذية القناة الجامعة للماء. وبسب ذلك، يُعاد امتصاص ماء أكثر من الرَّاشح. يُؤدي هذا إلى إخراج بول ذي تركيز عالٍ من المواد المُذابة.

إضافة إلى تنظيم توازن الماء، تنظم الكليتان توازن المواد الإلكتروليتية في الدَّم عن طريق إعادة الامتصاص والإفراز. فمثلًا، تعيد الكِلية امتصاص أيونات البوتاسيوم عن طريق الأُنيبيبات المُلتوية القريبة، وتُفرز كمية من أيونات البوتاسيوم بحسب الحاجة من أجل الحفاظ على الاتزان الداخلي إلى الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة (الشكل 50-18). تحافظ الكليتان أيضًا على التّوازن الحمضي – القاعدي عن طريق إفراز أيونات الهيدروجين إلى البول وإعادة امتصاص HCO_3^-.

تعتمد إعادة امتصاص NaCl من خلال الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة على حاجة الجسم، وهي تحت سيطرة هرمون الألدوستيرون *Aldosterone*. يؤثِّرُ كلّ من الألدوستيرون والهرمون المانع لإدرار البول في الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة، على الرغم من أنَّ الألدوستيرون له تأثير أكبر في إعادة امتصاص NaCl. سنُناقش التّنظيم الهرموني للإخراج في الجُزء المقبل.



الشكل 50-18

التَّحكُم في التّوازن الملحي. تتحكم الوحدة الأنبوبية الكلوية في كمية أيونات K^+، H^+، و HCO_3^- المُفرزة إلى البول. يُعاد امتصاص K^+ بشكل كامل في الأُنيبيبة البعيدة، ومن ثمَّ تُفرَزُ بكميات مُنظَّمة هرمونيًّا إلى الأُنبوبة البعيدة. يتمُّ ترشيح HCO_3^- إلا أنَّه يُعاد امتصاصه بشكل كامل. يتمُّ ترشيح H^+ ويُفرز أيضًا إلى الأُنبوبة البعيدة، بحيث يكون البول النِّهائي حمضيًّا من حيث درجة الحموضة.

تُقسَّم الكِلية عند الإنسان إلى القشرة والنُّخاع، وتحتوي على ملايين من الوحدات الوظيفية تُدعى الوحدات الأُنبوبية الكلوية. تستقبل أُنيبيبات الوحدة الأُنبوبية الكلوية الدَّم الرَّاشح من الكِلية، ومن ثم يطرأ عليه بعض التَّعديلات لإنتاج البول، الذي يُطرح في حوض الكِلية، ومن ثمَّ إلى الحالب.

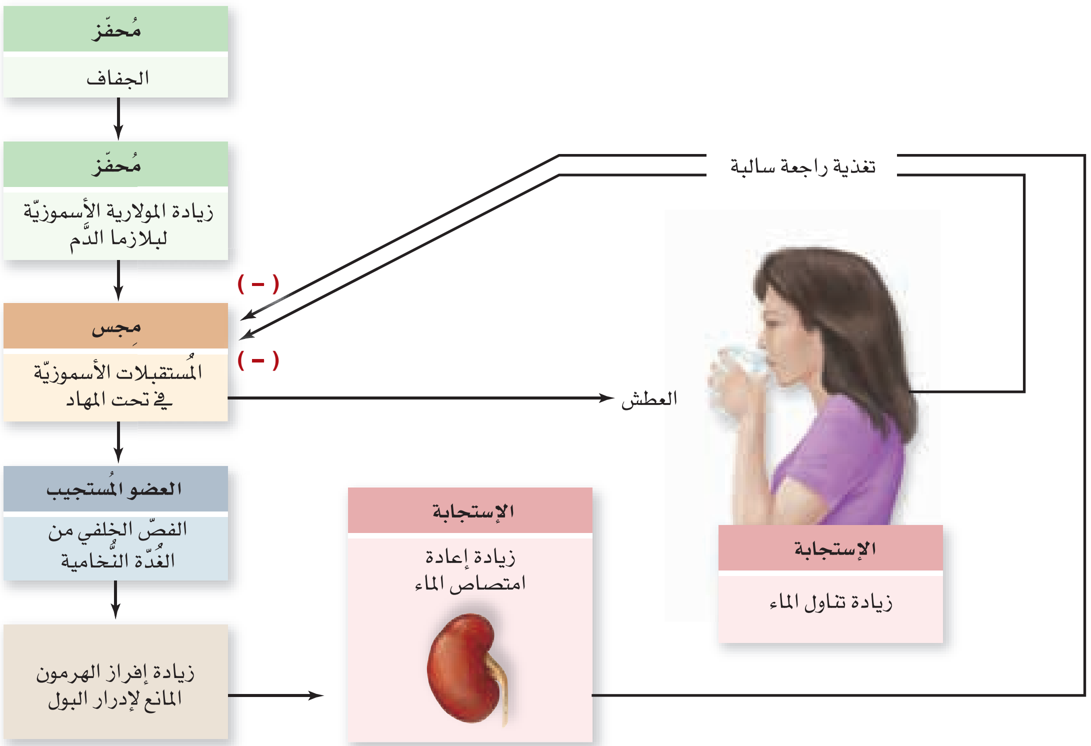
يصنع التواء هنلي نخاعًا كلويًّا عالي التَّركيز نتيجة لإخراج NaCl بالنَّقل النَّشط من الطَّرف الصاعد والتَّفاعل مَعَ الطَّرف الهابط. ويسحب النُّخاع الكلوي عالي التَّركيز بالمواد المُذابة الماء بالخاصية الأسموزيّة من الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة، التي لها القُدرة على تمرير الماء تحت تأثير الهرمون المانع لإدرار البول.

7-50 السيطرة الهرمونية للتَّنظيم الأسموزيّ

في الثّدييّات والطّيور، تختلف كمية الماء المطروحة في البول، أي تركيز البول، بحسب التغيُّرات التي يحتاج إليها الجسم. تطرح الكليتان بولًا عالي التَّركيز عندما يريد الجسم المُحافظة على الماء، باستخدام الآلية التي سَنُناقِشها لاحقًا. إذا شرب الحيوان ماء كثيرًا، فإنَّ الكليتين تطرحان بولًا ذا تركيز مُنخفض بالمواد المُذابة. نتيجة لذلك، فإنَّ حجم الدَّم، وضغط الدَّم، وأسموزية بلازما الدَّم يُحافظ عليها ثابتة عن طريق الكِلية، بغض النَّظر عن كمية الماء التي تشربها. تُنظِّم الكليتان أيضًا تركيز أيونات البوتاسيوم والصوديوم ودرجة حموضة الدَّم ضمن مدى ضيق جدًا. تُنظّم هذه الوظائف للمُحافظة على الاتزان الداخلي للكِلية عن طريق الهرمونات.

الشكل 50-19

الهرمون المانع لإدرار البول يُحفِّز إعادة امتصاص الماء من خلال الكِلية. هذا الفعل يُكمل دورة التَّغذية الرَّاجعة، ويُساعد في المُحافظة على الاتزان الداخلي لحجم الدَّم وضغطه.



الهرمون المانع لإدرار البول يُحافظ على الماء

ينتج **الهرمون المانع لإدرار البول Antidiuretic hormone (ADH)** من تحت المِهاد، ويُفرز من الفصّ الخلفي للغُدّة النُّخامية. إنَّ المُحفِّز الرّئيس لإفراز ADH هو زيادة المولارية الأسموزيّة لبلازما الدَّم. عندما يُصاب الشخص بالجفاف، أو يتناول طعامًا مالحًا، فإنَّ المولارية الأسموزيّة تزيد في البلازما (تركيز الأملاح في بلازما الدَّم يزيد). ترصد المُستقبلات الأسموزيّة الموجودة في تحت المِهاد هذا الارتفاع في المولارية الأسموزيّة في الدَّم، وتقوم بإرسال سيالات عصبية إلى مركز التَّكامل (الموجود في تحت المهاد أيضًا). إنَّ تنشيط هذا المركز يُعطي إحساسًا بالعطش، ويزيد من إفراز ADH (الشكل 50-19).

يعمل ADH على زيادة نفاذية جدران الأُنيبيبات الملتوية البعيدة والقناة الجامعة للماء. توجد قنوات لنقل الماء تُدعى الأكوابورينات (الفصل الـ 5) في حويصلات داخل الخلايا الطِّلائية لهذه القنوات المُلتوية والقناة الجامعة؛ يُحفِّز ADH اندماج هذه الحويصلات مَعَ الغشاء، بشكل يُشبه عملية الإخراج الخلوي. يُسبِّب هذا زيادة في عدد القنوات في جدران هذه الأُنيبيبات والقنوات الجامعة. إنَّ زيادة هذا العدد يسمح للماء بالتدفق من الرَّاشح إلى خارج الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة بفعل التدرُّج الأسموزيّ في نخاع الكِلية. بعد ذلك، يُعاد امتصاص الماء إلى الدَّم.

عندما يقل إفراز ADH، فإنّ الغشاء البلازمي ينغمد نحو الداخل لتتكون بعد ذلك حويصلات داخل الخليّة تحتوي على الأكوابورينات، ولهذا يُصبح الغشاء البلازمي محتويًا على قنوات ماء قليلة، ويصبح أقل نفاذية للماء. ويخرج مُعظم الماء في هذه الحالة على هيئة البول.

في حالة الإفراط في إفراز ADH، يُخرج الشَّخص بولًا عالي التَّركيز يُقارب حجمه 600 مل كلّ يوم. يعاني الشَّخص المُصاب بتلف في الغُدّة النُّخامية نقصًا في ADH ويُصاب بمرض يُدعى السُّكري المائي أو السُّكري عديم الطعم *Diabetes insipidus* ويخرج كميات كبيرة من البول المُخفَّف بشكل مُستمر. هذا الشخص يكون في حالة خطر، حيث يُعاني جفافًا شديدًا، وانخفاضًا كبيرًا في ضغط الدَّم.

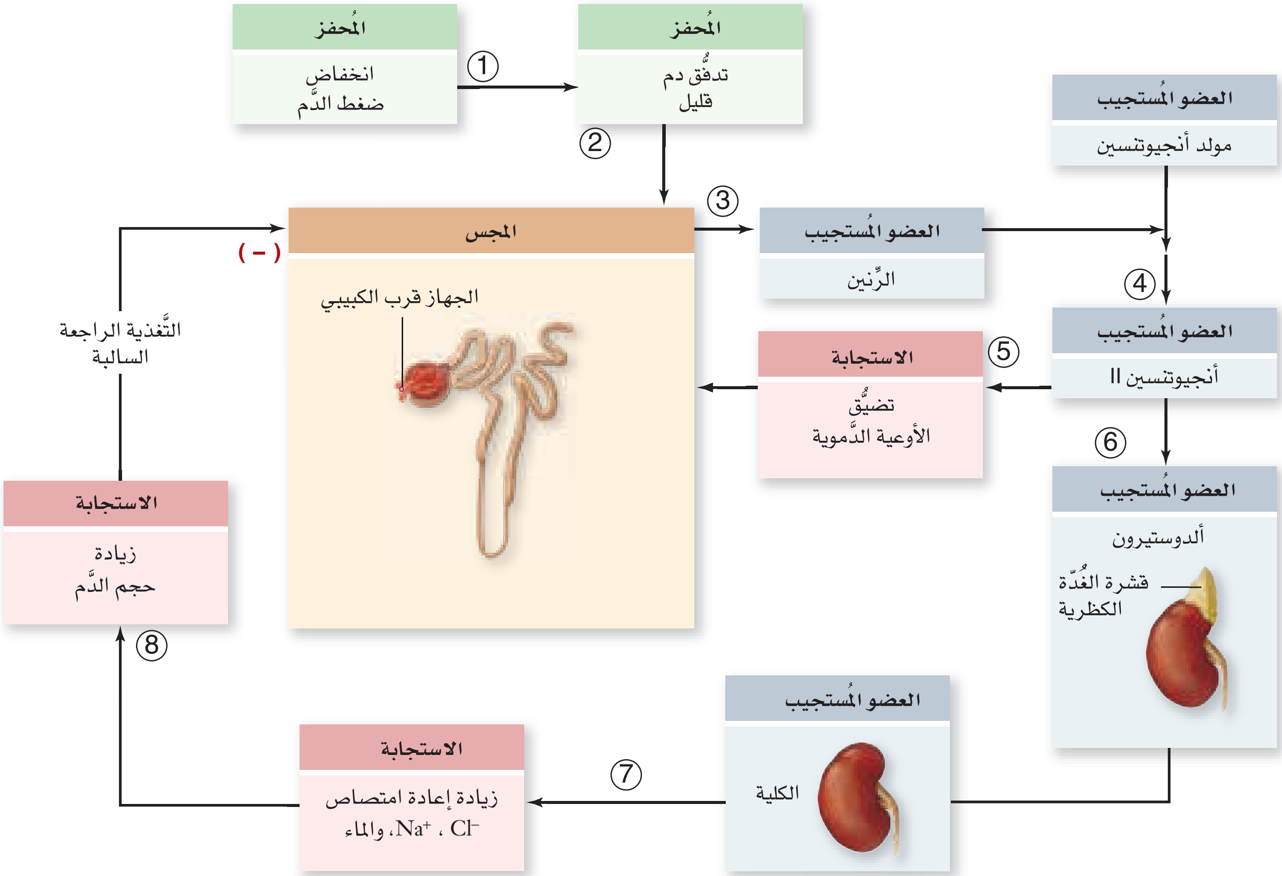
تتحكَّم هرمونات الألدوستيرون والعامل الأُذيني المُدِّر للصوديوم في تركيز أيونات الصوديوم

يُعَدُّ أيون الصوديوم المُذاب الرّئيس في بلازما الدَّم. عندما يقل تركيز الصوديوم في الدَّم، يقل الضّغط الأسموزيّ للدَّم. يُثبط هذا الانخفاض في الضّغط الأسموزيّ في الدَّم إفراز الهرمون المانع لإدرار للبول، مُسبِّبًا زيادة في كمية السائل المُتبقية في القناة الجامعة (يُقلِّل من إعادة امتصاص الماء) وبذلك يخرج هذا السائل مَعَ البول ما يُسبِّب نُقصًا في حجم الدَّم وضغطه.

إنَّ نقص أيونات الصوديوم خارج الخلوي يُسبِّب أيضًا امتصاص الماء إلى الخلايا بالخاصة الأسموزيّة، هذا يُلغي جزئيًّا انخفاض الضّغط الأسموزيّ في الدَّم، ولكنه يُنقص حجم الدَّم وضغطه. وإذا كان نقص أيونات الصوديوم شديدًا، فإنَّ نقص حجم الدَّم يكون كبيرًا، ويؤدي إلى ضغط دم غير كافٍ لبقاء الشخص حيًّا. لهذا السبَّب، فإنَّ الملح ضروري للحياة. كثير من الحيوانات تمتلك "جوعًا للملح" وتبحث عنه بنشاط، مثلما تفعل الغزلان في أماكن لعق الملح.

إنَّ الهبوط في تركيز أيونات الصوديوم في الدَّم يُعوَّض عادة بالكليتين تحت تأثير هرمون **الألدوستيرون Aldosterone**، الذي يُفرز من قشرة الغُدّة الكظرية. يُحفِّز ألدوستيرون الأُنيبيبات القريبة المُلتوية والقناة الجامعة على امتصاص أيونات الصوديوم، ومن ثم، يُقلِّل من إفراز أيونات الصوديوم في البول. في حالة الإفراز الشّديد لألدوستيرون، يختفي الصوديوم بشكل كامل من البول. إنَّ إعادة امتصاص أيون الصوديوم عادةً ما يتبعه إعادة امتصاص أيون الكلور والماء، ولهذا يمتلك ألدوستيرون تأثيرًا مُحفِّزًا للحفاظ على الماء والأملاح. ولهذا، فإنه يحافظ على حجم الدم، والمولارية الأسموزيّة، وضغط الدَّم.

إنَّ إفراز ألدوستيرون استجابةً إلى نقصان مستوى أيونات الصوديوم في الدَّم يتم بشكل غير مُباشر. وحيث إنَّ نُقصان تركيز الصوديوم في الدَّم يكون مصحوبًا بنقصان حجم الدَّم، فإنَّ مرور الدَّم بجانب مجموعة من الخلايا المُسماة الجهاز قرب الكبيبي juxtaglomerular apparatus يقل. يقع هذا الجهاز في الكليتين بالقرب من الأُنيبيبات المُلتوية القريبة والشُّريِّن الوارد (الشكل 50-20).



الشكل 50-20

انخفاض حجم الدَّم يُنشِّط نظام رنين - أنجيوتنسين - ألدوستيرون. (1) انخفاض حجم الدَّم ومستوى أيونات الصوديوم في الدَّم يُقلِّل من ضغط الدَّم. (2) انخفاض تدفُّق الدَّم من خلال الجهاز قرب الكبيبي يُنبِّه (3) إفراز الرِّنين إلى الدَّم، الذي يُحفِّز إنتاج أنجيوتنسين I من مولد أنجيوتنسين. (4) أنجيوتنسين I يُحوَّل إلى شكل أنشط، يُسمّى أنجيوتنسين II (5) يعمل أنجيوتنسين II على انقباض الأوعية الدَّموية و (6) إفراز ألدوستيرون من قشرة الغُدّة الكظرية. (7) يُحفِّز ألدوستيرون إعادة امتصاص أيونات الصوديوم من الأُنيبيبات الملتوية البعيدة. زيادة إعادة امتصاص أيونات الصوديوم يتبعه إعادة امتصاص أيونات الكلور والماء. (8) يُسبِّب هذا زيادة في حجم الدَّم. إنَّ زيادة حجم الدَّم ربما تُنبِّه إفراز الهرمون الأُذيني المُدرّ للصوديوم، الذي يُثبِّط إفراز ألدوستيرون. هذان النِّظامان يحافظان على الاتزان الداخلي.

عندما يقل تدفُّق الدَّم، يستجيب الجهاز قرب الكبيبي لذلك بإفراز أنزيم الرِّنين *Renin* إلى الدَّم. يُحفِّز أنزيم الرنين إنتاج الأنجيوتنسين I عديد الببتيد من البروتين المولد لأنجيوتنسين. يُحوَّل أنجيوتنسين I عن طريق أنزيم آخر إلى أنجيوتنسن II، الذي يُحفِّز الأوعية الدَّموية على الانقباض، ويحفز إفراز ألدوستيرون من قشرة الغُدّة الكظرية. ولهذا، يُحافظ على الاتزان الداخلي لحجم الدَّم وضغطه عن طريق تنشيط نظام الرِّنين – أنجيوتنسين – الدوستيرون. إضافة إلى إعادة امتصاص أيونات الصوديوم، يحفّز ألدوستيرون إفراز أيون البوتاسيوم إلى الأُنيبيبات المُلتوية القريبة والقناة الجامعة. نتيجةً لذلك، يقلِّل ألدوستيرون تركيزَ أيونات البوتاسيوم في الدَّم، مُحافظًا بذلك على مستوى ثابت لأيونات البوتاسيوم في مُواجهة التَّغيُّرات التي قد تحصل نتيجة تغيُّر كمية أيونات البوتاسيوم في الغذاء. والأشخاص الذين لديهم نقص في إفراز ألدوستيرون سيموتون إذا لم يُعالجوا بسبب الفقدان الشّديد للماء والأملاح في البول، وتراكُم أيونات البوتاسيوم في دمهم.

إنَّ عمل ألدوستيرون في المُحافظة على الأملاح والماء يُخالف عمل هرمون آخر، هو **العامل الأُذيني المُدرّ للصوديوم Atrial natriuretic hormone**، الذي ذُكِرَ في (الفصل الـ 49). يُفرز هذا الهرمون من الأُذين الأيمن للقلب استجابةً لزيادة حجم الدَّم، الذي يسبب تمدُّد الأُذين. في هذه الظروف، ينخفض إفراز الدوستيرون من قشرة الغُدّة الكظرية، ويزيد إفراز العامل الأُذيني المُدرّ للصوديوم، وهذا يُحفِّز إخراج الأملاح والماء مَع البول، ويُقلِّل حجم الدَّم.

الهرمون المانع لإدرار البول يُحفِّز زيادة عدد قنوات الماء في الغشاء البلازمي للخلايا المُكوِّنة للأُنيبيبات المُلتوية القريبة والقناة الجامعة، جاعلًا هذه التَّراكيب أكثر نفاذية للماء. لهذا، يُحفِّز الهرمون المانع لإدرار البول عملية إعادة امتصاص الماء وإخراج بول ذي تركيز عالٍ بالمادة المُذابة. يُحفِّز ألدوستيرون عملية إعادة امتصاص أيونات الصوديوم، والكلور، والماء عبر الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة، ويُحفِّز إفراز أيونات البوتاسيوم إلى الأُنيبيبات أيضًا. العامل الأُذيني المُدرّ للصوديوم يُقلّل إعادة امتصاص أيونات الصوديوم والكلور.

مراجعة المفاهيم

1-50 تنظيم درجة حرارة الجسم

درجةُ الحرارة من أهم مظاهر البيئة التي يواجهها المخلوق الحي.

- Q_{10} هي نسبة مُعدَّل التَّفاعل عند درجتي حرارة تختلفان بمقدار 10 درجات سيليسوس. للتَّفاعلات الكيميائية Q_{10} يساوي تقريبًا 2.
- تُحدَّد درجة حرارة الجسم عن طريق العوامل الداخليّة مثل عمليات الأيض والعوامل الخارجية التي تؤثّر في انتقال الحرارة.
- تنتقل الحرارة من البيئة إلى الجسم عن طريق أربع آليات، هي: الإشعاع، والتَّوصيل، والحمل، والتَّبخير (الشكل 50-1).
- يعتمد انتقال الحرارة على نسبة السّطح إلى الحجم، واختلاف درجة الحرارة بين جسمين، والحرارة النَّوعية.
- تُقسَّم المخلوقات الحية بحسب مصدر الحرارة إلى: داخليّة الحرارة (ذوات الدَّم الحار) وهي القادرة على توليد حرارتها، ومُتغيرة الحرارة (ذوات الدَّم البارد) التي تعتمد على البيئة.
- مُتغيرة الحرارة (خارجية الحرارة) لها مُعدَّل أيضي مُنخفض، وتنظِّم حرارة أجسامها عن طريق تغيرات سلوكية (أشكال 50-2، 50-3).
- داخليّة الحرارة (ذوات الدَّم الحار) تستطيع تنظيم درجة حرارة جسمها عن طريق تغيير مُعدَّل الأيض لديها، ومُعدَّل تدفُّق الدَّم الطَّرفي، والتَّعرُّق أو اللهاث.
- التَّوليد الحراري غير الارتعاشي يولِّد حرارة عن طريق عمليات أيض الدُّهون، أما التَّوليد الحراري الارتعاشي فيستخدم الانقباضات العضلية.
- يتحكم تحت المهاد في التَّنظيم الحراري للثدييات (الشكل 50-5).
- مولدات الحمى تُحفِّز الحُمّى، وزيادة درجة الحرارة المُحدَّدة مُسبقًا (المرجعية).
- السُّباتُ نقصٌ في مُعدّلات الأيض، يسمح بتقليل تناول الطعام. تُسمّى الفترةُ الطويلة من السُّبات البياتَ الشتوي.

2-50 المولارية الأسموزيّة والتّوازن الأسموزيّ

للحفاظ على التّوازن الأسموزيّ، يجب أن يكون جسم الحيوان قادرًا على أخذ الماء أو التخلُّص منه إلى البيئة المُحيطة، وقادرًا أيضًا على تنظيم الأيونات.

- الضّغطُ الأسموزيُّ مقياسٌ لقدرة المحلول على أخذ الماء عن طريق الخاصية الأسموزيّة.
- تُعرَّف المولارية الأسموزيّة بأنها المولات المُذابة في لتر من المحلول.
- تفقد الخليّة الماء إذا وضعت في محلول عالي التَّركيز من المواد المذابة، أما في محلول قليل التركيز من المواد المذابة، فإنها تكتسب الماء. وفي محلول مُتعادل لا يحدث تغيير في حجم الخليّة.
- المُتطابقاتُ الأسموزيّةُ مُتعادلةٌ من النَّاحية الأسموزيّة مَعَ بيئتها، أما المُنظِّمات الأسموزيّة، فإنها تتحكم في المولارية الأسموزيّة لسوائل أجسامها.
- فقريات المياه العذبة تحتوي سوائل عالية التَّركيز من المواد المُذابة بالنِّسبة إلى البيئة المُحيطة، أما الفقريّات البحريّة فتحتوي سوائل قليلة التَّركيز من المواد المُذابة مُقارنةً مَعَ بيئتها.

3-50 الأعضاء المُنظِّمة للأسموزية

مُعظم المخلوقات، ومن ضمنها المخلوقات أُحادية الخليّة، طوَّرت آلية لتتعامل مَعَ مشكلات التّوازن المائي.

- الدِّيدان المُسطحة تستخدم أنابيب النيفريديا الابتدائية المُتَّصلة مَعَ الخلايا اللَّهبية التي تسحب السائل من داخل الجسم في اتجاهها (الشكل 50-7).
- اللافقريات الأُخرى تمتلك نفريديا تفتح من الطّرفين إلى داخل الجسم وخارجه، حيثُ تحدث ترشيحًا لسوائل الجسم، ومن ثمَّ إعادة امتصاص للأملاح قبل طرح الفضلات إلى الخارج (الشكل 50-8).
- تمتلك الحشرات أنابيب ملبيجي التي يُفرز من خلالها حمض البوليك وفضلات أُخرى إلى عضو الإخراج، ويُعاد امتصاص الماء والأملاح قبل طرحها إلى الخارج (الشكل 50-9).
- تمتلك الفقريّات الكلى التي تُنتج البول عن طريق الترشيح، والإفراز، وإعادة الامتصاص.

50 – 4 تطوُّر الكِلية في الفقريّات

تتكون الكِلية من آلاف الوحدات المُسماة الوحدات الأُنبوبية الكلوية، التي تُنظِّم سوائل الجسم.

- تتكون الوحدة الأُنبوبية الكلوية من الكُبّة، ومحفظة بومان، والأُنيبيبات الملتوية القريبة، والتواء هنلي، والأُنيبيبات الملتوية البعيدة، والقناة الجامعة (الشكل 50-10).
- تمتلك أسماك المياه العذبة سوائل ذات تراكيز عالٍ من المواد المُذابة بالنِّسبة إلى البيئة. وتُخرجُ كمية كبيرة من الماء وتمتصُّ الأيونات (الشكل 50-11).
- تمتلك أسماك المياه المالحة سوائل ذات تراكيز منخفضة من المواد المُذابة بالنِّسبة إلى البيئة. تمتص كمية كبيرة من الماء، وتطرح الأيونات إلى الخارج عبر الخياشيم عن طريق النَّقل النَّشط. تطرح هذه الأسماك بولًا مُتعادل التّركيز بالنِّسبة إلى الدَّم.
- الأسماك الغضروفية تمتلك سوائل ذات تراكيز مُتعادلة مَعَ البيئة؛ لأنها تحتفظ بالبولينا، وتَضخُّ المواد الإلكتروليتية عن طريق النَّقل النَّشط، وتفرزُ بولًا متعادلًا من ناحية التَّركيز مَعَ الدَّم.
- تتصرف برمائيات المياه العذبة وزواحفها كتصرف أسماك المياه العذبة، وعمل كلى الزَّواحف البحريّة كعمل كلى الأسماك العظمية البحريّة.
- الزَّواحف البرية (التي تعيش على اليابسة) لا تستطيع إنتاج بول ذي تركيز عالٍ من المواد المُذابة.
- تستطيع الثّدييّات والطّيور طرح بول ذي تركيز عالٍ من المواد المُذابة، وتستطيع الاحتفاظ بالماء (الشكل 50-12).

5-50 الفضلات النيتروجينية: الأمونيا، واليوريا (البوليا)، وحمض اليوريك (البوليك)

عندما تحطِّمُ الحيوانات كلاًّ من الأحماض الأمينية والنووية فإنها تنتجُ فضلات نيتروجينية سامة (الشكل 50-13).

- الأمونيا سامة جدًا، وتحتاج إلى كمية كبيرة من الماء للتخلُّص منها عن طريق الجسم، أو من خلال الخياشيم في حالة الأسماك.
- البولينا أقل سمية من الأمونيا، وتحتاج إلى ماء أقل للتخلُّص منها، وتحتاج إلى طاقة لتصنيعها.
- حمض البوليك هو أقلها سُميّة، ويحتاج إلى كمية أقل من الماء للتخلُّص منه، وأكثرها إنفاقًا للطاقة عند تصنيعه.

6-50 الكلية في الثّدييّات

تُعالَج كِلية الإنسان 180 لترًا من الرَّاشح كلّ يوم، وتُنتِج بولًا يُطرح من خلال الإحليل (الشكل 50-14).

- تمتلك الكِلية ثلاث وظائف أساسية: التَّرشيح، وإعادة الامتصاص، والإفراز (الشكل 50-15).
- تحدث عملية التَّرشيح في الكُبّة، حيث يُزال كلّ شيء من الدَّم ما عدا الخلايا والبروتينات الكبيرة، وجزيئات أُخرى كبيرة.
- إعادةُ الامتصاصِ حركةٌ انتقائيّةٌ للمواد الغذائية، والأيونات، والماء، من الرَّاشح إلى الدَّم.
- الإفرازُ عمليةُ حركةِ المواد من الدَّم إلى الرَّاشح.
- يمرّ الرَّاشح من محفظة بومان إلى الأُنيبيبات الملتوية القريبة، ثمّ التواء هنلي، ومن ثمّ إلى الأُنيبيبات الملتوية البعيدة، ومن هناك إلى القناة الجامعة (الشكل 50-16).
- يمرّ الدَّم من الشِّريان الصغير الوارد إلى الكُبّة، ومن ثمّ إلى الشِّريان الصغير الصادر منها، ومن هناك إلى الشُّعيرات حول الأنيبيبة، وأخيرًا إلى الأوعية المُستقيمة.
- تتخلَّص الكِلية من كثير من المواد المُضرة، مثل الفضلات النيتروجينية، والأيونات الزائدة، والسُّموم.
- يُحدث التواء هنلي تدرجًا أسموزيًّا متزايدًا من قشرة الكِلية في اتجاه نُخاعها.
- كلما زاد طول التواء هنلي، تمَّ إنتاج بول مُركَّز أكثر (الشكل 50-17).
- تُنظِّم الكِلية مستوى المواد الإلكتروليتية عن طريق إعادة الامتصاص والإفراز.

7-50 السيطرة الهرمونية للتّنظيم الأسموزيّ

تحافظ الكِلية على حجم الدَّم، وضغطه، والضّغط الأسموزيّ لبلازما الدَّم، وتُنظِّم جميعها بفعل الهرمونات (الشكل 50-19).

- ينتُج الهرمون المانع لإدرار البول من تحت المهاد، ويُحافظ على الماء في الجسم عن طريق زيادة نفاذية القناة الجامعة للماء (الشكل 50-19).
- يُثبِّط انخفاض مستويات أيون الصوديوم إفراز الهرمون المانع لإدرار البول، ويحفِّزُ الألدوستيرون تناول أيونات الصوديوم من الأُنيبيبات الملتوية البعيدة، وإرسالها إلى الدَّم.
- الهرمون الأُذيني المُدر للصوديوم له فعل مُعاكس لعمل الألدوستيرون.
- يُنشِّط انخفاض حجم الدم نظام رنين – أنجيوتنسين – ألدوستيرون (الشكل 50-20).

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. إحدى هذه الطُّرق لا تستخدم للحفاظ على البيئة الداخليّة ثابتة في الجسم:
   أ. تغيُّرات سلوكية. ب. التَّغذية الراجعة السالبة.
   ج. تأثيرات هرمونية. د. التَّغذية الراجعة الموجبة.

2. التَّشابه بين الأجهزة الإخراجية في الفقريّات واللافقريات يتضمن:
   أ. ترشيح السّائل الجسمي.
   ب. استخدام الأُنيبيبات لاحتواء الرَّاشح.
   ج. إعادة امتصاص الأيونات والماء.
   د. كلّ ما ذُكر.

3. إذا قرّر أستاذك في البحث عمل مشروع على فعالية ترشيح أنابيب ملبيجي. فإنك ستدرس:
   أ. النمل. ب. الطّيور.
   ج. الثّدييّات. د. ديدان الأرض.

4. يُعَدُّ دم أسماك القرش مُتعادلًا أسموزيًّا مَعَ مياه البحر بسبب إعادة امتصاص ________________ إلى دمها.
   أ. الأمونيا. ب. حمض البوليك.
   ج. البولينا. د. كلوريد الصوديوم.

5. من أهم وظائف جهاز الإخراج التخلُّص من النيتروجين الزائد الناتج عن عمليات الأيض. أحد هذه المخلوقات الحية أكثر فعالية في تغليف أو معالجة النيتروجين لطرحه إلى الخارج:
   أ. الضفدع. ب. أسماك المياه العذبة.
   ج. الإيجوانا. د. الجمل.

6. من وظائف الكِلية:
   أ. إزالة المواد الضارة من الجسم.
   ب. إعادة امتصاص الماء لاستخدامه من جديد.
   ج. تنظيم مستوى الأملاح في الدَّم.
   د. كلّ ما ذكر.

7. إذا أصابك التهاب (عدوى) وكان ذا تأثير في عملية إعادة امتصاص الأيونات من الرَّاشح، فإنّ هذه الإصابة ستسبب إصابة خلايا تقع في:
   أ. محفظة بومان. ب. الكُبَّة.
   ج. الأُنيبيبات الكلوية. د. القناة الجامعة.

8. يُفرز الإنسانُ الزائدَ من الفضلات النيتروجينية على شكل:
   أ. حمض البوليك البلّوري. ب. مركبات تحتوي على البروتين.
   ج. الأمونيا. د. البولينا.

9. الجملة غير الصحيحة هي:
   أ. الهرمون المانع لإدرار البول يجعل القناة الجامعة أكثر نفاذية للماء.
   ب. تحتوي الجوانو على تركيز عالٍ من حمض البوليك.
   ج. يُفرز الألدوستيرون من تحت المهاد استجابةً إلى مستويات عالية من أيونات الصوديوم في الدَّم.
   د. حمض البوليك أقل الفضلات النيتروجينية ذائبية.

10. الفرق الرئيس بين الحيوانات داخليّة الحرارة ومتغيرة الحرارة بالنِّسبة إلى المُحافظة على درجة حرارة الجسم هو:
   أ. تعتمد الحيوانات مُتغيرة الحرارة بشكل كبير على الظروف البيئية لتحديد درجة حرارة الجسم.
   ب. الحيوانات داخليّة الحرارة لا تتأثر بالظروف البيئية.
   ج. تعتمد الحيوانات مُتغيرة الحرارة بشكل كبير على التّكيّفات السلوكية أكثر من الحيوانات داخليّة الحرارة.
   د. الحيوانات داخليّة الحرارة أكبر من الحيوانات متغيرة الحرارة.

11. المخلوقات المُنظِّمة للضَّغط الأسموزيّ تكون بها السوائل الداخليّة ________________ بالمُقارنة مَعَ البيئة المُحيطة.
   أ. مُتعادلة.
   ب. تحتوي على الكثير من المواد المُذابة.
   ج. تحتوي على القليل من المواد المُذابة.

12. إذا كان الإنسان من ذوات الدَّم الحار (داخليّة الحرارة)، فإن سبب نقص درجة حرارة الجسم أو زيادتها، هو:
   أ. الآليات التي تتحكم في حرارة الجسم غير كافية، وتسمح بتغيرات كبيرة في درجة الحرارة.
   ب. حرارةُ الجسم هي مجموعُ الحرارةِ الناتجة عن تفاعلات الأيض والحرارة المنقولة من البيئة.
   ج. مُعدَّلات وتفاعلات الأيض يمكن أن تتغير بسبب المرض أو مستوى النَّشاط.
   د. (ب) و (ج).

13. أنت وزميلك في الدِّراسة تريدان رسم المسار المُتحكِّم في عملية إعادة امتصاص أيونات الصوديوم عندما ينخفض ضغط الدَّم. التسلسل الصحيح للأحداث هو:
   1. يُفرز الألدوستيرون.
   2. أُنيبيبات الكِلية تُعيد امتصاص أيونات الصوديوم.
   3. يُفرز الرِّنين.
   4. يقوم الجهاز القريب من الكُبَّة برصد انخفاض ضغط الدَّم.
   5. يتم إنتاج الأنجيوتنسين II.
   أ. 1، 3، 5، 2، 4.
   ب. 4، 2، 3، 1، 5.
   ج. 4، 3، 5، 2، 1.
   د. 2، 4، 3، 1، 5.

أسئلة تحدٍّ

1. على أي من أجزاء الوحدة الأُنبوبية الكلوية تعمل هذه الهرمونات، صِف متى وكيف تقوم الهرمونات بعملها.
   أ. الهرمون المانع لإدرار البول
   ب. الألدوستيرون
   ج. العامل الأُذيني المُدرّ للصوديوم

2. الدكتور المُعالج لجميلٍ مهتم، ويتوقع أن كِليته لا تعمل بالشَّكل الصحيح. وهو يريد أن يُحدِّد ما إذا كان حجم الدَّم الذي يتدفَّق من خلال الكِلية (يُسمّى مُعدَّل تدفُّق الدَّم في الكِلية) يقع ضمن المدى (المُعدَّل) الطبيعي. احسب مُعدَّل تدفق الدَّم "الطبيعي" في الكِلية اعتمادًا على المعلومات الآتية:
   وزن جميل 90 كجم. افترض أنَّ حجم الدَّم الكلي طبيعي، ويساوي 80 مل / كجم من وزن الجسم، وكمية الدَّم التي يضخّها القلب / دقيقة (الناتج القلبي) كانت طبيعية. افترض أنَّ مُعدَّل تدفُّق الدَّم للكِلية 21% من الناتج القلبي.

3. لماذا يخرج الفيل في حديقة الحيوانات في يوم بارد إلى الخارج، في حين تبقى الثّدييّات الصغيرة الأُخرى مثل الفئران في الداخل؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 51

جهاز المناعة
The Immune System

موجز المفاهيم

1-51 الجهاز الغطائي: خط الدِّفاع المناعي الأول
- الجلد حاجز ضد العدوى.
- تمنع سطوح الأغشية المُخاطية الطلائية دخول المخلوقات المُمرضة.

2-51 المناعة اللانوعية: خط الدِّفاع المناعي الثاني
- تتخلَّص أنواع عدة من الخلايا من الجراثيم الغازية بشكل لا نوعي.
- الاستجابة الالتهابية هي استجابة مناعية لانوعية للعدوى الجرثومية أو تهتك الأنسجة.
- تُساعد البروتينات المُتمِّمة والإنترفيرون على التَّخلص من مُسبِّب المرض.
- تُظهر أنواع كثيرة من المخلوقات استجابة مناعية لانوعية.

3-51 الاستجابة المناعية النَّوعية: خط الدِّفاع المناعي الثالث
- لوحظت المناعة منذ القدم، لكن آلية عملها تمّ فهمها أخيرًا.
- مولِّدات الضِّد تُحفِّز الاستجابة المناعية النَّوعية.
- تقوم الخلايا الليمفية بالاستجابة المناعية النَّوعية.
- المناعة النَّوعية؛ نشطة أو سلبية.
- عملية تكوُّن الدَّم هي التي تُعطي خلايا الجهاز المناعي.
- يُدعم جهاز المناعة بنوعين من الأعضاء.
- تطوَّرَ شكلان من المناعة التَّكيُّفية.

4-51 الخلايا التَّائية: المناعة الخلوية
- تحمل بروتينات مُعقَّد التَّوافق النسيجي معلومات للتَّفريق بين الذَّات والغريب.
- تقضي الخلايا التائية السامة على الخلايا السرطانية والخلايا المُصابة بالفيروسات.
- تُفرز الخلايا التائية المُساعدة بروتينات لتوجيه الاستجابة المناعية.
- الخلايا التائية هي المسؤولة عن رفض الأعضاء المنقولة.
- تُفرز أنواع عدَّة من الخلايا المناعية المحركات الخلوية (السيتوكاينات).

5-51 الخلايا البائية: المناعة السائلة وإنتاج الأجسام المُضادة
- يُظهر تركيب البروتينات الكروية المناعية (الأجسام المُضادة) مناطق مُتغيرة وأخرى ثابتة.
- المجموعات الخمس للبروتينات الكروية المناعية لها وظائف مُختلفة.
- يُعزى سبب تنوع البروتينات الكروية المناعية إلى إعادة ترتيب المادة الوراثية (DNA).
- الاستجابة الثانوية لمولِّد ضد ما فعّالة أكثر من الاستجابة الأولية.

6-51 المناعة الذَّاتية وفرط الحساسية
- تنتج الأمراض المناعية الذَّاتية عن هجوم مناعي على أنسجة الجسم نفسه.
- الحساسية يُسبِّبها إفراز الجسم المُضاد IgE استجابة لمولِّدات الضِّد.
- فرط الحساسية المُتأخرة تقوم به خلايا تائية مُساعدة وخلايا مبتلعة كبيرة.

7-51 الأجسام المُضادة في تشخيص الأمراض ومُعالجتها
- تدل زُمَر الدَّم على مولّدات الضِّد الموجودة على سطوح خلايا الدَّم الحمراء للشَّخص.
- يُحدَّد نوع زمرة الدَّم بالتَّخثر.
- تنتُج تفاعلات نقل الدَّم من نقل دم غير مُطابق.
- الأجسام المُضادة أُحادية السُّلالة أداة ذات قيمة في التَّشخيص والعلاج.

8-51 مُسبِّبات المرض التي تتهرَّب من جهاز المناعة
- تغير كثير من مُسبِّبات المرض مولِّدات الضِّد السَّطحية لتفادي كشفها من قِبَل جهاز المناعة.
- تطوَّرت عند البكتيريا آليات عدة للتَّهرُّب من الهجوم المناعي.
- يقتل فيروس الإيدز الخلايا التائية المُساعدة، ويُثبِّط المناعة.

مقدّمة

عندما نفكر في كيفية دفاع الحيوانات عن نفسها، نتذكر السلاحف بدرعها الواقي القوي. على كل حال هذا الدِّرع لا يكفي لحماية الحيوان ضد أخطر مُسبِّبات الأمراض للفقريات؛ البكتيريا والفيروسات. نحن نعيش في عالم مليء بالمخلوقات الدَّقيقة التي لا تُرى بالعين المجردة، ولا يستطيع أيّ حيوان من الفقريات النَّجاة من هذه المخلوقات إلا بحماية مُناسبة. لقد طوَّرت أجسام الحيوانات نُظمًا دفاعية عدَّة فعالة. ولكن، تبقى هذه النُّظم المناعية ليست ذات كفاءة مثالية. إذ إنَّ نحو 40 مليون شخص قتلهم فيروس الإنفلونزا بين 1918 – 1919، وسنويًّا يموت قرابة مليون شخص بسبب الملاريا. إنَّ الأبحاث مُستمرة لمحاولة تحسين أجهزتنا المناعية ضد الأمراض المُعدية والسارية.

51-1 الجهاز الغطائي: خط الدِّفاع المناعي الأول

كما أنَّ لشبكة الحاسوب مستويات عدة من الحماية ضد الهجوم الخارجي، فإن أجسام الفقريات لديها مستويات عدة من خطوط الدِّفاع ضد المخلوقات الدقيقة المُهاجِمَة.

1. **الجهاز الغطائي The integumentary system**. الطبقة الخارجية من أجسام الفقريات، ويشكل خط الدِّفاع المناعي الأول الذي يُشكل حاجزًا ضد دخول الميكروبات. وهو يشمل **الجلد الخارجي (Integument)** والأغشية المخاطية التي تبطن ممرات الجهاز التنفسي، والجهاز الهضمي، والجهاز البولي التناسلي. تفرز خلايا الجلد والأغشية المخاطية أنواعًا عدّة من المواد الكيميائية والبروتينات التي تمنع نمو المخلوقات الدَّقيقة **المُسببة للمرض Pathogens**.
2. **المناعة اللانوعية (الفطرية) Nonspecific (Innate) Immunity**. إذا تمَّ اختراق خط الدِّفاع المناعي الأول في أثناء حدوث جرح في الجلد مثلًا، يقوم الجسم بشن استجابة مناعية خلوية وكيميائية، مُستخدمًا خلايا، هي جزء من **جهاز المناعة اللانوعية** "أو الفطرية" **Nonspecific or innate immune system**. وهناك مواد كيميائية وبروتينات إضافية يُنتجها الجسم للمُساعدة على قتل الميكروبات المُهاجِمَة. وتعمل هذه الدِّفاعات بسرعة عند حدوث العدوى.
3. **المناعة النوعية Specific Immunity**. وكسلاح أخير، فإنَّ الجسم مزوَّدٌ بخلايا، هي جزء من جهاز المناعة النوعية. هذا النظام يُمكنه التَّعرف بدقة إلى الجسم المُهاجِم والتَّخلص منه، ومن أي بكتيريا أو فيروس مُهاجم اخترق خط الدفاع الأول والمناعة اللانوعية. هناك نوع من الخلايا المناعية النوعية، يُهاجم، ويقتل بضراوة أيَّ جسم غريب، بما فيها خلايا الجسم نفسه المُصابة بالفيروسات؛ وهناك نوع آخر من الخلايا يقوم بوسم "تأشير" الخلايا الغريبة أو الفيروسات لتقوم خلايا نظام المناعة اللانوعية بالتَّخلص منها.

في هذا الفصل، سنناقش بالتَّفصيل خطوط الدِّفاع المناعية الثلاثة، ونبدأ فيما يأتي بالجلد.

الجلد حاجز ضد العدوى

يُعَدُّ الجلد أكبر أعضاء الجسم، حيث يُشكل ما نسبته 15% من وزن الشخص البالغ. إنَّ الغطاء الجلدي يدافع عن الجسم بوصفه حاجزًا واقيًا غير قابل للاختراق، ومُدعم أيضًا بأسلحة كيميائية على سطحه. تجعل الغدد الدُّهنية وغدد العرق حموضة الجلد ما بين 3-5 درجات، وهذه الأحماضة تكفي لتثبيط نمو كثير من الجراثيم المُمرضة. والعرق يحوي أيضًا أنزيم الليسوزايم، الذي يهضم جدار خلايا البكتيريا، ويقتلها.

ويُعَدُّ الجلد موطنًا لكثير من **الجراثيم المُتعايشة Normal flora**، غير المُسببة للمرض مثل البكتيريا أو الفطريات التي تأقلمت للعيش في ظروف الجلد في مناطق مُختلفة من الجسم. قد تحاول البكتيريا المُسببة للمرض أن تستوطن الجلد، ولكنها تفشل؛ لأن البكتيريا المُتعايشة تنافسها، فتمنع نموها.

إضافة إلى أنَّ الجلد يُدافع عن الجسم ضد اختراق المخلوقات الدقيقة، فإنَّه يمنع خسارة الجسم لكميات كبيرة من الماء عن طريق التَّبخر أيضًا.

البَشرة Epidermis سُمكها نحو 10-30 خلية، وهذا يساوي سُمك هذه الورقة التي بين يديك. تحتوي الطبقات العليا من البشرة، التي تُسمّى الطبقة المُتقرّنة *Stratum corneum*، الخلايا التي يُمكن أن تهترئ بسبب الضغط والاحتكاك. وتنسلخ هذه الخلايا باستمرار، وتُستبدل بطبقات جديدة تنتج عن الطبقة الداخلية للبشرة، أي من الطبقة القاعديّة *Stratum basale*، التي تحتوي الخلايا الأكثر قدرة على الانقسام في جسم الحيوان الفقري. تتحرك الخلايا الجديدة إلى الأعلى لتدخل الطبقة الوسطى الواسعة من البشرة، أي الطبقة الشائكة *Stratum spinosum*. وفي أثناء تحرُّك هذه الخلايا، فإنَّ بروتين الكيراتين، يتكون فيها، فيجعلها أقوى وأكثر مقاومة للماء.

تصل الخلايا أخيرًا إلى الطبقات العلوية من البشرة، حيث تبقى هناك مدّة شهر تقريبًا قبل أن تنسلخ، وتُستبدل بخلايا جديدة من الأسفل. ويتميز مرض الصَّدفيّة، وهو مرض جلدي مزمن يصيب نحو 4 ملايين شخص في أمريكا، بأنَّ خلايا البشرة تُستبدل كل 3-4 أيام، أي أسرع من الطبيعي بثمانية أضعاف تقريبًا. تحتوي **الأدمة Dermis**، أي الطبقة الثانية من الجلد، أنسجة ضامة، وهي أسمك بـ 15-40 مرة من طبقة البشرة. توفر الأدمة الدَّعم الشكلي لطبقة البشرة، وتوفر أيضًا وسطًا لمرور الأوعية الدَّموية، والنِّهايات العصبية، والخلايا العضلية، والتراكيب الأخرى المُناسبة في الجلد.

تحتوي طبقة تحت الأدمة خلايا دهنية في المقام الأول. تعمل هذه الخلايا بوصفها واقيًا للصدمات، وتوفر العزل المُناسب، وتحافظ على درجة حرارة الجسم. يختلف سُمك هذه الطبقة باختلاف مناطق الجسم. فهي غير موجودة في جفن العين، ويبلغ سُمكها نصف سنتمتر في باطن القدم، وقد تكون أكثر سمكًا من ذلك في مناطق أخرى، مثل الأرداف والأفخاذ.

تمنع سطوح الأغشية المخاطية الطلائية دخول المخلوقات المُمرضة

إضافة إلى الجلد، هناك ثلاثة سبل محتملة لدخول المخلوقات الدقيقة والفيروسات يجب حراستها، هي: ممرات الجهاز الهضمي، والممرات التنفسية، وممرات الجهاز البولي التناسلي. تذكّر أنَّ كلاً من هذه الممرات تفتح إلى الخارج. كلّ من هذه الممرات مبطّن بخلايا طلائية، يتمُّ تجديدها باستمرار مثل طبقات الجلد.

هناك خلايا متخصصة مبعثرة بين خلايا الأنسجة الطلائية تقوم بإفراز المخاط، الذي يغطي سطوح الأغشية الطلائية. وغالبًا ما تُحاصر المخلوقات الممرضة بهذه الطبقات المُخاطية، ويتمُّ التَّخلص منها بطرق مُختلفة بحسب الجهاز.

الجراثيم الموجودة في الطعام، يموت معظمها عن طريق اللعاب (الذي يحوي أنزيمات الليسوزايم الهاضمة)، أما الجراثيم التي تنجو من اللعاب فستواجه بيئة شديدة الأحماضة في المعدة، إضافة إلى أنزيمات هاضمة في الأمعاء. علاوة على ذلك، يوجد في الجهاز الهضمي أنواع كثيرة من البكتيريا المُتعايشة في الأمعاء تمنع نموّ البكتيريا الممرضة. إنَّ البكتيريا المُتعايشة في الأمعاء تنافس البكتيريا الممرضة، وقد تفرز مواد قاتلة للبكتيريا الممرضة.

تُحاصر المخلوقات الدَّقيقة التي تدخل في أثناء الشهيق بالأغشية المُخاطية التي تبطِّن الممرات الهوائية قبل أن تصل إلى الرِّئتين، حيث البيئة الرَّطبة والدافئة الملائمة لنمو المخلوقات الدَّقيقة. إنَّ الخلايا الطلائية المُبطنة للمرات الهوائية لها أهداب تتحرك باستمرار، فتحرك الطبقة المخاطية إلى الأعلى في اتجاه الحنجرة. هناك، يتم خروج المخاط وابتلاعه، ليدخل البلعوم، ثم إلى المعدة حيث تقتل درجةُ الأحماضة المرتفعة معظمَ أنواع البكتيريا. ومن مضار التدخين، أنَّ النيكوتين يُسبِّب شللًا لأهداب الخلايا الطلائية في الجهاز التَّنفسي، ما يوقف عملية تنقية الهواء الطبيعية لحماية الرئتين.

الإفرازات المهبلية لزجة وحمضية، وهي أيضًا تدعم نمو البكتيريا المُتعايشة؛ تُساعد كلّ هذه الخصائص على منع دخول المخلوقات الغريبة. وفي كلٍّ من الرِّجال والنساء، فإنَّ البول الحمضي يُنظِّف باستمرار المجاري البولية من المخلوقات الممرضة. إضافة إلى هذه الحواجز الفيزيائية والكيميائية ضد اختراق مسببات المرض، يستخدم الجسم أنظمة دفاعية أخرى مثل التقيؤ، والإسهال، والعطاس، والسعال؛ للتَّخلص من مسببات الأمراض الميكروبية.

يشكل الجهاز الغطائي خط الدِّفاع الأول. توفر الخلايا الطلائية، المغطاة بطبقة مخاطية في مناطق عدة من الجسم، حاجزًا فيزيائيًا ضد اختراق مُسبِّبات المرض. تُزاح الطبقة المخاطية بعيدًا، ويتمُّ التَّخلص منها، ومما يعلق بها من مخلوقات دقيقة وحطام.

2-51 المناعة اللانوعية: خط الدفاع المناعي الثاني

عند فشل الدِّفاعات السطحية، يوظف الجسمُ دفاعاتٍ لانوعية خلوية وكيميائية ليدافع عن نفسه. وهذا هو المقصود بخط الدِّفاع المناعي الثاني. ولهذه الدِّفاعات اللانوعية صفةٌ مشتركة واحدة، وهي الاستجابة لأيِّ هجوم جرثومي دون الحاجة إلى تحديد هوية المخترق بالضبط، لهذا فهي دفاعات سريعة جدًا.

تتخلص أنواع عدة من الخلايا من الجراثيم الغازية بشكل لانوعي

من أهم الدِّفاعات اللانوعية بعضُ **خلايا الدَّم البيضاء Leukocytes** التي تجري في أنحاء الجسم، وتُهاجم مُسبِّبات المرض في الأنسجة. هناك ثلاثة أنواع من خلايا الدم البيضاء تمَّ التَّعرف إليها، وكلٌّ منها يقضي على الميكروبات الغازية بطريقة مُختلفة.

الخلايا المبتلعة الكبيرة

تُسَمّى هذه **الخلايا المبتلعة الكبيرة Macrophages**؛ لأنها كبيرة الحجم، وذات أشكال غير منتظمة، وهي تقتل الجراثيم عن طريق هضمها بعد ابتلاعها، تمامًا كما تفعل مخلوقات الأميبا عند ابتلاعها الغذاء وهضمه (الشكل 51-1). عند دخول الجرثومة إلى داخل الخلية المبتلَعة، تُحاط بغشاء، وتُشكل جسمًا بلعميًّا يلتحم مع غشاء عضيات الأجسام المحللة (الليسوسوم). ينشِّط هذا الاندماج الأنزيمات الهاضمة، فتقوم بقتل الجرثومة وهضمها.

إضافة إلى ذلك، يتمُّ إنتاج كميات كبيرة من الجذور الحرة المُحتوية على الأكسجين كثيرًا في الجسم البلعمي؛ وهذه الجذور الحرّة لها نشاط تفاعلي في تحطيم مُسبِّب المرض.

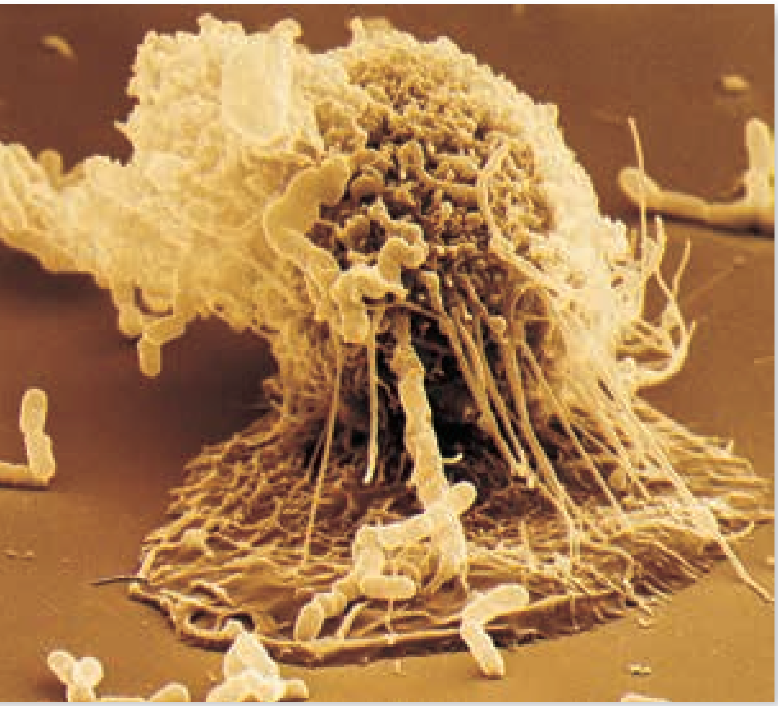
إضافة إلى البكتيريا، يمكن للخلايا المبتلِعَة أن تبتلعَ الفيروسات، وحطام الخلايا الميتة، وذرات الغبار من الرئتين. تتجول الخلايا المبتلِعة الكبيرة باستمرار ضمن السوائل بين النسيجية، ووظيفة هذه الخلايا مساعدة الخلايا الأكولة المُتخصصة التي تشكل جزءًا من بعض الأعضاء مثل الكبد، والطحال، ونخاع العظم. استجابة للعدوى الجرثومية، تخرج وحيدات النوى والخلايا المبتلعة الكبيرة غير البالغة الموجودة في الدم من بين الخلايا الطلائية للشعيرات الدَّموية، وتدخل إلى الأنسجة الضامة، ومن هناك، تهرع إلى مكان العدوى، حيث تنمو وحيدات النوى إلى خلايا مبتلعة كبيرة ونشطة.

الخلايا المتعادلة

الخلايا المتعادلة Neutrophils أكثر أنواع الخلايا البيضاء في الدم، حيث تشكل ما نسبته 50-70% من خلايا الدم البيضاء في الدَّم. وهي أول أنواع الخلايا التي تظهر في مكان العدوى عند دخول الجراثيم الممرضَة. والخلايا المتعادلة مثلها كمثل المبتلِعة الكبيرة، تخرج من بين الخلايا الطلائية للشعيرات الدَّموية، وتدخل إلى الأنسجة الضامة عند مكان العدوى، وتقوم بابتلاع أنواع عدة من مُسبِّبات الأمراض. تشبه آلية عمل هذه الخلايا بقتل الجراثيم طريقة عمل المبتلعة الكبيرة، إلا أنها تنتج مجموعة أكبر من الجذور الأكسجينية المُتفاعلة النشطة.

الخلايا القاتلة الطبيعية

الخلايا القاتلة الطبيعية لا تهاجم الميكروبات الغازية بشكل مباشر، ولكنها تقتل خلايا الجسم المُصابة بالفيروسات، وهي لا تقتل بالبلعمة، لكنها تقتل بنظام (الموت المبرمج للخلايا) الخلية المصابة (انظر الفصل الـ 19). هناك بروتينات ثاقبة تُفرزها الخلايا القاتلة، فتدخل إلى الغشاء الخلوي للخلية الهدف، ثم تتبلور مُحدثة ثقوبًا صغيرة جدًا في الغشاء. وهناك بروتينات أخرى تنتجها الخلايا القاتلة تُسمى جرانزيمات *Granzymes* تدخل عن طريق الثقوب الصغيرة، فتقوم بتنشيط أنزيمات يُقال لها: كاسبيزات (أنزيمات محللة للبروتينات المحتوية على الأحماض



الشكل 51-1

الخلايا المبتلِعة الكبيرة في أثناء العمل. في هذه الصورة المأخوذة عن طريق المجهر الإلكتروني الماسح خلية مبتلِعة تلتقط البكتيريا عن طريق الزوائد السيتوبلازمية اللزجة. يتمُّ التقاط البكتيريا القريبة من الزَّوائد وابتلاعها.

الشكل 51–2

كيف تقضي القاتلات الطَّبيعية على الخلية الهدف. تقتل القاتلات الطَّبيعية الخلايا المُصابة بالفيروسات بالموت الخلوي المبرمج. يتمُّ ذلك بإفراز بروتينات تعمل على إحداث ثقوب صغيرة في الخلية المُراد قتلها، وبروتينات أُخرى تدخل من هذه الثقوب لتُحدث الموت المبرمج.

استقصاء

ماذا يحدث إذا قامت خلية قاتلة طبيعية بقتل خلية هدف مصابة بالفيروس، وذلك بأن تجعل الخلية تنفجر ببساطة، وتُحرِّر جميع محتوياتها في الأنسجة؟

الأمينية سيستين، وحمض أسبارتيك)، موجودة في الخلية الهدف المُصابة، وتقوم بحثِّ ما يعرف بالموت الخلوي المبرمج (الشكل 51-2). وحين تموت الخلية تقوم الخلايا المبتلِعة بابتلاع أشلاء الخلية الميتة للتَّخلص منها.

تهاجم الخلايا القاتلة أيضًا الخلايا السرطانية، حتى قبل أن تشكِّل الخلايا السرطانية أورامًا ملاحظة. إنَّ نظام التَّجسس الصارم الذي تطبقه الخلايا القاتلة الطبيعية هو أهم الدِّفاعات المناعية الفاعلة ضد السرطان. لهذا، يُقال: إنَّ هذه الخلايا تقوم بدور التَّجسس و**المراقبة المناعية Immune surveillance**.

الاستجابة الالتهابية هي استجابة مناعية لانوعية للعدوى الجرثومية أو تهتك الأنسجة

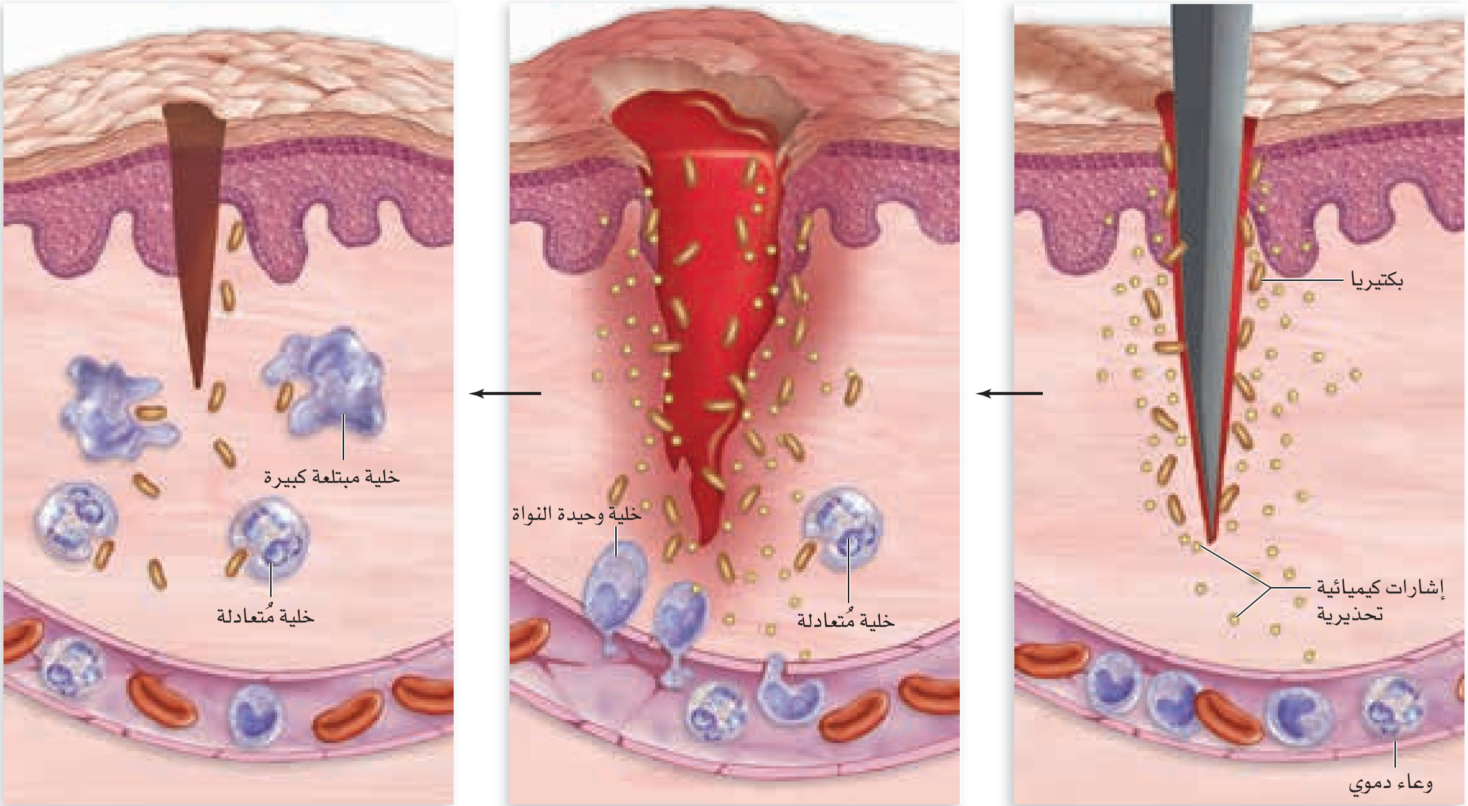
تشمل الاستجابة المناعية الالتهابية أنظمة عدة في الجسم، وهي إما أن تكون محلية، أو واسعة الانتشار في كامل أجهزة الجسم. الاستجابة الحادة هي التي تبدأ بشكل عام بسرعة، ولكنها تستمر مدة قصيرة نسبيًّا.

تُفرز بعض الخلايا المُصابة مواد كيميائية تعمل بوصفها إشارات تحذيرية- مثل الهستامين والبروستاجلاندين، والبراديكاينين (انظر الفصل الـ 46). تعمل هذه المواد الكيميائية على حثِّ الأوعية الدَّموية لتتوسع، ما يزيد من تدفق الدم إلى مكان العدوى، فتصبح المنطقة المصابة حمراء ودافئة، وهذان هما المؤشران الرئيسان للدَّلالة على الالتهاب.

تزيد المواد الكيميائية أيضًا من نفاذية الشعيرات الدَّموية، ما يُسبِّب المؤشر الثالث للالتهاب، وهو الانتفاخ (تجمع السوائل) المُصاحب للعدوى. يُسبِّب الإنتفاخ ضغطًا على النهايات العصبية في المنطقة، وهذا إضافة إلى إطلاق عوامل أُخرى، يؤدي إلى الألم، وإلى احتمال فقد وظيفة العضو المصاب، وهذان هما المؤشران الأخيران للالتهاب.

تحثّ زيادة نفاذية الشعيرات الدَّموية على هجرة الخلايا المبتلعة والخلايا المُتعادلة من الدَّم إلى السوائل بين النسيجية، حيث تقوم الخلايا المُتعادلة بهضم الجراثيم الغازية وتحطيمها؛ والقيح الذي يُصاحب بعض الإصابات هو خليط من جراثيم ميتة أو تموت، وخلايا جسم مصابة، وخلايا متعادلة. تُفرز الخلايا المتعادلة جزيئات إرشادية لجذب وحيدات النوى بعد ساعات عدة؛ تتمايز وحيدات النوى إلى خلايا مبتلِعة كبيرة، فتقوم أيضًا بابتلاع الجراثيم وهضمها وقتلها، وبقايا أشلاء خلايا الجسم الميتة كذلك (الشكل 51-3).

يُصاحب الاستجابة المناعية الالتهابية **مرحلة الاستجابة المناعية الحادة Acute–phase response**. إن إحدى نتائج هذه الاستجابة هي ارتفاع درجة حرارة الجسم، أو الحمّى (الفصل الـ 50)، إذ تُفرز الخلايا المبتلِعة الكبيرة نوعًا من المحركات الخلوية (السايتوكاين)، وهو بروتين تنظيمي يُسمّى **إنترلوكين- 1 Interleukin-1**. ينتقل هذا البروتين عن طريق الدَّم إلى الدِّماغ، حيث يسبب تأثيره في أعصاب تحت المهاد ارتفاع درجة حرارة الجسم درجات عدة فوق المستوى الطبيعي؛ 37° س. يحث هذا الارتفاع في درجة الحرارة نشاط الخلايا المبتلعة، ويعيق نمو بعض المخلوقات الدقيقة؛ الجراثيم.



الشكل 51–3

الأحداث في الالتهاب الموضعي. عند اختراق مُسبِّب المرض سطح الخلايا الطلائية، تُفرز الخلايا المُتضرِّرة إشارات كيميائية تحذيرية، مثل الهستامين والبروستاجلاندين، فتُسبِّب توسُّع الأوعية الدَّموية المجاورة، وتزيد نفاذيتها. تُسبِّب زيادة تدفُّق الدَّم الانتفاخ، وتحث على تراكم الخلايا المبتلعة، وخاصة الخلايا المُتعادلة، ثم المبتلعة الكبيرة، التي تُهاجم مُسبِّبات المرض الغازية، وتبتلعها.

تُسهم الحمّى في مناعة الجسم عن طريق حثّ عمل الخلايا المبتلعة، وتعمل على زيادة تخزين الكبد والطحال لعنصر الحديد، ما يقلل من نسبة الحديد في الدَّم؛ لأنَّ البكتيريا تحتاج إلى الحديد بكميات كبيرة لتنمو، وهذا يساعد على منع نمو وتكاثر هذه البكتيريا. إنَّ الحمى المرتفعة خطر على الجسم؛ لأنَّها تثبط عمل بعض الأنزيمات المهمة. وبشكل عام، تعدّ درجة الحرارة الأعلى من 39.4°س خطرًا على الإنسان، وتكون الحرارة الأعلى من 40.6° عادة قاتلة.

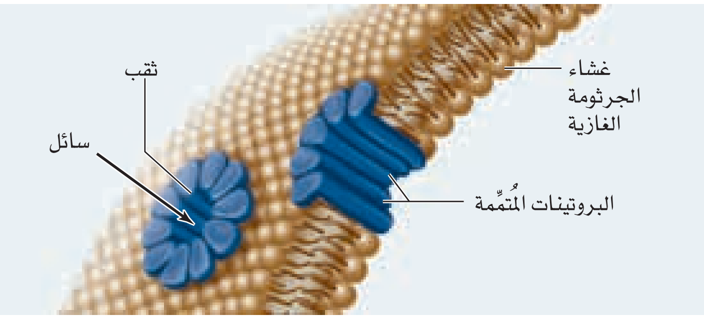
هناك مجموعة من البروتينات تُسمى بروتينات مرحلة الاستجابة المناعية الحادة *Acute-phase proteins* تُطلقها خلايا الكبد خلال الاستجابة المناعية الالتهابية، وقد يصل مستواها إلى أكثر من ألف ضعف مستواها الطبيعي في الدَّم. ترتبط هذه البروتينات مع أنواع عدة من المخلوقات الدَّقيقة، ما يحثّ على هضمها وابتلاعها من قبل الخلايا المبتلعة الكبيرة والمتعادلة.

تساعد البروتينات المُتمِّمة والإنترفيرون على التّخلّص من مُسبِّب المرض

يتمُّ تحسين عمل الدِّفاعات المناعية الخلوية في الفقريات بمواد كيميائية عدة مناعية فعالة تسمى **النظام المتمِّم Complement system**. يتألف هذا النِّظام من نحو 30 بروتينًا مُختلفًا تجري في الدَّم بحرية بشكلها الخامل، ويُمكنها أن تدخل الأنسجة خلال الاستجابة المناعية الالتهابية. **والإنترفيرونات Interferons** هي مجموعة أخرى من البروتينات تُشارك في النِّظام المناعي الدِّفاعي.

النظام المتمم ومعقد الهجوم الغشائي

عندما تُصادف بروتينات النظام المتمِّم جراثيم مُمْرِضة عدة، يتم تنشيط متتالٍ لهذه البروتينات، ما يؤدي إلى تكوين مجموعة من هذه البروتينات التي تشكل تجمعًا يُعرف **بمعقد الهجوم الغشائي Membrane attack complex** الذي يغرس نفسه في الغشاء البلازمي للجرثومة (أو الغشاء الدُّهني للفيروس المغلف)، فتؤدي لإحداث ثقب صغير في الغشاء.



يؤدي ذلك إلى دخول السوائل إلى خلية البكتيريا أو جسم الفيروس، ما يُسبِّب انتفاخها، ثم انفجارها. يُمكن تفعيل نظام البروتينات المتممة أيضًا بطريقة مُتخصصة، بارتباط الأجسام المُضادة التي تفرزها الخلايا البائية ضد الجراثيم الغازية، كما سنرى لاحقًا.

بعض البروتينات المتمِّمة، وخاصة بروتين $C3b$، يُمكن أن يغطي سطح الجرثومة المهاجِمة. يُمكن أن "توجّه" الخلايا المتعادلة والمبتلعة الكبيرة، التي لديها مُستقبلات خاصة لـ $C3b$، لترتبط بالجرثومة ما يُساعد على ابتلاعها وقتلها. إن هذه طريقة فعالة جدًا للتَّخلص من الجراثيم التي ليس لها غشاء بلازمي يُمكن لمُعقد الهجوم الغشائي أن يرتبط به. بعض البروتينات المتممة تحث إفراز هستامين ومواد أخرى من الخلايا الصارية والخلايا القاعدية، وهذه المواد تعمل على توسيع الشعيرات الدَّموية وزيادة نفاذيتها؛ وهناك بروتينات متممة تعمل على جذب المزيد من الخلايا المبتلعة، وخاصة الخلايا المُتعادلة، إلى مكان العدوى عن طريق الشعيرات الدموية الأكثر نفاذية.

الإنترفيرونات

الإنترفيروناتُ مجموعةٌ أخرى من البروتينات التي تؤدي دورًا رئيسًا في دفاعات الجسم المناعية. هناك ثلاثة أصناف رئيسة من الإنترفيرونات، هي: ألفا، وبيتا، وجاما (ألفا- إنترفيرون، بيتا- إنترفيرون، جاما -إنترفيرون).

تقريبًا، تقوم مُعظم خلايا الجسم بتصنيع ألفا- إنترفيرون وبيتا- إنترفيرون. يتمُّ تصنيع هذه الببتيدات المُتعدِّدة عند حدوث عدوى فيروسية للخلية، فتعمل بوصفها وسائل لحماية الخلايا السليمة المجاورة، إذ تحميها من العدوى بالفيروس. ومع أنَّ الفيروسات تبقى لديها القدرة على اختراق الخلايا المجاورة، إلا أنَّ ألفا- إنترفيرون وبيتا- إنترفيرون يحثان تحطيم RNA لمنع إنتاج البروتينات الخاصة بالفيروسات في هذه الخلايا. إن هذا يؤدي إلى موت الخلية، ومنع الفيروس من التكاثر والانتشار إلى خلايا أخرى.

يتم إنتاج جاما- إنترفيرون في بعض خلايا الدم البيضاء فقط، وهي الخلايا التائية (سنتحدث عنها لاحقًا) والخلايا القاتلة الطبيعية. إنَّ إنتاج جاما-إنترفيرون في هذه الخلايا هو جزء من الاستجابة المناعية ضد العدوى الجرثومية والسرطان.

تُظهر أنواع كثيرة من المخلوقات استجابة مناعية لانوعية

الفقريات كلها، وكثير من اللافقريات لديها خلايا مبتلِعة تُهاجم الجراثيم الغازية. قد تكون هذه الخلايا المبتلعة الكبيرة تطوَّرت من خلايا حقيقية النوى وحيدة الخلية، مثل الأميبا، التي تبتلع البكتيريا بوصفها مصدرًا للغذاء.

في الحيوانات البسيطة مثل الإسفنج الذي يفتقر لجهاز دوران أو تجويف جسمي، تتجول الخلايا المبتلعة في الطبقة الوسطى من جسم الإسفنج. إنَّ ارتباط ببتيدات مضادة للميكروبات مع الجراثيم يحث على ابتلاعها وهضمها من قبل الخلايا المبتلعة.

يُعَدُّ نظام البروتينات المُتممة شكلًا تطوريًّا قديمًا للمناعة الفطرية. لقد تم اكتشاف بروتينات مشابهة للبروتينات الرئيسة في النظام المتمم في شوكيات الجلد، وقد لوحظ أنَّ وجود هذه البروتينات يزيد عند وجود البكتيريا. وهناك بروتينات مُشابهة للبروتينات التي تؤدي دورًا في الحثّ على البلعمة تمَّ اكتشافها في سلطعون حذوة الحصان *Limulus polyphemus* الذي يعدّ من أقارب العناكب البعيدة، وبعض أنواع الحشرات.

المناعةُ اللانوعيةُ خطُّ الدِّفاع المناعي الثاني ضد العدوى الجرثومية. الخلايا المبتلعة والموت الخلوي المُبرمج يتخلصان من كثير من الجراثيم التي تخترق الأنسجة الطلائية. أنواع كثيرة من المواد الكيميائية والبروتينات، بما فيها البروتينات المُتممة والإنترفيرونات، تحث الاستجابة الالتهابية، والتَّخلص من الجراثيم الغازية.

3-51 الاستجابة المناعية النوعية: خط الدِّفاع المناعي الثالث

قليل منا مَنْ يمر في مرحلة الطفولة دون أن يُصاب بأمراض عدة معدية. قبل اختراع مطعوم جدري الماء الفعّال عام 1991، كان معظم الأطفال يصابون بجدري الماء قبل أن يصلوا سن البلوغ. كان جدري الماء وبعض الأمراض الأخرى المشابهة تعدّ من أمراض الطفولة؛ لأن مُعظم الناس، بعد أن يصابوا بها ويتعافوا، لا يصابون بها مرة ثانية أبدًا؛ لأنَّ أجسامهم طوَّرت مناعة ضد الفيروس المُسبِّب لهذا المرض، حيث تبقى هذه المناعة في الجسم ما دام جهاز المناعة مُعافى. في المقابل، فالتَّطعيم (أو التَّحصين) هذه الأيام بفيروس جدري الماء غير الممرض يُمكن أن يُعطي حصانة وحماية من المرض. هذه المناعة يتم إنتاجها باستجابة مناعية نوعية.

لوحظت المناعة منذ القدم، لكن آلية عملها تمَّ فهمها أخيرًا

عرفت المجتمعات منذ أكثر من ألفي سنة أنَّ الشخص الذي يُصاب بمرض مُعْدٍ يكون عادة محميًّا من العدوى بالمرض نفسه في المرات المقبلة. لكن الدِّراسة العلمية لعلم المناعة، لم تبدأ حتى عام 1796 عندما قام طبيب ريفي إنجليزي، هو إدوارد جِنَر، بعمل تجربة لتحصين الناس ضد الجدري.

جِنَر وفيروس الجدري

مرض الجدري يسببه فيروس فاريولا *Variola*، وهو مرض مميت، كان شائعًا في القرن السابع الميلادي وما قبله. وكما يحدث مع جدري الماء، فإنَّ الذي ينجو من الجدري نادرًا ما يُصاب به مرة أخرى، وكان من الشائع أن يقوم الناس بتعمُّد عدوى أنفسهم بالمرض على أمل أن يُصابوا بعدوى طفيفة، وتتكون لديهم مناعة تامة ضد المرض. لقد لاحظ جِنَر أنَّ النساء اللواتي يحلبن الأبقار التي أُصيبت بالنَّوع الأخف من الجدري والمسمى "جدري البقر" (على افتراض أنه من البقر) نادرًا ما يُصبن بالجدري.

الشكل 51 –4

ولادة علم المناعة. تُظهر هذه اللوحة العالم إدوارد جِنَر يُحصِّن مرضى بجُدري البقر عام 1790 وبذلك يحميهم من هذا المرض.

قام جنر باختبار فكرة أنَّ جدري البقر يُمكن أن يُعطي حصانة ضد الجدري. فحقن طفلًا مُعافى بسائل من حويصلات جدري البقر، ثم قام بعد مدة بعدوى الطفل بسائل من حويصلات الجدري؛ وكما توقع فإنَّ الطفل لم يمرض (تجربة جنر قد تُعَدُّ غير أخلاقية بمعايير هذه الأيام). بعد ذلك، أصبح الكثيرون يُحَصَّنون من الجدري بمطعوم من سائل حويصلات جدري البقر، الأقل خطورة (الشكل 51-4).

نعلم الآن، أنَّ الجدري وجدري البقر سببهما نوعان مختلفان من الفيروسات التي لها سطوح مُتشابهة. إنَّ مرضى جِنر الذين تمَّ حقنهم بفيروس جدري البقر تشكلت لديهم استجابة مناعية فعالة ضد أي هجوم من فيروس الجدري.

إنَّ تجربة جنر بحقن عامل غير قاتل للحصول على مناعة ضد الفيروس القاتل تُسمّى **التَّطعيم، أو التلقيح Vaccination**. هناك محاولات حديثة لتطوير مناعة ضد الملاريا، والقوباء، وأمراض أُخرى بإعطاء مولِّدات ضد من سلالات غير ضارة من فيروس فاكسينيا *Vaccinia* القريب من فيروس الجدري (الفصل الـ 17).

باستور وكوليرا الطيور

لقد مرت سنوات كثيرة قبل أن يعلم أحد كيف أنَّ التَّعرض لعامل ممرض يُمكن أن يُعطي مقاومة لمرض ما. الخطوة الأساسية لإجابة هذا السؤال، قام بها العالم الفرنسي الشهير لويس باستور بعد أكثر من خمسين عامًا. كان باستور يقوم بدراسة كوليرا الطيور، وهو نوع من الكوليرا عند الطيور، فعزل مستنبتًا من البكتيريا من دجاج مُصاب بالمرض، وكان المُستنبت البكتيري قادرًا على أن يُسبِّب المرض إذا أُعطي لدجاج مُعافى.

قبل أن يأخذ باستور إجازة مدة أسبوعين، قام بالمصادفة بترك المُستنبت البكتيري على الرَّف. وعند عودته من الإجازة، حقن هذا المُستنبت القديم في طيور مُعافاة، فأصبحت ضعيفة؛ لقد مرضت قليلًا، ثم تعافت من المرض. والمفاجأة الكبرى، كانت أنَّ هذه الطيور لم تمرض لو أُعيد حقنها بالبكتيريا المُسببة للكوليرا مُقارنةً بالطيور الضابطة التي مرضت عند حقنها بالبكتيريا نفسها. من الواضح أنَّ هناك شيئًا ما في البكتيريا القديمة حثَّ جهاز المناعة، طالما أنَّ البكتيريا لم تقتل الحيوانات أولًا. إننا نعلم الآن أنَّ هناك جزيئات على سطح البكتيريا تستفز جهاز المناعة عند الدّجاج.

مولّدات الضِّد تُحفزِّ الاستجابة المناعية النوعية

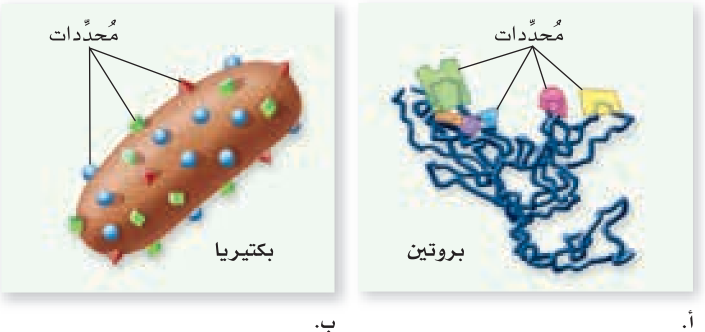
مولِّد الضِّد Antigen جزيء يُثير استجابة مناعية نوعية. إن مولّدات الضِّد الأكثر فعالية هي جزيئات كبيرة ومعقدة مثل البروتينات. وكلما كانت "غريبة أكثر" عن الجسم -ليس هناك قرابة وراثية من العائل- كانت الاستجابة المناعية ضدها أكبر.

قد تكون مولّدات الضِّد أجزاء من مخلوقات دقيقة أو فيروسات، ويُمكن أن تكون بروتينات أو بروتينات سكرية على سطح خلايا الدَّم الحمراء المنقولة من شخص إلى آخر، أو على سطح خلايا أنسجة منقولة من شخص إلى آخر. وقد تكون مولِّدات الضِّد من مكونات الطعام أو حبوب اللقاح. مولِّد الضِّد كبير الحجم على الأغلب له مناطق عدة تُسمّى **مُحدِّدات مولِّد الضِّد أو المواقع المُحدِّدة Antigenic determinants or epitopes** (الشكل 51-5)، وكلّ منها يُمكن أن يستحث استجابة مناعية مُختلفة.

تقوم الخلايا الليمفية بالاستجابة المناعية النوعية

الصفات الأربعة المُميزة للنِّظام المناعي النوعي، أو التكيفي هي:

1. النوعية في التَّعرف إلى مولِّد الضِّد.
2. التَّنوع الكبير لمولِّدات الضِّد التي يُمكن أن يتعرف إليها بدقة.

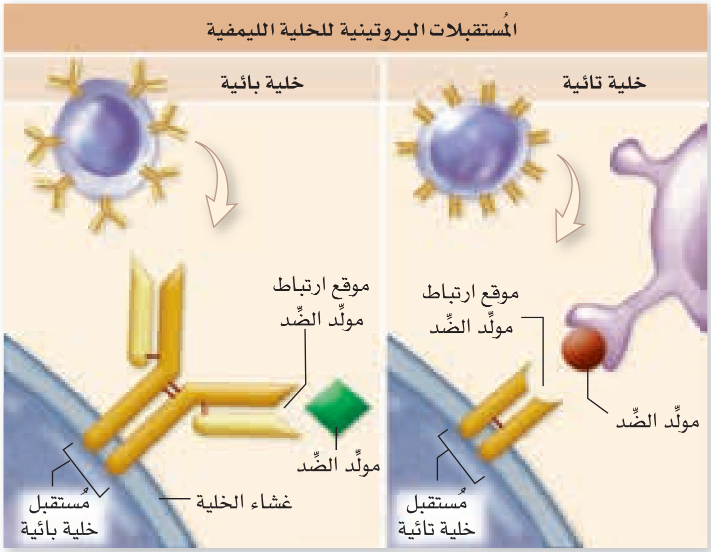


الشكل 51-5

هناك مُحدِّدات عدَّة على أي مولِّد ضد. أ. قد يكون لبروتين واحد مناطق عدة مولِّدة للضِّد تُسمّى مُحدِّدات، كلّ منها تستطيع استثارة استجابة مناعية مُختلفة. ب. يمتلك مُسبِّب مرض مثل البكتيريا بروتينات عدَّة على سطحه، وعلى الأرجح هناك نُسخ عدَّة من كلّ بروتين. لاحظ أنَّ البروتينات والبكتيريا غير مرسومين على مقياس الرَّسم نفسه بالنِّسبة إلى بعضهما.

3. الذاكرة، حيث إنَّ الجهاز المناعي يستجيب لمولِّد الضِّد الذي كان قد تعرض له سابقًا بصورة أسرع مما لو تعرّض له للمرة الأولى.
4. القدرة على التَّفريق بين مولدات الضد الذاتية ومولدات الضد الغريبة عن الجسم.

يمتلك نوع مُعين من خلايا الدَّم البيضاء هو **الخلايا الليمفية Lymphocytes** مُستقبلات بروتينية على سطحها، التي تتعرف إلى محددات مولِّد الضِّد، وتقود استجابة مناعية ضد مولِّد الضِّد أو الخلية الحاملة لمولِّد الضِّد (الشكل 51-6).



الشكل 51-6

ترتبط مُستقبلات الخلايا البائية والتائية بمولّدات الضِّد. مُستقبلات الخلايا البائية جزيئات كروية مناعية ذات الشكل Y المُميَّز. كلّ خلية بائية تمتلك نوعًا واحدًا من هذه الجزيئات الكروية المناعية التي يُمكن أن ترتبط بمُحدِّد مولِّد ضد واحد فقط. مُستقبلات الخلايا التائية أبسط من الجزيء الكروي المناعي، ولكنَّها ترتبط أيضًا بمُحدِّدات مولِّد ضد نوعية. ترتبط الخلايا التائية بمولِّدات ضد مُرتبطة بخلية أُخرى فقط.

الخلايا الليمفية والتَّعرف إلى مولِّد الضِّد

مع أنَّ بروتينات المُستقبلات جميعها على أي خلية ليمفية لها النوعية نفسها للموقع المُحدِّد (محدد مولد الضّد) إلا أنَّه يندر وجود خليتين لهما نوعية مُتطابقة تمامًا. هذه الميزة هي سبب تنوع الاستجابات المناعية لضمان أنَّ محدِّدًا واحدًا على الأقل لأي مولِّد ضد يُمكن أن يتم التَّعرف إليه.

الخلية الليمفية التي لم يسبق لها قط أن تعرضت لمولِّد ضد ما، يُقال لها خلية ليمفية ساذجة *Naive lymphocyte*. عندما ترتبط خلية ليمفية ساذجة مع مولِّد ضد غريب، يتمُّ تنشيط الخلية، ما يُسبِّب انقسامها، لتُعطي سلالة من الخلايا لها نوعية التَّعرف إلى مولد الضِّد نفسها، وهذه العملية تُسمّى **الاختيار السلالي Clonal selection**. بعض هذه الخلايا تستجيب فورًا لمولِّد الضِّد، وبعضها تبقى كخلايا ذاكرة في أجسامنا سنوات، وربما تبقى حتى الممات. يتمُّ تنشيط خلايا الذاكرة بسهولة وبسرعة عند التَّعرض لمولِّد الضِّد نفسه مرة أُخرى.

الخلايا البائية

تستجيب الخلايا الليمفية المسماة **الخلايا الليمفية البائية B lymphocytes** لوجود مولِّد الضِّد بإفراز بروتينات تُسمّى الأجسام المُضادة **Antibodies** أو **البروتينات الكروية المناعية Immunoglobulins**. يحدث التَّعرف إلى مولِّد الضِّد عندما يرتبط مولِّد الضِّد مع البروتينات الكروية المناعية على الغشاء البلازمي للخلايا البائية. يستثير الارتباط مع مولِّد الضِّد، إضافة إلى إشارات أُخرى سنتحدث عنها لاحقًا، مسارًا ترميزيًّا يُؤدي إلى إفراز الأجسام المُضادة من الخلايا البائية، وتكون هذه الأجسام المُضادة خاصة بالمُحدِّد الذي تعرف إليه الجسم المضاد المزروع على غشاء الخلية البائية. تُسمّى هذه الاستجابة المناعية للخلايا البائية التي تُؤدي إلى إفراز الأجسام المُضادة **المناعة السائلة Humoral immunity**.

الخلايا التائية

خلايا ليمفية أُخرى، تُسمّى الخلايا الليمفية التائية **T lymphocytes**، لا تفرز أجسامًا مضادة، ولكنها بدلًا من ذلك تُنظِّم الاستجابة المناعية لخلايا أُخرى، أو تُهاجم مُباشرة الخلايا التي تحمل مولِّدات الضّد النوعية. تُشارك هذه الخلايا في الذِّراع الآخر للمناعة النوعية الذي يُطلق عليه **الاستجابة المناعية الخلوية Cell- mediated immunity**. إنَّ كلا النَّوعين من الاستجابة المناعية النوعية السائلة والخلوية سنتحدث عنهما لاحقًا.

استقصاء

استخدم العالِمُ جِنَر فيروس جدري البقر للحصول على استجابة مناعية ضد الجدري. ماذا يخبرنا هذا عن صفات مولِّد الضِّد لكلا النَّوعين من الفيروسات؟

المناعة النوعية؛ نشطة أو سلبية

يُمكن اكتساب المناعة بطرقٍ مختلفة: أولًا، يُمكن للشخص أن يكتسب المناعة عند العدوى بعامل مُمرض، وربما بتطور المرض الذي يُسبِّبه. بصورة بديلة، يُمكن أن تتكون عند الشخص مناعة بإعطائه أجزاء من العامل المُمرض، أو بحقنه بسلالة غير فتّاكة من العامل المُسبِّب للمرض. في الحالتين المذكورتين، تكون المناعة نشطة *Active immunity*، ويصاحبها تنشيط خلايا ليمفية خاصة، وإنتاج خلايا ذاكرة لدى الشخص. ثانيًا، يُمكن للشخص أن يكتسب مناعة بإعطائه أجسامًا مضادة مأخوذة من شخص آخر. وهذا يحدث لك قبل ولادتك، حيث إنَّ بعض الأجسام المُضادة التي تصنعها أمك انتقلت إليك عن طريق المشيمة. وتُسمى هذه المناعة المناعة السلبية *Passive immunity*، ولا ينتُج منها خلايا ذاكرة. وهذه المناعة تكون فعّالة طالما بقيت الأجسام المُضادة في جسمك. إذ تتلاشى مع مرور الزمن مثل أي بروتين.

عملية تكوّن الدَّم هي التي تعطي خلايا الجهاز المناعي

تأتي الخلايا الموجودة في الدم جميعها من انقسام خلايا جذعية وتمايزها عن طريق عملية تُسمّى عملية **تكوين الدَّم Hematopoiesis** (انظر الفصل الـ 49). الأصل الجنيني لهذه الخلايا هو من كيس المحّ، ثم تتحرك إلى كبد الجنين والطحال، وأخيرًا تصل إلى نُخاع العظم. تُعطي الخلايا الجذعية مولدات الخلايا الليمفية ومولدات الخلايا النخاعية. تُعطي مولدات الخلايا الليمفية، بدورها، كلًّا من الخلايا الليمفية التائية والبائية، وتُعطي الخلايا القاتلة الطبيعية. أما مولدات الخلايا النخاعية فتُعطي الأنواع الأُخرى من خلايا جهاز المناعة، وتُعطي خلايا الدَّم الحمراء، والصفائح الدموية (الشكل 49-16).

ومع أنَّ الخلايا الليمفية مسؤولة عن خط الدِّفاع المناعي النوعي الثالث ضد مُسببات المرض، إلا أنَّ خلايا الدَّم البيضاء الأُخرى الموضحة جميعها بالشكل (49-16)، تؤدي أدوارًا مُساندة في هذه الاستجابة المناعية النوعية، أو أنَّها مهمة في المناعة اللانوعية في خط الدِّفاع المناعي الثاني. تُعطي الخلايا البيضاء **وحيدة النواة Monocytes** الخلايا المبتلعة الكبيرة، وتشكل مع **الخلايا المتعادلة Neutrophils** أيضًا الخلايا الأكولة. **الخلايا البيضاء الحمضية Eosinophils** مهمة للتَّخلص من الديدان المفلطحة (الديدان المفلطحة؛ الفصل الـ 33)، إما بإنتاج أنزيمات هاضمة من خلال ثقوب صغيرة يتم فتحها بجسم الدودة، أو بالبلعمة أحيانًا. وتؤدي دورًا في تفاقم الأمراض الالتهابية المزمنة، مثل الربو ومرض الأمعاء الالتهابي.

الخلايا القاعدية Basophils والصارية Mast cells ليست خلايا مبتلعة، لكنها تُفرز مواد التهابية وسيطة مثل الهستامين والبروستاجلاندين، استجابة لارتباط البروتينات المتممة خلال عملية التَّخلص من مُسبِّبات المرض. هذه الخلايا، وخاصة الخلايا الصارية، يتمُّ تنشيطها أيضًا خلال استجابة الحساسية، حيث تُسبِّب المواد الوسيطة الالتهابية التي تُفرزها أعراض الحساسية. **الخلايا الشجرية Dendritic cells** مُهمة في عملية تنشيط الخلايا التائية، كما سنرى لاحقًا. وقد تمَّ تلخيص وظائف هذه الخلايا في (الجدول 51-1).

يُدعَّم جهاز المناعة بنوعين من الأعضاء

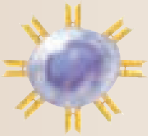
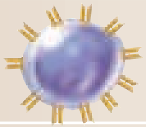
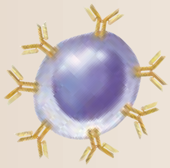
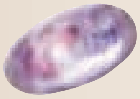
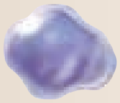
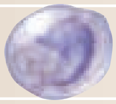
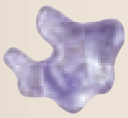
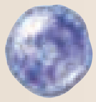
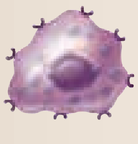
تتألف أعضاء جهاز المناعة من **الأعضاء الليمفية الأولية Primary lymphoid organs**، وهي نخاع العظم والغدة الزَّعترية، **والأعضاء الليمفية الثانوية Secondary lymphoid Organs** وهي الغدد الليمفية، والطحال، والأنسجة الليمفية المُصاحبة للأنسجة المخاطية (الشكل 51-7).

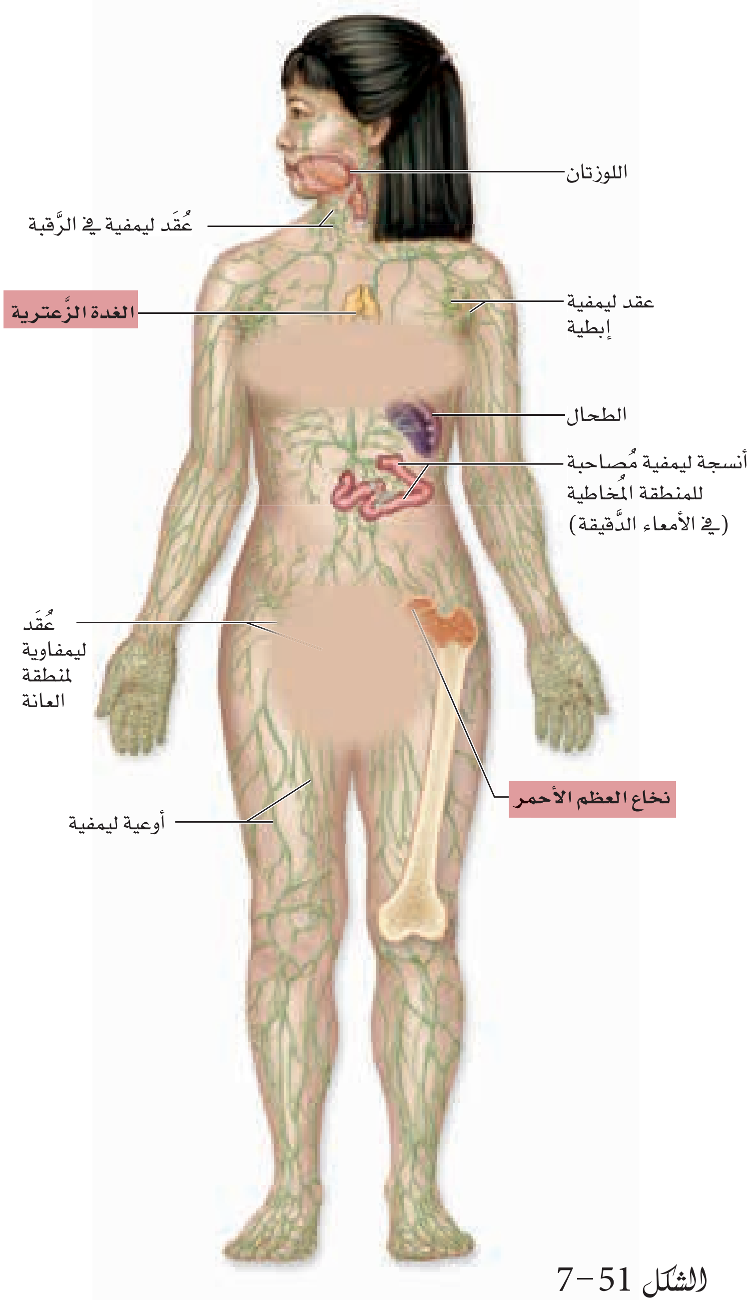
الأعضاء الليمفية الأولية

نخاع العظم Bone marrow هو مكان نمو الخلايا البائية. بعد أن تُعطي الخلايا الجذعية النُّخاعية مولدات الخلايا البائية، تكمل هذه الخلايا نموها وتطورها في نخاع العظم، حيث يُعاد ترتيب الجينات الخاصة بإنتاج البروتينات الكروية المناعية، التي سيتمُّ شرحها لاحقًا، إذ إنَّ هذه الجينات تُملي النوعية والتَّمايز لكلّ خلية بائية. كلُّ خلية بائية لديها نحو 10^5 جزيء كروي مناعي على سطحها، وجميعها لها نوعية متماثلة لارتباط ذات المُحدِّد النَّوعي، وجميعها تختلف من خلية إلى أخرى.

أي خلية ليمفية يمكن أن ترتبط مع مولد ضدّ ذاتي تعاني موتًا مُبرمجًا (الشكل 51 - 8أ). ما تبقى من الخلايا الليمفية ينطلق في الدم واللمف ليمرَّ من خلال الأعضاء الليمفية الثانوية، وهناك تتعرض لمولد الضدّ.

بعد أن يتمَّ إنتاج الخلايا التائية من مولداتها في نخاع العظم، تُهاجر من نخاع العظم إلى **الغدة الزَّعترية Thymus** التي تقع فوق منطقة القلب. تكون الغدّة الزَّعترية كبيرة الحجم عند حديثي الولادة؛ ثمَّ تبدأ بالضمور في سنوات البلوغ، وتستمر كذلك طوال فترة الحياة.

الجدول 1-51		خلايا جهاز المناعة
نوع الخلية		**الوظيفة**
خلية تائية مُساعدة		تتعرَّف بنوعية إلى الببتيدات الغريبة المُرتبطة على الخلايا المُشهرة لمولِّد الضِّد، وتحث على إطلاق المحركات الخلوية التي تُنشِّط الخلايا البائية أو المبتلعة الكبيرة.
خلية تائية سامة (قاتلة)		تتعرف بنوعية، وتقتل "الخلايا المُعدَّلة": كالخلايا المُصابة بالفيروسات، أو الخلايا السرطانية.
خلية بائية		ترتبط بمولِّدات ضد خاصة ذائبة أو على شكل دقائق عن طريق الأجسام المُضادة المرتبطة بغشائها؛ وتعمل أيضًا بوصفها خلية مشهرة لمولِّد الضِّد للخلايا التائية المُساعدة.
خلية بلازمية		خلية بائية مُنشَّطة تعمل بوصفها مصنعًا حيويًّا لإنتاج الأجسام المُضادة المُخصَّصة لنوع مُحدَّد من مُولّدات الضِّد.
خلية قاتلة طبيعية		تتعرَّف بسرعة وبلانوعية إلى الخلايا المُصابة بالفيروسات والخلايا السرطانية، وتقتلها.
خلية وحيدة النواة (أُحادية)		خلية بادئة للخلية المبتلعة الكبيرة؛ توجد في الدَّم.
خلية مبتلعة كبيرة		خلية نسيجية مبتلعة، وهي من مُكونات الخط الدِّفاعي المناعي الخلوي الأول؛ وتعمل أيضًا بوصفها خلية مُشهرة لمولِّد الضِّد للخلايا التائية المُساعدة.
خلية مُتعادلة		خلية مبتلعة، وهي من مُكوِّنات الجسم الخلوية في خط الدِّفاع المناعي الأول؛ توجد في الدَّم بأعداد كبيرة إلى أن يتم جذبها للأنسجة عند حدوث التهاب.
خلية حمضية		مهمة في التَّخلُّص من الطُّفيليات وذات علاقة بالأمراض المُزمنة.
خلية قاعدية		خلية جارية في الدَّم تُطلق الوسائط الكيميائية مثل الهستامين الذي يُحدث الالتهاب.
خلية صارية		تُوجد بشكل أساسي تحت السطوح المُخاطية، وتُطلق الوسائط الكيميائية، مثل الهستامين لحث الالتهاب؛ تنشط في الاستجابات الالتهابية وفي الحساسية.
خلية شجرية		خلية مهمة مُشهرة لمولِّد الضِّد للخلايا التائية المساعدة الساذجة، وتُساعد أيضًا على تنشيط الخلايا التائية السامة الساذجة.

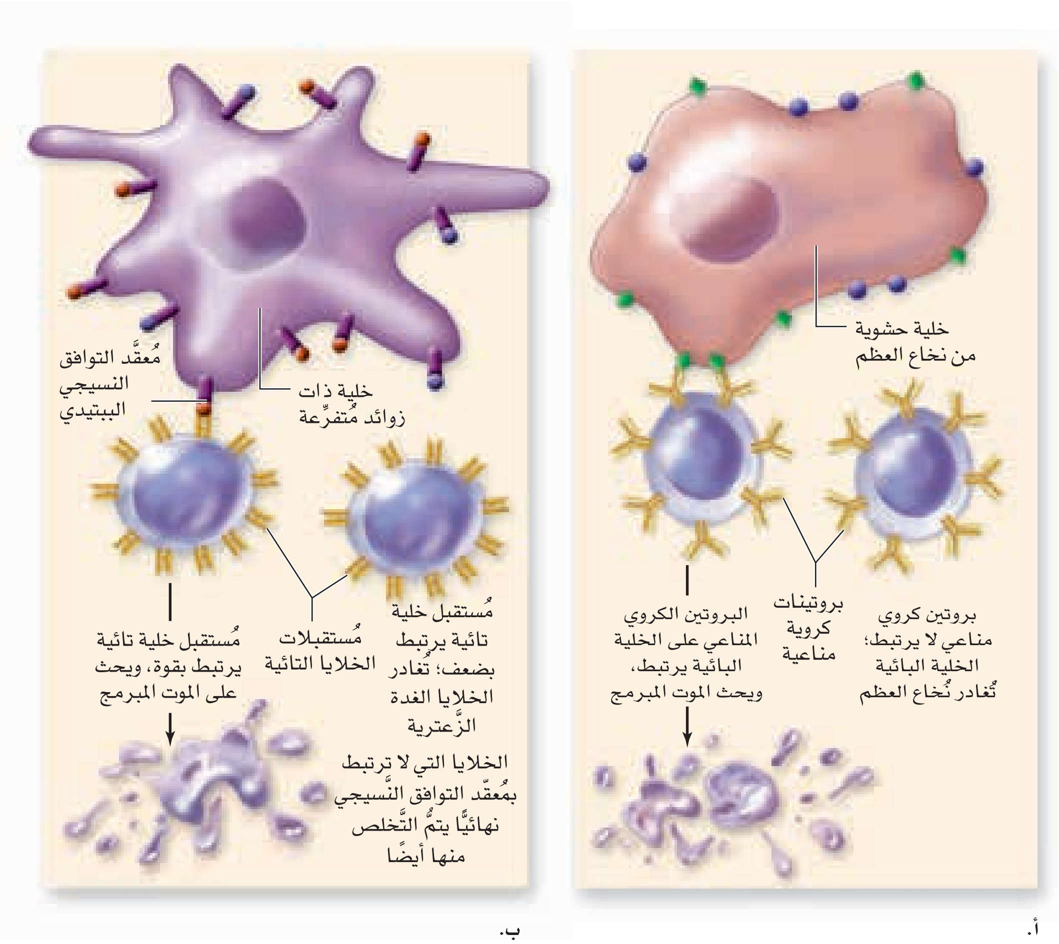


الشكل 7-51

أعضاء جهاز المناعة النَّوعية. هناك نوعان من أعضاء جهاز المناعة، هما: أ- الأعضاء الليمفية الأولية (المُستطيلات الحمراء)، التي تتطور فيها الخلايا البائية والتائية، وتكتسب مُستقبلاتها الخاصة، ب- الأعضاء الليمفية الثانوية (باللّون الأسود) التي يتمُّ فيها تجميع مُولِّدات الضِّد التي تتجول فيها الخلايا الليمفية الساذجة حتى تقابل مُولِّدات الضِّد التي تحتها.

يُطلقُ على مُستقبلات مولّدات الضِّد التي على الخلايا التائية **مُستقبلاتُ الخلايا التائية T- cell receptor**. تنتج مُستقبلات الخلايا التائية بسبب إعادة ترتيب الجينات في أثناء تطور الخلايا التائية في الغدة الزَّعترية، وهذه الجينات تُشبه الجينات الخاصة بالبروتينات الكروية المناعية في مولدات الخلايا البائية. لهذا يُمكن للخلية التائية أن تُنتج 10^5 نُسخة متماثلة تقريبًا من مُستقبلات الأجسام المُضادة، وتحملها على سطحها، ويُحتمل أن تختلف هذه المُستقبلات جميعها عن مستقبلات أي خلية تائية أُخرى.

تُميِّز الخلية البائية موقعًا مُحدِّدًا ما لمولِّد الضدّ المُتكامل الذي يمكن أن يكون بروتينًا أو لا يكون. في المقابل، تتعرّف الخلية التائية فقط إلى قطعة سلسلة ببتيدية من بروتين مولِّد الضد، وهذه القطعة الببتيدية يجب أن تكون مُرتبطة بأحد البروتينات



الشكل 51-8

الاختيار ضد الخلايا الليمفية الفعالة للذّات في الأعضاء الليمفية الأولية. بعد أن تكتسب الخلايا التائية والبائية مُستقبلاتها الخاصة، يتم القضاء على الخلايا التي تتفاعل مع الذات بعملية الموت الذّاتي. أ. إذا ارتبطت بروتينات كروية مناعية مُتجاورة موجودة على سطح الخلية البائية النامية مع مُحدِّد ما على خلية حشوية في نُخاع العظم، فإنَّ هذه الخلايا البائية ستتعرض للموت المبرمج. يتمُّ إطلاق نسبة قليلة (10%) من الخلايا البائية التي لا تتعرف إلى مُحدِّدات خلايا نخاع العظم من نُخاع العظم. ب. إذا ارتبطت مُستقبلات الخلايا التائية النامية بقوة مع بروتينات مُعقَّد التوافق النسيجي المُرتبط بسلسلة ببتيدية ذاتية على الخلايا الشجرية داخل الغدة الزَّعترية، فإنَّ هذه الخلايا التائية ستتعرض للموت المبرمج. الخلايا التي لا تتعرف نهائيًّا إلى مُعقّدات التوافق النسيجي يتمُّ القضاء عليها أيضًا. نسبة قليلة فقط (2-5%) من الخلايا التائية النامية التي ترتبط مع بروتينات مُعقّدة التوافق النسيجي وببتيدياتها ارتباطًا غير قوي تبقى، ويتم إطلاقها من الغدة الزَّعترية. هذه الخلايا سوف ترتبط مع مُعقّدات التّطابق النسيجي المُرتبطة ببتيدات غريبة بقوة كبيرة.

الخاصة بالجسم الموجودة على سطوح مُعظم خلايا الجسم. وتُسمّى هذه البروتينات **بروتينات مُعقَّد التوافق النسيجي Major histocompatibility complex**. وسيتم التَّحدث عنها بالتَّفصيل في الأجزاء اللاحقة من هذا الفصل.

خلال عملية الاختيار في الغدة الزَّعترية، تتعرض الخلايا التائية لخلايا زعترية عدة، وجميعها تحمل بروتينات مُعقَّد التوافق النَّسيجي الذاتية، ومُرتبط بها قطع ببتيدية ذاتية على سطوحها. إذا ارتبطت مستقبلات أي خلية تائية بقوة بأي من بروتينات معقد التوافق النَّسيجي الذاتية، فإنَّ هذه الخلية تُصبح متفاعلة ذاتيًّا، وتتعرض للموت المُبرمج (الشكل 51-8ب). في المقابل، إذا لم ترتبط مستقبلات الخلية التائية بأيٍّ من بروتينات معقد التوافق النَّسيجي إطلاقًا، فسيتم التَّخلص منها أيضًا. تنجح نحو 5% فقط من مولدات الخلايا التائية، التي تدخل إلى الغدة الزَّعترية، في هذا الانتقاء الصارم ذي المرحلتين، وتنجو من الموت المبرمج.

الأعضاء الليمفية الثانوية

إنَّ موقع هذه الأعضاء الليمفية الثانوية يُشجع ترشيح مولّدات الضِّد التي تدخل من أي جزء من جسم الإنسان. تدخل بكتيريا مُلتصقة بشوكة دخلت الجلد، مثلًا، إلى الليمف المُحيط بالأنسجة. والليمف في النِّهاية سيعود إلى مجرى الدَّم من خلال سلسلة من الأوعية الليمفية (الفصل الـ 49). وفي الطريق، يُرشَّح سائل الليمف في آلاف العُقد الليمفية، الموجودة بالقرب من الأوعية الليمفية (الشكل 51-7).

يصبح كثير من الخلايا البائية والتائية الناضجة الساذجة التي دخلت إلى العقد الليمفية بعد خروجها من الأعضاء الليمفية الأولية، أو خلايا الذاكرة الموجودة هنا، نشطًا عند مُقابلته لمولّد الضِّد. الأجسام المُضادة المفرَزة عند تنشيط الخلايا البائية في العقد الليمفية، إضافة إلى النسل السلالي للخلايا البائية والتائية المنشَّطة، تغادر العقدة الليمفية، وتدخل مجرى الدَّم عند عودة الليمف إلى الدَّم بالقرب من القلب.

يُمكن أن تخرج الخلايا الليمفية التي استجابت لمولِّدات الضِّد في العقد الليمفية من الشُّعيرات الدَّموية التي تُغذي العقد الليمفية، وتدخل إلى أنسجة العُقد الليمفية. يُسبِّب هذا "انتفاخ العقد الليمفية" وهذا يُصاحب الالتهاب في بعض الأحيان، إذ يزداد حجم العقد الليمفية في المنطقة بسبب التَّدفق الكبير للخلايا الليمفية.

توجد بعض مولّدات الضِّد بشكل أساسي في الدَّم، أو في الدَّم والأنسجة معًا، ومثال ذلك، بكتيريا النايسيريا *Neisseria menningitidis*، التي تُسبِّب التهاب سحايا الدِّماغ القاتل (الفصل الـ 44). والاستجابة المناعية لمثل مولّدات الضِّد هذه تحدث في **الطحال Spleen**.

يتفرع شريان الدَّم الذي يحمل الدَّم إلى الطحال هناك إلى شُريِّنات عدة. ويتمُّ التَّعرف إلى مولّدات الضِّد التي تصل إلى أنسجة الطحال من قِبَل الخلايا البائية والتائية الموجودة في منطقة اللبِّ الأبيض من الطحال، وهي المناطق المحيطة بالشريِّنات. وقد تنشِّط الخلايا الليمفية في منطقة اللب الأبيض، كما يحدث في العقد الليمفية. الأجسام المُضادة وبعض الخلايا الليمفية التي نُشِّطت تخرج من الطحال عن طريق الوريد.

آخر الأعضاء الليمفية الثانوية المُهمة هي **الأنسجة الليمفية المُصاحبة للأنسجة المُخاطية Mucosal–associated lymphoid tissue** التي تشمل اللوزتين، والزائدة الدودية، وعددًا كبيرًا من الحويصلات الموجودة في الأنسجة الضامة تحت السطوح الغشائية المُخاطية. تتكون هذه الحويصلات من خلايا ليمفية، وبشكل رئيس خلايا بائية وبعض الخلايا التائية، وبعض الخلايا المبتلعة. أي مولِّد ضدٍّ يمرُّ من خلال الأغشية المُخاطية سيُقابِلُ الخلايا الليمفية حالًا في هذه الحويصلات، وسيتمُّ كبح أيِّ تقدُّم لمولّدات الضِّد هذه عند هذه النقطة.

إن تمكنت المخلوقات الغازية من تجنُّب الدِّفاعات المناعية غير النَّوعية في السطوح المُخاطية والدِّفاعات النَّوعية للخلايا الليمفية في الأنسجة الليمفية المُصاحبة للأنسجة المُخاطية، فإنَّها ستواجه فرصة أُخرى للقضاء عليها عن طريق الاستجابات في الأعضاء الليمفية الثانوية.

تَطَوَّرَ شكلان من المناعة التَّكيُّفية

اعتُقِدَ مدة طويلة أن المناعة التَّكيُّفية التي تتضمن القدرة على التَّفريق بين الأشياء الغريبة والأشياء الذاتية تطورت ذات مرة عند الفقريات. إنَّ نوع المناعة التَّكيُّفية الذي سنتكلم عنه في هذا الفصل جاء من دراسة نوع من الأسماك الغضروفية (انظر الفصل الـ 35). نشأت هذه الفقريات منذ ما يقارب 450 مليون سنة.

لدى أسماك القرش والراي غدةٌ زعترية وطحال، وتمتلك أنسجة ليمفية مُصاحبة للأنسجة المُخاطية. تشن هذه الحيوانات استجابة مناعية خلوية من خلال خلايا تائية عليها مُستقبلات خلوية، واستجابة مناعية سائلة من خلال خلايا بائية تُفرز بروتينات كروية مناعية. لقد ظهر نخاع العظم، حيث تتطور خلايا الدَّم، أول مرة في البرمائيات، إلا أن دوره الدقيق يختلف من نوع حيوانات إلى آخر. وظهرت العقد الليمفية أولًا في الطيور التي يختلف جهازها المناعي قليلًا عن الثدييات.

وقد تمَّ أخيرًا اكتشاف شكلٍ آخر من المناعة التَّكيُّفية عند الأسماك عديمة الفكوك. هذا النِّظام لا يُوظف الخلايا التائية والبائية بمُستقبلاتها المميزة. بدلًا من ذلك، هناك خلية ليمفية لها مُستقبلات بروتينية مُؤلَّفة من تكرار متغير غني بالحمض الأميني ليوسين. ويبدو أنَّ هذه البروتينات لها وظيفة تُشبه وظيفة البروتينات الكروية المناعية، لكن بهندسة بروتينية مُختلفة تمامًا. إنَّ عدد مستقبلات البروتينات المُختلفة التي ينتجها هذا النِّظام يبدو مساويًا لعدد البروتينات الكروية المناعية المُحتملة. إنَّ توليد التنوع في النِّظامين يُظهر بعض التشابه حيث إنَّ مُستقبلات الخلايا الليمفية في الأسماك اللافكية أيضًا يُبنى بإعادة ترتيب DNA. إنّ التركيبَ الوراثيَ للجيناتِ ذات العلاقة هنا، وآليةَ إعادةِ الترتيب غير معروفة حاليًّا.

من غير الواضح إن كان النِّظام الجديد لشكل المناعة التَّكيُّفية موجودًا عند أسلاف الحبليات جميعها، أو أنه نشأ في الخط التَّطوري الذي أدى لنشوء الأسماك اللافكية. ومع الأخذ في الحسبان الفروق بين النِّظامين، فمن المُرَّجح أنَّهما يمثلان أحداثًا مُستقلة. إذا كان النوع الثاني من المناعة التَّكيُّفية موجودًا في أسلاف الحبليات جميعها، فإنَّ بعض الأثر قد يبقى موجودًا في الفقريات الحديثة، بما فيها الإنسان.

ينتج نخاع العظم أنواع خلايا الدَّم والصفائح الدموية جميعها. الخلايا الليمفية يجب أن تَكتسِبَ مُستقبلاتها الخاصة، وتمر بمرحلة اختيار للتفاعل الذاتي في الأعضاء الليمفية الأولية. تخرج هذه الخلايا الليمفية البالغة والساذجة إلى مجرى الدَّم لتصل إلى الأعضاء الليمفية الثانوية، حيث يتمُّ التقاط مولِّدات الضِّد، وحيث تتعرف الخلايا الليمفية إلى مولِّدات الضِّد الغريبة التي تجنبت الدِّفاعات المناعية اللانوعية، وتستجيب لها.

4-51 الخلايا التائية: المناعة الخلوية

تُوصف الخلايا التائية على أنَّها **خلايا سامة للخلايا Cytotoxic cells** أو **خلايا مساعدة Helper T cells**. ويُمكن تمييزها اعتمادًا على العلامات التي تحملها على سطحها. الخلايا التائية السامة لها بروتين يُسمّى CD8 على سطوحها، ما يجعلها خلايا $CD8^+$. أما الخلايا المُساعدة فلديها بروتين CD4 على سطحها، ما يجعلها خلايا $CD4^+$.

حتى يتم تنشيط كلٍّ من هذين النَّوعين من الخلايا التائية يجب أن تتعرَّف إلى قطع ببتيدية مُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النَّسيجي، لكن هذين النَّوعين من الخلايا يُمكن تمييزهما بـ: (أ) التَّعرُّف إلى طوائف مُختلفة من معقد التوافق النَّسيجي التي لها توزيع خلوي مُحدَّد. (ب) الأدوار المتباينة للخلايا التائية بعد أن تم تنشيطها.

تحمل بروتينات معقد التوافق النَّسيجي معلومات للتَّفريق بين الذَّات والغريب

كما ناقشنا سابقًا، تُظهر مُعظم خلايا الفقريات بروتينًا سكريًّا مُترجمًا من شيفرة وراثية خاصة بمعقد التوافق النَّسيجي. في الإنسان، تُسمّى هذه البروتينات **مولِّدات ضدّ خلايا الدَّم البيضاء Human leukocyte antigens**، وهي تُتَرجَمُ إلى بروتينات متعددة الأشكال (لأنَّ هناك أليلات كثيرة). مثلًا، بروتينات مولِّدات ضد خلايا الدم البيضاء تُحدِّدها جينات ذات تغاير كبير جدًا، فهناك نحو 500 جين مُتغاير تمَّ تحديدها لبعض البروتينات. لهذا نادرًا ما تجد شخصين يحملان المجموعة نفسها من الجينات. لهذا، فإنَّ بروتينات مولِّدات ضد خلايا الدَّم البيضاء تختلف من شخص إلى آخر، مثل بصمات الأصابع.

تعمل بروتينات معقد التوافق النَّسيجي الموجودة على خلايا الأنسجة بوصفها علامات ذاتية تُمكِّن جهاز المناعة، وخاصة خلاياه التائية، من التَّعرُّف إلى هذه الخلايا على أنها تعود للذات (ليست غريبة)، وهذه هي القدرة على التَّمييز بين الذَّات والغريب.

هناك مجموعتان من بروتينات معقد التوافق النَّسيجي: **المجموعة الأولى Class I** موجودة على كلِّ خليّة ذات نواة في الجسم. أما **المجموعة الثانية class II**، فهي موجودة فقط على الخلايا المشهرة **لمولِّد الضِّد Antigen – presenting cells** (إضافة إلى بروتينات المجموعة الأولى أيضًا)؛ هذه الخلايا تشمل الخلايا المبتلعة، والخلايا البائية، والخلايا الشجرية (الجدول 51-2). تستجيب الخلايا التائية السامة للسلاسل الببتيدية المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النَّسيجي-1، وتستجيب الخلايا التائية المُساعدة للسلاسل الببتيدية المُرتبطة ببروتينات معقَّد التوافق النَّسيجي- 2.

في مُعظم الوقت، تكون السلاسلُ الببتيدية المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النَّسيجي مُشتقةً من بروتينات ذاتية من خلايا الشخص ذاته. لهذا السبب، كان من المهم انتقاء الخلايا التائية في أثناء وجودها في الغدّة الزَّعترية حتى يتمَّ التَّخلّص من تلك الخلايا التي ترتبط بقوة ببروتينات الذَّات المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النَّسيجي. بهذه الطريقة، فإنَّ الخلايا التائية يتمُّ تنشيطها –فقط– خارج الأعضاء الليمفية الأولية التي تطورت فيها، وهي تتنشَّط إذا اجتمعت بسلسلة ببتيدية لبروتين غريب على بروتينات معقد التوافق النَّسيجي- مثلًا، في حالة العدوى الفيروسية أو السرطان.

الجدول 51-2	تعرُّف الخلايا الليمفية إلى مولِّد الضِّد			
	تتعرف إلى المُحدِّدات الذائبة أو التي على شكل دقائق لمولِّد ضد مُعين.	تتعرف إلى الببتيدات المُرتبطة مع بروتينات مُعقَّد التوافق النَّسيجي الذَّاتي.	مجموعة مُعقَّد التوافق النَّسيجي التي تتعرف إليها.	نوع الخلايا التي يعبر بها عن مُعقَّد التوافق النَّسيجي الذي تم التعرف إليه.
الخلايا البائية	نعم	لا	لا شيء	لا ينطبق
الخلايا التائية المُساعدة ($CD4^+$)	لا	نعم	المجموعة – 2	الخلايا المُشهرة لمولِّد الضِّد: الخلايا الشجرية، والخلايا البائية، والخلايا المبتلعة الكبيرة.
الخلايا التائية السامة (القاتلة) ($CD8^+$)	لا	نعم	المجموعة - 1	كلّ الخلايا ذات الأنوية.

تقضي الخلايا التائيّة السامّة على الخلايا السرطانيّة والخلايا المُصابة بالفيروسات

إنَّ الخلايا التائية السامّة المُنشَّطة تتعرف إلى "الخلايا الذاتية المتحولة"، خاصةً تلك الخلايا التي أُصيبت بالفيروسات أو الخلايا السرطانيّة. تتعرَّف المُستقبلات الخاصة الموجودة على سطح الخلايا التائية السامة إلى السلاسل الببتيدية لمولِّدات الضِّد الذَّاتية المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النسيجي – 1. يتمُّ إنتاج السلاسل الببتيدية لمولِّدات الضِّد الذَّاتية داخل سيتوسول الخلية، ثُمَّ تُضخُّ عن طريق بروتينات نقل خاصة إلى داخل الشبكة الأندوبلازمية الخشنة، حيث تُصبح مُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النسيجي – 1. ثُمَّ تُكمل طريقها من خلال الغشاء البلازمي لِتَتَمَوْضَعَ على سطح الخلية.

قد يكون مولِّدُ الضِّد المنتج داخليًا "بروتينًا ذاتيًا"، أو قد يكون بروتينًا لفيروس تمَّ إنتاجه في الخلية، أو بروتينًا غير طبيعي أنتجته خليّة سرطانيّة. تستجيب الخلية التائية السامة فقط للسلاسل الببتيدية لهذه البروتينات غير العادية المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النَّسيجي– 1. يحدث تنشيط الخلايا التائية في الأعضاء الليمفية الثانوية، كما وضحنا سابقًا. في العقد الليمفية، مثلًا، تلتقي الخلايا التائية الخلايا المُشهرة لمولِّد الضِّد. على وجه خاص، تقوم الخلايا الشجرية عادة بتقديم مولِّدات الضِّد التي تُنشِّط الخلايا التائيّة السامّة.

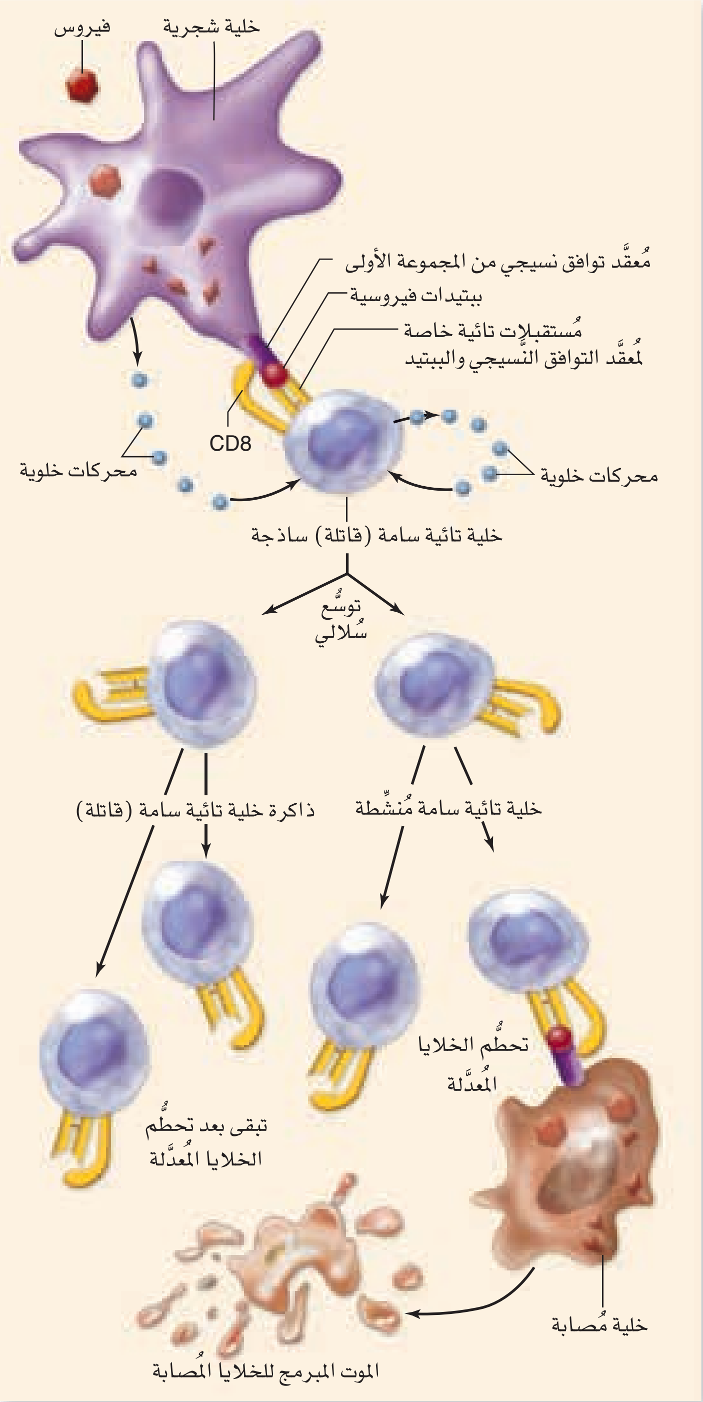
حيث إنَّ أنواع الفيروسات جميعها لا تستطيع أن تُصيب الخلايا الشجرية، فيجب على الخلايا الشجرية أن تبتلع الفيروسات أو الخلايا السرطانية، ومن ثمَّ، ومن خلال عملية تُسمّى الإشهار التَّقاطعي، تضع سلاسل ببتيدية من الخلية السرطانية أو من الفيروس مع بروتينات معقد التوافق النَّسيجي– 1. إنَّ ارتباط الخلايا التائية السامة من خلال ارتباط مُستقبلاتها الخاصة وبروتينات CD8 مع الخلية الشجرية يحثّ التَّوسع السلالي للخلايا التائية السامة، لإنتاج عدد كبير من الخلايا التائية السامة المنشَّطة وخلايا الذاكرة السامة (الشكل 51–9). بعد ذلك تجري الخلايا التائية السامة المُنشَّطة في الدَّم إلى مناطق الجسم جميعها، حيث ترتبط مع "الهدف" وهو أي خلية تظهر على سطحها سلاسل ببتيدية غريبة مُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النَّسيجي– 1 (الشكل 51–10).

يتمُّ حثّ الموت المُبرمج للخلية الهدف بطريقة تُشبه الآلية التي تستعملها القاتلات الطبيعية؛ فالخلية التائية السامة تُفرز بروتينات ثاقبة تعمل على إحداث ثقوب في غشاء الخلية المُصابة؛ وتدخل الأنزيمات الخاصة التي تُسبِّب بدورها الموت الخلوي للخلية الهدف.

تُفرز الخلايا التائية المُساعدة بروتيناتٍ لتوجيه الاستجابة المناعية

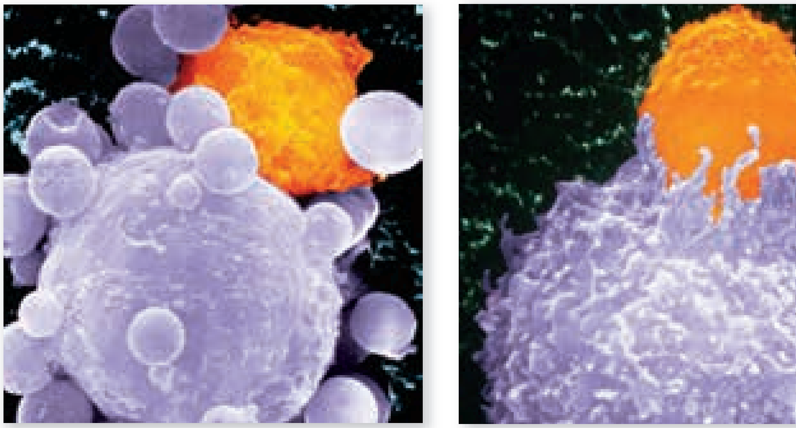
تُفرز الخلايا التائية المُساعدة بروتينات ذات وزن جزيئي خفيف تُسمّى **المحركات الخلوية Cytokines**. هناك أنواع عدة من المحركات الخلوية أصبحت معروفة، مُعظمها، وليس كلّها تُفرزها الخلايا التائية المُساعدة. ترتبط هذه المحركات الخلوية بمُستقبلات خاصة على أغشية كثير من الخلايا الأُخرى، وبشكل خاص، ولكن غير حصري، خلايا الجهاز المناعي. عند ارتباطها، تبدأ مسارات ترميز في هذه الخلايا لتنشيطها وحثها على التَّمايز.

لأن المحرّكات الخلوية ذات فعالية كبيرة جدًا، يتمُّ إفرازها عادةً بكميات قليلة جدًا، مَعَ عدد قليل من الاستثناءات، بحيث لا ترتبط إلا مع الخلايا المجاورة فقط. إن الإنترلوكين – 1 هو الاستثناء؛ لأنه ينتقل إلى أماكن بعيدة، ويصل إلى غدّة تحت المهاد لحثّ استجابة الحمّى. هناك أنواع من الخلايا التائية المُساعدة تُفرز محركاتٍ خلويةً خاصة لمُختلف مستقبلات الخلايا، لكن الخلايا التائية المُساعدة، والمحركات الخلوية التي تُفرزها لها الدَّور الأكبر في تحديد إن كانت الاستجابة المناعية ستكون خلوية أم سائلة.



الشكل 51–9

الخلايا التائية السامة (القاتلة) تحثّ الموت المبرمج لخلايا "الذات المُتغيرة". يتمُّ تنشيط الخلايا التائية السامة إذا تعرفت مُستقبلات خلايا تائية إلى ببتيدات غريبة مُرتبطة مع مُعقَّد التوافق النَّسيجي الذَّاتي– 1 على الخلايا الشجرية الموجودة داخل الأعضاء الليمفية الثانوية. ينتج عن هذا التنشيط نشوء سلالة من الخلايا السامة النشطة وخلايا الذاكرة. تحثّ السلالة الجديدة من الخلايا التائية السامة على الموت المبرمج لأي خلية (خارج نطاق الأعضاء الليمفية الثانوية) تُظهر على سطحها الببتيدات الغريبة المُرتبطة بمُعقَّد التوافق النسيجي – 1 نفسها. وهذه غالبًا خلايا تكون مُصابة بالفيروسات، أو أنها خلية سرطانية.



أ. ب.

الشكل 51–10

الخلايا التائية السامة (القاتلة) تقضي على الخلايا السرطانية. أ. خلية تائية سامة (باللّون البرتقالي) تُصادف خلية سرطانية (باللون الأرجواني). ب. تتعرَّف الخلية التائية إلى الخلية السرطانية "الذّاتية المُتحولة"، فتحث عملية الموت المبرمج للخلية السرطانية.

تستجيب الخلايا التائية المساعدة لمولِّدات الضِّد الخارجية التي وصلت إلى خلية إشهار مولِّد الضِّد. تكتسب الخلايا المبتلِعة أو الخلية الشجرية مولدات الضِّد عن طريق الابتلاع أو الإدخال الخلوي، أما الخلايا البائية فعن طريق الابتلاع الخلوي المعتمد على المُستقبلات. عندما تدخل مولّدات الضِّد هذه إلى الخلية، فإنَّها تتحطم بالأحماضة العالية للجسيم المبتلِع /الجسم الحالّ. ثم ترتبط سلاسل ببتيدية من مولِّد الضِّد هذا مع بروتينات معقد التوافق النَّسيجي – 2 في بعض الجُسيمات المبتلعة، ثم تُحمَّل هذه السلاسل الببتيدية وبروتينات معقد التوافق النَّسيجي – 2 المُرتبطة بها، ويتمُّ إظهارها على سطح الخلية المشهرة لمولِّد الضِّد. تُقابل الخلايا التائية المُساعدة هذه الخلايا المشهرة لمولِّد الضِّد داخل الأعضاء الليمفية الثانوية، وترتبط بها. يرتبط أيضًا البروتين CD4 للتائية أيضًا بمناطق خاصة من بروتينات معقد التوافق النَّسيجي – 2.

تُظهر الخلايا التائية المُساعِدة الساذجة بروتينًا يُسمّى CD28 الذي يجب أن يرتبط مع بروتين يسمى B7 إذا كانت الخلية التائية يجب أن تُنشَّط. يوجد البروتين B7 فقط على الخلايا المُشهرة لمولِّد الضِّد، ويكون تركيزه أكبر ما يُمكن عند الخلايا الشجرية. يضمن هذا المُتَطَلَّبُ أن الخلية التائية المُساعدة تنشَّط عند الحاجة فقط؛ وهذا التَّنظيم الدَّقيق ضروري بسبب الفاعلية الشديدة للمحركات الخلوية التي تُفرزها.

وكما هو الحال مع الخلايا التائية السامة، فإن الخلية التائية المُساعدة النَّشطة تنقسم لتُعطي سلالة من الخلايا التائية المساعدة بما فيها الخلايا الفاعلة وخلايا الذاكرة المُساعدة، وجميعها تمتلك مُستقبلات مولِّد ضد مُتشابهة. مُعظم الخلايا الفاعلة تُغادر العضوَ الليمفي، وتسير في مجرى الدَّم إلى سائر أنحاء الجسم.

الخلايا التائية هي المسؤولة عن رفض الأعضاء المنقولة

عندما تُقابل الخلايا التائية بروتينات معقد توافق نسيجي غير ذاتي (غريب) موجودة على خلايا الأنسجة المنقولة من شخص إلى آخر، مثل الكلى، فإنَّ مستقبلات مولّدات الضِّد عند كثير من الخلايا التائية يُمكن أن ترتبط بروابط ضعيفة مع هذه المُعقدات. وهذا ببساطة حالة التفاعلية المتقاطعة. إنَّ شكل بروتينات معقد التوافق النَّسيجي غير الذَّاتي يُشبه بما يكفي بروتينات معقد التوافق النَّسيجي الذاتي المُرتبط مع السلاسل الببتيدية. النتيجة أنَّ الخلايا التائية ترتبط بخلايا الأنسجة الغريبة.

مع أنَّ التَّفاعل بين مستقبلات الخلايا التائية وببتيدات بروتينات معقد التوافق النَّسيجي ضعيفةٌ نسبيًّا إلا أنَّ ارتباطات كثيرة تحدث بين خلية تائية واحدة وخلية مزروعة واحدة بسبب الكثافة الكبيرة لبروتينات معقد التوافق النَّسيجي الموجودة على سطوح الخلايا. وهذا يُشجِّع تنشيط الخلايا التائية لمُهاجمة النَّسيج المزروع.

وبسبب الأساس الوراثي لبروتينات معقد التوافق النَّسيجي، كلما كان الأشخاص أقرب وراثيًّا، قلَّ تَنوع بروتينات معقد التوافق النَّسيجي بينهما، وهذا يُعطي احتمالًا أكبر لأن يتحمل جسمُ أحدهم أنسجةً مزروعة من الآخر. نتيجة لذلك، يتم عادة الاستعانة بالأقرب للتبرع بالكلى لمريض قريب، ويُجرى فحص مُطابقة أنسجة لمعرفة مدى مُطابقة الأنسجة بين الشخصين.

تستعمل أدوية عدة لتثبيط جهاز المناعة وكبحه؛ كي لا يرفض الأعضاءَ المزروعةَ؛ ومُعظم الأشخاص الذين يُنقل لهم أعضاء من أشخاص أنسجتهم غير مُتطابقة يتناولون باستمرار بعض هذه الأدوية بقية حياتهم. من الأدوية الفعَّالة المعروفة في هذا المجال السيكلوسبورين الذي يمنع تنشيط الخلايا الليمفية.

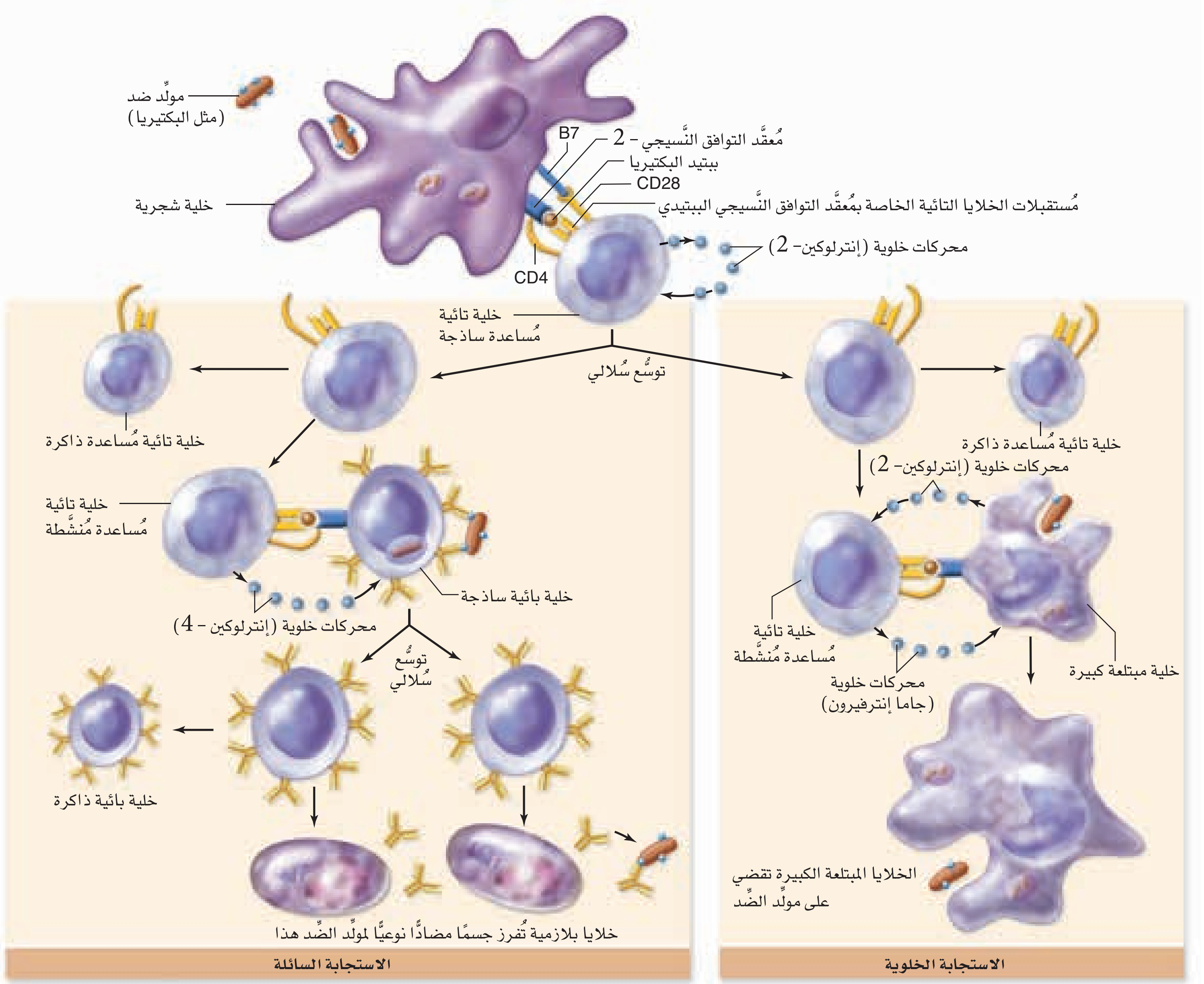
تُفرز أنواع عدة من الخلايا المناعية المحركات الخلوية (السيتوكاينات)

إضافة إلى الخلايا التائية المساعدة، هناك أنواع خلايا عدة أُخرى تفرز المحركات الخلوية، ولكن بنظام دقيق. فمثلًا، الخلايا المبتلِعة التي تُنشّط بابتلاع مولِّد الضِّد أو بارتباطها ببعض مكونات البكتيريا تُفرز محركات خلوية مثل الإنترلوكين- 2، الذي يُمكن أن يرتبط بالخلايا التائية المُساعدة لرفع مستوى نشاطها. وقد تُفرز الخلايا المبتلِعة أيضًا محركات خلوية أخرى، مثل عامل النَّخر السرطاني الذي يرتبط بالأوعية الدَّموية لحث توسعها محليًّا أو على نطاق واسع.

تستجيب الخلايا التائية لببتيدات من مولدات ضد غريبة ظاهرة على بروتينات معقد التوافق النَّسيجي. تحثّ الخلايا التائية السامة المُنشطة عملية الموت المبرمج لخلايا الذات المُتحولة، مثل الخلايا السرطانية، والخلايا المُصابة بالفيروسات، أما الخلايا التائية المُساعِدة فتُفرز محركاتٍ خلويةً تحث على الاستجابة المناعية الخلوية أو السائلة.

5-51 الخلايا البائية: المناعة السائلة وإنتاج الأجسام المُضادة

إنَّ مستقبلات الخلية البائية لمولِّدات الضِّد جزيئاتٌ كروية مناعية موجودة بوصفها بروتينًا مُتكاملًا على الغشاء البلازمي. كما ذكرنا سابقًا، تحمل كلّ خلية بائية نحو مئة ألف بروتين كروي مناعي مُتطابقة النَّوعية لمُحدِّد ما لمولِّد الضِّد. تُقابل الخلايا البائية الساذجة في الأعضاء الليمفية الثانوية مولّدات الضِّد. عندما يرتبط جزيء البروتين الكروي المناعي على الخلية البائية مع مُحدِّد ما لمولد الضِّد، وتستقبل الخلية البائية إشارات أخرى ضرورية، خاصة المحركات الخلوية التي تُفرزها



الشكل 51–11

تُفرز الخلايا التائية المُساعدة محركات خلوية لحثّ استجابة المناعة الخلوية أو السائلة. تُنشَّط الخلايا التائية المُساعدة الساذجة أولًا عن طريق مُستقبلات خلايا تائية مُرتبطة مع ببتيدات غريبة ظاهرة على الخلايا الشجرية. ينتج عن هذا التَّنشيط توسُّع سلالة هذه الخلايا وتمايزها إلى خلايا ذاكرة، وخلايا تائية مُساعدة نشطة. تحثّ الخلايا التائية المُساعدة الاستجابة المناعية السائلة، عندما تُلاحظ مولِّد الضِّد نفسه ظاهرًا على الخلايا البائية. المحركات الخلوية مثل إنترلوكين-4 المفرز من الخلايا التَّائية المُساعدة تُنشِّط الخلايا البائية، منتجة خلايا ذاكرة، وخلايا بلازمية تُفرز الأجسام المُضادة ضد مولِّد الضد. الخلايا التَّائية المُساعدة تُفرز أيضًا جاما-إنترفيرون الذي يحثّ الخلايا ذات العلاقة بالاستجابة الخلوية، مثل الخلايا المبتلِعة الكبيرة كما ترى هنا. تُفرز المبتلِعة الكبيرة محركات خلوية أُخرى تحثّ الخلايا التائية المُساعدة.

الخلايا التائية المُساعدة، فإنَّ الخلية البائية تُصبح نشطة، وتبدأ في الانقسام والتَّحول إلى خلايا بلازمية وخلايا ذاكرة (الشكل 51-11).

كلّ خلية بائية بلازمية هي مصنع مُصغَّر لإنتاج الأجسام المُضادة ذات النَّوعية المُحدَّدة مثل الأجسام المُضادة التي تحملها الخلية البائية الأم على سطحها. تدخل هذه الأجسام المُضادة إلى سائل الليمف، ثم إلى مجرى الدم والسائل بين الخلوي، وترتبط بالمُحدِّدات الخاصة لمولِّد الضِّد أينما قابلته في الجسم. يُمكن أن يكون لمولِّد الضِّد الواحد أصناف عدة من المحددات. لهذا، فإنَّ خلية بائية مُختلفة تتعرف إلى مُحدِّد مُختلف لمولِّد الضِّد نفسه.

عندما تقوم البروتينات الكروية المناعية بتغليف مولِّد الضِّد، فإنَّ عمليات خلوية أُخرى يُمكن أن تُفعَّل للتَّخلص من مولِّد الضِّد. إنَّ المناعة لكوليرا الطيور التي لاحظها العالِمُ باستور في الدَّجاج نتجت عن مثل هذه الأجسام المُضادة، وللوجود المُستمر لسلالة الخلايا البائية التي أُنتجت.

يُظهر تركيب البروتينات الكروية المناعية (الأجسام المُضادة) مناطق متغيرة وأخرى ثابتة

يتكون كلّ جزيء كروي مناعي من سلسلتين قصيرتين مُتشابهتين تُسمَّيان **السلاسل الخفيفة Light chains** وسلسلتين ببتيديتين أطول يُطلَق عليهما **السلاسل**

الثقيلة **Heavy chains** (الشكل 51-12). ترتبط السلاسل الأربعة في الجزيء الكروي المناعي ببعضها بروابط كبريتية ثنائية تشكّل الحرف Y باللغة الإنجليزية (الشكل 51-12 أ). كلّ "ذراع" من الجزيء يُطلَق عليه منطقة Fab، في حين يسمّى "الجذع الرئيس" للجزيء المنطقة الثابتة F_c (الشكل 51-12 ب).

نوعية الأجسام المُضادة: المنطقة المُتغيرة

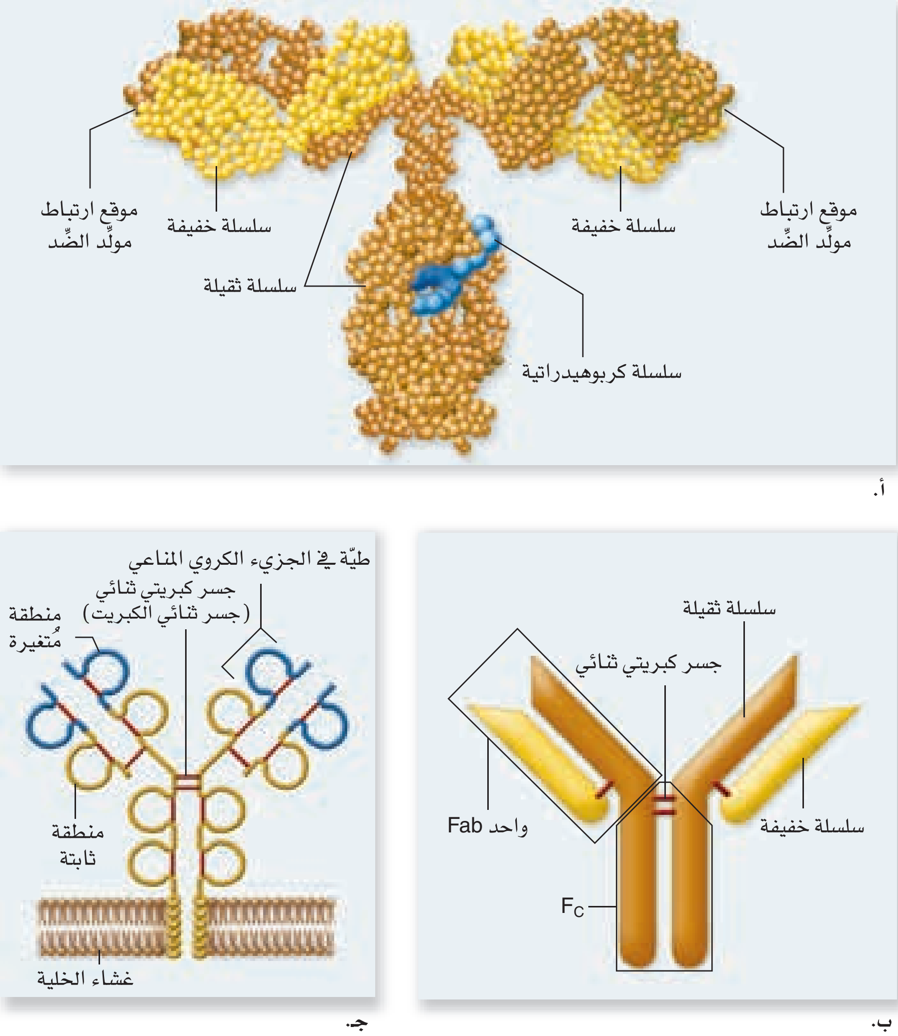
عند مقارنة ترتيب الأحماض الأمينية لبروتينات كروية عدة مناعية مُختلفة، ظهر أنَّ تخصّص أو تميُّزَ البروتين الكروي المناعي لمُحدِّد ما لمولِّد الضِّد يَكْمُنُ في ترتيبِ الأحماض الأمينية الطرفية في المنطقة المتغيرة. هذا النِّصف من المنطقة المتغيرة يحتوي تعاقبًا للأحماض الأمينية يختلف من بروتين كروي مناعي إلى آخر، لذلك أُطلق عليه **المنطقة المُتغيرة Variable region**. السلاسل الخفيفة والثقيلة في هذه المنطقة لها منطقة متغيرة.

إنَّ ترتيب باقي الأحماض الأمينية في الجزيء الكروي المناعي ثابتٌ نسبيًّا بين جزيء وآخر، لهذا يُطلَق على هذه المنطقة **المنطقة الثابتة Constant region** (الشكل 51-12جـ). السلاسل الخفيفة والثقيلة لها مناطق ثابتة. يُظْهِر التحليلُ الدقيق أنَّ للمنطقة الثابتة للسلسلة الخفيفة للجزيء الكروي المناعي ترتيبين مختلفين، أُطلق عليهما كابا (κ) ولامدا (λ)، ولهما تقريبًا الوظيفة نفسها. أما المنطقة الثابتة من السلسلة الثقيلة فتتألف من خمسة أنظمة مُختلفة في التَّرتيب، أُطلق عليها ميو (μ)، ودلتا (δ)، وجاما (γ)، وألفا (α)، وإبسلون (e). عندما يرتبط كلّ من هذه السلاسل الثقيلة الخمس مع أيّ من النوعين من السلاسل الخفيفة، ينشأ نوع معين من البروتينات الكروية المناعية، IgE، IgA، IgG، IgD، IgM على التوالي.

ارتباط الجسم مع مولِّد الضِّد

الأقسام المُتغيرة للسلاسل الثقيلة والخفيفة تتثنى معًا، وتُشكل ما يُشبه الشقّ، وهو **موقع ارتباط مولِّد الضِّد Antigen binding site** (الشكل 51-12).
إنَّ حجم موقع ارتباط مولِّد الضِّد وشكله، والأحماض الأمينية التي تُغطي السطح، تُحدِّد نوعية كلّ بروتين كروي مناعي لمُحدِّد مولِّد الضِّد.

ولأنَّ كلَّ بروتين كرويّ مناعي مكوّن من نصفين متماثلين، فإنَّ كلّ بروتين كرويّ مناعي يستطيع الارتباط مع مُحددين متماثلين، إما على مولِّد الضِّد نفسه، أو على مولِّدي ضدّ. تسمح هذه القدرة على الارتباط مع مُحدِّدين بتكوين مُعقدات الضد-مولِّد الضِّد (الشكل 51-13 أ).



الشكل 51-12

شكل الجزيء الكروي المناعي. أ. في هذا التَّمثيل الجزيئي للجزيء الكروي المناعي، كلّ حمض أميني في البروتين مُمثل بكرة صغيرة. يتألف الجزيء من سلسلتين ثقيلتين (اللَّون البني) وسلسلتين خفيفتين (اللَّون الأصفر). تلتف السلاسل الأربع على بعضها لتُعطي الشكل Y، بحيث تكون هناك منطقتان مُتماثلتان للتَّعرف إلى مولِّد الضِّد على ذراعي الشكل Y، أي منطقة Fab، ومنطقة الساق، أو منطقة F_c. منطقتا Fab مُرتبطتان بـ F_c عن طريق مفصل مرن. **ب.** رسم توضيحي وصفي للجزيء الكروي المناعي يُظهر السلاسل الثقيلة (البني) والسلاسل الخفيفة (الأصفر) كعصي. النصفان المُتشابهان للجزيء مُرتبطان بروابط كبريتية ثنائية (الأحمر) كما ترتبط السلسلة الخفيفة بالثقيلة لكلّ نصف. **جـ.** يظهر هنا الجزيء الكروي المناعي بوصفه بروتينًا غشائيًّا. هذا التقليد يُلقي الضوء على تركيب المجال للسلاسل الثقيلة والخفيفة. كلّ سلسلة مُرتبة على شكل مجالات مُتتالية، طول كلّ منها نحو 110 أحماض أمينية، وتتضمن ما يُسمّى طية الجزيء الكروي المناعي. مجالات الطّيّ هذه مُمثلة على شكل حلقات. الشكل الكروي لهذا المجال يتمُّ المُحافظة عليه بروابط كبريتية ثنائية (الأحمر). النهايات الأمينية لكلّ قطعة Fab هي قسم مُتغير (أزرق) وهي التي ترتبط بالمُحدِّد، أما باقي الجزء فهو القسم الثابت.

وظائف مجموعات الأجسام المُضادة: القسم الثابت

مع أن نوعية كلّ بروتين كروي مناعي يُحدِّدها القسم المتغير، إلا أنَّ وظيفة الجزيء الكروي المناعي تعتمد على مجموعته التي تحددها السلاسل الثقيلة للقسم الثابت، وخاصة منطقة (F_c) من القسم الثابت.

هناك خلايا عدّة لها مُستقبلات لمنطقة (F_c) ترتبط مع منطقة (F_c) لمجموعة خاصة من البروتينات الكروية المناعية. لهذا، عندما يرتبط البروتين الكروي المناعي بمولِّد ضدّ عن طريق منطقة الارتباط بمولِّد الضِّد، فإنّ خليةً أُخرى، كالخلية المبتلِعة، يُمكن أن تقترب من مولِّد الضِّد بالارتباط بمنطقة (F_c) للجزيء الكرويّ المناعيّ (الشكل 51-13جـ). يُمكن أن يُنشط هذا الارتباط بين معقد الجسم المضاد ومولِّد الضِّد بمستقبلات F_c، هذه الخلايا أيضًا. بهذه الطريقة، فإنّ بروتينًا كرويًّا مناعيًّا خاصًّا يُمكن أن يحثّ الارتباط غير النوعي للخلايا مع مولِّد الضِّد، ما ينتج عنه التَّخلص من مولِّد الضِّد.

المجموعات الخمس للبروتينات الكروية المناعية لها وظائف مُختلفة

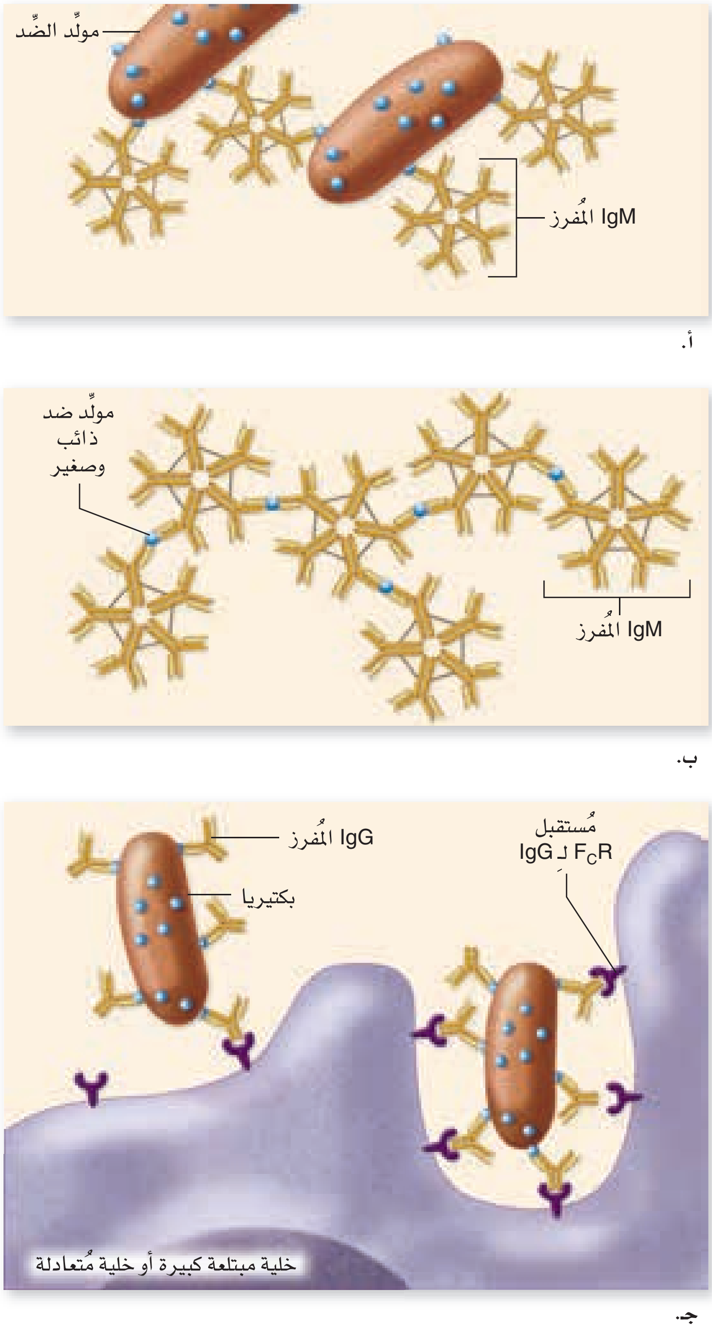
صُنِّفتِ المجموعاتُ الخمس من الأجسام المُضادة وفق ترتيب الأحماض الأمينية في القسم الثابت من السلاسل الثقيلة. لكلٍّ من هذه المجموعات الخمس طريقةٌ مُختلفة لحماية المخلوق. إنَّ صفات هذه المجموعات المُختلفة تم تلخيصها في الجدول (51-3) وسيتم شرحها فيما يأتي.

تذكّر أنَّ الأجسام المُضادة لا تقتل الأجسامَ المهاجمة مباشرة، لكنها، تتسبب في تحطيمها، والتَّخلص منها بالتأشير عليها لقتلها من قبل خلايا أُخرى غير مُتخصصة، أو من خلال تنشيط النظام المتمم.

يعمل **الجسم المُضاد IgM** بوصفه مستقبلًا على سطوح الخلايا البائية الساذجة جميعها، وهو أول نوع من الأجسام المُضادة يتم إفرازه خلال الاستجابة المناعية. ومع أنَّ الجسم المضاد IgM على غشاء الخلايا البائية على شكل أحادي، إلا أنَّه يتم إفرازه على شكل خماسي (مكوّن من خمس وحدات) ووزنها نحو 900,000 كيلو دالتون. إنَّ حجمها الكبير يحدد وجودها في الجهاز الدوري فقط، ولكن شكلها الخماسي يعني أنَّها فعالة جدًا في تفعيل تخثُّر مولِّدات الضِّد كبيرة الحجم (الشكل 51-13 أ) وترسيب مولِّدات الضِّد الذائبة (الشكل 51-13 ب). إنَّ ارتباط الجسم المُضاد IgM بمولِّد الضِّد يُنشِّط أيضًا بروتينات النظام المتمم التي يُسبِّب إطلاقها ارتباط بعض بروتينات المتمم بمنطقة F_c على جزيء IgM.

يوجد **الجسم المُضاد IgD** أيضًا مع الجسم المُضاد IgM، على سطح الخلايا التائية غير الناضجة الساذجة. يُمكن أن تُنشَّط هذه البائيات بالارتباط العرضي بين جزيئين من IgD، مع أنَّه في الظروف العادية لا تُفرز هذه الخلايا هذه المجموعة من الأجسام المُضادة. عند تنشيط الخلايا البائية، يزول الجسم المُضاد IgD من على سطحها. ولا تزال الوظائف الأُخرى للضد IgD غير مفهومة جيدًا.

الجسم المُضاد IgG هو الجسم المُضاد الرئيس الموجود في الدَّم ومُعظم الأنسجة، ويشكل ما نسبته 75% من الأجسام المُضادة في بلازما الدَّم. إنه الجسم المُضاد الأكثر شيوعًا الذي تُنتجه الخلايا في الاستجابة المناعية الثانوية (عند التَّعرض لمولِّد الضِّد مرة ثانية). يُمكن أن يرتبط الجسم المُضاد IgG مع مولِّد الضِّد بكميات كبيرة، تجعل مولد الضدّ- الفيروس، أو البكتيريا، أو سموم البكتيريا- يبدو مشلولًا، أي إنه لا يستطيع الارتباط نهائيًّا مع العائل. للخلايا المبتلِعة والمُتعادلة مُستقبلات F_c ترتبط بالجسم المُضاد IgG المرتبط بمولِّد الضِّد، وبهذه الطريقة فإنَّ ارتباط IgG أو تغليفه لمولِّد الضِّد يُسرِّع عملية إزالة مولدات الضدّ بالبلعمة

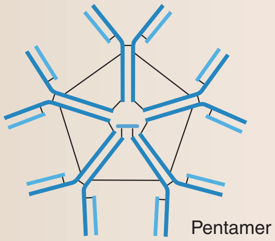
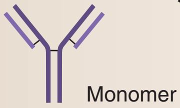
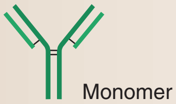
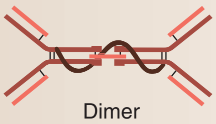
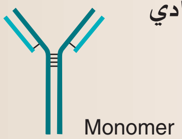


الشكل 51-13

ارتباط الجسم المُضاد بمولِّد الضِّد قد يُسبِّب التَّخثر، أو التَّرسيب، أو معادلة مولِّد الضِّد. أ. ارتباط الجسم المُضاد IgM المُفرز مع مولِّد ضد عضوي كبير يؤدي إلى تراكم مولِّد الضِّد أو تخثره. ب. ارتباط الجسم المُضاد IgM المُفرز بمولِّدات ضد صغيرة ذائبة يؤدي إلى ترسبها. ارتباط الجسم المُضاد المُفرز IgG، أيضًا يُخثِّر، ويرسب مولِّد الضِّد بسبب تركيزه الكبير، الذي يصل إلى 75% في البلازما. لكن IgG لا يرسب بكفاءة IgM نفسها؛ لأن الأخير خماسي الشكل. ج. الجسم المُضاد IgG المُفرز يُسبِّب مُعادلة، أو يغلف، مولِّد الضِّد، ويثبط عملية ارتباطه مع العائل. الخلايا المبتلعة الكبيرة والخلايا المُتعادلة التي تمتلك مُستقبلات F_c للجسم المُضاد IgG يُمكنها الارتباط بمُعقَّد الجسم المُضاد - مولِّد الضِّد، ومن ثم ابتلاعه والتَّخلص منه.

(الشكل 51-13 جـ). الجسم المضاد IgG مهم في إعطاء المناعة السلبية للجنين؛ لأنه يستطيع الانتقال من الأم إلى الجنين عن طريق المشيمة. أخيرًا، يستطيع IgG أيضًا تنشيط بروتينات النظام المتمم، ولكن ليس بكفاءة الجسم المُضاد IgM، للتَّخلص من مُسببات المرض.

الجسم المضاد IgA هو الجسم المُضاد الرئيس في الإفرازات الخارجية، مثل اللعاب، والدموع، والمُخاط الذي يُبطن ممرات الجهاز الهضمي، وممرات الهواء في الجهاز التنفسي، والممرات البولية التناسلية. يؤدي الجسم المُضاد IgA دورًا رئيسًا في حماية هذه السطوح؛ وهو عادة يُفرز على شكل ثنائي (مكون من جزأين). تُفرز الخلايا الليمفية المُصاحبة للأنسجة المُخاطية، الواقعة تحت سطح المخاطية، الجسم المُضاد IgA الذي يخترق الخلايا الطلائية إلى الممرات؛ حيث يرتبط ويشل مولّدات الضّد. إضافة إلى ذلك، فإنَّ أي مُسبّب للمرض يخترق السطوح المُخاطية سوف يرتبط بالجسم المُضاد IgA لأنَّ هناك خلايا تُفرزه في الجيوب تحت هذه السطوح. ويستطيع الجسم المُضاد IgA ؛ المُرتبط بمولّد الضّد أن يخترق بين الخلايا الطلائية إلى جوف الممرات، حاملًا معه مولّد الضّد المُسبِّب للمرض، الذي سيتمُّ التَّخلص منه بالاستجابة المناعية اللانوعية. يُعطي الجسم المُضاد IgA مناعة سلبية للطفل الرَّضيع؛ لأن الأم تُفرزه مع الحليب.

الجدول 51-3	المجموعات الخمس للبروتينات الكروية المناعية
المجموعة	**الوظيفة**
IgM خماسي 	أول جسم مضاد يتمُّ إفرازه خلال الاستجابة المناعية الأولية، تحفز التَّخثر والتَّرسيب وتنشط نظام البروتينات المُتممة.
IgD أُحادي 	يوجد فقط على سطوح الخلايا البائية؛ يعمل بوصفه مستقبلًا لمولّد الضّد.
Igg أُحادي 	الجسم المُضاد الرئيس الذي يُفرز في الاستجابة المناعية الثانوية؛ يُعادل مولّدات الضّد، ويحث على ابتلاعها، ويُنشّط نظام البروتينات المُتممة.
IgA ثُنائي 	الأكثر شيوعًا من الأجسام المضادة في إفرازات الجسم؛ توجد الخلايا البلازمية التي تُفرز هذا الجسم المُضاد بكثافة في الأنسجة الليمفية المُصاحبة للأنسجة المُخاطية.
IgE أُحادي 	يرتبط F_c بالخلايا الصارية والقاعدية؛ ارتباط المواد المُسبِّبة للحساسية مع المناطق المُتغيرة يحثّ إطلاق الوسائط الكيميائية، التي تحثّ تفاعلات الحساسية.

يوجد **الجسم المضاد IgE** بتركيز قليل في بلازما الدَّم. وعند إفرازه، يرتبط مُعظمه بالخلايا الصاريّة والخلايا القاعدية التي تتعرف إلى منطقة F_c من هذا الجسم المُضاد. وكما سيتَّضح لاحقًا، فإنَّ ارتباط بعض مولّدات الضّد غير الضارة مع جزيء IgE المُرتبط مع الخلايا الصاريّة، والخلايا القاعدية ينتُج عنه أعراض الحساسية، مثل سيلان الأنف، وحكة العينين، والحمّى. يتمُّ إفراز الجسم المُضاد IgE في العادة استجابة للعدوى بالديدان الطفيلية. في هذه الحالة، يرتبط الجسم المُضاد IgE المُفرَز مع المُحدِّد على الديدان، ثم تتم ملاحظته من قِبل مستقبلات F_c على الخلايا الحمضية. تقتل الخلايا الحمضية عادةً الديدان بإفراز أنزيمات هاضمة تدخل من خلال ثقوب صغيرة يتمُّ إحداثها في سطح الدودة.

يُعزى سبب تنوُّع البروتينات الكروية المناعية إلى إعادة ترتيب المادة الوراثية (DNA)

يستطيع جهاز المناعة في الفقريات أن يتعرف إلى أي جزيء غير ذاتي يُقدَّم إليه. ويُقدَّر أنَّ الخلايا البائية في الإنسان أو الفئران تستطيع إنتاج أنواع أجسام مضادة لها أكثر من 10^{10} موقع ارتباط مع مولّد الضّد. ومع أنَّ الشخص على الأغلب ليس لديه أجسام مضادة مُخصَّصة لمحددات مولّدات الضّد جميعها، إلا أنه من المُؤكد أنَّ الأجسام المُضادة ستتعرف إلى بعض المُحدِّدات، وهذا كلّ ما يلزم لإنتاج استجابة مناعية ذات فعالية.

كيف تمكَّنت الفقريات من إنتاج هذا التّنوع الكبير من القدرة على التَّعرف إلى مولّدات الضّد؟

يَكْمنُ الجواب في المادة الوراثية غير العادية للأقسام المُتغيرة من الأجسام المُضادة. هذا القسم من كلّ سلسلة في الجزيء الكروي المناعي ليس مُرمَّزًا بشيفرة وراثية واحدة فقط على جزيء DNA ولكن يتمُّ تجميع الرَّمز الوراثي بدمج قطعتين أو ثلاث قطع منفصلة من جزيء DNA مع بعضها لصنع القسم المُتغير من الجسم المُضاد. تُسمّى هذه العملية إعادة **ترتيب المادة الوراثية DNA rearrangement** وهي تُشبه عملية العبور التي تحدث في الانقسام الخلوي الاختزالي (انظر الفصل الـ 11) مع فرقين رئيسين: إنَّ إعادة التَّرتيب تحدث بين موقعين جينيين على الكروموسوم نفسه، وإنَّ العملية محددة ونوعية للموقع.

تحدث إعادة ترتيب DNA عند تطور مولدات الخلايا البائية في نخاع العظم. بعد إعادة التَّرتيب تُنتج عملية النسخ RNA الرسول الذي تتمُّ ترجمته إلى سلاسل ثقيلة أو خفيفة للجزيء الكروي المناعي اعتمادًا على الموقع الجيني الذي تمَّ نسخه.

تحتوي الخلايا على نسختين متشابهتين من الكروموسوم، لكن إعادة ترتيب DNA تحدث لكلّ من السلاسل الثقيلة والخفيفة على أحد الكروموسومين فقط، بعملية تُسمّى الاستثناء الأليلي *Allelic exclusion*. لهذا، فإنَّ كلّ خلية بائية تنتج نوعًا واحدًا فقط من الجزيئات الكروية المناعية ذا نوعية مُعينة.

الأقسام المُتغيرة وإعادة ترتيب DNA

أظهرت دراسة تسلسل القواعد النيتروجينية للسلسلة الثقيلة للبروتين الكروي المناعي في الإنسان على الموقع الجيني لأشخاص كثيرين أنَّ الموقع الجيني يحتوي مجموعة متسلسلة من القطع عددها 50 قطعة، سُمّيت القطع *V segments*، متبوعة بمجموعة أُخرى مكونة من 30 قطعة أصغر سُمّيت القطع *D segments* وأخيرًا بمجموعة مكونة من 6 قطع صغيرة، سُميّت القطع *J segments*. كلّ قطع V متقاربة في الحجم لكن لكلٍّ منها تسلسل قواعد مُختلف. لهذا، فهي تُشفر مجموعة مُختلفة من الأحماض الأمينية، والوضع مُشابه بالنِّسبة إلى القطع D والقطع J.

إنَّ أول إعادة ترتيب للمادة الوراثية خلال تطور الخلية البائية هو حَدَثٌ مُحَددٌ ونوعيٌّ للموقع؛ حيث يجمع بين قطعة من D وأخرى من J (الشكل 51-14). إنَّ إعادة ترتيب القواعد بين هذين الموقعين على الكروموسوم نفسه ينتُج عنه حذف لقطعة

DNA التي تُباعد بين هذين الموقعين، وهذه القطعة المزالة تختفي في النهاية.

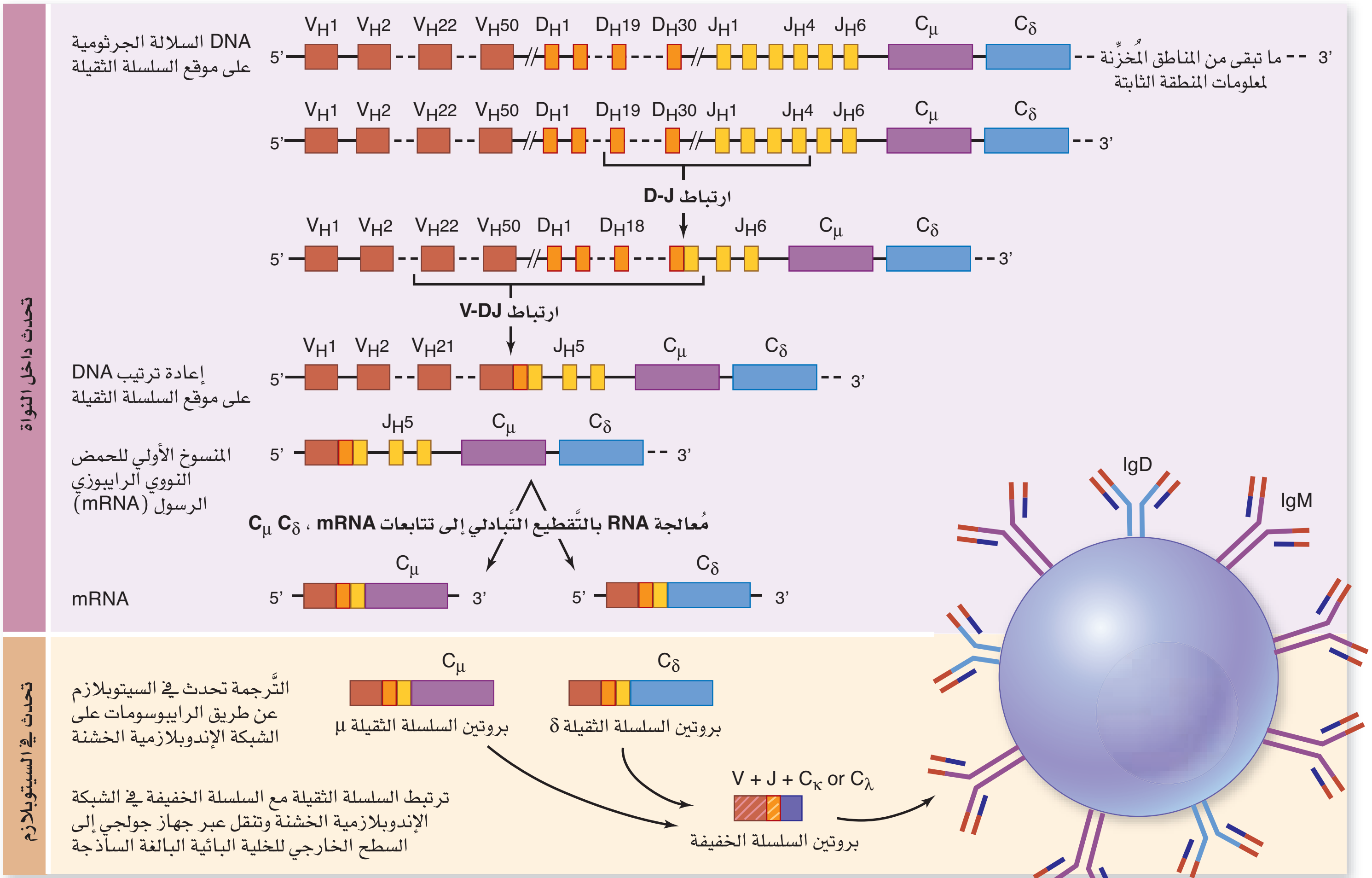
يتبع ذلك إعادة ترتيب محددة ونوعية لموقع ثانٍ يجمع بين قطعة من V مع القطعة المُعاد ترتيبها DJ، مع حذف قطع DNA التي تفصل بينها. ويُظهر أنَّ أي قطعة من كلّ من D، وV، وJ اختارتها الخلية هو حدث عشوائي تمامًا.

ولأن هناك تشكيلات عدة من D، وV، وJ يمكن تكوينها، فيُمكن أن نحسب الاحتمالات المُمكنة بنحو 9000 احتمال مُختلف لتكوين السلسلة الثقيلة للقسم المتغيّر من الجسم المُضاد. والوضع ذاته يحدث بالنِّسبة إلى السلسلة الخفيفة من القسم المتغير، باستثناء أنَّ كلّ سلسلة خفيفة مُتغيرة يشفرها قطعة من V وأخرى من J فقط.

هناك عمليات أُخرى تُسهم في زيادة تنوع القسم المُتغير من الجسم المُضاد. عندما ترتبط قطع DNA مع بعضها، فإنَّ قواعد نيتروجينية عدة يُمكن أن تُحذف أو تُضاف من أطراف كلّ قطعة، وهذا يتبعه غالبًا ارتباط غير دقيق لحد ما للقطع مع بعضها، ما ينتُج عنه تغييرُ مكان بداية قراءة الشيفرة الوراثية. وأخيرًا، فإنَّ الخلية البائية يُمكن أن ينتهي بها المطاف بإظهار أي سلسلة ثقيلة متغيرة، مع أي سلسلة خفيفة متغيرة خلال تطورها. ومع أخذ كلّ ذلك في الحسبان، فإننا يُمكن أن نحصل على 10^{10} احتمال مختلف لتشكيل القسم المُتغير من الجسم المُضاد.

النسخ والترجمة

بعد انتهاء إعادة ترتيب DNA الذي يشفر القسم المُتغير من الجسم المُضاد، يتم عمل نسخ mRNA غير ناضجة مع نهايات `5 تبدأ بالقطع المُتغيرة المعاد ترتيبها، وتنتهي بالقسم الثابت. بمعنى آخر، فإنَّ نسخ mRNA للسلاسل الثقيلة تبدأ من بداية القطع VDJ المُعاد ترتيبها، وتستمر خلال القطع التي تحمل الشيفرة (الإكسون) ميو وإبسلون اللتين تشفران القسم الثابت من الجسم المُضاد (الشكل 51-14).



الشكل 51-14

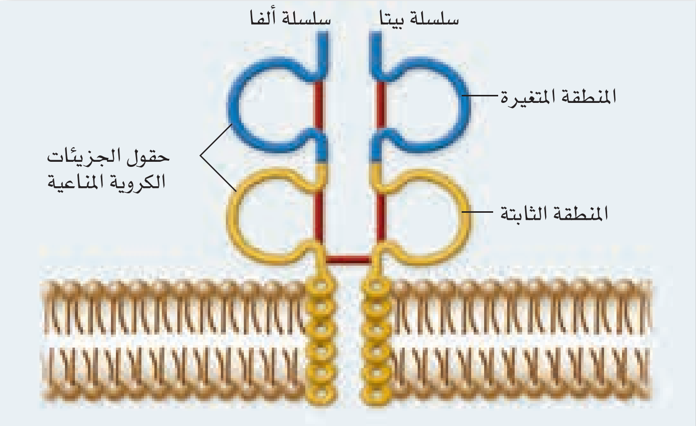
الجزيئات الكروية المناعية يُشفَّر لها بإعادة ترتيب قطع من DNA. الجزيء الكروي المناعي هو بروتين له شيفرة وراثية في قطع عدَّة من DNA: قطعة مُتغيرة (V)، وقطعة للتنوع (D)، وقطعة الوصل (J) والقسم الثابت. يتمُّ ربط هذه القطع بدقة متناهية لـ DNA المُعاد ترتيبه خلال عملية تطور الخلايا في نخاع العظم. تتضمن العملية أولًا ربط قطعة D بقطعة J، ثُمَّ تُضاف القطعة الثنائية DJ مع القطعة V. ستختار خلايا أُخرى قطعًا أُخرى من D، وV، وJ، ما يُسهم في تنوع الاستجابات المناعية النوعية. تبدأ نُسخ mRNA الأولية بالقطع VDJ المعاد ترتيبها، وتستمر حتى القسم الثابت من المنطقة المشفرة (إكسون). تُزال القطع الأخيرة الزائدة من J من خلال عملية إعادة تقطيع RNA الأولي، التي يتمُّ فيها جمع القسم المُتغير مع أي من السلاسل μ أو δ الثابتة. تترجم هذه المُستنسخات في الرايبوسومات على الشبكة الأندوبلازمية الخشنة لإنتاج السلاسل الببتيدية الثقيلة التي ترتبط مع السلاسل الخفيفة (والمشفرة بـ J، وV، وCκ) في الشبكة الأندوبلازمية الخشنة. تنتقل هذه البروتينات إلى سطح الخلية، ليتم عرض كلّ IgM (القسم الثابت μ) و IgD (القسم الثابت δ) على الخلية البائية البالغة الساذجة، وكلّ منهما له القسم المُتغيِّر نفسه، ولهذا فلهما التنوعية لمولِّد الضِّد نفسها.

الربط المتناوب لقطع RNA المُستنسَخة هذه يزيل أيّ قطع زائدة J بقيت مُرتبطة من ناحية 3 بالقطعة VDJ، وكذلك أيًّا من تراكيب μ، δ، فينتج عن ذلك نُسَخ تحمل شيفرات كاملة للمنطقة المتغيرة نفسها مع μ أو δ للمنطقة الثابتة، على التوالي. ينتج عن الترجمة سلسلة ببتيدية ثقيلة δ أو μ، يُمكن أن ترتبط مع السلسلة الببتيدية للسلسلة الخفيفة في الشبكة الأندوبلازمية الخشنة. لهذا، فإنَّ الخلية البائية البالغة الساذجة يكون لديها كلّ من IgM و IgD على سطحها، وكلّ منهما عنده النوعية نفسها للارتباط بمولِّد الضِّد (الشكل 51-14).

مستقبلات الخلايا التائية

عند هذه النقطة، يجب أن نعود قليلًا لمستقبلات الخلايا التائية، ونتفحص وجه الشَّبه بينها وبين البروتينات الكروية المناعية على الخلايا البائية. إنَّ شكل مُستقبلات الخلايا التائية - جوهريًّا - يُشبه قطعة Fab واحدة من الجزيء الكروي المناعي (الشكل 51-15).

إنَّ بروتين مُستقبلات الخلايا التائية هو بروتين ثنائي (مكون من سلسلتين)، حيث يتكوّن 95% من هذا البروتين من سلسلتي ألفا وبيتا. النِّصف الطرفي الأميني للسلسلتين مجال مُتغير يرتبط ببروتينات معقد التوافق النَّسيجي وسلسلة ببتيدية، والنِّصف القريب من الغشاء هو المجال الثابت لكلّ سلسلة ببتيدية. يتكون الموقع الجيني للمنطقة المُتغيرة من مستقبلات الخلايا التائية على DNA من قطع عدة - D، V و J، أو فقط V و J - ترتبط بالأنزيم نفسه، وبطريقة مشابهة لجينات قطع الجزيء الكروي المناعي. يُعطي هذا التَّشابه في الشكل وترتيب DNA تنوعًا مُشابهًا لمُستقبلات الخلايا التائية كما هو الحال بالنِّسبة إلى الجزيء الكروي المناعي.



الشكل 51-15

يشبه شكل مستقبلات الخلايا التائية القسم Fab للجزيء الكروي المناعي. تتألف مُستقبلات الخلايا التائية من سلسلتين، هما: ألفا وبيتا عادة، مرتبطتين بروابط كبريتية ثنائية (أحمر)، وكلّ منهما مكونة من مجالين للجزيء الكروي المناعي، كما هي الحال في جزء Fab من الجزيء الكروي المناعي. النهاية الطرفية الأمينية لكلّ مجال من كلّ سلسلة هو القسم المُتغير الذي يرتبط ببروتينات مُعقَّد التوافق النَّسيجي المُرتبط بالببتيد، والمجال القريب من الغشاء هو القسم الثابت. على عكس البروتينات الكروية المناعية، فإنَّ مُستقبلات الخلايا التائية لا يتمُّ إفرازها.

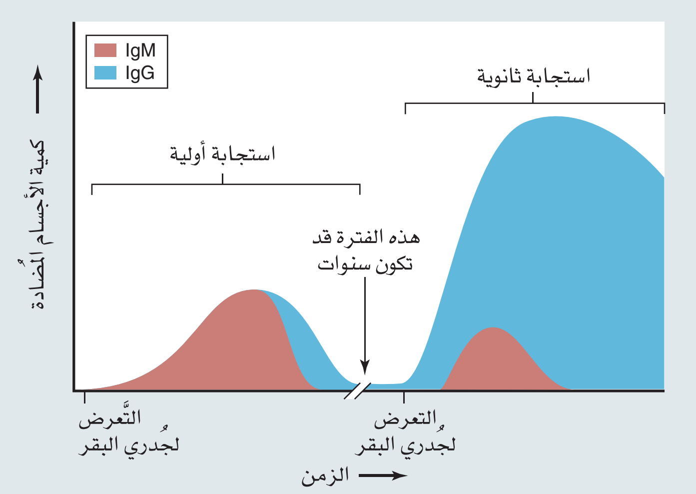
استقصاء

ماذا يُمكن أن تستنتج من الصفات العامة، وآلية تكوين البروتينات الكروية المناعية، ومُستقبلات الخلايا التائية فيما يتعلق بتطور الخلايا الليمفية البائية والتائية وهذه البروتينات؟

الاستجابة الثانوية لمولِّد ضد ما فعّالة أكثر من الاستجابة الأولية

عندما يدخل مولِّد ضد معين للجسم، فإنَّه يجب أن يُقابِل، بمحض المصادفة، خلية ليمفية ساذجة لديها مستقبلات مُناسبة لكي تُستثار الاستجابة المناعية. عندما يُهاجم مولِّد الضِّد الجسم للمرة الأولى فإنَّ عددًا قليلًا من الخلايا البائية أو التائية ذات مُستقبلات قادرة على التَّعرف إلى مُحدِّدات مولِّد الضِّد يكون موجودًا، وإذا كانت هناك خلايا مُصابة أو غير طبيعية، فإن ببتيدات غريبة ترتبط مع بروتينات معقد التوافق النَّسيجي الذاتية. لهذا، فإنَّه عند الالتقاء الأول تظهر عند الشخص أعراض المرض؛ لأن عددًا قليلًا من الخلايا تكون موجودة، وتستطيع أن تشن استجابة مناعية. ويحدث التَّوسع السلالي للخلايا البائية والتائية، ويتمُّ إفراز أجسام مضادة IgM (الشكل 51-16).

ولأنَّ هناك سلالة من خلايا ذاكرة عدة تطوَّرت عند الاستجابة المناعية الأولى، فإنَّه في المرة المقبلة عندما يدخل مولِّد الضِّد نفسه، الذي سبب المرض سابقًا، تقوم خلايا الذاكرة بسرعة بنشاط أسرع من الخلايا الساذجة، فتبدأ الاستجابة الثانية بسرعة أكبر، وتصل إلى مستوى مُرتفع بسرعة أكبر من المرة الأولى. ويحدث توسع سلاليّ مرة أخرى، ويُصاحب ذلك إفراز كميات كبيرة من الأجسام المُضادة التي تكون في العادة IgG، مع احتمال أنَّ يتم إفراز الجسم المُضاد IgA و IgE (الشكل 51-16). إنَّ مجموعة الجزيئات الكروية المناعية التي يتمُّ إفرازها يُحدِّده نوع المحرك الخلوي الذي تُفرزه خلايا الذاكرة التائية المساعدة، التي ترتبط بالخلايا البائية خلال الاستجابة المناعية الثانوية.



الشكل 51-16

تطور المناعة النَّشطة. إنَّ التَّلقيح لمرض الجُدري عند مرضى جِنَر حدث بسبب تلقيحهم بجُدري البقر الذي حثّ تطور أنسال من الخلايا الليمفية، بما فيها خلايا ذاكرة ذات مُستقبلات لا ترتبط مع فيروس جُدري البقر فقط، بل مع مولِّدات ضد الجُدري أيضًا. إنَّ التَّعرض الثاني يحثّ خلايا الذاكرة لتُفرز كميات كبيرة من الأجسام المُضادة ذات النوعية نفسها وبسرعة أكبر من الاستجابة الأولية. إنّ أول أجسام مُضادة يتمُّ إفرازها في الاستجابة المناعية الأولية هي IgM (الأحمر) على الرغم من أن IgG (الأزرق) يتمُّ إفرازه عند اقتراب نهاية الاستجابة المناعية الأولية. معظم الأجسام المضادة التي تُفرز خلال الاستجابة الثانوية هي IgG، مع أنَّه يُمكن إفراز IgE إذا تمَّ تشنيط الخلايا البائية في الأنسجة الليمفية الثانوية المُصابة للمخاطية، وفي بعض الحالات، يتم إفراز IgE كالحساسيّة.

من المُفيد للشخص أن يُنتج بروتينات كروية مناعية من مجموعات مُختلفة خلال الاستجابة المناعية؛ لأن لكلّ مجموعة وظيفة مُختلفة. عند التَّعرض الثَّاني لمولِّد الضِّد نفسه، وبينما يتمُّ تنشيط خلايا الذاكرة لتُفرز أنواعًا مناظرة غير IgM، فإنَّ خلايا بائية ساذجة أُخرى تتعرف إلى مولِّد الضِّد، وتُفرز IgM.

قد تبقى خلايا الذاكرة عقودًا عدة، وهذا يُفسر نُدرة عدوى الناس بالجُدَري مرة ثانية بعد أن يُصابوا به للمرة الأولى، أو بعد أن يتمَّ تحصينهم ضد هذا المرض. فيستحث اللقاح الاستجابة المناعية الأولية، فإن دخل مُسبِّب المرض الحقيقي لاحقًا، فستحدث استجابة مناعية ثانوية سريعة وقوية توقف العدوى قبل ظهور أعراض المرض. تمتلك الفيروسات التي تُسبِّب أمراض الطفولة مولِّدات ضد سطحية لا تتغير كثيرًا مع مرور الزمن لهذا يبقى الجسم المُضاد ذاته فعّالًا عقودًا عدة.

الأجسام المُضادة التي تُفرزها الخلايا البائية لها أقسام مُتغيرة تتعرَّف من خلالها إلى مولِّد الضِّد، وترتبط به. الأقسام المُتغيرة لها شيفرة وراثية من قطع عدَّة مُتباعدة من DNA، يتم تجميعها لاحقًا لتوفير تنوع كبير للتَّعرف إلى مولِّدات الضِّد المُختلفة. تتألف الأجسام المُضادة من خمس مجموعات، لكلِّ نوع منطقة ثابتة تُحدِّد وظيفته. إنّ ارتباط الجسم المُضاد مع مولِّد ضد ما يُمكن أن يؤدي إلى التخلص من الأخير بطرق عدة مُختلفة. التَّطعيم الاصطناعي يُقدم مولِّد ضد ما للجسم ليحثَّ استجابة مناعية أولية؛ وعندما يدخل مُسبِّب المرض الذي يحمل مولِّد الضِّد نفسه إلى الجسم، فإنَّ الاستجابة المناعية الثانوية تتخلص منه بسرعة.

6-51 المناعة الذَّاتية وفرط الحساسية

في بعض الأحيان، يُسبِّب جهاز المناعة المرض بدلًا من أن يشفي منه. فقد تحدث الاستجابات المناعية غير المناسبة لمولِّدات ضِّد ذاتية، وكذلك الاستجابة غير المُناسبة أو الاستجابة المبالغ فيها لمولِّد ضِّد غريب التي بدورها قد تُسبِّب الضرر للأنسجة.

في الوضع الطبيعي، لا يستجيب الجهاز المناعي للحيوان البالغ لأنسجة الحيوان ذاته. هذا القبول لخلايا الجسم ذاته يُعرف **بالتَّحمل المناعي Immunological tolerance**. إنَّ الجهاز المناعي للجنين يقوم بعملية التَّحمل ليفقدَه القدرة على الاستجابة لجزيئات الجسم ذاته، في حين يتقدم تطوره.

إننا نعرف أن الخلايا التائية والبائية النَّشطة ضد الجسم ذاته جميعها لا يحدث لها عملية موت مبرمج خلال عملية الاختيار داخل الأعضاء الليمفية الأولية. ومن المعلوم أن الأشخاص الطبيعيين لديهم خلايا ليمفية بالغة، قابلة لأن تنشِّط ضد الذَّات. لكن نشاط هذه الخلايا مُسَيْطَرٌ عليه، أو مَكبوح، بحيث إنَّها لا تستجيب لمولِّدات ضد الجسم التي تُقابلها. عندما يحدث خلل لهذه السيطرة أو التثبيط، فإنَّ الاستجابة السائلة أو الخلوية يُمكن أن تشنَّ هجومًا ضد مولِّدات ضد الجسم نفسه، مُسببةً أمراضًا قد تكون قاتلة في بعض الأحيان.

إضافة إلى ذلك، فإنَّ الاستجابة المناعية لمولِّد ضد غريب قد تكون أكبر مما ينبغي للتَّخلص من مولِّد الضِّد، أو أنَّ الاستجابة قد تبدو غير مناسبة لمولِّد الضِّد. لهذا، فبدلًا من التَّخلص من مولِّد الضِّد باستجابة التهابية محلية، قد يحدث ضرر شامل للأنسجة، وفي بعض الأحيان قد تؤدي إلى الوفاة.

تنتج الأمراض المناعية الذاتية من هجوم مناعي على أنسجة الجسم نفسه

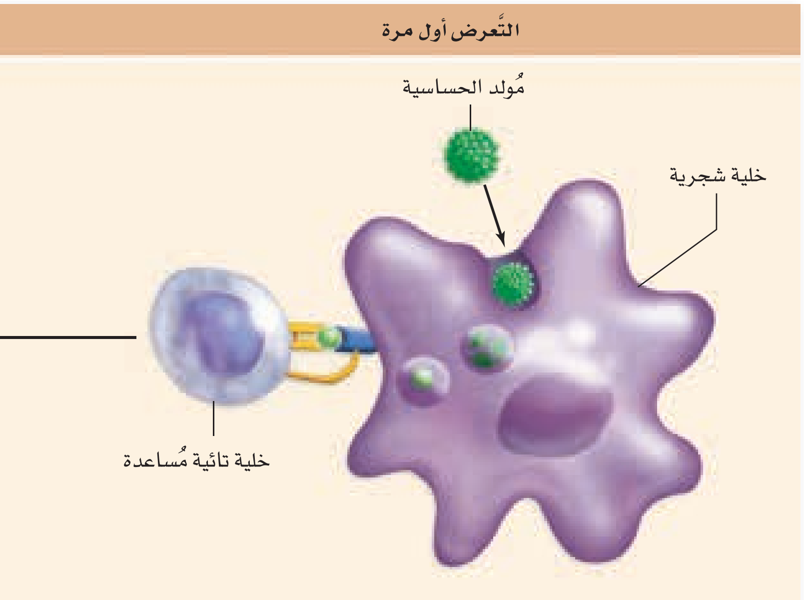
تنتج الأمراض المناعية الذاتية بسبب فشل التَّحمل المناعي. تصبح الخلايا التائية المتفاعلة ذاتيًّا نشطة، وتُنتج الخلايا البائية المتفاعلة ذاتيًّا الأجسام المُضادة، مُسببة التهابًا وضررًا للأنسجة. هناك أكثر من 40 مرضًا مناعيًا يشك في أنها أمراض مناعية ذاتية، وهي تصيب 5 – 7% من الناس. ولأسباب مجهولة، فإنَّ ثلثي المصابين بهذه الأمراض من النِّساء.

قد تحدث الأمراض المناعية الذاتية بآليات عدة. مثلًا، مولّدات الضِّد الذاتية قد تكون مخفية بشكل طبيعي عن جهاز المناعة؛ فإن تعرضت لاحقًا لجهاز المناعة، فإنَّه يتعرف إليها، ويُعاملها معاملة الغريب. يحدث هذا، مثلًا، عند وجود بروتين غريب مُحاصر بين حويصلات الغدة الدَّرقية، ويتعرض لجهاز المناعة، فيحثّ المناعة الذاتية التي تؤدي إلى تحطيم الغدة الدَّرقية (مرض هاشيموتو). وقد يحدث مثل ذلك في مرض التهاب العين الودّيّ بسبب مولّدات الضِّد التي تُطلقها العين.

ولأن الهجوم المناعي يستثير الالتهاب، الذي يُسبِّب بدوره تلف الأنسجة، فإنَّ جهاز المناعة يجب أن يُثبّط للتَّخفيف من أعرض الأمراض المناعية الذاتية. ويتمُّ التَّثبيط المناعي بشكل عام بأدوية الستيرويدات القشرية، ومضادات الالتهاب غير الستيرويدية، بما فيها الأسبرين.

الحساسية يسببها إفراز الجسم المُضاد IgE استجابة لمولِّدات الضِّد

الشكل الأكثر شيوعًا للحساسية يُدعى فرط الحساسية الآنية. وسببه فرط إفراز كميات كبيرة من الجسم المُضاد IgE استجابة لمولِّدات ضد، تُدعى مُحفزات الحساسية في هذا المجال. تشمل مُحفزات الحساسية التي تُثير الحساسية المُفرطة الآنية، بعض أنواع الطعام، وسموم الحشرات، والفطريات، وزغب الحيوانات، وحبوب اللقاح. أكثر أنواع الحساسية شيوعًا هو حمّى القشّ الموسميّة، التي تستحثها حبوب لقاح عشبة الخرقة (*Ambrosia spp.*)، أو غيرها من حبوب اللقاح. اكتسبت الحساسية صفة "الآنية" لأن الاستجابة للمُحفز تحدث خلال ثوانٍ أو دقائق.



في المرة الأولى أو حتى في المرات الأولى التي يتعرض فيها الشخص لمُحفزات الحساسية، يرتبط المُحفز بالخلايا البائية ويُنشطها، فتبدأ بإفراز بروتينات كروية مناعية خاصة بمُحفز الحساسية. تُفرز الخلايا التائية المُساعدة المُنشَّطة محركات خلوية مثل الإنترلوكين – 4، الذي يرتبط بالخلايا البائية، فيملي بأن يكون نوع الأجسام المُضادة التي تفرزها هو IgE. إذ تتحول الخلايا البائية سريعًا من إفراز الجسم المُضاد IgG الأكثر شيوعًا إلى إفراز الجسم المُضاد IgE.

بخلاف IgG، فإنَّ الجسم المُضاد IgE يرتبط بسرعة بالخلايا، الصارية والقاعدية. عندما يتعرض الشخص لمحفِّز الحساسية نفسه مرة أخرى، فإنَّ المُحفز يرتبط بشكل خاص بالمناطق المكشوفة من الجسم المُضاد IgE المُلتصق بالخلايا الصارية والخلايا القاعدية، فيُحفِّز هذا الارتباط هذه الخلايا لتُفرز الهستامين، والبروستاجلاندين، ووسائط كيميائية أخرى، تُسبِّب أعراض الحساسية (الشكل 51-17).

في **فرط الحساسية الجهازية Systemic anaphylaxis**، يكون تفاعل الحساسية حادًّا وخطرًا جدًا على الحياة بسبب الاستجابة الالتهابية السريعة، وإفراز الوسائط الكيميائية. يشعر الشخص بهبوط حاد في ضغط الدَّم، وقد يُسبِّب انتفاخ لسان المزمار إغلاق القصبة الهوائية، ويُمكن أن يمنع تضيق فروع القصبة الهوائية خروج الهواء من الرئتين. يُسمى مجموع هذه التأثيرات **صدمة فرط الحساسية Anaphylactic shock**. وقد تؤدي إلى الوفاة خلال 20-30 دقيقة إذا لم يتم التَّدخل الطبي بسرعة.

لحسن الحظ، فإنَّ مُعظم الأشخاص المصابين بالحساسية يحدث لهم **فرط حساسية محلي Local anaphylaxis** فقط، مثل الحكّة المصاحبة للشرية، أو تضيُّق مجاري التنفس في الربو الخفيف. إن الإسهال الناتج عن استجابة لمسببات الحساسية في الطعام هو شكل آخر من فرط الحساسية المحلي.

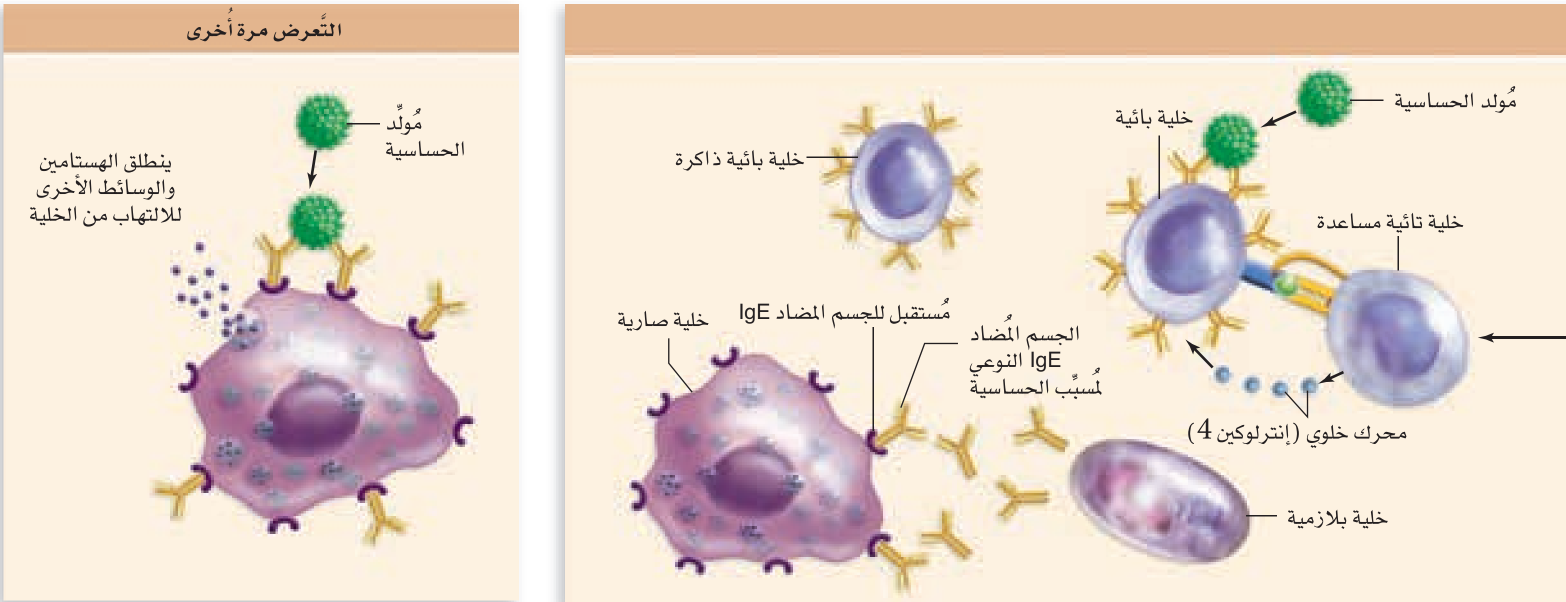
عادة، تُعالج الحساسية بإعطاء مضادات الهستامين التي تمنع الهستامين المُفرز من الخلايا الصارية الارتباط بمستقبلاتها. وحديثًا جدًا، تمَّ تطوير عقاقير تُعيق عملية تنشيط الخلايا الصارية والخلايا القاعدية، وبهذا تمنع إفراز وسائطها الكيميائية. مُعالجة التَّحسس هو بديل آخر؛ وهو يتكون من حقن أو جرعات، على أشهر عدة، من تراكيز مُتزايدة من مُحفز الحساسية الذي يُسبِّب الحساسية. في بعض الأشخاص، وخاصة أولئك الذين يُعانون حساسية التهاب الأنف (سيلان الأنف والعيون) أو الربو، فإنَّ هذه المعالجة يبدو أنها تُسبِّب تفضيلًا لإفراز IgG بدلًا من IgE، وتبدأ أعراض الحساسية في الاختفاء مع الوقت.

فرط الحساسية المُتأخرة تقوم به خلايا تائية مساعدة وخلايا مبتلِعة كبيرة

يُسبب فـرط الحساسية المُتأخرة الذي تحدثه الخلايـا التائية المُساعدة والمبتلِعة الكبيـرة الأعراض خـلال 48 ساعة بعد التَّعرض الثاني لمولِّـد الضِّد. (التَّعـرض الأول يُسبِّـب استجابة بطيئة، كما تحدثنا سابقًا، وتكون دون ظهور أعراض). هناك نـوع من فرط الحساسيـة المُتأخرة، وهو التهاب الجلد باللمس، تُسبِّبه مواد عدَّة، مثـل سموم اللبلاب، ومادة النيكل في الجواهر، وبعض مساحيق التَّجميل. بعد لمس نبتة اللبلاب، ترتبط الزيوت التي تدخل إلى الجلد مع بروتينات الجلد، وتُسبِّب ظهور البروتين ليبـدو غريبًا. تتطلَّب استجابة الحساسية المُفرطـة المُتأخرة دخول مولِّد الضِّـد إلى الجسم، ووصولـه إلى الأعضاء الليمفية الثانويـة، وبشكل عام إلى العقد

الشكل 51-17

استجابة الحساسية. عند التَّعرض الأول لمادة مُهيجة للتَّحسس، تُنشّط الخلايا البائية لتفرز الأجسام المُضادة من نوع IgE. تُوجد هذه الأجسام المُضادة بنسب ضئيلة جدًا في البلازما، لكنها ترتبط بسرعة بمستقبلات F_C للخلايا الصارية والقاعدية. عند التَّعرض الثاني للمادة المُهيجة للتَّحسس نفسها، ترتبط المادة بروابط عرضية مع المناطق المُتغيرة لاثنين من IgE متجاورين لهما النوعية نفسها للمُحدِّد على الخلايا الصارية أو الخلايا القاعدية. هذا يحثّ الخلايا لإطلاق مادة الهستامين، ووسائط التهابية أُخرى تُسبِّب أعراض الحساسية.



الليمفية، حيث يتم تنشيط الخلايا التائية المُساعدة. تبدأ الخلايا التائية النَّشطة بالدَّوران في الجسم، وعندما تُقابل خلايا مبتلعة هضمت مولِّد الضِّد، تبدأ بإفراز المحركات الخلوية التي تنشط الخلايا المبتلِعة. يحثّ هذا الخلايا المبتلِعة الكبيرة لإفراز محركات خلويــة أُخرى، وفي حالة اللبلاب السام، تظهر الحكة على الجلد. إن الوقت اللازم لتنشيط الخلايا التائية المساعدة، ومن ثم تنشيط الخلايا المبتلِعة الكبيرة هو سبب "التأخير" في الاستجابة ضد مولّدات الضِّد.

المناعة الذَّاتية، والحساسية (الحساسية المُفرطة الآنية)، والحساسية المفرطة المُتأخرة كلها أمثلة على استجابات مناعية غير مناسبة ومبالغ فيها. تنتُج الأمراض المناعية عند فقدان التَّحمل المناعي. يُصاحب الحساسية استجابة سريعة من الخلايا الصارية عند ارتباط مُحفزات الحساسية مع IgE على غشائها. الحساسية المُفرطة المُتأخرة لمُسببات المرض أو المُثيرات مثل اللبلاب السام تقودها خلايا تائية مساعدة والخلايا المبتلعة الكبيرة.

7-51 الأجسام المُضادة في تشخيص الأمراض ومعالجتها

يُوفر الجهاز المناعي في الفقريات مجالات عدَّة من التأثيرات على المُعالجة الطبية للأمراض. من الأمثلة على ذلك، سنناقش زمر الدَّم وتأثيرها في عمليات نقل الدَّم، واستخدام الأجسام المُضادة وحيدة السلالة للتشخيص والمعالجة.

تدلّ زمر الدَّم على مولّدات الضِّد الموجودة على سطوح خلايا الدَّم الحمراء للشخص

إنَّ زمرة دم شخص ما تُحددها بعض مولّدات الضِّد الموجودة على سطوح خلايا الدَّم الحمراء. مولّدات الضِّد هذه ذات أهمية طبية؛ لأنها يجب أن تتطابق بين دم المُتبرِّع ودم المُتلقّي خلال عمليات نقل الدَّم.

زمر الدَّم *ABO*

تعلمت في الفصل الـ 12 عن الأساس الوراثي لزمر الدَّم *ABO* عند الإنسان. للمراجعة، هناك أليلات ثلاثة محتملة في موقع جيني واحد، هي: I^A، أو I^B أو i. الأنزيم الذي ينتج من نسخ هذه الأليلات وترجمتها يُضيف أو لا يضيف جزيء سكر لبروتين موجود على غشاء خلايا الدَّم الحمراء. الأليل I^A يُضيف جلاكتوزأمين، والأليل I^B يُضيف جلاكتوز، أما الأليل i فلا يُضيف أيّ سكر. يُوجد عند كلّ شخص زوج من الأليلات، لهذا يمكن للشخص الذي دمه A أن يحمل ($I^A I^A$ أو $I^A i$)، أما الشخص الذي دمه B فيحمل ($I^B I^B$ أو $I^B i$)، والذي دمه AB يحمل ($I^A I^B$)، والذي دمه O يحمل (ii).

يعمل مُعقَّد البروتين والسكر الموجود على سطح خلايا الدَّم الحمراء بوصفه مولِّد ضد، وتختلف مولّدات الضِّد هذه باختلاف السكر الموجود (أو غير الموجود، كما في زمرة الدَّم O). يتحمل الجهاز المناعي للشخص خلايا الدَّم الحمراء الخاصة به وما عليها من مولِّدات ضد، ولكنه يصنع أجسامًا مضادة لمولِّدات الضِّد المُختلفة، ما يُسبِّب تخثر أو تحلل خلايا الدَّم الحمراء الغريبة. ويبدو أنَّ الجسم المُضاد IgM يتم صنعه استجابة لسكر موجود على بكتيريا مُتعايشة في الأمعاء، ويلاحظ اختلاف السكر الأحادي على خلايا الدَّم الحمراء. فلا يتم صنع أجسام مضادة للسكر الموجود على خلايا الدَّم الحمراء للشَّخص ذاته.

العامل الرايزيسي *Rh factor*

هناك مولِّد ضدّ آخر مُهم موجود على خلايا الدَّم الحمراء، وهو مولِّد ضد Rh أو العامل الرايزيسي. وكما شرحنا في (الفصل الـ 12)، فإنَّ هذا البروتين يكون موجودًا (موجب العامل الرايزيسي) أو غير موجود (سالب العامل الرايزيسي) على سطوح خلايا الدم الحمراء. والشخص الذي يكون سالب العامل الرايزيسي، وينقل له دم موجب العامل الرايزيسي يُنتج أجسامًا مضادة ضد العامل الرايزيسي الغريب على خلايا الدَّم الحمراء المُقدمة له.

تحدث مضاعفات أخرى عندما تحمل أم دمها سالب العامل الرايزيسي بجنين دمه موجب العامل الرايزيسي، إذ يؤدي ذلك إلى ما يُعرف بتحلُّل الدَّم عند حديثي الولادة (الفصل الـ 12). المولود الأول لا يتأثر، ولكن بعد ولادته، واختلاط دمه مع دم الأم، يتعرض جهاز المناعة عند الأم للعامل الرَّايزيسي الموجب، ويتكون لديها أجسام مضادة، وخلايا ذاكرة من الخلايا البائية ضد العامل الرايزيسي الموجب. إذا حدث تعرض لدم الجنين، عند حدوث الحمل الثاني، فإنَّ الأجسام المُضادة IgG، التي تُفرزها خلايا الذاكرة عند تنشيطها، يُمكن أن تعبر المشيمة، وتُسبِّب تحطُّم خلايا الدَّم الحمراء للجنين.

يُحدد نوع زمرة الدَّم بالتَّخثر

يتمُّ فحص زمرة الدَّم باستغلال الأجسام المُضادة IgM الجارية في الدَّم، التي يُفرزها الجسم ضد نوع الدَّم الغريب، وليس ضد زمرة الدَّم للشخص نفسه. إذا خُلط دم من زمرة A مع مصل من شخص دمه B أو O، فإنَّ الأجسام المُضادة ضد مولِّد الضِّد A في الدَّم تُسبِّب تخثر خلايا الدَّم A. وهذا لا يحدث لو خلطنا دم A مع مصل من دم A أو مصل من دم AB.

في المقابل، إذا أضفنا مصلًا من شخص دمه سالب للعامل الرايزيسي إلى خلايا دم حمراء، فإنَّ تخثرها يعني أنَّ هذه الخلايا موجبة للعامل الرايزيسي. وبذلك يكون هذا الدَّم غير مناسب لنقله للمريض الذي دمه سالب للعامل الرايزيسي.

قبل عملية نقل الدَّم، تمنع معرفة زمرة الدَّم تحطُّم خلايا دم المريض إذا كانت غير مطابقة للدَّم المنقول، كما سيوضَّح لاحقًا. تمَّ التَّعرف إلى أكثر من 20 نوعًا من زمر الدَّم، إضافة إلى زمر الدم ABO والعامل الرايزيسي؛ ولكن مُعظمها نادر الوجود، هناك أشخاص معرضون "لعدم تطابق" زمر الدَّم الأخرى مع دمهم؛ لهذا يحتاجون إلى تخزين بعض دمهم الخاص قبل إجراء العملية- وهذا يُسمّى بنقل الدم الذَّاتي *Autologous blood donation*.

تنتج تفاعلات نقل الدَّم من نقل دم غير مُطابق

قبل اكتشاف طرق معرفة زمرة الدَّم في بداية القرن العشرين، كان نقل الدَّم هو الملجأ الأخير بسبب خطر الموت الذي يحدث نتيجة لتفاعلات نقل الدَّم. يحدث تفاعل نقل الـدَّم الآنـي عندما يتلقى شخص دمًـا ذا زمـرة غير مطابقة. بشكل نموذجي، وخلال 6 – 8 ساعات منذ بدء عملية النَّقل، يلاحظ تحلُّل هائل لخلايا الدَّم المنقول. إن سبب هذا التَّحلل هو ارتباط الجسم المُضاد IgM مع مولِّد الضِّد الغريب على خلايا الدَّم المنقولة وتفعيل النظام المتمم. وينتُج عن ذلك تشكُّل معقد الهجوم الغشائي على خلايا الدَّم الحمراء، ويحدث خلل أُسموزي يؤدي إلى تحلُّل خلايا الدَّم الحمراء.

الهيموجلوبين الذي يتحرر من الخلايا يتحول إلى جزيء يُسمّى البيليروبين *Bilirubin*، وهو سام للخلايا، ويُسبِّب أضرارًا بالغة للأعضاء، وبشكل خاص الكليتين. والعلاج الرئيس في هذه الحالة هو إيقاف عملية نقل الدم مُباشرة، وإعطاء كميات كبيرة من السوائل داخل الأوردة "لغسل" البيليروبين من الجسم.

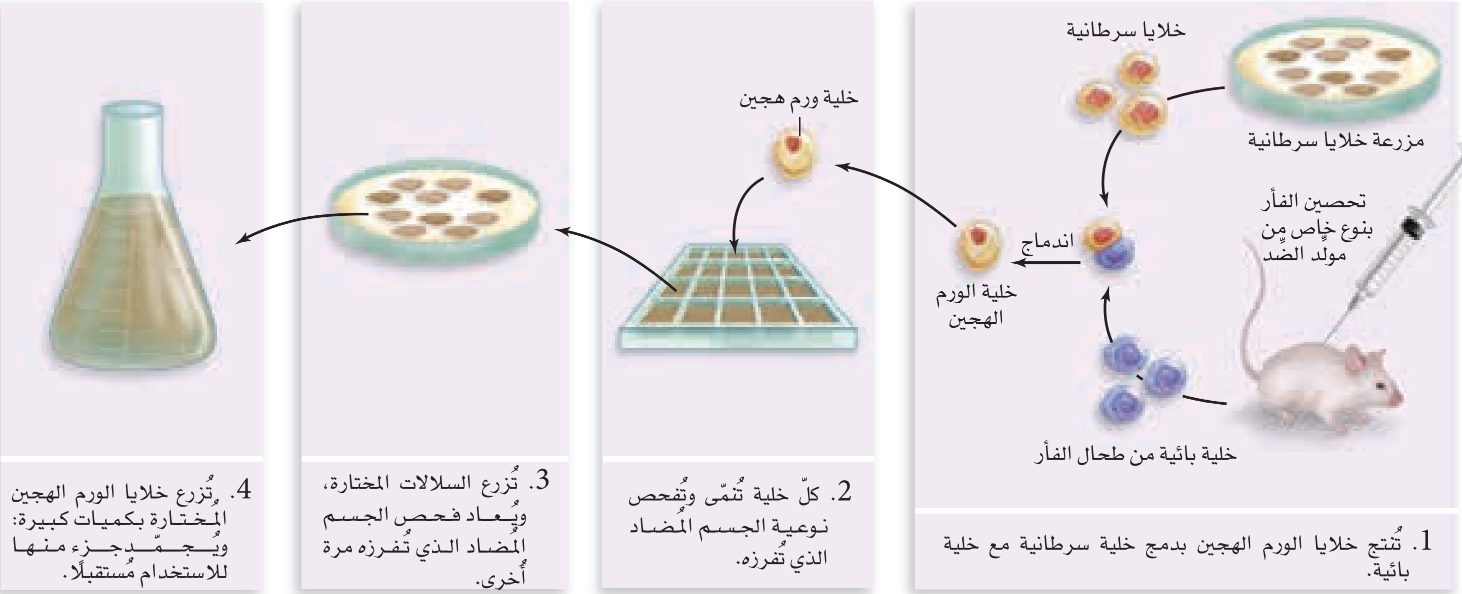
الأجسام المُضادة أحادية السلالة أداة ذات قيمة في التشخيص والعلاج

يمكن الحصول على الأجسام المضادة لمولد ضد معروف عن طريق العزل الكيميائي لمولد الضد، ومن ثم حقنه في حيوان مخبري (فقري). يسمح الحصول على الدم على فترات بعد الحقن مرات عدة بعزل الأجسام المضادة لمولد الضد هذا، الموجودة في مصل الدم. وحيث إن مولد الضد يمتلك أكثر من مُحدِّد مختلف، فإن الأجسام المضادة التي نحصل عليها بهذه الطريقة تُسمى أجسامًا مضادة متعددة السلالة *Polyclonal* حيث إنها تفرز من عدد من مستعمرات الخلايا اللمفية البائية التي تختص كلّ واحدة منها بمُحدِّد معين. إن طبيعة تعدد السلالة تقلل من حساسية هذه الأجسام المُضادة إلى المُحدِّدات، وهذا بدوره يؤدي الى التفاعل العرضي مع المُحدِّدات المتشابهة الموجودة على مولدات الضدّ المختلفة.

الأجسام المُضادة وحيدة السلالة Monoclonal antibodies، على خلاف ذلك، تكون متخصصة في محدد واحد فقط. لتحضير الأجسام المُضادة وحيدة السلالة يُحقن الحيوان – الفأر عادة – مرات عدة بمولد الضد، وبعد فترة من الزمن يُقتل. تُجمع الخلايا اللمفية البائية الخاصة بالمحدد من الطحال بعد ذلك. هذه الخلايا ستموت بعد وقت قليل، إلاّ أن استخدام طريقة وصفت للمرة الأولى عام 1975 حيث يتم من خلالها دمج الخلايا اللمفية مع خلايا سرطانية نخاعية متعددة. بهذه الطريقة نحافظ على هذه الخلايا. تمتلك الخلايا السرطانية النخاعية المتعددة خصائص الخلايا البلازمية جميعها، إلاّ أنها غير قادرة على إفراز الأجسام المضادة، لكن لديها القدرة على الانقسام للأبد. يُسمى ناتج اندماج الخلايا اللمفية البائية مع الخلايا السرطانية النخاعية المتعددة **الهجين النُّسيلي Clonal hybrid** أو **الورم الهجين Hybridoma**. هذه الخلايا قادرة على الانقسام للأبد، وإفراز الأجسام المضادة المتماثلة وحيدة السلالة بكميات كبيرة (الشكل 51-18).

الأجسام المُضادة وحيدة السلالة والفحوص التشخيصية

سمح توافر كميات كبيرة من الأجسام المُضادة وحيدة السلالة النقية بتطوير اختبارات مخبرية طبية دقيقة. تستخدم بعضُ فحوصات الحمل، مثلًا، الأجسامَ المُضادة وحيدة السلالة المُنتجة ضد هرمون HCG (الذي يُفرز في بداية الحمل). ويستخدم الفحص حبيبات بلاستيكية صغيرة جدًا مُغطاة بالهرمون HCG. يتمُّ تعريض هذه الحبيبات إلى أجسام مضادة لـHCG وعينة من بول المرأة المراد فحصها. إذا كان الهرمون HCG موجودًا في البول، فإنه سيمنع الأجسام المُضادة من الارتباط بالحبيبات المغطاة بالهرمون، وسيمنع تخثرها، ما يعني وجود الحمل اعتمادًا على وجود الهرمون HCG في البول (الشكل 51-19).



الشكل 51–18

إنتاج الأجسام المُضادة وحيدة السلالة. لهذه الأجسام المُضادة نوعية واحدة تُنتجها خلايا "الورم الهجين". تنتُج هذه الخلايا من اندماج خلية بائية مُتخصِّصة لنوع مُحدَّد من مُحدِّدات مولِّد الضِّد مع خلية سرطانية ما يعطي خلية بائية سرطانية، لا تفرز الأجسام المُضادة، لكنها تُعطي الخلود لناتج الاندماج. بعد إنتاج الخلية المُهجنة تُختبر الأجسام المُضادة الناتجة عن كلّ خلية مُهجنة لرؤية ما إذا كانت تُنتج أجسامًا مضادة نوعية ضد مولد ضد المرغوب فيه. كلّ خلية ورم هجين مُختارة تُنمى، وتُزرع بكميات كبيرة لإنتاج الأجسام المُضادة، ويُمكن تجميدها للاستخدام فيما بعد.

الشكل 51–19

استخدام الأجسام المُضادة وحيدة السلالة للكشف عن مولِّد الضِّد. هناك فحوص طبية عدة، مثل فحص الحمل، تستخدم الأجسام المُضادة وحيدة السلالة. يُربط مولِّد ضد مُحدَّد بكريات دقيقة من البوليسترين، ويتمُّ مزجها مع العينة المُراد فحصها، ويُضاف كذلك جسم مضاد وحيد السلالة خاص بمولِّد الضِّد المُستخدم. إن لم يكن هناك مولِّدات ضد في العينة، فإنَّ الأجسام المُضادة سوف تُخثِّر الكريات الدقيقة. إذا كان هناك مولِّدات ضد في العينة، فإنها سوف ترتبط بالأجسام المُضادة، ولن يتم تخثُّرُ الكريات الدقيقة، وهذا يدل على وجود الحمل.

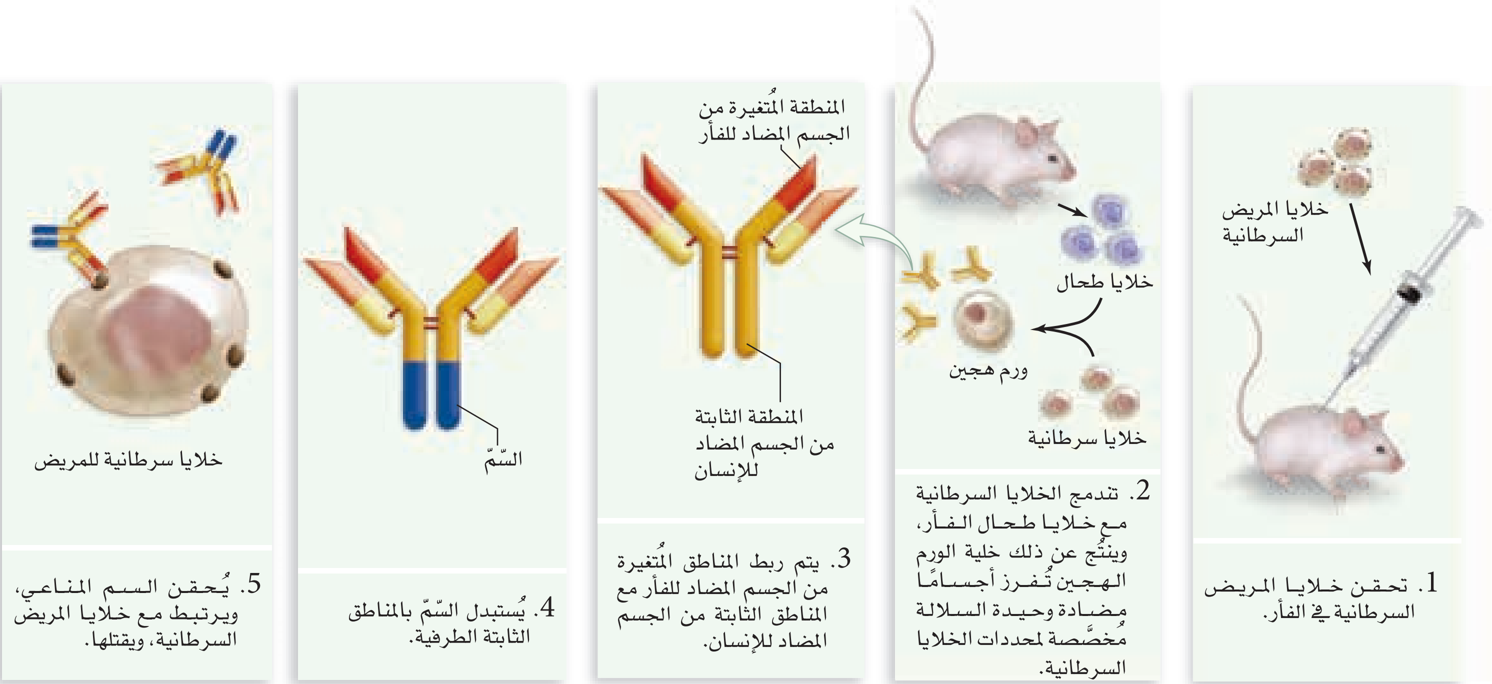
استقصاء

كيف يُمكن معرفة ما إذا كانت عينة البول تحوي كميات كبيرة من الهرمون HCG من خلال اختبار التَّخثُّر؟

مُتلازمة نقص المناعة المكتسبة (الإيدز). يتميز هذا المرض جزئيًّا بتحطُّم الخلايا التائية المُساعدة. يمكِن مُراقبة تطوّره بفحص فعالية خلايا الدَّم البيضاء للمريض عن طريق الأجسام المُضادة وحيدة السلالة ضد CD4، وهو مُؤشر موجود على سطوح الخلايا التائية المساعدة، وبذلك يُمكن الاستدلال على نقص أعداد هذه الخلايا.

الأجسام المُضادة وحيدة السلالة ومعالجة السرطان

يُوظف العلماء تقنيات عدَّة لقتل الخلايا السرطانية عند الأشخاص الذين تطور لديهم السرطان. من هذه التِّقنيات، إنتاج أجسام مضادة وحيدة السلالة خاصة للخلايا السرطانية المعزولة من المريض، وربط هذه الأجسام المُضادة بسُمٍّ، ثُمَّ حقن هذا **السم المناعي Immunotoxin** بالمريض. إنَّ الأقسام المُتغيرة



الشكل 51–20

إنتاج السموم المناعية. تُصنّع الأجسام المُضادة السامة لسرطان مُحدَّد عن طريق ربط القسم المُتغير من الجسم الكروي المناعي للفأر بجزء من القسم الثابت للجزء الكروي المناعي للإنسان، ومع سمّ مثبط لإنتاج البروتين. إن عدم وجود منطقة F_c كاملة يمنع الجسم المُضاد السام من الارتباط مع الخلايا غير المُستهدفة التي تمتلك مستقبلات F_c.

من الأجسام المُضادة توجه ارتباطها بالخلايا السرطانية فقط، ما يدخل السم المرتبط إلى الخلية السرطانية عن طريق الابتلاع المعتمد على المستقبل. فيقتل السمُّ الخليةَ السرطانية.

يتمُّ الحصول على الأجسام المُضادة ضد خلايا الإنسان السرطانية من نوع آخر، مثل الفأر، لكنها تستحث الاستجابة المناعية عند الشخص الذي صُمِّمت لمساعدته. من خلال تقنيات البيولوجيا الجزيئية، يُمكن تصميم السموم المناعية، بحيث يكون للجزيء الكروي المناعي للفأر أقسام متغيرة تتعرَّف إلى الخلايا السرطانية، وترتبط مع المناطق الثابتة للأجسام المُضادة في الإنسان. السّمُّ بدوره، يتم ربطه بالقسم الثابت من الجسم المُضاد في الإنسان (الشكل 51-20). ومن المُستبعد أن تحثّ هذه الأجسام المُضادة استجابة مناعية. إنَّ التَّجارب الطبية على مرضى سرطان مثل اللوكيميا والليمفوما أظهرت نتائج مُشجعة، وهناك تجارب يتمُّ تصميمها لتحسين فعالية هذه السموم المناعية وأمانها.

إنَّ وجود أجسام مضادة في مصل الدَّم مُختلفة عن زمرة الدَّم للشخص نفسه جعلت من عمليات نقل الدَّم مخاطرة، وأحيانًا قاتلة في الماضي. أدى تصنيف زمر الدَّم لتوفير الأمان خلال عمليات نقل الدَّم، وسمح بالمعالجة الفورية للأطفال ذوي العامل الرايزيسي الموجب المولودين لأمهات ذوات عامل رايزيسي سالب. تطوُّر تقنيات الورم الخلطي سمح بإنتاج كميات كبيرة من الأجسام المُضادة وحيدة السلالة لتُستخدم في تشخيص الأمراض، ومعالجة الأورام.

8-51 مُسببات المرض التي تتهرَّب من جهاز المناعة

حتى يُثبِّت مُسبِّب المرض نفسه في جسم العائل، فإنَّه يُسبِّب عدوى فعَّالة، بحيث يستطيع أن يتكاثر، ويجب على هذا المُسبِّب أن يتهرب أو يراوغ كلًّا من المناعة اللانوعية والنوعية لجهاز المناعة. هناك مُسببات مرض عدة يُمكنها أن تتلاعب بشكل مولّدات الضِّد على سطحها، بحيث لا يتم التَّعرف إليها. في هذه الحالة، فإنَّ الاستجابة المناعية تنتخب مسببات المرض المُتحولة، التي بقيت حية، واستمرت في التَّسبُّب في العدوى. هناك مُسببات مرض أخرى تستنبط، ببساطة، طرقًا للتَّهرب من التَّحطيم الخلوي. والعدوى بمُسبِّبات أخرى يُمكن أن تُسبِّب موت خلايا جهاز المناعة.

تُغيِّر كثير من مُسببات المرض مولّدات الضِّد السطحية لتفادي كشفها من قبل جهاز المناعة

قد يكون فيروس الإنفلونزا من أكبر الأمثلة عالميًّا على مخلوق أو فيروس يُغيِّر مولِّدات الضد السَّطحية الخاصة به؛ ولهذا يتفادى التَّعرف إليه من قبل جهاز المناعة، أو القضاء عليه. وبسبب قابلية هذا الفيروس للتَّغير، يُنصَح بالتَّحصين ضد الإنفلونزا سنويًّا.

البروتينان الموجودان على سطح غلاف فيروس الإنفلونزا، وكذلك على سطوح الخلايا المُصابة بهذا الفيروس هما هيماجلوتينين (HA) ونيورأمينيديز (NA). ولأنَّ هذا الفيروس يمتلك جزيء RNA بوصفه مادة وراثية، فإنَّه يتضاعف عن طريق أنزيمات RNA فيروسية تفتقر للقدرة على إعادة التَّدقيق والتَّصحيح. نتيجة لذلك، فإنَّ الطفرات تتراكم مع مرور الوقت، بما فيها الطفرات النُّقطية لجيني HA و NA. ويُسمّى هذا **انجراف مولِّد الضِّد Antigen drift**.

والأكثر درامية والأندر حدوثًا، هو أن تخضع بروتينات NA و HA **لتغير (تحول) مولِّد الضِّد Antigen shift**، وهو الظهور المُفاجئ لأنواع فرعية من فيروس الإنفلونزا يظهر فيها بروتين HA أو NA (أو كلاهما) بشكل مُختلف تمامًا. مثل هذا التَّغير يجعل الناس أكثر عرضة للعدوى. يعمل التَّحصين بمطاعيم جديدة يتمُّ تصنيعها كلّ سنة باستخدام سلالات حديثة من الفيروس، على تكوين مناعة لدى البشر قبل العدوى بهذه السلالات الجديدة من هذا الفيروس.

إن تحول مولِّد الضِّد، ونقصان المناعة، هما سبب الاهتمام "بإنفلونزا الطيور" حديثًا. هذا النوع الفرعي من الإنفلونزا الذي يُسبِّب الإنفلونزا للطيور، الذي يوصف بـ H5N1، هو نوع من إنفلونزا الطيور الذي لا يمتلك الإنسان مناعة ضدّه. ليس هناك دليل لغاية الآن، على أنَّ هناك أشخاصًا أُصيبوا بالفيروس H5N1 إلا من خلال الاتصال بالطيور.

هناك كثير من مُسببات المرض يُمكنها أن تُغيِّر مولِّدات الضد السطحية لها، لتتفادى التحطيم من قبل جهاز المناعة. ومثال آخر، كلّ سنة، هناك نحو مليون شخص، تحت سن الخامسة مُعظمهم من الأطفال الأفارقة، يموتون بسبب الملاريا. هذا المرض الذي تحدثنا عنه في (الفصل الـ 29)، يُسبِّبه الطُّفيل الأولي البلازموديوم *Plasmodium* الذي ينتقل عندما تلسع بعوضة الأنوفيليس *Anopheles* المُصابة الإنسان. لهذه البعوضة مراحل عدة في دورة حياتها تختفي عن جهاز المناعة بالتناوب داخل خلايا الكبد، وخلايا الدَّم الحمراء للمُصاب. إضافة إلى أنَّ هذا الطُّفيل يُمكنه تبديل بعض بروتيناته السطحية خلال بعض المراحل من حياته. إنَّ الاستخدام المُستمر لبعض الأدوية المُضادة للبلازموديوم أدى لنشوء سلالات مُقاومة لهذه الأدوية. والعمل جارٍ لتطوير مطاعيم تحثّ مناعة ذات فعالية لبعض مراحل حياة الطُّفيل، وتحثّ الجهاز المناعي للتَّخلص من البلازموديوم.

استقصاء ؟

لماذا استطعنا القضاء على فيروس الجُدري باستخدام المطاعيم، في حين لم نتمكن من القضاء على الإنفلونزا؟

تطورت عند البكتيريا آليات عدة للتَّهرب من الهجوم المناعي

السالمونيلا تايفيميوريوم *Salmonella typhimurium*، مُسبِّبٌ شائع للتَّسمم الغذائي، ويُمكنها التناوب بإظهار نوعين مُختلفين من بروتينات الأسواط؛ لأن الأجسام المُضادة المُصنعة لنوع منهما لا تستطيع التَّعرف إلى البروتين الآخر، ولهذا لا تستطيع حثّ عملية بلعمة البكتيريا.

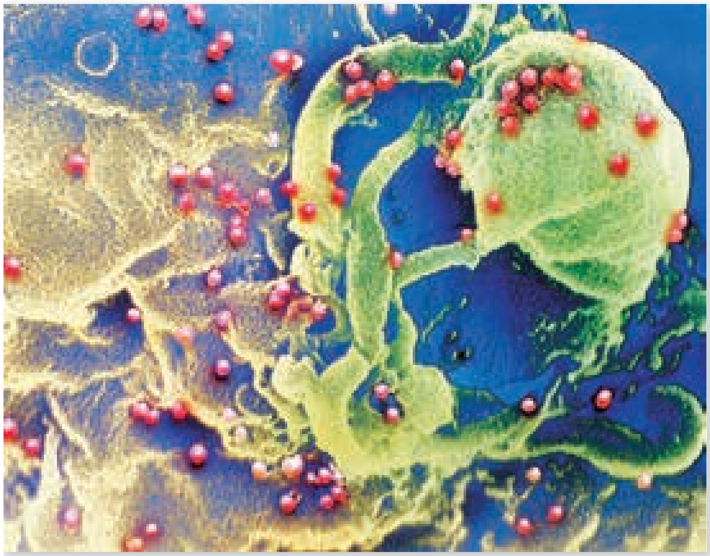
عندما تبتلع الخلايا المبتلِعة الكبيرة بكتيريا التَّدرُّن الرئوي *Mycobacterium tuberculosis*، فإنَّ هذه البكتيريا تُثبِّط اندماج الأجسام المبتلِعة مع الأجسام الحالة. لهذا، يُمكن لهذه البكتيريا أن تتكاثر بنجاح داخل الخلايا المبتلِعة الكبيرة.

هناك أنواع أُخرى من البكتيريا التي تستطيع اختراق السطوح المُخاطية مثل بكتيريا *Neisseria meningitides* أو *Neisseria gonorrhea*، ثم تُفرز أنزيمات هاضمة تحطِّم الأجسام المُضادة IgA التي تحمي السطوح المُخاطية. تمنع المحفظة الخارجية لسلالات شديدة العدوى من البكتيريا ارتباط البروتين C3b الذي يحثّ البلعمة، ما يُبطئ الاستجابة البلعمية. ولأنَّ البكتيريا تُوظف أيًّا من هذه الآليات لتنجو، فإنَّ الاستجابة المناعية تعمل بوصفها ضغطًا انتخابيًّا يُفضل تطور مثل هذه الآليات.

يقتل فيروس الإيدز الخلايا التائية المُساعدة ويثبط المناعة

من الآليات المُستخدمة لهزم جهاز مناعة الفقريات مُهاجمةُ الجهاز المناعي التَّكيُّفي ذاته. تؤدي الخلايا التائية المساعدة $CD4^+$ دورًا رئيسًا في نشاط الجهاز المناعي: فالمحركات الخلوية التي تُفرزها تُؤثر بشكل مُباشر وغير مُباشر في نشاط خلايا المناعة الأُخرى جميعها.

يشنّ فيروس مرض **نقص المناعة عند الإنسان HIV** و**Human immunodeficiency virus**، هجوما مُباشرًا على الخلايا التائية المُساعدة (الفصل الـ 27). فهو يرتبط مع بروتين CD4 الموجود على هذه الخلايا، ويُوظف هذه البروتينات لتفعيل دخول الفيروس داخل هذه الخلايا. (يُصيب الفيروس الخلايا وحيدة النوى أيضًا؛ لأنها تمتلك بروتين CD4 أيضًا). تموت الخلايا المُصابة بالفيروس HIV بعد أن تخرج الفيروسات التي تكاثرت بداخلها والتي بدورها تُصيب خلايا $CD4^+$ أخرى (الشكل 51-21). ومع مرور الوقت، يقلّ عدد الخلايا التائية المُساعدة عند الشخص المُصاب.



الشكل 51-21

HIV، الفيروس المُسبِّب للإيدز. الفيروسات المُنطلقة من خلايا تائية مساعدة $CD4^+$ تنتشر إلى الخلايا المساعدة المُجاورة، فتصيبها أيضًا. الفيروس الذي يظهر باللّون الأحمر في هذه الصورة المأخوذة عن طريق المجهر الإلكتروني الماسح، صغيرة جدًا؛ نحو 200 مليون فيروس يمكن أن تستقر في مساحة تساوي مساحة النقطة في آخر هذه الجملة.

يُعدّ الشخص مصابًا **بالإيدز AIDS** عندما تقل أعداد الخلايا التائية المُساعدة بشكل كبير، ما يُسبِّب زيادة العدوى بفعل مُسبِّبات المرض الانتهازية، والأمراض الأخرى.

تطور العدوى بفيروس *HIV*

يسيطر جهاز المناعة بشكل مبدئي على العدوى بفيروس HIV بإنتاج أجسام مضادة للفيروس، وبالقضاء على الخلايا المُصابة بالفيروس عن طريق الخلايا التائية السامة. يبقى مستوى فيروس HIV ثابتًا في الدَّم مدة من الوقت، ولا يحصل نقص كبير في أعداد الخلايا التائية المُساعدة.

عندما يتكاثر الفيروس في الخلايا التائية المُساعدة، فإنه يقتلها بسرعة، في حين تستمر بعض الخلايا الأخرى في الانقسام استجابة لمولِّد الضِّد. ولكن في النهاية، يقتل فيروس HIV عددًا من الخلايا التائية المُساعدة أكبر من العدد الذي يتولد من الانقسام. تُسبِّب بروتينات فيروس HIV أيضًا نقصًا في إشهار بروتينات معقد التوافق النَّسيجي1- على الخلايا المُصابة، بحيث يُصبح التَّعرف إلى هذه الخلايا وقتلها من قِبَل الخلايا التائية السامة قليلًا جدًا.

أخيرًا، ولأنَّ فيروس الإيدز من الفيروسات الرَّاجعة (انظر الفصل الـ 27)، فإنَّه يستطيع إدخال نفسه في المحتوى الوراثي للخلايا المُصابة، ويقوم بالاختباء هناك بشكل خفيّ. عندما تنقسم أيّ من هذه الخلايا، فإنَّ المادة الوراثية للفيروس تكون موجودة في الخلايا المُتولِّدة جميعها، ويُمكن لها أن تبدأ بإنتاج الفيروس في أي وقت.

إنَّ التَّأثير المُشترك لهذه الاستجابات للعدوى بفيروس الإيدز HIV هو هزيمة جهاز مناعة الإنسان. ودون حماية ضد العدوى، فإنَّ أي عدوى قد تكون قاتلة. والموت بسبب السرطان يُصبح محتملًا. في الواقع، تمَّ اكتشاف الإيدز بوصفه مرضًا عند موت رجال كثيرين يافعين "كانوا أصحاء" بسبب *Pneumocystis jiroveci* المسببة لذات الرئة، وهو مرض يُصيب الأشخاص المصابين بتثبيط المناعة، أو بسبب سرطان كابوسي يُعدّ من السرطانات النادرة.

الأثر الإنساني لفيروس الإيدز *HIV*

مع أنَّ **فيروس HIV** اكتشف أخيرًا، إلا أنَّ الإيدز يُعدّ حاليًّا من أخطر الأمراض في تاريخ الإنسان. يُقدَّر أنَّ هناك ما بين 35 و 42 مليون شخص يعيشون حاليًّا مع مرض الإيدز، والعدد الأكبر منهم يقطنون في المناطق شبه الصحراوية من إفريقيا (25 مليون شخص)، يتبع ذلك جنوب شرق آسيا (نحو 6.5 ملايين شخص).

في نهاية عام 2004، مات 514 ألف شخص تقريبًا بسبب الإيدز في الولايات المتحدة وحدها. إنَّ مُعدَّل الوفاة بالإيدز قريب من 100%. ولم يُسجل لغاية الآن أي شخص أُصيب بأعراض المرض، وبقي على قيد الحياة أكثر من سنوات عدة دون علاج. والمرض ليس شديد العدوى فقط؛ ولكنه ينتقل من شخص إلى آخر من خلال انتقال سوائل الجسم، وعلى وجه الخصوص الدَّم والسائل المنوي.

طوَّرت مُسببات المرض طرقًا عدّة استطاعت من خلالها تجنُّب أثر جهاز المناعة.

كثير من مُسبِّبات المرض، مثل فيروس الإنفلونزا، يُمكنها أن تُغيِّر المُحدِّدات على سطحها لتجنُّب التَّعرف إليها من قِبَل المناعة النوعية. هناك مُسبِّبات مرض أُخرى، مثل فيروس الإيدز، تُصيب الخلايا التائية المساعدة، وتدمرها، وببساطة تُسبِّب الشَّلل لجهاز المناعة.

مراجعة المفاهيم

1-51 الجلد: خط الدفاع المناعي الأول.

يُدافع الجلد عن الجسم بحاجز غير نفاذ تقريبًا مدعم بأسلحة كيميائية على سطحه.

- الزيوت وغدد العرق تعطي سطح الجلد حموضة 3 – 5 درجات، وهذه تُثبِّط نمو كثير من مُسبِّبات المرض من المخلوقات الدقيقة.
- يحوي العرق أيضًا أنزيمات الليسوزايم الهاضمة.
- الجلد مأوى لكثير من المخلوقات المُتعايشة، مثل البكتيريا غير الضّارة والفطريات التي تُنافس البكتيريا الضارة.
- تحتوي الخلايا الطلائية لكلٍّ من الأجهزة: الهضمي، والتنفسي، والبولي التناسلي خلايا تُفرز المُخاط الذي يُشكِّل مصيدة للأحياء الدَّقيقة.

2-51 المناعة اللانوعية: خط الدِّفاع المناعي الثاني

يُوظف الجسم مجموعة من الدِّفاعات الخلوية والكيميائية اللانوعية التي تستجيب لأي عدوى ميكروبية.

- ثلاثة أنواع من خلايا الدَّم البيضاء ذات علاقة بالمناعة اللانوعية، هي: المبتلِعة الكبيرة، والخلايا المتعادلة، والقاتلات الطبيعية (الشكل 51-2).
- القاتلات الطبيعية تقتل بعمل ثقوب صغيرة في غشاء الخلية الهدف عن طريق بروتينات ثاقبة، وبإفراز أنزيمات خارجية تدخل من الثقوب، وتحثّ الموت الخلوي المبرمج.
- تُوظف الاستجابة الالتهابية الهستامين الذي يزيد من تدفق الدَّم، ويزيد كذلك من نفاذية الشعيرات الدَّموية (الشكل 51-3).
- يؤدي الطور الحاد من الاستجابة إلى الحمى، التي تُساعد على نشاط البلعمة، وتعيق نموّ الميكروبات.
- تُحدث بروتينات النظام المتمم ثقوبًا في الخلايا الغازية، وتُغلف العامل المُمرض ببروتينات C_3b، وتؤشّر على الخلية للتَّحطيم (الشكل 51-4).
- يمنع الإنترفيرون العدوى الفيروسية بحثّ تحطُّم RNA.

3-51 الاستجابة المناعية النَّوعية: خط الدِّفاع المناعي الثالث

إن اشتغال جنَر بالجُدري، وباستور بكوليرا الطيور، أدى إلى فكرة أنه؛ إذا تعرَّض الشخص للمرض، فإنه لن يمرض إذا تعرض للمرض نفسه لاحقًا.

- تستثير مولِّدات الضِّد الاستجابة المناعية الخلوية (الشكل 51-5).
- لدى الخلايا الليمفية مُستقبلات على سطوحها يُمكنها أن تُميِّز مولدات الضِّد، وتوجه الاستجابة المناعية النوعية (الشكل 51-6).
- عندما ترتبط خلية ليمفية ساذجة مع مولِّد ضد غريب، فإنها تنقسم، وتعطي سلالة من الخلايا النَّشطة وخلايا الذاكرة (الاختيار السلالي).
- المناعة السائلة هي إنتاج بروتينات كروية مناعية من الخلايا البائية.
- تُوظِّف المناعة الخلوية الخلايا التائية التي تُنظِّم الاستجابة المناعية لخلايا أُخرى، أو تهاجم بشكل مُباشر.
- يُمكن أن تكون المناعة إيجابية، بسبب العدوى بعامل ممرض، أو سلبية، عن طريق الأجسام المُضادة من مصدر آخر تدخل الجسم.
- أصل الخلايا المناعية خلايا جذعية من نخاع العظم (الشكل 51-7).
- تشمل أعضاء جهاز المناعة الأعضاء الليمفية: الأولية، والثانوية (الشكل 51-8).
- تتعرف الخلايا البائية إلى أي مُحدِّد، أما الخلايا التائية فتتعرف إلى بروتينات مُعقد التوافق النسيجي المُرتبط بسلسلة ببتيدية.
- تُحطِّم الخلايا الليمفية التي من المُحتمل أن ترتبط بمولِّدات الضِّد الذاتية قبل أن تنطلق إلى الأعضاء الليمفية الثانوية (الشكل 51-8).

4-51 الخلايا التائية: المناعة الخلوية

تتميز الخلايا التائية بعلامات على سطوحها، ولديها القدرة على التَّعرف إلى مؤشرات مُعقد التوافق النَّسيجي، ولها دور عند تنشيطها (الجدول 51-2).

- تتخلص الخلايا التائية السامة من الخلايا المُصابة، وتُفرز الخلايا التائية المُساعدة المحركات الخلوية.
- يتألف مُعقد التوافق النَّسيجي من بروتينات سكرية سطحية، ويُشفر لهذه البروتينات جينات مولِّدات ضد خلايا الدَّم البيضاء عند الإنسان (HLA).
- بروتينات مُعقَّد التوافق النسيجي – 1 موجودة على كلّ خلية ذات نواة، أما بروتينات مُعقَّد التوافق النَّسيجي – 2 فتوجد على الخلايا المُشهرة لمولِّدات الضِّد فقط.
- تتعرف الخلايا التائية السامة إلى الخلايا المُصابة بالفيروسات والخلايا السرطانية، وتقضي على هذه الخلايا بطريقة مُشابهة لطريقة القاتلات الطبيعية (الشكل 51-9).
- تُفرز الخلايا التائية المُساعدة محركات خلوية استجابة لوجود مولد ضدٍّ غريب عن الجسم، وتحث كلًّا من الاستجابة المناعية الخلوية والسائلة.
- تستجيب الخلايا التائية المُساعدة لمولِّدات الضِّد الغريبة التي تقدمها الخلايا المُشهرة لمولِّدات الضِّد، أو الخلايا البائية.
- الخلايا التائية السامة والخلايا التائية المُساعدة تُنتج خلايا مستجيبة وأخرى ذاكرة.
- الخلايا التائية هي الخلايا الرئيسة التي توظف رفض الأعضاء المنقولة.

5-51 الخلايا البائية: المناعة السائلة وإنتاج الأجسام المُضادة

تبدأ المناعة السائلة عندما تبدأ الخلايا البائية الساذجة بمقابلة مولِّدات الضد داخل الأعضاء الليمفية الثانوية، وتنتهي بإنتاج البروتينات الكروية المناعية.

- تتنشَّط الخلايا البائية عند ارتباط الجزيء الكروي المناعي الذي على سطحها مع مُحدِّد ما لمولِّد الضِّد، واستقبال الإشارات اللازمة.
- الخلايا البائية المُنشَّطة تُعطي خلايا بلازمية، وخلايا ذاكرة.
- يتألف الجزيء الكروي المناعي من سلسلتين خفيفتين، وسلسلتين ثقيلتين أطول من عديد الببتيد (الشكل 51-12).
- إن موقع الارتباط بمولِّد الضِّد على الجسم المُضاد شقّ في منطقة Fab على الجزيء الكروي المناعي.
- يُمكن للأجسام المُضادة أن تُخثِّر، أو تُرسِّب، أو تشلّ مولِّدات الضِّد (الشكل 51-13).
- لكلٍّ من المجموعات الخمس من الأجسام المُضادة وظيفة مُختلفة (الجدول 51-3).
- ينشأ تنوع البروتينات الكروية المناعية من إعادة ترتيب المادة الوراثية DNA (الشكل 51-14).
- تُشبه مُستقبلات الخلايا التائية منطقة Fab من الجزيء الكروي المناعي. وسبب تنوعها كذلك إعادة ترتيب المادة الوراثية DNA (الشكل 51-15).
- التَّعرض الثاني للعامل المُسبِّب للمرض ينتج منه استجابة مناعية أسرع وأقوى بسبب وجود خلايا الذاكرة (الشكل 51-16).

6-51 المناعة الذَّاتية وفرط الحساسية

قد يكون جهاز المناعة سبب المرض بسبب الاستجابات غير المُناسبة لمولِّدات ضد الذَّات، أو الاستجابة المناعية المبالغ فيها لمولِّدات الضِّد الغريبة.

- يُدعى قبول الخلايا الذَّاتية التَّحمل المناعي.
- المناعة الذاتية سببها فشل عملية التَّحمل المناعي.
- فرط الحساسية الآنية سببه إنتاج كميات كبيرة من الجسم المُضاد IgE. يحث ارتباط مُسبِّب الحساسية مع الجسم المُضاد IgE إفراز الهستامين (الشكل 51-17).
- فرط الحساسية استجابة حادة، سببها الالتهاب السريع، وإنتاج وسائط كيميائية.
- فرط الحساسية المُتأخرة تقوم به الخلايا التائية المُساعدة، والخلايا المبتلعة الكبيرة. وتظهر الأعراض بعد 48 ساعة تقريبًا من التَّعرض الثاني.

7-51 الأجسام المُضادة في تشخيص الأمراض ومعالجتها

تُستخدم الجزيئات المناعية لمعالجة الأمراض وتشخيصها.

- يُمكن استخدام مولِّدات الضِّد لمُطابقة مولِّدات ضد المتبرع مع مولدات ضد المريض عند زراعة الأنسجة.
- تُظهر الأجسام المُضادة وحيدة السلالة تخصصًا لمُحدِّد واحد فقط، ويُمكن استخدامها في كثير من الفحوصات، وفي عمل السموم المناعية.

8-51 مُسببات المرض التي تتهرب من جهاز المناعة

حتى تُسبِّب المرض، يجب على مُسببات المرض أن تتهرب من المناعة النوعية والمناعات اللانوعية.

- يُبدي عدد من مُسببات المرض انجراف مولِّد الضِّد، وتغيرًا بمولِّد الضِّد، فتُغير بذلك مولِّدات الضد السطحية لها لتجنُّب مُلاحظتها من قبل جهاز المناعة.
- طوَّرت بعض البكتيريا آليات لتجنُّب هجوم جهاز المناعة بتثبيط العمليات الخلوية الطبيعية.
- يقتل فيروس الإيدز HIV الخلايا التائية المُساعدة، ويُسبِّب تثبيط جهاز المناعة.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. بدأتَ وظيفة جديدة في مختبر أبحاث. وتُشير الإرشادات المخبرية إلى أن عليك فحص يديك من أيّ جرح في الجلد قبل البدء في التَّعامل مع العوامل المُعدية. السبب هو أن البشرة تمنع العدوى الميكروبية عن طريق:
   أ. جعل بيئة سطح الجلد حمضية.
   ب. إفراز أنزيم اللايسوزايم الذي يهاجم البكتيريا.
   ج. إفراز مُخاط لمحاصرة المخلوقات الدقيقة.
   د. كلّ ما ذكر.
2. الخلايا التي تستهدِف خلايا الجسم المُصابة بالفيروسات، وتقتلها هي:
   أ. المبتلعة الكبيرة. ب. القاتلات الطبيعية.
   ج. وحيدات النوى. د. المُتعادلة.
3. الأشكال الموجودة على الخلايا الغازية التي يتعرف إليها جهاز المناعة هي:
   أ. مولّدات الضِّد. ب. الإنترلوكين.
   ج. الأجسام المُضادة. د. الخلايا الليمفية.
4. الذي يعمل "بوصفه إشارات تحذيرية" لتنشيط جهاز المناعة بتنشيط الخلايا التائية المُساعدة هو:
   أ. الخلايا البائية. ب. الإنترلوكين – 1.
   ج. بروتينات النظام المتمم. د. الهستامين.
5. تُستدعى الخلايا التائية السامة بفعل:
   أ. وجود الهستامين. ب. وجود الإنترلوكين – 1.
   ج. وجود الإنترلوكين – 2. د. الإنترفيرون.
6. الاستجابة الأولية للميكروبات الغازية تتضمن ________، والاستجابة المناعية الثانوية تتضمن: ________
   أ. IgG / IgA. ب. IgM / IgE.
   ج. IgE / هستامين. د. IgM / IgG.
7. يستطيع جسمك أن يُميِّز بين ملايين مولّدات الضِّد المُختلفة عن طريق:
   أ. مئات عدة من جينات البروتينات الكروية المناعية يُمكن إعادة ترتيبها، أو يُمكن أن يحصل لها طفرات لتكوين ملايين من أنواع الأجسام المُضادة.
   ب. هناك ملايين عدة من جينات الأجسام المُضادة المُختلفة.
   ج. مئات عدة من جينات البروتينات الكروية المناعية يحصل لها تغيّر في مولِّد الضِّد.
   د. كلّ خلية بائية تمتلك مجموعة مُختلفة من جينات البروتينات الكروية المناعية، لهذا فإنَّ تحفيز خلية بائية مُختلفة يُنتج نوعًا مُختلفًا من الأجسام المُضادة.
8. إذا كانت زمرة دمك AB، فمن المتوقع أن:
   أ. يتخثر دمك من الأجسام المُضادة لمولِّد الضِّد A فقط.
   ب. يتخثر دمك من الأجسام المُضادة لمولِّد الضِّد B فقط.
   ج. يتخثر دمك من الأجسام المُضادة لمولدي الضِّد؛ A و B.
   د. لا يتخثر دمك من أي من الأجسام المُضادة لمولِّد الضِّد A أو B.
9. فيروس الإيدز HIV خطر جدًا؛ لأنه يهاجم:
   أ. الخلايا التي تحمل مستقبلات $CD4^+$.
   ب. الخلايا التائية المُساعدة.
   ج. 60–80% من الخلايا التائية التي تجري في الجسم.
   د. كل ما ذكر.
10. تُسمّى الأمراض التي لا يتعرف فيها جهاز المناعة إلى بروتينات مُعقد التوافق النَّسيجي الخاص به:
    أ. الحساسية. ب. أمراض المناعة الذاتية.
    ج. فرط الحساسية الآنية. د. فرط الحساسية المُتأخرة.
11. افترض أنك تعرضتَ لجرح من الورق وأنت تدرس. فإن الاستجابة التي ستحدث في آخر الأمر هي:
    أ. تفرز الخلايا المُتضررة الهستامين.
    ب. تدخل البكتيريا إلى الجرح.
    ج. يتم تنشيط الخلايا التائية المُساعدة.
    د. تبتلع الخلايا المبتلعة الكبيرة البكتيريا.
12. إذا أردت أن تُعالج الحساسية بالهندسة الوراثية للأجسام المضادة، بحيث تربط، وتشلّ الأجسام المُضادة المُسبِّبة للحساسية، فإنك ستستهدف:
    أ. IgG. ب. IgA.
    ج. IgE. د. IgD.
13. لسنا محصنين ضد فيروس الإنفلونزا؛ لأنها:
    أ. تهاجم الخلايا التائية المُساعدة فقط، وبذلك تثبط جهاز المناعة.
    ب. تغير بروتيناتها السطحية، وتتجنب أن يتم التَّعرف إليها.
    ج. في الواقع لا تستثير استجابة مناعية؛ لأن الإنفلونزا استجابة التهابية.
    د. صغيرة جدًا لتعمل بوصفها مولِّدات ضد.
14. لنفترض أنَّه تمَّ اكتشاف مرض جديد يثبط جهاز المناعة. فإن الذي يُوضِّح أنَّ المرض يؤثر بشكل خاص في الخلايا البائية، وليس الخلايا التائية المُساعدة، أو الخلايا التائية السامة، هو انخفاض:
    أ. مستوى إنتاج الإنترلوكين – 2. ب. مستوى إنتاج الإنترفيرون.
    ج. أعداد الخلايا البلازمية. د. مستوى إنتاج الإنترلوكين – 1.
15. إذا أردت تصميم خلية صناعية تحمل الدواء بشكل آمن إلى داخل الجسم، فإن الجزيء الذي عليك أن تقلده لتردع جهاز المناعة هو:
    أ. بروتينات مُعقَّد التوافق النَّسيجي– 1.
    ب. الإنترلوكين – 1.
    ج. مولِّد الضِّد.
    د. البروتينات المتممة.

أسئلة تحدٍّ

1. استلمتَ وظيفة في قسم تسويق مستحضرات التَّجميل في شركة. وبسبب المُنافسة، قام نائب المدير بالإعلان عن مرطب للجلد له تأثير مُنشِّط لجهاز المناعة. السائل مصنوع من إفرازات نباتية تعطي سوائل قلوية جدًا. اشرح كيف يُمكنك تسويق هذا المُنتج بوصفه منشطًا لجهاز المناعة.
2. قامت القطة التي تربيها بخدش بشرة صديقك. أصبح الجلد محمرًّا وحارًا ومؤلمًا عند لمسه، وصديقك يعتقد أنه التقط نوعًا من العدوى. لتفادي غضبه (لأنه لا يُحب القطط!)، تُحاول أن تخبره عن أنشطة جهاز المناعة اللانوعية. اشرح ماذا حدث لجلده بالضبط؟
3. يَدَّعي بعض الناس أنَّهم لا يُصابون بالرَّشح أبدًا. كيف يُمكنك أن تُوضِّح أنَّ سبب ذلك هو اختلاف المُستقبلات على سطوح خلاياهم الخاصة؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 52

الجهاز التناسلي
The Reproductive System

مقدّمة

تغريد الطيور في الربيع، وصوت الحشرات من الشبابيك، ونقيق الضفادع في المُستنقعات، وعواء الذِّئاب في الغابات المُتجمدة الشمالية، كلها أصوات تدل على فعل التطور الضروري، أي على التَّكاثر. هذه الأصوات المُميَّزة، إضافة إلى الألوان الزاهية لبعض الحيوانات، مثل الضفادع الذَّهبية الاستوائية المبينة في الصورة، تعمل على جذب رفيق التَّزاوج. عدد قليل من الموضوعات يفوق تفكيرنا اليومي في الجنس، وهناك القليل من الأمور تُعدّ أكثر إلحاحًا منه. يتناول هذا الفصل الجنس والتكاثر في الفقريات، ومن ضمنها الإنسان.

موجز المفاهيم

1-52 إستراتيجيات التَّكاثر عند الحيوان
- *طوّرت بعض الأنواع طرقًا مبتكرة للتَّكاثر.*
- *تحديد الجنس في الثدييات يحدث في الجنين.*

2-52 الإخصاب والتكوين الجنيني عند الفقريات
- *أدّى الإخصاب الدَّاخلي إلى ثلاث إستراتيجيات للتَّكوين الجنيني للإنسان.*
- *تمتلك مُعظم الأسماك والبرمائيات إخصابًا خارجيًا.*
- *تمتلك الزَّواحف والطيور إخصابًا داخليًا وتضع بيوضًا.*
- *غالبًا لا تضع الثدييات بيوضًا، ولكنها تلد صغارها.*

3-52 تركيب الجهاز التناسلي الذكري للإنسان ووظيفته
- *تَنتُج الحيوانات المنوية بالملايين.*
- *تُساعد الأعضاء الذكرية الجنسية المُلحقة على إيصال الحيوان المنوي.*
- *تُنظِّم الهرمونات الوظيفة التناسلية في الذكر.*

4-52 تركيب الجهاز التناسلي الأنثوي للإنسان ووظيفته
- *عادة، تنتُج بيضة واحدة في كل دورة شهرية.*
- *تستقبل الأعضاء الجنسية الأنثوية المُلحقة الحيوانات المنوية، وتُوفر الغذاء والحماية للجنين.*

5-52 موانع الحمل وعلاج العقم
- *تهدف موانع الحمل إلى منع الإخصاب أو الانغراس.*
- *يحدث العقم عند الذكور والإناث.*
- *تتطلّب معالجة العقم غالبًا تقنيات إخصاب مُساعدة.*

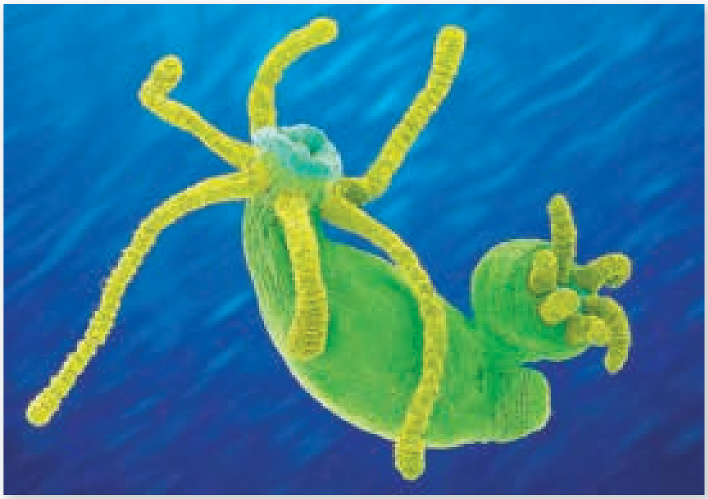
1-52 إستراتيجيات التَّكاثر عند الحيوان

تتكاثر مُعظم الحيوانات، ومن ضمنها الإنسان، تكاثرًا جنسيًّا. وكما ذُكر في الفصل الـ11 فإن التَّكاثر الجنسي يحتاج إلى نوع خاص من انقسام الخلية، هو الانقسام المُنصِّف، لإنتاج **جاميتات Gametes** أُحادية المجموعة الكروموسومية. هذه الجاميتات تشمل **الحيوانات المنوية Sperm** و**البويضات Eggs**، التي تتحد عن طريق الإخصاب لاستعادة العدد الثُّنائي من الكروموسومات. وتتطور البيضة المُلقَّحة ثُنائية المجموعة الكروموسومية، أو **الزَّيجوت Zygote**، بالانقسام المُتساوي إلى مخلوق جديد متعدد الخلايا.

البكتيريا، والبكتيريا القديمة، والطلائعيات، والحيوانات متعددة الخلايا التي تشمل اللواسع والزِّقيات، إضافة إلى الكثير من الحيوانات الأعقد تركيبًا، تتكاثر لا جنسيًّا. في **التَّكاثر اللاجنسي Asexual reproduction**، ينتُج عن طريق الانقسام المُتساوي خلايا مُتطابقة جينيًّا من خلية أم واحدة. في المخلوقات وحيدة الخلية، ينقسم الفرد، عن طريق **الانشطار Fission**، ليتكون قسمان، يتطور كل قسم إلى مخلوق مُنفصل، ولكنهما متطابقان. تتكاثر اللواسع **بالتَّبرعم Budding**، حيث ينفصل جزء من الجسم الأبوي عن الباقي، ثم يتمايز إلى مخلوق جديد (الشكل 52-1). يُمكن للمخلوق الناتج أن يصبح مستقلًّا، أو أن يبقى متصلًا بالجسم الأبوي، ليُشكِّل مُستعمرة.

طوّرت بعض الأنواع طرقًا مبتكرة للتَّكاثر

أحد أشكال التَّكاثر اللاجنسي، يدعى **التكاثر العذري Parthenogenesis**، وهو شائع في المفصليات. في هذا التَّكاثر، تُنتج الأنثى ذرية من بويضات غير مُلقَّحة. تتكاثر بعض الأنواع عذريًّا فقط (وكلها إناث)، وبعضها يتنقَّل بين التَّكاثر العذري والجنسي، مُنتجةً أفرادًا أُحادية المجموعة الكروموسومية، أو ثنائية المجموعة الكروموسومية، على التَّوالي. في نحل العسل مثلًا، تتزاوج ملكة النحل مرة واحدة، وتُخزِّن الحيوانات المنوية، وبعد ذلك تتحكَّم في إطلاق الحيوانات المنوية. إذا لم يُطلق أيّ حيوان منوي، فإنَّ البويضات تتطور عذريًّا لتُعطي ذكورًا أحادية المجموعة الكروموسومية. أما إذا لُقِّحت البويضات بالحيوانات المنوية، فإنَّها تتطور لإعطاء العاملات، وهي إناث ثنائية المجموعة الكروموسومية. وإذا تعرَّضت البويضات الملقَّحة للهرمونات المُناسبة، فإنَّها تُنتج ملكة أخرى.



الشكل 52-1

التَّبرعم في اللاسعات. يتكاثر هذا الحيوان اللاسع لاجنسًا عن طريق التَّبرعم. الحيوان الجديد نراه أقصى اليمين في الصورة.

أ. ب.

الشكل 52-2

التَّخنُّث والأنثى أولًا. أ. سمكة الهاملت باس (الجنس *Hypoplectrus*) التي تعيش في أعماق البحار مُتخنِّثة، ذكر وأنثى في الوقت نفسه. خلال عملية تزاوج واحدة، قد تُغيِّر السمكة في دورها الجنسي أكثر من مرة حتى أربع مرات، بحيث تتلقَّح وتُلقِّح. هنا في الصورة، السمكة الذكر تدور حول رفيقتها الثابتة؛ لتلقيح البيوض السابحة إلى الأعلى. ب. السمكة ذات الرأس الأزرق، *Thalassoma bifasciatium*، هي أنثى أولًا، تتحوَّل الإناث فيها إلى ذكر. في الصورة، ذكر كبير، أو أنثى تحولت إلى ذكر، يُشاهد بين الإناث التي هي أصغر حجمًا.

عام 1958، لاحظ العالم الروسي داريفسكي أول حالة غير عادية في تكاثر الفقريات. حيثُ لاحظ أن مجموعات صغيرة من السحالي من الجنس *Lacerta* كانت كلها إناثًا، فاقترح هذا العالم أن السحالي تضع بويضات تبقى حية، حتى لو لم تلقَّح. أي إنَّها قادرة على التَّكاثر اللاجنسي في حالة غياب الحيوانات المنوية، بوصفه نوعًا من التَّكاثر العذري. وقد أشارت دراسات أخرى إلى أن التَّكاثر العذري يحدث في مجموعات أخرى من السحالي.

يُعرف نوع آخر من إستراتيجيات التَّكاثر **بالتَّخنُّث Hermaphroditism**، حيث توجد الخصيتان والمبايض في المخلوق نفسه؛ لذا فهو يستطيع إنتاج كل الحيوانات المنوية والبويضات (الشكل 52-2أ). فالديدان الشريطية تستطيع تلقيح نفسها، وهذه الطريقة مُفيدة؛ لأنَّه من الصعب على الدودة الشريطية أن تُقابل دودة شريطية أخرى. في حين تحتاج الكثير من الحيوانات الخناث إلى حيوان آخر للتَّكاثر. فمثلًا، تحتاج دودة الأرض إلى دودتين من أجل التَّزاوج، تعمل كل واحدة منها بوصفها ذكرًا وأنثى في أثناء عملية التَّزاوج، وكل واحدة تغادر الأخرى ببيوض مُخصَّبة.

بعض أسماك قيعان البحر خنثى. الكثير من الأسماك قادرة على تغيير جنسها، وتُسمّى هذه العملية التَّخنُّث التعاقبي *Sequential hermaphroditism*. من بين أسماك الشِّعاب المرجانية، مثلًا، يحدث النَّوعان: **الأنثى أولًا Protogyny** ("الأنثى أولًا"، عندما يتغير المخلوق من أنثى إلى ذكر) **والذكر أولًا Protandry** ("الذكر أولًا"، عندما يتغير المخلوق من ذكر إلى أنثى). في

الأسماك التي تمارس الأنثى أولًا (الشكل 52–2ب) يبدو أن تَغيُّر الجنس يحدث تحت السيطرة الاجتماعية. هذه الأسماك عادةً تعيش في مجموعات كبيرة، حيثُ يقتصر التَّكاثر الناجح على واحد، أو على عدد قليل من الذُّكور الضخمة المُسيطرة. إذا تمَّ إزالة هذه الذكور، تتحوَّل بعض الإناث الضخمة إلى ذكور مُسيطرة.

تحديد الجنس في الثدييات يحدث في الجنين

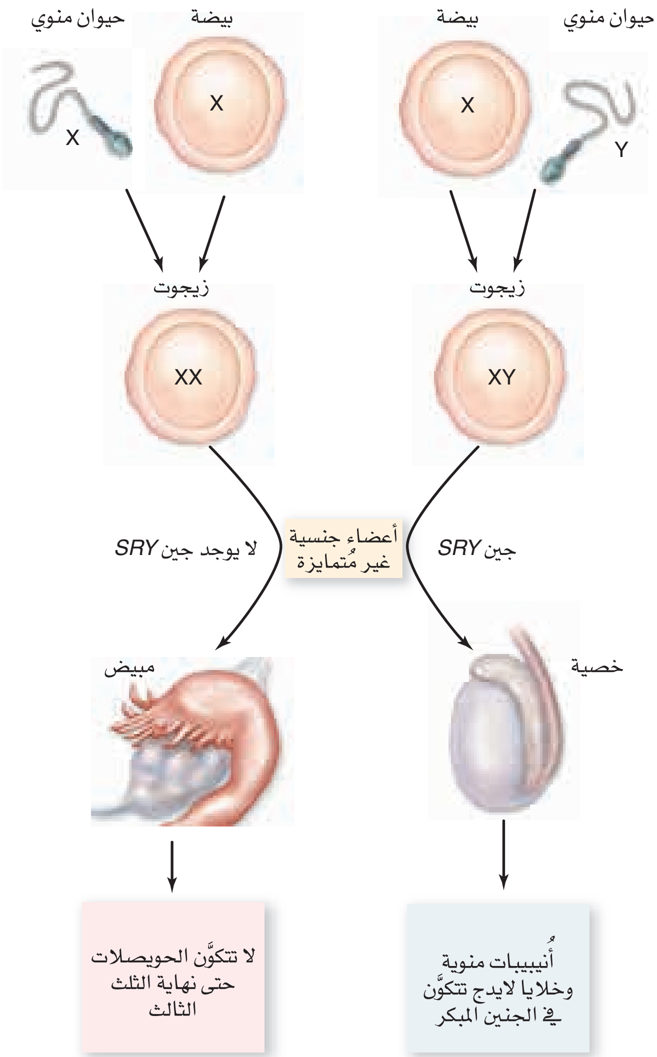
في الأسماك التي ذُكرت، وبعض أنواع الزَّواحف، تُحدِث التَّغيُّرات البيئية تغيُّرًا في جنس الحيوان. في الثدييات، يتحدَّد الجنس في أثناء التكوين الجنيني. تكون الأجهزة التناسلية للذَّكر والأنثى في الإنسان مُتشابهة في أول 40 يومًا من الحمل. وخلال هذا الوقت، تُهاجر الخلايا التي ستُعطي البويضات أو الحيوانات المنوية من كيس المح إلى الأعضاء التَّناسلية الجنينية التي لها القابلية أن تُصبح إما مبايض في الأنثى، أو خُصَى في الذَّكر (الشكل 52–3). لهذا السبب، يُقال: إن الأعضاء التَّناسلية الجنينية "غير مُتمايزة".

إذا كان الجنين ذكرًا، فإنَّه يحتوي على كروموسوم Y مع جين آخر يُحوِّل ناتجه الأعضاء التَّناسلية غير المُتمايزة إلى خُصَى. في الأنثى، التي تفتقد الكروموسوم Y، لا يكون الجين وناتجه من البروتينات موجودين، وعندها تتحوَّل الأعضاء التَّناسلية غير المُتمايزة إلى مبايض. من الجينات المهمة التي تشترك في عملية تحديد الجنس جين منطقة تحديد الجنس في الكروموسوم *Y SRY* (Sex determining region of the Y chromosome). هذا الجين محفوظ عبر تطور المجموعات المُختلفة من الفقريات.

عندما تتكون الخصيتان في الجنين، يُفرزان هرمون التستوسيترون وهرمونات أخرى تُحفِّز تكوين الأعضاء التناسلية الذَّكرية الخارجية والأعضاء التَّناسلية المُلحقة.

وإذا كان الجنين لا يحتوي على جين *SRY*، فإنّ ذلك سيؤدي إلى تكوين أعضاء تناسلية خارجية أنثوية وأعضاء مُلحقة. وبكلام آخر، فإنَّ أجنة الثدييات جميعها ستُصبح إناثًا إذا لم يوجد جين *SRY*.

إنَّ التَّكاثر الجنسي هو الأكثر شيوعًا بين الحيوانات، ولكن الكثير من الحيوانات يتكاثر لاجنسيًّا بطرق منها الانشطار، والتَّبرعم، أو التَّكاثر العذري. يتضمن التَّكاثر الجنسي اتحاد جاميتات من أفراد مُختلفة من النوع نفسه، مع أن بعض الأنواع الخنثى تستطيع أن تُلقِّح نفسها.



الشكل 52–3

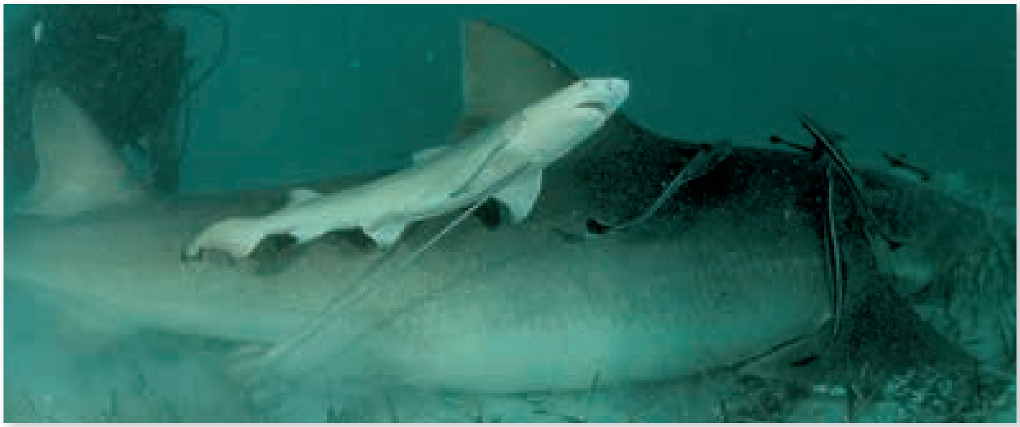
تحديد الجنس في الثدييات. المنطقة المحددة للجنس في الثدييات في الكروموسوم Y تُدعى *SRY*. تتكوَّن الخصيتان عندما يكون كروموسوم Y وجين *SRY* موجودين؛ أما في غيابهما فتتكوَّن المبايض.

2-52 الإخصاب والتكوين الجنيني عند الفقريات

نشأ التكاثر الجنسي للفقريات في المُحيط، أي قبل أن تستعمر الفقريات اليابسة. تضع الإناث في مُعظم الأسماك العظمية بيوضها بكميات كبيرة في مياه البحر. أما الذُّكور فتُطلق حيواناتها المنوية في مياه البحر التي تحتوي على البيوض، حيث يتمُّ اتحاد الجاميتات الحُرَّة. تدعى هذه العملية **الإخصابَ الخارجيَّ Extenal fertilizetron**.

وعلى الرغم من أن مياه البحرغير ضارة بالجاميتات، فإنها تساعد على تبعثر الجاميتات بسرعة، لذلك يجب على الذُّكور والإناث إطلاق الجاميتات في الوقت نفسه تقريبًا. ولهذا تُطلق أغلب الأسماك البحرية حيواناتها المنوية وبيوضها في فترات مُحدَّدة وواضحة وقصيرة. بعض الأسماك تتكاثر مرة في السَّنة، وبعضها أكثر من مرة. يحتوي المُحيط على أدلة فصلية تتَّبعها المُخلوقات بوصفها إشارات توحيد لوقت التَّكاثر، وإحدى أهم هذه الإشارات دورة القمر. فالقمر يقترب من الأرض مرَّة واحدة في الشَّهر، وعندها، تزداد قوة جذبه مُسبِّبةً ارتفاع الأمواج في المُحيط. تشعر الكثير من الأسماك البحرية بهذه التَّغيُّرات في الأمواج، وتربط تكاثرها وإطلاق جاميتاتها بالدَّورة القمرية.

عندما بدأت الفقريات في العيش على اليابسة، واجهت خطرًا جديدًا هو الجفاف، وهو مُشكلة شديدة التأثير في الجاميتات الصغيرة والحسَّاسة. على اليابسة، لا يُمكن إطلاق الجاميتات قُرب بعضها؛ لأنها سريعًا ما تجِّف، وتموت. لذلك، أدى الضغط الانتخابي الكثيف إلى تطور **الإخصاب الدَّاخلي Internal fertalization** في فقريات اليابسة (وكذلك في بعض الأسماك). هذه العملية تعني توصيل الجاميتات الذَّكرية مُباشرة إلى داخل الجهاز التَّكاثري الأنثوي. وبهذه الطريقة،



الشكل 52–4

أسماك ولودة تحمل صغارها الأحياء، والمُتحرِّكة بداخل أجسامها. يُكمل الصغير تطوره داخل جسم الأم، ثم يُطلَق على شكل مخلوق صغير بالغ ومُستقل. في الصورة قرش ليموني وضع توًّا قرشًا صغيرًا، ما زال مُرتبطًا مع أمه بالحبل السُّري.

فإنَّ التَّلقيح يقع في بيئة غير جافة، حتى لو كانت الحيوانات البالغة تعيش على اليابسة بشكل كامل.

أدَّى الإخصاب الدَّاخلي إلى ثلاث إستراتيجيات للتَّكوين الجنيني للإنسان

تمتلك الحيوانات التي تعيش على اليابسة ثلاث إستراتيجيات لتطور الجنين، هي: وضع البيوض، أو ولادة البيوض، أو الولادة.

1. **وضع البيوض Oviparity**: يحدث عند بعض الأسماك العظمية، ومُعظم الزواحف وبعض الأسماك الغضروفية، وبعض البرمائيات، والقليل من الثدييات، وكل الطيور. تقوم هذه المخلوقات بوضع بيوضها، بعد أن يكون تمَّ تخصيبها داخليًّا خارج جسم الأم لكي تُكمل تكوينها الجنيني.
2. **ولادة البيوض Ovoviviparity**: توجد عند بعض الأسماك العظمية (تضم السمكة الموسى، والسمكة الفطساء، وسمك البعوض)، وبعض الأسماك الغضروفية، والكثير من الزَّواحف. حيث تبقى البيوض المُلقَّحة داخل الأم لتُكمل تكوينها الجنيني، ولكن الأجنة تحصل على غذائها من المُحّ الموجود في البيض. وبعد تطور المخلوق بشكل كامل تفقس البيوض، وتخرج الصِّغار خارج الأم.
3. **الولادة Viviparity**: تُوجد عند مُعظم الأسماك الغضروفية، وبعض البرمائيات، والقليل من الزَّواحف، وكلّ الثدييات تقريبًا. يتطور الصغير بشكل كامل داخل الأم، ويحصل على الغذاء من دمها عبر الحبل السُّريّ *Umbilical cord*، وليس عن طريق المُحّ (الشكل 52-4).

تمتلك معظم الأسماك والبرمائيات إخصابًا خارجيًّا

بخلاف الفقريات الأخرى، أغلب الأسماك والبرمائيات تتكاثر عن طريق الإخصاب الخارجي، على الرَّغم من أن الإخصاب الدَّاخلي يحدث في بعض مجموعات الأسماك.

الأسماك

التَّلقيح في مُعظم أنواع الأسماك العظمية خارجي، وتحتوي البيوض على كمية مُحّ كافية للإبقاء على حياة الجنين مدة قصيرة. ولكن يجب على الصِّغار بعد انتهاء مخزون المُحّ البحث عن غذائها من المياه المُحيطة بها. التكوين الجنيني سريع، والصِّغار التي تعيش تنضج بسرعة. ومع أن آلاف البيوض تُلقَّح في المرة الواحدة، إلا أن الكثير من الأفراد النَّاتجة تتعرض لعدوى ميكروبية، أو للافتراس، والقليل ينمو، ويصل سن النضج.

وبتضاد واضح مع الأسماك العظمية، يكون التَّلقيح في الأسماك الغضروفية داخليًّا، حيثُ يقوم الذَّكر بإدخال الحيوانات المنوية إلى الأنثى عبر زعنفة حوضية. ويكون التكوين الجنيني لصغار هذه الفقريات خارج الأم بشكل عام.

البرمائيات

دورة حياة البرمائيات لا تزال مُرتبطة بالماء. فالإخصاب خارجي في مُعظم البرمائيات، كما هو الحال في أغلب الأسماك العظمية. تُطلق الجاميتات من الذَّكر والأنثى من خلال فتحة المذرق أو المجمع. يقوم الذَّكر في الضفادع والعلجوم، بالإمساك بالأنثى، حيث يُطلق سائلًا مُحتويًا على الحيوانات المنوية نحو البيوض حال إطلاقها من الأنثى إلى الماء (الشكل 52-5).

على الرَّغم من أن بيوض مُعظم البرمائيات تتطور جنينيًّا في الماء، فإن هناك حالات استثنائية مثيرة للاهتمام (الشكل 52-6). ففي نوعين من الضفادع

الشكل 52–5

بيوض الضفدع تلقَّح خارجيًا. عندما تتزاوج الضفادع، يُحفِّز إمساك الذكر للأنثى إطلاق كميات كبيرة من البيوض الناضجة، ويُطلق الذَّكر فوقها حيواناته المنوية.

أ. ب. ج. د.

الشكل 52–6

طرق مُختلفة لتطوُّر الصِّغار عند الضفادع. أ. ذكر ضفدع السَّهم السَّام، يحمل أبو ذنيبة على ظهره. **ب.** في ضفادع سورينام الأنثى، يتطوَّر الضفدع الصغير من بويضات موجودة في أكياس تفريخ على ظهر الإناث. **ج.** في الضفادع الكيسية الموجودة في أمريكا الجنوبية، تحمل الإناث اليرقات المُتطوِّرة في كيس على ظهرها. **د.** يتطوَّر أبو ذنيبة في ضفادع داروين إلى ضفادع صغيرة داخل كيس الصوت داخل الذَّكر، ويخرج عن طريق الفم.

مثلًا، تتطور البيوض في الأكياس الصوتية، وفي معدة الأبوين، وتخرج الضفادع الصغيرة من فم أبويها.

تنقسم دورة التكوين عند مُعظم البرمائيات إلى مراحل جنينية، ومراحل يرقية، ومرحلة البلوغ. يتطور الجنين داخل البيضة مُعتمدًا على المُحّ في غذائه. بعد فقس البيوض، تخرج اليرقة المائية، وغالبًا ما تدعى باسم (أبو ذنيبة)، الذي يسبح بحُرية، جامعًا الغذاء مدة من الوقت. تنمو بعض أنواع أبو ذنيبة في أسابيع قليلة من حجم لا يتجاوز رأس قلم رصاص لتصل إلى حجم السمكة الذَّهبية. وعندما تصل اليرقة حجمًا كافيًا، تدخل في مرحلة انتقالية، مرحلة التَّحول، التي ينتقل فيها المخلوق إلى مرحلة البالغ الذي يعيش على اليابسة.

تمتلك الزَّواحف والطيور إخصابًا داخليًا وتضع بيوضًا

مُعظم الزَّواحف، وكل الطيور بيوضة. بعد إخصاب البيوض داخل المخلوق، توضع خارج جسم الأم لتُكمل تطورها.

الزَّواحف

يستخدم الذَّكر في الزَّواحف، كما في الكثير من الفقريات التي تستخدم التَّلقيح الدَّاخلي، عضوًا أنبوبيًا، هو القضيب، لإدخال الحيوانات المنوية إلى داخل الأنثى بعملية تُدعى الجماع (الشكل 52-7).

تضع أغلب الزَّواحف البَيوضة بيضها، ثُمَّ تهجره. وتكون هذه البيوض مُحاطة بقشرة جلدية تضاف إليها في أثناء مرورها بقناة البيض، ذلك الجزء من الجهاز التَّناسلي الأنثوي الذي يخرج من المبيض. في أنواع أخرى من الزَّواحف الولودة البيوضة، تتكوّن بيوض تتطور إلى أجنة داخل جسم الأم، والقليل من الزَّواحف ولودة.

الطيور

تُمارس كل الطيور الإخصاب الداخلي، مع أن مُعظم ذكور الطيور ينقصها القضيب، لكنه في مُعظم الطُيور (مثل البجع، والوز، والنَّعام)، يتَّسع مذرق الذَّكر ليعمل قضيبًا.

وحال عبور البيضة قناة البيض، فإنَّ غُددًا تُفرز بروتين الألبيومين (بياض البيض) والقشرة الجيرية الصلبة التي تُميِّز بيوض الطيور عن بيوض الزَّواحف. وعلى الرَّغم من أن الزَّواحف من ذوات الدَّم البارد، فإنَّ الطيور من ذوات الدَّم الحار؛ لذلك، تحتضن الطيور بيوضها لتُبقيها دافئة (الشكل 52-8). الصَّغير الذي يفقس من بيوض مُعظم الطيور غير قادر على الحياة من دون مُساعدة؛ لأنَّ

الشكل 52–7

إيصال الحيوانات المنوية من الذَّكر إلى جسم الأنثى. السلاحف في الصورة هي أول الفقريات البرية التي طوَّرت هذا النوع من التَّكاثر الذي يدعى الجماع، والذي يُناسب بشكل كبير الحياة البرية.

الشكل 52–8

يحتضن البطريق ذو العرف بيوضه. هذان الزَّوجان في مرحلة التَّعشيش يتبادلان حراسة العش ضمن طقوس مترفة.

تكوينه الجنيني غير مُكتمل بعد. هذه الصغار تُربيها الآباء وتُغذّيها إلى أن تنمو نحو النضج تدريجيًّا.

إنَّ البيوض ذات القشرة في الطُّيور والزَّواحف تُعدّ من أهم طرق التَّأقلم للعيش على اليابسة. فكما ذُكر في الفصل الـ35، تدعى هذه البيوض البيوض الرهلية *Amniotic eggs* لأنَّ الأجنة تنمو داخل فراغ مملوء بسائل، ومُحاط بغشاء يُدعى الرهل *Amnion*. من الأغشية الجنينية المُحيطة هناك الكوريون *Chorion*، الذي يقع تحت القشرة مُباشرة، وكيس المُحّ *Yolk sac*، والمنبار *Allantois*. إن هذه الأغشية الجنينية معًا، إضافة إلى القشرة تؤدي دورًا مُساعدًا بمُقاومة الجفاف، بحيث يُمكن وضع البيوض في أماكن جافة. وعلى العكس تمامًا، تحتوي بيوض الأسماك والبرمائيات غشاء جنينيًّا واحدًا، هو كيس المُحّ. لذا، يجب أن تُوضع البيوض في وسط مائي.

أما الثدييات الولودة، بما فيها الإنسان، فتمتلك أيضًا أغشية جنينية خارجية، كما سنوضح في الفصل المقبل.

غالبًا، لا تضع الثدييات بيوضًا ولكنها تلد صغارها

تتكاثر بعض الثدييات بشكل موسمي، أي تتكاثر مرة واحدة في السنة، في حين لثدييات أخرى دورات تكاثرية أكثر. تدخل إناث الثدييات الأخيرة، بشكل عام في دورات تكاثرية، في حين تبقى القدرات التَّكاثرية للذَّكر ثابتة.

دورات التَّكاثر في الأنثى

تتضمن الدُّورات التَّكاثرية في الأنثى إطلاق بيضة ناضجة من المبيض بعملية تُسمّى الإباضة *Ovulation*. مُعظم إناث الثدييات تكون "في وضع التَّهيُّج الجنسي"، أو مُتقبِّلةً للذُّكور من الناحية الجنسية وقت الإباضة. وتُسمّى الفترة التي تتقبَّل فيها الأنثى الذَّكر جنسيًّا **الشَّبق Estrus**، وتُسمّى دورة التكاثر هذه **دورة الشَّبق Estrus cycle**. تتواصل الدُّورات التَّكاثرية في الأنثى حتى تحمل.

في دورة الشَّبق لمُعظم الثدييات، تُسبِّب تغيُّرات في إفراز الهرمون المُحفِّز لتكوين الحويصلات (FSH) وهرمون مكوِّن الجسم الأصفر (LH) من الفُص الأمامي للغُدَّة النُّخامية، تغيُّرات في تطور خلية البيضة وفي إفراز هرمونات من المبايض (الفصل الـ46). يمتلك الإنسان والقرد **دورات طمثية Menstrual cycles** تُشبه دورة الشَّبق في الثدييات الأخرى في نمط إفراز الهرمونات وفي الإباضة، لكنَّها تختلف عن الثدييات الأخرى التي لها دورات شبقية بأنَّها تنزف عندما تنسلخ بطانة الرَّحم الدَّاخلية، وتُسمّى هذه العملية **الطَّمث Menstruation**، ويُمكن لهذه الثدييات ممارسة الجماع في أي وقت خلال هذه الدَّورة.

تختلف الأرانب والقطط عن مُعظم الثدييات الأخرى بأنَّها تحفيزية الإباضة؛ أي أنها تُنتج البويضات بالتَّحفيز. فبدلًا من أن تقوم بالإباضة بشكل دوري، تُنتج الإناث بويضات مُباشرة بعد الجماع فقط، بغض النَّظر عن نشاطها الجنسيّ. ويعود السبب في ذلك إلى التَّحفيز الانعكاسي لإنتاج الهرمون المكون للجسم الأصفر. ويجعل هذا بدوره الإناث شديدة الخصوبة.

وحيدة المسلك، الجرابيات، والمشيميات

أقل الثدييات تطورًا، أي **وحيدة المسلك Monotremes** (مثل منقار البط)، بَيوضة، مثل الزَّواحف التي تطورت عنها. تحتضن وحيدة المسلك صغارها داخل أعشاش (الشكل 52-9أ) أو داخل أكياس جرابية خاصة، ولكن الصِّغار التي تفقس تحصل على الحليب من غدد حليبية، وذلك بمصها لجلد الأم (بسبب عدم وجود حلمات). الثدييات الأخرى جميعها وَلودة، وهي تُقسَّم إلى مجموعتين أصغر بحسب كيفية إرضاعها صغارها.

الجرابيات Marsupials، مجموعة تشمل الأبوسوم والكنغر، تلد أجنة غير مُكتملة النمو. وتُكمل الصِّغار نموها داخل كيس (جراب) من جلد الأم، حيثُ تحصل على غذائها من حلمات الغُدد الحليبية (الشكل 52-9ب).

الثدييات المشيمية Placental mammals (الشكل 52-9جـ) تُبقي أطفالها داخل رحمها مدة طويلة من الزَّمن من أجل تطورها. تتغذى الأجنة عن طريق تركيب يُدعى المشيمة، التي تشتق من غشاء الكوريون وبطانة رحم الأم. وبسبب القُرب الشديد لأوعية دم الجنين وأوعية دم الأم في المشيمة، فإنَّ الجنين يحصل على غذائه عن طريق انتشار الغذاء من دم الأم إلى دمه. وستُناقش وظيفة المشيمة بالتَّفصيل في الفصل الـ53.

يحدث الإخصاب خارجيًا في مُعظم الأسماك والبرمائيات، وداخليًا في مُعظم الفقريات الأخرى. مُعظم الزَّواحف والطيور جميعها بَيوضة، حيثُ تضع البيوض الرهلية المحمية عن طريق الأغشية المُقاومة للجفاف. تُعدّ الطيور من ذوات الدَّم الحار، ولهذا يجب أن تُحافظ على بيوضها دافئة عن طريق الحضن. الغالبية العُظمى من الثدييات وَلودة. قد تتكاثر الثدييات موسميًا، وتحدث دورة الشَّبق في مُعظم الثدييات، ودورة الطمث في الإنسان والقرود. يحدث الإخصاب فقط في أثناء هذه الدَّورات. تختلف وحيدة المسلك والجرابيات، والمشيميات في تفاصيل أماكن تطور الجنين.

أ.

ب.

جـ.

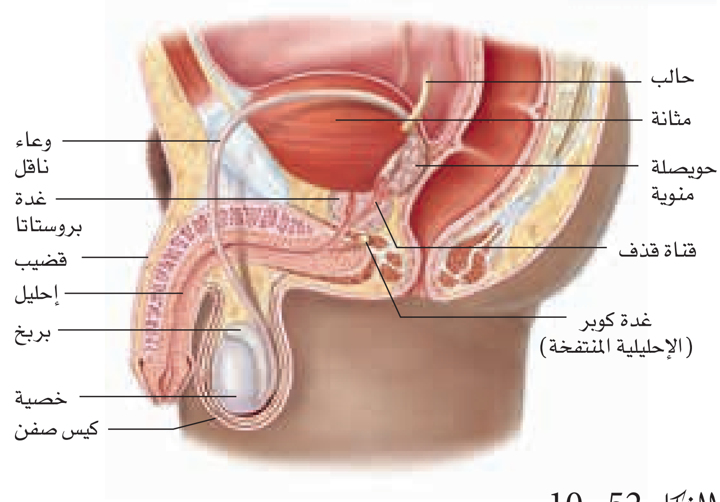
الشكل 52-9

التَّكاثر في الثدييات. أ. وحيدة المسلك، مثل منقار البط الموجود في الصورة، يضع بيضه في العش. ب. الكيسيات (الجرابيات)، مثل الكنغر، تلد أجنة صغيرة تُكمل تطورها الجنيني داخل كيس. جـ. في المشيميات، مثل هذه الغزالة، إذ يبقى الصغير داخل رحم الأم إلى فترة أطول من الوقت، ويولد مُتطوِّرًا بشكل أكبر.

3-52 تركيب الجهاز التَّناسلي الذَّكري للإنسان ووظيفته

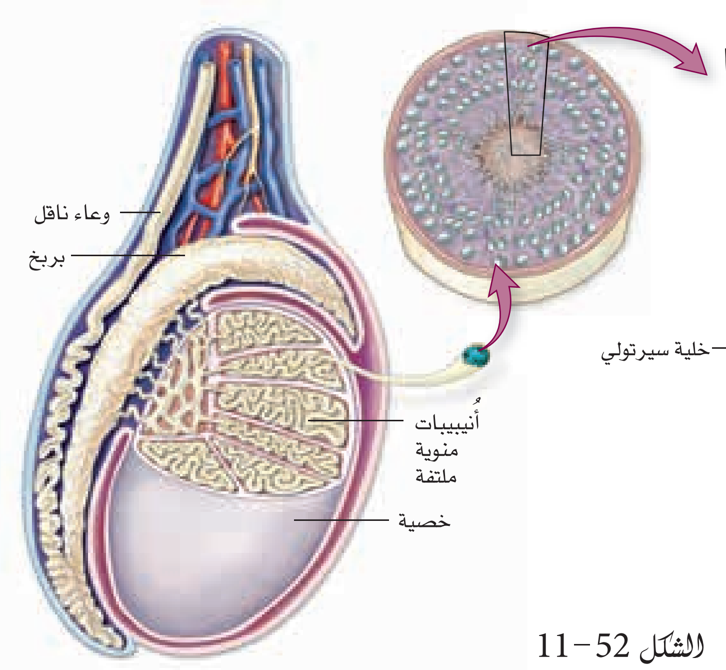
تركيب الجهاز التَّناسلي في ذكر الإنسان، هو التَّركيب نفسه لكل ذكور الثدييات، وهو مُوضَّح في (الشكل 52-10). عند تكوُّن الخصيتين في جنين الإنسان، فإنَّها تُطوِّر **الأنيبيبات المنوية Seminiferous tubules**، وهي أماكن تصنيع الحيوانات المنوية، إذ يبدأ تكوين هذه الأنيبيبات بعد نحو 43 – 50 يومًا من الحمل. وبعد 9 – 10 أسابيع، تبدأ **خلايا لايدج Leydig cells** التي تقع في النَّسيج البيني حول الأنيبيبات المنوية بإفراز هرمون التستوستيرون (وهو أهم هرمون جنسي ذكري). يُحوِّل إفراز التستوستيرون خلال تكوين الجنين التَّراكيب غير المُتمايزة إلى الأعضاء التَّناسلية الذَّكرية الخارجية، القضيب *Penis* وكيس الصفن *Scrotum*، والأخير هو كيس يحوي بداخله الخصيتين. بغياب هرمون التستوستيرون، تتحوَّل هذه التَّراكيب إلى أعضاء تناسلية أنثوية خارجية. إن هرمون التستوستيرون مسؤول عن إظهار الصفات الذَّكرية الجنسية الثانويّة، مثل نمو اللّحية، وخشونة الصوت، ونمو شعر الجسم.

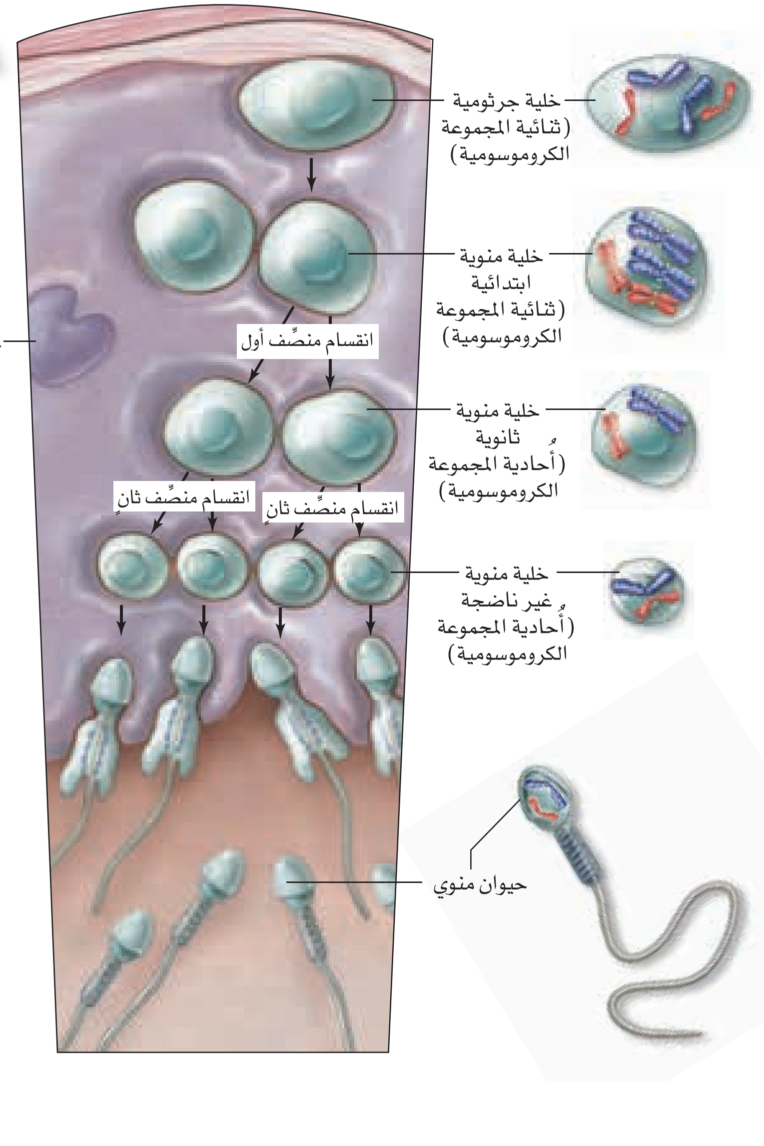
تكون كل خصية، عند الإنسان البالغ، مُكوَّنة أساسًا من أنيبيبات منوية شديدة الالتواء (الشكل 52-11، يسار). ومع أن الخصيتين تتكوَّنان داخل التَّجويف البطني، إلا أنَّهما تنزلان قبل مدة قصيرة من الولادة من خلال قناة تُدعى القناة الأُربية إلى داخل الصفن، الذي يُعلِّقها خارج البطن. يُحافظ الصفن على



الشكل 52–10

تركيب الجهاز التَّناسلي الذكري في الإنسان. القضيب وكيس الصفن هما عضوا التناسل الخارجيان، الخصيتان هما الغُدد التَّناسلية، والأعضاء الأخرى هي أعضاء جنسية مُساعدة، تُساعد على إنتاج المني وقذفه.





الشكل 52–11

الخصية وتكوين الحيوانات المنوية. يحدث تكوين الحيوانات المنوية في الأنيبيبات المنوية، الظاهرة إلى اليسار. يُوضِّح التَّكبير التَّرتيب نصف القطري للانقسام المُنصِّف في الأنيبيب، ثمَّ عملية الانقسام المُنصِّف والتمايز لإنتاج الحيوانات المنوية. خلايا سيرتولي هي خلايا غير جرثومية موجودة داخل الأنيبيبات المنوية تُساعد على تكوين الحيوانات المنوية. تبدأ الأحداث من الجهة الخارجية للأُنيبيب المنوي، وتتقدم إلى الدَّاخل لإطلاق الحيوانات المنوية الناضجة في داخل الأنيبيب. يفصل الانقسام المُنصِّف الأول الكروموسومات المُتماثلة، ليُشكِّل خليتين منويتين ثانويتين، كلتاهما أُحادية المجموعة الكروموسومية. يفصل الانقسام المنصِّف الثاني الكروماتيدات الشقيقة لإعطاء أربع خلايا منوية غير ناضجة أُحادية المجموعة الكروموسومية، تتحوَّل جميعها إلى حيوانات منوية ناضجة.

الحيوانات المنوية بدرجة حرارة 34° س، وهي أقل من درجة حرارة الجسم الطبيعية (37° س). تُسهم درجة الحرارة المُنخفضة هذه بشكل ضروري في التطوُّر الطبيعي للحيوانات المنوية في الإنسان.

تنتُج الحيوانات المنوية بالملايين

جدار الأنيبيبات المنوية مُكوَّن من خلايا جرثومية *Germ cells* تُدعى الخلايا المنوية الأُمية أو **أمهات المني spermatogonia**، وخلايا داعمة تُدعى **خلايا سيرتولي Sertoli cells**. الخلايا الجرثومية الموجودة على السطح الخارجي للأنيبيبات المنوية هي خلايا ثُنائية المجموعة الكروموسومية، وهي الخلايا الوحيدة التي ستنقسم انقسامًا مُنصِّفًا لإعطاء الجاميتات (انظر الفصل الـ11)، في حين تكون الخلايا الجاميتية المُتطورة الموجودة في تجويف الأنيبيبات أحادية المجموعة الكروموسومية.

الانقسامات الخلوية المُؤدية إلى تكوين حيوانات منوية

تنقسم الخلية المنوية الأمية انقسامًا مُتساويًا لإعطاء خليتين: إحداهما تدخل في الانقسام المُنصِّف لإعطاء أربع خلايا تُصبح كل واحدة منها حيوانًا منويًا، أما الخلية المُتبقية من الانقسام المُتساوي فتبقى خلية منوية أمية. بهذه الطريقة، لا تنفد الخلايا المنوية الأمية في الذَّكر. وهكذا ينتُج ما معدله 100 – 200 مليون حيوان منوي كل يوم في الذُّكور البالغة، ويُمكن أن يستمر الإنسان في إنتاج الحيوانات المنوية طوال فترة حياته.

تُدعى الخلايا المنوية التي تبدأ الانقسام المُنصِّف **الخلايا المنوية الابتدائية Primary spermatocyte**. تحتوي هذه الخلايا في الإنسان على 23 زوجًا من الكروموسومات المُتماثلة (المجموع 46 كروموسومًا)، كل كروموسوم تم نسخه، وأصبح مكوّنًا من كروماتيدين. في الانقسام المُنصِّف الأول، تنفصل الكروموسومات المُتماثلة، فتنتج خليتان تحملان نصف العدد الأصلي من الكروموسومات، وتُسمّيان الخلايا **المنوية الثانوية secondary spermatocytes**. وعلى الرغم من ذلك، ما زالت الكروموسومات يتكوَّن كل منها من كروماتيدين.

تبدأ الخلايا المنوية الثانوية بالانقسام المُنصِّف الثاني، حيث تنفصل الكروماتيدات، وينتُج عن ذلك خلايا أحادية المجموعة الكروموسومية، تُسمّى خلايا منوية **غير ناضجة Spermatids**. لهذا، يتمُّ إنتاج أربع خلايا منوية غير ناضجة من كل خلية منوية ابتدائية (الشكل 52–11، اليمين). تُكوِّن هذه الخلايا السابقة كلها النَّسيجَ الطلائيَّ المولد للأنيبيبات المنوية؛ لأنَّه "يولِّد" الجاميتات.

الأنسجة الدَّاعمة

إضافة إلى النَّسيج الطلائي المولِّد، يحتوي جدار الأنيبيب المنوي على خلايا أخرى مثل خلايا سيرتولي التي ذُكرت سابقًا. تحتضن هذه الخلايا الحيوانات المنوية المُتطورة، وتُغذيها، وتُفرز مواد ضرورية لتكوين الحيوانات المنوية. كذلك تُساعد على تحويل الخلايا المنوية غير النَّاضجة إلى **حيوانات منوية ناضجة (النطف sperm) Spermatozoa** عن طريق ابتلاع السيتوبلازم الزائد فيها.

تركيب الحيوان المنوي

الحيوان المنوي خلية بسيطة، تتكون من رأس، وجسم، وسوط (أو ذيل) (الشكل 52–12). يُحيط الرَّأس بنواة مضغوطة، وهو مُغطى بحويصلة تُسمى **الجسم القمي Acrosome**، مُشتق من أجسام جولجي. يحتوي الجسم القمي أنزيمات تُساعد على اختراق الحيوان المنوي للغُلُف المُحيطة بالبيضة. الجسم والذَّيل يُزوِّدان الحيوان المنوي بقوة دافعة: داخل الذيل يُوجد سوط، وداخل الجسم يُوجد مُريكز، يعمل بوصفه جسمًا قاعديًّا للسوط، وتوجد ميتوكندريا أيضًا، تولد الطاقة اللازمة لحركة السوط.

تُساعد الأعضاء الذَّكرية الجنسية المُلحقة على إيصال الحيوان المنوي

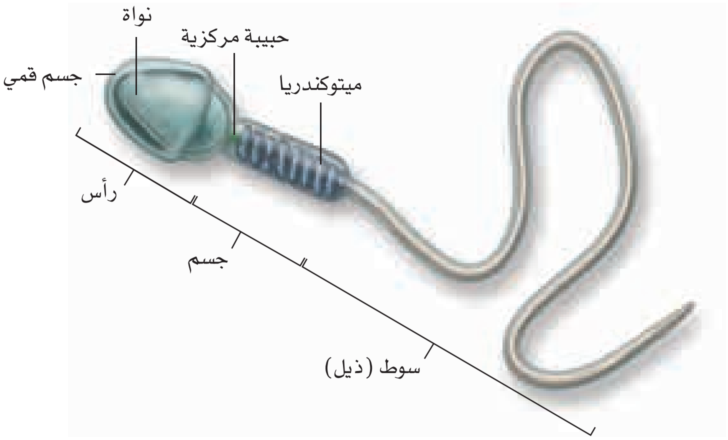
تدخل الحيوانات المنوية بعد إنتاجها في الأنيبيبات المنوية، في أنبوب طويل مُلتف يُدعى **البربخ Epididymis**. ويجب أن تبقى الحيوانات المنوية هناك 18 ساعة قبل أن تُصبح مُتحرِّكة. تنتقل الحيوانات المنوية من البربخ إلى أنبوب طويل آخر يُدعى **الوعاء النَّاقل Vas deferens**، الذي يعبر إلى تجويف البطن عن طريق القناة الأُرْبية.

إنتاج السائل المنوي

السائل المنوي خليط من سوائل وحيوانات منوية. يرتبط الوعاء النَّاقل من كل خصية مع واحدة من القنوات الخارجة من زوج من الغُدد تُدعى **الحويصلات المنوية Seminal vesicles** (انظر الشكل 52–10)، التي تُنتج سائلًا غنيًّا بالفركتوز، ويُشكِّل 60% من حجم السائل المنوي. من هذه النقطة، يستمر الوعاء الناقل بوصفه قناة قذف، ثم يدخل غدة البروستاتا عند قاعدة المثانة البولية.

في الإنسان، تكون **غدة البروستاتا Prostate gland** في حجم كرة الغولف، وهي ذات طبيعة إسفنجية، وهي تُسهم بأكثر من 30% من حجم السائل المنوي. في

أ.

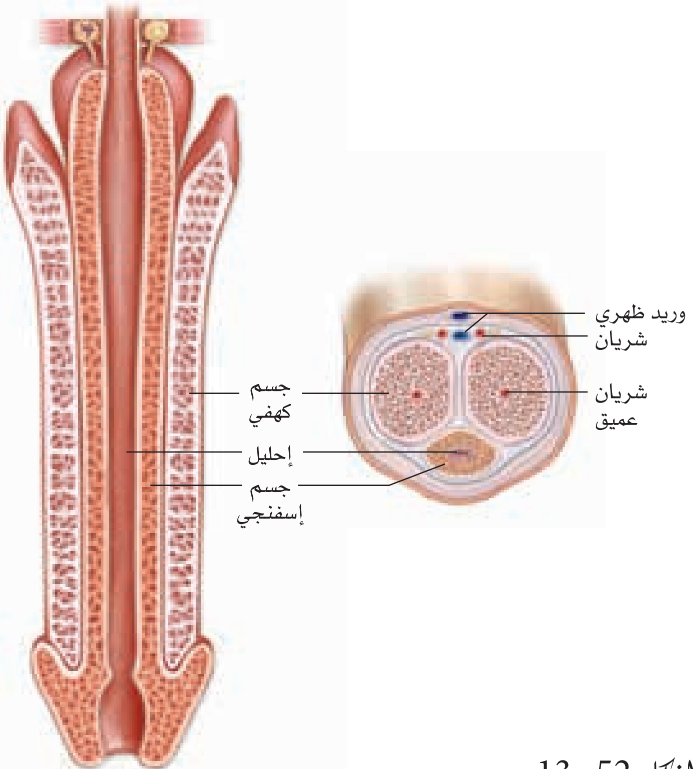


ب.

الشكل 52–12

الحيوانات المنوية في الإنسان. **أ.** صورة بالمجهر الإلكتروني الماسح لُوِّنت فيها الحيوانات المنوية باللَّون الأصفر. **ب.** رسم توضيحي للمُكوِّنات الرَّئيسة للحيوان المنوي.

غدة البروستاتا، تلتحم قناة القذف مع الإحليل القادم من المثانة البولية. ويعمل الإحليل على حمل السائل المنوي إلى خارج الجسم عبر نهاية القضيب. ويضيف زوج من الغدد في حجم حبة الحمَّص، هما **غدتا كوبر** (الغدد الإحليلية المنتفخة) **Bulbourethral glands**، 10% من الإفرازات إلى السائل المنوي، وتفرزان أيضًا سوائل تُبطِّن الإحليل، وتُرطِّب مقدمة القضيب، قبل الجماع.



الشكل 52-13

مقطع عرضي (اليمين) ومقطع طولي (اليسار) للقضيب. خلال الانتصاب، تمتلئ أنسجة الجسم الكهفي بالدَّم لزيادة حجم القضيب. الجسم الإسفنجي يمنع انضغاط الإحليل في أثناء الانتصاب.

تركيب القضيب والانتصاب

إضافة إلى الإحليل، يحتوي القضيب على عمودين من الأنسجة الانتصابية: العمود الأول يُدعى الجسم الكهفي، يقع على الجهة الظهرية، في حين يُدعى العمود الثاني، الجسم الإسفنجي، الذي يقع على الجانب البطني (الشكل 52-13). يحدث انتصاب القضيب بفعل خلايا عصبية موجودة في الجملة نظير الودية العائدة للجهاز العصبي الذَّاتي. تُطلق هذه الخلايا العصبية أكسيد النتريك (NO)، الذي يُسبِّب توسُّع شرايين القضيب. ينتفخ النسيج الانتصابي نتيجة امتلائه بالدَّم. هذا الضَّغط المُتزايد في النَّسيج الانتصابي يضغط على الأوردة، لهذا يندفع الدَّم إلى القضيب، ولكنه لا يستطيع الرُّجوع.

تمتلك بعض الثدييات، مثل الفظ، عظمة في القضيب تسهم في صلابة القضيب عند الانتصاب، في حين لا يملك الإنسان ذلك.

القذف *Ejaculation*

يحدث **القذف Ejaculation** نتيجة لاستمرار الانتصاب والتَّهيُّج، ويقذف القضيب من 2– 5 ملليترات من السائل المنوي المحتوي على نحو 300 مليون حيوان منوي. يحتاج الإخصاب النَّاجح إلى عدد كبير من الحيوانات المنوية؛ لأنَّ الصعوبات التي يُواجهها الحيوان المنوي للوصول إلى البيضة كبيرة جدًا، ويجب أن يتلامس الجسم القمي لأكثر من حيوان منوي مع البويضة؛ لكي ينجح واحد منها في النَّفاذ إلى الدَّاخل (سوف يُناقش الإخصاب في الفصل الـ53). الذُّكور الذين يقذفون أقل من 20 مليون حيوان منوي يعدّون عقماء. وعلى الرَّغم من عددها العالي، إلا أنَّ الحيوانات المنوية لا تُشكِّل إلا 1% من السائل المنوي فقط.

تُنظِّم الهرمونات الوظيفة التَّناسلية في الذَّكر

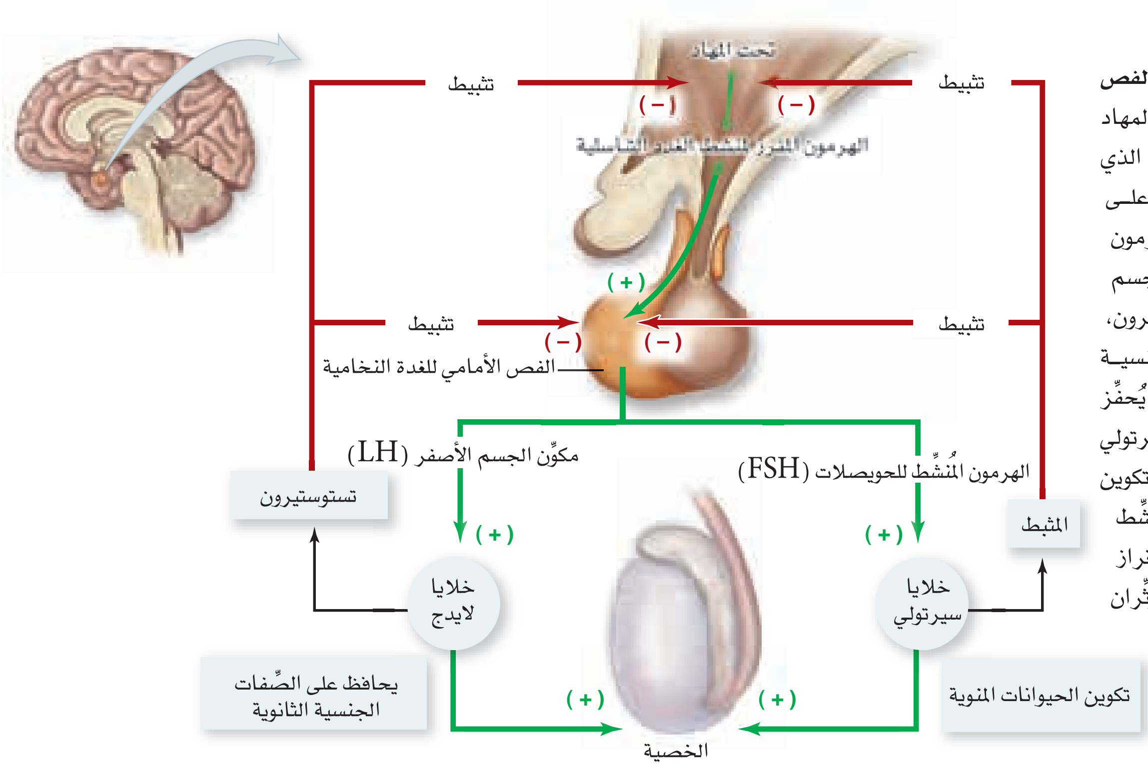
كما رأيت في (الفصل الـ46)، يُفرز الفصُّ الأمامي للغُدّة النُّخامية نوعين من الهرمونات المُحفِّزة للغدد التَّناسلية: الهرمون المُحفِّز للحويصلات (FSH) ومكوِّن الجسم الأصفر (LH). وعلى الرَّغم من تسمية هذه الهرمونات بحسب عملها في الأُنثى، فهي أيضًا ضرورية لتنظيم الوظائف الجنسية الذَّكرية (الجدول 52-1). في الذَّكر، يُحفِّز الهرمون المُحفِّز للحويصلات خلايا سيرتولي التي تُسهِّل بدورها تكوين الحيوانات المنوية، أما مكوِّن الجسم الأصفر فيُنشِّط خلايا ليدج لإفراز هرمون التستوستيرون.

الجدول 52-1	**الهرمونات التَّكاثرية في الثدييات**
الذَّكر	
الهرمون المُنشِّط للحويصلات	يُحفِّز تكوين الحيوانات المنوية عبر خلايا سيرتولي.
الهرمون مكون الجسم الأصفر	يُحفِّز إنتاج هرمون التستوستيرون عبر خلايا لايدج.
تستوستيرون	يُحفِّز تطور الصِّفات الجنسية الذَّكرية الثانوية وظهورها، والأعضاء الجنسية المُلحقة، وتكوين الحيوانات المنوية.
الأنثى	
الهرمون المُنشِّط للحويصلات	يُحفِّز تكوين الحويصلات المبيضية وإفراز هرمون إستراديول.
الهرمون مُكون الجسم الأصفر	تحفيز الإباضة، وتحويل الحويصلة المبيضية إلى الجسم الأصفر، وإفراز إستراديول وبروجستيرون من الجسم الأصفر.
إستراديول (إستروجين)	يُحفِّز تطور الصِّفات الجنسية الثانوية في الأنثى وظهورها؛ التَّحفيز الشَّهري للرَّحم من أجل الحمل.
بروجستيرون	إكمال تحضير الرَّحم للحمل؛ يُساعد في الحفاظ على الصِّفات الجنسية الثانوية للأنثى.
أُكسيتوسين	يُحفِّز انقباض الرَّحم وخروج الحليب.
برولاكتين	يُحفِّز إنتاج الحليب.

يُطبق مبدأ التَّغذية الرَّاجعة المُثبِّطة للتَّحكم في إفراز الهرمون المُحفِّز للحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر (الشكل 52-14). إذ يُحفِّز هرمونٌ من تحت المهاد يُدعى مُفرز منشط الغدد التناسلية GnRH الفص الأمامي للغُدّة النُّخامية لتطلق الهرمون المُحفِّز للحويصلات ومكون الجسم الأصفر. يُحفز الهرمون المُحفِّز للحويصلات خلايا سيرتولي على إنتاج هرمون بروتيني يُدعى المثبط Inhibin، يقوم بتثبيط إفراز المُحفِّز للحويصلات بشكل خاص. وبشكل مُشابه، فإنَّ هرمون مكون الجسم الأصفر يُحفِّز إنتاج التستوستيرون، الذي يُثبِّط بدوره إنتاج هرمون مكون الجسم الأصفر عن طريق التَّغذية الرَّاجعة المُثبِّطة، بشكل مُباشر على الفص الأمامي للغدة النخامية، أو بشكل غير مُباشر بتقليل إنتاج مُفرز منشط الغدد التناسلية من تحت المهاد.

أهمية التَّغذية الرَّاجعة المُثبِّطة يُمكن توضيحها عند إزالة الخصيتين؛ فبغياب هرموني تستوستيرون والمثبط، يزيد إفراز المُحفِّز للحويصلات ومكون الجسم الأصفر من الغدة النُّخامية كثيرًا.

يُنتج الذَّكر البالغ حيوانات منوية بشكل مُستمر عن طريق الانقسام غير المُنصِّف للخلايا المولدة المُبطِّنة للأنيبيبات المنوية المُلتفة. يتكوَّن السائل المنوي من الحيوانات المنوية التي تنتُجها الخصية والسائل القادم من الحويصلات المنوية وغدَّة البروستاتا. يتحكَّم الهرمون المُحفِّز لتكوين الحويصلات وهرمون مكون الجسم الأصفر المفرزين من الفصّ الأمامي للغُدّة النُّخامية في إنتاج الحيوانات المنوية وإفراز تستوستيرون من الخصيتين.



الشكل 52-14

التَّفاعلات الهرمونية بين الخصيتين والفص الأمامي للغدَّة النُّخامية. يُفرز تحت المهاد الهرمون المفرز لمنشط الغدد التناسلية الذي يُحفِّز الفصّ الأمامي للغُدَّة النُّخامية على إنتاج هرموني مكوِّن الجسم الأصفر والهرمون المُنشِّط للحويصلات. يُحفِّز مكوِّن الجسم الأصفر خلايا لايدج لإنتاج هرمون تستوستيرون، الذي يشترك في تطوير الصِّفات الجنسية الثانوية، ويُحفِّز تكوين الحيوانات المنوية. يُحفِّز الهرمون المُنشِّط للحويصلات خلايا سيرتولي الموجودة في الأنيبيبات المنوية؛ لتسهيل تكوين الحيوانات المنوية. يُحفِّز الهرمون المُنشِّط للحويصلات كذلك خلايا سيرتولي لإفراز الهرمون المثبط. التستوستيرون والمثبط يُؤثِّران سلبيًّا عن طريق التَّغذية الرَّاجعة السالبة في إفراز هرموني مكوِّن الجسم الأصفر والمُنشِّط للحويصلات، على التَّوالي.

4-52 تركيب الجهاز التناسلي الأنثوي للإنسان ووظيفته

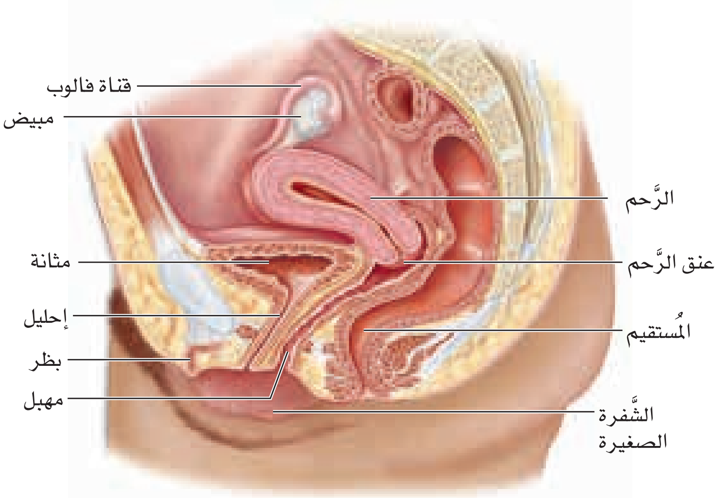
تراكيب الجهاز التَّناسلي الأنثوي مُوضَّحة في (الشكل 52-15). على عكس الخصيتين، تتكوَّن المبايض بشكل أبطأ قليلًا. فبغياب التستوستيرون، يُكوِّن جنين الأنثى **البَظر Clitoris** و**الشَّفرتين الكبيرتين Labia majora** من التَّراكيب الجنينية نفسها التي تُنتج القضيب والصفن في الذَّكر. لذلك، يُمكن القول: إن البظر والقضيب، والشفرتين والصفن، تراكيب مُتماثلة. والبَظِر، مثل القضيب، يحتوي الجسم الكهفي، ولذلك يُمكن أن ينتصب.

تحتوي المبايض تراكيب مجهرية تُسمّى **حويصلات مبيضية Ovarian follicles**، وتحتوي كل واحدة منها على **خلية بيضة ابتدائية Primary oocyte** وخلايا أصغر تُدعى **الخلايا الحبيبية Granulosa cells**.

عند البلوغ، تبدأ هذه الخلايا الحبيبية في إفراز الهرمون الجنسي الرَّئيس، إستراديول (يُدعى أيضًا إستروجين)، الذي يُحفِّز البدء بالدَّورة الشهرية *Menarche* (دورة الطمث). يُنشِّط إستراداديول ظهور الصِّفات الجنسية الثانوية في الأنثى، التي تشمل نمو الثديين وظهور شعر العانة. إضافة إلى ذلك، يقوم هرمون إستراداديول مع هرمون ستيرويدي آخر، يُدعى بروجستيرون، بالإبقاء على الأعضاء الأنثوية المُلحقة، مثل قنوات فالوب، والرَّحم، والمهبل.

عادةً، تنتُج بيضة واحدة في كل دورة شهرية

عند الولادة، تحتوي مبايض الأنثى نحو مليون حويصلة، تحتوي كل منها **بيضة ابتدائية Primary oocyte** تبدأ مُبكرًا في الانقسام المُنصِّف، ولكنها تتوقف عند الطور التمهيدي من الانقسام المُنصِّف الأول. وتنشط بعض الحويصلات المُحتوية على البيضة الابتدائية لتتطور خلال كلّ دورة شهرية. عند الإنسان، تستمر الدَّورة الشهرية شهرًا واحدًا (أو 28 يومًا تقريبًا في المعدل) ويُمكن



الشكل 52–15

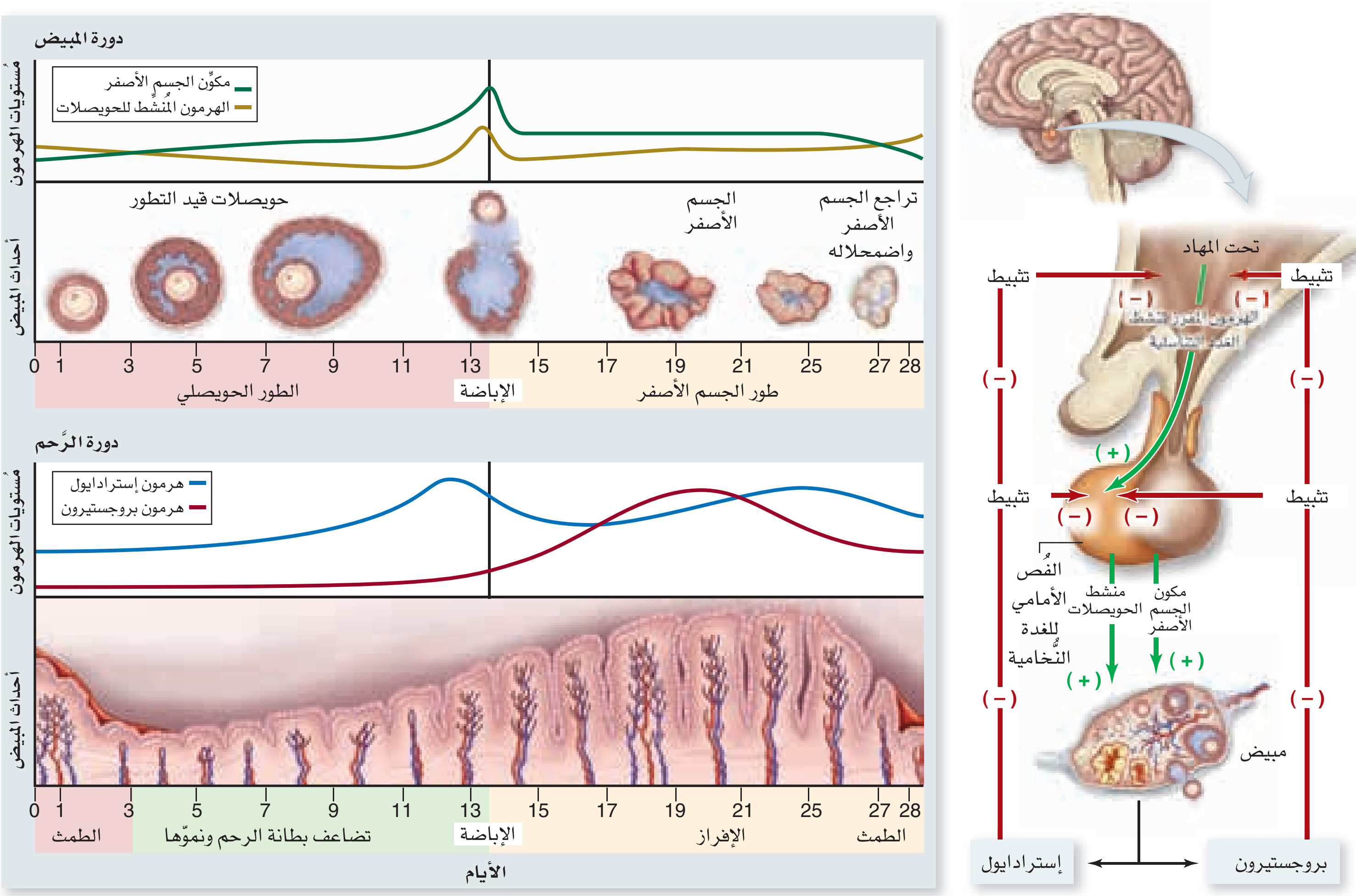
تركيب الجهاز التَّناسلي الأنثوي في الإنسان. المبايض هي الغُدد التَّناسلية، وتستقبل قناة فالوب البويضات بعد الإباضة، والرَّحم مكان تطور الجنين إذا تمَّ تخصيب البيضة.

تقسيمها بحسب نشاط المبايض إلى طوري: الحويصلة والجسم الأصفر، ويفصل بينهما حدث الإباضة (الشكل 52-16).

الطور الحويصلي

في أثناء **طور الحويصلة Follicular phase**، تُحفَّز حويصلات عدة في المبايض على النُّمو تحت تأثير FSH، لكن حويصلة واحدة تصل إلى حالة النُّضج الكامل، وتدعى **الحويصلة الثالثة Tertiary**، أو **حويصلة جراف Graafian follicle** بحلول موعد الإباضة. تُكوِّن هذه الحويصلة بروزًا ذا جدار رقيق على سطح المبيض. يُبطَّن الرَّحم بغشاء طلائي عمادي بسيط يُسمّى بطانة الرَّحم، وخلال طور الحويصلة، يُسبِّب هرمون إسترادايول نمو البطانة. ولهذا تدعى هذه المرحلة طور **التضاعف والنمو Proliferative phase** لبطانة الرَّحم (الشكل 52-16).

تُكمل خلية البيضة الابتدائية الانقسام المُنصِّف الأول داخل حويصلة جراف في أثناء طور الحويصلة. وبدلًا من إنتاج خليتين ابنتين متساويتي الحجم في هذا الانقسام، فإنَّها تُنتج خلية كبيرة، تُدعى **خلية البيضة الثانوية Secondary oocyte** (الشكل 52-17)، وخلية صغيرة ثانية، تُسمّى **الجسم القطبي Polar body**.



الشكل 52–16

دورة الطمث في الأنثى. إلى اليسار: مستويات الهرمونات في أثناء الدَّورة تتوافق مع الإباضة وتكوين بطانة الرَّحم. يُحفَّز نمو بطانة الرَّحم وزيادة سمكها عن طريق هرمون إستراداديول خلال طور تكوين بطانة الرَّحم ونموّها. إستراداديول وبروجستيرون يُحافظان على بطانة الرَّحم، ويُنظِّمانها خلال الطور الإفرازي. يسبب نقص مستوى هذين الهرمونين الطمث. إلى اليمين: يُنظَّم إنتاج إستراديول وبروجستيرون من الفص الأمامي للغُدَّة النُّخامية بالتَّغذية الرَّاجعة السالبة.

ولذلك، تحصل خلية البيضة الثانوية على مُعظم السيتوبلازم من خلية البيضة الابتدائية (انقسام سيتوبلازمي غير متساوٍ)، وهذا يزيد من فرصة الجنين المبكر في العيش إذا حدث لها إخصاب. أما الجسم القطبي، من ناحية أخرى، فيتحلَّل.

تبدأ خلية البيضة الثانوية في الانقسام المُنصِّف الثاني، ولكنها تتوقف عند الطور الاستوائي الثاني. تخرج خلية البيضة المتوقفة على هذا الوضع من المبيض عند الإباضة، ولا تُكمل الانقسام المُنصِّف الثاني إلا بعد الإخصاب في قناة فالوب.

الإباضة

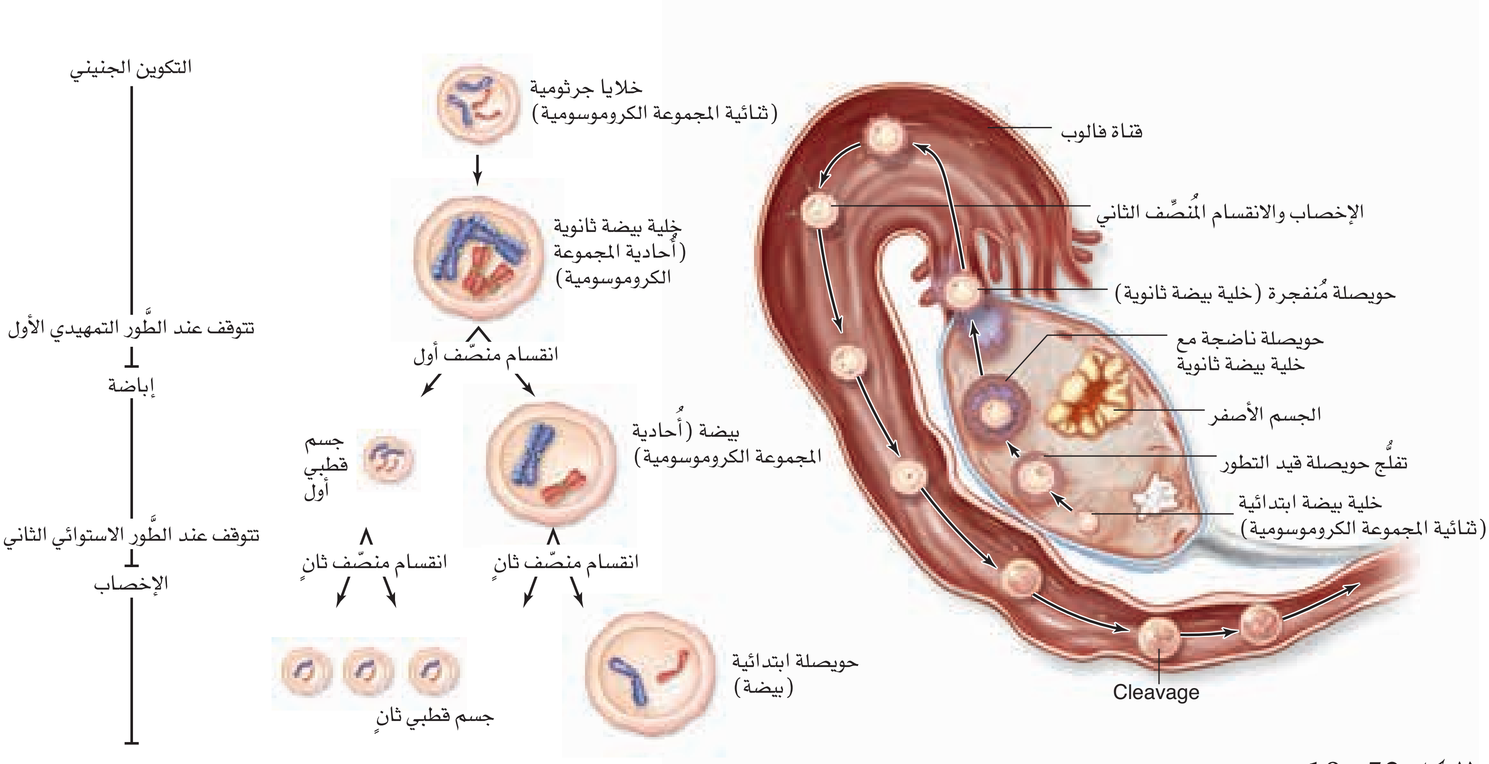
إنَّ ازدياد مستوى إستراداديول في الدَّم خلال الطور الحويصلي يُنشِّط الفص الأمامي للغُدّة النُّخامية لإفراز مكوِّن الجسم الأصفر في منتصف الدَّورة. هذا الإفراز المُفاجئ للهرمون يُسبِّب انفجار حويصلة جراف تامة التّطور عند عملية الإباضة، مُطلقةً بذلك خلية البيضة الثانوية.

تدخل هذه الخلية المتحررة تجويف البطن بالقرب من الأهداب، أو الزَّوائد الرِّيشية المُحيطة بفتحة قناة فالوب. تسحب الخلايا الطلائية المُهدَّبة المُبطِّنة لقناة فالوب البيضة، وتدفعها عبر القناة إلى الرَّحم.

تتحلَّل البيضة بعد يوم من الإباضة إذا لم يتم تلقيحها. أما إذا لُقِّحت، فإنَّها تُكمل الانقسام المُنصِّف الثاني مدفوعةً بتأثير التلقيح، مُكوِّنة بيضة كاملة النُّضج، وجسمًا قطبيًّا ثانيًا (الشكل 52-18). يُكوِّن التحام نواتي الحيوان المنوي والبيضة الزَّيجوت ثنائي المجموعة الكروموسومية. يحدث الإخصاب عادةً في الثُّلث العلوي لقناة فالوب، ويستغرق الزَّيجوت في الإنسان 3 أيام ليصل إلى الرَّحم، و2–3 أيام أخرى ليصل إلى بطانة الرحم، وينزرع فيها (الشكل 52-19).

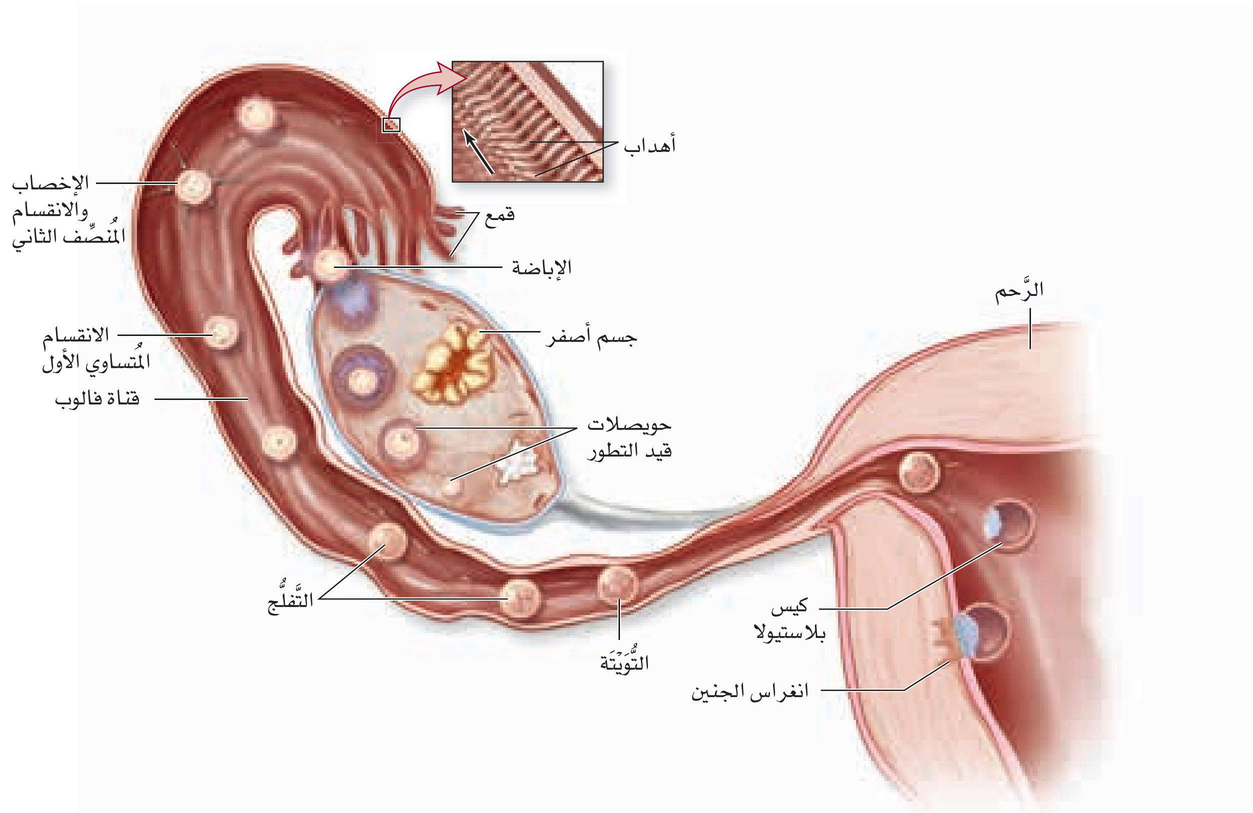
الشكل 52–17

حويصلة جراف ناضجة في مبيض قطة. لاحظ حلقة الخلايا الحبيبية التي تُحيط بخلية البيضة الثانوية. تبقى هذه الحلقة حول خلية البيضة عند الإباضة، وعلى الحيوان المنوي أن يشقّ طريقه عبر الحلقة ليصل إلى الغشاء البلازمي لخلية البيضة الثانوية.



الشكل 52–18

أحداث الانقسام المُنصِّف المصاحبة لتكوين البيضة في الإنسان. خلية البيضة الابتدائية هي ثُنائية المجموعة الكروموسومية. يُنتِج الانقسام المُنصِّف الأول الجسم القطبي وخلية البيضة الثانوية، التي تُطلق في أثناء الإباضة. خلية البيضة الثانوية لا تُكمل الانقسام المُنصِّف الثاني إلاّ بعد الإخصاب؛ وهذا الانقسام يُنتج جسمًا قطبيًّا ثانيًا وبيضة أحادية المجموعة الكروموسومية. يُنتِج اتحاد نواة البيضة أُحادية المجموعة الكروموسومية مع نواة الحيوان المنوي أُحادية المجموعة الكروموسومية الزَّيجوت ثُنائي المجموعة الكروموسومية.



الشكل 52-19

رحلة البيضة. تنتُج خلية البيضة الثانوية داخل حويصلة، وتُطلق عند الإباضة، ثم تنزلق عبر قناة فالوب عن طريق أمواج من الحركة الهدبية في جدران القناة. يُسافر الحيوان المنوي إلى أعلى المهبل، ويخترق خلية البيضة الثانوية، حيثُ تُكمل الخلية الانقسام المُنصِّف الثاني، ويحدث إخصاب البيضة الناتجة في قناة فالوب. ينقسم الزَّيجوت الناتج انقسامات مُتساوية داخل القناة، وعند وصوله الرَّحم، يكون على شكل كيس بلاستيولا. ينغرس الزَّيجوت في جدار الرَّحم، حيثُ يُكمل تطوُّره. (تمَّ تكبير البيضة والمراحل المُختلفة للتَّوضيح).

طور الجسم الأصفر

بعد الإباضة، يُكمل التَّحفيز بهرمون مكوِّن الجسم الأصفر نمو ما تبقى من حويصلة جراف لتشكل تركيبًا يُدعى **الجسم الأصفر Corpus luteum**. لهذا السبب، تُدعى هذه المرحلة **طور الجسم الأصفر Luteal phase**. يُفرز الجسم الأصفر إستراديول، وهرمون ستيرويدي آخر، يُدعى بروجستيرون. تعمل الكميات العالية من الهرمونين في الدَّم بوصفها تغذية راجعة مُثبِّطة سلبية على إنتاج هرموني محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر من الفصّ الأمامي للغُدَّة النُّخامية (الشكل 52-16). التَّأثير التَّثبيطي لهرمون محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر في طور الجسم الأصفر مُعاكس للتَّحفيز الذي يحدثه إستراديول على مكوِّن الجسم الأصفر في منتصف الدَّورة، والذي أدَّى إلى الإباضة. يعمل التأثير التثبيطي لإستراديول وبروجستيرون بعد الإباضة بوصفهما مانع حمل طبيعيًّا، إذ يمنعان تطور المزيد من الحويصلات وعملية الإباضة المُستمرة.

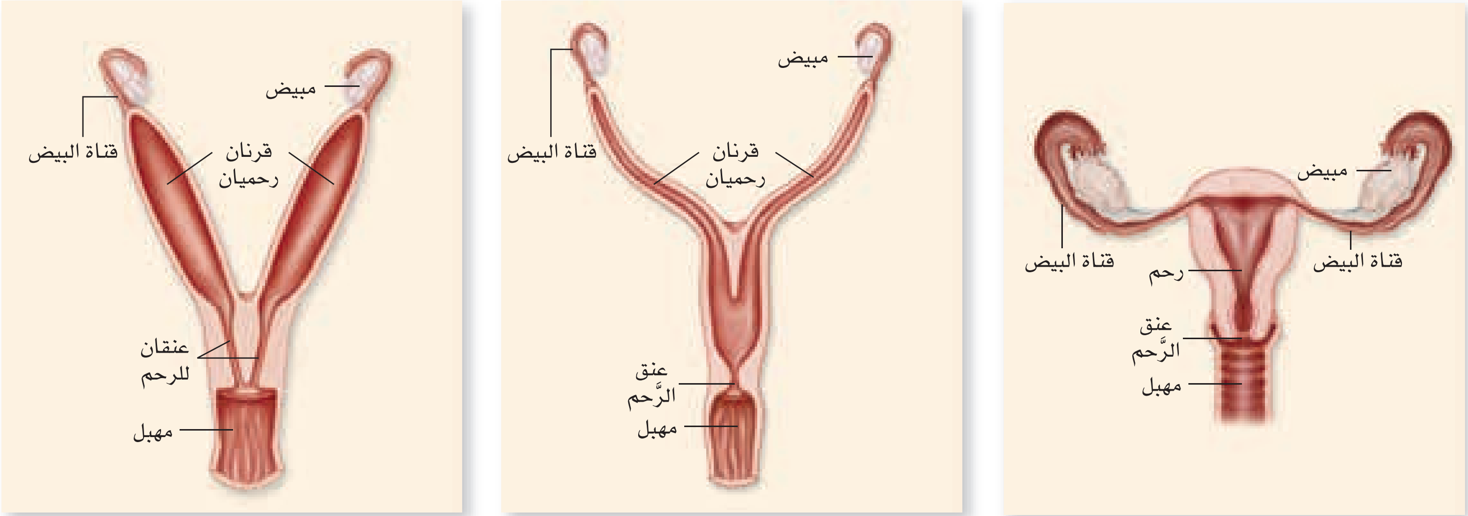
خلال طور الجسم الأصفر، يؤدي خليط إستراديول وبروجستيرون إلى جعل بطانة الرَّحم وعائية، وغُدِّية، وغنية بحبيبات الجلايكوجين. وبسبب المظهر والوظيفة الغُدِّية لبطانة الرَّحم، فإنَّ هذا الجزء من الدَّورة يُسمّى **الطور الإفرازي Secretory phase** لبطانة الرَّحم. وهذه التَّغيرات تُحضِّر الرَّحم لانغراس الجنين.

عند عدم حصول الإخصاب، يتحلَّل الجسم الأصفر بسبب انخفاض مستويات هرموني محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر، عند قرب نهاية طور الجسم الأصفر. يعمل إستراديول وبروجستيرون، الناتجان عن الجسم الأصفر، على تثبيط إفراز مكوِّن الجسم الأصفر، اللازم لبقائه. يُؤدي اختفاء الجسم الأصفر إلى انخفاض في مستويات إستراديول وبروجستيرون في الدم بنهاية طور الجسم الأصفر، ما يؤدي إلى انسلاخ بطانة الرَّحم بعملية يُرافقها نزيف. يشكل هذا ما يُعرف بالطَّمث، والجزء من الدورة الذي يقع فيه الطَّمث (النَّزيف) يُسمَّى **طور الطَّمث Menstrual phase** لبطانة الرحم.

إذا أُخصبت البيضة الخارجة من المبيض، فإنَّ عملية انحلال الجسم الأصفر والطمث الناتج عن ذلك لا يحدثان بسبب وجود الجنين الجديد. يحدث هذا بسبب إفراز الهرمون المُنشِّط للغدد التناسلية **الكوريوني البَشَري human chorionic gonadotropin (hCG)**، وهو هرمون شبيه بمكوِّن الجسم الأصفر ينتُج من الغشاء الكوريوني للجنين. بالمحافظة على وجود الجسم الأصفر، فإنَّ هرمون hCG يُحافظ على تركيز عالٍ من هرموني إستراديول وبروجستيرون اللّذين يمنعان الطَّمث، الذي ينهي الحمل. ولأنَّ هرمون hCG يأتي من الغشاء الكوريوني للجنيني، وليس من الأم، فإنه الهرمون الذي يتمُّ اختبار وجوده في فحص الحمل.

الثدييات ذات دورة الشَّبق

الطَّمث غير موجود في هذه الثدييات. وعلى الرغم من أنَّها تُكوِّن خلايا مُنسلخة بشكل دوري من بطانة الرَّحم، فإنها لا تنزف في هذه العملية. تقسم الدورة إلى أربع مراحل: قبل الشَّبق، والشبق، وبعد الشَّبق، وانتهاء الشبق، وهذه المراحل تُقابل مراحل نمو بطانة الرَّحم، ومُنتصف الدَّورة، والإفراز، والطَّمث التي تحدث في دورة الطَّمث.



أ. ب. ج.

الشكل 52–20

مُقارنة بين الأرحام في الثدييات. أ. الإنسان والرئيسيات الأخرى؛ **ب.** القطط والكلاب والأبقار؛ **ج.** الجرذان والفئران والأرانب.

تستقبل الأعضاء الجنسية الأنثوية المُلحقة الحيوانات المنوية وتُوفر الغذاء والحماية للجنين

تنقل **قنوات فالوب Fallopian tubes** (تُسمَّى أيضًا قنوات الرَّحم أو قنوات البيض) البويضات من المبايض إلى الرَّحم. **الرَّحم Uterus** في الإنسان عضو عضلي يُشبه شكل ثمرة الإجاص المقلوبة، وهو يضيق لإعطاء **عنق الرَّحم Cervix**، الذي يقود إلى **المَهْبِل Vagina** (الشكل 52–22 أ).

يُغطّى مدخل المَهْبِل بغشاء يُسمّى غشاء البكارة *Hymen*. وهذا الغشاء يُمزَّق عند أول لقاء جنسي، ما يجعل هذا أول لقاء جنسي مؤلمًا.

خلال الإثارة الجنسية، تمتلئ الشفرتان الصغيرتان، والبَظر، والمَهْبِل كلها بالدَّم، مثل عملية الانتصاب عند الذَّكر. يحتوي البظر على نهايات عصبيه بكميات كبيرة، ولذلك فهو أكثر جزء حساس، وهو الأكثر إستجابة للتَّهيُّج الجنسي. خلال التَّهيج الجنسي، تُفرز غُدد تقع بجانب فتحة المَهْبِل تُسمّى غدد بارثولين، سائلاً يُرطِّب، ويُسهِّل عملية دخول القضيب. القذف من الذَّكر يُدخل الحيوانات المنوية التي تسبح بعيدًا عن المهبل لتصل إلى قناة فالوب لتلتقي مع خلية البيضة الثانوية ليتمَّ الإخصاب.

تمتلك بعض الثدييات الأخرى غير الرَّئيسيات أجهزة تكاثرية أنثوية أكثر تعقيدًا، حيث ينقسم جزء من الرَّحم ليُشكِّل "قرونًا" رحمية، كل منها يصل إلى قناة بيض (الشكل 52–20 ب، ج). القطط، والكلاب، والأبقار، مثلًا، لها عنق رحمي واحد، وقرنان رحميان يفصلهما جدار. الجِرابيّات، مثل الأبوسوم، فيها انفصال أكبر، لها قرنان رحميان مُنفصلان، بعنقين رحميين، ومهبلين. تمتلك ذكور الحيوانات الجِرابية قضيبًا على شكل شوكة يُمكن له أن يدخل كلا المهبلين في الوقت نفسه.

خلال كل دورة شهرية، تتكوَّن حويصلات مبيضية عدَّة تحت تأثير تحفيز هرمون محفِّز تكوين الحويصلات، متوجةً هذا بإباضة حويصلة واحدة تحت تأثير مكوِّن الجسم الأصفر. خلال طوري الحويصلة والجسم الأصفر، تُنشِّط هرمونات تفرزها المبايض تكوُّن بطانة الرَّحم، حيث يتمكَّن الجنين من الانغراس إذا حدث الإخصاب. تنطلق خلية البيضة الثانوية من المبيض عند الإباضة، وتُكمل الانقسام الثاني فقط إذا تمَّ إخصابها.

5-52 موانع الحمل وعلاج العُقم

في مُعظم الفقريات، يرتبط الجماع بالتَّكاثر فقط. الرُّدود الانعكاسية التي تحدث في الأنثى تُحدِّد التقبُّل الجنسي في فترات الدَّورة الجنسية، عندما تكون خصبة. في الإنسان وأنواع قليلة من القردة، تستطيع الأنثى تقبل الجنس في أي وقت من الدورة الجنسية، هذه القابلية المطولة لها وظيفة مهمة ثانية؛ إنها تقوِّي الارتباط والعلاقة العاطفية بين الفردين.

الجماع جزء مُهم من حياة الإنسان العاطفية، ومع هذا ليس كل الأزواج لديهم الرغبة في الإنجاب في كل عملية جماع. خلال التاريخ، حاولت الشعوب والحضارات التَّحكم في التكاثر دون منع اللقاء الجنسي. وتُسمّى عمليات منع الحمل **تنظيم الحمل Birth control**. من ناحية فسيولوجية، لا يبدأ الحمل بعد الإخصاب، إنَّما بعد أسبوع من الانغراس النَّاجح. تُسمّى طرق تنظيم الحمل التي تعمل قبل الانغراس عادةً **منع الحمل Contraception**.

وعلى العكس، هناك أزواج يرغبون في الحمل، ولكنهم لأسباب عدة لا يحصلون على الحمل، هذه الحالة تُسمّى **العُقم Infertility**. وقد طُوِّرت تقنيات لمُساعدة مثل هؤلاء الأزواج للحصول على الأولاد.

تهدف موانع الحمل إلى منع الإخصاب أو الانغراس

تُتّبع عادة طرق عدَّة، تختلف عن بعضها في الفعالية وفي درجة تقبُّلها من قبل الأزواج والأديان والثقافات المُختلفة، لمنع الحمل (الشكل 52-21 والجدول 52-2).

الامتناع عن الجماع

من أكثر الطرق اعتمادًا لمنع الحمل طريقة **الامتناع عن الجماع Abstinence**، أي عدم إقامة علاقات جنسية أبدًا. تُعدّ هذه الطريقة من أكثر الطُّرق نجاحًا بين طرق منع الحمل جميعها، ولكنها الأقل استعمالًا؛ لأنَّ الامتناع عن الجماع صعب، ولا يُمكن لأحد أن يتحمله. إن الدافع لعملية الجماع لا يُقاوم، ويحدث كثير من الحمل بسب عدم القدرة على التقيد بهذه الطريقة.

حجز الحيوانات المنوية

إذا لم يصل الحيوان المنوي إلى الرَّحم، فإنَّ الإخصاب لا يتم. أحد الطُّرق لمنع وصول الحيوان المنوي هو بإحاطة القضيب أو تغليفه بغشاء رقيق، هو **الواقي الذَّكري Condom**. بعض الذُّكور لا يُحبِّذون استعمال هذه الطريقة؛ لأنَّها تُقلِّل الإحساس بالمُتعة في أثناء الجماع. من ناحية المبدأ، هذه الطريقة سهلة التطبيق، ولا يمكن خرقها، لكنها من الناحية العملية ذات نسبة فشل تتراوح من 3-15% بسب الاستخدام الخاطئ للواقي الذكري، أو بسبب عيب في الواقي نفسه. وعلى الرغم من ذلك، فإنَّ هذه الطريقة من أكثر الطُّرق استعمالًا في الولايات المُتحدة لمنع الحمل. يستخدم الواقي الذكري كذلك لمنع انتقال الأمراض الجنسية مثل الإيدز. فأكثر من مليار واقٍ ذكري يباع في الولايات المُتحدة كل عام.

طريقة ثانية لمنع دخول الحيوان المنوي إلى الرّحم هي بوضع غطاء على عنق الرَّحم. الغطاء يُمكن أن يكون **غطاء عنق رحم Cervical cap** محكم الإغلاق، يُلبس أيامًا عدة، أو قبة مطَّاطية تُسمَّى **الحجاب الحاجز Diaphragm**، توضع قبل الجماع. وبسبب الاختلاف في أبعاد عنق الرحم يجب ملاءمة غطاء عنق الرحم أو الحجاب الحاجز، على أن يُستَشارَ الطبيب أولًا. تبلغ نسبة فشل الحجاب الحاجز 4 – 25%، بينما نسبة فشل غطاء عنق رحم أقل من ذلك.

تحطيم الحيوانات المنوية

الطريقة الثالثة لمنع الحمل هي إزالة الحيوان المنوي بعد القذف. يتم ذلك بغسل المهبل بعد الجماع مُباشرة، قبل أن يدخل الحيوان المنوي إلى الرَّحم. هذه الطَّريقة تُسمّى **الدُّش المهبلي Douche**. طريقة الدُّش المهبلي طريقة صعبة؛ لأنَّها تتطلب الاندفاع نحو الحمام مُباشرة بعد القذف، ويلزمها غسل جيد للمهبل. ويمكن أن تزيد عملية الدُّش المهبلي، في الحقيقة، من فرصة الحمل؛ لأنَّها تدفع الحيوان المنوي أعلى المهبل نحو الرَّحم، ولهذا فإنَّ نسبة فشل هذه الطريقة 40%.

أ ب ج د

الشكل 52–21

أربع طرق شائعة لتنظيم النَّسل. أ. الواقي الذَّكري؛ **ب.** الحاجز والهلام القاتل للحيوانات المنوية؛ **ج.** أقراص منع الحمل؛ **د.** مدروكسي بروجستيرون.

الجدول 52-2	طرق تنظيم النَّسل			
الأداة	**طريقة العمل**	**نسبة الفشل***	**الإيجابيات**	**السلبيات**
أقراص موانع الحمل المتناولة عن طريق الفم	هرمونات (شبيهة بالبروجستيرون وحده أو مع هرمونات أخرى) تمنع الإباضة.	1 – 5، اعتمادًا على النوع	مُريحة؛ فعالة بشكل كبير؛ تُوفِّر بشكل كبير فوائد صحية ليست ذات علاقة بالحمل، مثل الحماية من سرطانات المبايض وبطانة الرَّحم.	يجب أن تُؤخذ بانتظام؛ تأثيرات جانبية طفيفة تمَّ التقليل منها في التَّراكيب الجديدة؛ لا تُعطى للنِّساء المعرضات لأخطار أمراض القلب (غالبًا المُدخِّنات فوق عمر 35 عامًا).
الواقي الذكري	غشاء رقيق للقضيب يجمع المني؛ "الواقي الأنثوي" عبارة عن غشاء يبطن جدار المهبل.	3 – 15	تستخدم بسهولة، فعالة، رخيصة، وتحمي من انتقال الأمراض الجنسية.	تحتاج إلى تعاون الذكر، يمكن أن تتلف في أثناء الاستخدام، أو عند تخزينها.
الحاجز	أغطية مطاطية ناعمة تُغطي مدخل الرَّحم؛ تمنع الحيوانات المنوية من الوصول إلى البيضة، تحمل قاتلات منوية.	4 – 25	لا تُوجد لها آثار جانبية خطرة؛ يُعتمد عليها إذا استخدمت بشكل صحيح؛ تُوفِّر حماية من انتقال الأمراض الجنسية وسرطان عنق الرَّحم.	تحتاج إلى الحذر عند تركيبها، تُسبِّب الانزعاج عند وضعها وإزالتها؛ يُمكن لها أن تنزلق في أثناء الجماع.
أدوات داخل الرحم	أداة بلاستيكية أو معدنية توضع في الرَّحم، تمنع الانغراس؛ بعضها يحتوي نحاسًا، وبعضها يُطلق هرمونات.	1 – 5	مريحة، فعالة؛ لا تُستبدل بشكل مُتكرِّر.	يُمكن أن تُسبِّب نزيفًا زائدًا في أثناء الطمث وألمًا؛ خطورة ثقبها، العدوى، طردها للخارج، أمراض والتهابات الحوض، والعقم؛ لا ينصح بها للإناث الراغبات في الحمل مستقبلًا، خطر في حالة الحمل.
غطاء عنق الرَّحم	حاجز صغير يُغطي عنق الرَّحم بإحكام، يمنع الحيوان المنوي من الوصول إلى البيضة، ويحمل قاتلات للحيوانات المنوية.	الاحتمالية شبيهة بالحاجز	لا توجد أعراض جانبية خطرة؛ فعالة؛ يمكن أن تبقى في مكانها بشكل أطول من الحاجز.	مشكلات في عمليات تركيبه وإدخاله؛ يأتي بأحجام مُحدَّدة.
الرَّغوة، والكريمات، والهلام، وتحاميل المهبل	قاتلات حيوانات منوية كيميائية تدخل داخل المهبل قبل الجماع؛ لتمنع الحيوان المنوي من الوصل إلى الرَّحم.	10 – 25	يُمكن أن يستخدمها أي فرد غير مُتحسَّس لها؛ تمنع من الإصابة ببعض الأمراض التي تنتقل جنسيًّا؛ لا يوجد آثار جانبية معروفة.	لا يُمكن الاعتماد عليها؛ أحيانًا غير فاعلة؛ يجب أن تُستخدم خلال 5 – 10 دقائق قبل كل جماع.
الكبسولات المزروعة	كبسولات تُزرع جراحيًّا تحت الجلد، وتُطلِق بشكل بطيء هرمونات توقف الإباضة.	0.03	آمنة جدًا، مريحة، وفعالة؛ تدوم فترة طويلة (5 سنوات)؛ لها فوائد صحية غير منع الحمل كتلك التي في أقراص منع الحمل.	دورة شهرية غير مُنتظمة، ويمكن أن تغيب؛ تحتاج إلى جراحة لوضعها وإزالتها؛ بعض الندب ممكن حدوثها.
حقن مادة مانعة للحمل مثل (Medroxyprogesterone; Depo – Provera)	حقن كل 3 أشهر لهرمون يتحرر بشكل بطيء، ويمنع الإباضة.	1	مريح وفعال جدًا؛ لا يوجد له آثار جانبية باستثناء حدوث نزيف الطمث الشديد أحيانًا.	بعض الدِّراسات على الحيوانات تقترح أنَّه يمكن أن يُسبِّب السرطان، على الرَّغم من أن الدِّراسات على الإنسان مُشجِّعة؛ حدوث نزيف طمثي شديد أحيانًا.

* نسبة الفشل عُبِّر عنها كحملٍ حدث لكل 100 مستخدم فعلي/ سنة

المصدر: النشرة الأمريكية للعقم والأمراض النسائية: موانع الحمل، كُتيب تثقيف المريض، عدد.AP005، واشنطن، د.س، 1990.

الطريقة البديلة هي إتلاف الحيوانات المنوية بعد دخولها المهبل باستخدام مواد قاتلة للحيوانات المنوية، أو الهلام، أو الرَّغوة. تُستخدم هذه المواد بعد الجماع مباشرة، ونسبة الفشل فيها 10 – 25%. ولكن استخدام هذه الطريقة مع طرق أخرى مثل الواقي الذكري، أو الحواجز تزيد من نسبة نجاح كل واحدة منفردة.

منع الإباضة

كان أكثر الطرق شيوعًا لمنع الحمل في الولايات المُتحدّة، منذ عام 1960، استخدام النساء **أقراص منع الحمل Birth control pills or Oral contraceptive**. تحتوي هذه الأقراص على هرمون شبيه بالبروجستيرون، وبعض الأحيان يُخلط هذا الهرمون مع الإستروجين. وكما وصف سابقًا، فإنَّ هذين الهرمونين يعملان عن طريق التَّغذية الرَّاجعة المُثبِّطة على تثبيط إفراز هرموني محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر خلال طور الجسم الأصفر من دورة الإباضة، وهذا يمنع من ثم تكوُّن الحويصلة والإباضة. كذلك تُسبِّب هذه الهرمونات بناء بطانة الرَّحم. الهرمونات في أقراص منع الحمل لها تأثير مشابه. ولأن هذه الأقراص تمنع الإباضة، فإنَّه لا توجد بويضات للإخصاب.

تأخذ المرأة هذه الأقراص مدة 3 أسابيع من بدء الدورة؛ وفي الأسبوع الرَّابع، تأخذ أقراصًا خالية من الهرمونات، فيسمح ذلك بانخفاض مستويات الهرمونات في الدَّم، ويحدث الطَّمث.

منع الحمل عن طريق الفم يُعدّ وسيلة مهمة وفعّالة لتنظيم النَّسل، ونسبة الفشل فيها 1 – 5%. وهناك نوع آخر من هذه الطريقة، يعتمد على زرع كبسولات تحتوي هرمونات تحت الجلد. هذه الكبسولات لها نسبة فشل أقل من 1%.

يستخدم عدد قليل من النساء الأقراص أو الكبسولات بسبب آثارها الجانبية غير المرغوب فيها، مثل تجلط الدم والغثيان. وقد تمَّ تقليل هذه الآثار بالأنواع الجديدة من الأقراص، التي تحتوي إستروجين أقل، وشبيهات أخرى بالبروجستيرون. فضلًا عن ذلك، هذه الأقراص الجديدة لها فوائد صحية، حيثُ إنَّها تُقلِّل من أخطار الإصابة بسرطان المبايض والرَّحم وأمراض القلب، وهشاشة العظام (في النِّساء المتقدمات في العمر). وعلى الرغم من ذلك، فإن هذه الأقراص تزيد من خطر الإصابة بسرطان الثدي وعنق الرَّحم.

تزداد الخطورة من استخدام أقراص منع الحمل عند النساء المدخّنات، وتزداد أكثر عند المدخّنات فوق سن 35. إن الشائع حاليًا بين النساء، هو أن فوائد الأقراص الصحية أكثر من أضرارها. وعلى الرغم من ذلك، يجب على الطبيب مساعدة كل امرأة في تحديد أضرار الأقراص المانعة للحمل ومنافعها.

منع انغراس الجنين

إنَّ إدخال **أداة داخل الرَّحم Intrauterine device (IUD)**، مثل اللَّولب أو أي أداة ذات شكل غير مُنتظم، يؤدي دورًا ناجعًا في منع الحمل؛ لأن التهيُّج الذي تحدثه يمنع الانغراس. نسبة فشل الوسائل داخل الرحمية هي من 1 – 5%. تعكس درجة فعاليتها العالية استعمالها بكثرة؛ حيث إنَّها يُمكن أن تُنسى، بعد إدخالها الرَّحم. يكمن عيب هذه الطريقة الشديد في أن ثلث النِّساء المُستخدمات لها يُعانين مغصًا وآلامًا، وفي بعض الأحيان يَتَعَرَّضْنَ إلى نزف من الرَّحم، ولهذا عليهن التخلص منها. وإن هناك خوفًا من احتمال عدوى الرَّحم عند استعمال هذه الطريقة.

طريقة أخرى لمنع انغراس الجنين هي باستخدام "قرص صباح ما بعد الجماع،" أو الخطة ب. يحتوي هذا القرص على إستروجين أكثر من حبوب منع الحمل بخمسين ضعفًا. وتعمل هذه الأقراص على منع تكوين الجنين أو كبح تطوره، بمنع الإخصاب، أو بمنع الانغراس. نسبة فشل هذه الطريقة 1 – 10%.

الكثير من النساء لا يستطعن أخذ هذه الكمية العالية من هرمون الإستروجين بسهولة بسبب تأثيراتها الجانبية الشديدة. ولا يُوصى باستخدام هذه الطَّريقة بانتظام، بل بوصفها طريقة طارئة لمنع الحمل.

التَّعقيم

التَّعقيم Sterilization طريقة يتمُّ فيها قطع جراحي لجزء من الأنابيب التي تنقُل الجاميتات من أعضاء التَّناسل (الشكل 52-22). هذه الطريقة فعّالة 100% تقريبًا لمنع الحملً. يُمكن إجراء التَّعقيم في الذكور أو الأناث، إذ إن هذا يمنع الحيوانات المنوية من الدخول إلى السائل المنوي في الذكور، ويمنع البيضة من الوصول إلى الرّحم عند الأناث.

في الرِّجال، يتمُّ التَّعقيم بإزالة جزء من الوعاء النَّاقل من كل خصية، ومن ثم ربطه. العملية مشابهة، عند النِّساء، وتسمى الربط الأنبوبي، وهي تتضمن قطع جزء من قناتي فالوب ثم ربط القناة بعد ذلك. في حالات نادرة جدًا، يحدث إعادة ربط الأنابيب المقطوعة مع بعضها، وهذا يعيد القدرة الإنجابية. هذا الأمر أكثر شيوعًا عند الذكور، إلاّ أنه يحدث عند الجنسين بمعدلات منخفضة جدًا، ما يُفسِّر عدم نجاح هذه العملية 100%.

يحدث العقم عند الذُّكور والإناث

يُعرَّف العقم Infertility بأنه عدم الحمل بعد 12 شهرًا من العلاقة الزَّوجية دون أي استخدام لموانع الحمل. يعود 40% من أسباب العقم إلى الرَّجل، و45% من الأسباب إلى المرأة و15% لأسباب غير معروفة (العقم لأسباب مجهولة). بناء على هذه الإحصائيات، وعلى الرغم من الدراسات الكثيرة، فمن الواضح أننا في حاجة إلى الكثير لنتعلمه عن العقم عند الإنسان.

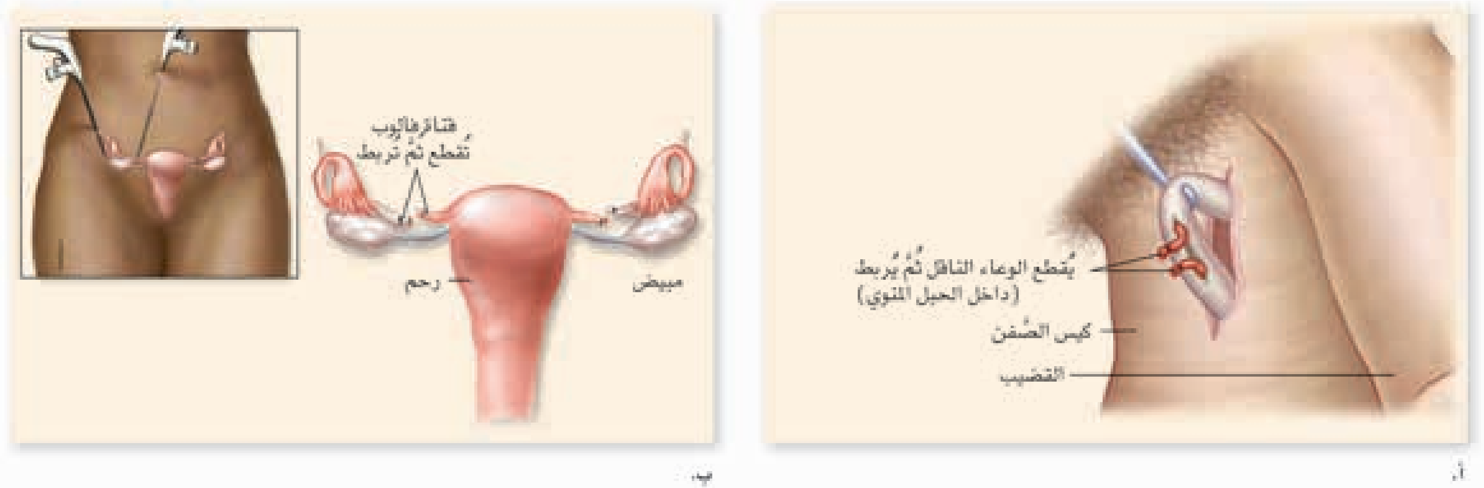
العقم عند الإناث

يحدث العقم عند الإناث بسبب حدوث فشل في أي مرحلة من إنتاج البيضة، إلى انغراس الزَّيجوت. إن أهم المشكلات تنشأ من فشل الإباضة، ومن حدوث بعض أنواع الانسداد الميكانيكي الذي يمنع الإخصاب أو الانغراس.

إن أهم مُسبِّب للعقم عالميًّا هو مرض الالتهاب الحوضي. يحدث هذا المرض بسبب عدوى بكتيرية بأنواع مُختلفة من البكتيريا تُسبب إغلاق قناة فالوب. يُسبِّب هذا منع مرور الحيوانات المنوية، وانتقال البيضة المُخصَّبة إلى الرَّحم.

إنَّ التهاب بطانة الرّحم، أو وجود نسيج بطانة رحم خارجي شاذ، يُسبِّب العقم بآلية تُشبه ما يحدث بمرض الالتهاب الحوضي. يستجيب الجسم لهذا النَّسيج الخارجي بإحاطته بنسيج ندبي يمنع نقل البويضات إلى الرَّحم.

من الأسباب الأخرى للعقم هو عمر الأنثى، أو انتهاء عمل المبيض المُبكِّر. تقل الخصوبة بشكل كبير مع تقدم العمر، ويزيد احتمال حدوث مشكلات وراثية بسبب عدم انفصال الكروموسومات (انظر الفصل الـ13). فإذا حصل أن توقفت الإناث



الشكل 52–22

تنظيم النَّسل من خلال التَّعقيم. أ. قطع الوعاء الناقل؛ (ب) ربط الأنابيب.

عن إنتاج البويضات قبل سن 40، فإن هذا يُعدّ تشخيصًا لمرض انتهاء عمل المبيض المُبكِّر.

إن عدم انتظام التَّحكم الهرموني في الإباضة الذي تمَّ الحديث عنه سابقًا هو سبب شائع للعقم عند الإناث. فانخفاض مستويات الهرمون المُفرز للهرمون المنشط للغدد التناسلية (GnRH) سوف يعمل على إيقاف الإباضة، وتدعى هذه الظروف قصور الغُدد التَّناسلية الناتج عن نقص مفرز منشط الغُدد التَّناسلية. يحدث هذا بسبب تلف في تحت المهاد أو الغُدَّة النُّخامية، أو بأي مرض يُمكن أن يُؤثِّر في المُستويات الطبيعية لهرمونات تحت المهاد. فمثلًا، السُّكري، أو أمراض الغُدَّة الدَّرقية، أو زيادة إنتاج الأندروجينات من الغدة الكظرية تُؤثِّر كلها في التَّغذية الرَّاجعة الهرمونية لتحت المهاد، ويمكن أن تُسبِّب خللًا في وظيفة تحت المهاد الطبيعية، وهذا يؤدي بدوره إلى نقص مستويات الهرمون المُفرز للهرمون المنشط للغدد التناسلية، ويؤدي إلى العُقم.

يحدث الخلل الهرموني أيضًا في طور الجسم الأصفر. إن انخفاض مستويات هرمون بروجستيرون خلال طور الجسم الأصفر يُقلِّل من سُمك جدار الرَّحم. يجعل هذا عملية الانغراس – من ثم – غير ممكنة، أو يجعل الرحم غير قادر على استقبال الجنين بشكل مُناسب، فيحدث الإجهاض التلقائي.

العقم عند الذُّكور

يعود سبب العقم عند الرجل إلى انخفاض عدد الحيوانات المنوية وحيويتها، وحركتها في المقذوف. يعود هذا إلى عوامل عدة تتراوح من العدوى البكتيرية إلى خلل الهرمونات. إن تحليل مشكلات الذكور أسهل؛ وذلك لسهولة جمع السائل المنوي. يحلَّل السائل المنوي من ناحية عدد الحيوانات المنوية، وحركتها، وحيويتها، وشكلها.

قد يعود سبب العقم عند الرِّجال إلى رد الفعل المناعي الذَّاتي تجاه الحيوانات المنوية، ما يُؤدي إلى خسارة الحيوانات المنوية، إضافة إلى إصابة الغُدد المسؤولة عن إنتاج السائل المنوي. قد يُسبِّب تلف الوعاء الناقل والأنيبيبات المنوية العُقم أيضًا. ويُمكن أن يشكل أي خلل في عملية نضج الحيوانات المنوية سببًا مُحتملًا للعُقم.

ومع كل هذه الأسباب، فإن 5% من الرِّجال يُعانون العُقم مجهول الأسباب، الذي يُمكن تعليله بالأسباب الوراثية، حيث إن الأعداد المتأثرة تبدو متماثلة في العالم كله على الرغم من اختلاف البيئة. وفي دراسات على ذبابة الفاكهة، تبيَّن وجود أكثر من 1500 جين مسؤول عن العُقم في الذُّكور، والعمل جارٍ للكشف عن وجود جينات مشابهة في المحتوى الجيني للإنسان.

تتطلب معالجة العقم غالبًا تقنيات إخصاب مُساعدة

هناك طريقتان مُحتملتان لعلاج العقم: العلاج بالهرمونات، والعلاج باستخدام **تقنيات مُساعدة على الإخصاب Assisted reproductive technologies**. إن أعداد طرق الإخصاب المُساعدة وأنواعها كثيرة وفي ازدياد.

المعالجة بالهرمونات

في العقم الذي سببه خلل في المبايض، العلاج المُتَّبع هو ذلك الذي يُؤدي إلى رفع مستويات هرمون محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر في آن معًا في أثناء الدَّورة الشهرية العادية. وبسب التعقيد في التحكم الهرموني للدورة الشهرية، فمن غير المستغرب أن المعالجة الهرمونية يمكن أن تحدث بأكثر من طريقة. أكثر دواء مُستعمل في هذه الحالة هو كلوميفين Clomiphine، الذي يعمل مثِّبطًا تنافسيًّا لمُستقبلات الإستروجين. هذا يُؤثر من ثم في الدَّورة الرَّاجعة السالبة المُتحكِّمة في إنتاج إسترادايول من المبايض، ما يُؤدي إلى رفع مستويات هرمون محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر. إذا لم تنجح هذه الطريقة، تحقن الهرمونات المنشطة للمبيض لتحفيز عملية الإباضة.

تقنيات الإخصاب المُساعدة

من أبسط التقنيات المُساعدة على الإخصاب استعمال الإخصاب الاصطناعي، وهي عملية إدخال الحيوان المنوي إلى الجهاز التَّناسلي الأنثوي بشكل اصطناعي. هذه الطريقة مُستخدمة لتكاثر الحيوانات، وقد استُخدمت أيضًا في الإنسان. جرى التوسع في استخدام هذه الطريقة في حالات العقم التي يتم بها حقن كل من الحيوان المنوي والبيضة اصطناعيًّا بتقنية نقل الجاميتات داخل أنبوب فالوب *Gametic intrafallopian transfer (GIFT)*.

أن ولادة أول "طفل أنابيب" عام 1978 كانت بداية عصر جديد من طرق الإخصاب المُساعدة. لم يتصور الأوائل ممن عملوا على هذه الطريقة النجاح الذي سوف تحققه. في هذه الطريقة، يتم الإخصاب خارج الرَّحم أو داخل أنابيب الاختبار *In vitro fertilization (IVF)* ثم يُنقل الجنين *Embryo transfer* إلى الرَّحم. وإذا لم يتمكن الحيوان المنوي من إخصاب البيضة بنجاح في أنابيب الاختبار، فإنَّ الحيوان المنوي يُحقن داخل البيضة بعملية تُسمّى التطعيم المجهري للبيضة بالحيوانات المنوية *Intracytoplasmic sperm injection (ICST)*.

تُعدّ الولادات المُتعدِّدة من مساوئ هذه الطُّرق. يعود هذا التَّعدُّد في الأجنة إلى أن أكثر من جنين يُنقل إلى الرَّحم لضمان نجاح انغراس واحد منها ونموه. ومع فهمنا لعملية التكوين الجنيني للإنسان أكثر، أصبح بإمكاننا مراقبة التطور المبكر للأجنة لانتقاء الأجنة "الأفضل" فقط، ومن ثم نقلها، وبذلك نُقلِّل من عدد الأجنة المنقولة ونحِدّ من مُشكلة تعدُّد الولادات (أكثر من جنين).

يمكن تجميد حيوانات منوية، وبويضات، وحتى أجنة بشرية للتقليل من استخدام طرق التدخل المباشر في الأم مثل عدد مرات جمع البويضات. لقد تم الحصول على مواليد باستخدام حيوانات منوية، وبويضات، وأجنة مجمدة. تسمح هذه العملية بأخذ (نقل) جنين واحد وتجميد بقية الأجنة التي تمَّ إنتاجهم عن طريق الإخصاب داخل الأنابيب. فإذا لم تنجح عملية انغراس الجنين الأول، فإنَّ جنينًا آخر يُمكن إذابته ونقله فيما بعد.

يُمكن منع الحمل بطرق عدة. تشمل هذه الطرق: الامتناع عن الجماع، وحواجز الحمل، والمنع الهرموني، وعمليات التَّعقيم. يُمكن مُعالجة العقم عن طريق الهرمونات المحفزة للإباضة، أو عن طريق التقنيات المُساعدة على التكاثر. تشمل هذه التَّقنيات الإخصاب داخل الأنابيب، وحقن الحيوان المنوي داخل سيتوبلازم البيضة.

مراجعة المفاهيم

1-52 إستراتيجيات التَّكاثر عند الحيوان

على الرَّغم من أن مُعظم الحيوانات تتكاثر جنسيًّا، فإن هذه ليست الطريقة الوحيدة للتَّكاثر.

- يتطلب التَّكاثر الجنسي إنتاج جاميتات أحادية المجموعة الكروموسومية –بيضة وحيوان منوي– عن طريق الانقسام المُنصف، التي تتحد بعملية الإخصاب لإعطاء زيجوت ثنائي المجموعة الكروموسومية.
- يُنتج التَّكاثر اللاجنسي نسلًا له جينات الخلية الأبوية نفسها.
- تتكاثر البكتيريا وحيدة الخلية بالانشطار، وتتكاثر اللاسعات بالتَّبرعم، حيث ينفصل فيها جزء لينمو إلى مخلوق جديد مطابق.
- في التكاثر العُذري، تُنتج الأم أنسالًا من بيضة غير مُلقَّحة. التَّكاثر العُذري شائع في المفصليات وبعض جماعات السحالي الصغيرة.
- يُعدّ التَّخنث طريقةً من طرق التَّكاثر اللاجنسي، حيث إن المبايض والخُصى توجد في المخلوق نفسه، ولكن ليس من الضروري أن تُلقِّح نفسها.
- يُمكن أن يكون التَّخنُّث في الوقت نفسه أو بشكل مُتعاقب.
- في بعض الحيوانات، يتم تحديد الجنس بتحكُّم من البيئة، ولكن في الإنسان يتم التحكم فيه جينيًّا.
- إذا كان الجنين يحتوي على Y كروموسوم، الذي يحمل جين SRY، فإنَّ الجنين يتطور إلى ذكر، والجنين الذي لا يحتوي على هذا الجين، يتطور إلى أنثى (الشكل 52-3).

2-52 الإخصاب والتكوين الجنيني في الفقريات

الإخصاب الدَّاخلي شائع على اليابسة بسبب تهديد الجفاف، لكن الإخصاب الخارجي شائع في المخلوقات المائية.

- يؤدي الإخصاب الدَّاخلي إلى وجود ثلاثة أشكال من التكوين الجنيني، هي: وضع البيوض، أو ولادة البيوض، أو الولادة.
- تتكاثر مُعظم الأسماك، وكذلك البرمائيات عن طريق الإخصاب الخارجي، أما الزَّواحف والطيور فتستخدم الإخصاب الدَّاخلي، وهي بَيوضة.
- تتطور أجنة الزَّواحف والطيور داخل تجويف مليء بالسائل، ومحاط بالرهل وأغشية جنينية خارجية أخرى، وتعمل القشرة على منع الجفاف.
- الثدييات وَلودة، وتتكاثر في أوقات مُختلفة من السنة.
- مُعظم الثدييات لها دورة شبق، لكن الرئيسيات لديها دورة شهرية (دورة طمث).
- تُقسَّم الثدييات إلى ثلاثة أصناف بحسب تكاثرها: وحيدة المسلك، والجرابيات (الكيسيات)، والمشيميات.

3-52 تركيب الجهاز التَّناسلي الذكري للإنسان ووظيفته

يبدأ الجهاز التَّناسلي في الذكر بإنتاج هرمون تستوستيرون والحيوانات المنوية، وينتهي بعملية قذف المني (الشكل 52-10).

- تنتُج الحيوانات المنوية أُحادية المجموعة الكروموسومية بالانقسام المُنصف للخلايا المنوية الأميّة بمُساعدة خلايا سيرتولي (الشكل 52-11).
- تتكون الحيوانات المنوية من ثلاثة أجزاء، هي: الرأس مع الجسم القمي، والجسم الذي يحتوي ميتوكندريا، وذيل سوطي.
- تُكمل الحيوانات المنوية تطورها داخل البربخ قبل أن تنتقل عبر الوعاء النَّاقل.
- المني خليط مُعقَّد يحتوي على الحيوانات المنوية وسوائل تُفرَز من الحويصلات المنوية، وغدة البروستاتا، والغدد الإحليلية المنتفخة.
- ينتُج هرمون تستوستيرون من خلايا لايدج، وهو مسؤول عن ظهور الصفات الجنسية الثانوية في الذَّكر، وعن إنتاج الحيوانات المنوية أيضًا.
- يحتوي القضيب على الإحليل لنقل الحيوانات المنوية والبول أيضًا، ويحتوي أيضًا على عمودين من الأنسجة المنتصبة (الجسم الكهفي والجسم الأسفنجي)، وأوعية دموية، وأعصاب (الشكل 52-13).
- القذف هو إخراج المني من القضيب عن طريق انقباض العضلات الملساء في الوعاء الناقل والإحليل.
- وظيفة الجهاز التناسلي في الذكر يتحكم فيها الهرمونات وحلقات التَّغذية الراجعة (الشكل 52-14، والجدول 52-1).

4-52 تركيب الجهاز التناسلي الأنثوي للإنسان ووظيفته

الجهاز التناسلي في الأنثى أكثر تعقيدًا منه في الذكر، وتنتُج البويضات بشكل أبطأ (الشكل 52-15).

- إذا لم يكن هرمون تستوستيرون موجودًا، فإنَّ الجنين يُكوِّن البظر والشفرتين، اللذين لهما الأصل الجنيني نفسه ومناظرين لأعضاء الجنس الذكرية.
- عند الولادة، تحتوي المبايض على ملايين الحويصلات المبيضية، وكل واحدة تحتوي على خلية بيضة، وخلايا حبيبية تُفرز الإستروجين.
- يُنشِّط هرمون محفِّز تكوين الحويصلات تطور الحويصلات، التي تُنتج هرمون الإستروجين، في حين يُحفِّز هرمون مكوِّن الجسم الأصفر الإباضة، وتكوين الجسم الأصفر، ويُنتج هرمون البروجستيرون والمزيد من الإستروجين. وهذان الهرمونان مهمان لتطوُّر بطانة الرَّحم وبقائها (الشكل 52-16).
- تتضمن دورة الطمث التنسيق بين الدورتين؛ المبيضية والرَّحمية.
- تتكوَّن الدورة الشهرية من ثلاثة أطوار، هي: الحويصلة، والإباضة، والجسم الأصفر.
- تتكون الدورة الرَّحمية من ثلاثة أطوار تُقابل الدَّورة المبيضية (الشهرية)؛ الطمث، وتكوين بطانة الرَّحم، والإفراز.
- تتوقف خلية البيضة الابتدائية عند الانقسام المنصف الأول، وستُكمل خلية واحدة فقط الانقسام المُنصف الأول كل شهر. تبدأ الخلية الناتجة التي تُدعى خلية بيضة ثانوية الانقسام المُنصف الثاني، ثم تتوقف إلى أن تُخصَّب البيضة (الشكل 52-18).
- خلية البيضة الثانوية تُطلَق من حويصلة جراف في أثناء الإباضة، وتندفع عبر القمع نحو قناة فالوب، ثم إلى الرَّحم.
- إذا لُقِّحت هذه الخلية، فإنَّ الزيجوت يُغادر قناة فالوب، ويُكوِّن كيس البلاستولا الذي ينغرس في جدار الرَّحم.
- في حالة عدم الإخصاب والانغراس، ينخفض إنتاج الهرمونات، ما يُسبِّب انسلاخ بطانة الرَّحم المُتكوِّنة خلال عملية الطمث.
- إذا حدث الانغراس، يكوِّن الجنين في الإنسان هرمون منشط الغدد التناسلية الكوريوني البشري، الذي يُبقي على الجسم الأصفر، ويمنع الطمث حتى تتكوَّن المشيمة.
- قد تمتلك الأنثى أعضاء مُلحقة لاستقبال الحيوانات المنوية، وذات أهمية في الاستجابة الجنسية (الشكل 52-20).

5-52 موانع الحمل وعلاج العُقم

على الرَّغم من أن اللقاء الجنسي مهم في عملية الارتباط بين الشريكين، لكن لا يرغب الأزواج جميعهم في الحمل في كل مرة يحدث فيها الجماع. وهناك أزواج آخرون، يرغبون في الإنجاب ولكنهم لا يستطيعون (الجدول 52-2).

- يُمكن منع الحمل بطرق عدة: عدم الجماع أو إقامة علاقات جنسية، ومنع الحيوانات المنوية من الوصول إلى البيضة، وتحطيم الحيوانات المنوية بعد القذف، ومنع الإباضة أو انغراس الجنين، والتَّعقيم.
- يتراوح العُقم في الأنثى بين الفشل في إنتاج البويضات إلى الفشل في انغراس الزيجوت. تشمل الأسباب عدم الاتزان الهرموني، أو عدم الإباضة، أو انسداد قنوات فالوب، أو تقدم العمر.
- يعود العُقم في الذكر عادةً لانخفاض عدد الحيوانات المنوية، وحركتها، وحيويتها، وعدم الاتزان الهرموني، وتلف الأوعية الناقلة أو الأُنيبيبات المنوية.
- يمكن أن يستخدم العلاج الهرموني وعدد كبير من التقنيات المُساعدة على التكاثر لعلاج العُقم في كثير من الحالات.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

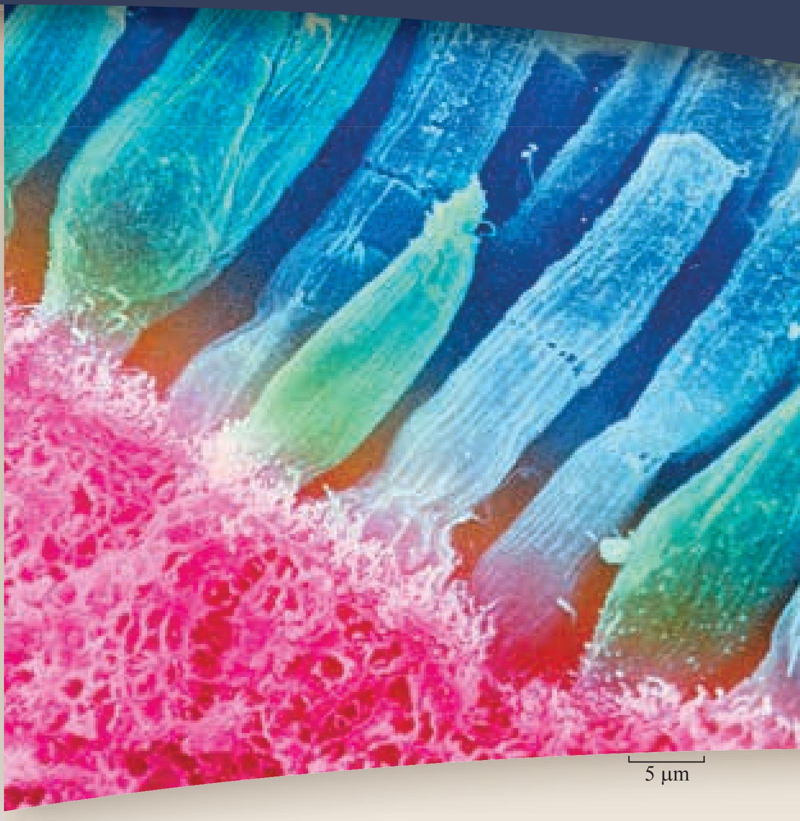
1. إذا اكتشفت مخلوقًا جديدًا يعيش في مياه بركة على ساحلك المُفضل. ثُمَّ انفصلت إحدى زوائد هذا المخلوق عنه، ونمت بصورة تدريجية لتُكوِّن مخلوقًا جديدًا مطابقًا للمخلوق الأول. فهذا مثال على:
   أ. التَّكاثر الجنسي. ب. الانشطار.
   ج. التَّبرعم. د. التَّكاثر العُذري.
2. إذا قررت أن المخلوق الذي اكتشفته في السؤال الأول يستخدم التَّكاثر العُذري، فإنك ستعرف أيضًا عن هذا المخلوق أنه:
   أ. يتكاثر لاجنسيًّا.
   ب. وجميع أفراده إناث.
   ج. وكل فرد من جنسه يتطور من بيضة غير مُلقَّحة.
   د. جميع ما ذُكِر صحيح.
3. يختلف التَّخنُّث المُتعاقب عن التَّخنُّث العام في أنَّ التَّخنُّث المُتعاقب:
   أ. يحتوي على التَّراكيب التَّناسلية لكلا الجنسين.
   ب. قد يُغيِّر جنسه نتيجة للتَّنبيه (الحث) المُجتمعي.
   ج. يُغيِّر نوعه عند النُّضج.
   د. يبدأ ذكرًا ثُمَّ يتحول إلى أنثى.
4. المصطلح الذي يصف أول مرحلة لك بوصفك مخلوقًا ثنائي المجموعة الكروموسومية هو:
   أ. حيوان منوي. ب. بيضة.
   ج. جاميت. د. زيجوت.
5. واحدة من المجموعات الآتية من الثدييات لا تُنتج فيهاالأم الحليب لتُغذي صغارها:
   أ. وحيدة المسلك. ب. الكيسيات.
   ج. المشيميات. د. جميعها تُنتج الحليب.
6. الفرق الأكبر بين دورة الشبق ودورة الطمث هو:
   أ. تحدث الاستجابة الجنسية فقط حول فترة الإباضة في دورة الشبق، ولكنها تحدث في أي وقت في دورة الطمث (الدَّورة الشهرية).
   ب. تحدث دورات الشبق في الزَّواحف، لكن دورة الطمث تحدث في الثدييات.
   ج. تحدَّد دورة الشبق بهرمون محفِّز تكوين الحويصلات، في حين تحدّد دورة الطمث بمكوِّن الجسم الأصفر.
   د. دورات الشبق تحدث شهريًّا، أما دورات الطمث فتحدث بشكل مُتقطِّع.
7. مكان تكوين الحيوانات المنوية هو:
   أ. البروستاتا.
   ب. الغدد الإحليلية المنتفخة (غدة كوبر).
   ج. الإحليل.
   د. الأنيبيبات المنوية.
8. الفرق المهم بين تكوين الحيوانات المنوية وتكوين البويضات هو:
   أ. تكوين الحيوانات المنوية يحتاج إلى الانقسام المُنصِّف، أما تكوين البويضات فيحتاج إلى انقسام متساوٍ.
   ب. تكوين الحيوانات المنوية مُستمر، في حين تكوين البويضات متغير.
   ج. تكوين الحيوانات المنوية يُنتج جاميتات أقل لكل خلية سلفية (أصلية) مقارنة مع تكوين البويضات.
   د. كل ما ذُكر.
9. هرمونا محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر ينتُجان من:
   أ. المبايض. ب. الخصيتين.
   ج. الفص الأمامي للغدة النُّخامية. د. الغدة الكظرية.
10. يحتاج تكوين الجاميتات إلى اكتمال الانقسام المُنصَّف الثاني. يحدث هذا في الأنثى:
   أ. خلال التكوين الجنيني. ب. عند بداية البلوغ.
   ج. بعد الإخصاب. د. بعد الانغراس.
11. الطفرات التي تُؤثِّر في البروتينات في الجسم القمي تُعيق وظيفة:
   أ. الإخصاب. ب. الحركة.
   ج. الانقسام المُنصِّف. د. إنتاج المني.
12. في الإنسان، يحدث الإخصاب في __________، وانغراس الزَّيجوت يحدث في __________.
   أ. الأنيبيبات المنوية، الرَّحم. ب. المهبل، قناة البيض.
   ج. قناة البيض، الرَّحم. د. الإحليل، الرَّحم.
13. العُقم:
   أ. يحدث عند الإناث فقط.
   ب. مرتبط بالإباضة دائمًا.
   ج. لم يُعرف أنه يمكن أن يكون بسبب الأمراض والإصابات المنقولة جنسيًّا.
   د. كل هذه العبارات غير صحيحة.
14. تتكاثر الحيوانات التي تضع البيوض عن طريق:
   أ. تلد صغارًا قادرةً على العيش وحدها.
   ب. تُنتج بيوضًا تلقح في الدَّاخل، وتتطور في الخارج.
   ج. تُنتج بيوضًا تُخصب خارجيًّا.
   د. تحتضن البيوض في الدَّاخل حيث تتطور الأجنة.
15. توجد الخصيتان في كيس الصفن في الذكر بسبب:
   أ. الحرارة المُثلى لتكوين الحيوانات المنوية؛ أقل من درجة حرارة الجسم الطبيعية.
   ب. الحرارة المُثلى لإنتاج الحيوانات المنوية؛ أعلى من درجة حرارة الجسم الطبيعية.
   ج. عدم وجود سعة كافية في الحوض لتحتوي الخصيتين.
   د. سهولة إخراج الحيوانات المنوية خلال القذف.

أسئلة تحدٍّ

1. افترض أن جين *SRY* حدثت فيه طفرة، بحيث لا يتمكن الجنين الذَّكري من إنتاج البروتينات الوظيفية من هذا الجين. ما أنواع التَّغيُّرات التي تتوقع حدوثها في الجنين؟
2. في اعتقادك، لماذا تستخدم مُعظم البرمائيات والأسماك الإخصاب الخارجي، في حين تعتمد السحالي، والطيور، والثدييات على الإخصاب الدَّاخلي؟
3. كيف تتشابه وظائف هرمون محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر في الذكر والأنثى في الثدييات؟ وكيف تختلف؟
4. أنت مُهتم بتطوير موانع للحمل تسدُّ مُستقبلات هرمون محفز الغدد التناسلية الكوريوني البشري. هل ستعمل هذه الموانع؟ لماذا ستعمل أو لا تعمل؟
5. لماذا تكون المخلوقات التي تتكاثر عُذريًّا جميعها إناثًا؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™



الفصل 45

الأجهزة الحسّيّة
Sensory Systems

مقدّمة

تصل الإشارات الواردة من العصبونات الحسّيّة جميعها إلى الجهاز العصبي المركزي بالشّكل نفسه، أيّ على شكل جهود فعل. وتتسلّم العصبونات الحسّيّة الإشارات الواردة من تشكيلة مختلفة الأنواع من الخلايا المستقبلة الحسّيّة كالْعِصِيّ والمخاريط الموجودة في عيون الْفقريّات الموضحة في صورة المجهر الإلكتروني المبينة جانبًا. تقود عصبونات حسية مختلفة إلى مناطق مختلفة من الدّماغ، ولهذا فهي مرتبطة بإحساسات مختلفة. تعتمد شدة الإحساس على تكرار جهود الفعل التي تنقلها العصبونات الحسّيّة. ويميز الدّماغ غروب الشّمس، من سيمفونية موسيقية، من ألم يتلاشى، فقط بدلالة هوية العصبون الحسّيّ الذي ينقل جهود الفعل ومن تكرار هذه السّيّالات. وهكذا، فإذا نُبه العصب السمعي بصورة اصطناعية، فإنّ الدّماغ يدرك هذا التنبيه على أنه صوت. ولكن إذا نبّه العصب البصري اصطناعيًّا بالطريقة وبالدرجة نفسها، فإنّ الدّماغ يدرك ذلك على أنه ومضة من ضَوء.

في هذا الفصل، سنتناول الأجهزة الحسّيّة في الْفقريّات بشكل أساسي. ونقارن بعض هذه الأجهزة مع نظيراتها في اللافقريات أيضًا.

موجز المفاهيم

1-45 نظرة عامة على المستقبلات الحسّيّة
- *ترصد المستقبلات الحسّيّة الْمنبّهات الْخارجيّة والدّاخليّة.*
- *يمكن تصنيف المستقبلات في ثلاث مجموعات.*
- *تُنقل المعلومات الحسّيّة في عملية ذات خطوات أربع.*
- *يتضمن تحويل الإشارة الحسّيّة قنوات أيونية مبوبة.*

2-45 المستقبلات الآلية: اللّمس والضّغط
- *تحذر مستقبلات الألم الجسم من أذى وقع، أو على وشك الوقوع.*
- *ترصد مستقبلات مختلفة اللّمس بناء على شدته.*
- *ترصد المستقبلات الخاصة طول العضلة ودرجة توترها.*
- *مستقبلات الضّغط ترصد ضغط الدم.*

3-45 السّمع والاهتزاز ورصد وضع الجسم
- *يرصد الخط الجانبي في الأسماك الاهتزازات منخفضة التردد.*
- *تركيب الأذن متخصص في رصد الاهتزاز.*
- *يحدث تحويل الإشارة السمعية في القوقعة.*
- *بعض الْفقريّات لديها القدرة على الملاحة عن طريق الصّوت.*
- *وضع الجسم وحركته ترصدها أجهزة مرتبطة بأجهزة السّمع.*

4-45 المستقبلات الكيميائية: الذّوق والشّم ودرجة الحموضة (درجة الأسّ الهيدروجيني)
- *يرصد التّذوّق الغذاء المحتمل ويحلله.*
- *يستطيع الشّم أن يتعرف عددًا كبيرًا من الجزيئات المعقدة.*
- *ترصد المستقبلات الكيميائية الدّاخليّة درجة الحموضة (pH) وخصائص أخرى.*

5-45 الرؤية
- *ترصد الرؤية الضّوء وتغيراته من على بعد.*
- *مستقبلات الضّوء في الْفقريّات هي خلايا الْعِصِيّ وخلايا المخاريط.*
- *تُعالج المعلومات البصرية في القشرة المخية.*

6-45 تنوع الخبرات الحسّيّة
- *بعض الأفاعي لها مستقبلات قادرة على رصد الأشعة تحت الحمراء.*
- *بعض الْفقريّات تستطيع الإحساس بالتيارات الكهربائية.*
- *ترصد بعض المخلوقات الحقول الْمغناطيسيّة.*

1-45 نظرة عامة على المستقبلات الحسّيّة

عند التفكير في المستقبلات الحسّيّة، يتبادر إلى الذهن حواس البصر، والسّمع، والتّذوّق، والشّم، واللّمس – أو الحواس التي تزودنا بمعلومات عن بيئتنا. المعلومات الْخارجيّة هي بالتأكيد مهمة للبقاء، ولنجاح الحيوانات – لكن المستقبلات الحسّيّة تزودنا أيضًا بمعلومات عن البيئة الدّاخليّة، مثل درجة شدّ العضلات، ووضع الجسم وضغط الدم. وسنلقي نظرة عامة، في هذا الجزء على أنواع المستقبلات وكيفية عملها.

الجدول 45-1 تحويل الإشارات الحسّيّة في الْفقريّات

المنبه	المستقبل	الموقع	التركيب	عملية تحويل الإشارة
الاستقبال الحسّيّ الداخلي				
درجة الحرارة	مستقبلات حرارة ومستقبلات برودة.	الجلد، تحت المهاد	نهايات عصبية حرة	التّغيّر في درجة الحرارة يفتح أو يغلق قنوات أيونية في الغشاء.
اللّمس	حويصلات ميسنر، مستقبلات جراب الشعر، خلايا ميركل، حويصلات روفيني.	طلائية الجلد	نهايات عصبية مع محفظة مطاطة	التّغيّر السريع أو الممتد في الضّغط يُغير شكل الغشاء.
الاهتزاز	حويصلات باسيني	عميقة ضمن الجلد	نهايات عصبية مع محفظة مطاطة	التّغيّر الحاد في الضّغط يغير شكل الغشاء.
الألم	مستقبلات الألم	في كلّ الجسم	نهايات عصبية حرة	المواد الكيميائية أو التّغيّرات في الضّغط أو في درجة الحرارة تفتح أو تغلق قنوات أيونية في الغشاء.
شدّ العضلات	مستقبلات الشدّ	ضمن العضلات	نهايات عصبية حلزونية ملتفة حول مغزل العضلة	شدّ المغزل يؤدي إلى تغير في شكل الغشاء.
ضغط الدم	مستقبلات الضّغط	الأفرع الشريانية	نهايات عصبية فوق طبقة رقيقة من جدار الشريان	يؤدي شدّ جدار الشريان إلى تغير شكل الغشاء.
الاستقبال الْحسّيّ الخارجي				
الجاذبية	حويصلات التّوازن	الحجرات الْخارجيّة للأذن الدّاخليّة	حصى الأذن وخلايا شعرية	يُغير حصى الأذن من شكل الخلايا الشعرية.
الحركة	الكؤيس	القنوات نصف الهلالية في الأذن الدّاخليّة	مجموعة من الخلايا الشعرية	حركة السائل تغير في شكل الخلايا الشعرية.
	عضو الخط الجانبي	ضمن تجاويف على سطح جسم السمكة	مجموعة من الخلايا الشعرية	حركة السائل تغير في شكل الخلايا الشعرية.
التّذوّق	خلايا براعم التّذوّق	الفم، جلد الأسماك	مستقبلات كيميائية: خلايا طلائية ذات خملات دقيقة	ترتبط المواد الكيميائية بمستقبلات في الغشاء.
الشّم	عصبونات شمية	الممرات الأنفية	مستقبلات كيميائية: عصبونات مهدبة	ترتبط المواد الكيميائية بمستقبلات في الغشاء.
السمع	عضو كورتي	قوقعة الأذن الداخلية	خلايا الشعر بين الغشاء القاعدي والغشاء السقفي	تحرك أمواج الصوت في السائل الشعر وتسبب انثناء الأغشية.
البصر	خلايا الْعِصِيّ والمخاريط	شبكية العين	تشكيلة من الصبغات الحساسة للضوء	يحفّز الضّوء عملية تؤدي إلى غلق قنوات أيونية.
الحرارة	عضو النقرة	وجه الأفعى	مستقبلات درجة الحرارة في حجرتين	مستقبلات تقارن درجة حرارة السطح مع الحجرتين الداخليتين.
الكهرباء	حويصلات لورنزيني	ضمن جلد الأسماك	حويصلات مغلقة ذات توزيع غير متناظر للأيونات	تغير الحقول الكهربائية توزيع الأيونات على الأغشية.
الْمغناطيسيّة	غير معروفة	غير معروف	غير معروف	يحفّز الانحراف في المجال المغناطيسي سيالات عصبية.

ترصد المستقبلات الحسّيّة الْمنبِّهات الْخارجيّة والدّاخليّة

المستقبلات الْخارجيّة Exteroceptors هي المستقبلات التي تحس بالْمنبِّهات التي تنشأ في البيئة الْخارجيّة. نشأت حواس الْفقريّات الْخارجيّة جميعها تقريبًا في الماء قبل أنْ تغزو الْفقريّات اليابسة. نتيجة لذلك، فإنّ كثيرًا من حواس فقريات اليابسة تدرك وتؤكد الْمنبِّهات التي تنتقل جيدًا في الماء، وذلك باستخدامها لمستقبلات احتفظت بها عند الانتقال من المحيط إلى اليابسة. فالسّمع في الْفقريّات مثلًا، يحوّل الْمنبِّهات المحمولة بالهواء إلى منبهات محمولة بالماء باستعمالها مستقبلات شبيهة بتلك التي نشأت أصلًا في الماء.

هناك القليل فقط من الأنظمة الحسّيّة للفقريات التي تعمل جيدًا في الماء، كالأعضاء الكهربائية في الأسماك، لا تستطيع العمل في الهواء، ولا توجد بين فقريات اليابسة. في المقابل، فإنّ بعض الْفقريّات التي تقطن اليابسة لها أنظمة حسية لا تستطيع العمل في البيئة المائية، كرصد الأشعة تحت الحمراء مثلًا.

ترصد **المستقبلات الدّاخليّة Interoceptors** الْمنبِّهات التي تنشأ من داخل الجسم. ترصد المستقبلات الدّاخليّة هذه الْمنبِّهات ذات العلاقة بطول العضلات، ودرجة توترها، ووضع أطراف الجسم، والألم، وكيمياء الدم، وحجم الدم وضغطه، ودرجة حرارة الجسم. كثير من هذه المستقبلات أبسط من تلك التي ترصد البيئة الْخارجيّة، ويُعتقد أنها أكثر شبهًا بالمستقبلات الحسّيّة البدائية. فيما تبقى من هذا الفصل، سوف نناقش الأنواع المختلفة من المستقبلات الْخارجيّة والدّاخليّة بناءً على نوع المنبه الذي تخصّص كلّ منها في رصده (الجدول 45-1).

يمكن تصنيف المستقبلات في ثلاث مجموعات

تختلف المستقبلات الحسّيّة بالنسبة إلى طبيعة المنبه البيئي الذي يحفِّز نهاياتها الشجرية بأفضل صورة. وبشكل عام، يمكننا تمييز ثلاث مجموعات من المستقبلات:

1. **المستقبلات الآلية Mechanoreceptors** التي تنبهها القوى الآلية مثل الضّغط. وهذه تشمل مستقبلات اللّمس، والسّمع، والتّوازن.
2. **المستقبلات الكيميائية Chemoreceptors** التي ترصد المواد الكيميائية أو التغيرات الكيميائية، فحواس الشّم والتّذوّق تعتمد على هذا النوع من المستقبلات.
3. **المستقبلات التي ترصد الطاقة Energy - detecting receptors** وتستجيب للطاقة الكهرومغناطيسية وللحرارة. فمستقبلات الضّوء في العين ترصد طاقة الضّوء، وكذلك مستقبلات الحرارة التي توجد في بعض الزّواحف.

أبسط المستقبلات الحسّيّة هي نهايات عصبية حرة تستجيب لانثناء أو لشد غشاء العصبون الْحسِّيّ نتيجة للتغيرات في درجة الحرارة، أو في المواد الكيميائية، كالأكسجين في السائل خارج الخلايا. هناك مستقبلات حسية أخرى أكثر تعقيدًا تتضمن ارتباطًا بين العصبونات الحسّيّة وخلايا طلائية متخصصة.

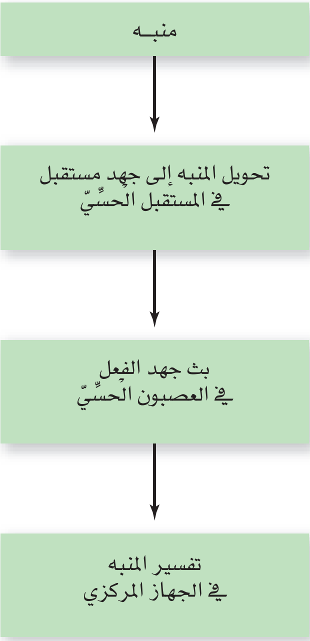
تُنْقَلُ المعلوماتُ الحسّيّة في عملية ذات خطوات أربع

تنقل المعلومات الحسّيّة التي تلتقطها العصبونات الحسّيّة إلى الجهاز العصبي المركزي، حيث يتم إدراك السّيّالات في عملية تتضمن أربع خطوات (الشكل 45-1):

1. التنبيه. يقع المنبه الفيزيائي على عصبون حسّيّ، أو على مستقبل حسّيّ يرتبط معه، ولكنه منفصل عنه.
2. التّحويل. تتحول طاقة المنبه إلى جهود متدرجة في الزوائد الشجرية للعصبون الْحسِّيّ.
3. البثّ. تتطور جهود فعل في محور العصبون الْحسِّيّ، ثم تنقل إلى الجهاز المركزي عبر مسلك عصبي وارد.
4. التّفسير. ينشئ الدّماغ إدراكًا حسيًّا من الأحداث الكهروكيميائية التي تنتج عن التنبيه الوارد. ونحن ندرك الحواس الخمس بأدمغتنا، وليس بأعضاء الإحساس.

يتضمن التّحويل الإشارة الحسّيّة قنوات أيونية مبوبة

تستجيب الخلايا الحسّيّة للمنبهات؛ لأنها تمتلك **قنوات أيونية مبوبة بالمنبه Stimulus-gated ion channels** في أغشيتها. فالْمنبِّهات الحسّيّة تجعل هذه القنوات الأيونية تفتح أو تغلق بناء على النظام الْحسِّيّ ذي العلاقة. في معظم الحالات، يُنتج المنبه الْحسِّيّ إزالة استقطاب في خليّة المستقبل مناظرة للجهد بعد التشابكي المهيج (وُصِف في الفصل الـ 44) الذي ينتج في الخليّة بعد التشابكية استجابة لناقل عصبي. تدعى إزالة الاستقطاب التي تحدث في المستقبل الْحسِّيّ



الشكل 45-1

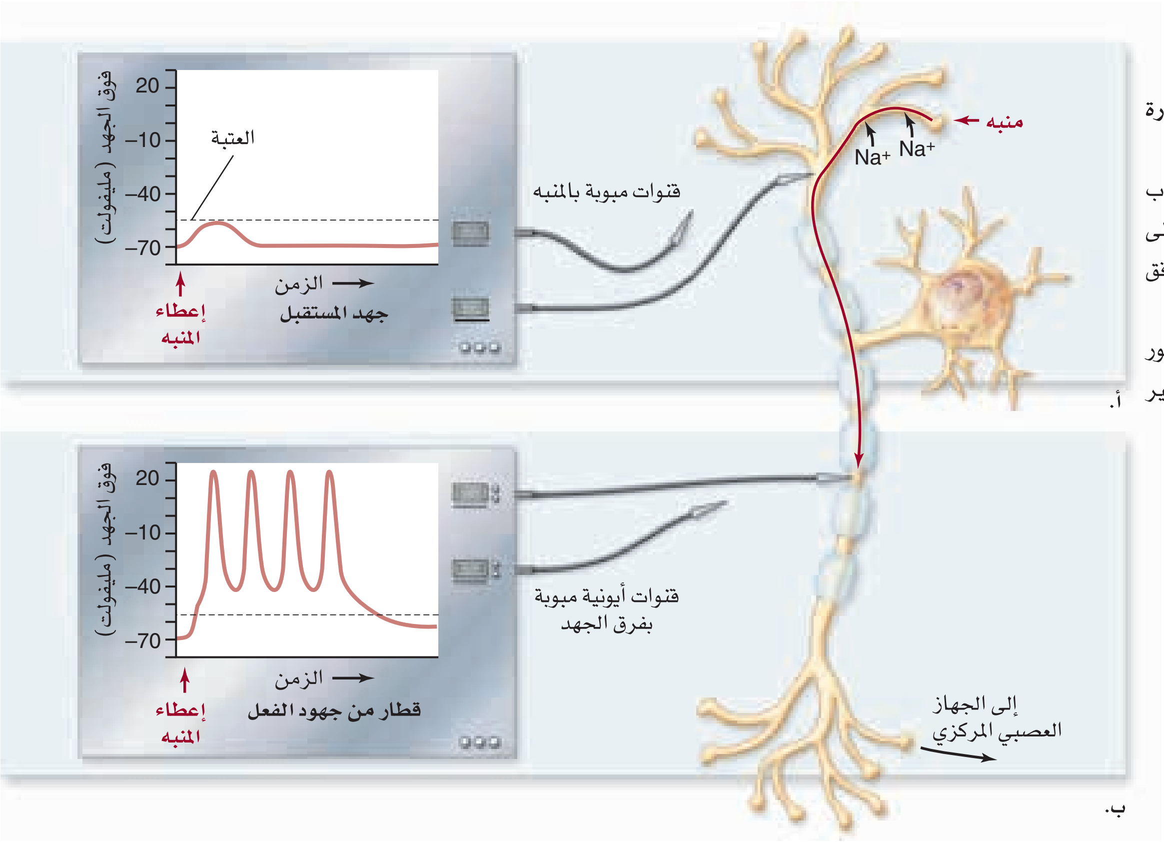
الطريق الذي تسلكه المعلومات الحسّيَة. تُحول الْمنبِّهات الحسّيّة إلى جهد المستقبل الذي يستطيع أن يطلق جهود فعل من العصبون الْحسِّيّ تنتقل إلى الدّماغ، حيث تُفسر.

الشكل 45–2

الأحداث في أثناء تحويل الإشارة الحسّيّة.

أ . تؤدي إزالة استقطاب النهايات العصبية الحرة إلى جهد مستقبل ينتشر بتدفق موضعي للتيار نحو المحور.

ب. تنتج جهود الفعل في المحور استجابة لجهد مستقبل كبير بما فيه الكفاية.



عند **التنبيه جهد المستقبل Receptor potential** (الشكل 45–2أ). جهدُ المستقبل متدرّجٌ، مثله مثل الجهد بعد التشابكي المهيج؛ فكلما كان المنبه الْحسِّيّ أكبر كانت درجة إزالة الاستقطاب أكبر. كذلك يتضاءل حجم جهد المستقبل بالابتعاد عن مصدر التنبيه، وهذا يمنع الْمنبِّهات الصغيرة ليست ذات العلاقة من الوصول إلى جسم الخليّة الحسّيّة. وإذا كان جهد المستقبل أو تجميع جهود المستقبل كبيرًا بدرجة كافية لإنتاج إزالة استقطاب تصل حد العتبة، فإنّ جهد فعل ينتج ويسري على طول محور العصبون الْحسِّيّ إلى الجهاز المركزي (الشكل 45–2ب).

وكلما كان المنبه الْحسِّيّ أقوى، كانت درجة إزالة استقطاب جهد المستقبل أكبر، وكان تكرار جهود الفعل الناتجة أعلى (تذكر أنَّ تكرارَ جهود الفعل، وليس تجميعها مسؤولٌ عن نقل معلومات عن شدة المنبه).

وبشكل عام، توجد علاقة لوغاريتمية بين شدة المنبه وتكرار جهد الفعل، فمثلًا يُنتج منبه حسي معين أقوى بعشر مرات من منبه حسي آخر جهود فعل تكرارها ضعف تلك التي ينتجها المنبه الأضعف. تسمح هذه العلاقة للجهاز العصبي المركزي بتفسير قوة المنبه الْحسِّيّ بناء على تكرار الإشارات القادمة.

تنقل المستقبلات الحسّيّة المعلومات عن البيئة (المستقبلات الْخارجيّة) وعن حالة الجسم الداخلية (المستقبلات الدّاخليّة). يمكن تقسيم نوعي المستقبلات إلى مستقبلات آلية، وكيميائية، ومستقبلات ترصد الطاقة. تكرار جهود الفعل الصادرة من المستقبلات الحسّيّة يُعلم الجهاز المركزي عن شدة المنبه.

2-45 المستقبلات الآلية: اللّمس والضّغط

على الرّغم من أن المستقبلات الموجودة في الجلد، وتدعى **مستقبلات جلدية Cutaneous receptors** تُصنّف على أنها مستقبلات داخلية، إلا أنها تستجيب لمنبهات على الحدود بين البيئتين الْخارجيّة والدّاخليّة. تخدم هذه المستقبلات بوصفها أمثلة جيدة على تخصص المستقبل في التركيب والوظيفة، حيث تستجيب للحرارة، والبرودة، والألم، واللّمس، والضّغط. وسنناقش هنا الألم واللّمس والضّغط التي ترصدها المستقبلات الجلدية الآلية. أما الحرارة والبرودة فستُنَاقَشُ في جزء لاحق.

تحذّر مستقبلاتُ الألم الجسمَ من أذى وقع، أو على وشك الوقوع

يُدرَك المنبه الذي يسبب أو على وشك التسبب في أذى للأنسجة على أنه ألم. وتُدعى المستقبلاتُ التي تنقل سيالات تُدرك على أنها ألم **مستقبلاتِ الألم Nociceptors** حيث سميت هكذا لأنها حساسة للمواد المؤذية والمؤلمة إضافة إلى تهتك الأنسجة. وعلى الرّغم من وجود مستقبلات ألم نوعية، فإنّ كثيرًا من المستقبلات الحسّيّة تستطيع أن تنتج إدراكًا للألم في الدّماغ إذا ما نُبِّهَتْ بقوة كبيرة.

تتكون معظم مستقبلات الألم من نهايات عصبية حرة تنتشر في الجسم، وبشكل خاص قرب السطوح، حيث يكون احتمال وقوع الأذى كبيرًا. قد تستجيب مستقبلات ألم مختلفة لدرجات الحرارة المتطرفة، وللتنبيه الآلي الشديد جدًا مثل اصطدام قوي، ولمواد كيميائية محددة في السائل خارج الخلوي، بما في ذلك بعض المواد التي تحررها الخلايا المصابة. تختلف عتبة هذه الخلايا الحسّيّة؛ فبعض مستقبلات الألم حساسة فقط لتهتك الأنسجة الفعلي، في حين يستجيب بعضها الآخر قبل حدوث تلف الأنسجة.

القنوات الأيونية الآنية لجهد المستقبل

يمكن أن يعزى بعض أنواع تلف الأنسجة إلى درجات الحرارة المتطرفة، وفي هذه الحالة، أصبحت التفاصيل الجزيئية لكيفية إحداث المُنبِّهات المؤدية لإحساس الألم واضحة لدينا، إذ يمكن تنبيه طائفة من بروتينات القنوات الأيونية الموجودة في مستقبلات الألم، تُدعى قنواتٍ أيونية آنية لجهد المستقبل، بدرجة الحرارة ما ينتج تدفقًا للأيونات الموجبة نَحو الداخل، صوديوم وكالسيوم بشكل أساسي. يُسَبِّبُ تيارُ إزالة الاستقطاب هذا إطلاقَ جهود فعل من العصبون الحِسِّيّ، ما يؤدي إلى تحرر الناقل العصبي جلوتاميت، وإلى حدوث جهد بعد تشابكي تهيجي في العصبونات في الحبل الشوكي، ويسبب استجابة الألم في النهاية.

وجدت قنوات أيونية آنية لجهد المستقبل تستجيب للحرارة والبرودة، ووجدت فروق في حساسية هذه القنوات الآنية لدرجة التّغيّر في الحرارة، فبعضها يستجيب فقط لتغيرات في الحرارة تتلف الأنسجة، والآخر يستجيب لتغيرات طفيفة. وهكذا، فإننا نستطيع الاستجابة للإحساس بالحرارة والبرودة، إضافة إلى شعورنا بالألم الذي قد يصاحب الحرارة والبرودة المتطرفتين.

أولى القنوات الآنية لجهد المستقبل التي عُرفت تستجيب لمادة كابسيسن الموجودة في الفلفل الحار، وتستجيب للحرارة. ويفسر هذا سبب إحساسنا بالحرارة عندما نتناول الفلفل الحار إضافة إلى شعورنا بالألم. تستجيب كذلك قنوات آنية حساسة للبرودة لمادة المنثول، ما يفسر إحساس البرودة الذي نشعر به عند تناول هذه المادة (أقراص النعناع). يستطيع تنبيه القنوات الآنية لجهد المستقبل أنْ يُقَلِّلَ استجابة الجسم للألم بإضعاف حساسية العصبون الحِسِّيّ. تُفسر استجابة قتل الألم هذه سبب وجود مادة المنثول في شراب تخفيف السّعال (الكحة).

ترصد مستقبلاتُ الحرارة التغيراتِ في الحرارة

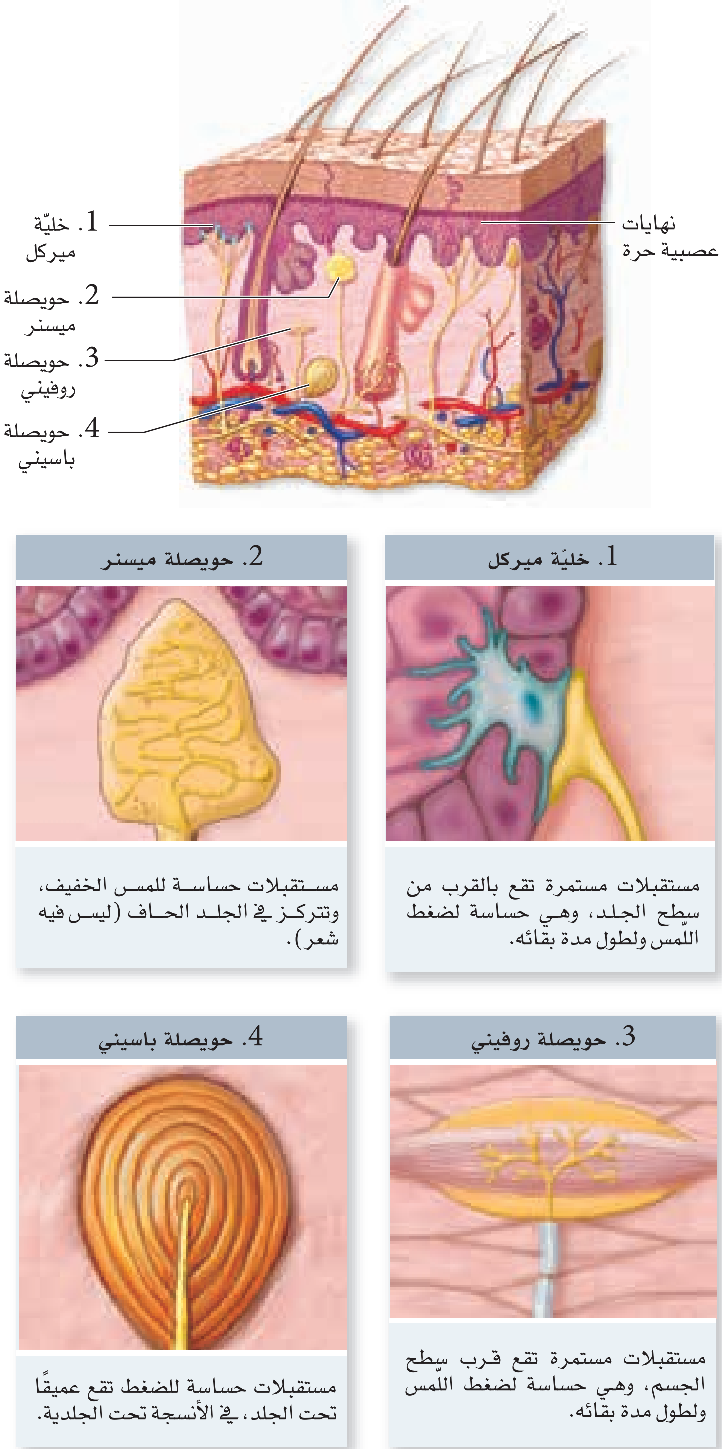
يحتوي الجلد على مجموعتين من **مستقبلات الحرارة Thermoreceptors** التي هي نهايات شجرية معراة للعصبونات الحسّيّة التي تكون حساسة للتغيرات في درجة الحرارة (مستقبلات الألم شبيهة بها في أنها تتكون من نهايات عصبية حرة). تحتوي مستقبلات الحرارة على قنوات أيونية آنية لجهد المستقبل تستجيب للحرارة والبرودة.

تُنبّـه مستقبلات البـرودة بانخفاض درجـة الحرارة، وتثبـط بالتسخين، في حين تُنبّـه مستقبلات الـدفء بارتفاع درجة الحرارة، وتُثبّـط بالتبريد. تقع مستقبلات البـرودة تحت البشرة مباشرة، وهي أكثر عددًا مـن مستقبلات الدِّفء بثلاث إلى أربع مرات. تقع مستقبلات الدِّفء بشكل نموذجي في الأدمة الأعمق.

توجد مستقبلات الحرارة كذلك ضمن تحت المهاد في الدّماغ، حيث ترصد درجة حرارة الدم الواصل إليها، ولهذا فهي تزود الجهاز المركزي بمعلومات عن درجة حرارة داخل (لبّ) الجسم، وتغير المعلومات القادمة من مستقبلات الحرارة في تحت المهاد من أيض الجسم، وتنبه استجابات تزيد أو تقلل من درجة حرارة لبّ الجسم بحسب الحاجة.

ترصد مستقبلات مختلفة اللّمس بناءً على شدته

توجد أنواع عدة من المستقبلات الآلية في الجلد، بعضها في الأدمة، والآخر في الأنسجة تحت الجلدية الواقعة تحتها (الشكل 45-3). تحتوي هذه المستقبلات على خلايا حسية بها قنوات أيونية تفتح استجابة لحدوث تشوه (إزاحة) آلي في الغشاء. وترصد المستقبلات أشكالًا مختلفة من الاتصال الفيزيائي المعروف **بحاسة اللّمس Touch**.



الشكل 45-3

المستقبلات الحسّيّة في جلد الإنسان. المستقبلات الجلدية قد تكون نهايات عصبية حرة، أو زوائد شجرية حسية ترتبط مع تراكيب داعمة أخرى.

تتركز مستقبلات متخصصة مورفولوجيًّا تستجيب للمس الرقيق في مناطق كأطراف الأصابع والوجه. وهي تُستخدم لتحديد موقع الْمنبِّهات الجلدية بدقة بالغة. يمكن أن تكون هذه المستقبلات آنية (تُحفز بشكل متقطّع) أو مستمرة (تحفز بشكل مستمر). أما المستقبلات الآنية، فتشمل مستقبلات جراب الشعرة، وحويصلات ميسنر التي توجد على سطوح لا تحتوي شعرًا كالأصابع، وراحة اليد، وحلمة الثّدي.

تتألف المستقبلات المستمرة من حويصلات روفيني في البشرة، ونهايات قبة اللّمس (أقراص ميركل) الواقعة قرب سطح الجلد. ترصد هذه المستقبلات طول مدة اللّمس، والدرجة التي يسلط بها. تقع مستقبلات آنية حساسة للضغط تدعى حويصلات باسيني عميقًا في الأنسجة تحت الجلدية. تتألف كلّ من هذه المستقبلات من نهاية محور وارد محاطة بمحفظة من طبقات متبادلة من خلايا نسيج ضام وسائل خارج خلوي. وعندما يُسَلَّطُ ضغطٌ مستمرٌ على الحويصلة، فإنّ المحفظة المطاطية تمتصّ معظم الضّغط، فيتوقف المحور عن إنتاج سيالات. وهكذا ترصد حويصلات باسيني بداية الضّغط وانتهاءه فقط، كما قد يحدث بشكل متكرر عندما يُوضعُ جسمٌ متذبذبٌ على الجلد.

ترصد المستقبلاتُ الخاصة طولَ العضلة ودرجة توتُّرها

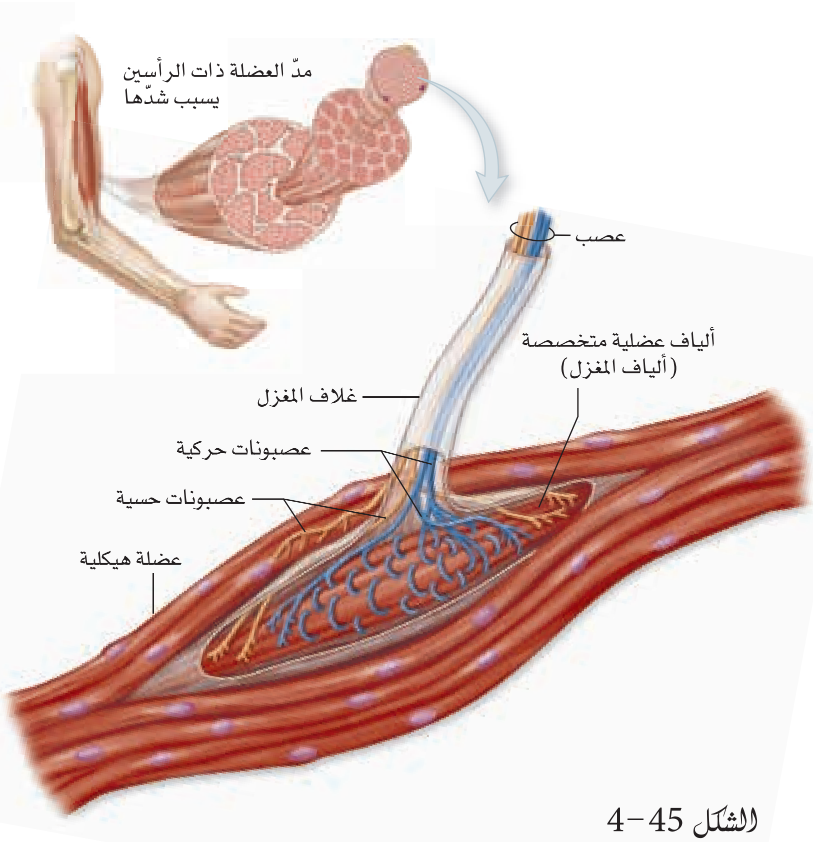
ينغرس **مغزل العضلة Muscle spindle** داخل العضلات الهيكلية للفقريات جميعها باستثناء الأسماك العظمية، وهو مستقبل شدّ حسي يمتد موازيًا لبقية ألياف العضلة (الشكل 45-4). يتألف كلّ مغزل من ألياف عضلية عدة رفيعة مغلقة معًا، ويغذيها عصبون حسّيٌّ يحفز عندما تشد العضلة، والمغزل بالضرورة.

يُدعى مغزلُ العضلة والمستقبلات الأخرى في الأوتار **والمفاصل المستقبلاتِ الخاصةَ Proprioceptors**. تقدّم هذه المستقبلات الحسّيّة معلومات عن الوضع النسبي، وعن حركة أجزاء جسم الحيوان. ينقل العصبون الْحسِّيّ جهود فعل إلى الحبل الشوكي، حيث يتشابك مع عصبون حركي جسمي يغذي العضلة نفسها. يشكل هذا المسلك **الفعل الانعكاسي لشد العضلة Muscle stretch reflex** وهو يشمل الفعل الانعكاسي لرجّة الركبة الذي وصفناه في (الفصل الـ 44). فعندما تُشَدُّ العضلةُ مدة قصيرة بضرب رباط صابونة الرِّجْلِ بمطرقة مطاطية فإنّ جهاز مغزل العضلة يُشَدُّ. ينغمر جهاز المغزل داخل العضلة، وهو يشد كما تُشد ألياف العضلة خارج المغزل. وتكون النتيجة حدوث جهد فعل يحفِّز العصبون الحركي الجسمي، ويجعل الرِّجْلَ تنتفض.

عندما تنقبض العضلة تسلط توترًا على الأوتار المتصلة بها. ويرصد **عضو جولجي في الوتر Golgi tendon organ**، وهو نوع آخر من المستقبلات الخاصة، هذا التوتر. فإذا أصبح التوتر عاليًا، فإنها تبدأ فعلًا انعكاسيًّا يثبط العصبون الحركي الذي يغذي العضلة. هذا السّلوك يضمن عدم انقباض العضلة بقوة كبيرة تؤدي إلى تلف الأوتار المرتبطة بها.

مستقبلاتُ الضّغط ترصد ضغطَ الدّم

يُرصَد ضغط الدم في موقعين رئيسين في الجسم: أحدهما في الجيب السباتي، وهو توسع للشريان السباتي الداخلي الأيمن والأيسر الذي يزود الدّماغ بالدم. أما الموقع الآخر فهو في القوس الأبهري، وهو ذلك الجزء من الأبهر القريب من نقطة خروجه من القلب. تحتوي جدرانُ الأوعية الدموية في كلا الموقعين شبكةً بالغة التفرع من عصبونات حسية واردة تدعى **مستقبلات الضّغط Baroreceptors** وهي ترصد توترَ أو درجةَ شدّ جدران الأوعية.



الشكل 45-4

كيف يعمل مغزل العضلة. مغزلُ العضلة مستقبلُ شَدٍّ مغمور داخل العضلة الهيكلية. يُطيل شدّ العضلة ألياف المغزل، وينبه النهايات الشجرية الحسّيّة الملتفة حوله. يدفع هذا العصبون الْحسِّيّ لإرسال سيالات إلى الجهاز العصبي المركزي، حيث تتشابك مع عصبونات بينية، وفي بعض الأحيان مع عصبونات حركية.

عندما ينخفض ضغط الدم، ينقص تكرار السّيّالات التي تنتجها مستقبلات الضّغط. يستجيب الجهاز المركزي لهذا الانخفاض في الإشارات الواردة بأنّ يحفِّز القسم الودي للجهاز العصبي الودي، مسببًا زيادة في معدل نبض القلب، وتضيقًا في الأوعية الدموية. يؤدي كلا الأثرين إلى رفع ضغط الدم ما يدعم الاتزان الداخلي. وتؤدي زيادة ضغط الدم إلى زيادة السّيّالات في مستقبلات الضّغط التي تقلل نشاط القسم الودي، وتنبه بصورة معاكسة نشاطَ القسم نظير الودي ما يقلل معدل نبض القلب، ويخفض ضغط الدم.

التشويه (الانحراف) الآلي للغشاء البلازمي للمستقبلات الآلية ينتج سيالات عصبية. تستجيب مستقبلات جلدية مختلفة للمس والضّغط والألم. بعض هذه المستقبلات هي نهايات عصبية معراة، وأخرى لها تراكيب داعمة. تُنبه القنوات الأيونية الآنية لجهد المستقبل عن طريق الحرارة والبرودة، فيزال استقطاب العصبون الْحسِّيّ. توجد هذه القنوات أيضًا في مستقبلات الحرارة في الجلد وفي مواقع أخرى. ترصد مستقبلات الحرارة هذه التغيرات في طاقة الحرارة، وتُنتج استجابات لاستعادة الاتزان الداخلي. ترصد المستقبلات الخاصة طول العضلة، فتمنع زيادة شدها. ومستقبلات الضّغط ترصد ضغط الدم ضمن الشرايين.

3-45 السّمع، والاهتزاز، ورصد وضع الجسم

يتمّ رصد أمواج الصّوت أو **السّمع Hearing** بصورة أفضل في الماء منه في الهواء؛ لأنّ الماء ينقل أمواج الضّغط بصورة أكثر كفاءة. وعلى الرّغم من هذا القصور، فإنّ السّمع يُستخدمُ بشكل واسع من قِبَل حيوانات اليابسة لرصد بيئاتها، وللتواصل مع أفراد النوع وتحرّي مصادر الخطر المحتملة. تنتقل الْمنبّهات الصوتية مسافة أبعد وبسرعة أكبر من الْمنبّهات الكيميائية. لكن الْمنبّهات السّمعيّة وحدها لا تقدم الكثير من المعلومات عن المسافات.

ينتج الصّوت من اهتزاز أو أمواج تنتقل خلال وسط ما كالماء أو الهواء. ويصبح رصد أمواج الصّوت ممكنًا من خلال عمل مستقبلات آلية متخصصة كانت قد تطورت أصلًا في المخلوقات المائية. وإن الخلايا ذات العلاقة برصد الصّوت ترتبط تطوريًّا بأنظمة الإحساس بالجاذبية التي سنناقشها في نهاية هذا الجزء.

يرصدُ نظام الخطّ الجانبيّ في الأسماك الاهتزازاتِ منخفضةَ التّردّد

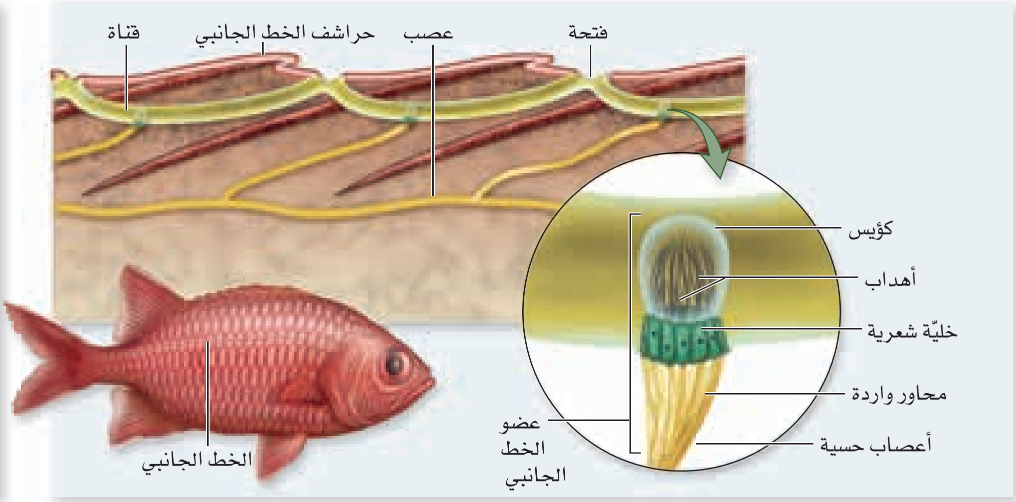
يقدم **نظام الخط الجانبي Lateral line system** في الأسماك، إضافة إلى السّمع، نوعًا من «اللّمس البعيد» فيمكنها من الإحساس بالأجسام التي تعكس أمواج الضّغط والاهتزازات منخفضة التردد. يمكّن هذا السمكةَ من رصد فريستها، ومن السباحة بتناغم مع بقية «قطيعها» مثلًا. ويمكّن سمكة الكهوف العمياء من الإحساس ببيئتها برصد التغيرات في نمط تدفق الماء الذي يمرّ على مستقبلات الخط الجانبي.

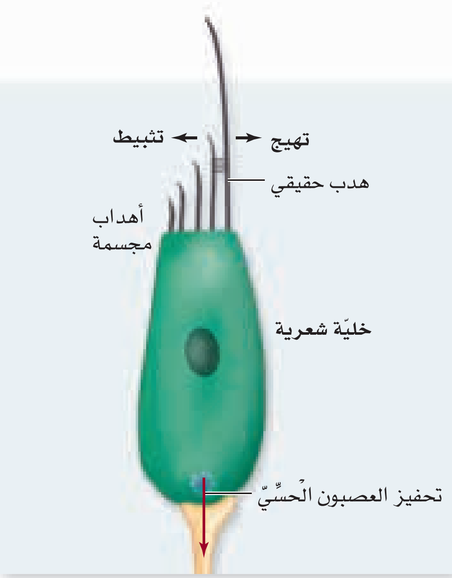
يوجد نظام الخط الجانبي في يرقات البرمائيات، ولكنه يُفْقَدُ في أثناء التّحوّلِ، وهو لا يوجد في أيّ من فقريات اليابسة. يكمل الإحساس الذي يقدمه نظام الخط الجانبي إحساس السّمع لدى السمكة الذي يُنجزه تركيبٌ حسيٌّ مختلف. يتكون نظام الخط الجانبي من خلايا شعرية ضمن قناة طولية موجودة في جلد السمكة، وتمتد على طول كلّ جانب من جانبي الجسم وضمن مجموعة قنوات في الرأس (الشكل 45-5أ). تمتد الزوائد السطحية للخلايا الشعرية إلى داخل غشاء جيلاتيني يُدعى الكؤيس *Cupula*. وتغذى الخلايا الشعرية بعصبونات حسية تنقل سيالات إلى الدّماغ.

الخلايا الشعرية لها زوائد عدة تشبه كلّ منها الشعرة، ولها تقريبًا الطول نفسه، تُدعى **الأهدابَ الصلبة المجسمة Sterocilia**، وإنّ لها زائدة واحدة أطول تُدعى **الهدبَ الحقيقيّ Kinocilium** (الشكل 45-5ب). الأهداب الصلبة المجسمة هي في الحقيقة خملات دقيقة تحتوي ألياف أكتين، أما الهدب الأطول فهو هدب حقيقي، ويحتوي أنيبيبات دقيقة. تنتقل الاهتزازات خلال بيئة السمكة، فتنتج حركةً في الكؤيس ما يسبب انثناء الزوائد. فعندما تنثني الزوائد في اتجاه الهدب الحقيقي، فإنّ الخليّة الحسّيّة تنبه، وتنتج جهدَ مستقبلٍ. نتيجة لذلك، فإنّ تكرار جهود الفعل الناتجة عن العصبون الْحسّيّ تزداد. في المقابل، إذا انثنت الأهداب المجسمة في الاتجاه المعاكس، فإنّ نشاط العصبون الْحسّيّ يتمّ تثبيطه.

تركيب الأذن متخصص في رصد الاهتزازات

يسمح تركيب الأذن بتحويل أمواج الصّوت إلى سيالات عصبية اعتمادًا على خلايا حسية آلية كتلك الموجودة في نظام الخط الجانبي. وسوف نناقش أولًا تركيب الأذن في الأسماك، الذي له علاقة بنظام الخط الجانبي الذي يرصد أمواج الضّغط في الماء. ثم سنناقش كيف يسمح تركيب أذن فقريات اليابسة برصد أمواج الضّغط في الهواء.

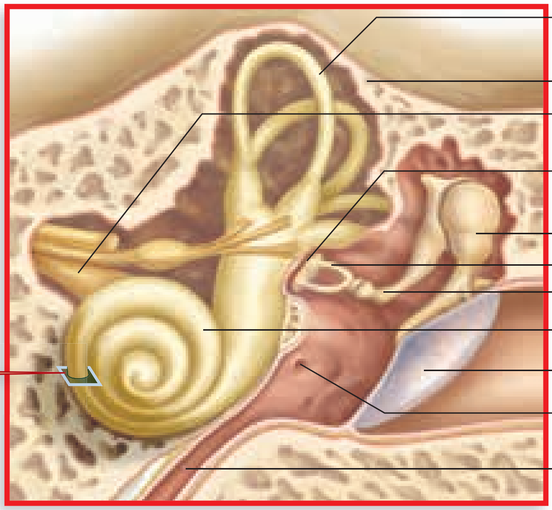




الشكل 45-5

نظام الخط الجانبي. أ. يتكون هذا النظام من قنوات تمتد على طول جسم السمكة وتحت سطح جلدها. يوجد ضمن هذه القنوات تراكيب حسية تحتوي خلايا شعرية لها أهداب تبرز في الكؤيس الجيلاتيني. تنتقل أمواج الضّغط خلال الماء إلى داخل القنوات، فتسبب انثناءً في الأهداب، وإزالة استقطاب العصبونات الحسّيّة المرتبطة مع الخلايا الشعرية. ب. الخلايا الشعريةُ مستقبلاتٌ آليةٌ ذات أهداب تشبه الشعرة تندفع خلال غشاء جيلاتيني. تمتلك الخلايا الشعرية لنظام الخط الجانبي (والتيه الغشائي في أذن الفقريّات الدّاخليّة) عددًا من أهداب أصغر تدعى الأهداب المجسمة، وهدبًا واحدًا أكبر يدعى الهدب الحقيقي. عندما تنثني الأهداب في اتجاه الهدب الحقيقي، تفرز الخليّة الشعرية ناقلًا كيميائيًّا يزيل استقطاب العصبون الْحسّيّ المرتبط بها. أما انثناء الأهداب في الاتجاه المعاكس فيعطي تأثيرًا مثبطًا.

أ.



ب.

الشكل 45–6

تركيب أذن الإنسان ووظيفتها. تركيب أذن الإنسان مبين في تكبيرات متلاحقة لتوضيح الأجزاء الوظيفية (أ-د). تمر أمواج الصّوت خلال قناة الأذن، فتنتج اهتزازًا في غشاء الطبلة ما يسبب حركة في عظيمات الأذن الوسطى (المطرقة والسندان والركاب) ضد غشاء داخلي (الشباك البيضوي). ينشئ هذا الاهتزاز أمواج ضغط في السائل الموجود في القنوات الدهليزية والطبلية بالقوقعة. تسبب أمواج الضّغط هذه انثناء أهداب الخلايا الشعرية ما يُنتج إشارات في العصبونات الحسّيّة.

تراكيب السّمع في الأسماك

تنتقل أمواج الصّوت خلال جسم السمكة بالسهولة نفسها التي تنتقل بها خلال الماء المحيط؛ وذلك لأنّ جسم السمكة مُكَوَّنٌ من الماء بشكل أساسي. ولكي يتم رصد الصّوت، فإننا نحتاج إلى جسم ذي كثافة مختلفة. في كثير من الأسماك، يقوم بهذه الوظيفة تركيب يدعى **حصى الأذن Otoliths** مُكَوَّنٌ من بلّورات كربونات الكالسيوم. يوجد حصى الأذن في عضو حصى الأذن في **التيه Labyrinth** الغشائي الذي هو نظام من حجرات وأنابيب مملوءة بالسائل، ويوجد في فقريات أخرى. عندما يهتز حصى الأذن فوق الخلايا الشعرية الموجودة في عضو حصى الأذن، تنتج جهود فعل. وتدعى **الخلايا الشعرية Hair cells** بهذا الاسم؛ لأن أهدابًا مجسمة تبرز من سطحها.

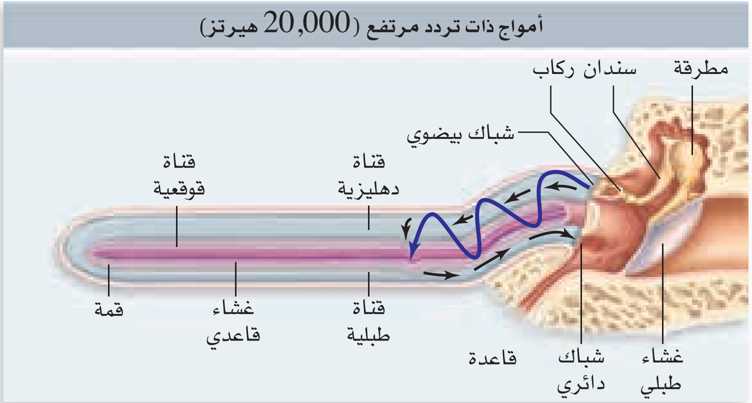
في أسماك القط، والمَنْوَه، والماصة، يقوم بهذه الوظيفة مثانة السباحة المملوءة بالهواء التي تهتز مع أمواج الصّوت. ثم تقوم سلسلة من عظام صغيرة تدعى عظيمات وِبَر **Weberian ossicles** بنقل الاهتزازات إلى الخلايا الشعرية للتيه في بعض هذه الأسماك.

تراكيب السّمع في فقريات اليابسة

يمكن توجيه الاهتزازات في الهواء، في أذن فقريات اليابسة، خلال قناة الأذن نحو طبلة الأذن أو غشاء الطبلة. تشكل هذه التراكيب جزءًا من **الأذن الْخارجيّة Outer ear**. تسبب اهتزازات غشاء الطبلة حركة لثلاث عظام صغيرة (عظيمات) هي: **المطرقة Malleus** و**السّندان Incus** و**الرّكاب Stapes**، وكلها موجودة في تجويف عظمي يُدعى **الأذن الوسطى Middle ear** (الشكل 45–6أ، ب). تناظر عظيمات الأذن الوسطى عظيمات وبِرَ في الأسماك.

تتصل الأذن الوسطى بالحنجرة عن طريق **أنبوب أستاكيوس Eustachian tube** الذي يدعى أيضًا أنبوب السّمع، وهو يساوي ضغط الهواء بين الأذن الوسطى والبيئة الْخارجيّة. ويمثل صوت حركة الهواء الذي نشعر به عند إقلاع الطائرة، أو عند القيادة صعودًا إلى قمة جبل مرتفع مساواة للضغط على جانبي طبلة الأذن.

يهتز الركاب فوق غشاء مرن هو الشباك البيضوي *Oval window* الذي يعود إلى **الأذن الدّاخليّة Inner ear**. وحيث إنّ الشباك البيضوي أصغر قطرًا من غشاء

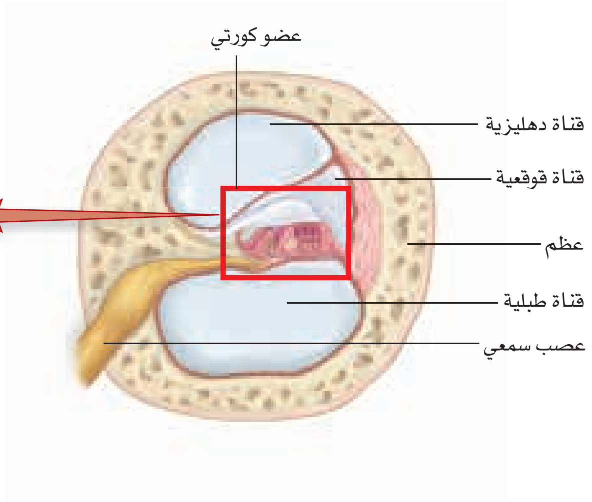


أ.

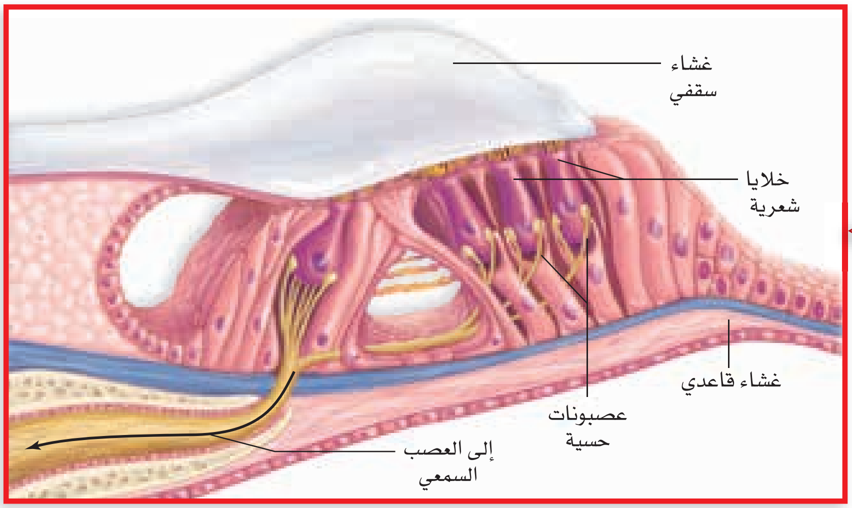
الشكل 45–7

تحديد موقع التردد في القوقعة. القوقعة مبينة هنا، وقد فُردت لفاتها، بحيث يُرى طول الغشاء القاعدي. تهتز الألياف ضمن الغشاء القاعدي استجابة للترددات المختلفة للصوت المرتبطة بحدة الصّوت. وهكذا، فإنّ المناطق المختلفة للغشاء القاعدي تبدي أقصى اهتزاز استجابة لترددات الصّوت المختلفة.

أ. لاحظ أن الأصوات ذات التردد (والحدة) المرتفع تسبب اهتزاز الغشاء القاعدي قريبًا من قاعدته، ولكن الترددات المتوسطة (ب) والترددات المنخفضة (ج) تسبب اهتزازًا أقرب إلى القمة.



جـ.



د.

الطبلة، فإنّ اهتزاز الركاب فوقه الذي ينتج قوة أكبر على وحدة المساحة، ينتقل إلى الأذن الدّاخليّة. تتألف الأذن الدّاخليّة من **قوقعة Cochlea** وهي تركيب يحتوي جزءًا من التيه الغشائي يدعى قناة القوقعة *Cochlear duct*. تقع قناة القوقعة في مركز القوقعة، والمساحة الواقعة فوق قناة القوقعة هي قناة الدهليز *Vestibular duct* أما المنطقة الواقعة تحتها فتدعى قناة الطبلة *Tympanic duct* (الشكل 45-6 جـ). تمتلئ الحجرات الثلاث بالسائل، ويفتح الشباك البيضوي في قناة الدهليز العليا، ولهذا فعندما يسبب الركاب تذبذب الشباك البيضوي، فإنه يُنتج أمواج ضغط في السائل. تنتقل أمواج الضّغط لتصل إلى قناة الطبلة، فتدفع غشاء مرنًا آخر هو الشباك الدائري *Round window* الذي يبثّ الضّغط ثانية في تجويف الأذن الوسطى.

يحدث تحويل الإشارة السمعية في القوقعة

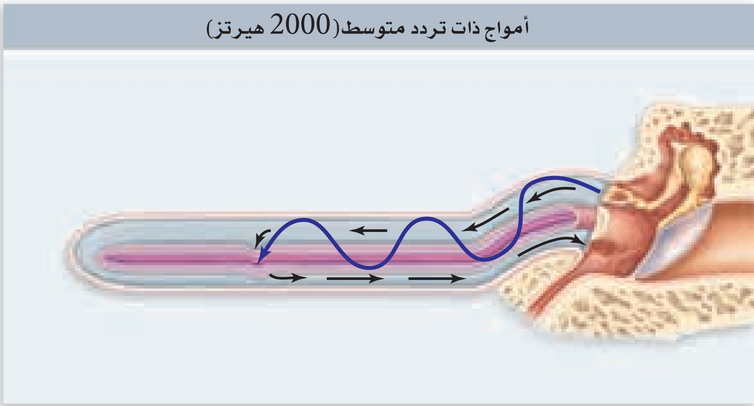
بينما تُبثّ أمواج الضّغط عبر القوقعة نحو الشباك الدائري، فإنها تسبب اهتزازًا في قناة القوقعة. تتشكل قاعدة قناة الطبلة من غشاء مرن جدًا يدعى الغشاءَ القاعديّ *Basilar membrane* الذي يهتز الآن استجابة لأمواج الضّغط هذه. يحتوي سطح الغشاء القاعدي على خلايا شعرية حسية. وتندفع الأهداب الصلبة المجسمة للخلايا الشعرية هذه في غشاء جيلاتيني عالق فوقها يُدعى الغشاءَ السقفي *Tectorial membrane*. يعرف هذا الجهاز الْحِسِّيّ المكون من الغشاء القاعدي، والخلايا الشعرية، وما يرتبط بها من عصبونات حسية، والغشاء السقفي معًا **بعضو كورتي Organ of Corti** (الشكل 45-6د).

عندما يهتز الغشاء القاعدي، فإنّ أهداب الخلايا الشعرية تنثني استجابة لحركة الغشاء القاعدي بالنسبة إلى الغشاء السقفي. يسبب انثناءُ هذه الأهداب المجسمة في اتجاه ما إزالةَ استقطاب في الخلايا الشعرية، في حين يسبب انثناؤها في الاتجاه المعاكس إعادة استقطاب، وربما زيادة استقطاب الغشاء. تحفز الخلايا الشعرية بدورها إنتاج جهود فعل في العصبونات الحسّيّة التي تنقل نشاطها إلى الدّماغ، فيفسره على أنه أصوات.

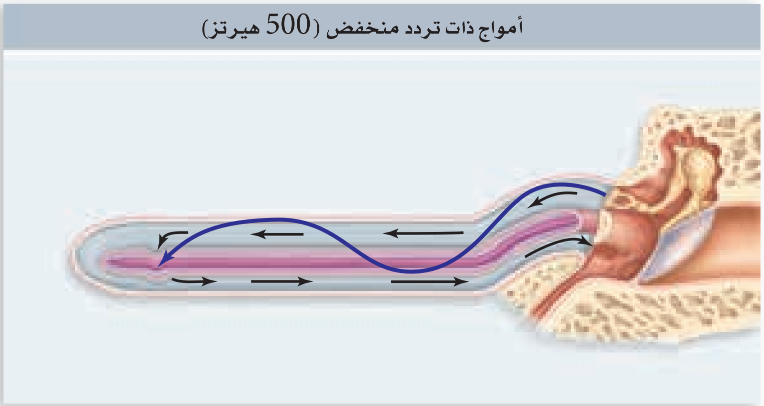
تحديد موقع تردد الأصوات في القوقعة

يتكون الغشاء القاعدي في القوقعة من ألياف مطاطية بدرجات متفاوتة من الطول والصلابة، فيشبه بذلك أوتار أداة موسيقية، تنغمر في مادة جيلاتينية. تكون الأليافُ عند قاعدة القوقعة (قرب الشباك البيضوي) قصيرةً وصلبةً، لكنها تكون عند الطرف البعيد للقوقعة (قمة القوقعة) أطول بخمس مرات، وأكثر مرونة بمئة مرة. لهذا، فإنّ تردد الرنين للغشاء القاعدي سيكون أعلى عند القاعدة مما هو عليه عند القمة، فالقاعدة تستجيب لأصوات ذات حدة أو تردد أعلى. أمّا القمة، فإنها تستجيب لأصوات منخفضة التردد.

عندما تدخل موجة من طاقة الصّوت إلى القوقعة من الشباك البيضوي، فإنها تبدأ حركة علوية وسفلية تنتقل على طول الغشاء القاعدي. تنقل هذه الموجة معظم طاقتها إلى الغشاء القاعدي في المنطقة التي يكون ترددها قريبًا من تردد أمواج الصّوت، ما ينتج أكبر إزاحة للغشاء القاعدي عند تلك النقطة (الشكل 45-7). نتيجة لذلك، فإنّ إزالة استقطاب الخليّة الشعرية هناك ستكون أعلى ما يمكن،



ب.



جـ.

وستُنبه المحاور الحسّيّة من تلك المنطقة أكثر من أيّ منطقة أخرى. وعندما تصل جهود الفعل هذه إلى الدّماغ، فإنها تُفَسَّرُ على أنها أصوات ذات تردد معين، أو ذات حدة معينة.

مدى السّمع في فقريات اليابسة

تحدد مرونة الغشاء القاعدي مدى تردد السّمع في الإنسان ليقع بين 20 و 20,000 موجة في الثانية (هيرتز) في الأطفال. وتتناقص قدرتنا على سماع الأصوات عالية التردد تدريجيًّا في وسط العمر. وتستطيع فقريات أخرى أنْ ترصد أصواتًا ذات تردد أقل من 20 هيرتز، وأعلى بكثير من 20,000 هيرتز. فالكلاب مثلًا، تستطيع رصد أصوات ترددها 40,000 هيرتز، ما يمكنها من سماع صوت صفارة الكلاب ذات التردد العالي، التي تبدو صامتة لأذن الإنسان، حيث لا يسمعها.

تُغذى الخلايا الشعرية أيضًا بمحاور صادرة إليها من الدّماغ، والسّيّالات القادمة في هذه المحاور تجعل الخلايا الشعرية أقل حساسية. تمكن هذه السيطرة المركزية لحساسية المستقبلات من زيادة قدرة الفرد على التركيز على إشارة صوتية معينة (صوت واحد مثلًا) في وسط خلفية صاخبة يتم طمسها بشكل فعال عن طريق محاور صادرة.

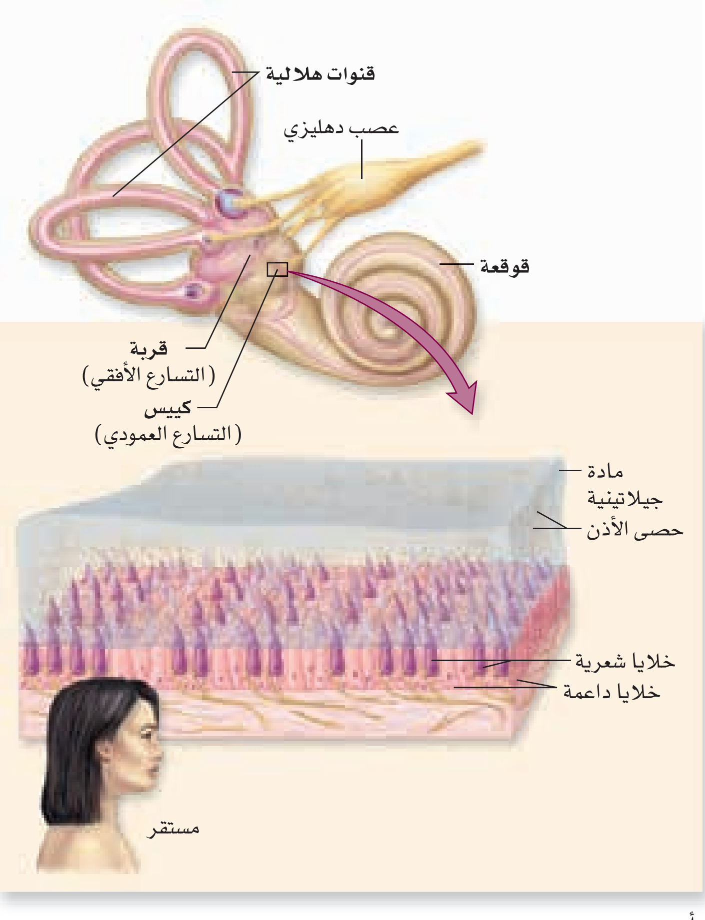
بعض الْفقريّات لديها القدرة على الملاحة عن طريق الصّوت

نظرًا لأنّ لفقريات اليابسة أذنين تقعان على جانبي الرأس، فإنّ المعلومات التي يقدمها السّمع يمكن أنْ تستخدم في تحديد اتجاه مصدر الصّوت بدرجة من الدقة. تختلف مصادر الصّوت في قوتها، وإنّ الأصوات تضعف وتنعكس بدرجات مختلفة بحسب الأجسام التي تعترضها في البيئة. لذا، فإنّ مجسات السّمع لا تشكل مقياسًا للمسافة يُعْتَمَدُ عليه.

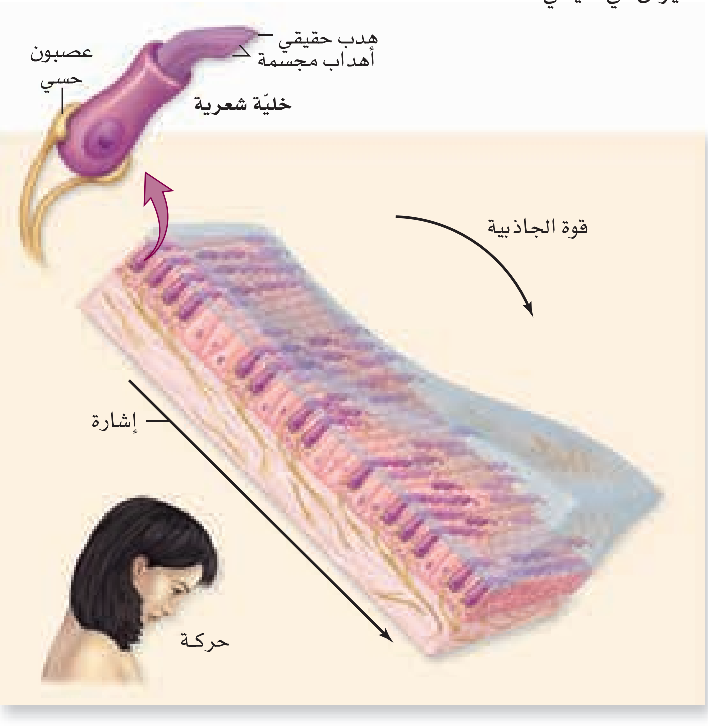
تمكنت بعض مجموعات من الثدييات التي تعيش، وتحصل على غذائها في بيئة مظلمة من الإحاطة بنواحي القصور التي يشكلها الظلام. فالخفاش الذي يطير في غرفة مظلمة تمامًا يستطيع بسهولة أن يتجنب الاصطدام بالأشياء التي توضع في طريقة، حتى إن كانت سلكًا قطره أقل من مليمتر واحد. وتستخدم الزَّبّابة شكلًا مماثلًا من «الرؤية دون ضوء» تحت الأرض، كما تفعل ذلك الحيتان والدلافين تحت الماء. هذه الثدييات جميعها قادرة على إدراك وجود الأشياء، وبُعدها باستخدام الصّوت.

ترسل هذه الثدييات أصواتًا، ومن ثم تقرر الزمن الذي تحتاج إليه هذه الأصوات لكي تصل إلى عائق ما، ثم تعود إلى الحيوان. وتُدعى هذه العمليةُ **تحديدَ الموقع بالصدى Echolocation**. فالخفاش يصدر طقطقة تستمر 2-3 مليثانية، ويكررها بضع مئات من المرات في الثانية الواحدة. تتحقق صورة ثلاثية الأبعاد بالغة التعقيد باستخدام هذا النظام الصّوتيّ السّمعيّ.

إنّ القدرة على الرؤية في الظلام فتحت أمام الخفاش موئلًا بيئيًّا كان مقتصرًا بشكل أساسي على الطّيور؛ لأن على الطّيور أن تعتمد على الرؤية. ليس هناك طيور ليلية المعيشة حقًّا، حتى البوم فهو يعتمد على الرؤية لكي يصطاد، وهو لا يستطيع الطيران في الليالي حالكة الظلمة.



أ.



ب.

الشكل 45–8

تركيب القربة والكييس ووظيفتهما. أ. المواقع النسبية للقربة والكييس ضمن التيه الغشائي للأذن الدّاخليّة للإنسان. يبين التكبير المادة الجيلاتينية التي تحتوي حصى الأذن، وتغطي الخلايا الشعرية. **ب.** عندما ينحني رأسك إلى الأمام، فإنّ الجاذبية تغير من شكل المادة الجيلاتينية وفي اتجاه الحركة. يجعل هذا الأهداب المجسمة في الخلايا الشعرية تنثني منبهة بذلك العصبونات الحسّيّة.

ولأنّ الخفاش قادر على النشاط والفعالية في الظلام الدامس، فإنه واحد من أكثر رتب الثدييات تعددًا وانتشارًا. إنّ اختراع الإنسان لنظام السونار (الملاحة وتحديد المدى عن طريق الصّوت) يعتمد على مبادئ تحديد الموقع بصدى الصّوت للملاحة تحت الماء وفي إيجاد مواقع الأجسام.

وضع الجسم وحركته ترصدها أجهزة مرتبطة بأجهزة السمع

سمحت الإستراتيجية التطورية المتمثلة في استخدام بلّورات كربونات كالسيوم داخليًّا بوصفها طريقة لرصد الاهتزازات، بتطور أعضاء الإحساس التي ترصد وضع الجسم في الفراغ وحركاته مثل التسارع.

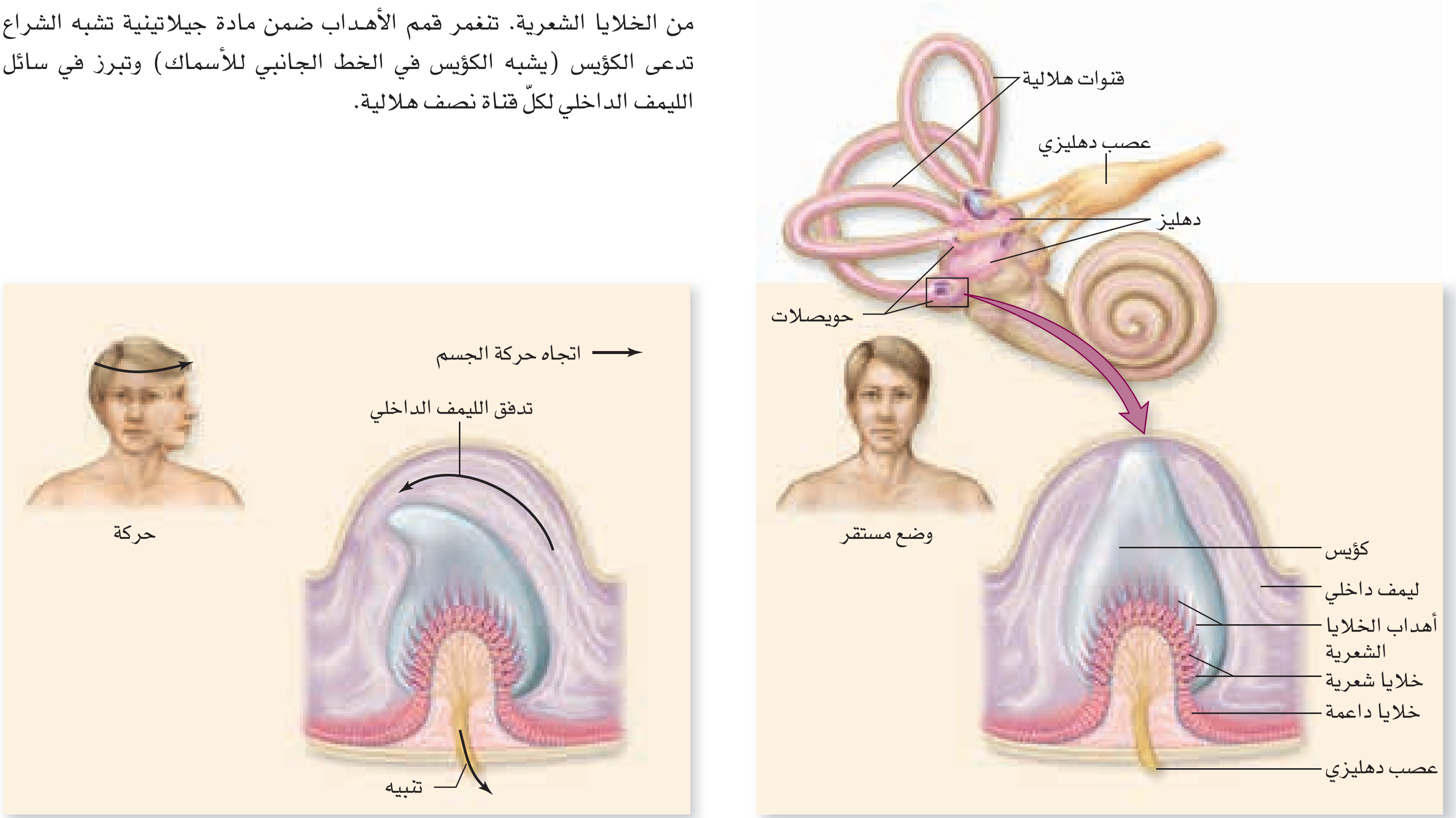
يمكن لمعظم اللافقريات توجيه نفسها بالنسبة إلى الجاذبية عن طريق تركيب يدعى **كيس التّوازن Statocyst**. يتكون كيس التّوازن بشكل عام من خلايا شعرية مدببة تنغمر أهدابها في غشاء جيلاتيني يحتوي بلّورات من كربونات الكالسيوم. هذه الحصى؛ **حصى التّوازن Statoliths**، تزيد كتلة الغشاء الجيلاتيني، بحيث يستطيع ثني الأهداب عندما يغير الحيوان وضعه. فإذا مال الحيوان نحو اليمين مثلًا، فإنّ الغشاء والحصى تثني الأهداب نحو اليمين، ويحفّز بذلك العصبونات الحسّيّة ذات العلاقة.

يوجد تركيب مماثل في التيه الغشائي للأذن الدّاخليّة للفقريات. يحاط هذا التيه بعظم وباللّيمف الخارجي الذي يشبه في تركيبه تركيب سائل الأنسجة. وعلى الرّغم من تعقيده، فإنّ التركيب بكامله في الإنسان صغير، ويصل إلى حجم حبة البازيلاء فقط.

تركيب التيه والقنوات نصف الهلالية

تتكون مستقبلات الجاذبية في الفقريّات من حجرتين في التيه الغشائي تدعيان **القربة Utricle والكييس Saccule** (الشكل 45-8). في هذين التركيبين، خلايا شعرية ذات أهداب صلبة مجسمة وهدب حقيقي طويل شبيه بتلك الموجودة في نظام الخط الجانبي في الأسماك. وتنغمر الزوائد التي تشبه الشّعر ضمن غشاء جيلاتيني، هو غشاء الحصى الذي يحتوي بلّورات كربونات الكالسيوم. وحيث إنّ عضو حصى الأذن موجّه بشكل مختلف في القربة عنه في الكييس، فإنّ القربة أكثر حساسية للتسارع الأفقي (كما في سيارة متحركة) والكييس أكثر حساسية للتسارع العمودي (كما في مصعد كهربائي). في كلتا الحالتين يسبب التسارع انثناء الأهداب المجسمة، فينتج بالضرورة جهود فعل في العصبونات الحسّيّة ذات العلاقة.

يتصل التيه الغشائي في القربة والكييس مع ثلاث قنوات **نصف هلالية Semicircular canals** موجهة في مستويات مختلفة، بحيث ترصد التسارع الزاوي (الذي يحدث بزاوية معينة) في أيّ اتجاه (الشكل 45-9). يوجد في نهايات القنوات حجرات منتفخة تدعى حويصلات تبرز بها أهداب مجموعة أخرى من الخلايا الشعرية. تنغمر قمم الأهداب ضمن مادة جيلاتينية تشبه الشراع تدعى الكؤيس (يشبه الكؤيس في الخط الجانبي للأسماك) وتبرز في سائل الليمف الداخلي لكلّ قناة نصف هلالية.



أ.

ب.

الشكل 45-9

تركيب القنوات الهلالية. مواقع القنوات الهلالية بالنسبة إلى بقية الأذن الدّاخليّة. أ . تكبير لمقطع في إحدى الحويصلات، مبينا كيف تنغرز أهداب الخلايا الشعرية في الكؤيس. **ب.** التسارع الزاوي في مستوى القنوات الهلالية يسبب انثناء الكؤيس، فتنبه بذلك الخلايا الشعرية.

عمل الجهاز الدهليزي

عندما يدور الرأس، يندفع السائل داخل القنوات نصف الهلالية ضد الكؤيس، ويسبب انثناء في الأهداب. يسبب الانثناء إزالة استقطاب أو إعادة استقطاب للخلايا الشعرية بناءً على الاتجاه الذي تنثني به الأهداب. ويشبه هذا إلى حد كبير الطريقة التي يعمل بها نظام الخط الجانبي في الأسماك. فإذا انحنت الأهداب المجسمة في اتجاه الهدب الحقيقي، ينتج جهد مستقبل ينبه إنتاج جهود فعل في العصبونات الحسّيّة المتصلة. تُدعى القربةُ، والكييسُ، والقنواتُ الهلالية معًا **الجهازَ الدّهليزيّ Vestibular system**. يزودنا كلٌّ من الكييس والقربة بإحساس للتسارع الخطي. أمّا القنوات الهلالية، فتزودنا بإحساس للتسارع الزاوي. ويستخدم الدّماغ المعلومات القادمة من الجهاز الدهليزي عن وضع الجسم في الفراغ للمحافظة على التّوازن والاتزان.

تهتز عظيمات الأذن الوسطى استجابة لأمواج الصّوت ، فتُحدِث اهتزازًا في السائل داخل الأذن الدّاخليّة. يسبب هذا الاهتزاز انثناء الخلايا الشعرية ما يحوّل طاقة الصّوت إلى جهود فعل. الغشاء القاعدي أكثر استجابة للترددات المرتفعة عند قاعدته، وللترددات المنخفضة عند قمته، فيسمح بذلك بتمييز الأصوات ذات الترددات المختلفة. تستخدم بعضُ الثدييات كالخفاش الصّوت لمعرفة موقعها وموقع الأجسام الأخرى بطريقة تحديد الموقع بصدى الصّوت. ترصد الخلايا الشعرية في عضو الخط الجانبي في الأسماك حركات الماء. تعطي الخلايا الشعرية في الجهاز الدهليزي لفقريات اليابسة إحساسًا بالتسارع وبالتّوازن.

4-45 المستقبلات الكيميائية: الذّوق، والشّم، ودرجة الحموضة (درجة الرقم الهيدروجيني)

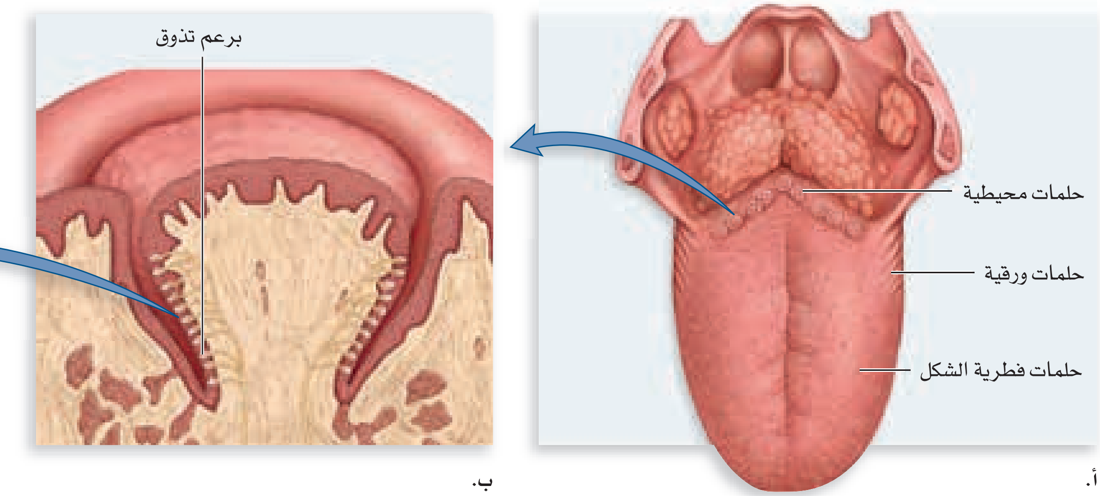
تحتوي بعضُ الخلايا الحسّيّة، التي تدعى المستقبلات الكيميائية، بروتيناتٍ غشائيةً تستطيع الارتباط بمواد كيميائية معينة، أو بروابط في السائل خارج الخلايا. واستجابة لهذا التفاعل الكيميائي، فإنّ استقطاب غشاء العصبون الحِسِّيّ يُزالُ، ويُنتج جهود فعل. تُستخدم المستقبلات الكيميائية في الإحساس بالتّذوّق وبالشّم، وإنها مهمة في رصد التركيب الكيميائي للدم وللسائل الدماغي الشوكي.

يرصدُ التّذوّق الغذاءَ المحتملَ ويحلِّله

إنّ إدراكَ التّذوّق، مثله مثل إدراك اللون؛ مزيجٌ من عوامل فيزيائية ونفسية. ويقسم هذا بصورة عامة إلى خمس مجموعات: الحلو، والحامض، والمالح، والمرّ، والشهيّ *Umami* (إدراك طعم جلوتاميت، وأحماض أمينية أخرى). تتوسط براعم التّذوّق – وهي مجموعات من خلايا طلائية حساسة كيميائيًا، وتتصل مع عصبونات حسية – حاسةَ الذّوق في الفقريّات. في الأسماك تكون براعم التّذوّق مبعثرة فوق سطح الجسم، وهي أكثر المستقبلات الكيميائية المعروفة في الفقريّات حساسية، فهي حساسة بشكل خاص للأحماض الأمينية، إذ إنها تستطيع أنْ تميز في سمكة القط مثلًا بين حمضين أمينيين مختلفين بتركيز أقل من 100 جزء في البليون (1 جرام، في 10,000 لتر من الماء) ! إن القدرة على تذوق الماء المحيط مهمة جدًا للأسماك التي تعيش على القعر، حيث يمكنها الإحساس بوجود الغذاء في بيئة ضبابية غالبًا.

تقع براعم التّذوّق لفقريات اليابسة جميعها في طلائية اللسان والتجويف الفمي ضمن مناطق مرتفعة تدعى حلمات *Papillae* (الشكل 45 - 10). وبراعم التّذوّق هي تراكيب شكلها كالبصل، وتضم 50-100 خليّة تذوق، وكلّ خليّة لها نتوءات إصبعية تدعى خملات دقيقة تبرز من خلال فتحة عند قمة برعم التّذوّق تدعى ثقب التّذوّق *Taste pore* (الشكل 45-10 ج). تذوب المواد الكيميائية من الغذاء في اللعاب، وتصبح في تلامس مع خلايا التّذوّق عن طريق ثقب التّذوّق.

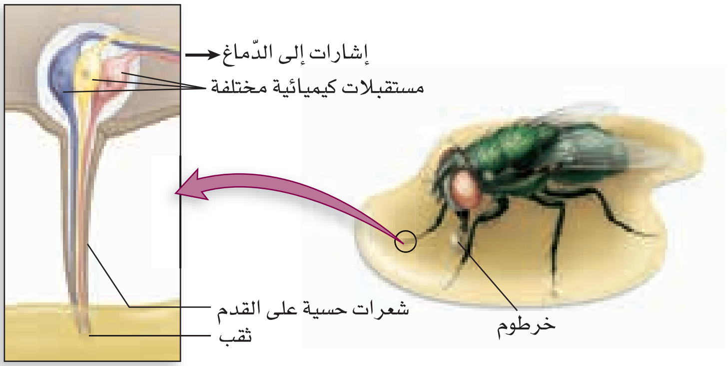
تعمل المواد الكيميائية التي تنتج طعمًا مالحًا وطعمًا حامضيًّا، ضمن براعم التّذوّق، مباشرة عبر قنوات أيونية. والنمط التذوقي المالح النموذجي يُعزى إلى أيونات Na^+ التي تنتشر عبر قنوات صوديوم إلى داخل الخلايا في الخلايا المستقبلة في براعم التّذوّق. يزيل دخول الصوديوم هذا استقطاب الغشاء، فيسبب تحرر الناقل العصبي من الخليّة المستقبلة ما يحفِّز العصبون الحِسِّيّ الذي يرسل سيالًا إلى الدّماغ. وتعمل الخلايا التي ترصد التّذوّق الحامضي بطريقة مماثلة فيما عدا أنها ترصد تركيز أيون هيدروجين (H^+). يرتبط التّذوّق الحامضي بزيادة تركيز البروتونات التي تستطيع أن تزيل استقطاب الغشاء عندما تنتشر خلال قنوات أيونية.



أ.　　ب.

الشكل 45−10

التّذوّق. أ. يمتلك لسان الإنسان نتوءات تدعى حلمات تحمل براعم التّذوّق. تتموضع أنواع مختلفة من براعم التّذوّق على مناطق من اللسان. **ب.** تنغمر مجموعات من براعم التّذوّق ضمن الحلمة الواحدة. **جـ.** براعمُ التّذوّق المفردة مجموعاتٌ من المستقبلات الكيميائية ذات شكل بصلي، وتفتح نحو الفم عن طريق ثقب. **د.** صورة بالمجهر الضوئي لبراعم التّذوّق في إحدى الحلمات.

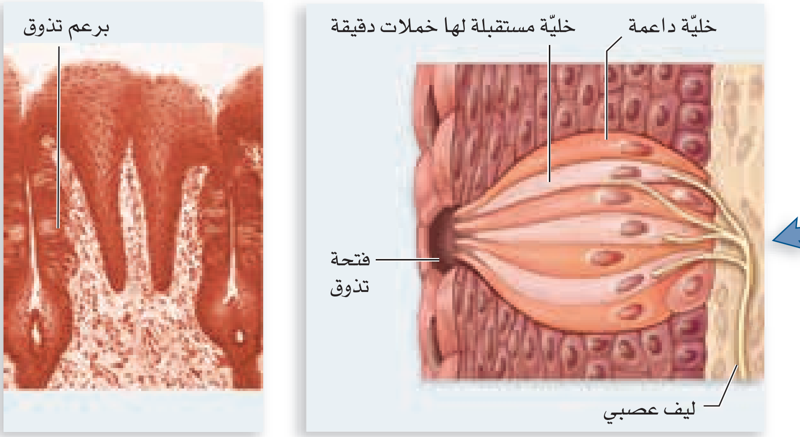


الشكل 45−11

تتذوق كثير من الحشرات بأقدامها. في الذبابة السرؤ المبينة هنا، تمتد المستقبلات الكيميائية في الشعرات الحسّيّة على القدم. ترصد المستقبلات الكيميائية المختلفة الأنواع المختلفة من جزيئات الغذاء. وعندما تحط الذبابة على مادة غذائية، فإنها تستطيع تذوق جزيئات الغذاء المختلفة، ثم تمد خرطومها من أجل التغذية.

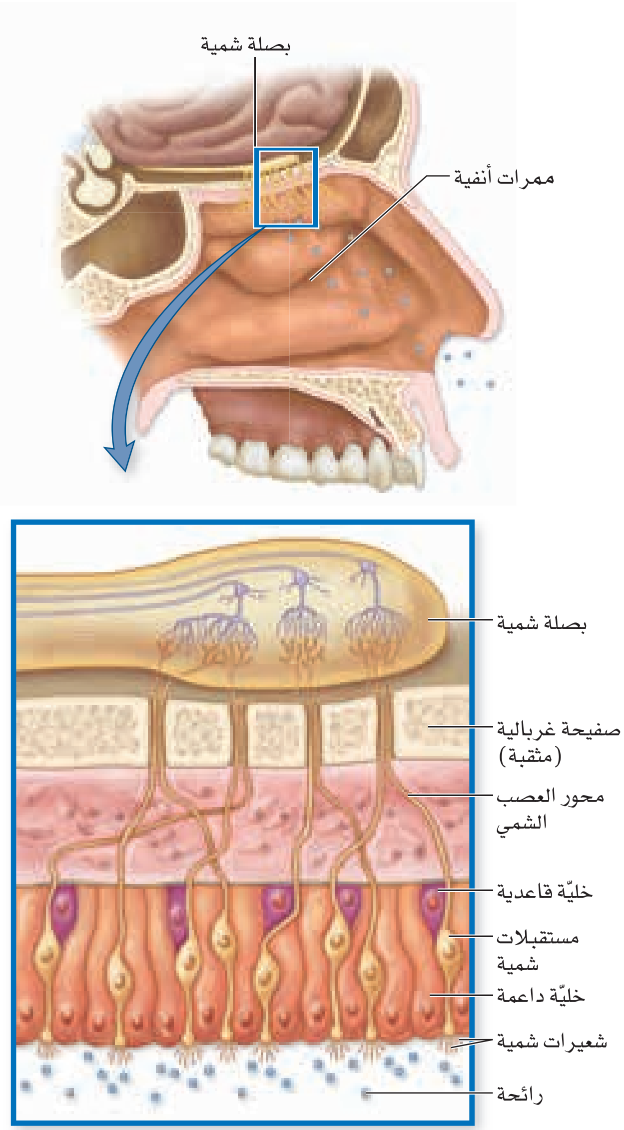
تكون آليةُ رصد التّذوّق الحلو، والمر، والشهي غيرَ مباشرة. في هذه الحالة تستطيع المواد التي تقع ضمن هذه المجموعات الارتباط بمستقبل مرتبط ببروتين G (الفصل الـ 9) يكون نوعيًّا لكلّ مجموعة. إنّ طبيعة هذه المستقبلات وتوزيعها تشكل مساحة واسعة للاستقصاء النشط، لكن البيانات الحديثة تشير إلى أنّ الخلايا المستقبلة المفردة في براعم التّذوّق تترجم نوعًا واحدًا فقط من المستقبل. يقود هذا إلى خلايا لها مستقبلات للحلو، أو للمر، أو للشهي. عندئذ، فإنّ تنشيط أيّ من هذه المستقبلات المرتبطة ببروتين G سيلتقي عند مسلك ترميز واحد يقود إلى تحرر ناقل عصبي من الخلايا المستقبلة لتنشيط عصبون حسي، وإرسال سيال إلى الدّماغ. هناك ستتفاعل هذه السّيّالات مع عصبونات حسية أخرى تحمل معلومات ذات علاقة بالرائحة (سنصفها لاحقًا). في هذا النموذج، فإنّ الأذواق المختلفة تُشفَّر إلى الدّماغ بناء على أيّ خليّة حسية جرى تحفيزها.

كثير من المفصليات لها مستقبلات كيميائية للتذوق كما للفقريات. فالذبابة مثلًا، وبسبب طريقة بحثها عن الطعام، لها مستقبلات تذوق في شعيرات حسية واقعة على أقدامها. تحتوي الشعيرات الحسّيّة تشكيلة من المستقبلات الكيميائية القادرة على تذوق السكر والملح، وغيرها بتكامل المُنبِّهات من هذه المستقبلات الكيميائية (الشكل 45-11). فإذا ما وَطِئَتْ الذبابة على غذاء محتمل، فإنّ خرطومها (جهاز التغذية الأنبوبي) يمتد للتغذية.



يستطيع الشّم أن يتعرف عددًا كبيرًا من الجزيئات المعقدة

تضم **حاسة الشّم Smell (olfaction)** في فقريات اليابسة مستقبلات كيميائية واقعة في الجزء العلوي من الممرات الأنفية (الشكل 45-12). تبرز هذه المستقبلات، التي تنتهي زوائدها الشجرية بذؤابة من الأهداب، في مخاطية الأنف، وتنتهي محاورها مباشرة في القشرة المخية. تستعمل فقريات اليابسة حاسة الشّم بالطريقة نفسها التي تستخدم بها الأسماك حاسة التّذوّق، أيّ لفحص عينات من البيئة الكيميائية حولها.



الشكل 45−12

الشّم. يرصد الإنسان الروائح عن طريق عصبونات شمية (خلايا مستقبلة) تقع في بطانة الممرات الأنفية. تنقل محاور هذه العصبونات سيالات مباشرة إلى الدّماغ عبر العصب الشمي. تجدد الخلايا القاعدية عصبونات شمية جديدة لتحل محل الخلايا الميتة أو المتهتكة. تعيش العصبونات الشمية نحو شهر واحد بصورة نموذجية.

وحيث إنّ فقريات اليابسة محاطة بالهواء، فإنّ حاسة الشّم لديها أصبحت متخصصة في رصد الدقائق المحمولة بالهواء، لكن هذه الدقائق يجب أنْ تذوب أولًا في السائل خارج الخلايا قبل أنْ تحفز مستقبلات الشّم. يمكن أنْ تكون حاسة الشّم حادة في كثير من الثدييات لدرجة أن جزيئًا واحدًا من المادة الكيميائية هو كلّ ما تحتاج إليه لتحفيز المستقبل.

وعلى الرّغم من أنّ الإنسان يستطيع رصد أربعة أنماط من التّذوّق، فإنه يستطيع أنْ يميز آلافًا من الروائح المختلفة. وتشير البحوث الحديثة إلى وجود نحو 1000 جين مختلف قد يشفّر كلّ منها بروتينًا مستقبلًا مختلفًا للشم. أما مجموعة العصبونات الشّمية المحدودة التي تستجيب لرائحة معينة، فإنها قد تعمل «كبصمة إصبع» يستخدمها الدّماغ للتعرف إلى المادة.

ترصد المستقبلات الكيميائية الدّاخليّة درجة الحموضة (pH) وخصائص أخرى

ترصد المستقبلاتُ الحسّيّة ضمن الجسم تشكيلةً من الخصائص الكيميائية للدم أو للسوائل المشتقة منه، بما في ذلك السائل الدماغي الشوكي. من هذه المستقبلات، **المستقبلات الكيميائية الْخارجيّة** (المحيطية) **Peripheral chemoreceptors** الموجودة في الأجسام الأبهرية والسباتية التي تكون حساسة بشكل أساسي لدرجة حموضة البلازما، **والمستقبلات الكيميائية المركزية Central chemoreceptors** الموجودة في النخاع المستطيل في الدّماغ التي هي حساسة لدرجة حموضة السائل الدماغي الشوكي. عندما يكون معدل التنفس منخفضًا يزداد تركيز ثاني أكسيد الكربون في البلازما منتجًا المزيد من حمض الكربونيك ومسببًا انخفاضًا في درجة حموضة الدم. يستطيع ثاني أكسيد الكربون أنْ يدخل السائل الدماغي الشوكي، ويخفض درجة الحموضة، وبذا ينبه المستقبلات المركزية. يؤثّر هذا التنبيه بشكل غير مباشر في مركز السيطرة التنفسي الموجود في جذع الدّماغ، ما يسبب زيادة معدل التنفس. تستطيع الأجسام الأبهرية أيضًا أنْ تستجيب لانخفاض تركيز أكسجين الدم، لكن هذا التأثير لا يكون عادة مهمًّا ما لم يصعد الفرد إلى ارتفاعات شاهقة، حيث يكون الضّغط الجزئي للأكسجين منخفضًا.

المستقبلات التي ترصد المواد الكيميائية التي تأتي من خارج الجسم مسؤولة عن حاستي التّذوّق والشّم. تساعد المستقبلات الكيميائية الدّاخليّة على رصد المواد الكيميائية، وبشكل خاص توازن الأحماض داخل الجسم، وهي مطلوبة لتنظيم التنفس.

5-45 الرؤيـة

إنّ القدرة على إدراك الأجسام من على بُعد مهمة لمعظم الحيوانات. فالمفترس يحدد موقع الفريسة، والفريسة تتجنب المفترس اعتمادًا على طرق الإحساس عن بعد الثلاث: السّمع والشّم والإبصار. يستطيع الإبصار، من بين هذه الطرق، أنْ يعمل عن بعد كبير، فبالعين المجردة يستطيع الإنسان رؤية النجوم من على بُعد آلاف السنوات الضوئية، ويكفي فوتون واحد لتنبيه خليّة في الشبكية لتعطي جهد فعل.

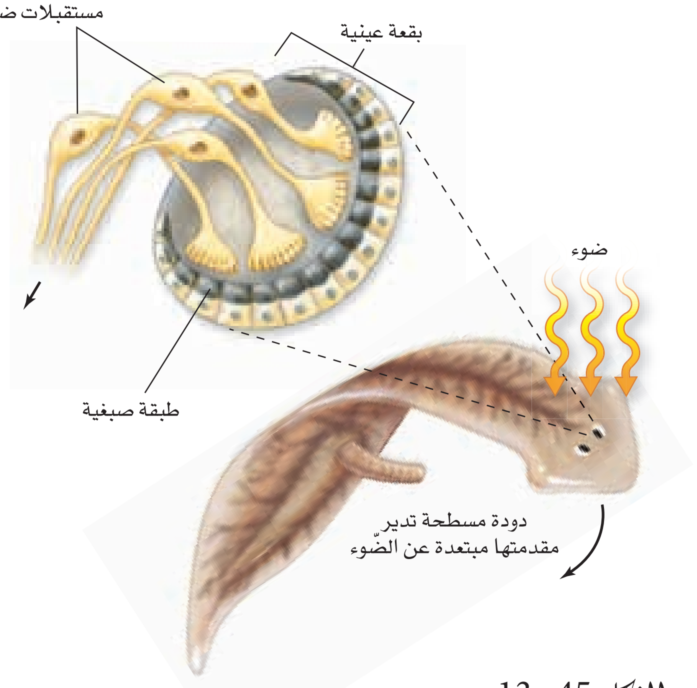
ترصد الرؤية الضّوء وتغيراته من على بُعد

تبدأ **الرؤية Vision** باقتناص طاقة الضّوء عن طريق **مستقبلات ضوئية Photoreceptors**. وحيث إنّ الضّوء ينتقل في خطوط مستقيمة، ويصل إلى مسافات على الأرض آنيًا تقريبًا، فإنّ المعلومات البصرية يمكن أنْ تُستخدم لتحديد اتجاه جسم ما وبُعْدِه. ولا يوجد منبه آخر يقدم لنا معلومات أكثر تفصيلًا.

عيون اللافقريات

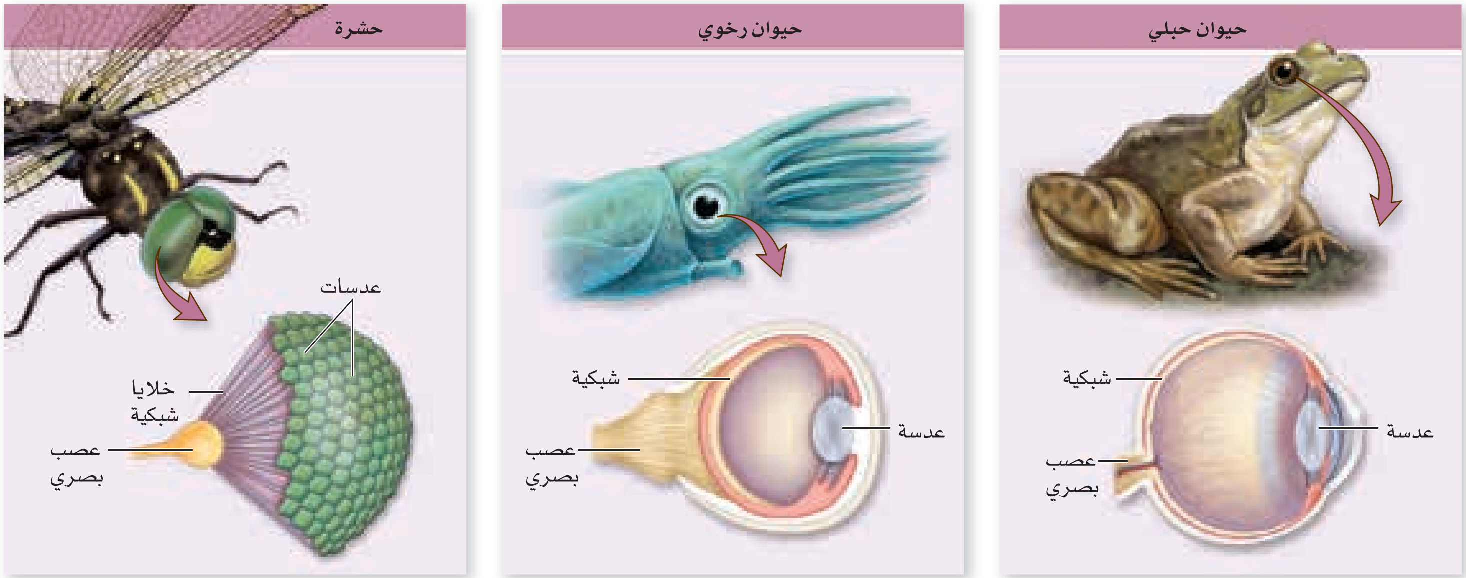
تمتلك كثير من اللافقريات أنظمة رؤية بسيطة، حيث تتجمع المستقبلات الضوئية فـي بقعـة عينية. البقـع العينية البسيطة يمكـن أنْ تصبح حساسـة لاتجاه مصدر الضّوء بإضافة طبقة من الصبغة تظلل أحد جانبي العين.

فالديدان المسطحة لها طبقة ذات صبغة، وتعمل كستارة على الجوانب الدّاخليّة والخلفية من كلتا البقعتين العينيتين لها، ما يسمح بتنبيه الخلايا المستقبلة للضوء القادم من أمام الحيوان (الشكل 45-13). والدودة المسطحة تستدير، وتسبح في الاتجاه الذي تكون فيه مستقبلات الضّوء أقل تنبيهًا. وعلى الرّغم من أنّ البقعة العينية تدرك اتجاه الضّوء، لكنها لا تستطيع أنْ تُكوِّنَ صورة بصرية.



الشّكل 45-13

البقع العينية البسيطة في الديدان المسطحة. ترصد البقع العينية اتجاه الضّوء؛ لأن الطبقة الصبغية على أحد جانبي البقعة العينية تحجب الضّوء القادم من خلف الحيوان. ولهذا فإنّ الضّوء يرصد بدقة أكثر إذا ما جاء من أمام الحيوان، تستجيب الدودة المسطحة بالاستدارة بعيدًا عن مصدر الضّوء.



الشكل 45-14

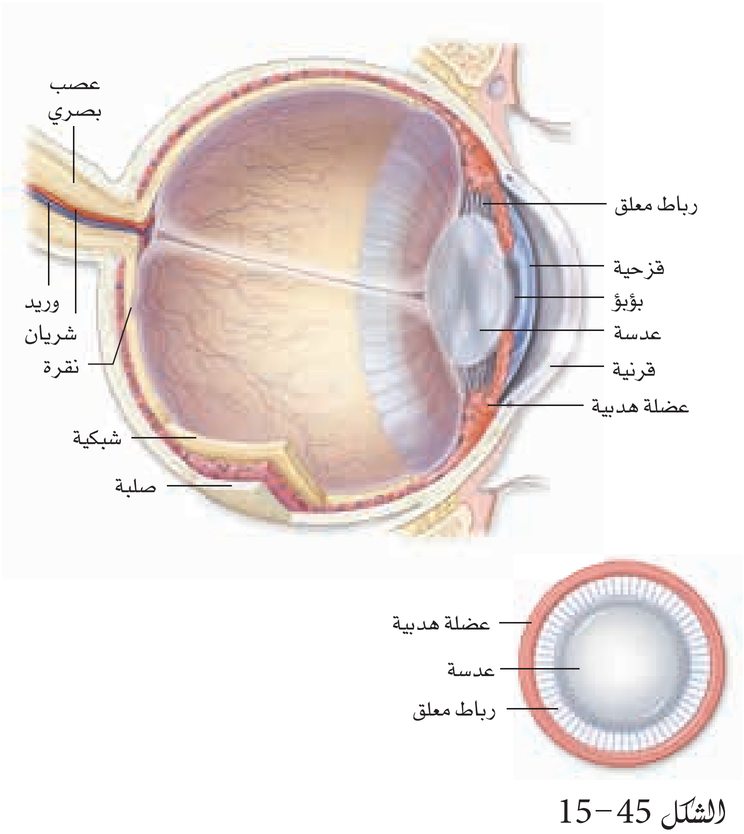
العيون في ثلاث قبائل من الحيوانات. على الرّغم من أنها تتشابه ظاهريًّا، إلاّ أنّ هذه العيون تختلف كثيرًا في تركيبها، وهي غير متماثلة. لقد تطور كلّ منها بشكل منفصل على الرّغم من التعقيد التركيبي الظاهري، وقد تمّ هذا التّطوّر من تراكيب أبسط.

أفراد القبائل الأربع: الحلقيّات، والرّخويّات، والمفصليّات، والحبليّات طورت عيونًا قادرة على تكوين صور بصرية. وعلى الرّغم من التشابه المدهش في التركيب، فإنه يُعتقد أنّ العيون التي تُكَوِّنُ صورًا في هذه القبائل تطورت بشكل مستقل، وهذا مثال على التطور الالتقائي (الشكل 45-14). ومن المثير للاهتمام أنْ نجد المستقبلات الضوئية لهذه العيون المكونة للصور جميعًا تستخدم الجزيء نفسه القادر على اقتناص الضّوء ما يقترح أنه لا يوجد الكثير من الجزيئات البديلة لتؤدي هذا الدور.

تركيب عين الْفقريّات

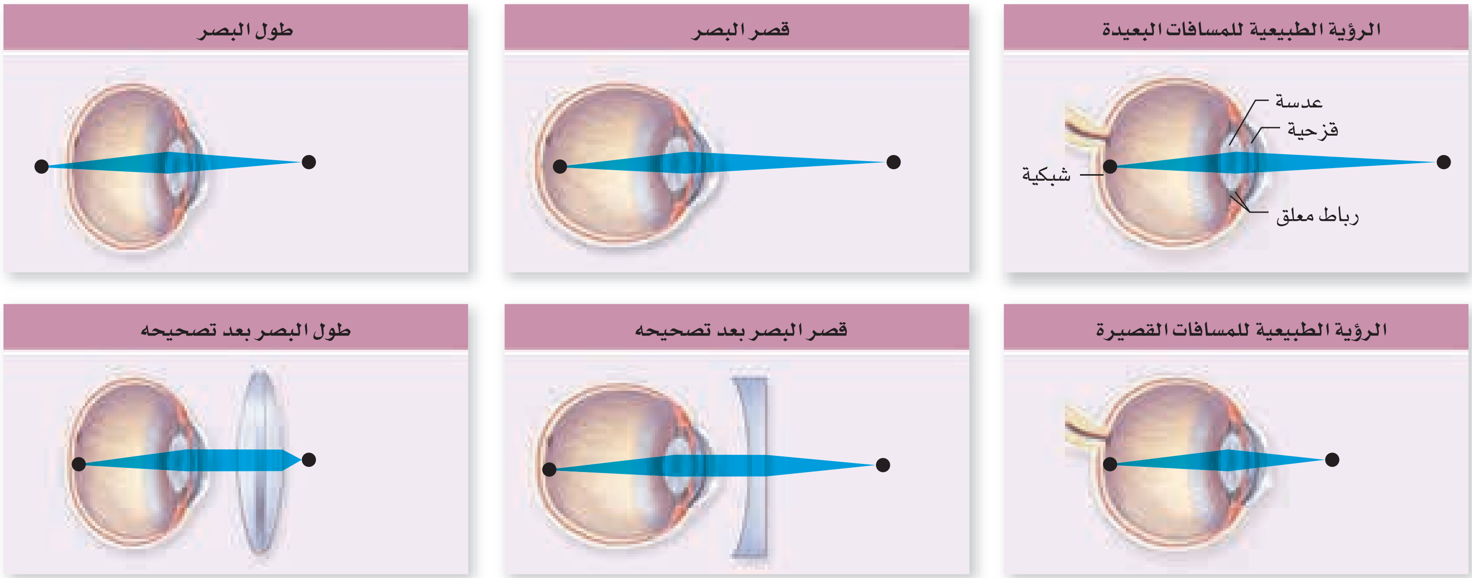
تُعدّ عين الإنسان مثالًا نموذجيًّا لعيون الْفقريّات (الشكل 45-15). فبياض العين هو الصلبة **Sclera** المكونة من نسيج ضام صلب. يدخل الضّوء إلى العين من خلال القرنية **Cornea** الشفافة التي تبدأ بتجميع الضّوء. يحدث تجميع الضّوء بسبب انكساره عندما ينتقل إلى وسط مختلف الكثافة. الجزء الملون من العين هو **القزحية Iris**، ويؤدي انقباض عضلات القزحية في الضّوء الساطع إلى تقليل حجم فتحتها، أيّ البؤبؤ. يمر الضّوء خلال البؤبؤ إلى **العدسة Lens** وهي تركيب شفاف يكمل عملية تجميع الضّوء وتركيزه في بؤرة على الشبكية الواقعة عند مؤخرة العين. ترتبط العدسة عن طريق رباط معلق *Suspensory ligament* إلى العضلات الهدبية.

يتأثّر شكل العدسة بكمية التّوتّر في الرّباط المعلّق الذي يحيط بالعدسة، ويعلقها بالعضلة الهدبية الدائرية. عندما تتقلص العضلة الهدبية، فإنها ترخي الرباط المعلق، وتصبح العدسة أكثر استدارة وتكورًا، وتكسر الضّوء بقوة أكبر، وهذا التّكَوُّر مطلوب لرؤية الأشياء القريبة. ولرؤية الأشياء البعيدة، تنبسط العضلات الهدبية، وتبتعد عن العدسة، فتشد بذلك الرباط المعلق. وهكذا تصبح العدسة أكثر تفلطحًا وانبساطًا، فتكسر الضّوء بدرجة أقل. وعليه، تحافظ على الصورة مركزة على الشبكية. والأشخاص الذين هم قصيرو النظر، أو طويلو النظر، لا يستطيعون



الشكل 45-15

تركيب عين الإنسان. تُرَكِّزُ القرنيةُ الشفافةُ والعدسةُ الضّوء على الشبكية الموجودة في مؤخرة العين، وتحتوي المستقبلات الضّوئيّة (الْعِصِيّ والمخاريط). يتم تركيز منتصف الحقل البصري لكلّ عين في النقرة. يتم تركيز الضّوء وتبئيره عن طريق انقباض العضلة الهدبية وانبساطها، حيث تضبط، وتعدل درجة تكوّر العدسة.



أ. ب. ج.

الشكل 45-16

التبئير في عين الإنسان. أ. في الأشخاص ذوي الرؤية الطبيعية، تبقى الصورة مركزة (مبؤرة) عند النظر إلى أجسام قريبة أو بعيدة بسبب التغيرات التي تحدث في درجة تَكَوُّرِ العدسة. فعندما يقف شخص ذو بصر طبيعي على بعد 20 قدمًا أو أكثر من جسم ما، فإنّ العدسة تكون في أقل درجة من التَّحَدُّب، وتُركز الصورة على الشبكية. **ب.** في الأشخاص قصيري النظر، يتم تركيز الصورة أمام الشبكية؛ ولهذا تظهر الصورة مشوشة. **ج.** في الأشخاص طويلي النظر تكون الصورة مركزة خلف الشبكية؛ لأن المسافة بين العدسة والشبكية قصيرة جدًا. تقوم عدسات بضبط زاوية دخول الضّوء إلى العين، ما يركزه على الشبكية تمامًا.

تركيز (تبئير) الصورة على الشبكية (الشكل 45-16). ومن المثير للاهتمام أنّ عدسة البرمائيات أو الأسماك لا تغير شكلها، فهذه الحيوانات في المقابل تركز الصور، وتوضحها بتحريك العدسة إلى الأمام أو إلى الخلف تمامًا كما تفعل عند استخدام الكاميرا.

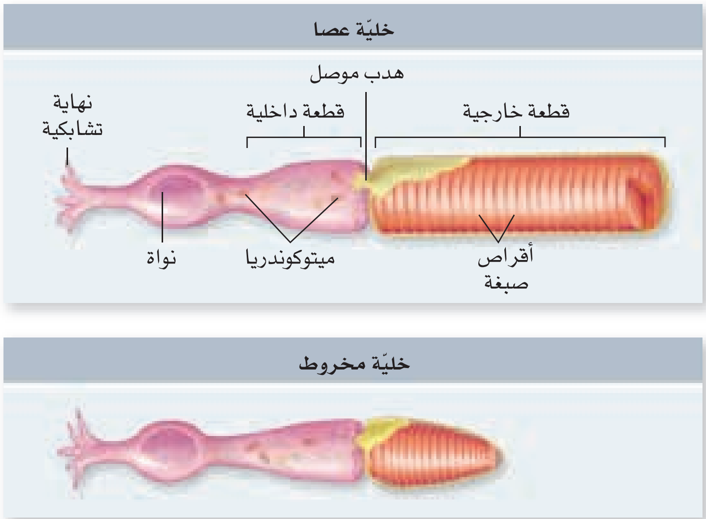
مستقبلات الضوء في الْفقريّات هي خلايا الْعِصِيّ وخلايا المخاريط

تحتوي شبكية الْفقريّات نوعين من خلايا المستقبلات الضوئية هما: الْعِصِيّ والمخاريط (الشكل 45 - 17). **والْعِصِيّ Rods** التي استمدت اسمها من شكل قطعتها الْخارجيّة مسؤولة عن الرؤية البيضاء والسوداء عندما تكون الإضاءة منخفضة. في المقابل، فإنّ **المخاريط Cones** مسؤولة عن حدة الإبصار العالية وعن رؤية الألوان، ولها قطعة خارجية مخروطية الشكل. لدى الإنسان نحو 100 مليون من خلايا الْعِصِيّ، ونحو 3 ملايين من المخاريط في كلّ شبكية. تتركز معظم المخاريط في المنطقة المركزية من الشبكية المسماة **الحفرة Fovea** حيث تشكل العيون الصور الأكثر وضوحًا للأجسام. وتخلو النقرة تقريبًا تمامًا من الْعِصِيّ.

تركيب الْعِصِيّ والمخاريط

للعصي والمخاريط التركيب الخلوي الأساسي نفسه. فهناك قطعة داخلية غنية بالميتوكوندريا، وتحتوي حويصلات عدة مملوءة بجزيئات الناقل العصبي. وهذه القطعة تتصل عن طريق عنق إلى قطعة خارجية مملوءة بمئات من أقراص مسطحة مكدسة واحدها فوق الآخر. وتقع الجزيئات القابضة للضوء أو الصبغات الضوئية على أغشية هذه الأقراص (انظر الشكل 45-17).

تُدعى الصبغة الضوئية في خلايا الْعِصِيّ **رودوبسين Rhodopsin** وهي تتكون من بروتين أوبسين مرتبط به جزيء من *Cis- retinal* وهو ينتج من فيتامين أ (A). يشتق فيتامين أ من الكاروتين، وهو صبغة للتمثيل الضوئي في النباتات. تُدعى الصبغات الضوئية للمخاريط **فوتوبسين Photopsins** وهي شبيهة جدًا من ناحية تركيبة برودوبسين. يمتلك الإنسان ثلاثة أنواع من المخاريط، كلّ منها



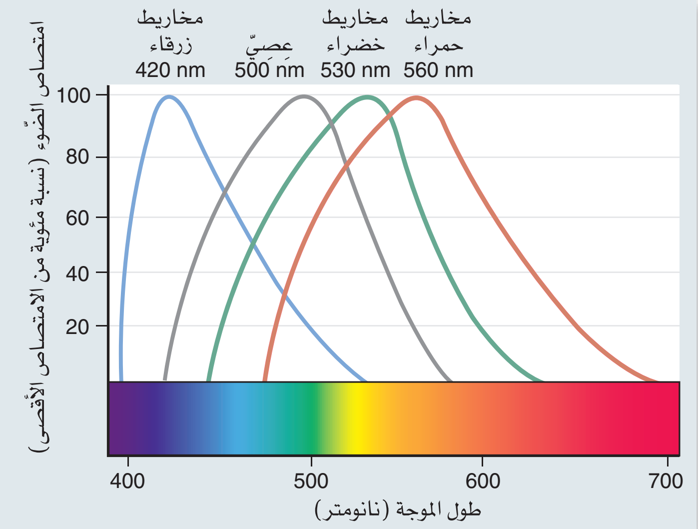
الشكل 45-17

الْعِصِيّ والمخاريط. تكون القطعة الْخارجيّة المحتوية على الصبغة لكلّ من هذه الخلايا مفصولة عن بقية الخليّة بحاجز يخترقه ممر ضيق فقط يُدعى الهدب الموصل.

يمتلك صبغة فوتوبسين مكونة من رتنال مرتبط ببروتين له تعاقب مختلف قليلًا من الأحماض الأمينية. تغير هذه الاختلافات البسيطة الامتصاص الأقصى للصبغة، أيّ تلك المنطقة من الطيف الكهرومغناطيسي التي تمتصها الصبغة بأقصى درجة (الشكل 45 - 18). فالامتصاص الأقصى لرتنال في رودوبسين هو عند 500 نانومتر، وفي المقابل، فالامتصاص الأقصى لصبغات الأنواع الثلاثة من المخاريط هو: 420 نانومترًا (الممتص للأزرق)، 530 نانومترًا (الممتص للأخضر)، 560 نانومترًا (الممتص للأحمر). هذه الاختلافات في خصائص امتصاص الضّوء من قبل الصبغات الضوئية مسؤولة عن الحساسية المختلفة للألوان في الأنواع الثلاثة من المخاريط، التي يشار إليها غالبًا ببساطة بأنها مخاريط زرقاء، وخضراء، وحمراء.

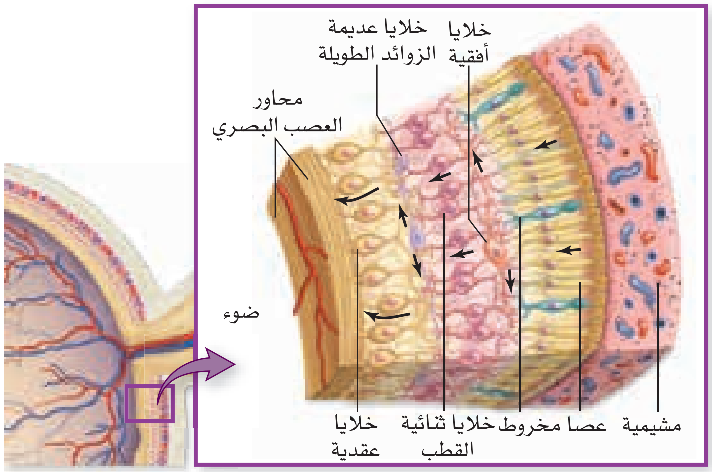
السطح الداخلي للعين، أيّ **الشبكية Retina**، مكون من ثلاث طبقات من الخلايا (الشكل 45-19): وتتألف الطبقة الأقرب إلى السطح الخارجي لكرة العين من العِصِيّ والمخاريط، وتحتوي الطبقة التي تليها **الخلايا ثنائية القطب Bipolar cells**، أما الطبقة الأقرب إلى تجويف العين فَمُكَوَّنَة من **خلايا عُقدية Ganglion cells**. لهذا، فإنّ الضّوء يجب أنْ يمرّ أولًا عبر الخلايا العقدية والخلايا ثنائية القطب، من أجل الوصول إلى المستقبلات الضوئية. تتشابك العِصِيّ والمخاريط مع الخلايا ثنائية القطب، وهذه بدورها تصنع تشابكًا عصبيًّا مع الخلايا العقدية التي تنقل السّيّالات إلى الدّماغ عبر العصب البصري. الخلايا العقدية هي العصبونات الوحيدة في الشبكية القادرة على إرسال جهود فعل إلى الدّماغ. ولهذا، فإنّ تَدَفُّقَ المعلومات الحسّيّة في الشبكية معاكسٌ لمسار الضّوء خلال الشبكية.

تحتوي الشبكية نوعين إضافيين من العصبونات هما: الخلايا الأفقية *Horizontal cells* والخلايا عديمة الزوائد الطويلة *Amacrine cells*. يمكن أنْ يؤدي تنبيه الخلايا الأفقية عن طريق المستقبلات الضوئية الموجودة عند مركز بقعة ضوء إلى تثبيط استجابة المستقبلات الضوئية الواقعة عند محيط هذا المركز. هذا التثبيط الجانبي يُحَسِّنُ من تضارب الصورة ودرجة وضوحها.



الشكل 45-18

رؤية الألوان. الامتصاص الأقصى لرتنال في صبغة رودوبسين في العِصِيّ هو 500 نانومتر. امتصاص المخاريط الزرقاء الأقصى للضوء 420 نانومترًا، أمّا امتصاص المخاريط الخضراء الأقصى للضوء فهو 530 نانومترًا، في حين امتصاص المخاريط الحمراء 560 نانومترًا. يدرك الدّماغ الألوان الأخرى جميعها من النشاط المشترك لهذه المخاريط الثلاثة.



الشكل 45-19

تركيب الشبكية. لاحظ أن العِصِيّ والمخاريط تقع في مؤخرة الشبكية، وليس في مقدمتها. يمر الضّوء خلال أربعة أنواع أخرى من الخلايا (العقدية، وعديمة الزوائد الطويلة، وثنائية القطب، والأفقية) في الشبكية قبل أن يصل إلى العِصِيّ والمخاريط. عندما تحفّز المستقبلات الضّوئيّة، فإنها تنبّه الخلايا ثنائية القطب التي تنبّه بدورها الخلايا العقدية. لهذا، فإنّ تدفقَ المعلومات الحسّيّة في الشبكية معاكسٌ لاتجاه مرور الضّوء.

تمتلك معظم الفقريّات، خاصة تلك النهارية منها (التي تنشط خلال النهار) رؤية للألوان، كما هو حال كثير من الحشرات. ويستطيع نحل العسل أنْ يرى الضّوء في مدى قرب اللون فوق البنفسجي الذي لا يكون مرئيًّا لدى عين الإنسان. تتطلب رؤية الألوان وجود أكثر من صبغة ضوئية واحدة في خلايا المستقبلات الضوئية المختلفة، لكن ليس للحيوانات جميعها التي ترى الألوان نظام المخاريط الثلاثي المميز للإنسان ولرئيسيات أخرى. فالأسماك والسلاحف والطّيور مثلًا، لها أربعة أو خمسة أنواع من المخاريط، والمخاريط «الإضافية» هذه تمكنها من الرؤية قرب اللون فوق البنفسجي. وكثير من الثّدييّات كالسنجاب مثلًا، لها نوعان من المخاريط فقط.

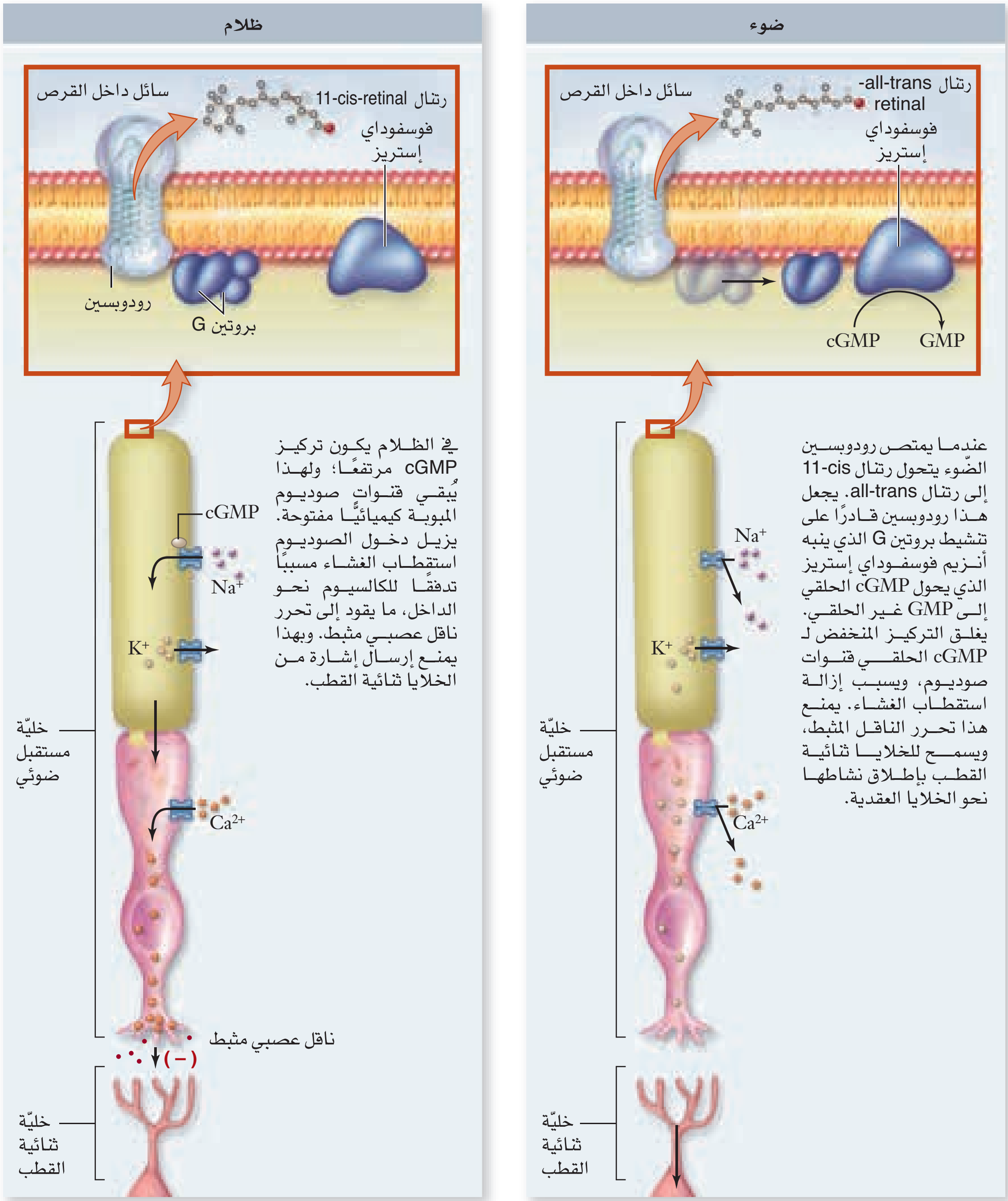
تحويل الإشارة الحسّيّة في المستقبلات الضوئية

يتبع تحويل طاقة الضّوء إلى سيالات عصبية تسلسلًا يعاكس الطريقة العادية التي يتمّ بها رصد المُنبّهات الحسّيّة. ففي الظلام تُحَرِّرُ خلايا المستقبلات الضوئية ناقلًا عصبيًّا مثبطًا يزيد استقطاب العصبونات ثنائية القطب. يمنع هذا العصبونات ثنائية القطب من تحرير ناقلها العصبي المهيج نحو الخلايا العقدية التي ترسل الإشارات إلى الدّماغ. أما بوجود الضّوء، فتتوقف خلايا المستقبلات الضوئية عن إطلاق الناقل العصبي المثبط، ما يؤدي بالنتيجة إلى تنبيه الخلايا ثنائية القطب. وتنبه الخلايا ثنائية القطب بدورها الخلايا العقدية، فتنقل جهود فعل إلى الدّماغ.

يعزى إنتاج المستقبلات الضوئية للناقل العصبي المثبط إلى وجود قنوات صوديوم مُبوبة بالرابط. ففي أثناء الظلام يكون كثير من هذه القنوات مفتوحًا ما يسمح بتدفق الصوديوم إلى الداخل. ويدعى تدفق الصوديوم هذا بغياب الضّوء، تيار الظلام، وهو يزيل استقطاب الخلايا ثنائية القطب. أما بوجود الضّوء، فتغلق قنوات صوديوم في المستقبلات الضوئية بسرعة، ما يقلل تيار الظلام، ويسبب زيادة استقطاب المستقبلات الضوئية. وفي هذه الحالة لا تُنتج الخلايا ناقلها العصبي المثبط. وبغياب التثبيط، يُزال استقطاب الخلايا ثنائية القطب ما يسبب تحريرها لناقلها العصبي المهيج نحو الخلايا العقدية.

يعتمـد تنظيم تيار الظلام على الرابط الذي تستخدمه قنوات صوديوم في خلايا المستقبـلات الضوئيـة، ألا وهـو النيوكليوتايـد **أحـادي فوسفـات جوانوسيـن الحلقي Cyclic guanosine monophosphate (cGMP)**. يكـون تركيـز cGMP في الظـلام مرتفعًـا، وتكون القنـوات مفتوحة. يصبـح النظام حساسًا للضـوء بسبب طبيعة الصبغات الضوئيـة وتركيبها. فالصّبغات الضوئية فـي العين هـي مستقبـلات بروتينية مزدوجة مـع بروتين G يتـم تحفيزها عند امتصاص الضّـوء. فعندمـا تمتص الصبغـة الضوئيـة ضوءًا، يتحـول رتنال إلى نظيـر آخر، وينفصل عن المستقبـل البروتيني في عملية تسمـى تفاعل التبييض (القصـر). يتغيـر شـكل المستقبـل البروتيني نتيجة لهـذا الانفصـال، فيحفز بروتيـن G المزدوج معه. يُحفِّز بروتين G المُحفَّـز بروتينًا مستجيبًا هو الأنزيم فوسفـوداي إستريز الـذي يشق cGMP ويحوله إلى GMP غيـر حلقي. يسبب فقدان cGMP إغلاق قنوات صوديوم المبوبة بـ cGMP، ما يقلل تيار الظلام (الشكل 45-20). يرتبط كلّ أوبسين مع أكثر من 100 بروتين G منظم التي تطلق، عند تحفيزها، تحت وحدات تحفز مئات من جزيئات الأنزيم فوسفوداي إستريز. ويستطيع كلّ جزيء من الأنزيم أنْ يُحَوِّلَ آلافًا من cGMP الحلقي إلى GMP غير حلقي، فيغلق بذلك قنوات الصوديوم بمعدل يصل إلى 1000 في الثانية، وعليه يثبط تيار الظلام.

يؤدي امتصاص فوتون واحد من الضّوء إلى منع دخول أكثر من مليون أيون صوديوم دون تغير في نفاذية الأغشية لبوتاسيوم، فالمستقبل الضوئي يصبح زائد الاستقطاب، ويتحرر منه ناقل مثبط أقل. وعندما تتحرر الخلايا ثنائية القطب من هذا التثبيط، فإنها تحفز الخلايا العقدية التي ترسل سيالات إلى الدّماغ (الشكل 45 - 21).



الشكل 45-20

تحـويل الإشـارة في عين الفقـريّات. بغياب الضّوء، يُبقي cGMP الحلقي قنوات صوديوم مفتوحة مما يسبب دخول صوديوم، ويقود إلى تحرر ناقل عصبي مثبط. عند امتصاص الضّوء من قِبَلِ رتنال في رودوبسين يتغير تركيبه. يجعل هذا رودوبسين يرتبط مع بروتين G ويحفزه لينبه أنزيم فوسفوداي إستريز الذي يحول الشكل الحلقي cGMP إلى الشكل غير الحلقي GMP. يؤدي فقدان الشكل الحلقي cGMP إلى إغلاق قنوات صوديوم ويمنع تحرر الناقل العصبي المثبط الذي يجعل الخلايا ثنائية القطب تنبه الخلايا العقدية.

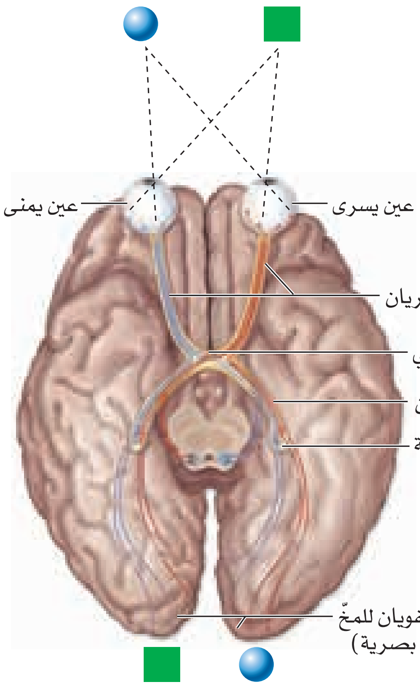
تُعالج المعلومات البصرية في القشرة المخية

تحط جهود الفعل المنقولة في محاور الخلايا العقدية في تراكيب تدعى **النواة الرُّكَبية الجانبية Lateral geniculate nucleus** في المهاد، ثمّ تنقل بعد ذلك إلى الفصّ القفوي للقشرة المخية (انظر الشكل 45-21). هناك يفسر الدّماغ هذه المعلومات على أنها ضوء في منطقة محددة من حقل استقبال العين. إنّ نمط النشاط في الخلايا العقدية عبر الشبكية يشفّر خريطة مفصلة لكلّ نقطة في حقل الاستقبال، سامحًا بذلك للشبكية وللدماغ برؤية الأجسام في الْحَيِّز البصري المتاح.

يقدم تكرار السّيّالات في كلّ خليّة عُقدية معلومات عن شدة الضّوء عند كلّ نقطة. وفي الوقت نفسه، فإنّ النشاط النسبي للخلايا العقدية المرتبطة (عبر الخلايا ثنائية القطب) مع أنواع المخاريط الثلاثة يقدم معلومات عن اللون.

حِدّةُ الإبصار

تختلف العلاقة بين المستقبلات والخلايا ثنائية القطب والخلايا العقدية في الأجزاء المختلفة من الشبكية. ففي النقرة يتصل كلّ مخروط مع خليّة ثنائية القطب (بنسبة 1:1) وكلّ خليّة ثنائية القطب تتشابك بدورها مع خليّة عقدية واحدة. وتُعدّ العلاقة 1:1 هذه مسؤولة عن حدة الإبصار المرتفعة في النقرة.



الشكل 45-21

مسلك المعلومات البصرية. تحط جهود الفعل المنقولة بالأعصاب البصرية من الشبكية في النواتين الرُّكبتين الجانبيتين، ومن هناك تنقل إلى القشرة البصرية للفصين القفويين. لاحظ أنّ نصف الأعصاب البصرية (الألياف الدّاخليّة الناشئة من الجزء الداخلي للشبكة) تعبر إلى الجانب الآخر عند التصالب البصري، بحيث إنَّ كلّ نصف كرة من المخ يستقبل معلومات من كلّ من العينين.

أما خارج النقرة، فإنّ كثيرًا من الْعِصِيّ تلتقي مع خليّة ثنائية القطب مفردة. ويسمح هذا الالتقاء بتجميع النشاط العصبي ما يجعل ذلك الجزء من الشبكية الواقع خارج النقرة أكثر حساسية للضوء الخافت من النقرة نفسها، ولكن على حساب حدة الإبصار وإدراك الألوان. لهذا، فإنّ الأجسام غير المضاءة جيدًا، مثل نجم خافت في الليل، يمكن أن تُرى بصورة أفضل ليس بالنظر إليها مباشرة، بل بالنظر قربها. ولقد قيل: إن محيط العين يعمل كراصد، في حين تعمل النقرة كمفتش.

يُعزى **عمى الألوان Color blindness** إلى فقد وراثي لنوع أو أكثر من أنواع المخاريط. فالأشخاص ذوو الرؤية الطبيعية للألوان هم ثلاثيو الألوان؛ لأن لديهم المخاريط الثلاثة كلها. أما من لديهم نوعان فقط فهم ثنائيو الألوان. فمثلًا؛ الأشخاص الذين لديهم عمى ألوان للونين الأحمر والأخضر قد يفتقدون المخاريط الحمراء، ويكون لديهم صعوبة في تمييز الأحمر من الأخضر. يُوَرَّث عمى الألوان كصفة متنحية مرتبطة بالجنس (انظر الفصل الـ 13)، وهي غالبًا ما تظهر في الذكور.

الرؤية ثنائية العينين *Binocular Vision*

تمتلك الرّئيسيّات (بما فيها الإنسان) ومعظم المفترسات عينين تقعان على جانبي الوجه. وعندما توجه العينان على جسم واحد، فإنّ الصورة التي تراها كلّ عين تختلف قليلًا عن تلك التي تراها الأخرى. هذه الإزاحة البسيطة للصور (تأثير يدعى الزيغان) تمكننا من **الرؤية ثنائية العينين Binocular vision**، وهي القدرة على إدراك الصور ثلاثية الأبعاد والإحساس بالعمق. وقد عَظَّم توجه كلتا العينين نحو الأمام حقل التداخل الذي تحدث معه الرؤية المجسمة.

في المقابل، فإنّ الحيوانات الفرائس عادة ما تكون عيناها واقعتين على جانبي الرأس ما يمنع الرؤية ثنائية العينين، ولكنه يوسع حقل الاستقبال الإجمالي. ويبدو أنّ الانتخاب الطبيعي قد حابى رصد المفترس المحتمل على عمق الإدراك في كثير من أنواع الفرائس. فعينا ديك الشجر الأمريكي *Scolopax minor* مثلًا واقعتان في موقعين متقابلين تمامًا على الجمجمة، بحيث إن له حقل إبصار مقداره $360°$ دون أن يدير رأسه بتاتًا.

تمتلك معظم الطّيور عيونًا موضوعة على الجانبين. من أجل تَكَيُّفِها، فإنّ لها نقرتين في كلّ شبكية: النقرة الأولى، تقدم رؤية أمامية حادة كالنقرة الوحيدة الموجودة في الثدييات، أما النقرة الثانية، فتقدّم رؤية جانبية حادة.

طورت الحلقيات والرخويات والمفصليات والحبليات عيونًا تُكَوِّنُ الصورة، بصورة مستقلة. تسمح عين الْفقريّات للضوء بالمرور من خلال البؤبؤ، ثم تقوم بتركيزه عن طريق عدسة قابلة للضبط على الشبكية في مؤخرة العين. تحتوي الْعِصِيّ والمخارط صبغة ضوئية هي ريتنال، التي تتفكك استجابة للضوء، وتحفِّز بصورة غير مباشرة عصبونات ثنائية القطب، ثم عصبونات عقدية. تنقل الخلايا العقدية جهود فعل إلى المهاد الذي ينقل بدوره المعلومات البصرية إلى الفص القفوي للدماغ. تعطي النقرة في الشبكية حدة إبصار مرتفعة، في حين تعطي المنطقة خارج النقرة حساسية عالية للضوء الخافت. الرؤية ثنائية العينين بوجود حقلي إبصار متداخلين تعطي إدراكًا للعمق.

6-45 تَنَوُّعُ الخبرات الحسّيّة

الإبصار هو الحاسة الأساسية التي تستخدمها الْفقريّات جميعها التي تعيش في بيئة يملؤها الضّوء، لكن الضّوء المرئي ليس هو الجزء الوحيد من الطّيف الكهرومغناطيسيّ الذي تستخدمه الْفقريّات بالضرورة لِتَحَسُّسِ بيئاتها.

بعض الأفاعي لها مستقبلات قادرة على رصد الأشعة تحت الحمراء

الإشعاعات الكهرومغناطيسية ذات طول موجي أطول من الضّوء المرئي، تكون طاقتها منخفضة لدرجة أنه لا يمكن رصدها من قبل المستقبلات الضوئية. تشكل الإشعاعات من الجزء تحت الأحمر من الطيف ما نعدّه عادة أنه إشعاع حراري.

تشكل الحرارة منبهًا بيئيًّا رديئًا جدًا في الماء؛ حيث إنّ الماء يمتص الحرارة بيسر. في المقابل، فإنّ الهواء له سعة حرارية منخفضة، ولهذا يمكن أن تُشَكِّلَ الحرارة في الهواء منبهًا مفيدًا محتملًا. والْفقريّات الوحيدة المعروفة بقدرتها على رصد الأشعة تحت الحمراء هي الأفاعي التي تُسمّى أفاعي النقرة الخبيثة.

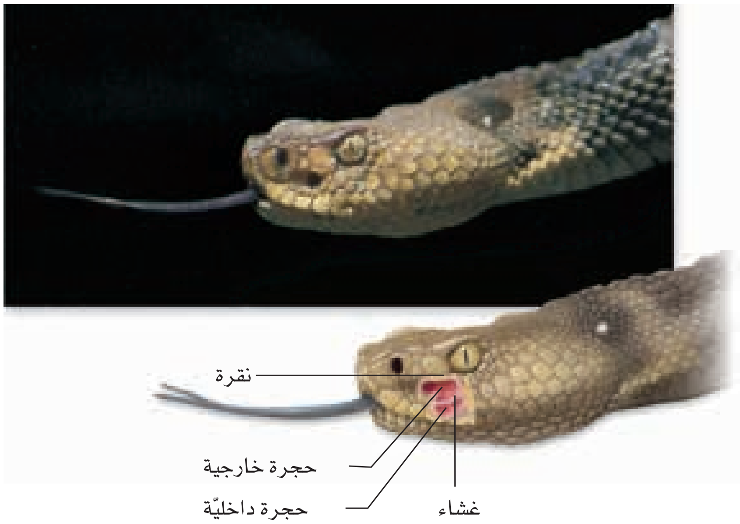
تمتلك أفاعي النقرة زوجًا من **أعضاء النقرة Pit organs**، التي ترصد الحرارة، وتقع على كلّ من جانبي الرأس بين العين وفتحة المنخر (الشكل 45-22). تحدد هذه المستقبلات الْخارجيّة موقع مصادر الحرارة في البيئة، وهي تمكّن الأفعى المجلجلة من أن تحدد موقع فريستها، وتنقض عليها في الظلام، كما في جحر تحت الأرض، أو في كهف، أو في الليل.

يتكون كلّ عضو نقرة من حجرتين مفصولتين بغشاء. تسقط الأشعة تحت الحمراء على الغشاء، وترفع درجة حرارته، فتُنبه مستقبلات حرارية على هذا الغشاء. لا تُعْرَفُ طبيعة هذه المستقبلات، ويُحْتَمَلُ أنّها تتكون من عصبونات حساسة للحرارة تغذي كلتا الحجرتين. ويبدو أنّ وجود زوج من الأعضاء يقدم معلومات مجسمة تحدد الاتجاه بطريقة مماثلة للطريقة التي تعمل بها العيون. وفي الحقيقة، فإنّ المعلومات المنقولة من أعضاء النقرة في الأفاعي تُعالج في الدّماغ من قِبَلِ تراكيب مماثلة للمركز البصري في فقريات أخرى.

بعض الْفقريّات تستطيع الإحساس بالتيارات الكهربائية

على الرّغم من أنّ الهواء لا يوصل بيسر التيارات الكهربائية، فإن الماء موصِّل جيد. تولِّد الحيوانات المائية جميعها تيارات كهربائية من انقباضات عضلاتها. يستطيع عدد من المجموعات المختلفة من الأسماك رصد هذه التيارات الكهربائية. تستطيع السمكة المعروفة بالسمكة الكهربائية، إنتاج تفريغ كهربائي من أعضاء كهربائية متخصصة. تستطيع هذه السمكة أنْ تستخدم تفريغًا كهربائيًّا ضعيفًا لتحديد موقع فريستها وشريك تزاوجها، وأنْ تبني صورة ثلاثية الأبعاد للبيئة التي تعيش فيها، حتى إنْ كانت عكرة وضبابية.

تمتلك الأسماك مطاطية الخياشيم (القرش، والراي، والوَرْنَك) مستقبلات كهربائية تدعى **حويصلات لورنزيني Ampullae of Lorenzini**. تقع الخلايا المستقبلة في أكياس تفتح عن طريق قنوات مملوءة بالهلام في ثقوب على سطح جسم. يشكل الهلام موصلًا جيدًا. وهكذا، فإنّ شحنة سالبة عند فتحة القناة يمكن أنْ تزيل استقطاب المستقبل عند قاعدته ما يسبب تحرر ناقل عصبي وزيادة في نشاط العصبونات الحسّيّة. يسمح هذا لسمك القرش مثلًا أنْ يتحرى الانقباضات العضلية لفريسته. وعلى الرّغم من أنّ حويصلات لورينزيني قد فقدت في أثناء تطور الأسماك العظمية (معظم الأسماك العظمية) فإن الاستقبال الكهربائي عاد للظهور مجددًا في بعض مجموعات الأسماك العظمية التي طورت تراكيب حسية مناظرة. ونشأت المستقبلات الكهربائية مرة أخرى بشكل مستقل في منقار البط، وهو ثديّ يضع بيضًا. فالمستقبلات في منقاره تستطيع رصد التيارات الكهربائية التي تولدها العضلات المنقبضة للجمبري وللأسماك ما يمكن الحيوان من رصد فريسته، حتى خلال الليل وفي مياه عكرة.



الشكل 45-22

رؤية الحرارة. يفتح الانخفاض الواقع بين المنخر والعين في هذه الأفعى المجلجلة في عضو نقرة. في الجزء الذي يبدو فيه المقطع في الرسم السفلي، تستطيع أن ترى العضو المكون من حجرتين مفصولتين بغشاء. أفاعي النقرة السامة، لها القدرة الفريدة على الإحساس بالأشعة تحت الحمراء (الحرارة).

ترصد بعض المخلوقات الحقول الْمغناطيسيّة

يبدو أنّ الحنكليس، والقرش، والنّحل، وكثيرًا من الطّيور توجه نفسها ملاحيًّا على طول خطوط المجال المغناطيسي للأرض. حتى إنّ بعض البكتيريا تستخدم هذه القوى لتوجيه نفسها.

فالطّيور التي حُبست في أقفاص مغطاة، وليس لديها دليل بصري يوجهها، تنقر وتحاول أنْ تتحرك في الاتجاه الذي تتخذه عادة عند الهجرة في الوقت المناسب من السنة. لكنها لا تفعل ذلك عندما يعزل القفص عن الحقول الْمغناطيسيّة باستخدام الفولاذ. إضافة إلى ذلك، فإنه عندما يحرف المجال المغناطيسي للقفص بزاوية مقدارها $120°$ مع اتجاه عقارب الساعة باستخدام مغناطيس اصطناعي، فإنّ الطائر الذي كان يتجه بصورة طبيعية نحو الشمال سيتجه الآن نحو الشرق وجنوب الشرق.

ولا تزال طبيعة هذه المستقبلات الْمغناطيسيّة في هذه الْفقريّات موضوعًا للكثير من التكهن، والآليات تبقى عسيرة الفهم.

تستطيع أفاعي النقرة السامة تحديد موقع فريستها باستخدام الأشعة تحت الحمراء (الحرارة)، وتستطيع كثير من الْفقريّات المائية أن تحدد موضع فريستها، وتحدد معالم بيئتها عن طريق مستقبلات كهربائية. المستقبلات الْمغناطيسيّة قد تساعد على هجرة الطّيور.

مراجعة المفاهيم

45 - 1 نظرة شاملة على المستقبلات الحسّيّة

تزوّدنا المستقبلات الحسّيّة بمعلومات عن البيئة الدّاخليّة والخارجيّة التي تُعَدُّ مهمة للبقاء والنجاح (الجدول 45-1).

- ترصد المستقبلات الخارجيّة المنبِّهات القادمة من البيئة الخارجيّة، في حين ترصد المستقبلات الدّاخليّة المنبِّهات من البيئة الدّاخليّة.
- هناك ثلاث مجموعات من المستقبلات: الآلية والكيميائية والمستقبلات التي ترصد الطاقة.
- تُنقل المعلومات الحسّيّة في خطوات أربع: التنبيه، وتحويل الإشارة، والبثّ، والتّفسير (الشكل 45-1).
- يتضمن تحويل الإشارة الحسّيّة قنوات أيونية مبوبة بالمنبه تُنتج جُهْدَ مُستقبلٍ متدرج.
- إذا كان جهد المستقبل أو مجموع الجهود الناتجة عن المستقبل فوق حد العتبة، فإنها تنتج جهد فعل (الشكل 45-2).
- توجد علاقة لوغاريتمية بين شدة المنبه وتكرار جهود الفعل.

45 - 2 المستقبلات الآلية: اللّمس والضّغط

تُنَبَّهُ المستقبلات الآلية بقوى آلية كالضغط.

- مستقبلاتُ الألم نهاياتٌ عصبيةٌ حرّة تقع في الجلد، وتستجيب للمنبهات المؤذية، وتدركها على أنها ألم.
- يمكن أنْ تؤثّر درجات الحرارة المتطرفة في القنوات الأيونية الآنية لجهد المستقبل، وتسبب إزالة استقطاب نتيجة لتدفق الصوديوم والكالسيوم إلى الداخل.
- المستقبلاتُ الحراريةُ هي نهاياتٌ شجريةٌ عارية للعصبونات الحسّيّة تحتوي أيضًا قنوات أيونية آنية لجهد المستقبل، وتستجيب للبرودة أو الحرارة.
- تنتج حاسة اللّمس من عمل مستقبلات مختلفة موجودة في الجلد، وتستجيب للإزاحة الميكانيكية للغشاء (الشكل 45-3).
- ترصد المستقبلاتُ الخاصة طولَ العضلة.
- ترصد مستقبلاتُ الضّغط، الواقعة في الجيب السباتي والقوس الأبهر، ضغطَ الدم.

45 - 3 السّمع والاهتزاز ورصد وضع الجسم

يعمل السّمع، وهو رصد الأصوات وأمواج الضّغط، بصورة أفضل في الماء، ويزودنا بمعلومات عن الاتجاه.

- تتحول أمواج الضّغط إلى سيالات عصبية بانثناء الخلايا الشعرية ما ينتج جهود فعل.
- يرصد نظام الخط الجانبي في الأسماك أمواج الضّغط والاهتزازات منخفضة التردد (الشكل 45-5).
- تستخدم أذن السمكة حصى أذنية، وهي بلّورة من كربونات الكالسيوم تهتز فوق خليّة شعرية لتحويل إشارة الصّوت.
- تجمع الأذن الخارجيّة لفقريات اليابسة الاهتزازات في الهواء، وتوجهها نحو طبلة الأذن، أو غشاء الطبلة (الشكل 45-6).
- تنتقل أمواج الصّوت من الطبلة عبر المطرقة والسندان والركاب إلى الشباك البيضوي. وتحول أمواج الصّوت في القوقعة عن طريق عضو كورتي.
- يتألف الغشاء القاعدي في القوقعة من ألياف تستجيب لترددات مختلفة من الأصوات (الشكل 45-7).
- يسمح تحديد الموقع بالصدى لبعض الأنواع بالملاحة عن طريق الصّوت.
- يُحدد موضع الجسم عن طريق كيس الاتزان، وهو خلايا شعرية مهدبة مغمورة في مادة جيلاتينية تحتوي حصى التّوازن (الشكل 45- 8).
- تُرصد حركةُ الجسم عن طريق خلايا شعرية موجودة في الكييس والقربة، بحيث يمكن رصد التسارع الزاوي (الشكل 45-9).

45-4 المستقبلات الكيميائية: الذوّق والشّم ودرجة الحموضة (درجة الأس الهيدروجيني)

تحتوي المستقبلات الكيميائية بروتينات غشائية ترتبط برابط محدد ما يقود إلى إزالة استقطاب، وإلى تكوين جهود فعل.

- إدراكُ التّذوّق مزيجٌ من العوامل الفيزيائية والنفسية.
- براعمُ التّذوّق تجمعاتٌ من خلايا طلائية حساسة كيميائيًّا، وتقع على الحلمات (الشكل 45-10).
- يمكن تقسيم أنماط الذّوق إلى: حلو، وحامض، ومالح، ومرّ، وشهي.
- تعمل المواد الكيميائية المالحة والحامضية مباشرة خلال قنوات أيونية. في حين، تعمل المواد الأخرى بشكل غير مباشر بالارتباط بمستقبلات مرتبطة ببروتين G.
- يتضمن الشّم مستقبلات كيميائية واقعة في الجزء العلوي للممرات الأنفية (الشكل 45-12).
- تنتهي الزوائد الشجرية للمستقبلات الكيميائية بخصلة من الأهداب تندفع مباشرة في مخاطية الأنف، وتذهب محاورها مباشرة إلى القشرة المخيّة.
- ترصد المستقبلات الكيميائية المحيطية الدّاخليّة في الأبهر التغيرات في درجة حموضة الدم، والمستقبلات الكيميائية المركزية في النخاع المستطيل حساسة لدرجة حموضة السائل الدماغي الشوكي.

45 - 5 الرؤية

تسمح المستقبلات التي ترصد الطاقة للحيوانات إدراك الأجسام من على مسافات بعيدة.

- يبدأ الإبصار باقتناص طاقة الضّوء.
- طَوَّرَتْ أربع قبائل: الحلقيّات، والرّخويّات، والمفصليّات، والحبليّات باستقلال عن بعضها عيونًا تشكل صورًا (الشكل 45-14).
- يدخل الضّوء في عين الفقريّات، خلال قرنية شفافة، وتتحكم القزحية في شدة الضّوء. وتركز العدسة الضّوء على شبكية موجودة في مؤخرة العين (الشكل 45-15).
- تسيطر العضلة الهدبية على شكل العدسة وتكيفها للرؤية القريبة والبعيدة.
- هناك نوعان من المستقبلات الضّوئيّة في الفقريّات هما العِصيّ، وترصد الأبيض والأسود، والمخاريط، وهي ضرورية لحدة الإبصار ولرؤية الألوان (الشكل 45-17).
- في الشبكية، تتشابك المستقبلات الضّوئيّة مع الخلايا ثنائية القطب التي تتشابك بدورها مع خلايا عقدية ترسل جهود فعل إلى الدّماغ (الشكل 45-19).
- في غياب الضّوء، يُبقي cGMP قنوات الصوديوم مفتوحة، ما يسبب دخول الصوديوم الذي يدعى تيار الظلام، والذي يسبب تحرر ناقل عصبي مثبط.
- يحفّز الضّوء الذي تمتصه المستقبلات الضّوئيّة بروتين G الذي ينبه أنزيم فوسفوداي إستريز الذي يشق cGMP ويعطل عمله.
- يمنع فقدان cGMP دخول الصوديوم وتحرر الناقل العصبي المثبط تبعًا لذلك. هذا الأمر يسبب تحفيز الخلايا العقدية عن طريق الخلايا ثنائية القطب (الشكل 45-20).
- تُعالج المعلومات البصرية في الفص القفوي من القشرة المخية (الشكل 45-21).
- النقرة المسؤولة عن حدة الإبصار المرتفعة هي منطقة في الشبكية، حيث يتصل كلّ مخروط بخليّة واحدة من ثنائية القطب / والخلايا العقدية.
- في الضّوء الخافت، تنخفض حدة الإبصار بسبب التقاء عِصِيّ عدة عند خليّة ثنائية قطب واحدة، وخلايا عدة ثنائية قطب عند خليّة عقدية واحدة.
- للرئيسيات ومعظم المفترسات رؤية ثنائية العينين، تتداخل الصور من كلّ عين لإنتاج صورة ثلاثية الأبعاد.

45 - 6 تنوع الخبرات الحسّيّة

الضّوء المرئيّ ليس هو الجزء الوحيد من الطيف المغناطيسي الكهربائي الذي تستخدمه الفقريّات لرصد بيئاتها.

- ترصد الأفاعي ذات النقرة الأشعةَ تحت الحمراء باستخدام أعضاء نقرة تتحرى الحرارة.
- الأسماك مطاطية الخياشيم ومنقار البط لها مستقبلات كهربائية ترصد التيارات الكهربائية.
- كثير من المخلوقات يبدو أنها تتوجه ملاحيًّا مع خطوط الحقل المغناطيسي، لكن آليات عملها تبقى غير مفهومة جيدًا.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. أيّ من الآتي لا يُعَدّ طريقة تستقبل بها المستقبلات الحسّيّة معلومات من البيئة الدّاخليّة أو الْخارجيّة:
   - أ. تغيرات في الضّغط.
   - ب. تغيرات في الضّوء أو الحرارة.
   - جـ. تغيرات في تركيز الجزيئات.
   - د. كلّ هذه تستخدمها المستقبلات الحسّيّة.
2. الترتيب الصحيح لخطوات الإدراك هو:
   - أ. التفسير، التنبيه، التحويل، البث.
   - ب. التنبيه، التحويل، البث، التفسير.
   - جـ. التفسير، التحويل، التنبيه، البث.
   - د. التحويل، التفسير، التنبيه، البث.
3. وقف أحد أقاربك فجأة عندما كان في مناسبة اجتماعية، ثم أغمي عليه. لدى معاينة الطبيب له قال: إن لديه مشكلة في مستقبلات الضّغط. وظيفة هذه المستقبلات هي:
   - أ. رَصْدُ التّغيّر في ضغط الدم.
   - ب. رَصْدُ انقباض العضلات وحركة الأطراف.
   - جـ. مستقبلات خارجية.
   - د رَصْدُ التغيرات في كيمياء الدم.
4. المستقبلات الحسّيّة جميعها قادرة على تكوين سيالات عصبية بفتح أو غلق:
   - أ. قنوات أيونية مبوبة بفرق الجهد.
   - ب. مستقبلات خارجية.
   - جـ. مستقبلات داخلية.
   - د. قنوات أيونية مبوبة بالمنبه.
5. في حكاية «الأميرة النائمة» تستسلم الأميرة للنوم بعد وخز إصبعها. نوع المستقبلات التي تستجيب لهذا النوع من الْمنبِّهات المؤلمة مستقبلات:
   - أ. آلية.
   - ب. ألم.
   - جـ. حرارة.
   - د. لمس.
6. ترصد الأذن الأصوات عن طريق حركة:
   - أ. الغشاء القاعدي.
   - ب. الغشاء السقفي.
   - جـ. قناة أوستاكيوس.
   - د. السائل في القنوات الهلالية.
7. يعرف صديقك مدى خوفك من الأفاعي، فأخبرك بأنّ عليك أن تلف نفسك بمادة عازلة للحرارة عندما تذهب إلى الغابة. تدرك الآن بعد قراءتك لهذا الفصل أنه كان محقًّا إلى حد ما؛ لأن الأفاعي تستخدم:
   - أ. مستقبلات ضوئية.
   - ب. قوقعة.
   - جـ. قنوات هلالية.
   - د. أعضاء النقرة.
8. الخلايا الشعرية في الجهاز الدهليزي في فقريات اليابسة:
   - أ. تقيس التغيرات في درجة الحرارة ضمن الجسم.
   - ب. ترصد الصّوت في مدى منخفض من السّمع.
   - جـ. تقدم إحساسًا بالتسارع والتّوازن.
   - د. تقيس التغيرات في ضغط الدم.
9. عند التفكير في وجبة الغداء التي تناولتها، فإنّ القدرة على تذوق الطعام تعتمد على مستقبلات:
   - أ. كيميائية خارجية.
   - ب. كيميائية داخلية.
   - جـ. شمية.
   - د. ألم.
10. المشترك بين الأجهزة الحسّيّة للحلقيات والرخويات والمفصليات والحبليات هو:
    - أ. تستخدم جميعها الْمنبِّهات نفسها من أجل التّذوّق.
    - ب. تستخدم جميعها عصبونات لرصد الاهتزازات.
    - جـ. لديها عيون تكون صورًا، وقد تطورت باستقلال عن بعضها.
    - د. تستخدم مستقبلات كيميائية في الجلد لرصد الغذاء.
11. لو كنت تقضي شهر العسل في بورنيو، وعثرت على نوع من الثدييات لم يتم التّعرّف إليه سابقًا، ثم قمت بإخبار زوجتك التي كانت تستمع على مضض أن وضع العينين على الجهة نفسها من الرأس (أيّ على الوجه مثلًا) بحيث تتداخل حقول الرؤية هو:
    - أ. موجود في الرئيسيات والمفترسات.
    - ب. يدعى الرؤية ثنائية العينين.
    - جـ. يسمح بإدراك العمق.
    - د. كلّ ما ذكر.
12. استيقظتَ على يوم جميل، وبعد فتح جفونك، فإنّ التراكيب التي تسمح للضوء بالدخول إلى العين هي:
    - أ. الشبكية.
    - ب. النقرة.
    - جـ. البؤبؤ.
    - د. العدسة.
13. ________ هي الصبغة الضّوئيّة التي تحتويها الْعِصِيّ والمخاريط في العين.
    - أ. كاروتين.
    - ب. رتنال Cis-retinal.
    - جـ. صبغة ضوئية.
    - د. كلوروفيل.
14. واحد مما يأتي ليس طريقة تستخدمها الْفقريّات لجمع معلومات عن بيئتها:
    - أ. الأشعة تحت الحمراء.
    - ب. الحقول الْمغناطيسيّة.
    - جـ. التيارات الكهربائية.
    - د. كلّ هذه طرق تستخدم للاستقبال الْحسِّيّ.
15. فص الدّماغ الذي يتعرف إلى المعلومات البصرية، ويفسرها هو الفصّ:
    - أ. القفوي.
    - ب الأمامي.
    - جـ. الجداري.
    - د. الصدغي.

أسئلة تحدٍّ

1. عندما تنخفض درجة الحموضة والقاعدية كثيرًا، تحدث حالة قد تكون مميتة تدعى الحموضة. من بين استجابات الجسم المتعددة لهذه الحالة، تغيير الجسم لمعدل تنفسه. كيف يحس الجسم بهذا التّغيّر؟ كيف يتغير معدل التنفس؟ كيف يرفع ذلك من درجة الحموضة؟
2. إن وظيفة عين الْفقريّات غير عادية عند مقارنتها بالعمليات الأخرى ضمن الجسم. فالاتجاه الذي تتدفق به المعلومات الحسّيّة مثلًا هو عكس الاتجاه الذي يسلكه الضّوء خلال الشبكية. فسر تتابع الأحداث المتعلقة بحركة الضّوء وبالمعلومات خلال تراكيب العين، واشرح لماذا يتحركان في اتجاهين متعاكسين.
3. كيف يمكن أن تستجيب أعضاء حصى الأذن في رائد الفضاء، عندما تكون الجاذبية صفرًا؟ هل سيستمر رائد الفضاء في تكوين انطباع غير موضوعي عن الحركة؟ هل تستطيع القنوات الهلالية رصد التسارع الزاوي بالكفاءة نفسها عند جاذبية مقدارها صفر؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع .www.ravenbiology.com لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™

الفصل 46

جهاز الغدد الصماء

The Endocrine System

المفاهيم

1-46 تنظيم عمليات الجسم عن طريق الرسل الكيميائية

- *تعمل بعض النواقل العصبية أيضًا بوصفها هرمونات تدور في الدم.*
- *تنتج الغدد الصماء ثلاث طوائف كيميائية من الهرمونات.*
- *يمكن تصنيف الهرمونات إلى محبة للدهون وأخرى محبة للماء.*
- *تحدث المُنظِّمات نظيرة الصماء تأثيرات قوية ضمن الأنسجة.*

2-46 عمل الهرمونات المحبة للدهون مقارنة مع الهرمونات المحبة للماء

- *تنشط الهرمونات المحبة للدهون مستقبلات داخل خلوية.*
- *تنشط الهرمونات المحبة للماء مستقبلات على أغشية الخلايا الهدف.*

3-46 النخامية وتحت المهاد: مراكز السيطرة في الجسم

- *النخامية غدة صماء مركبة.*
- *تخزن النخامية الخلفية، وتفرز هرمونين عصبيين.*
- *تنتج النخامية الأمامية سبعة هرمونات.*
- *تُنظم الهرمونات العصبية لتحت المهاد النخامية الأمامية.*
- *تُنظم التغذية الراجعة من الغدد الصماء المحيطة هرمونات النخامية الأمامية.*
- *تعمل هرمونات النخامية الأمامية بصورة مباشرة أو غير مباشرة.*

4-46 الغدد الصماء المحيطية الرئيسة

- *تنظم الغدة الدرقية الأيض القاعدي والتكويني الجنيني.*
- *تُنظم هرمونات اتزان الكالسيوم الداخلي.*
- *تفرز الغدة الكظرية كاتيكولأمينات وهرمونات ستيرويدية.*
- *هرمونات البنكرياس منظمات رئيسة لأيض الكربوهيدرات.*

5-46 هرمونات أخرى وآثارها

- *تنظم هرمونات الجنس الستيرويدية التطور التكاثري.*
- *ميلاتونين ضروري جدًا للدورات الإيقاعية.*
- *بعض الهرمونات لا تنتجها غدد صماء.*
- *هرمونات الحشرات تنظم الانسلاخ والتحول.*
- *قد تغير الخلايا السرطانية إنتاج الهرمونات، أو قد يكون لها استجابات هرمونية مختلفة.*

مقدّمة

السُكري مرض يبدو فيه المرضى ذوو التغذية الجيدة، كأنهم يعانون مجاعة مميتة. لقد كان المرض معروفًا لدى أطباء الرومان والإغريق، الذين وصفوه بأنه «ذوبان للحم» مصحوب بإنتاج فائض من البول «مثل فتح قناة مائية». كان تشخيص السكري في طفل يُعدّ حكمًا نافذًا بالموت حتى عام 1922. في ذلك العام، استخلص كل من فردرك بانتج وتشارلز بَست جزيء الأنسولين من البنكرياس. وإن حقن أنسولين في تيار الدم، يعكس بشكل درامي أعراض هذا المرض. وقد شكَّل هذا تأكيدًا مثيرًا للإعجاب لمفهوم جديد: إن بعض الأعضاء الداخلية تُنتج مواد كيميائية مُنظِّمة قوية تتوزع في الجسم عن طريق الدم.

نعرف الآن أن الأنسجة والأعضاء في جسم الفقريات تتعاون لإدامة الاتزان الداخلي من خلال عمل آليات تنظيم عدة. لكن هناك جهازين منقطعين بشكل استثنائي لتنظيم عمل أعضاء الجسم، هما: الجهاز العصبي، وجهاز الغدد الصماء. كلا الجهازين يحرر جزيئات مُنظِّمة، تسيطر على أعضاء الجسم، بأن ترتبط بمستقبلات بروتينية موجودة على خلايا هذه الأعضاء، أو بداخل تلك الخلايا. في هذا الفصل، سندرس الجزيئات المُنظِّمة لجهاز الغدد الصماء، والخلايا، والأعضاء التي تنتجها، وكيف تعمل على تنظيم أنشطة الجسم.

1-46 تنظيم عمليات الجسم عن طريق الرسل الكيميائية

عندما ناقشنا في (الفصل الـ 9) التفاعل بين الخلايا، وصفنا آنذاك أربع عمليات للتفاهم بين الخلايا، وهي: الاتصال المباشر، والترميز التشابكي، والترميز بالهرمونات، والترميز نظير الودي. في هذا الفصل، سنهتم بطرق الترميز التي تخدم التفاهم، سنبدأ بمراجعة آليات الترميز الثلاث.

كما أشرنا في (الفصل الـ 44)، تفرز محاور العصبونات رسائل كيميائية، تدعى النواقل العصبية، نحو الشق التشابكي. تنتشر هذه المواد الكيميائية مسافة قصيرة فقط إلى الغشاء بعد التشابكي، حيث ترتبط بمستقبلات بروتينية، وتنبه الخلية بعد التشابكية. يؤثر البث التشابكي هذا بصورة عامة في الخلية بعد التشابكية التي تتسلّم الناقل العصبي فقط.

الهرمون Hormone، في المقابل، مادة كيميائية مُنظِّمة، تفرز في السائل خارج الخلايا، ويحملها الدم، ويستطيع لهذا أن يعمل على بعدٍ من مصدر إفرازه. تدعى الأعضاء المتخصصة في إفراز الهرمونات **غددًا صماء Endocrine glands**، لكن بعض الأعضاء كالكبد، والكلية يستطيع إفراز هرمونات إضافة إلى إنجازها لوظائف أخرى. وتدعى الأعضاء والأنسجة التي تنتج الهرمونات معًا جهاز **الغدد الصماء Endocrine system**.

يحمل الدم الهرمونات إلى كل خلية في الجسم، لكن الخلايا الهدف ذات المستقبلات الخاصة بهرمون معين هي التي تستجيب فقط. تعمل مستقبلات الهرمون البروتينية بطريقة مماثلة لمستقبلات النواقل العصبية. فالمستقبلات البروتينية ترتبط بشكل نوعي بالهرمون، وتنشط مسالك تحويل الإشارة التي تُنتج استجابة للهرمون. يُمكّن التفاعل شديد النوعية بين الهرمونات ومستقبلاتها، هذه الهرمونات من أن تكون نشطة وفعالة بتركيز ضئيل جدًا، إذ ليس من المستغرب أن تجد هرمونات تدور في الدم بتركيز منخفض يتراوح بين 10^{-8} - 10^{-10} جزيئي.

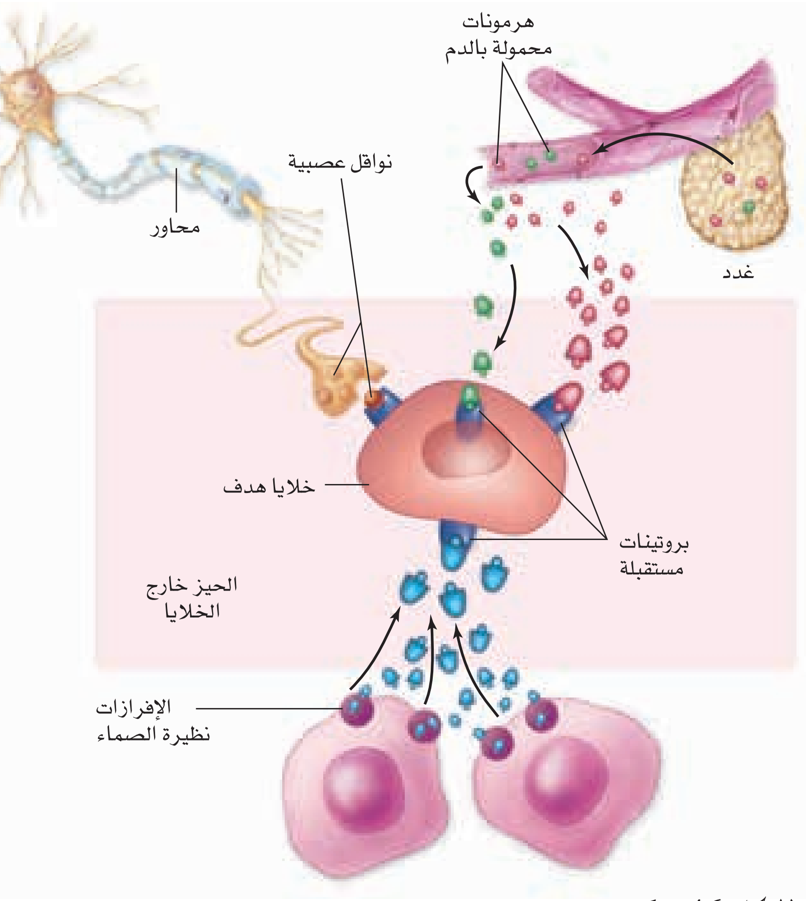
إضافة إلى الرسل الكيميائية التي تتحرر بوصفها نواقل عصبية وكهرمونات، تتحرر بعض الجزيئات الكيميائية، وتعمل ضمن الأعضاء بوصفها مُنظِّمات محلية. تدعى هذه المواد الكيميائية **المُنظِّمات نظيرة الصماء Paracrine regulators**. تعمل هذه بطريقة مشابهة لهرمونات الغدد الصماء، ولكنها لا تنتقل خلال الدم. بهذه الطريقة، فإن خلايا العضو الواحد يُنظم بعضها بعضًا. إن التواصل الكيميائي ليس مقصورًا على الخلايا ضمن المخلوق الواحد؛ **فالفيرمونات Pheromones** مواد كيميائية تتحرر في البيئة للتواصل بين أفراد النوع الواحد. تساعد هذه الرسائل على التواصل بين الحيوانات، وقد تغير سلوك المخلوق المستقبل أو فيزيولوجيته، ولكنها ليست ذات علاقة بتنظيم الأيض الاعتيادي ضمن الحيوان. ويمثل (الشكل 46-1) مقارنة بن أنواع الرسل الكيميائية المختلفة المستخدمة في التنظيم الداخلي.

تعمل بعض النواقل العصبية بوصفها هرمونات تدور في الدم

يمكّن نقل الدم للهرمونات الغدد الصماء من تنسيق نشاط أعداد كبيرة من الخلايا الهدف الموزعة في الجسم، فالمُنظِّم الكيميائي المسمى نورإبينفرين، مثلًا، الذي يتحرر بوصفه ناقلًا عصبيًّا من النهايات العصبية الودية، تفرزه أيضًا الغدد الكظرية في الدم. ويعمل نورإبينفرين بوصفه هرمونًا لتنسيق نشاط القلب، والكبد، والأوعية الدموية في أثناء الاستجابة للكرب. يمكن للعصبونات أن تفرز مواد كيميائية تدعى **الهرمونات العصبية Neurohormones**، ويحملها الدم.

فبعض المناطق المتخصصة في الدماغ لا تحتوي على عصبونات مفرزة للنواقل العصبية فحسب، بل إن مجموعات من العصبونات تنتج هرمونات عصبية. بهذه الطريقة، يمكن للعصبونات أن توصل الرسائل الكيميائية إلى ما وراء الجهاز العصبي نفسه.

يسيطر الجهاز العصبي على النشاط الإفرازي لكثير من الغدد الصماء. والموقع الرئيس الذي ينجز هذا التنظيم العصبي للغدد الصماء هو الدماغ. فكما سترى، تسيطر تحت المهاد على الإفرازات الهرمونية للغدة النخامية الأمامية، التي تنظم بدورها غددًا صماء أخرى.



الشكل 46-1

أنواع مختلفة من الرسل الكيميائية. تتأثر وظائف الأعضاء بالمُنظِّمات العصبية، والغدية الصماء، ونظيرة الصماء. يرتبط كل نوع من المُنظِّمات الكيميائية ببروتينات مستقبلة محددة على سطح خلايا الأعضاء الهدف أو في داخلها.

غير أن إفراز عدد من الهرمونات يمكن ألا يخضع للسيطرة العصبية. فإفراز أنسولين من البنكرياس أو ألدوستيرون من قشرة الأدرنالية، مثلًا، يحفزهما زيادة تركيز جلوكوز أو بوتاسيوم في الدم على التوالي.

تنتج الغدد الصماء ثلاث طوائف كيميائية من الهرمونات

يضم جهاز الغدد الصماء (الشكل 46-2) كل الأعضاء التي تفرز الهرمونات: الغدة الدرقية، والنخامية والكظريتين، وغير ذلك (الجدول 46-1). تفرز خلايا هذه الأعضاء هرمونات في السائل خارج الخلايا، حيث تنتقل إلى الشعيرات الدموية المحيطة. لهذا السبب، فإنه يشار إلى الهرمونات، بأنها إفرازات صماء، في حين تفرز خلايا غدد أخرى إفرازاتها، كاللعاب أو الحليب، في قنوات تنقلها إلى الخارج. تسمى الغدد الأخيرة **غددًا خارجية الإفراز Exocrine glands**، وتدعى إفرازاتها إفرازات خارجية.

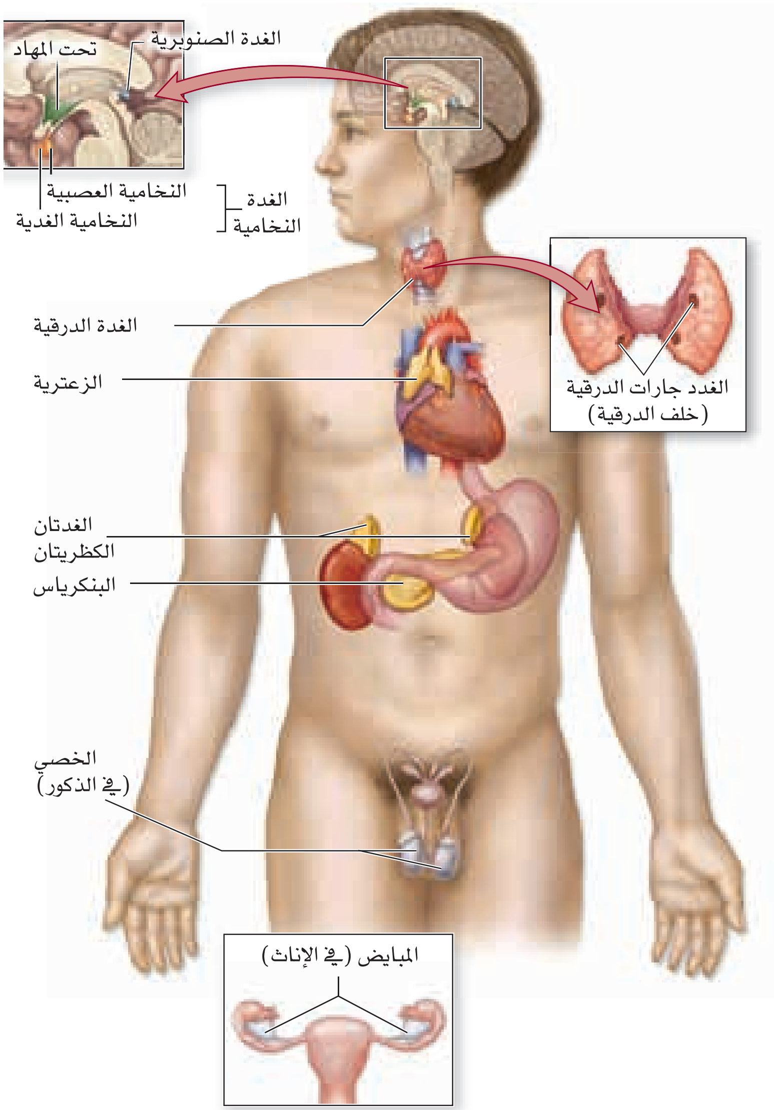
يجب أن تبدي الجزيئات التي تعمل بوصفها هرمونات صفتين رئيستين: أولاهما، أنها يجب أن تكون معقدة بدرجة كافية لتنقل معلومات مُنظّمة إلى أهدافها. فالجزيئات البسيطة مثل ثاني أكسيد الكربون أو الأيونات مثل أيون الكالسيوم لا تعمل بوصفها هرمونات. وثانيهما، أن الهرمونات يجب أن تكون مستقرة بدرجة كافية؛ لكي تقاوم التحطيم قبل أن تصل إلى خلاياها الهدف. وهناك ثلاث طوائف كيميائية أساسية من الجزيئات تحقق هذين المتطلبين.

الببتيدات والبروتينات Peptides and proteins وكلتاهما يتكون من سلاسل من الأحماض الأمينية. من الأمثلة المهمة على الهرمونات الببتيدية الهرمون المانع لإدرار البول (9 أحماض أمينية) وأنسولين (51 حمضًا أمينيًّا) وهرمون النمو (191 حمضًا أمينيًّا). هذه الهرمونات مشفرة في DNA. وتنتجها الآلية الخلوية نفسها المسؤولة عن استنساخ الجزيئات الببتيدية الأخرى وترجمتها. **البروتينات السكرية Glycoproteins** هي الأكثر تعقيدًا، وهي مكونة من سلسلتين ببتيدتين يرتبط بهما كربوهيدرات. أمثلة هذه الأخيرة تشمل الهرمون منبه الدرقية، ومكون الجسم الأصفر.

مشتقات الأحماض الأمينية Amino acid derivatives؛ هرمونات يتم تصنيعها بتحوير أنزيمي لأحماض أمينية محددة؛ تشمل هذه المجموعة الأمينات المنتجة حيويًّا التي ناقشناها في (الفصل الـ 44). وهذه المجموعة تضم الهرمونات التي يُفرزها نخاع الكظرية (الجزء الداخلي للغدة الكظرية) والدرقية والصنوبرية. الهرمونات التي يفرزها نخاع الكظرية مشتقة من الحمض الأميني تايروسين. تدعى هذه **كاتيكولأمينات Catecholamines** وهي تضم إبينفرين (أدرنالين) ونورإبينفرين (نورأدرنالين). هناك هرمونات أخرى تشتق من تيروسين هي **هرمونات الدرقية Thyroid hormones**، التي تفرزها الغدة الدرقية. أما الغدة الصنوبرية فتفرز هرمونًا أمينيًّا مختلفًا هو **ميلاتونين Melatonin** وهو مشتق من حمض تربتوفان.

الستيرويدات Steroids دهونٌ تصنع بتحوير أنزيمي للكوليسترول. تشمل هذه المجموعة، تستوستيرون وإستراديول، وبروجستيرون، وألدوستيرون، وكورتيزول.

يمكن تقسيم الستيرويدات إلى **ستيرويدات الجنس Sex Steroids**، وتفرز من الخصية، والمبيض، والمشيمة، وقشرة الكظرية، **وستيرويدات قشرية corticosteroids** تفرز من قشرة الكظرية فقط (الجزء الخارجي من الغدة الكظرية).



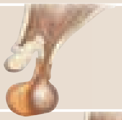
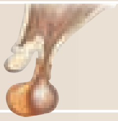
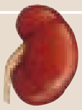
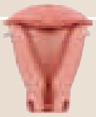
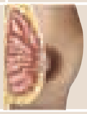
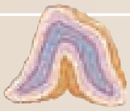
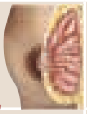
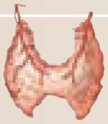
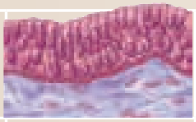
الشكل 46-2

جهاز الغدد الصماء في الإنسان. تظهر هنا الغدد الصماء الرئيسة، لكن كثيرًا من الأعضاء الأخرى تفرز هرمونات إضافة إلى وظائفها الأساسية.

يمكن تصنيف الهرمونات إلى محبة للدهون وأخرى محبة للماء

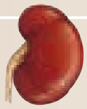
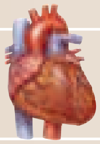
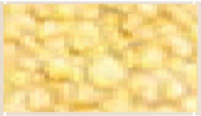
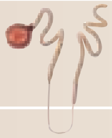
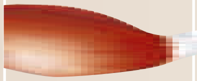
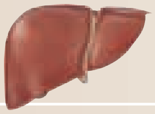
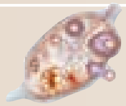
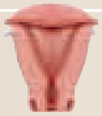
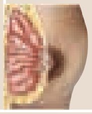
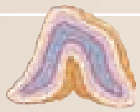
تختلف الطريقة التي تُنقل بها الهرمونات، والتي تتفاعل بها مع أهدافها بناءً على طبيعتها الكيميائية، فالهرمونات قد تصنف إلى **محبة للدهون Lipophilic** (غير مستقطبة) وهي ذائبة بالدهون، أو **محبة للماء Hydrophilic** (مستقطبة) وهي ذائبة بالماء. تشمل الهرمونات المحبة للدهون الهرمونات الستيرويدية وهرمونات الدرقية، أما بقية الهرمونات الأخرى فجميعها محبة للماء.

إن هذا التمييز مهم في فهم كيفية سيطرة هذه الهرمونات على خلاياها الهدف. الهرمونات المحبة للماء تذوب بيسر في الدم، ولكنها لا تستطيع أن تدخل الخلايا الهدف.

الجدول 46-1	**الغدد الصماء الرئيسة للثدييات وهرموناتها***			
الغدة الصماء والهرمون	**النسيج الهدف**	**الصورة**	**التأثيرات الرئيسة**	**الطبيعة الكيميائية**
تحت المهاد				
الهرمونات المفرزة	النخامية الأمامية		تنشط إفراز هرمونات النخامية الأمامية.	ببتيدات
الهرمونات المثبطة	النخامية الأمامية		تثبط إفراز هرمونات النخامية الأمامية.	ببتيدات (باستثناء العامل المثبط لإفراز برولاكتين، وهو دوبامين)
النخامية الخلفية				
المانع لإدرار البول	الكلى		الحفاظ على الماء بتنبيه إعادة امتصاص الماء من البول.	ببتيد (9 أحماض أمينية)
أوكسيتوسين	الرحم		ينبه الانقباض.	ببتيد (9 أحماض أمينية)
	الغدد اللبنية		ينبه إدرار الحليب.	
النخامية الأمامية				
المنشط لقشرة الكظرية	قشرة الكظرية		ينبه إفراز هرمونات قشرة الكظرية، مثل كورتيزول.	ببتيد (39 حمضًا أمينيًّا)
المنبه للخلايا الصبغية	الجلد		ينبه تغير اللون في الزواحف والبرمائيات، وظائف أخرى في الثدييات.	ببتيد (شكلان، 13، 22 حمضًا أمينيًّا)
هرمون النمو	أعضاء عدة		ينبه النمو بالسماح بنمو العظم وبناء البروتين وتحطيم الدهون.	بروتين
برولاكتين	الغدد اللبنية		ينبه إنتاج الحليب.	بروتين
المنبه للغدة الدرقية	الغدة الدرقية		ينبه إفراز ثيروكسين.	بروتين سكري
المكون للجسم الأصفر	الغدد التناسلية		ينبه الإباضة وتكوين الجسم الأصفر في الإناث، وينبه إفراز تستوستيرون في الذكور.	بروتين سكري
المنشط للحويصلات	الغدد التناسلية		ينبه تكوين المني في الذكور، وتطور حويصلات المبيض في الإناث.	بروتين سكري
الغدة الدرقية				
هرمونات الدرقية (ثيروكسين وثلاثي يود الثايرونين)	معظم الخلايا		ينبه معدل الأيض، ضروري للنمو والتطور الطبيعيين.	مشتق من الأحماض الأمينية (فيه يود)
كالسيتونين	العظم		يثبط فقدان الكالسيوم من العظم.	ببتيد (32 حمضًا أمينيًّا)

* هذه هي الهرمونات التي تتحرر من الغدد الصماء. تفرز هرمونات أخرى من أعضاء لها وظائف غير صماء مثل الكبد والكلية والأمعاء.

الجدول 46-1 تابع

الغدة الصماء والهرمون	النسيج الهدف	الصورة	التأثيرات الرئيسة	الطبيعة الكيميائية
الغدد جارات الدرقية				
الجار درقي	العظم، الكلى، الجهاز الهضمي		يرفع مستوى الكالسيوم في الدم بتنبيه تحطيم العظم، ينبه إعادة امتصاص الكالسيوم في الكلى، ينشط فيتامين D.	ببتيد (34 حمضًا أمينيًّا)
نخاع الكظرية				
إبينفرين (أدرنالين) ونورإبينفرين (نورأدرنالين)	العضلات الملساء، العضلات القلبية، الأوعية الدموية		يبدأ استجابة الكرب، يرفع معدل نبض القلب، وضغط الدم ومعدل الأيض. يوسع الأوعية الدموية، ويحرك الدهون، ويرفع مستوى جلوكوز الدم.	مشتق من حمض أميني
قشرة الكظرية				
قشريات سكرية (كورتيزول)	كثير من الأعضاء		التكيف للكرب طويل الأمد، يرفع مستوى جلوكوز الدم، ويحرك الدهون.	ستيرويد
قشريات معدنية	أنيبيبات الكلية		يحافظ على توازن الصوديوم، وإخراج البوتاسيوم.	ستيرويد
البنكرياس				
أنسولين	الكبد، العضلات الهيكلية، النسيج الدهني		يخفض مستوى جلوكوز الدم، ينبه بناء جليكوجين والدهون والبروتينات.	ببتيد (51 حمضًا أمينيًّا).
جلوكاجون	الكبد، النسيج الدهني		يرفع مستوى جلوكوز الدم، ينبه تحطيم جليكوجين في الكبد.	ببتيد (29 حمضًا أمينيًّا)
المبيض				
إستراديول	عام		ينبه تطور الصفات الجنسية الثانوية في الأنثى.	ستيرويد
	جهاز التكاثر الأنثوي		ينبه نمو أعضاء الجنس عند البلوغ، وتحضير الرحم كل شهر للحمل.	
بروجستيرون	الرحم		يكمل تحضير الرحم للحمل.	ستيرويد
	الغدد اللبنية		ينبه تطورها.	
الخصية				
تستوستيرون	أعضاء عدة		ينبه تطور الصفات الجنسية الثانوية في الذكور، ويسبب اندفاع النمو عند البلوغ.	ستيرويد
	جهاز التناسل الذكري		ينبه تطور أعضاء الجنس، وينبه تكوين الحيوانات المنوية.	
الغدة الصنوبرية				
ميلاتونين	الغدد الجنسية، الدماغ، الخلايا الصبغية		يُنظم الإيقاع البيولوجي.	مشتق من حمض أميني

ولهذا، فإن عليها أن تُحفِّز مستقبلات، وهي خارج غشاء الخلية. في المقابل تنتقل الهرمونات المحبة للدهون في الدم، وهي متعلقة ببروتينات ناقلة (الشكل 46-3). وتمكنها ذائبيتها بالدهون من عبور أغشية الخلايا والارتباط بمستقبلات داخل الخلايا.

كلا النوعين من الجزيئات الهرمونية يتم تدميره في النهاية، أو يجري تعطيله بعد استعماله، وفي النهاية يتم إخراجه مع البول أو مع الصفراء. ومع ذلك، فإن الهرمونات المحبة للماء يتم تعطيلها بسرعة أكبر من الهرمونات المحبة للدهون. نتيجة لهذه الفروق الكيميائية، فإن الهرمونات المحبة للماء تميل إلى العمل خلال مدة قصيرة من الوقت (من دقائق إلى ساعات)، في حين تكون الهرمونات المحبة للدهون نشطة على مدد زمنية أطول (من أيام إلى أسابيع).

تُحدث المُنظِّمات نظيرة الصماء تأثيرات قوية ضمن الأنسجة

يحدث التنظيم الذي يستخدم الإفرازات نظيرة الصماء في معظم الأعضاء، وبين خلايا الجهاز المناعي. وتُعدّ **عوامل النمو Growth factors** وهي بروتينات تشجع نمو الخلايا وانقسامها في أعضاء محددة من بين أهم المُنظِّمات نظيرة الصماء. تؤدي عوامل النمو دورًا حرجًا في تنظيم الانقسام المتساوي (انظر الفصل الـ 10)، وهي تنتج في الأجنة لتنظيم التمايز الصحيح للخلايا. فعامل النمو البَشْري *Epidermal growth factor*، مثلًا، ينشط الانقسام المتساوي في الجلد والتكوين الجنيني لخلايا الأنسجة الضامة، في حين يحفز عامل نمو الأعصاب *Nerve growth factor* نمو العصبونات وبقائها. ويحفز عامل النمو شبيه أنسولين *Insulin-like growth factor* انقسام الخلايا في العظم قيد التطور، إضافة إلى بناء البروتين في أنسجة أخرى عدة. أما **المحركات الخلوية (سايتوكاين) Cytokines** (الموصوفة في الفصل الـ 51) فهي عوامل نمو متخصصة للسيطرة على انقسام الخلايا وتمايزها في الجهاز المناعي، في حين أن **المنشطات العصبية Neurotropins** عوامل نمو تنظيم الجهاز العصبي.

لقد تعززت أهمية وظيفة عوامل النمو، عندما لوحظ أن إتلاف الجينات التي تُشفِّر عوامل النمو أو مستقبلاتها، يمكن أن يقود إلى انقسام خلوي غير منتظم وإلى تطور الأورام.

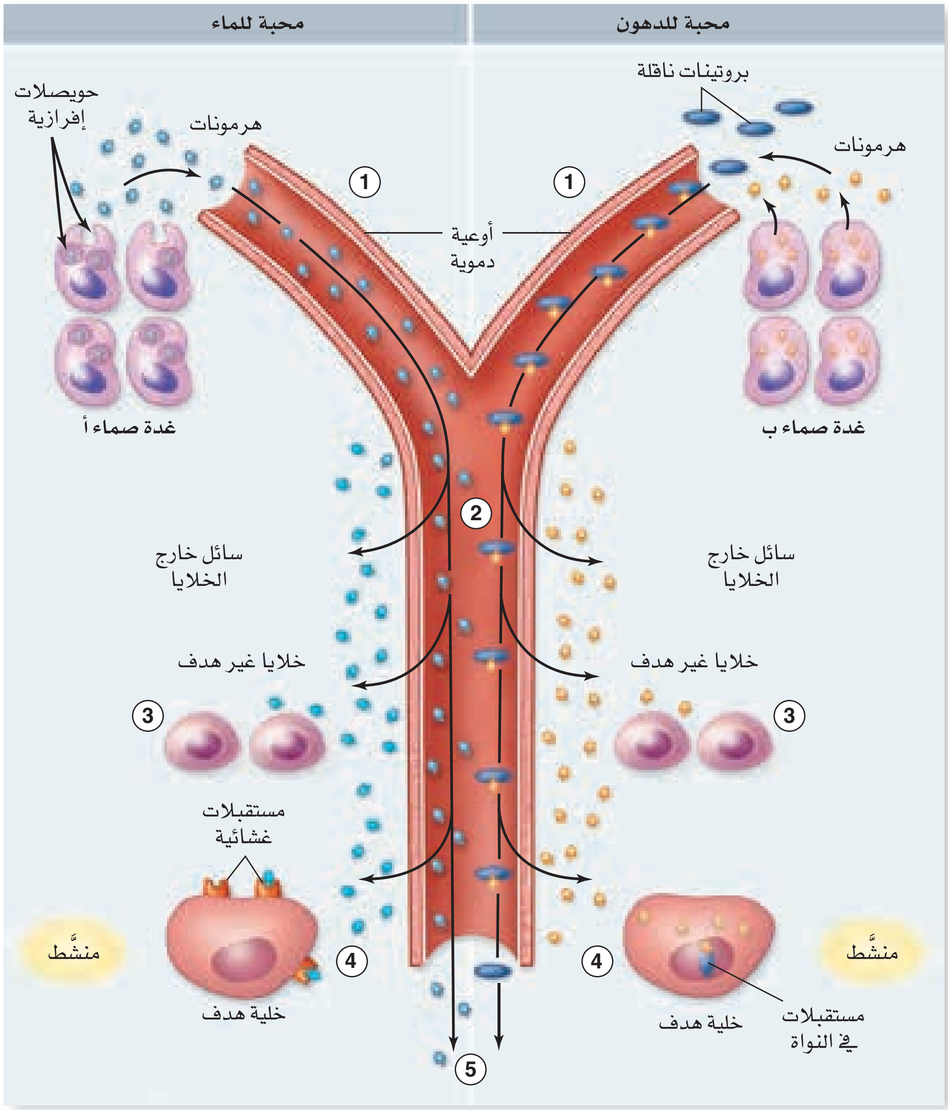
تنظيم الأوعية الدموية عن طريق المُنظِّمات نظيرة الصماء

يتم إنتاج غاز أكسيد النتريك NO الذي يعمل أيضًا بوصفه ناقلًا عصبيًّا (الفصل الـ 44) في الطلائية الداخلية للأوعية الدموية.

في هذا السياق، يمكن النظر إلى أكسيد النتريك على أنه من المُنظِّمات نظيرة الصماء؛ لأنه ينتشر إلى طبقة العضلات الملساء في الأوعية الدموية، ويشجع على انبساط الأوعية الدموية، ويتضمن أحد أدواره الرئيسة السيطرة على ضغط الدم بتوسيعه الشرايين الدموية. الطلائية الداخلية للأوعية الدموية هي مصدر

الشكل 46-3

حياة الهرمونات. تنتج الغدد الصماء هرمونات محبة للماء، وأخرى محبة للدهون، تنتقل إلى أهدافها عن طريق الدم. ترتبط الهرمونات المحبة للدهون ببروتينات ناقلة لجعلها ذائبة في الماء. تمتلك الخلايا الهدف مستقبلات غشائية للهرمونات المحبة للماء، ومستقبلات داخل الخلايا للهرمونات المحبة للدهون. في النهاية يتم تحطيم الهرمونات عن طريق الخلايا الهدف، أو يتم تخليص الدم منها عن طريق الكبد أو الكلية.



1. تفرز الهرمونات في السائل خارج الخلايا وتنتشر إلى تيار الدم.

2. تتوزع الهرمونات عن طريق الدم إلى الخلايا جميعها. تنتشر من الدم إلى السائل خارج الخلايا.

3. تفتقر الخلايا غير الهدف إلى المستقبلات، ولهذا لا يحدث تنبيه للخلايا.

4. تمتلك الخلايا الهدف مستقبلات، ولهذا فإنها تُنشَّط بالهرمونات.

5. تزال الهرمونات غير المستخدمة، التي تم إيقاف عملها، عن طريق الكبد والكلية.

خصب للمُنظِّمات نظيرة الصماء، فهي تنتج إندوثيلين *Endothelin* التي تسبب انقباض الأوعية الدموية، وبراديكاينين *Bradykinin* الذي يشجع توسعها. يُكمل عمل المُنظِّمات نظيرة الصماء عمل الأعصاب الذاتية في تنظيم الأوعية الدموية، ما يسمح للأوعية الدموية بالاستجابة للظروف المحلية مثل زيادة الضغط أو انخفاض الأكسجين.

البروستاغلاندنيات *Prostaglandins*

تشكل البروستاغلاندنيات مجموعة متباينة من المُنظِّمات نظيرة الصماء. البروستاغلاندين حمض دهني طوله 20 ذرة كربون، ويحتوي حلقة خماسية الكربون. هذا الجزيء مشتق من جزيء سابق له، يدعى حمض أراكيدونيك، يتحرر من الدهون المفسفرة لغشاء الخلية بتحفيز هرموني أو خلافه. تنتج البروستاغلاندنيات في كل عضو تقريبًا، وتسهم في تشكيلة من الوظائف التنظيمية. تكون بعض البروستاغلاندنيات نشطة، وتسمح بانقباض العضلات الملساء. ومن خلال هذه الوظيفة، فإنها تنظم وظائف التكاثر مثل نقل الجاميتات والمخاض، وربما الإباضة، وقد يكون إنتاج البروستاغلاندينات المفرط ذا علاقة بالمخاض المبكر (قبل الأوان)، والتهاب بطانة الرحم وعسر الطمث (تقلصات الدورة الشهرية المؤلمة). وهي تسهم أيضًا في تنظيم عمل الرئة والكلية من خلال آثارها في العضلات الملساء. في الأسماك، وجد أن البروستاغلاندنيات تعمل بوصفها هرمونات ومُنظِّمات نظيرة صماء. فالبروستاغلاندنيات التي تنتج في المبيض عند الإباضة يمكن أن تنتقل إلى الدماغ لتنسيق سلوك التفريخ المرافق. تُنتَج البروستاغلاندنيات في مواقع تهتك الأنسجة، حيث تشجع بعض جوانب الالتهاب مثل الانتفاخ، والألم، والحمى. (لقد درس هذا التأثير للبروستاغلاندنيات جيدًا)، حيث وجد أن الأدوية التي تثبط بناء البروستاغلاندنيات كالإسبرين، تساعد على تخفيف هذه الأعراض.

يُعدّ الإسبرين الأكثر استعمالًا بين **الأدوية المضادة للالتهاب غير الستيرويدية Nonsteroidal anti-inflammatory drugs**، وهي طائفة من الأدوية تشمل إندوميثاسين وأيبوبروفين. تعمل هذه الأدوية على تثبيط أنزيمين ذوي علاقة، هما المؤكسج الحلقي1، 2 (سايكلوأوكسجينيز Cyclooxygenase) وتعزى التأثيرات المضادة للالتهاب إلى تثبيط المؤكسج الحلقي 2 الذي يعد ضروريًّا لإنتاج بروستاغلاندنيات من حمض أراكيدونيك.

يخفض هذا من الالتهاب والألم المصاحب له الناتج عن فعل البروستاغلاندنيات. ولسوء الحظ، فإن تنشيط المؤكسج الحلقي 1 يعطي آثارًا جانبية غير مرغوبة تشمل نزيفًا في المعدة، وإطالة زمن تخثر الدم. طُوِّرت حديثًا مزيلات ألم تدعى مثبطات المؤكسج الحلقي 2، إذ إنها تثبط بشكل انتقائي المؤكسج الحلقي 2 وليس 1. وقد تكون مثبطات المؤكسج الحلقي 2 ذات فائدة عظيمة لمن يعانون آلام المفاصل ولغيرهم ممن هم مضطرون لتناول مزيلات الألم بشكل منتظم، إلا أن الخشية تتزايد من أنها قد تؤثر في نواحٍ أخرى من وظيفة البروستاغلاندنيات في الجهاز الدوري. وقد سحبت بعض مثبِّطات المؤكسج الحلقي من الأسواق، عندما وجدت أخطار مرتفعة تتمثل في الجلطة القلبية والسكتة الدماغية. غير أن بعضها بقي قيد الاستعمال، وإن بعضها الآخر قد يعاد استخدامه بعد إقراره من قِبَل إدارة الأغذية والأدوية.

الجزيئات المُنظِّمة التي تتحرر من المحاور عند التشابك، هي نواقل عصبية، وتلك التي تحررها الغدد الصماء وتُحمل في الدم هي هرمونات. أما تلك التي تعمل ضمن الأعضاء التي تنتجها، فهي مُنظِّمات نظيرة صماء. يُعدّ أي عضو يفرز الهرمونات التي تحمل في الدم جزءًا من جهاز الغدد الصماء. الجزيئات الهرمونية التي تنتمي إلى ثلاث طوائف كيميائية تعمل لتنسيق نشاط خلايا هدف معينة في الجسم.

2-46 عمل الهرمونات المحبة للدهون مقارنة مع الهرمونات المحبة للماء

كما ذكرنا سابقًا، يمكن تقسيم الهرمونات، إلى محبة للدهون (الذائبة في الدهون) وأخرى محبة للماء (الذائبة في الماء). إن مستقبلات هاتين المجموعتين الواسعتين وتأثيراتهما تبديان فروقًا ملحوظة سنستقصيها في هذا الجزء.

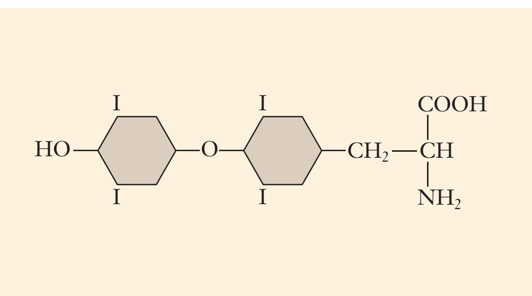
تنشط الهرمونات المحبة للدهون

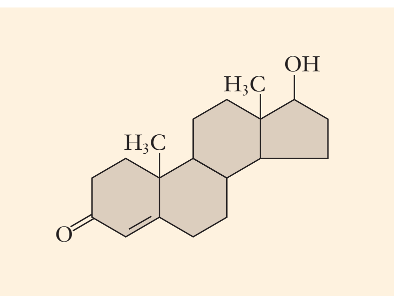
مستقبلات داخل خلوية

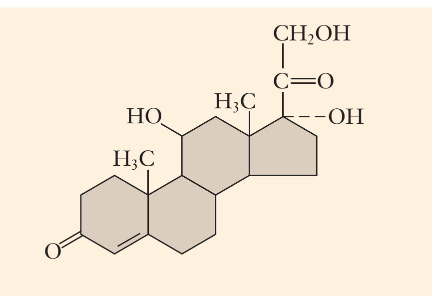
تضم الهرمونات المحبة للدهون كل الهرمونات الستيرويدية والهرمونات الدرقية (الشكل 46–4)، إضافة إلى جزيئات مُنظِّمة محبة للدهون أخرى، مثل الرتينويدات أو فيتامين أ. يمكن أن تدخل الهرمونات المحبة للدهون الخلايا؛ لأن الجزء الدهني من غشاء الخلية لا يشكل عائقًا لمرورها. حالما تصبح الجزيئات المُنظِّمة المحبة للدهون داخل الخلايا، فإنها جميعًا لها آلية العمل نفسها.

الشكل 46–4

التركيب الكيميائي للهرمونات المحبة للدهون. الهرمونات الستيرويدية مشتقة من الكوليسترول. الهرمونان الستيرويديان المبينان هنا، كورتيزول وتستوستيرون، يختلفان قليلًا في التركيب الكيميائي، ومع ذلك، فإن لهما تأثيرات مختلفة جدًا في الجسم. يتكون هرمون الدرقية، ثيروكسين بازدواج بارتباط مزدوج بين اليود والحمض الأميني تيروسين







نقل الهرمونات وارتباطها بالمستقبل

تدور هذه الهرمونات في الدم مرتبطة ببروتينات ناقلة (انظر الشكل 46-3)، ما يطيل مدة بقائها في الدم. وعندما تصل الهرمونات إلى خلاياها الهدف، فإنها تنفصل عن البروتينات الناقلة، وتمر خلال الغشاء الخلوي للخلية (الشكل 46-5). يرتبط الهرمون بعدئذٍ بالمستقبلات البروتينية الموجودة داخل الخلية.

ترتبط بعض الهرمونات الستيرويدية بمستقبلاتها في السيتوبلازم، ومن ثم ينتقل معقد الهرمون – المستقبل إلى داخل النواة. تنتقل هرمونات ستيرويدية أخرى، وهرمونات الدرقية مباشرة إلى النواة، قبل أن تلتقي بمستقبلاتها البروتينية هناك. وسواء وُجِدَ الهرمون مستقبله في النواة أم انتقل مع مستقبله إلى داخلها من السيتوبلازم، فإن بقية القصة هي نفسها في الحالتين.

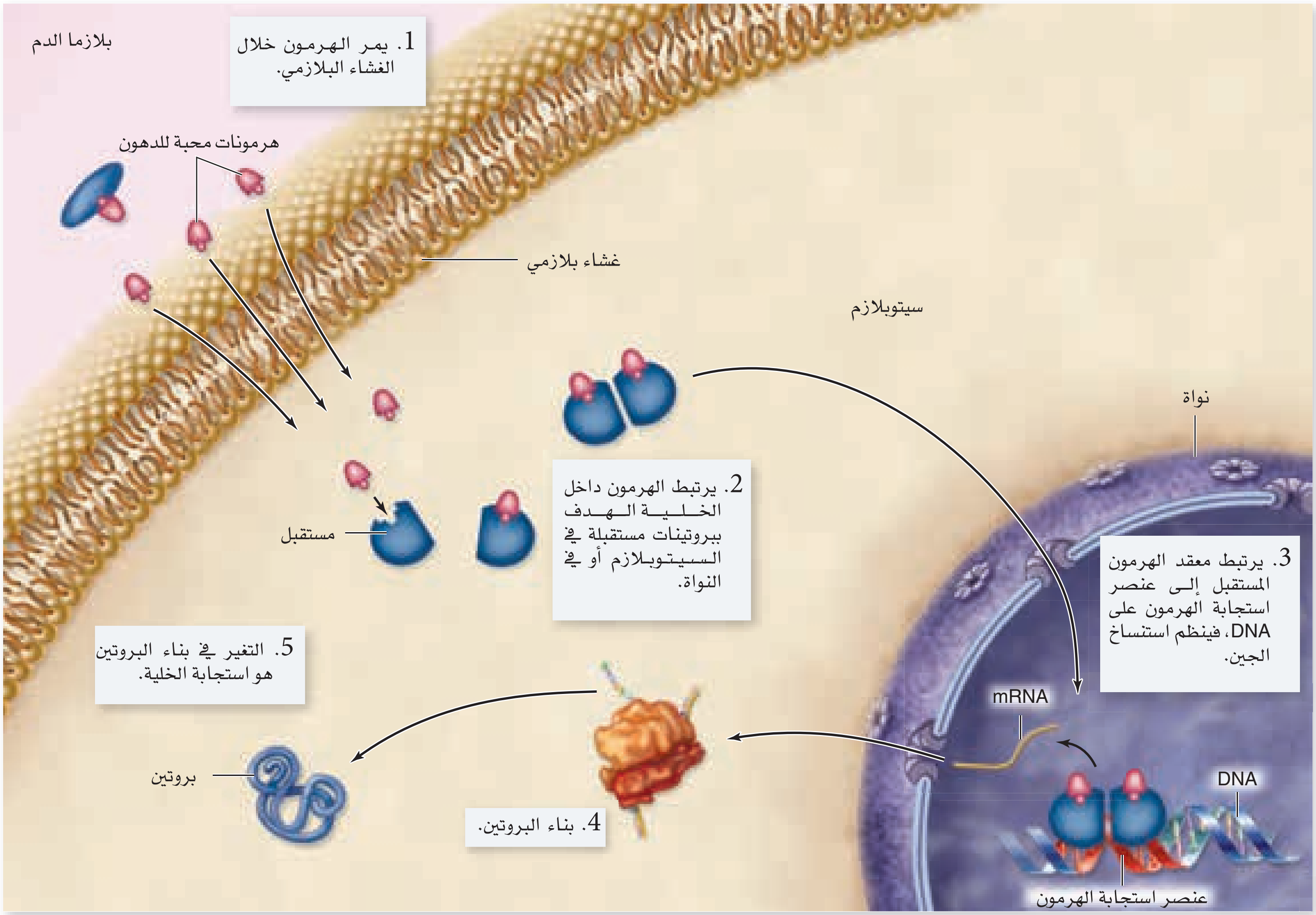
تحفيز الاستنساخ في النواة

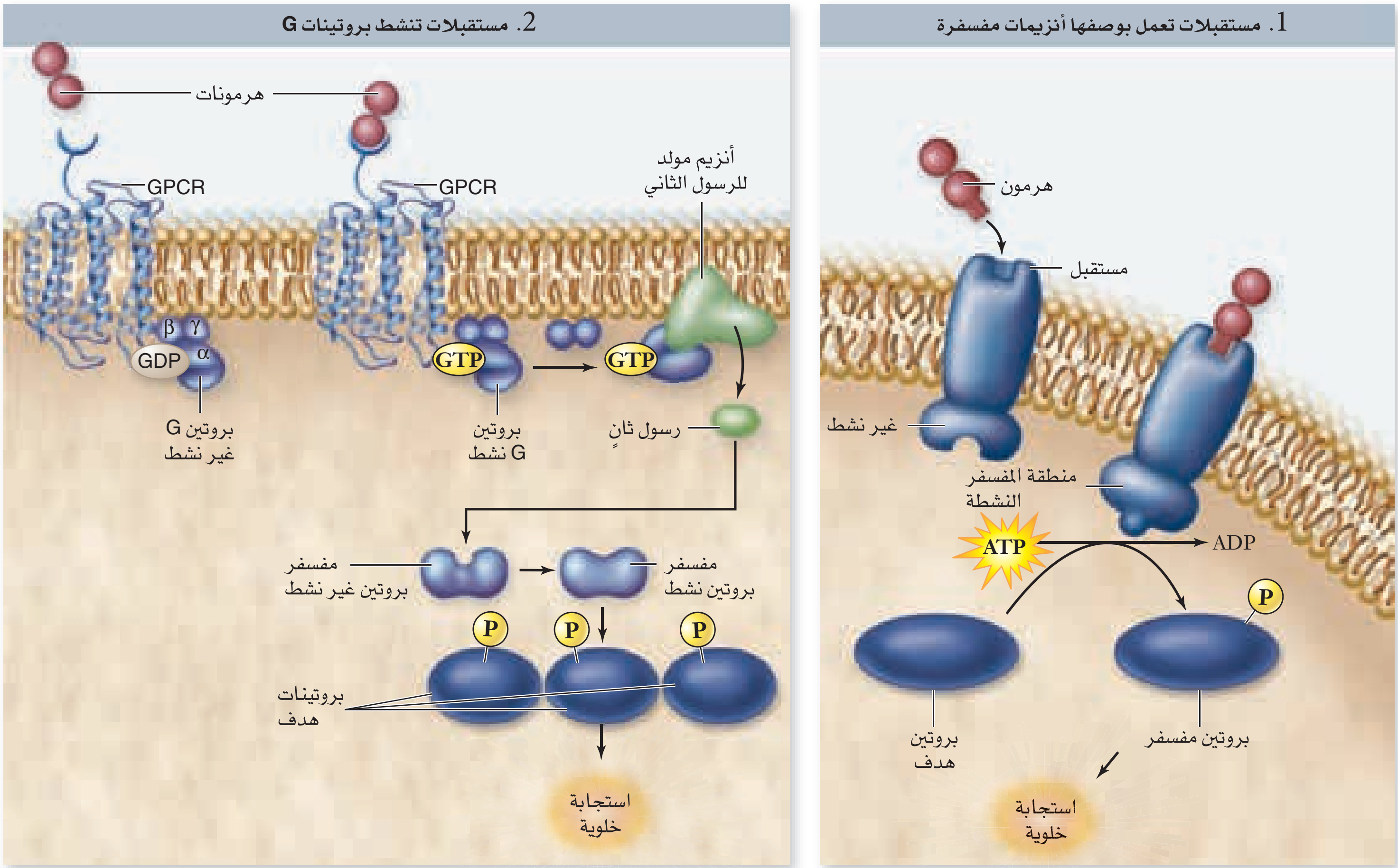
يصبح الآن مستقبل الهرمون الذي حُفز بارتباط الهرمون قادرًا على الارتباط بمنطقة محددة من DNA. إن مناطق DNA هذه، الواقعة عند مثير Promotor جينات معينة، تدعى **عناصر استجابة الهرمون Hormone response elements**. إن ارتباط معقد الهرمون – المستقبل له تأثيرات مباشرة في مستوى الاستنساخ عند ذلك الموقع؛ لأنه يحفِّز، وفي بعض الحالات يُثبط استنساخ الجينات. فالمستقبلات إذًا تعمل على أنها عوامل استنساخ محفزة بالهرمونات *Hormone-activated transcription factors* (انظر الفصلين الـ 9، 16).

تمتلك البروتينات، التي تنتج من تحفيز عوامل الاستنساخ هذه، غالبًا نشاطًا يغير من أيض الخلية الهدف بطريقة محددة؛ ويشكل هذا التغيير استجابة للتنبيه بالهرمون. فعندما يرتبط إستروجين بمستقبلات في خلايا الكبد في الدجاج مثلًا، فهو يحفز الخلية على إنتاج بروتين منتج المحّ Vitellogenin الذي ينتقل بعدئذٍ إلى المبيض لتشكيل محّ البيض. في المقابل، فإن هرمون الدرقية يرتبط بمستقبلاته في النخامية الأمامية في الإنسان، ويثبط التعبير عن الجين المنتج لمنشط الدرقية، وهي آلية تغذية راجعة سلبية (موصوفة لاحقًا).

الشكل 46-5

آلية عمل الهرمونات المحبة للدهون. تنتشر الهرمونات المحبة للدهون خلال الغشاء البلازمي للخلية، وترتبط ببروتينات مستقبلة داخل الخلية. بعدئذ يرتبط معقد الهرمون – المستقبل إلى مناطق محددة من DNA (عنصر استجابة الهرمون)، فينظم إنتاج RNA الرسول. تقع معظم مستقبلات هذه الهرمونات في النواة، فإذا كان الهرمون واحدًا ممن يرتبط بمستقبل في السيتوبلازم، عندئذ ينتقل معقد الهرمون – المستقبل بكامله إلى داخل النواة.





الشكل 46–6

أعمال الهرمونات المحبة للماء. لا تستطيع الهرمونات المحبة للماء دخول الخلايا، ولهذا فإن عليها أن تعمل من خارج الخلايا عبر تنشيط بروتينات مستقبلة عابرة للأغشية. (1) يمكن أن تعمل هذه المستقبلات بوصفها أنزيمات مفسفرة، فتنشط فسفرة بروتينات أخرى داخل الخلايا. (2) بخلاف ذلك، قد تعمل من خلال بروتينات G وسيطة، حيث ينشِّط الهرمون المرتبط بالمستقبل إنتاج رسولٍ ثانٍ. يحفز الرسول الثاني مفسفرات بروتين تفسفر، ومن ثم تنشط بروتينات أخرى. GPCR هو مستقبل مرتبط ببروتين G.

وحيث إن التحفيز، وعملية الاستنساخ تتطلبان تغيرات في التعبير عن الجينات، فإنه غالبًا ما يستدعي الأمر ساعات عدة، قبل أن تصبح الاستجابة للتنبيه بالهرمونات المحبة للدهون واضحة في الخلايا الهدف.

تنشط الهرمونات المحبة للماء مستقبلات على أغشية الخلايا الهدف

تشمل الهرمونات التي تكون كبيرة الحجم، أو مستقطبة جدًا، بحيث لا تعبر الغشاء البلازمي لخلايا الهدف الببتيدات جميعها، والبروتينات، والهرمونات البروتينية السكرية، إضافة إلى الكاتيكولأمنيات. ترتبط هذه الهرمونات بمستقبلات بروتينية واقعة على السطح الخارجي للغشاء البلازمي. يجب أن يحفز هذا الارتباط الاستجابة الهرمونية داخل الخلية، بحيث تبدأ عملية تحويل الإشارة. تتحقق الاستجابة الخلوية في أغلب الأوقات، خلال تنشيطٍ معتمد على المستقبل لأنزيمات قوية داخل الخلية، تدعى مفسفرات البروتين (بروتين كاينيز). وكما وصفنا في (الفصل الـ 9) فإن مفسفرات البروتين هي أنزيمات مُنظِّمة حرجة تحفز، أو توقف تحفيز بروتينات داخل خلوية بعملية الفسفرة. تستطيع مستقبلات الهرمونات المحبة للماء أن تحدث تأثيرًا قويًّا في عدد واسع من الوظائف داخل الخلية، عن طريق تنظيم مفسفرات البروتين.

المستقبلات المفسفِرة *Receptor kinases*

عند عمل بعض الهرمونات، كالأنسولين، يعمل المستقبل نفسه بوصفه أنزيمًا مفسفِرًا (الشكل 46-6)، ويستطيع أن يفسفر بشكل مباشر بروتينات داخل الخلية تغير النشاط الخلوي. ففي حالة الأنسولين ينتج عن هذا النشاط وضع بروتينات ناقلة للجلوكوز في الغشاء الخلوي، ما يمكّن الجلوكوز من دخول الخلايا. تعمل هرمونات ببتيدية أخرى، كهرمون النمو، بآلية مماثلة على الرغم من أن المستقبل نفسه لا يكون أنزيمًا مفسفِرًا. بدلًا من ذلك، فإن المستقبل الذي ارتبط به الهرمون يستنفِر أنزيمات مفسفرة داخل الخلية ويحفِّزها، حيث تبدأ عندئذ الاستجابة الخلوية.

أنظمة الرسول الثاني *Second-messenger systems*

يعمل كثير من الهرمونات المحبة للماء كهرمون إبينفرين، من خلال أنظمة الرسول الثاني. يمكن أن يعمل عدد من الجزيئات المختلفة في الخلية بوصفه رسلًا أخرى، كما رأينا في (الفصل الـ 9). يحفِّز التفاعل بين الهرمون ومستقبله آليات في الغشاء الخلوي، تزيد من تركيز الرسول الثاني ضمن سيتوبلازم الخلية الهدف.

لقد بين إيرل سوذرلاند في مطلع الستينيات من القرن الماضي أن **أدينوسين أحادي الفوسفات الحلقي**، **Cyclic adenosine monophos phate (cAMP)**، يعمل بوصفه رسولًا ثانيًا عندما يرتبط إبينفرين مع مستقبلاته على الغشاء

البلازمي لخلايا الكبد. لقد كان نظام أدينوسين أحادي الفوسفات الحلقي أول هذه الأنظمة الذي يتم وصفه. ومنذ ذلك الوقت، فقد تم وصف نظام رسول ثانٍ آخر تنظمه الهرمونات، وهو يولد رسولين دهنيين هما: إينوسايتول ثلاثي الفوسفات **Inositol triphosphate** (IP_3) والجلسرول ثنائي الأحماض **Diacylglyerol** (**DAG**) وقد وُصف هذان النظامان في (الفصل الـ 9).

عمل بروتينات *G*

إن المستقبلات التي تحفِّز الرسول الثاني لا تصنع الرسول الثاني نفسه، بل إنها مرتبطة بأنزيم مولد للرسول الثاني، عن طريق بروتين في الغشاء يدعى بروتين G (أي إنها مستقبلات مزدوجة مع بروتين G، وتدعى اختصاراً GPCR؛ انظر الفصل الـ 9). يجعل ارتباط الهرمون بمستقبلات بروتين G يتنقل جيئة وذهابًا بين المستقبل والأنزيم المولد للرسول الثاني (انظر الشكل 46-6)، وعندما يحفِّز بروتين G الأنزيم، فإن النتيجة هي زيادة في جزيئات الرسول الثاني داخل الخلية.

في حالة إبينفرين، يحفِّز بروتين G الأنزيم محلق الأدنين، الذي يحفِّز تكوين الرسول الثاني cAMP من ATP. ينتشر بعدئذٍ الرسول الثاني الذي تكوَّن على السطح الداخلي للغشاء البلازمي ضمن السيتوبلازم، حيث يرتبط بمفسفر البروتين، ويحفزه.

تختلف هوية البروتينات التي تتم فسفرتها لاحقًا بمفسفر البروتين من نوع من الخلايا إلى النوع الآخر، ولكنها تشمل أنزيمات وبروتينات غشائية ناقلة وعوامل استنساخ. يساعد هذا التنوع الهرمونات على أن تنجز أعمالًا محددة في الأنسجة المختلفة. ففي خلايا الكبد، مثلًا، ينشط مفسفر البروتين المعتمد على cAMP أنزيمات تحول جليكوجين إلى جلوكوز. وفي المقابل، فإن الخلايا العضلية القلبية تعبر عن مجموعة مختلفة من البروتينات الخلوية، بحيث إن زيادة cAMP تحفز زيادة في معدل انقباض عضلة القلب وقوتها.

التحفيز والتثبيط *Activation versus inhibiton*

تعتمد الاستجابة الخلوية للهرمونات على نوع بروتين G الذي يحفزه مستقبل الهرمون. بعض المستقبلات مرتبطة ببروتين G الذي يحفز الأنزيم المنتج للرسول الثاني، في حين ترتبط مستقبلات أخرى ببروتين G، الذي يثبط أنزيمًا منتجًا للرسول الثاني. نتيجة لذلك، فإن بعض الهرمونات تنبه أنزيمات مفسفرة للبروتين في خلاياها الهدف، في حين يثبط بعضها الآخر الخلايا الهدف. فضلًا على ذلك، فإن الهرمون الواحد يستطيع أن يكون له أعمال محددة في نوعين مختلفين من الخلايا، إذا كانت مستقبلاته في هذين النوعين من الخلايا مرتبطة ببروتينات G مختلفة.

فمستقبلات إبينفرين في الكبد، مثلًا، تُنتج cAMP عن طريق أنزيم محلِّق أدنيل الذي ذكرناه آنفًا. ويحفز cAMP الذي تولده أنزيمات مفسفرة للبروتين تشجع إنتاج جلوكوز من جليكوجين. بالمقارنة، في العضلات الملساء ترتبط مستقبلات إبينفرين عن طريق بروتين G منبِّه مختلف إلى أنزيم مولد لإينوساتيول ثلاثي الفوسفات، هو محلل الدهون المفسفرة C. ونتيجة لذلك، فإن تنبيه إبينفرين للعضلات الملساء ينجم عنه تحرر كالسيوم داخل الخلايا، الذي ينظمه إينوساتيول ثلاثي الفوسفات، ما يسبب انقباض العضلات الملساء.

مدة دوام تأثيرات الهرمونات المحبة للماء

يكون ارتباط الهرمونات المحبة للماء بمستقبلاتها منعكسًا، وعادة ما يكون قصير الأمد؛ فالهرمونات سرعان ما تنفصل عن مستقبلاتها، أو يتم إيقاف عملها بسرعة، بفعل خلايا الهدف بعد إنجاز الارتباط. إضافة إلى ذلك، فإن الخلايا الهدف تحتوي أنزيمات محددة توقف عمل الرسول الثاني ومفسفِرات البروتين بسرعة. نتيجة لذلك، فإن الهرمونات المحبة للماء قادرة على تحفيز استجابات آنية في الخلايا، ولها غالبًا مدة عمل قصيرة (من دقائق إلى ساعات).

وقد وجد الباحثون حديثًا أن بعض الهرمونات المحبة للدهون مثل بروجستيرون، وهو ستيرويد، هي أيضًا قادرة على تنشيط مستقبلات غشائية وأنظمة الرسول الثاني، ما يوضح أهمية هذا المسلك لنقل الإشارة في جهاز الغدد الصماء.

تعْبر الهرمونات المحبة للدهون خلال الأغشية البلازمية لخلاياها الهدف، وترتبط بمستقبلات بروتينية داخل الخلايا. يرتبط معقد الهرمون-المستقبل إلى مناطق معينة من DNA، ما يُنظِّم التعبير عن الجينات في الخلايا الهدف. أما الهرمونات المحبة للماء، فإنها لا تستطيع عبور الأغشية البلازمية، ولهذا فإنها ترتبط بمستقبلات غشائية تحفز أنزيمات مفسفرة للبروتين، إما مباشرة أو عن طريق أنظمة الرسول الثاني.

3-46 النخامية وتحت المهاد: مراكز السيطرة في الجسم

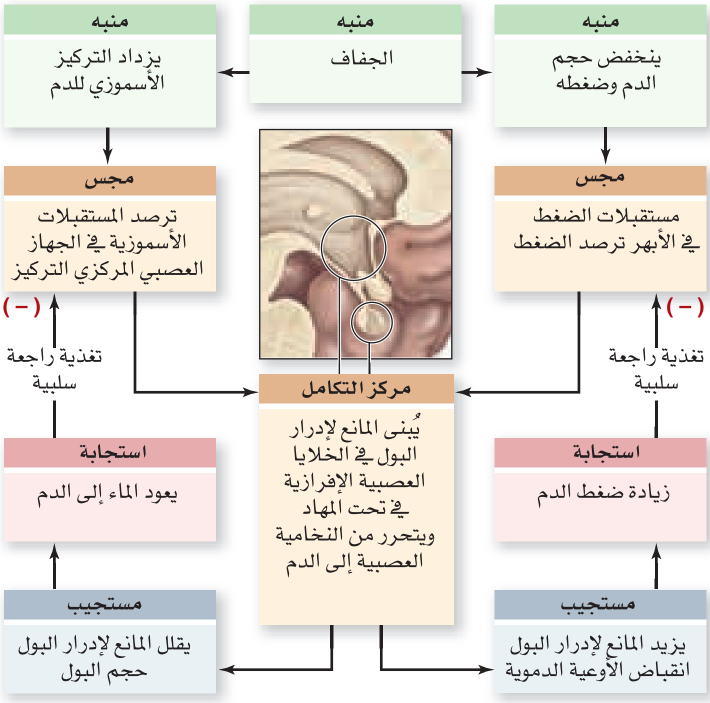
تتعلق **الغدة النخامية Pituitary gland**، التي تدعى أيضًا النمو السفلي **Hypophysis**، عن طريق ساق من تحت المهاد عند قاعدة الدماغ وخلف التصالب البصري. أما **تحت المهاد Hypothalamus** فهو جزء من الجهاز العصبي المركزي، وله دور في تنظيم عمليات الجسم. لقد وُصف كلا التركيبين في (الفصل الـ 44)، وسنناقش هنا بالتفصيل كيف يعملان معًا، لكي يحدثا الاتزان الداخلي والتغير في عمليات الجسم.

النخاميةُ غدةٌ صماء مركبة

يبين النظر بالمجهر الضوئي أن الغدة مكونة من جزأين، يبدو أحدهما غديًّا، ويدعى **النخامية الأمامية Anterior pituitary** أو **النخامية الغدية Adenohypophysis**. أما الجزء الآخر فيبدو ليفيًّا، ويدعى **النخامية الخلفية Posterior pituitarty** أو **النخامية العصبية Neurohypophysis**. هذان الجزءان من الغدة النخامية لهما أصلان جنينيان مختلفان، ويفرزان هرمونات مختلفة، ويسيطر عليهما بأنظمة سيطرة مختلفة. إن هاتين المنطقتين محافظتان في الحيوانات الفقرية جميعها، ما يشير إلى وظيفة قديمة ومهمة لكل منهما.

تخزن النخامية الخلفية وتفرز هرمونين عصبيين

تبدو النخامية الخلفية ليفية؛ لأنها تحتوي محاور، تنشأ من أجسام الخلايا العصبية في تحت المهاد، وتمتد على طول ساق النخامية على هيئة مسلك من الألياف. إن هذه العلاقة التشريحية تعكس الطريقة التي تكونت بها النخامية



الشكل 46–7

تأثيرات الهرمون المانع لإدرار البول. يزيد الجفاف من التركيز الأسموزي للدم، وينخفض ضغط الدم، ما ينبه النخامية العصبية لإفراز المانع لإدرار البول. يزيد المانع لإدرار البول من إعادة امتصاص الماء عن طريق الكلية، ويسبب انقباض الأوعية الدموية، ما يزيد ضغط الدم. يكمل انخفاض التركيز الأسموزي للدم وزيادة ضغطه حلقة التغذية الراجعة السلبية، ما يحافظ على الاتزان الداخلي.

الخلفية في أثناء التطور الجنيني، فعندما تُشكل أرضية البطن الثالث للدماغ تحت المهاد، ينمو جزء من هذا النسيج العصبي نحو الأسفل لينتج النخامية الخلفية. لهذا، فإن تحت المهاد والنخامية الخلفية تبقيان مرتبطتين عن طريق مسلك المحاور العصبية.

الهرمون المانع لإدرار البول *Antidiuretic hormone*

أصبح دور النخامية الخلفية بوصفها غدة صماء واضحًا عام 1912، عندما كتب تقرير عن حالة طبية مميزة: أصيب رجل بطلقة في رأسه، وأصبحت لديه الحاجة للتبول كل 30 دقيقة أو ما يقاربها، وعلى مدة 24 ساعة في اليوم. لقد استقرت الرصاصة في النخامية الخلفية. وقد أثبت البحث اللاحق أن إزالة هذا الجزء من النخامية يُنتج الأعراض نفسها.

وفي مطلع الخمسينيات من القرن الماضي عزل الباحثون ببتيدًا من النخامية الأمامية، هو الهرمون المانع لإدرار البول. ينبه المانع لإدرار البول إعادة امتصاص الماء في الكلية (الشكل 46–7)، وبهذه الطريقة يمنع إدرار البول. وعندما يُفقد المانع لإدرار البول، كما كان الحال في ضحية العيار الناري، فإن الكلى لا تعيد امتصاص كمية الماء نفسها، وهكذا تنتج كميات زائدة من البول. لهذا، فإن تناول الكحول، الذي يثبط إفراز المانع لإدرار البول، يقود إلى تبول متكرر.

أوكسيتوسين *Oxytocin*

تفرز النخامية الخلفية أيضًا أوكسيتوسين، وهو هرمون عصبي ببتيدي آخر مؤلف مثل المانع لإدرار البول من 9 أحماض أمينية في الثدييات. يحفز أوكسيتوسين الفعل الانعكاسي لإدرار الحليب. ففي أثناء الرضاعة، ترسِل مستقبلات حسية في حلمة الثدي سيالات إلى تحت المهاد ما يحفز تحرر أوكسيتوسين. وإن أوكسيتوسين مطلوب لتحفيز انقباضات الرحم في المرأة عند الولادة.

يستمر إفراز أوكسيتوسين بعد الولادة في المرأة التي ترضع طفلها؛ ونتيجة لذلك فإن الرحم في أم مرضع يتقلص، ويعود إلى حجمه الطبيعي بعد الحمل بسرعة أكبر من الرحم لأم غير مرضع.

هناك هرمون عصبي من النخامية الخلفية ذو علاقة هو آرجنين فاسوتوسين *Arginine vasotocin*، وله آثار مماثلة في الأنواع الحيوانية غير الثديية. يحفز آرجنين فاسوتوسين، في الدجاج والسلاحف البحرية، انقباض قناة البيض عند وضع البيض.

لقد اكتشف حديثًا جدًا أن أوكسيتوسين مُنظِّم مهم لسلوك التكاثر، ففي الرجال والنساء يعتقد أن له علاقة بتشجيع رابطة الازدواج بين الجنسين (ما قاد إلى تسميته هرمون العناق)، إضافة إلى تنظيمه الاستجابات الجنسية، بما في ذلك التهيج والنشوة. وبالنسبة إلى هذه الآثار، فإن من المحتمل أنه يعمل بطريقة نظيرة صماء داخل الجهاز العصبي المركزي، أي كما تعمل النواقل العصبية.

إنتاج تحت المهاد للهرمونات العصبية

إن المانع لإدرار البول وأكسيتوسين ينتجان بالفعل من قبل أجسام العصبونات الواقعة في تحت المهاد. يُنقل هذان الهرمونان العصبيان عن طريق مسلك المحاور الذي يمتد من تحت المهاد إلى النخامية الخلفية، حيث يخزنان هناك. وبالاستجابة للتنبيه المناسب – زيادة التركيز الأسموزي لبلازما الدم في حالة المانع لإدرار البول، ومص الرضيع للثدي في حالة أوكسيتوسين – فإن الهرمونات العصبية تفرز من الغدة النخامية الخلفية إلى الدم.

وحيث إن هذا الفعل الانعكاسي يتضمن كلًّا من الجهاز العصبي، وجهاز الغدد الصماء، فإنه يقال: إن المانع لإدرار البول وأكسيتوسين يفرزان عن طريق **فعل انعكاسي عصبي غدي أصم Neuroendocrine reflex**.

تُنتج النخامية الأمامية سبعة هرمونات

لا تنشأ النخامية الأمامية، بخلاف النخامية الخلفية، من نمو من الدماغ، بل تتطور من كيس من نسيج طلائي ينفصل من سقف فم الجنين. وعلى الرغم من قربها من الدماغ، فإنها ليست جزءًا من الجهاز العصبي.

وحيث إنها تكونت من نسيج طلائي، فإن النخامية الأمامية غدة صماء مستقلة. وهي تنتج سبعة هرمونات ضرورية على الأقل، كثير منها ينظم نمو الأعضاء الهدف، إضافة إلى إنتاج وإفراز هرمونات أخرى من غدد صماء إضافية. لهذا، فإن الهرمونات السبعة للنخامية الأمامية تدعى مجتمعة الهرمونات المنشطة أو المنشطات. وعندما يكون العضوُ الهدف للهرمونات المنشطة غدةً صماء أخرى، فإن الغدة الأخرى ينبهها هرمون منشط لتفرز هرموناتها. يمكن تصنيف الهرمونات التي تنتجها وتفرزها أنواع الخلايا المختلفة في النخامية الأمامية في ثلاث عوائل متشابهة تركيبيًّا: الهرمونات الببتيدية، والهرمونات البروتينية، والهرمونات البروتينية السكرية.

الهرمونات الببتيدية *Peptide hormones*

تُشتق الهرمونات الببتيدية للنخامية الأمامية من بروتين سابق وحيد، ولهذا فإنها تتقاسم بعض تعاقب مشترك من الأحماض الأمينية، وكلها أقل من 40 حمضًا أمينيًّا في الحجم.

الهرمون المنشط لقشرة الكظرية أو منشط القشرة Adrenocorticosteroid hormone يحفز قشرة الكظرية لإنتاج هرمونات ستيرويدية قشرية تشمل كورتيزول (في الإنسان) وكورتيكوستيرون (في فقريات أخرى عدة). وهذه الهرمونات تنظم اتزان الجلوكوز، وهي مهمة في الاستجابة للكرب.

الهرمون المنبه للخلايا الصبغية Melanocyte stimulating hormone ينبه بناء وتوزيع صبغة ميلانين التي تجعل البشرة دكناء في بعض الأسماك والبرمائيات والزواحف، ويستطيع السيطرة على صبغة الشعر في الثدييات.

الهرمونات البروتينية *Protein hormones*

تُشكل كل من الهرمونات البروتينية سلسلة واحدة من نحو 200 حمض أميني، وهي تتشاطر تشابهًا مهمًّا في التركيب.

هرمون النمو Growth hormone (أو المنشط الجسمي *Somatotropin*) ينبه نمو العضلات والعظام (بصورة غير مباشرة) وأنسجة أخرى، وهو ضروري للتنظيم الصحيح للأيض.

برولاكتين Prolactin أفضل هرمون معروف لتنبيه الغدد الثديية لإنتاج الحليب في الثدييات. له آثار متباينة على أعضاء هدف أخرى عدة، تشمل تنظيم نقل الماء والأيونات عبر الطلائية، وتنبيه أعضاء مختلفة لتغذية الصغار، وتحفيز السلوك الأبوي.

الهرمونات البروتينية السكرية *Glycoprotein hormones*

تُعدّ هذه أضخم الجزيئات الهرمونية المعروفة وأكثرها تعقيدًا، وهي عادة ثنائية القطع، إذ تضم تحت وحدة (α) وتحت وحدة (β) وكل منهما نحو 100 حمض أميني حجمًا، ويرتبط بهما مخلفات سكرية برابطة تشاركية. تشترك الهرمونات الثلاث في تحت وحدة ألفا (α) واحدة، في حين تختلف تحت وحدة (β)، ما يمنح كل هرمون نوعية لهدف مختلف.

الهرمون المنبه للدرقية Thyroid – stimulating hormone (أو منشط الدرقية): ينبه الغدة الدرقية لإنتاج هرمون ثيروكسين، الذي ينظم بدوره التطور الجنيني والأيض.

الهرمون المكون للجسم الأصفر:Luteinizing hormone ينبه إنتاج إستروجين وبروجستيرون من المبايض، وهو ضروري للإباضة في الدورة التكاثرية للإناث (انظر الفصل الـ 52). في الذكور، ينبه المكون للجسم الأصفر الخصي لإنتاج تستوستيرون الضروري لإنتاج المني، والصفات الجنسية الثانوية الذكرية.

الهرمون المنبه للحويصلات Follicle – stimulating hormone مطلوب لتطور الحويصلات المبيضية في الإناث. ومطلوب في الذكور لتطور الحيوانات المنوية. يشار لمنبه الحويصلات ولمكون الجسم الأصفر معًا بأنهما منشطان للغدد الجنسية *Gonadotropins*؛ لإنهما يحفزان الغدد الجنسية لأداء وظائفها.

تنظم الهرمونات العصبية لتحت المهاد الغدة النخامية الأمامية

النخامية الأمامية ليست مشتقة من الدماغ، ولا تستقبل محاور من تحت المهاد خلافًا للنخامية الخلفية. ومع ذلك، فإن تحت المهاد يسيطر على إنتاج هرموناتها وعلى إفرازها. تحدث هذه السيطرة ذاتها هرمونيًّا، وليس عن طريق محاور عصبية.

تفرز العصبونات في تحت المهاد نوعين من الهرمونات العصبية: **الهرمونات المفرزة Releasing hormones والهرمونات المثبطة للإفراز Inhibiting hormones**، ينتشران في الشعيرات الدموية عند قاعدة تحت المهاد (الشكل 46-8). تصب هذه الشعيرات الدموية في أوردة صغيرة، تمتد ضمن ساق النخامية، وتتفرع ثانية إلى سرير شعيري في النخامية الأمامية. ويعرف هذا النظام غير العادي من الأوعية الدموية باسم **النظام تحت المهادي – النخامي البابي Hypothalamo-hypophyseal portal system**. إنه يدعى النظام البابي؛ لأن لديه سريرًا شعيريًّا ثانيًّا يقع تحت الأول؛ والمواقع الوحيدة الأخرى في الجسم التي لها نظام كهذا هي الكبد، حيث تتسلّم الشعيرات الدموية الدم القادم من القناة الهضمية، والكلى، حيث توجد الشعيرات الدموية في الكبَّة وحول الأنيبيبة موصولة على التوالي (انظر الفصل الـ 50). وحيث إن السرير الشعيري الثاني يتسلّم القليل من الأكسجين من أوعية كهذه، فإن الأوعية غالبًا ما تنقل شيئًا آخر ذا أهمية.

المُفرزات *Releasers*

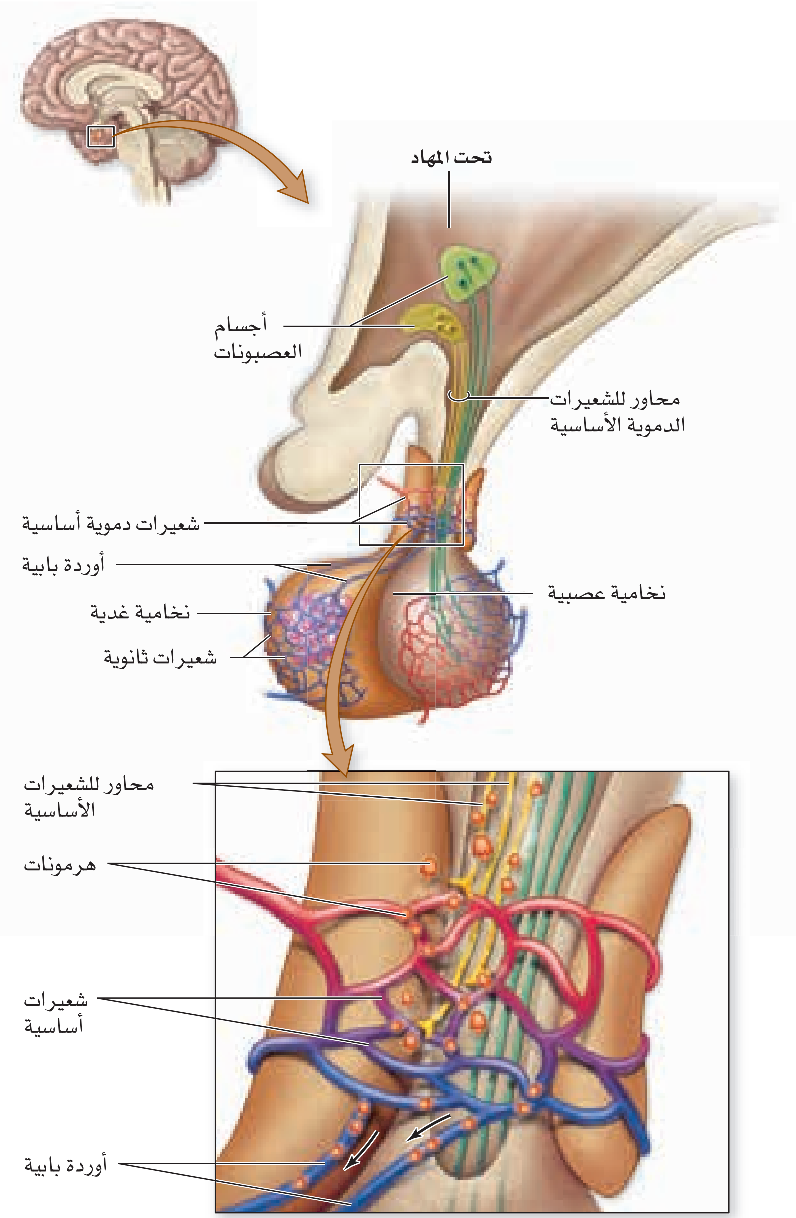
يُنظِّم كل هرمون عصبي يفرزه تحت المهاد نحو النظام البابي إفراز هرمون محدد من النخامية الأمامية. الهرمونات المُفرزة هي ببتيدات عصبية هرمونية تحفِّز إفراز هرمونات أخرى، وتحديدًا، يحفِّز الهرمون المفرز لمنشط الدرقية إفراز الهرمون المنبه للدرقية TRH ويحفز الهرمون المفرز لمنشط قشرة الكظرية CRH إفراز الهرمون المنبه لقشرة الكظرية، ويحفز الهرمون المفرز لمنشطات الغدد التناسلية GnRH إفراز كل من الهرمون المنبه للحويصلات، والهرمون المكون للجسم الأصفر. وقد اكتشف هرمون مفرز لهرمون النمو، وسمي الهرمون المفرز لهرمون النمو GHRH، وكذلك افترض وجود هرمون مفرز لهرمون البرولاكتين، ولكن لم يتم تحديد هويته بعد.

المثبطات *Inhibitors*

تفرز تحت المهاد أيضًا هرمونات عصبية، تثبط إفراز هرمونات محددة من النخامية الأمامية. وقد اكتشفت حتى الآن ثلاثة من هذه الهرمونات/ المثبت الجسمي *Somatostatin* (سوماتوستاتين) أو الهرمون المثبط لهرمون النمو GHIH، وهو مثبط إفراز هرمون النمو، والعامل المثبط لبرولاكتين PIF وهو يثبط إفراز برولاكتين، وقد تم تعريفه بأنه الناقل العصبي دوبامين، والهرمون المثبط للهرمون المنبه للخلايا الصبغية MIH، وهو يثبط إفراز الهرمون المنبه للخلايا الصبغية.

تنظِّم التغذية الراجعة من الغدد الصماء المحيطة هرمونات النخامية الأمامية

نظرًا لأن هرمونات تحت المهاد تسيطر على إفرازات النخامية الأمامية، ونظرًا لأن هرمونات النخامية الأمامية تسيطر بدورها على إفرازات غدد صماء أخرى،



الشكل 46-8

السيطرة الهرمونية على النخامية عن طريق تحت المهاد. تفرز عصبونات في تحت المهاد هرمونات تحملها الأوعية الدموعية البابية مباشرة إلى النخامية الغدية، حيث إنها تنبه إفراز الهرمونات من النخامية الأمامية أو تثبطها.

فقد يبدو أن تحت المهاد هو المسؤول عن الإفرازات الهرمونية لكامل الجسم. إن هذا لا يعطي الصورة الكاملة للتنظيم الهرموني في الجسم لسببين:

الأول، أن عددًا من الغدد الصماء كنخاع الكظرية والبنكرياس، لا تُنظَّم بشكل مباشر بنظام السيطرة بتحت المهاد هذا. والثاني، أن تحت المهاد والنخامية الأمامية أنفسهما تحت سيطرة جزئية للهرمونات التي تحفزان إفرازها. وفي معظم الحالات، فإن هذه السيطرة الأخيرة هي تثبيطية (الشكل 46-9). إن هذا النوع من أنظمة السيطرة يدعى التغذية الراجعة السلبية، وهي تعمل للحفاظ على مستويات ثابتة نسبيًّا من هرمونات الخلايا الهدف.

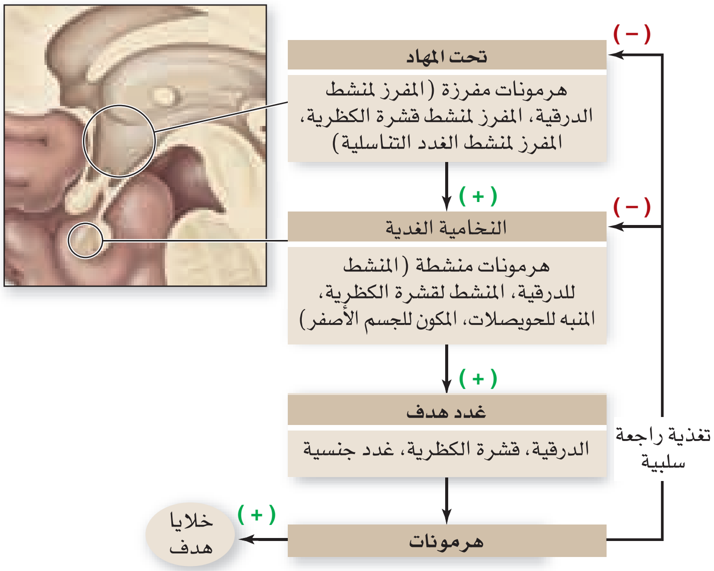
مثال على التغذية الراجعة السلبية: سيطرة الغدة الدرقية

لتوضيح مدى أهمية آلية التغذية الراجعة الخلفية، دعنا ننظر إلى السيطرة الهرمونية على الغدة الدرقية. يفرز تحت المهاد الهرمون المفرز لمنشط الدرقية في نظام تحت المهاد- النخامية البابي، الذي ينبه النخامية الأمامية لإفراز الهرمون المنبه للدرقية. يجعل الهرمون المنبه للدرقية الغدة الدرقية تفرز هرمون **ثيروكسين Thyroxine**. يؤثر ثيروكسين وهرمونات درقية أخرى في معدل الأيض، كما سنصف في الجزء الآتي.

يُعدّ تحت المهاد والنخامية الأمامية من بين الأعضاء الهدف الكثيرة لهرمون ثيروكسين، فهو يعمل على هذه الأعضاء لتثبيط إفراز الهرمون المفرز لمنشط الدرقية، والهرمون المنبه للدرقية منهما على التوالي. إن هذه التغذية الراجعة السلبية ضرورية للاتزان الداخلي؛ لأنها تحفظ مستوى ثيروكسين ثابتًا تقريبًا.

يحتوي هرمون ثيروكسين على عنصر اليود. ودون اليود، فإن الغدة الدرقية ليست قادرة على إنتاج ثيروكسين. فالأشخاص الذي يعيشون في مناطق فقيرة باليود (كالمروج الوسطى البعيدة عن السواحل) يفتقرون إلى كمية كافية من اليود لصناعة ثيروكسين. ولهذا، فإن تحت المهاد والنخامية الأمامية تستقبلان مقدارًا أقل من المعتاد من التغذية الراجعة السلبية. ينتج عن هذا التثبيط المتدني ارتفاع إفراز كل من الهرمون المفرز لمنشط الدرقية والهرمون المنبه للدرقية.

تنبه تراكيز مرتفعة من الهرمون المنبه للدرقية الغدة الدرقية، حيث تتضخم خلاياها في محاولة يائسة لصناعة المزيد من ثيروكسين، ولكنها لا تستطيع ذلك دون اليود. وتكون النتيجة تضخم الغدة الدرقية. وهي حالة تدعى الجويتر (الشكل



الشكل 46-9

التثبيط بالتغذية الراجعة السلبية. تُشكل الهرمونات المفرزة من بعض الغدد الصماء تغذية راجعة، تثبط إفراز هرمونات تحت المهاد المفرزة، والهرمونات المنشطة للنخامية الغدية.

الشكل 46–10

امرأة لديها جويتر. هذه الحالة سببها نقص اليود في الغذاء. نتيجة لذلك يقل إفراز ثيروكسين، ولهذا فسيكون هناك القليل من التثبيط بالتغذية الراجعة السلبية، للهرمون المنبه للدرقية. يُنبه إفراز الهرمون المنبه للدرقية بدوره الغدة الدرقية لتتضخم في محاولة منه لجعلها تنتج ثيروكسينًا إضافيًّا.

10-46). يمكن إنقاص حجم الجويتر بإضافة اليود إلى الغذاء، وفي معظم الأقطار يتم الحدّ من الجويتر من خلال إضافة اليود إلى ملح الطعام.

مثال على التغذية الراجعة الإيجابية: الإباضة

إن التغذية الراجعة الإيجابية في السيطرة على تحت المهاد والنخامية الأمامية عن طريق الغدد الهدف، غير شائعة؛ لأن التغذية الإيجابية تشكل ابتعادًا عن الاتزان الداخلي، فالتغذية الراجعة الإيجابية تُفاقم التغير، وتدفعه في اتجاه التغير نفسه. أحد الأمثلة هو السيطرة على **الإباضة Ovulation**، وهي التحرر الانفجاري للبيضة الناضجة (خلية البيضة) من المبيض.

بينما تقوم خلية البيضة بالنمو، تنتج خلايا الحويصلة المحيطة بها مستويات متزايدة من هرمون إستروجين الستيرويدي، ما يعطي ارتفاعًا مستمرًّا في تركيز إستروجين في الدم. عندما يصل مستوى إستروجين إلى قمة تركيزه، فإنه يعطي إشارة لتحت المهاد، مفادها أن خلية البيضة جاهزة للإباضة. لذا، فإن إستروجين يعطي تغذية راجعة إيجابية لتحت المهاد والنخامية، ما يعطي فيضًا من الهرمون المكون للجسم الأصفر المتحرر من النخامية الأمامية. يجعل هذا التدفق الكبير للهرمون المكون للجسم الأصفر خلايا الحوصلة تتمزق، وتحرر خلية البيضة نحو قناة البيض، حيث يمكن نظريًّا لها أن تُخصب. تتوقف عندئذٍ دورة التغذية الراجعة الإيجابية؛ لأن النسيج الذي يُنتج إستروجين، وهو حويصلات المبيض، تم تدميره بفعل فيض الهرمون المكون للجسم الأصفر، وسنناقش هذه العملية بتفصيل أكبر في الفصل الـ 52.

تعمل هرمونات النخامية الأمامية بصورة مباشرة أو غير مباشرة

في مطلع القرن العشرين، تطورت التقنيات التجريبية للإزالة الجراحية للغدة النخامية (عملية تدعى قَطْع النخامية *Hypophysectomy*). ففي الحيوانات التي قُطعت النخامية منها، يظهر عدد من أشكال القصور، بما في ذلك انخفاض النمو والتطور، وتدني الأيض وفشل التكاثر. وقد أعطت هذه التأثيرات القوية والمتباينة النخامية شهرة بأنها "الغدة السيدة". وبالفعل، يعود كثير من الآثار إلى كونها آثارًا مباشرة، تنتج من تنشيط هرمونات النخامية الأمامية لمستقبلات في أهداف غير غدية كالكبد، والعضلات، والعظام. لهذه الهرمونات تأثيرات غير مباشرة أيضًا، من خلال قدرتها على تنشيط غدد صماء أخرى كالدرقية والكظريتين والغدد التناسلية. ومن بين الهرمونات السبعة للنخامية الأمامية، يعمل هرمون النمو وبرولاكتين والمنبه للخلايا الصبغية بشكل رئيس من خلال آثار مباشرة، أما منشط قشرة الكظرية، ومنبه الدرقية، ومكون الجسم الأصفر، ومنبه الحويصلات، فلها غدد صماء، تعمل بوصفها هدفًا مستقلًّا لها.

آثار هرمون النمو

تتجلى أهمية النخامية الأمامية في حالة تدعى **العملقة Gigantism** تتصف بالنمو الزائد لكامل الجسم أو لأي من أجزائه. أطول إنسان جرى تسجيل حالته، وهو روبرت وادلو، كان يتصف بالعملقة (الشكل 46-11). ولد عام 1928، وبلغ طوله نحو 268 سنتمترًا ووزنه 220 كيلو جرامًا تقريبًا، وكان لا يزال ينمو قبل وفاته بسبب عدوى عند عمر 22 عامًا.

الشكل 46–11

عملاق آلتون. أخذت هذه الصورة لروبرت وادلو من آلتون، بالولايات المتحدة في عيد ميلاده الحادي والعشرين، وتبينه الصورة مع والديه وإخوته الأربعة. ولد بحجم طبيعي، ولكنه طور ورمًا في الغدة النخامية المفرزة لهرمون النمو عندما كان طفلًا، ولم يتوقف عن النمو خلال سني عمره الاثنتين والعشرين، حيث بلغ طوله نحو 268 سنتمترًا.

تعرف الآن أن العملقة تنتج بسبب فرط إفراز هرمون النمو في طفل ينمو. في المقابل، فإن نقص إفراز هرمون النمو في أثناء الطفولة ينتج عن **قزمية النخامية Pituitary dwarfism**، أو الفشل في تحقيق قامة طبيعية.

يحفز هرمون النمو بناء البروتين ونمو العضلات والأنسجة الضامة، ويشجع بصورة غير مباشرة استطالة العظام بتحفيزه لانقسام الخلايا في صفائح نمو الكراديس الغضروفية للعظام (الفصل الـ 47). لقد وجد الباحثون أن التنبيه لا يحدث بغياب بلازما الدم، ما يشير إلى أن هرمون النمو يجب أن يعمل بتناسق مع جزيء هرموني آخر، ليحدث آثاره في العظام. ونحن نعرف الآن أن هرمون النمو يحفِّز إنتاج عوامل نمو شبيهة بأنسولين، التي ينتجها الكبد والعظام استجابة للتنبيه عن طريق هرمون النمو. إن **عوامل النمو الشبيهة بأنسولين Insulin – like growth factors**، هي التي تحفز انقسام الخلايا في صفائح النمو الكردوسية، وهكذا تتم استطالة العظم.

وعلى الرغم من أن هرمون النمو يبدي آثاره الدرامية الأوضح في نمو الصغار، لكنه يعمل أيضًا في البالغين لتنظيم أيض البروتينات والدهون والكربوهيدرات. وقد تم تشخيص هرمون ببتيدي هو **غريلين Ghrelin** حديثًا الذي تفرزه المعدة بين الوجبات، ويعمل منبهًا قويًّا لإفراز هرمون النمو، ما يؤسس لعلاقة مهمة بين تناول الغذاء وإنتاج هرمون النمو.

ونظرًا لأن صفائح النمو الهيكلية في الإنسان تتحول من الغضروف إلى العظم عند البلوغ، فإن هرمون النمو لا يعود قادرًا على إحداث زيادة في طول البالغين. إن الإفراز المفرط لهرمون النمو في البالغين يُنتج نوعًا من العملقة يُدعى **تضخم النهايات Acromegaly** يتصف بتشوه الأنسجة الطرية والعظام، مثل بروز الفك، واستطالة الأصابع، وتثخن الجلد، وتراكيب الوجه. وقد أدت معرفتنا لتنظيم إفراز هرمون النمو إلى تطوير أدوية، يمكن أن تسيطر على إفرازه، مثلًا من خلال تحفيز المثبت الجسمي (سوماتوستاتين) أو من خلال محاكاة غريلين. لذا، فإن العملقة هي أقل شيوعًا بكثير هذه الأيام.

تنمو الحيوانات التي جرت هندستها وراثيًّا لكي تعبر عن نسخ إضافية من جين هرمون النمو إلى أحجام أضخم من الحجم الطبيعي (انظر الشكل 17-15)، ما يجعل التطبيقات الزراعية للتلاعب بهرمون النمو منطقة خصبة للاستقصاء. ومن بين آثاره الكثيرة، وجد أن هرمون النمو يزيد من إنتاج الحليب في الأبقار، ويشجع زيادة الوزن في الأبقار، وزيادة الطول في الأسماك، ولهذا فإن الآثار المحفزة للنمو لهرمون النمو يبدو أنه تم الحفاظ عليها في الفقريات.

هرمونات أخرى في النخامية الأمامية

يعمل هرمون البرولاكتين مثل هرمون النموّ على أعضاء ليست غددًا صماء. لكن أعماله، بالمقارنة مع هرمون النمو، تبدو شديدة التباين. فإضافة إلى تحفيز إنتاج الحليب في الثدييات، جرت الإشارة ضمنيًّا إلى برولاكتين، بأنه ينظم أنسجة مهمة في الطيور في التغذية، وحضانة الصغار مثل الحوصلة (التي تُنتج "حليب الحوصلة" وهو سائل مغذٍّ تتغذى عليه الصغار بعد أن تقذفه الأم نحو الفم) وبقعة الحضانة (منطقة وعائية في بطن الطيور تستخدم لتدفئة البيض في أثناء حضانته).

في البرمائيات، يشجع برولاكتين تحول السلمندرات من أشكال تعيش على اليابسة إلى بالغة تتكاثر في الماء.

ترتبط بهذه الأفعال التكاثرية قدرة برولاكتين على تحفيز السلوك المرتبط بذلك، مثل العناية الأبوية في الثدييات، وحضانة البيض في الطيور، والدافع للعودة للماء في البرمائيات.

لبرولاكتين أيضًا آثار مختلفة على توازن المواد الإلكترولايتية من خلال أعمال في كلية الثدييات، وخياشيم الأسماك، والغدد الملحية للطيور البحرية (سنصفها في الفصل الـ 50). يشير هذا التباين إلى أنه على الرغم من أن برولاكتين قد يكون له وظيفة قديمة في تنظيم حركة الماء، والأملاح عبر الأغشية، إلا أن أعماله قد تشعبت بظهور أنواع فقرية جديدة. ويدرس حقل الغدد **الصماء المقارن Comparative endocrinology** مسائل تتعلق بالهرمونات في الأنواع المختلفة بهدف فهم آليات تطور الهرمونات.

وبخلاف هرموني النمو وبرولاكتين، فإن هرمونات النخامية الغدية الأخرى، تعمل على عدد قليل نسبيًّا من الأهداف. فالهرمون المنبه للدرقية يحفز فقط الغدة الدرقية، ويحفز الهرمون المنشط لقشرة الكظرية قشرة الكظرية فقط (الجزء الخارجي من الغدتين الكظريتين)، وتعمل الهرمونات المنشطة للغدد التناسلية، أي المكونة للجسم الأصفر ومنبه الحويصلات، على الغدد التناسلية فقط (الخصي والمبايض). وعلى الرغم من أن المكون للجسم الأصفر ومنبه الحويصلات يعملان على الغدد التناسلية، إلا أن كلًّا منهما يستهدف خلايا مختلفة في الغدد التناسلية للإناث والذكور (انظر الفصل الـ 52). فهذه الهرمونات جميعها تتشاطر خاصية مشتركة هي تحفيز غدة صماء هدف.

هرمون النخامية الأخير، المنبه للخلايا الصبغية، ينظم نشاط الخلايا المحتوية على الصبغة التي تدعى **حوامل ميلانين Melanophores**، التي تحتوي **الصبغة السوداء ميلانين Melanin**. فعند الاستجابة للهرمون المنبه للخلايا الصبغية، تتوزع صبغة ميلانين خلال الخلايا، فيصبح لون الجلد أدكنَ في الزواحف والبرمائيات أو الأسماك. أما في الثدييات التي تفتقر إلى حوامل الصبغة، ولكن لها خلايا شبيهة تدعى **الخلايا الصبغية Melanocytes** فيستطيع الهرمون المنبه للخلايا الصبغية (والهرمون المنشط لقشرة الكظرية القريب من ناحية تركيبية) أن يجعل الشعر أدكنَ بزيادة تموضع ميلانين في ساق الشعرة المتطورة.

تحتوي النخامية الخلفية محاور تنشأ من عصبونات في تحت المهاد. تنتج هذه المحاور هرمونات عصبية تتحرر في الدورة الدموية في الفص العصبي. تسيطر هرمونات تحت المهاد على النخامية الأمامية بإنتاجها هرمونات مُفرزة وأخرى مثبطة للإفراز. عند الاستجابة، تفرز النخامية الأمامية سبعة هرمونات: أربعة منها تحفز غدد صماء هدف. يُسيطر على كل من تحت المهاد والنخامية الأمامية عن طريق هرمونات تنتج من الغدد الصماء التي حفزتها عن طريق التثبيط بالتغذية الراجعة السلبية.

4-46 الغدد الصماء المحيطية الرئيسة

على الرغم من أن النخامية تنتج تشكيلة مهمة من الهرمونات، إلا أن عددًا من الغدد الصماء توجد في مواقع أخرى. بعض هذه تسيطر عليه الهرمونات المنشطة التي تفرزها النخامية، لكن بعضها الآخر مستقل عن السيطرة النخامية. تتطور غدد صماء عدة من اشتقاقات من البلعوم الابتدائي، وهو القطعة الأمامية جدًا من القناة الهضمية (الفصل الـ 48). هذه الغدد التي تشمل الدرقية وجارات الدرقية تنتج هرمونات، تنظم عمليات ترتبط بتناول المواد الغذائية كالكربوهيدرات، والدهون، والبروتين، وأيض المعادن.

تنظم الغدة الدرقية الأيض القاعدي والتكوين الجنيني

تختلف **الغدة الدرقية Thyroid gland** في الشكل في الأنواع الفقرية المختلفة، ولكنها توجد دائمًا في منطقة العنق أمام القلب. يشبه شكلها في الإنسان ربطة العنق الفراشة، وتقع تحت تفاحة آدم في مقدمة العنق. تفرز الغدة الدرقية ثلاثة هرمونات: بشكل أساسي ثيروكسين، وكميات أقل من **ثلاثي يود الثايرونين Triiodothyronine** (ويدعيان معًا هرمونات الدرقية)، وكالسيتونين. وكما وصف سابقًا، فهرمونات الدرقية فريدة في أنها الجزيئات الوحيدة في الجسم المحتوية على اليود (يحتوي ثيروكسين أربع ذرات يود، ويحتوي ثلاثي يود الثايرونين ثلاثًا).

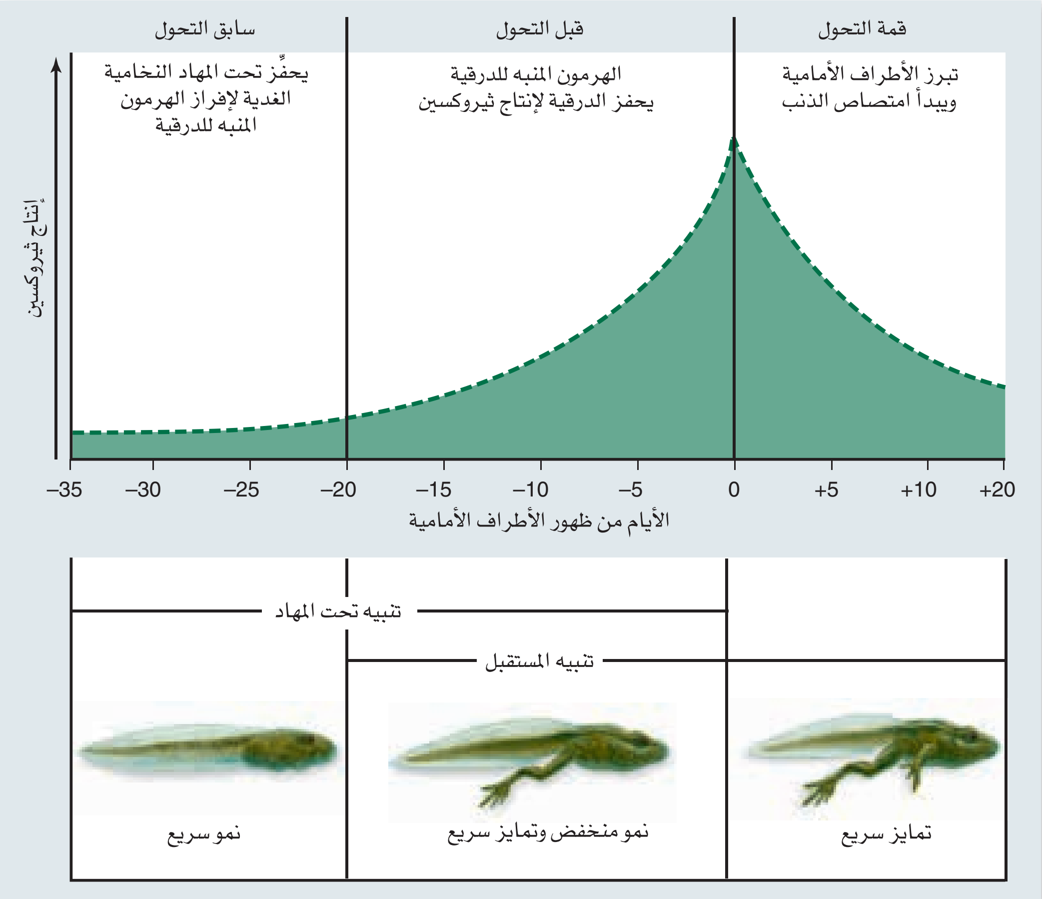
الاضطرابات المرتبطة بالدرقية

تعمل هرمونات الدرقية بالارتباط بمستقبلات نووية واقعة في معظم خلايا الجسم، فتؤثر في إنتاج عدد كبير من البروتينات الخلوية وتحفيزها. وقد أصبحت أهمية هرمونات الدرقية واضحة من دراسات على اضطرابات الدرقية في الإنسان. فالبالغ الذي لديه **نقص في إفراز الدرقية Hypothyroidism** له أيض متدنٍّ بسبب إنتاج القليل من ثيروكسين، بما في ذلك انخفاض القدرة على استخدام الكربوهيدرات والدهون. نتيجة لذلك، فإنه غالبًا ما يكون متعبًا، وزائد الوزن، ويشعر بالبرودة. إن نقص إفراز الدرقية يكون مثيرًا للقلق بشكل خاص في المواليد والأطفال؛ حيث يعيق النمو، وتطور الدماغ، والنضج التكاثري. ولحسن الحظ، وحيث إن هرمونات الدرقية جزيئات صغيرة وبسيطة، فإن الشخص الذي لديه نقص في إفراز الدرقية يستطيع تناول ثيروكسين أقراصًا عن طريق الفم.

في المقابل، فإن الأشخاص الذين لديهم **إفرط في إفراز الدرقية Hyperthyroidism** يظهرون الأعراض المعاكسة: فقد للوزن، وعصبية، وأيض عالٍ، وزيادة الحرارة بسبب زيادة إنتاج ثيروكسين. وهناك أدوية تمنع بناء الهرمونات في الغدة الدرقية، ويمكن في بعض الحالات إزالة أجزاء من الغدة الدرقية جراحيًّا.

أعمال هرمونات الدرقية

تنظم هرمونات الدرقية الأنزيمات التي تسيطر على أيض الكربوهيدات والدهون في معظم الخلايا، فتسمح بالاستخدام الأمثل لمواد الوقود هذه للحفاظ على معدل الأيض القاعدي في الجسم. تعمل هرمونات الدرقية غالبًا بتعاون وبتناسق مع هرمونات أخرى، فتشجع نشاط هرمون النمو، وإبينفرين، وستيرويدات التكاثر. تعمل هرمونات الدرقية من خلال هذه الأعمال، لتضمن توافر الطاقة الخلوية المناسبة لدعم الأنشطة التي تتطلب الأيض.



الشكل 46–12

يحفز ثيروكسين التحول في البرمائيات. في المرحلة السابقة للتحول في أبي ذنيبة، يحفِّز تحت المهاد النخامية الأمامية لإفراز الهرمون المنبه للدرقية. ويحفِّز الهرمون المنبه للدرقية الغدة الدرقية لإفراز ثيروكسين. يرتبط ثيروكسين بمستقبلات ليبدأ تغيرات في التعبير عن الجينات الضرورية للتحول. وعندما يتقدم التحول يصل ثيروكسين إلى مستواه الأقصى، حيث تبدأ الأطراف الأمامية في التشكل والذنب في الاضمحلال.

في الإنسان، حيث يكون معدل الأيض مرتفعًا نسبيًّا كل الوقت، يكون تركيز هرمونات الدرقية في الدم مرتفعًا بشكل ثابت. في المقابل، في الزواحف، والثدييات، والأسماك التي تمر بدورات نشاط فصلية، يرتفع تركيز هرمونات الدرقية في أثناء فترات النشاط الأيضي (كالنمو، والتطور التكاثري، والهجرة، والتكاثر)، وينقص في أثناء فترات عدم النشاط في الأشهر الباردة.

بعض التأثيرات الدرامية المهمة لهرمونات الدرقية، تلاحظ في تنظيم النمو والتكويني الجنيني. ففي أثناء نمو الإنسان الجنيني مثلًا، تشجع هرمونات الدرقية نمو العصبونات، وتنبه نضج الجهاز العصبي المركزي. فالأطفال المولودون ولديهم نقص في إفراز الدرقية يكون نموهم معاقًا، ويعانون إعاقة عقلية حادة، وهي حالة تدعى الفدامة *Cretinism*، إن التشخيص المبكر عن طريق قياس مستوى هرمونات الدرقية، يسمح بمعالجة هذه الحالة بإعطاء هرمونات الدرقية.

تبدو أوضح أعراض لأهمية هرمونات الدرقية في التكويني الجنيني في البرمائيات. فهرمونات الدرقية توجه تحول أبي ذنيبة إلى ضفدع بالغ، وهي عملية تتطلب تحول يرقة مائية متغذية بالنباتات إلى صغير، يعيش على اليابسة، ويتغذى باللحوم (الشكل 46-12). فإذا أزيلت الغدة الدرقية من أبي ذنيبة فلن يتحول إلى ضفدع بالغ، وبالعكس إذا غُذي أبو ذنيبة غير ناضج قطعًا من الغدة الدرقية فإنه سيدخل في تحول قبل الأوان، ويصبح ضفدعًا صغير الحجم. يوضح هذا الأمر الأعمال القوية لهرمونات الدرقية التي تنجزها بتنظيم التعبير عن جينات متعددة.

تنظم عدة هرمونات اتزان الكالسيوم الداخلي

يُعدّ الكالسيوم مكونًا حيويًّا في جسم الفقريات؛ لأنه مكون تركيبي للعظام، ولدوره في العمليات التي تتوسطها الأيونات مثل انقباض العضلات، والغدد التي تنظم الكالسيوم تشمل الدرقية، وجارات الدرقية التي تُيسر آثار فيتامين D أعمالها.

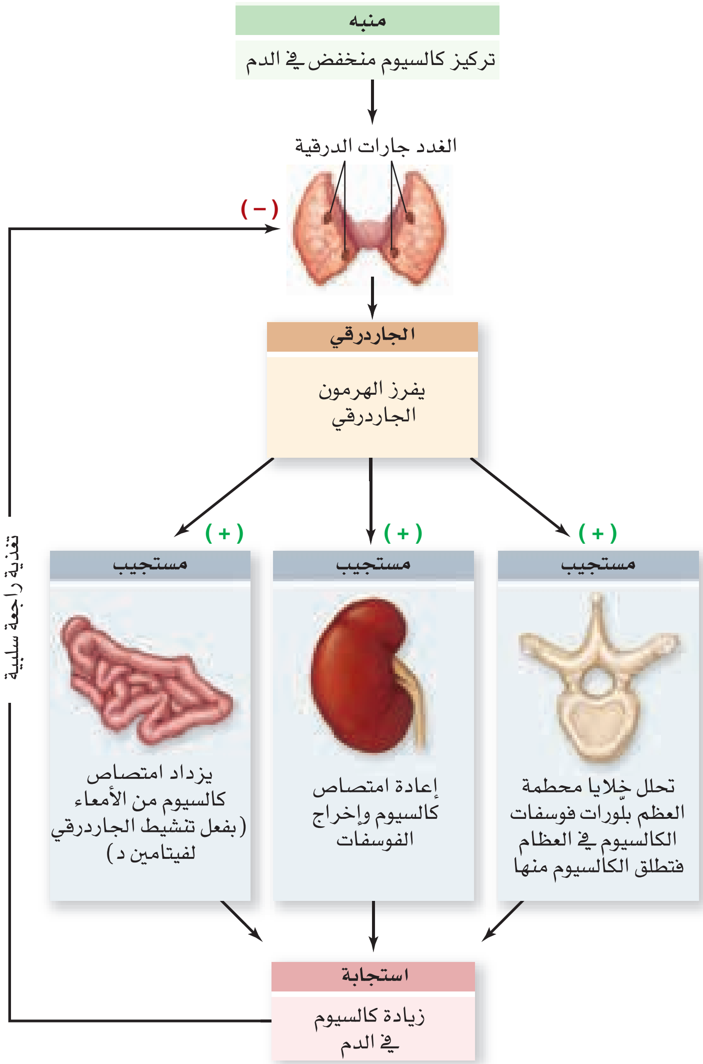
إفراز كالسيتونين من الدرقية

إضافة إلى هرمونات الدرقية، تفرز الدرقية أيضًا **كالسيتونين Calcitonin**، وهو هرمون ببتيدي يؤدي دورًا في الحفاظ على مستوى مناسب من الكالسيوم في الدم. فعندما يرتفع تركيز كالسيوم في الدم كثيرًا يحفز كالسيتونين تناول الكالسيوم في العظام، ولهذا فإنه يقلل مستواه في الدم. وعلى الرغم من أن كالسيتونين قد يكون مهمًّا في فيزيولوجيا بعض الفقريات، إلاّ أنه يبدو أقل أهمية في التنظيم اليومي لمستويات الكالسيوم في الإنسان البالغ. ومع ذلك، فإنه يؤدي دورًا مهمًّا في تشكيل العظام في الأطفال، حيث يكون النمو سريعًا.

الهرمون الجاردرقي *Parathyroid hormone*

الغدد جارات الدرقية هي 4 غدد صغيرة تتعلق بالدرقية، وبسبب صغر حجمها، فقد أهملها الباحثون تمامًا حتى القرن العشرين. وقد جاءت أولى الاقتراحات بأن لهذه الأعضاء وظيفة غدية صماء من تجارب على الكلاب: فإذا أزيلت الغدد جارات الدرقية، فإن تركيز الكالسيوم في دم الكلاب ينخفض إلى أقل من نصف القيمة الطبيعية. ويعود تركيز الكالسيوم إلى وضعه الطبيعي عند حقن مستخلص جارات الدرقية ثانية. ولكن إذا حقن الكثير من المستخلص، فإن تركيز الكالسيوم يرتفع كثيرًا فوق المعدل الطبيعي، في حين تبدأ بلّورات فوسفات الكالسيوم في العظام في الذوبان. لذا كان واضحًا أن جارات الدرقية تنتج هرمونًا يحفز تحرر الكالسيوم من العظام.

الهرمون الذي تنتجه جارات الدرقية هو ببتيد يدعى **الهرمون الجاردرقي Parathyroid hormone**. يُبنى الجاردرقي ويتم تحريره، استجابة لانخفاض مستوى الكالسيوم في الدم. هذا الانخفاض لا يسمح له بالاستمرار دون تصحيح؛ لأن هبوطًا واضحًا في مستوى الكالسيوم في الدم يسبب تشنجات عضلية حادة. إن معدلًا طبيعيًّا من الكالسيوم في الدم مهم لعمل العضلات بما في ذلك القلب، وإنه مهم لعمل الأجهزة العصبية والغدد الصماء بشكل صحيح. يحفز الجاردرقي خلايا محطمة العظم (خلايا في العظم) لتحلل بلّورات فوسفات الكالسيوم في المادة البينية للعظم، ويحرر كالسيوم الدم (الشكل 46-13). يحفز الجاردرقي كذلك الكلى لإعادة امتصاص كالسيوم البول، ويقود إلى تنشيط فيتامين د المطلوب لامتصاص كالسيوم الطعام في الأمعاء.



الشكل 46-13

تنظيم مستوى كالسيوم الدم عن طريق الهرمون الجاردرقي. عندما يكون الكالسيوم في الدم منخفضًا يُفرَز الجاردرقي من قبل الغدد جارات الدرقية. ينبه الجاردرقي إذابة العظم وإعادة امتصاص الكالسيوم عن طريق الكلية. يشجع الجاردرقي بصورة غير مباشرة امتصاص الأمعاء للكالسيوم عن طريق تنبيه إنتاج الشكل النشط من فيتامين د.

فيتامين د *Vitamin D*

يُنتَج فيتامين د في الجلد من مشتق من الكوليسترول، استجابة للضوء فوق البنفسجي، وهو يدعى فيتامينًا أساسيًّا؛ لأنه في المناطق المعتدلة من العالم يحتاج المرء إلى مصدر غذائي لمساندة الكميات التي تنتج في الجلد. (في المناطق الاستوائية، يحصل الناس عادة على كمية كافية من ضوء الشمس لإنتاج فيتامين د بشكل مناسب). إن فيتامين د الذي يصل إلى الدم من الجلد هو في الواقع شكل غير نشط من الهرمون، ولكي يصبح نشطًا، فإن الجزيء يجب أن يحصل على مجموعتي هيدروكسيل (OH—) تضاف إحدى هاتين عن طريق أنزيم في الكبد، في حين تضاف الأخرى عن طريق أنزيم في الكلية.

يُحفَّز الأنزيم المطلوب لهذه الخطوة الأخيرة عن طريق الهرمون الجار درقي، وبهذا يُنتج الشكل النشط من فيتامين د المعروف باسم 1.25- ثنائي هيدروكسي فيتامين د. يحفِّز هذا الهرمون امتصاص الأمعاء للكالسيوم، وبهذا يساعد على رفع مستويات كالسيوم الدم، بحيث يبقى العظم محتويًا كمية كافية من المعادن. لهذا، فإن وجبة فقيرة بفيتامين د قد تقود إلى تكوين رديء للعظام، وهي حالة تدعى الكساح. ولضمان الحصول على كميات مناسبة من هذا الهرمون الأساسي، فإن فيتامين د يضاف الآن إلى الحليب المنتج تجاريًّا في الولايات المتحدة وفي أقطار أخرى. وهذه بالتأكيد طريقة تشكل بديلًا أفضل من الطريقة السابقة التي كان يحقن بها فيتامين د على هيئة جرعة غير مستساغة من زيت كبد سمك القد.

تفرز الغدة الكظرية كاتيكولأمينات وهرمونات ستيرويدية

تقع **الغدتان الكظريتان Adrenal glands** فوق الكليتين (الشكل 46-14). تتكون كل غدة من جزء داخلي هو نخاع الكظرية، وطبقة خارجية هي قشرة الكظرية.

نخاع الكظرية *Adrenal medulla*

يستقبل نخاع الكظرية إشارات عصبية واردة من محاور للقسم الودي للجهاز العصبي الذاتي، ويفرز الكاتيكولأمينات **إبينفرين Epinephrine ونورإبينفرين Norepinephrine** استجابة للتنبيه من هذه المحاور. يطلِق عمل هذه الهرمونات استجابة "إنذارًا بالخطر" شبيهة بتلك التي يطلقها القسم الودي، فيساعد على تحفيز الجسم لأقصى جهد ممكن. ومن بين تأثيرات هذه الهرمونات، زيادة نبض القلب، وزيادة ضغط الدم وانبساط القصبات الهوائية، ورفع مستوى جلوكوز الدم، وانخفاض تدفق الدم نحو الجلد والأعضاء الهضمية وزيادة تدفق الدم في القلب والعضلات. إن أفعال إبينفرين الذي يتحرر بوصفه هرمونًا تكمل وتساند تلك النواقل العصبية التي تتحرر من الجهاز العصبي الودي.

قشرة الكظرية *Adrenal cortex*

هرمونات قشرة الكظرية كلها ستيرويدات، ويشار إليها معًا على أنها **ستيرويدات قشرية Corticosteroids**. فكورتيزول (ويدعى أيضًا هيدروكورتيزون) والستيرويدات القريبة له تفرزها قشرة الكظرية، وتعمل على خلايا مختلفة في الجسم للحفاظ على اتزان جلوكوز. يشار إلى هذه الهرمونات في الثدييات، بأنها ستيرويدات قشرية سكرية، وينظِّم إفرازها بشكل أساسي عن طريق هرمون منشط قشرة الكظرية المفرز من النخامية الأمامية. تنبه الستيرويدات القشرية السكرية تحطيم بروتين العضلات إلى أحماض أمينية، حيث تحمل بالدم إلى الكبد. وتنبه الكبد لإنتاج أنزيمات مطلوبة لبناء جلوكوز جديد، بحيث تحول الأحماض الأمينية إلى جلوكوز. إن بناء الجلوكوز من البروتين هو مهم بشكل خاص في أثناء فترات الصوم الطويلة أو عند التمرين، حيث قد ينخفض مستوى جلوكوز الدم إلى مستويات متدنية خطيرة.

وبينما نجد أن الستيرويدات القشرية السكرية مهمة في التنظيم اليومي للجلوكوز والبروتينات، فإنها كما هي هرمونات نخاع الكظرية، تُفرَز بكميات كبيرة استجابة للكرْب. ولقد اقترح أنه في أثناء الكرْب، فإنها تحفز إنتاج جلوكوز على حساب بناء البروتينات والدهون.

إضافة إلى تنظيم أيض الجلوكوز، تحور الستيرويدات القشرية السكرية بعض جوانب الاستجابة المناعية. ولا تزال الأهمية الفيزيولوجية لهذا العمل غير واضحة تمامًا، وهي تظهر فقط تحت ظروف يحافَظ فيها على مستويات مرتفعة من الستيرويدات القشرية السكرية فترات طويلة من الوقت (أي الكرْب طويل الأمد). تعطى الستيرويدات القشرية السكرية طبيًّا لتثبيط جهاز المناعة في أشخاص ذوي اضطرابات مناعية مثل التهاب المفاصل الرماتيزمي، ولمنع جهاز المناعة من رفض الأعضاء المزروعة. وتُعدّ بعض مشتقات كورتيزول، مثل بردنيسولون، ذات استخدام طبي واسع بوصفها عوامل مضادة للالتهاب.

يصنّف ألدوستيرون، وهو الستيرويد القشري الرئيس الآخر، على أنه ستيرويد قشري معدني؛ لأنه يساعد على تنظيم توازن المعادن. يُحفَّز إفراز ألدوستيرون من قشرة الكظرية عن طريق أنجيوتنسين II، وهو ناتج لنظام رنين – أنجيوتنسين الموصوف في (الفصل الـ 50)، إضافة إلى التركيز المرتفع من بوتاسيوم (K^+). يُحفز أنجيوتنسين II إفراز ألدوستيرون عندما ينخفض ضغط الدم.

الفعل الأساسي لألدوستيرون هو تحفيز الكلى على إعادة امتصاص Na^+ من البول (ينخفض مستوى Na^+ في الدم إذا لم تتم إعادة امتصاصه من البول). إن الصوديوم هو المذاب خارج الخلوي الرئيس، وهو مطلوب للحفاظ على حجم الدم الطبيعي وضغطه، إضافة إلى توليد جهود الفعل في العصبونات والعضلات. ودون ألدوستيرون، سوف تفقد الكلى كميات زائدة من صوديوم الدم في البول.

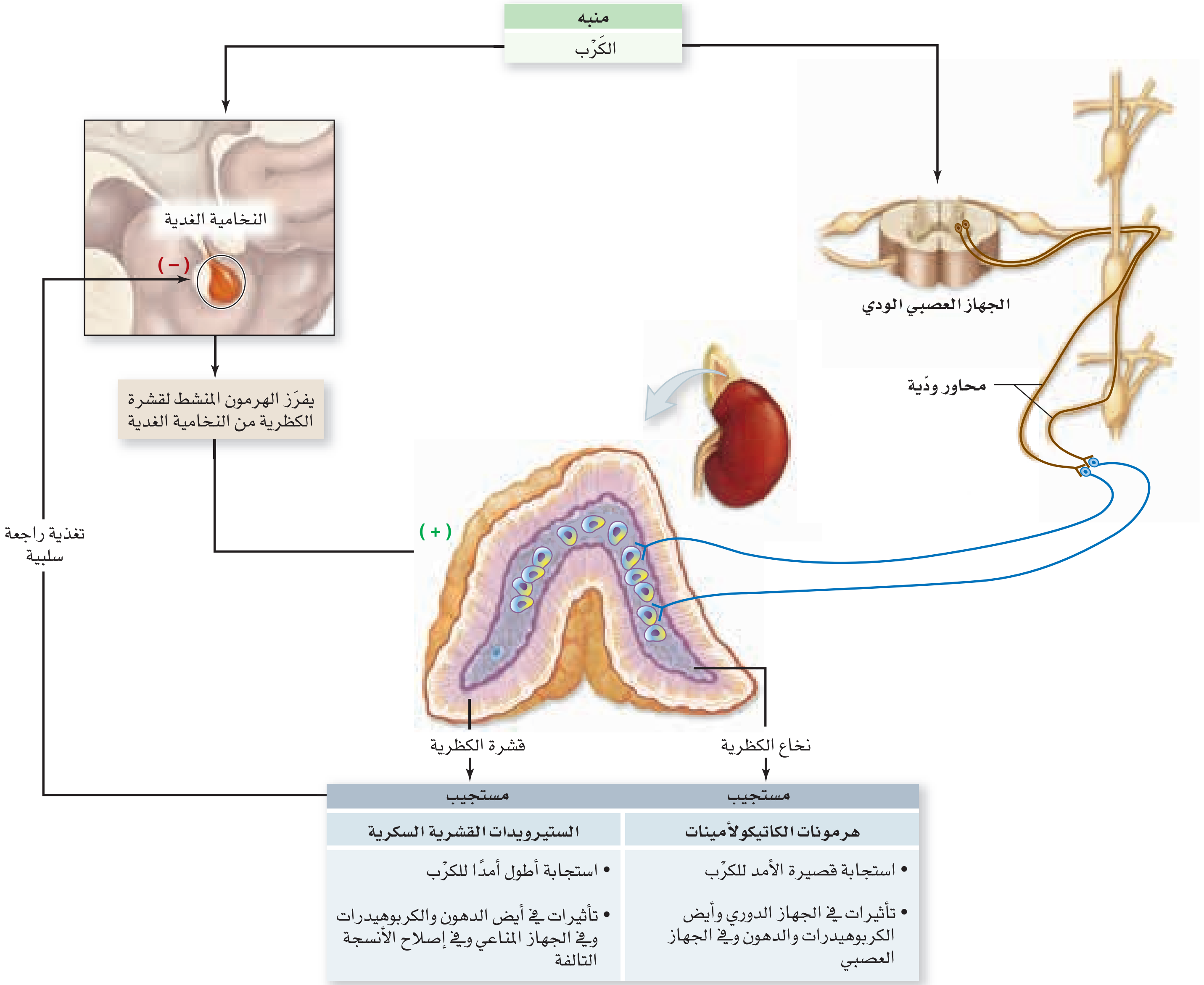
إن إعادة امتصاص Na^+ التي يُحفزها ألدوستيرون تسبب كذلك إخراج الكلية للبوتاسيوم في البول. ولهذا، فإن ألدوستيرون يمنع تراكم K^+ في الدم، وهو أمر قد يقود إلى اضطراب وظيفة الإشارات الكهربائية في الأعصاب والعضلات. وبسبب هذه الوظائف الأساسية التي ينجزها ألدوستيرون، فإن إزالة الغدد الكظرية أو حدوث أمراض تمنع إفراز ألدوستيرون، تُعدّ قاتلة ما لم تتم المعالجة الهرمونية.

هرموناتُ البنكرياس مُنظِّماتُ رئيسة لأيض الكربوهيدرات

يقع البنكرياس مجاورًا للمعدة، وهو موصول بالاثني عشر العائد للأمعاء الدقيقة عن طريق قناة بنكرياسية. وهو يفرز أيونات البيكربونات، وتشكيلة من الأنزيمات الهاضمة في الأمعاء الدقيقة خلال هذه القناة (الفصل الـ 48). وقد اعتبر البنكرياس مدة طويلة غدة خارجية الإفراز بشكل مطلق.

الأنسولين *Insulin*

عام 1869، وصف طالب طب ألماني اسمه بول لانجرهانز تجمعات غير عادية من خلايا مبعثرة في البنكرياس؛ وقد سميت هذه التجمعات لاحقًا جُزيرات لانجرهانز. وقد لاحظ العاملون في المختبرات لاحقًا أن الإزالة الجراحية للبنكرياس تدفع إلى ظهور الجلوكوز في البول، وهي علامة مهمة على مرض السكري. لقد قاد هذا إلى اكتشاف أن البنكرياس، وجُزيرات لانجرهانز على وجه التحديد، تُنتج هرمونًا يمنع هذا المرض. هذا الهرمون هو الأنسولين الذي تفرزه خلايا بيتا في هذه الجُزيرات. لم يتم عزل أنسولين إلا عام 1922 عندما نجح كل من بانتج وبَسْت في ذلك، حيث فشل الآخرون. ففي 11 يناير من عام 1922، حقنا مستخلصًا منقى من بنكرياس الأبقار في طفل مصاب بالسكري عمره 13 عامًا كان وزنه قد نقص حتى 30 كيلوجرامًا، ولم يكن متوقعًا له أن يعيش. بتلك الحقنة الوحيدة، انخفض معدل جلوكوز في دم الصبي بمقدار 25%، وعندما استخدم مستخلص أكثر قوة، انخفض المعدل إلى المستوى الطبيعي. وهكذا، فقد حقق الأطباء أول حالة للعلاج الناجح بأنسولين.

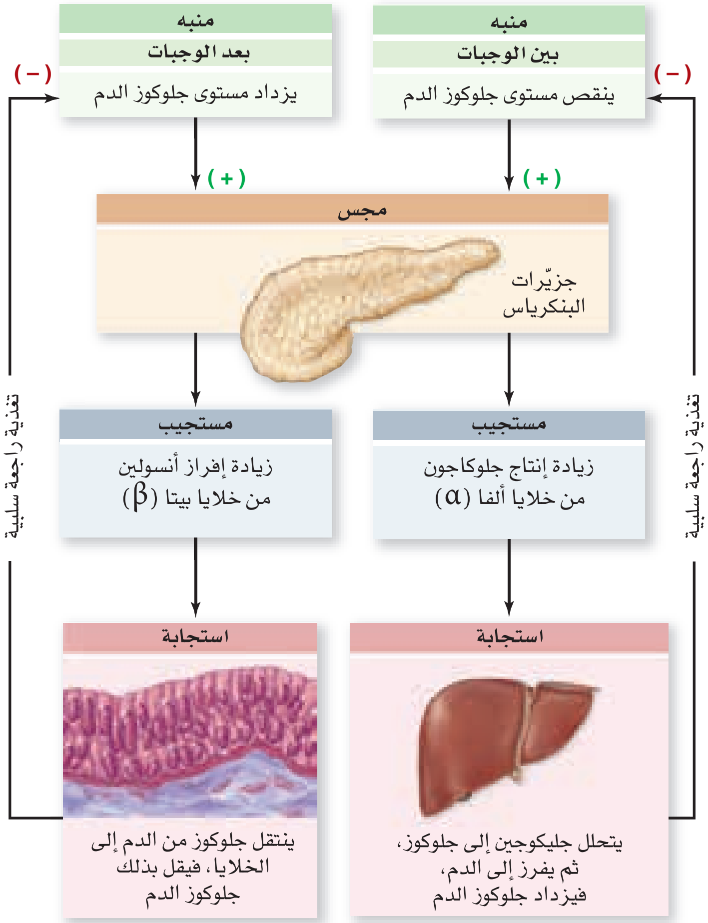


الشكل 46–14

الغدتان الكظريتان. يُنتِج نخاع الكظرية الكاتيكولأمينات إبينفرين ونورإبينفرين، ما يبدأ الاستجابة لِلكَرْب الآني. وتنتج قشرة الكظرية هرمونات ستيرويدية من ضمنها الستيرويد القشري السكري كورتيزول. عند الاستجابة للكرْب، يزيد إفراز كورتيزول من إنتاج جلوكوز، وينبه الاستجابة المناعية.

جلوكاجون *Glucagon*

تُنتج جزيرات لا نجرهانز هرمونًا آخر؛ فخلايا ألفا في الجزيرات تفرز جلوكاجون الذي يعمل بشكل مضاد لأنسولين (الشكل 46-15). فعندما يتناول المرء الكربوهيدرات، يرتفع تركيز الجلوكوز في الدم. يحفز جلوكوز الدم هذا مباشرة إفراز أنسولين من خلايا بيتا، ويثبط إفراز جلوكاجون من خلايا ألفا. يحفز أنسولين



الشكل 46–15

الأفعال المتضادة لأنسولين وجلوكاجون على جلوكوز الدم. ينبه أنسولين تناول الخلايا لجلوكوز الدم في العضلات الهيكلية، والخلايا الدهنية، والكبد بعد الوجبات. وينبه جلوكاجون تحلل جليكوجين الكبد بين الوجبات، بحيث تستطيع الكبد أن تفرز جلوكوز في الدم. تساعد التأثيرات المتضادة هذه في الحفاظ على اتزان تركيز جلوكوز الدم.

في الفصل الـ 52 بالتفصيل). يشكل إستروجين وبروجسترون ستيرويدات تناول الخلايا للجلوكوز في الكبد، والعضلات، والخلايا الدهنية. وإنه يحفز أيضًا خزن جلوكوز على هيئة جليكوجين في الكبد والعضلات، أو كدهن في الخلايا الدهنية. أما بين الوجبات، وعندما ينخفض تركيز جلوكوز الدم، فإن إفراز أنسولين ينخفض، ويزداد إفراز جلوكاجون. يشجع جلوكاجون تحلل جليكوجين المخزون في الكبد والدهن في النسيج الدهني. نتيجة لذلك، يتحرر جلوكوز والأحماض الدهنية في الدم، ويمكن للخلايا أن تتناولها، وتستخدمها بوصفها مصادر للطاقة.

معالجة السكري

على الرغم من أن كثيرًا من الهرمونات (هرمون النمو والستيرويدات القشرية السكرية وجلوكاجون مثلًا) تحبذ تحريك الجلوكوز خارج الخلايا، فإن الأنسولين هو الهرمون الوحيد الذي يشجع حركة الجلوكوز من الدم إلى الخلايا. لذا، فإن حدوث اضطراب في إشارة أنسولين الكيميائية يمكن أن يقود إلى عواقب خطيرة، فالأشخاص الذين لديهم النوع الأول، أو المعتمد على أنسولين، من السكري يفتقرون إلى خلايا بيتا المفرزة لأنسولين؛ لذا لا ينتجون الأنسولين. وتتكون معالجة هؤلاء المرضى من حُقن أنسولين (وحيث إن أنسولين هو هرمون ببتيدي، فإنه سوف يهضم، إذا تم تناوله عن طريق الفم، ولهذا يجب أن يحقن في الدم حقنًا).

في الماضي، لم يكن متوافرًا إلا الأنسولين المستخلص من بنكرياس الأبقار، أو الأبقار، أما الآن، فإن الأشخاص المعتمدين على أنسولين يستطيعون حقن أنفسهم بأنسولين الإنسان المنتج من قبل بكتيريا مهندسة وراثيًا. ويحمل البحث النشط في الوقت الحاضر حول إمكانية زراعة جزيرات لانجرهانز أملًا كبيرًا في معالجة دائمة لهؤلاء المرضى.

إن معظم مرضى السكري مع ذلك هم من النوع الثاني، أو السكري غير المعتمد على أنسولين. هؤلاء عادة لديهم معدل طبيعي أو فوق الطبيعي من الأنسولين في دمائهم، لكن خلاياهم لها حساسية منخفضة لأنسولين. قد لا يتطلب هؤلاء الأشخاص حقن أنسولين، وهم يستطيعون السيطرة على السكري من خلال الحمية الغذائية والتمرين. ويعتقد أن أكثر من 90% من حالات السكري في الولايات المتحدة هي من النوع الثاني، ويوجد حول العالم على الأقل 171 مليون شخص يعانون السكري، هذا الرقم مرشح للزيادة. إن النوع الثاني من السكري شائع بصورة خاصة في الأقطار المتقدمة، ولقد اقترح أن هناك علاقة بين السكري من النوع الثاني والبدانة.

تنظم هرمونات من غدد صماء محيطية عمليات مختلفة. فهرمونات الدرقية والستيرويدات القشرية السكرية من الكظرية، وهرمونات البنكرياس تنظم أيض الكربوهيدرات، والدهون، والبروتين. أيض المعادن، بما في ذلك معدل كالسيوم وصوديوم وبوتاسيوم في الدم ينظمها كالسيتونين، والهرمون الجاردرقي، وفيتامين د والستيرويدات القشرية المعدنية. إبينفرين ونورإبينفرين من نخاع الكظرية، والستيرويدات القشرية السكرية تتحرر في أثناء الكرْب لتحريك المواد الغذائية لأجل البقاء.

5-46 هرمونات أخرى وآثارها

تُنظَّم تشكيلة كبيرة من عمليات الفقريات واللافقريات عن طريق هرمونات ورسل كيميائية أخرى. وفي هذا الجزء سنراجع تلك العمليات الأكثر أهمية.

تنظم هرمونات الجنس الستيرويدية التطور التكاثري

إن المبايض والخصي في الفقريات هي غدد صماء مهمة تنتج هرمونات جنس ستيرويدية، بما في ذلك إستروجين، وبروجستيرون، وتستوستيرون (سنصفها الجنس الرئيسة في "الإناث"، في حين يشكل تستوستيرون، ومشتقاته المباشرة ستيرويدات الجنس الرئيسة في "الذكور" أو ما يدعى الأندروجينات. مع ذلك، يمكن أن يوجد كلا النوعين من الهرمونات في كلا الجنسين. يُعدّ إنتاج تستوستيرون في جنين الذكر مهمًا لتطور أعضاء الجنس الذكرية في أثناء التكوين الجنيني.

وفي الثدييات، تكون ستيرويدات الجنس مسؤولة عن تطور الصفات الجنسية الثانوية عند البلوغ. تشمل هذه الصفات الثدي في الإناث، والشعر وزيادة كتلة

العضلات في الذكور. وبسبب هذا الأثر الأخير، فقد أساء بعض الرياضيين استعمال الأندروجينات لزيادة كتلة عضلاتهم. إن استخدام الستيرويدات لهذا الغرض تحاسب عليه جميع المُنظّمات الرياضية الرئيسة، وقد يسبب اضطرابات في الكبد، إضافة إلى عدد من الأعراض الجانبية الخطيرة الأخرى.

في الإناث، تُعدّ ستيرويدات الجنس مهمة بشكل خاص لتنظيم الدورة الجنسية. فإستروجين وبروجستيرون اللذان تنتجهما المبايض مُنظِّمان حرجان للدورة الشهرية والدورة المبيضية. في أثناء الحمل يحافظ إنتاج بروجستيرون في المشيمة على بطانة الرحم، ما يحمي الجنين قيد التطور، ويغذيه.

ميلاتونين ضروري جدًا للدورات الإيقاعية

إحدى الغدد الصماء الرئيسة هي **الغدة الصنوبرية Pineal gland** الواقعة في سقف البطين الثالث للدماغ في معظم الفقريات (انظر الشكل 44-22). يقارب حجمها حبة البازيلاء، ويشبه شكلها مخروط الصنوبر الذي اقتبست منه اسمها.

تطورت الغدة الصنوبرية من عين وسطية حساسة للضوء (تدعى أحيانًا "العين الثالثة" على الرغم من أنها لا تشكل صورًا) موجودة أعلى الجمجمة في الفقريات الابتدائية. لا تزال هذه العين الصنوبرية موجودة في الأسماك الابتدائية (دائرية الفم) وبعض الزواحف الحديثة. في الفقريات الأخرى، دُفعت الغدة الصنوبرية عميقًا في الدماغ، وهي تعمل بوصفها غدة صماء بإفرازها هرمون ميلاتونين.

سمّي ميلاتونين هكذا لقدرته على إحداث شحوب في جلد الفقريات الدنيا بتقليله انتشار حبيبات ميلانين. ونحن نعرف الآن أنه يعمل بوصفه إشارة توقيت مهمة ينقلها الدم. يزداد تركيز ميلاتونين في الدم في أثناء الظلام، وينخفض في أثناء النهار.

يُنظَّم إفراز ميلاتونين عن طريق نشاط النواة فوق التصالبية لتحت المهاد. تعمل النواة على أنها الساعة البيولوجية الرئيسة في الفقريات التي تنسق، وتضبط عمليات الجسم المختلفة للإيقاع اليومي – الإيقاع الذي يتكرر مرة كل 24 ساعة. فمن خلال التنظيم الذي تحدثه النواة فوق التصالبية ينشط إفراز ميلاتونين من الغدة الصنوبرية في الظلام.

تُنظِّم الدورة اليومية لتحرر ميلاتونين دورات النوم والاستيقاظ ودرجة حرارة الجسم. إن اضطراب هذه الدورات، كما قد يحدث عند الانتقال بالطائرة من الشرق إلى الغرب أو العكس (تلكؤ الطائرة النفاثة)، أو في أثناء مناوبات العمل الليلية، يمكن تخفيف آثاره بإعطاء ميلاتونين. يساعد ميلاتونين أيضًا على تنظيم الدورات التكاثرية في بعض أنواع الهرمونات التي تتميز بوجود فصول تكاثر محددة.

بعض الهرمونات لا تنتجها غدد صماء

تُفرز مجموعة من الهرمونات عن طريق أعضاء لا تُعدّ غددًا صماء بشكل حصري. فالغدة الزعترية هي موقع إنتاج خلايا T في كثير من الفقريات، ومكان نضج خلايا T في الثدييات. وتفرز عددًا من الهرمونات تعمل على تنظيم جهاز المناعة.

يفرز الأذين الأيمن في القلب الهرمون الأذيني المدر للصوديوم *Atrial natriuretic hormone* الذي ينبه الكلى لإخراج الملح والماء في البول. ويعمل هذا الهرمون بصورة معاكسة لألدوستيرون الذي يسبب الاحتفاظ بالملح والماء.

تُفرز الكلى هرمون إريثروبوييتين *Erythropoietin*، وهو الهرمون الذي يحفز نخاع العظم على إنتاج خلايا الدم الحمراء. هناك أعضاء أخرى كالكبد، والمعدة، والأمعاء الدقيقة تفرز هرمونات، وقد أشرنا سابقًا إلى أن الجلد يفرز فيتامين د.

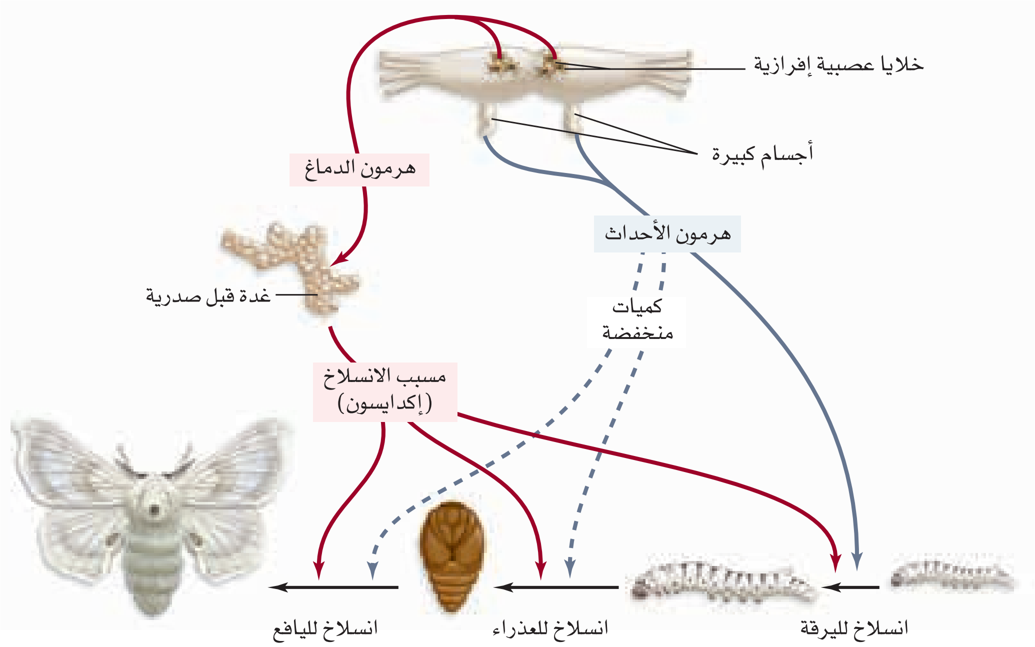
هرمونات الحشرات تنظم الانسلاخ والتحول

تُنتج معظم مجموعات اللافقريات هرمونات أيضًا، وهذه الهرمونات تسيطر على التكاثر، والنمو، وتغير اللون. أحد الآثار الدرامية للهرمونات في الحشرات شبيه بالدور الذي تؤديه هرمونات الدرقية في تحول البرمائيات، فبينما تنمو الحشرات في أثناء التطور بعد الجنيني، فإن هيكلها الخارجي المتصلب لا يتوسع.

وللتغلب على هذه المشكلة تمر الحشرات بسلسلة من **الانسلاخات Molts**، يتم فيها التخلص من الهيكل الخارجي القديم (الشكل 46-16)، ويفرز هيكلًا جديدًا أكثر اتساعًا. في بعض الحشرات تمر الحشرة الصغيرة العمر، أو اليرقة بتحول جذري إلى مرحلة البالغ خلال انسلاخ واحد، وتدعى هذه العملية **التحول البعدي Metamorphosis**

الشكل 46-16

الحشرة القشرية في أثناء الانسلاخ. تخرج هذه الحشرة البالغة من جُليدها القديم. الانسلاخ عملية تقع تحت السيطرة الهرمونية.



الشكل 46-17

السيطرة الهرمونية على التحول في عث دودة الحرير *Bombyx mori*. هرمون الانسلاخ، إكدايسون، هو المسيطر في أثناء حدوث الانسلاخ. ينبه هرمون الدماغ الغدة قبل الصدرية لإنتاج الهرمون المسبب للانسلاخ. يقرر هرمون الأحداث نتيجة أي انسلاخ. ينتج هرمون الأحداث من أجسام قرب الدماغ تدعى الأجسام الكبيرة. وتثبط تراكيز عالية من هرمون الأحداث تكوين العذراء. أما التراكيز المنخفضة فهي ضرورية لانسلاخ العذراء وتحولها إلى الشكل البالغ.

تؤثر الإفرازات الهرمونية في الانسلاخ والتحول البعدي في الحشرات. قبل الانسلاخ، تفرز خلايا عصبية إفرازية على سطح الدماغ ببتيدًا صغيرًا هو **الهرمون المنشط لما قبل الصدر Prothoracicotropic hormone**، الذي ينبه بدوره غدة في الصدر، تدعى الغدة قبل الصدرية، لأن تنتج **هرمون الانسلاخ Molting hormone** المسمى **إكدايسون** (مسبب الانسلاخ) **Ecdysone** (الشكل 46-17). تسبب المستويات المرتفعة من مسبب الانسلاخ تغيرات بيوكيميائية وسلوكية تؤدي إلى حدوث الانسلاخ.

يُنتج زوج آخر من الغدد الصماء قرب الدماغ، تدعى الأجسام الكبيرة *Corpora allata* هرمونًا يدعى **هرمون الأحداث Juvenile hormone**. تمنع مستويات عالية من هرمون الأحداث التحول إلى اليافع، وتسبب الانسلاخ من يرقة إلى يرقة أخرى. وعندما تصبح مستويات هرمون الأحداث منخفضة، فإن الانسلاخ يسبب التحول البعدي لليافع.

قد تغير الخلايا السرطانية إنتاج الهرمونات، أو قد يكون لها استجابات هرمونية مختلفة

تنظِّم الهرمونات والإفرازات نظيرة الصماء النمو وانقسام الخلايا بصورة فعالة. في الوضع الطبيعي، يبقى إنتاج الهرمونات تحت السيطرة الدقيقة، لكن اضطراب الوظيفة في أنظمة الترميز قد يحدث أحيانًا. يمكن أن يقود التنبيه الهرموني غير المُنظِّم إلى عواقب جسمية خطيرة.

يمكن أن تُنتج الأورام التي تتطور في الغدد الصماء، كما في النخامية الأمامية أو الدرقية، كمياتٍ زائدةً من الهرمونات، ما يسبب حالات كالعملقة، أو فرط إفراز الدرقية. ويمكن أن تتلف الطفرة التلقائية المستقبلات أو بروتينات الترميز داخل الخلايا، ما ينتج عنه تحفيز استجابات الخلايا الهدف حتى بغياب التحفيز الهرموني. فالطفرات في مستقبلات عوامل النمو، مثلًا، يمكن أن تنشط الانقسام الزائد للخلايا، ما ينجم عنه تكون الأورام. بعض الأورام التي تتطور في أنسجة مستجيبة للستيرويدات كالثدي والبروستاتا تبقى حساسة للتنبيه الهرموني. ويمكن أن يقلل منع إفراز الهرمون الستيرويدي من نمو الورم.

إن الآثار المهمة للهرمونات على التكوين الجنيني والتمايز موضحة في حالة ثنائي إثيل ستلبسترول. ثنائي إثيل ستلبسترول هو إستروجين مخلَّق أعطي للنساء الحوامل منذ 1940 وحتى 1970 لمنع الإجهاض، ولقد اكتشف لاحقًا أن الفتيات اللاتي تعرضن للهرمون عندما كنَّ أجنة طوّرن -لاحقًا في أثناء الحياة- شكلًا نادرًا من سرطان عنق الرحم باحتمال مرتفع. وهكذا، فإن التغيرات التطورية الجنينية التي تنتج من المعالجة الهرمونية قد تأخذ كثيرًا من السنوات لتصبح واضحة.

تنظم الهرمونات الستيرويدية من الغدد التناسلية التكاثر، ويساعد ميلاتونين الذي تفرزه الغدة الصنوبرية على تنظيم الإيقاع اليومي، وتساعد هرمونات الزعترية على تنظيم جهاز المناعة في الفقريات. التحول البعدي يُنظم عن طريق هرمونات الدرقية في البرمائيات، وعن طريق مسبب الانسلاخ، وهرمون الأحداث في الحشرات. في السرطان، قد يتغير إنتاج الهرمونات أو الحساسية لها.

مراجعة المفاهيم

46-1 تنظيم عمليات الجسم عن طريق الرسل الكيميائية

تستخدم المواد الكيميائية للتواصل بين الخلايا ضمن المخلوق الواحد أو بين الأفراد.

- الهرمونات جزيئات للترميز يحملها الدم.
- الفيرومونات مواد كيميائية تتحرر في البيئة للتواصل بين أفراد النوع الواحد.
- بعض النواقل العصبية تتوزع في الدم، وتعمل بوصفها هرمونات عصبية.
- إنتاج الهرمونات وتحررها غالبًا ما يُسيطر عليه بصورة مباشرة أو غير مباشرة من قبل الجهاز العصبي.
- يتكون جهاز الغدد الصماء من غدد صماء تفرز ثلاث طوائف من الهرمونات: ببتيدات وبروتينات، ومشتقات من الأحماض الأمينية وستيرويدات (الجدول 46-1).
- تفرز الغدد خارجية الإفراز مواد مباشرة إلى قنوات تنقلها خارج الجسم.
- الهرمونات قد تكون محبة للدهون (غير مستقطبة، ذائبة بالدهون) أو محبة للماء (مستقطبة، ذائبة بالماء).
- يتم تدمير الجزيئات الهرمونية أو تعطيل عملها بعد الاستخدام، وتخرج عن طريق الصفراء أو البول.
- يحدث تنظيم الهرمونات نظيرة الصماء في معظم الأعضاء، وبين خلايا الجهاز المناعي.
- البروستاغلاندينات مجموعةٌ متباينة من الأحماض الدهنية ذات علاقة بالاستجابة الالتهابية.
- بناءُ البروستاغلاندنيات هدفٌ لكثير من مسكنات الألم والأدوية غير الستيرويدية المضادة للالتهاب.

46 - 2 عمل الهرمونات المحبة للدهون مقارنة مع الهرمونات المحبة للماء

مستقبلات وأعمال الهرمونات المحبة للدهون والهرمونات المحبة للماء هي مختلفة بشكل واضح.

- الهرمونات المحبة للدهون مثل الستيرويدات وهرمونات الدرقية تمر خلال الأغشية البلازمية، وتحفز مستقبلات داخل الخلايا.
- الهرمونات المحبة للدهون في الدم تُنقل مرتبطة إلى بروتينات ناقلة (الشكل 46-3).
- اعتمادًا على النوع، قد ترتبط الهرمونات الستيرويدية مع بروتينات مستقبلة داخل الخلايا، ثم تنتقل إلى النواة، أو قد تنتشر مباشرة إلى النواة لترتبط بمستقبل داخل النواة (الشكل 46-5).
- تعمل مستقبلات الهرمونات الستيرويدية بالارتباط بمنطقة مثيرة لجينات معينة، تدعى عناصر استجابة الهرمون، لتنشيط الاستنساخ.
- تُنشط الهرمونات المحبة للماء مستقبلات تقع على السطح الخارجي لأغشية الخلية الهدف. يُنشئ هذا الارتباط مسار تحويل الإشارة الذي قد ينتج رسولًا ثانيًا (الشكل 46-6).
- مفسفِر تيروسين المستقبل يستطيع فسفرة بروتينات أخرى عند ارتباط الرابط به.
- يمكن أن ينشط مفسفِر تيروسين المستقبل نقل الإشارة، خلال مسلسل مفسفِر MAP الذي يتضمن تنشيطًا تسلسليًّا لأنزيمات مفسفِرة.
- عندما يرتبط هرمون بمستقبل مرتبط مع بروتين G، فإن بروتين G، يحفز أنزيمًا ينتج رسولًا ثانيًا مثل أدينوسين أحادي الفوسفات الحلقي.
- ارتباط الهرمونات المحبة للماء بمستقبلها يكون قصير الأمد، ما يوقف عمل الهرمونات.

46-3 النخامية وتحت المهاد: مراكز السيطرة في الجسم

مناطق السيطرة الرئيسة في الجسم هي الغدة النخامية المركبة، وتحت المهاد العائد للجهاز العصبي المركزي.

- الغدة النخامية، وتدعى أيضًا النمو السفلي، تتعلق من قاعدة تحت المهاد.
- النخامية الأمامية (النخامية الغدية) مكونة من أنسجة غدية. النخامية الخلفية (النخامية العصبية) تحرر هرمونات عصبية تنتج في تحت المهاد.
- تنتج النخامية الأمامية سبعة هرمونات تنبه نمو الأنسجة الهدف أو غددًا صماء أخرى (الجدول 46-1).
- الهرمونات العصبية لتحت المهاد تمر إلى النخامية الأمامية خلال نظام بابي، وتنظم النخامية الأمامية عن طريق هرمونات مفرِزة، وأخرى مثبِّطة للإفراز محددة (الشكل 46-8).
- يُنظَّم نشاط هرمونات النخامية الأمامية عن طريق التغذية الراجعة السلبية (الشكل 46-9).

46-4 الغدد الصماء المحيطية الرئيسة

الغدد الصماء المحيطية الرئيسة لا تشمل الغدة النخامية، وهي موجودة في مواقع أخرى.

- بعض الغدد الصماء يُسيطر عليها بالهرمونات النشطة للنخامية، في حين أن بعضها الآخر مستقل عن سيطرة تحت المهاد.
- تفرز الغدة الدرقية ثيروكسين وثلاثي يود الثايرونين لتنظيم الأيض القاعدي في الفقريات، ولإطلاق التحول البعدي في البرمائيات (الشكل 46-12).
- يُنظم كالسيوم الدم عن طريق كالسيتونين الذي يخفض مستوى كالسيوم الدم وعن طريق الهرمون الجاردرقي الذي يرفع مستوى كالسيوم الدم (الشكل 46-13).
- الكاتيكولأمينات مثل إبينفرين ونورإبينفرين من نخاع الكظرية تطلق استجابة الإنذار بالخطر (الشكل 46-14).
- تحافظ الستيرويدات القشرية السكرية على اتزان الجلوكوز، وتحور بعض جوانب الاستجابة المناعية.
- تنظم الستيرويدات القشرية المعدنية، مثل ألدوستيرون، توازن المعادن بتحفيز الكلى لإعادة امتصاص صوديوم، وإخراج بوتاسيوم.
- يفرز البنكرياس الأنسولين الذي يخفض مستوى جلوكوز الدم، وجلوكاجون الذي يرفع جلوكوز الدم (الشكل 46-15).

46-5 هرمونات أخرى وآثارها

تنظِّم مجموعة من عمليات الفقريات واللافقريات عن طريق هرمونات ورسل كيميائية أخرى.

- تنتج الغدد التناسلية ستيرويدات الجنس التي تنظم الصفات الجنسية الثانوية، من بين أشياء أخرى عدة.
- تنتج المبايض الإستروجين والبروجستيرون، وهما مسؤولان في الثدييات عن الصفات الجنسية الثانوية في الإناث، وعن تطور الحويصلات والرحم والشعور بالنشوة الجنسية.
- تنتج الغدة الصنوبرية الميلاتونين الذي يسيطر على توزيع حبيبات الصبغة، وينظم دورات النوم والاستيقاظ اليومية.
- تنتج الخصي التستوستيرون، وهو مسؤول في الذكور عن الصفات الجنسية الثانوية وإنتاج الحيوانات المنوية والنشوة الجنسية.
- تفرز الزعترية عددًا من الهرمونات تعمل على تنظيم الجهاز المناعي.
- يفرز الأذين الأيمن للقلب الهرمون الأذيني المدر للصوديوم الذي يعمل بشكل معاكس لألدوستيرون.
- تفرز الكلى الإريثروبويتين، وهو هرمون ينبه نخاع العظم لصناعة خلايا الدم الحمراء.
- تفرز أعضاء أخرى؛ كالكبد، والمعدة، والأمعاء الدقيقة هرمونات، ويفرز الجلد فيتامين د.
- في الحشرات، ينبه هرمون مسبب الانسلاخ عملية الانسلاخ، وتسيطر مستويات هرمون الأحداث على طبيعة الانسلاخ.
- قد تغير الأورام في الغدد الصماء من إنتاج الهرمونات.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. أفضل وصف للهرمونات هو:
   أ. غير مستقرة نسبيًّا، وتعمل فقط في المنطقة المجاورة للغدة التي تنتجها.
   ب. مواد كيميائية طويلة التأثير تفرز من الغدد.
   ج. جميعها ذائبة بالدهون.
   د. رسل كيميائية تفرز في البيئة.
2. لديك شك في أن أحد لاعبي فريقك يستخدم الستيرويدات البنائية لبناء عضلاته. وأنت تعرف أن الاستخدام المستمر لهذه الستيرويدات قد يسبب تغيرات واسعة في وظائف الخلايا. يعود السبب في ذلك جزئيًّا إلى أن مستقبلات الهرمونات الستيرويدية تقع:
   أ. في السيتوبلازم أو النواة. ب. ضمن الغشاء البلازمي.
   ج. ضمن الميتوكوندريا. د. في بلازما الدم.
3. الذي تفرزه قشرة الكظرية، وينبه إعادة امتصاص الصوديوم في الكلى هو:
   أ. إبينفرين. ب. ألدوستيرون.
   ج. جلوكوز. د. كورتيزول.
4. الهرمون العصبي:
   أ. يؤثر فقط في الجهاز العصبي المركزي.
   ب. ينتج من قبل الجهاز العصبي.
   ج. يحاكي تأثير نواقل عصبية محددة.
   د. ناقل عصبي يعمل بوصفه هرمونًا.
5. عندما يتناول شخص ما الكحول، فإنه يحتاج إلى التبول مرات عدة. تفسيرك للأمر أن الهرمون الذي ينشِّط الكحولُ إفرازَه، وينظم احتفاظ الكلية بالماء هو:
   أ. برولاكتين.
   ب. أوكسيتوسين.
   ج. ثيروكسين.
   د. فاسوبرسين (المانع لإدرار البول).
6. يُحفز الرسول الثاني استجابة لـ:
   أ. هرمونات ستيرويدية. ب. ثيروكسين.
   ج. هرمونات ببتيدية. د. كل ما سبق ذكره.
7. طلب منك في بحث علمي أن تصمم مبيدًا للآفات يعيق عمل جهاز الغدد الصماء في المفصليات، دون أن يؤذي الإنسان أو الثدييات الأخرى. المادة التي ستكون هدف الاستقصاء هي:
   أ. أنسولين. ب. فاسوبرسين.
   ج. هرمونات الأحداث. د. كورتيزول.
8. عند تناولك وجبة غذائية متوازنة وغنية بالكوليسترول أو الدهون، وبعد قراءتك لهذا الفصل، فإنك تستطيع أن تدعي أمام أصدقائك، بأنك ستصبح قادرًا على صناعة الكثير من الهرمونات:
   أ. الببتيدية. ب. الستيرويدية.
   ج. الببتيدية والستيرويدية. د. لا شيء مما ذكر.
9. واحد مما يأتي صحيح فيما يتعلق بالهرمونات المحبة للدهون:
   أ. ذائبة بحرية في الدم.
   ب. تتطلب بروتينات ناقلة في تيار الدم.
   ج. لا تستطيع الدخول إلى الخلايا الهدف.
   د. يجري تعطيل عملها بسرعة بعد ارتباطها بمستقبلاتها.
10. المشترك بين عوامل النمو ومحركات الخلايا والبروستاغلاندينات هو أن جميعها:
   أ. هرمونات ستيرويدية.
   ب. هرمونات تعتمد على الحمض الأميني فنيل ألانين.
   ج. هرمونات ببتيدية أو بروتينية.
   د. مواد نظيرة صماء أو مُنظِّمات محلية.
11. يصنف العضو بأنه جزء من غدة صماء إذا:
   أ. كان ينتج الكوليسترول.
   ب. كان قادرًا على تحويل أحماض أمينية إلى هرمونات.
   ج. كانت له مستقبلات داخل خلوية للهرمونات.
   د. كان قادرًا على إفراز هرمونات في الجهاز الدوري.
12. الذي يستطيع العبور خلال الغشاء البلازمي هو:
   أ. هرمونات الدرقية. ب. إستروجين.
   ج. إبينفرين. د. أ و ب معًا.
13. للهرمونات المتحررة من الغدة النخامية مصدران مختلفان. تلك التي تنتجها عصبونات في تحت المهاد، وتتحرر خلال ________________ أما تلك التي تنتج ضمن النخامية فهي تتحرر خلال ________________
   أ. المهاد، قرن أمون.
   ب. النخامية العصبية، النخامية الغدية.
   ج. النخامية اليمنى، النخامية اليسرى.
   د. القشرة، النخاع.
14. واحد مما يأتي ليس له علاقة بإنتاج هرمون النمو:
   أ. السيطرة على كالسيوم الدم. ب. القزمية النخامية.
   ج. زيادة إنتاج الحليب في الأبقار. د. تضخم النهايات.
15. إبينفرين ونورإبينفرين والستيرويدات القشرية السكرية:
   أ. كلها هرمونات محبة للماء.
   ب. كلها تتحرر من النخامية الأمامية.
   ج. تُستخدَم جميعها لتحريك المواد الغذائية في أثناء استجابة الكرب.
   د. كلها مواد سابقة لهرمونات الجنس.

أسئلة تحدٍّ

1. كيف يؤدي منع إنتاج الهرمونات إلى التقليل من النمو السرطاني الورمي؟
2. افترض أن عضوين مختلفين كالكبد والقلب حساسان لهرمون معين (مثل إبينفرين)، وأن الخلايا في كلا العضوين لها مستقبلات متماثلة للهرمون، وأن ارتباط الهرمون بالمستقبل ينتج الرسول الثاني نفسه داخل الخلايا في كلا العضوين، لكن الهرمون ينتج تأثيرات مختلفة في كلا العضوين. فسِّر كيف يمكن أن يحدث ذلك.
3. كثير من المؤشرات الفيزيولوجية، مثل تركيز الكالسيوم في الدم، أو مستوى جلوكوز الدم، يُسيطَر عليها عن طريق هرمونين لهما تأثيرات متعاكسة. ما فائدة تحقيق التنظيم بهذه الطريقة بدلًا من استخدام هرمون واحد يغير المؤشرات في اتجاه واحد فقط؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع .www.ravenbiology.com للتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.
ARIS™

الفصل 47

الجهاز العضلي الهيكلي

The Musculoskeletal System

مقدّمة

إن القدرةَ على الحركة جزءٌ كبير من حياتنا اليومية، التي علينا تقبّلها بشكل بدهي. تكون الحركة ممكنة بتعاون الجهاز الهيكلي شبه الصلب، والمفاصل التي تعدّ مراكز للحركة، والجهاز العضلي الذي يسحب هذه العظام. تحدث الحركة الموضعية في الحيوانات بسبب قوة عضلية تنتج تغيرًا في شكل الجسم، ما يسلط قوة على المحيط الخارجي. فعند بداية الركض، تتحرك قوائم حصان السباق إلى الأمام وإلى الخلف، وعندما تلامس قوائمه الأرض تنتج قوة تدفع الجسم إلى الأمام بسرعة معقولة، وبالطريقة نفسها، يقلع الطائر في أثناء الطيران عندما تسلط أجنحته قوة على الهواء، والسمكة السابحة تدفع ضد الماء. في هذا الفصل، سنلقي نظرة على العضلات والجهاز الهيكلي، اللذين يسمحان للحيوانات بالحركة.

موجز المفاهيم

1-47 أنواع الأجهزة الهيكلية

- *يستخدم الهيكل الهيدروستاتيكي ضغط الماء داخل جدار الجسم.*
- *يتكون الهيكل الخارجي من غطاء خارجي صلب.*
- *يتكون الهيكل الداخلي من أعضاء داخلية صلبة.*

2-47 نظرة فاحصة على العظم

- *تقسم العظام إلى مجموعتين بحسب طريقة تكوينها الجنيني.*
- *يحتوي العظم على أوعية دموية وأعصاب.*
- *إمكانية إعادة بناء العظام تسمح لها بالاستجابة للاستعمال أو للإهمال.*

3-47 حركة المفاصل والعظام

- *تختلف المفاصل المتحركة في مدى الحركة بحسب نوعها.*
- *العضلات المخططة تسحب العظام لإحداث حركة المفصل.*

4-47 انقباض العضلات

- *تنقبض العضلة عند انزلاق الخيوط المتداخلة معًا.*
- *الانقباض يعتمد على إطلاق أيونات الكالسيوم تبعًا للإشارة العصبية (الإثارة).*
- *النوعان الرئيسان من الألياف العضلية: الومضة السريعة والومضة البطيئة.*
- *يتغير أيض العضلات تبعًا لنوع المجهود المطلوب منها.*
- *التدريب الحركي يزيد من السعة الهوائية والقوة العضلية.*

5-47 أنماط حركات الحيوان

- *الحيوانات المائية تظهر عددًا من التكيفات الحركية.*
- *الحركة على اليابسة عليها التعامل أولًا مع الجاذبية.*
- *تستخدم الحيوانات الطائرة الهواء للدعم.*

1-47 أنواع الأجهزة الهيكلية

تسحب العضلات ضد شيء معين لإحداث تغير ينتج الحركة. يحتاج هذا بالضرورة إلى شكل من أشكال الدعم يقوم بـه الجهاز الهيكلي. يميز علمـاء الحيوان ثلاثة أنواع من الجهـاز الهيكلي لدى الحيوانات، هي: الهيكل الهيدروسـتاتيكي، والهيكل الخارجي، والهيكل الداخلي.

يستخدم الهيكل الهيدروستاتيكي ضغط الماء داخل جدار الجسم

يوجد الهيكل الهيدروستاتيكي بشكل أساسي في أجسام اللافقريات الأرضية الرخوة كدودة الأرض، والبزاق، واللافقريات المائية الرخوة؛ كقنديل البحر، والحبار، والإخطبوط، وغيرها.

عمل الجهاز العضلي الهيكلي في دودة الأرض

يوجد في هذه الحيوانات تجويف مركزي مليء بالسائل، ومحاط بمجموعتين من العضلات في جدار الجسم: العضلات الدائرية الموجودة بشكل قطع متكررة على طول الجسم، والعضلات الطولية التي تعاكس في عملها تأثير العضلات الدائرية.

تعمل العضلات على السائل الموجود في التجويف المركزي الذي يمثل الهيكل الهيدروستاتيكي. عند بدء الحركة الموضعية (الشكل 47-1) تنقبض العضلات الدائرية الأمامية ضاغطة بذلك على السائل الداخلي، فتنتج بذلك قوة تجعل مقدمة الجسم رفيعة. وبذلك، فإن جدار الجسم يمتد إلى الأمام.

توجد في أسفل جسم الدودة تراكيب شوكية دقيقة، تدعى الأهلاب أو الأشواك **Chaetae**. فعندما تعمل العضلات الدائرية، تسحب الأشواك في تلك المنطقة في اتجاه الجسم، فتفقد الأشواك الاتصال بالأرض. وهذا يؤدي إلى انتشار نشاط العضلات الدائرية إلى الخلف قطعة قطعة، لتشكل موجه انقباض تتجه إلى الخلف.

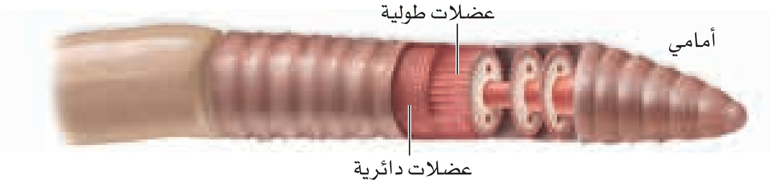
وعندما تستمر موجة الحركة تلك، ترتخي العضلات الدائرية في الأمام، ليبدأ دور العضلات الطولية في الانقباض، لتزيد من سمك الدودة في الأمام، فتبرز الأشواك، وتستعيد تلامسها واحتكاكها بالأرض. وبهذا التلامس، تمنع الأشواك ذلك الجزء من الدودة من الانزلاق إلى الخلف. وتستمر هذه الحركة الموضعية الناجمة عن أمواج من الانقباض للعضلات الدائرية، يتبعها انقباض العضلات الطولية، فتتحرك الدودة إلى الأمام.

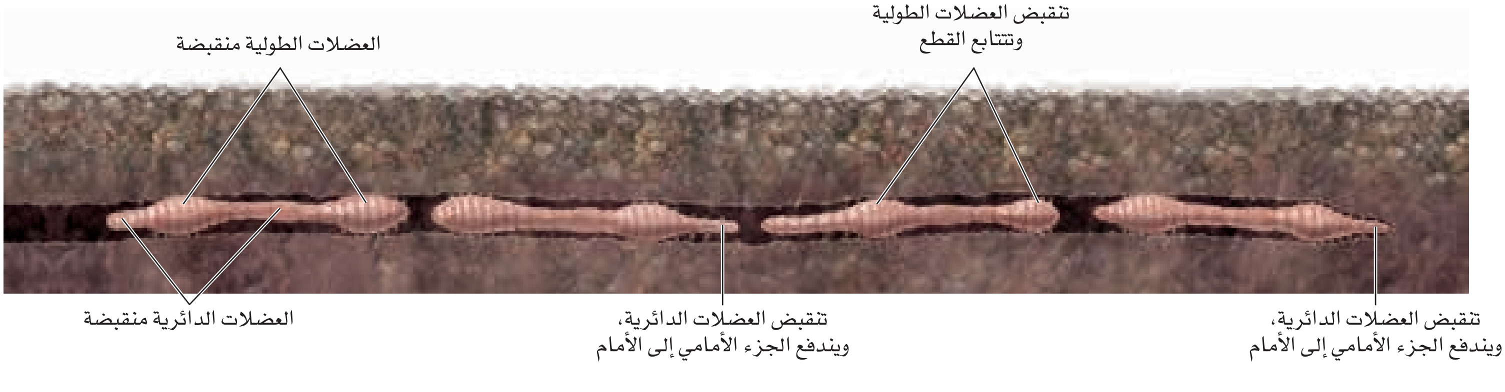
عمل الجهاز العضلي الهيكلي في اللافقريات المائية

تستخدم بعض الحيوانـات البحريـة طريقـة للحركـة معتمـدة علـى السـائل، هـذه لا تنطبق بشـكل مثالـي مع تعريـف الحركـة الموضعية باسـتخدام الهيكل الهيدروسـتاتيكي. وهنا يتم إطلاق (قذف) السـائل الذي تـم أخذه من المحيط، بطريقة يسميها بعضهـم القذف أو النفث jetting. ومثال ذلك الحركة في قنديل البحـر الـذي يحتوي علـى جزأين: جرس فيه ألياف منقبضـة، **وكتلـة هلامية mesoglea** تملأ معظم تجويف جسـم الحيوان (الشكل 47-2 أ). تُنتج الألياف المنقبضـة نبضات منتظمة تؤدي إلى عصر الجرس. وتؤدي كل عملية انقباض إلى إخراج كمية من الماء الموجود داخل الجرس.

إن عملية نفث الماء ليست قوية، ولكنها كافية لإبقاء قنديل البحر طافيًا على سطح الماء بشكل أفقي متوازن، معتمدًا على درجة انحناء الجرس. إضافة إلى ذلك، فإن عملية الانقباض تضغط الطبقة الوسطى التي تعود لوضعها بسبب مرونتها، ما يعيد الجرس لشكله المفتوح بالكامل.

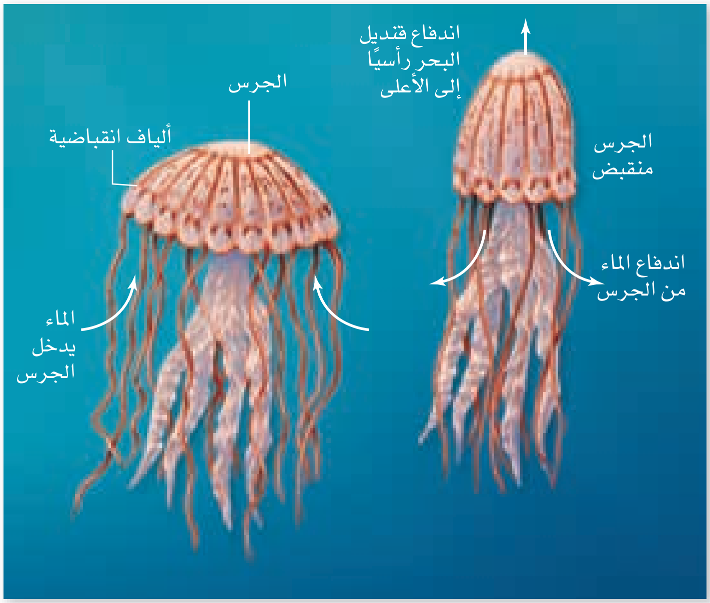
إن الحركة اللطيفة لقنديل البحر لا تُعدّ شيئًا مقارنة بحركة الحبار. يستخدم الحبار الحركة التموجية لزعانفه لأغراض السباحة. وكذلك يستخدم طريقة السباحة النفاثة القوية، كما في حالة قنديل البحر، ولكن باستخدام ماء البحر بدلًا من السائل داخل جسمه. يوجد في داخل عباءة الحبار تجويف مركزي كبير، يمكن ملؤه بالماء (الشكل 47-2 ب). ولا يدخل الماء إلى تجويف الجسم من خلال السيفون، ولكن من خلال فتحة صغيرة جانبية واقعة بين الرأس والعباءة.



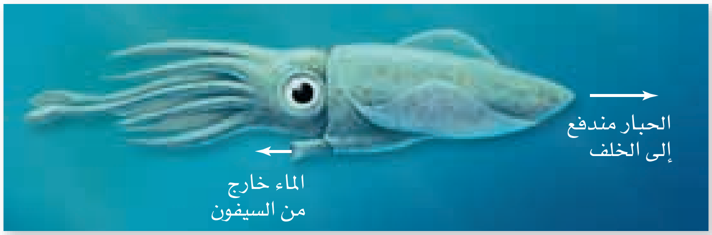


الشكل 47-1

الحركة عند دودة الأرض. يُستخدم الهيكل الهيدروستاتيكي في دودة الأرض لتحريك السائل الموجود في تجويف الجسم المقسم إلى حلقات، ويؤدي هذا إلى تغيير شكل الحيوان. عندما تنقبض العضلات الدائرية في جدار جسم الدودة، يرتفع الضغط على السائل داخل تجويف الجسم. في الوقت نفسه، ترتخي العضلات الطولية، ويصبح الجسم مستطيلًا ورفيعًا. عندما تنقبض العضلات الطولية، ترتخي العضلات الدائرية، وتمتد الأشواك على السطح البطني للدودة لتثبت الجسم، وتمنع الانزلاق إلى الخلف. إن تتابع موجة انقباض العضلات الدائرية، ثم انقباض العضلات الطولية على طول الجسم، يؤدي إلى حركة الدودة إلى الأمام.



أ.



ب.

الشكل 47-2

السابحات النفاثة: قنديل البحر والحبار. **أ.** يسبح قنديل البحر من خلال انقباضات الجرس الذي يدفع الماء خارجًا إلى أسفل. **ب.** يستطيع الحبار ملء تجويف العباءة بماء البحر، ثم يدفعه بقوة إلى الخارج خلال السيفون، ليندفع الحيوان إلى الخلف.

تقوم العضلات التي تمر خلال العباءة بتقليل سمكها، ويؤدي ذلك إلى تمدد التجويف الداخلي. ويدخل الماء نتيجة لذلك، ولكنه يمنع من النفاذ إلى الخارج عن طريق الصمام الموجود في فتحة دخول الماء. بعد ذلك، تنقبض العضلات الدائرية في العباءة، فتدفع الماء بقوة إلى الخارج من خلال السيفون، ويندفع الحيوان بقوة إلى الخلف. تُعدّ الحركة النفاثة السريعة طريقة للهرب السريع، ويساعد على ذلك الانقباض السريع للعضلات الدائرية، ما يسمح للحبّار بالانطلاق بسرعة تعادل سرعة أسرع الأسماك البحرية.

يتكون الهيكل الخارجي من غطاء خارجي صلب

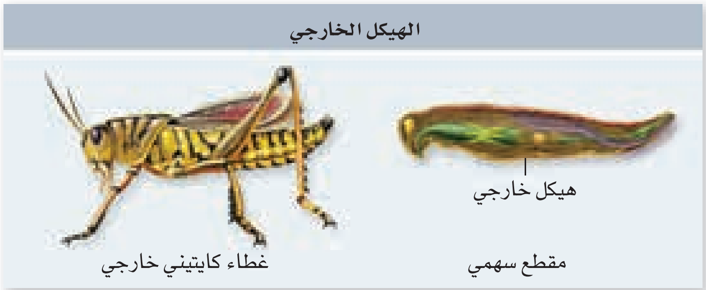
يحيط الهيكل الخارجي بالجسم كعلبة صلبة قاسية. تمتلك الحيوانات المفصلية كالقشريات والحشرات هيكلًا خارجيًّا مكونًا من مركب عديد التسكر يدعى الكايتين *chitin* (الشكل 47-3 أ). وكما تعلمت في فصول سابقة، فإن الكايتين موجود في جدر الخلايا عند الفطريات والأوليات، إضافة إلى الهيكل الخارجي عند الحيوانات المفصلية.

يقاوم الكايتين عملية الانثناء، ويعمل من ثم كقالب هيكلي للجسم، إضافة إلى وظيفته في حماية الأعضاء الداخلية، والتصاق العضلات الموجودة داخل صفائح الهيكل الخارجي به. وحتى يتمكن الحيوان من النمو، لا بد له من طرح الهيكل الخارجي دوريًّا (انظر فصل الـ 34). ويصبح الحيوان عرضة للافتراس، ريثما يتكون هيكله الخارجي من جديد (أكبر عادةً). وتختبئ السلطعونات وجراد البحر عادة في أثناء عملية طرح الهيكل الخارجي. وإذا لم تطفُ هذه الحيوانات عن طريق الماء، فإن الحيوانات الأكبر والأثقل تتكمش بسبب ثقلها خلال هذه العملية.

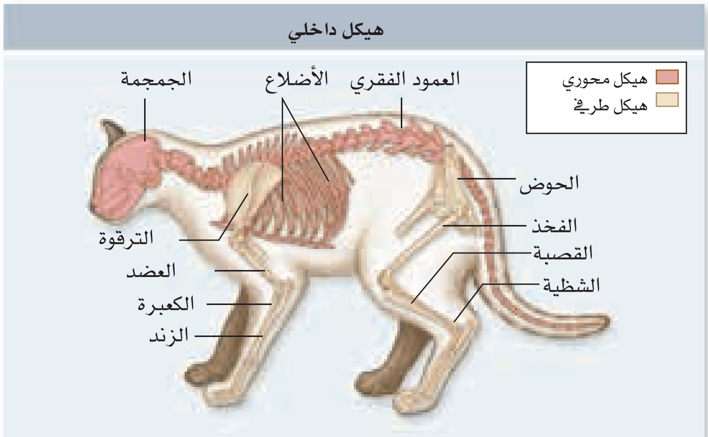
وللهيكل الخارجي سيئات أخرى: إن الهيكل الكايتيني ليس بقوة الهيكل العظمي الداخلي. وهذه الحقيقة أدت إلى تحديد حجم الحشرة، لكن هناك شكلًا أكثر أهمية من أشكال القصور. ويتمثل ذلك في الجهاز التنفسي للحشرة المكون من فتحات في جدار الجسم تقود إلى أنابيب صغيرة. وعندما يكبر حجم الحيوان أكثر من حد معين، ينعدم التناسق بين الحجم الداخلي لهذه الأنابيب وحجم الجسم، ويثقل هذا كاهل هذا النوع من الأجهزة التنفسية. وأخيرًا، وعندما تكون العضلات ملتصقة من الداخل بالهيكل الخارجي، فإنه لا يمكنها النمو في الحجم والقوة مع الاستخدام المتزايد، مقارنة بالعضلات المرتبطة بالهيكل الداخلي للحيوانات الأخرى.

يتكون الهيكل الداخلي من أعضاء داخلية صلبة

الهيكلُ الداخليُّ Endoskeleton الموجود في الفقريات وشوكيات الجلد صلبٌ، يمثل هيكلًا أو إطارًا للجسم، ويقدم سطوحًا لارتباط العضلات. يتكون الهيكل الداخلي لشوكيات الجلد مثل قنفذ البحر، ودولار الرمل، من هيكل مكون من مادة الكالسيت Calcite، وهي شكل من كربونات الكالسيوم المتبلورة.



أ.



ب.

الشكل 47-3

الجهاز الهيكلي الخارجي والداخلي. أ. تمتلك المفصليات غطاء خارجيًّا صلبًا وقويًّا، مكوّنًا من مادة الكايتين، ويمثل هيكلها الخارجي. **ب.** أما الفقريات كالقط، فعندها هيكل داخلي مكون من العظام والغضروف. بعض العظام الرئيسة معلمة بأسمائها.

ويختلف مركب الكالسيوم هذا عن ذلك الموجود في العظام الذي يعتمد على فوسفات الكالسيوم.

النسيج الهيكلي في الفقريات

يشتمل الهيكل الداخلي في الفقريات على نسيج ضام ليفي كثيف، إضافة إلى النسيج الضام الأكثر صلابة، أي الغضروف أو العظم (انظر الفصل الـ 43). الغضروف نسيج قوي به درجة من المرونة، وتظهر أهميته في وظيفته كحشوة لنهايات العظام، حيث تلتقي مع بعضها عند المفاصل. ومع أن هناك حيوانات كبيرة الحجم ونشيطة تمتلك هيكلًا غضروفيًّا بشكل كامل مثل قرش البحر، فإن العظم هو المكون الرئيس في الهيكل عند الفقريات؛ العظم أصلب من الغضروف، ولكنه أقل مرونة منه.

تركيب الهيكل عند الفقريات

يتكون الهيكل الداخلي للفقريات من شقين؛ محوري وطرفي (الشكل 47-3 ب). وكما يدل الاسم، فإن عظام الهيكل المحوري **Axial skeleton** تمثل محور الجسم ابتداءً من الجمجمة في مقدمة الجسم وانتهاءً بالذيل في المؤخرة. إضافة إلى الجمجمة، فإن الهيكل المحوري يشتمل على الفقرات والأضلاع وعظمة القص. وتدعم هذه العظام الجسم كهيكل رئيس، وتسمح بحركة الفكين وانحناء الجسم. كذلك تقدم حماية لأعضاء الجسم كالرأس، والرقبة، والجذع.

أما **الهيكل الطرفي Appendicular skeleton** فيشتمل على عظام الأطراف (في الأسماك عظام الزعانف) المرتبطة بالحزام الصدري (الأطراف الأمامية) والحزام الحوضي (الأطراف الخلفية). يرتبط الحزام الصدري عند الأسماك العظمية بالجمجمة. ويختفي هذا الاتصال بين الرأس والحزام الصدري عند الفقريات التي تعيش على اليابسة، حيث يلتحم الحزام الصدري بالأضلاع عن طريق عضلات ونسيج ضام ليفي. في بعض هذه الفقريات، يلاحظ أن الحزام الحوضي مرتبط بواحدة أو أكثر من الفقرات العجزية المختصة. وهذه الحالة غير موجودة عند الأسماك التي تفتقر إلى الفقرات العجزية في عمودها الفقري.

هناك ثلاثة أنواع من الهيكل الداخلي عند الحيوان، هي: الهيكل الهيدروستاتيكي، والهيكل الخارجي والهيكل الداخلي. يوجد الهيكل الهيدروستاتيكي عند الديدان واللافقريات البحرية. أما الهيكل الخارجي للحشرات فيتكوَن من الكايتين الذي يتم التخلص منه بشكل دوري عند نمو الحيوان. في حين يتكون الهيكل الداخلي في الفقريات من نسيج ضام ليفي كثيف، هو العظم أو الغضروف، وينتظم في شقين؛ محوري وطرفي.

2-47 نظرة فاحصة على العظم

العظم نسيج صلب ومرن تتميز به الحيوانات الفقرية. ظهر هذا النسيج الضام في البداية منذ أكثر من 520 مليون سنة خلت في مخلوقات شبيهة بالحنكليس، تدعى كونودونت Conodont (جذر السن). ومنذ ذلك الوقت، توجد العظام بأشكال متعددة في مجموعات حيوانية مختلفة، بما في ذلك الحنكليس الحقيقي، وهو تحت مجموعة نشأت بعد ذلك بملايين السنين.

تقسم العظام إلى مجموعتين بحسب طريقة تكوينها الجنيني

يمكن تقسيم العظام إلى مجموعات عدة، وبحسب طرق مختلفة. أكثر النظم استخدامًا هو الاعتماد على طريقة نمو العظم وتطوره الجنيني. هناك طريقتان أساسيتان، هما: التكوين داخل الغشائي *Intramembranous development*، وهي الطريقة الأبسط في النمو، والأخرى التكوين الغضروفي الداخلي *Endochondral development*، وهي الطريقة الأكثر تعقيدًا.

التكوين داخل الغشائي *Intramembranous development*

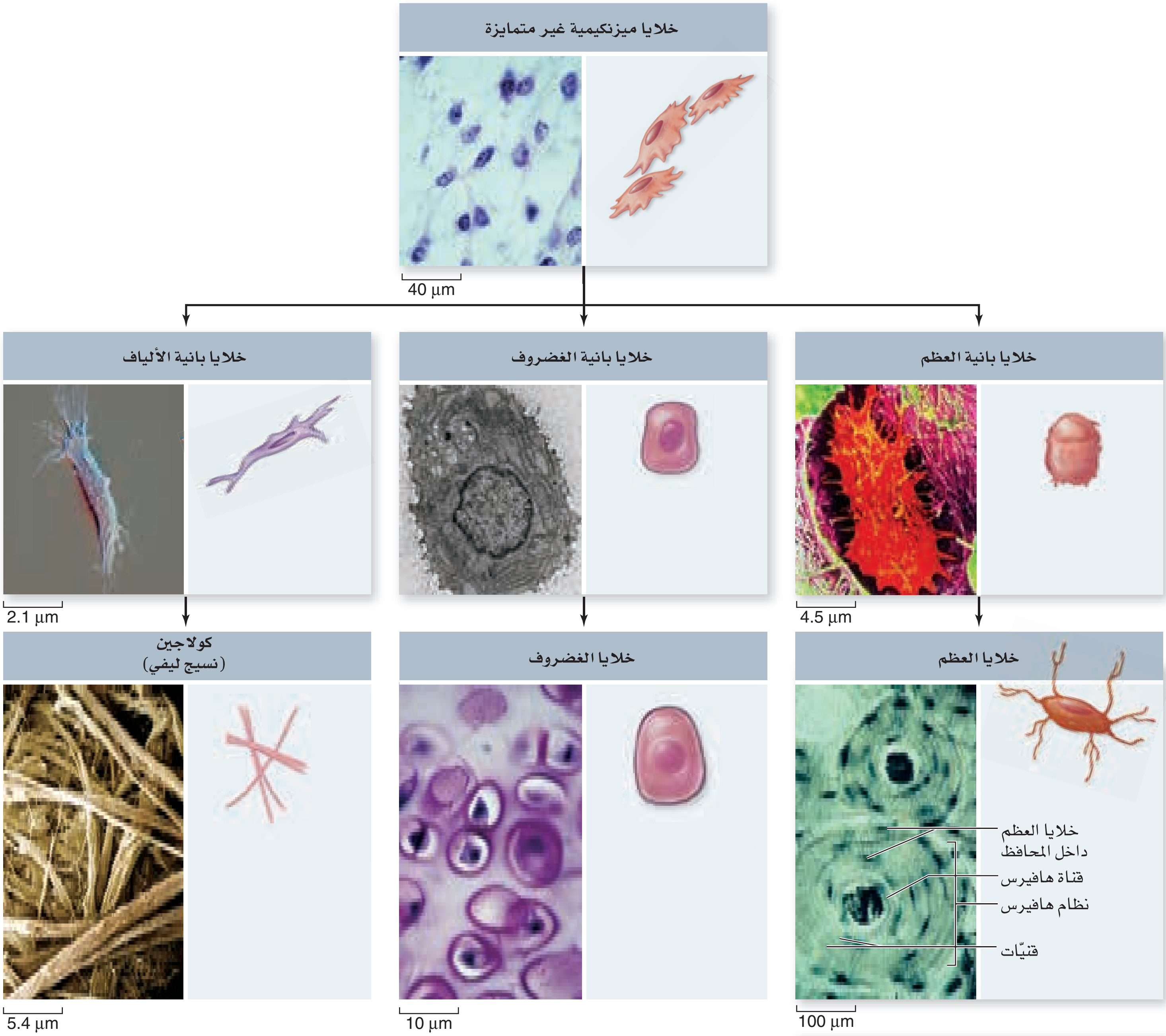
يتكون العظم هنا في طبقات داخل النسيج الضام، وتتكون عظام كثيرة بهذه الطريقة خاصة الجزء الخارجي من الجمجمة.

يبدأ تكوين العظام ونموها بالتكوين داخل الغشائي بشكل نموذجي في أدمة الجلد. وخلال تكون الجنين، تتكون الأدمة بشكل أساسي من **النسيج الميزنكيمي Mesenchyme** الذي يملأ فراغ الجسم، وهو نسيج ضام مفكك مكون من خلايا ميزنكيمية غير متمايزة، ومن غيرها من الخلايا المنبثقة عنها، إضافة إلى ألياف الكولاجين. بعض هذه الخلايا غير المتمايزة تكمل نموها لتصبح خلايا متخصصة تسمى **خلايا بانية العظم Osteoblasts** (الشكل 47-4). تصطف هذه الخلايا على طول خيوط الكولاجين، وتفرز أنزيم محلل الفوسفات القلوي، الذي يسبب تكوين أملاح فوسفات الكالسيوم على شكل بلّورات تسمى **هيدروكسي أباتيت Hydroxyapatite**، وهذه البلّورات تعمل على تغطية خيوط الكولاجين.

وتعطي بلورات هيدروكسي أباتيت العظم صلابته، في حين تأتي المرونة من ألياف الكولاجين، فيصبح العظم صلبًا، ولكنه هش بدرجة خطيرة. يحتوي العظم النموذجي حجمين متساويين من الكولاجين وهيدروكسي أباتيت، ويشكل الأخير نحو 65% من وزن العظم.

وخلال تكوين خلايا بانية العظم لبلّورات العظم، يصبح بعض هذه الخلايا محاطًا بالكامل بحشوة العظم، فتتحول الخلايا عندها إلى **خلايا العظم Osteocytes**. وقد يحصل تحول كبير في شكلها ووظيفتها، فهي توجد في فراغ ضيق يسمى **المحفظة Lacuna**، ويتفرع من كل محفظة **قُنيَّات صغيرة Canaliculi**، تعطي المحفظة شكلًا نجميًّا، وتوفر إمكانية اتصال كل خلية عظم بالخلية المجاورة لها (الشكل 47-4). بهذه الطريقة، يشترك كثير من الخلايا في العظم في الاتصال بين الخلوي.

عندما ينمو العظم داخل الغشائي يتغير شكله. ويمكن تمثيل ذلك بما يحصل عند تصنيع وعاء من الصلصال الصغير. فإذا أردنا زيادة حجمه، فلا يكفي إضافة الصلصال إليه من الخارج، بل لا بد من إزالة جزء من الصلصال من الداخل أيضًا. فنمو العظم يحتاج أيضًا إلى إعادة البناء والتشكيل، حيث تتم إضافة نسيج من جهة، وإزالة نسيج آخر من جهة أخرى. وإزالة النسيج أو تحليله هي وظيفة **خلايا هادمة العظم Osteoclasts**، التي تكونت من خلال اندماج خلايا وحيدة (نوع من أنواع خلايا الدم البيضاء) لتتشكل خلايا كبيرة متعددة الأنوية، وظيفتها تحطيم نسيج العظم.



الشكل 47–4

يرجع أصل هذه الخلايا إلى الخلايا الميزنكيمية الجنينية غير المتمايزة، التي تعطي أنواعًا متعددة من الخلايا ذات الوظائف المختلفة. فخلايا بانية الألياف تنتج الكولاجين، والخلايا بانية الغضروف تنتج الغضروف، وتتحول إلى خلايا الغضروف، أما الخلايا بانية العظم فهي خلايا تكّون العظم. وعندما تصبح الخلايا بانية العظم محصورة داخل نسيج العظم، فإنها تتحول إلى خلايا العظم. وهي تظهر في مقطع من العظم داخل نظام هافيرس، وبين أجزائه. تقع خلايا العظم داخل فراغ ضيق يسمى المحفظة. تخرج من المحفظة قنيّات صغيرة ترتبط بالمحافظ الأخرى، وهي تحتوي أذرع خلايا العظم. الخلايا هادمة العظم لا يرجع أصلها إلى الخلايا الجنينية كباقي الخلايا في نسيج العظم، بل تنتج من اندماج الخلايا الوحيدة، التي هي نوع من خلايا الدم البيضاء.

التكوين الغضروفي الداخلي *Endochondral development*

تتكون بهذه الطريقة العظام التي تكوّن الشكل العام للجسم، وتوجد في مناطق عميقة داخل الجسم، مقارنة بالنوع السابق (داخل الغشائي). ومثال ذلك: الفقرات، والأضلاع، وعظام الكتف، وعظام الحوض، والعظام الطويلة كعظام الأطراف، والعظام الداخلية للجمجمة. يبدأ هذا العظم بنمو غضروفي صغير، يأخذ شكلًا بدائيًّا لشكل العظمة التي سوف تتكوّن.

يأتي تكوين العظم هنا بإضافته إلى خارج النموذج الغضروفي، في أثناء إحلال العظم محل الغضاريف الداخلية. يُنتج العظم المضاف إلى الخارج في هذا النموذج في غمد ليفي يغلف الغضروف. يكون الغمد قويًّا، ويتكون من ألياف الكولاجين، ويحتوي أيضًا على خلايا ميزنكيمية غير متمايزة. تظهر خلايا بانية العظم، وتنتظم على طول الألياف في الجزء الأعمق من الصفيحة. وعندها يتكون العظم بين الصفيحة والغضروف. تشبه هذه العملية ما يحدث في الأدمة خلال تكوين العظم داخل الغشائي.

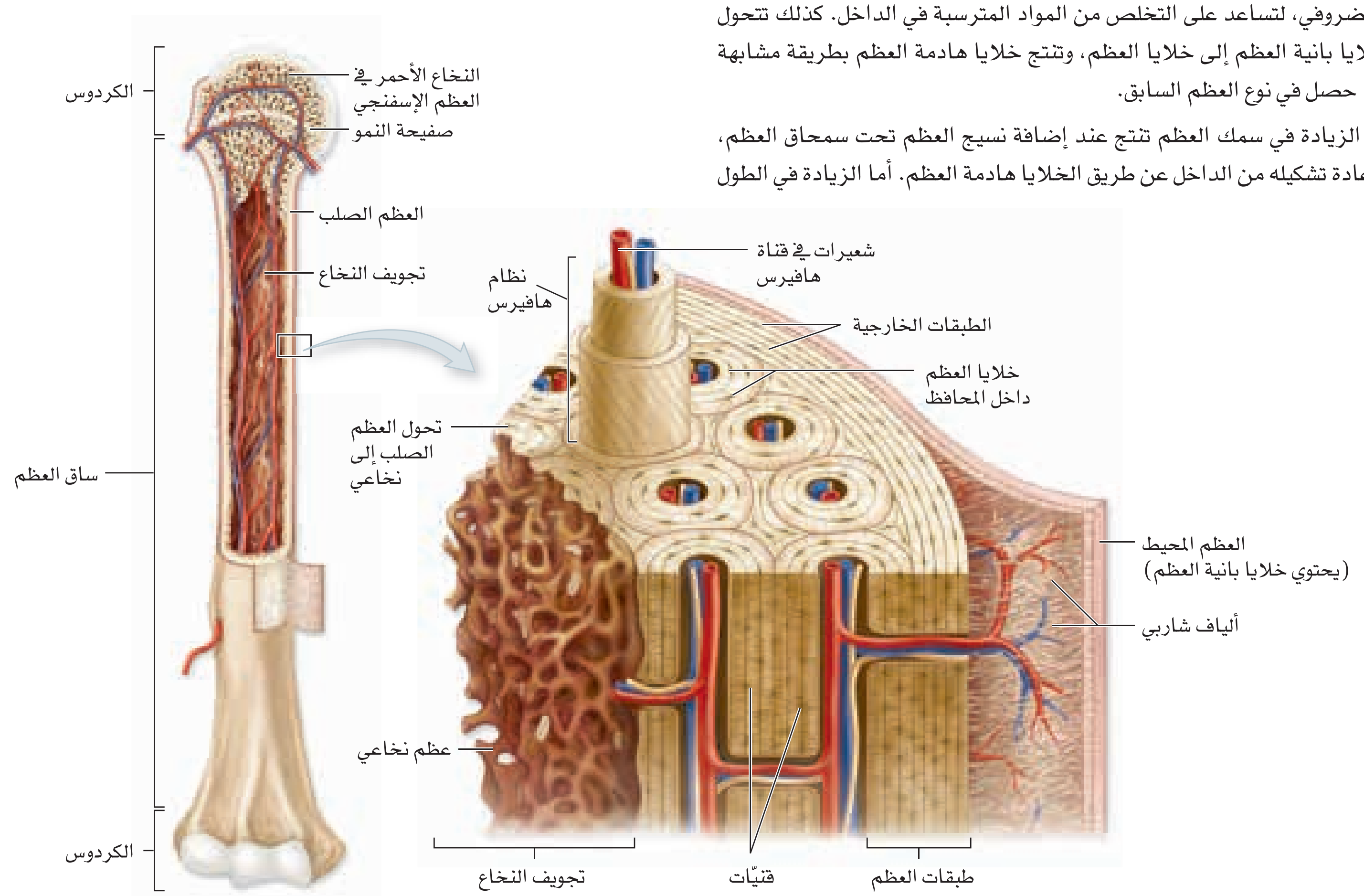
وبينما يتشكل العظم في الخارج، فإن الغضروف الداخلي يبدأ بالتكلس. ويبدو أن مصدر الكالسيوم هو خلايا الغضروف نفسها. وبحصول التكلس، فإن النسيج الغضروفي يتكسر إلى أجزاء صغيرة. وتبدأ الأوعية الدموية في الصفيحة الخارجية، التي أصبحت تسمى **سمحاق العظم Periosteum**، بشق طريقها بقوة من خلال الغلاف الخارجي للعظم المتكون، وتستقر داخل النموذج الغضروفي، لتساعد على التخلص من المواد المترسبة في الداخل. كذلك تتحول خلايا بانية العظم إلى خلايا العظم، وتنتج خلايا هادمة العظم بطريقة مشابهة لما حصل في نوع العظم السابق.

إن الزيادة في سمك العظم تنتج عند إضافة نسيج العظم تحت سمحاق العظم، وإعادة تشكيله من الداخل عن طريق الخلايا هادمة العظم. أما الزيادة في الطول هنا فهي أكثر تعقيدًا؛ خذ مثلًا زيادة طول عظمة الساعد في الثدييات، وهي من العظام الطويلة. تحتوي هذه العظمة على ساق **Shaft** رفيعة، ونهايات عريضة تسمى الكردوس **Epiphysis** (الشكل 47-5).

إن الغضروف المتبقي بعد استبدال العظم بالغضروف، يُعدّ ضروريًّا ليستكمل العظم نموه ووظيفته. فالغضروف المتبقي على سطوح الكردوس يشكل وسادة عند سطح نهايتي العظمة التي تلامس العظام الأخرى في المفصل.

تحتوي مناطق أخرى على غضاريف، تبقى ما دام العظم في مرحلة نمو فقط. وتمثل هذه صفيحة نمو الكردوس *Epiphyseal growth plate*، التي تفصل كردوس العظمة عن ساقها. ويمكن تلخيص ما يحدث في الصفيحة بما يأتي:

1. خلال نمو العظام الطويلة، يكبر الغضروف في منطقة صفيحة النمو بشكل طولي ليزيد من سمك الصفيحة.
2. هذا النمو يدفع الكردوس بعيدًا عن ساق العظمة، ما يزيد من طولها.
3. في الوقت نفسه، يحدث تكلس للغضاريف من جانب ساق العظم، وتحيط بذلك صفيحة النمو الغضروفي، وبذلك فإن عظم الساق يزداد في الحجم. وإذا كان نمو الغضروف في السمك أسرع من عملية التكلس، يبقى جزء من الغضروف دون تكلس، ويزيد العظم طولًا. بعد ذلك، يبطؤ نموّ الغضروف، وتغلب عليه عملية التكلس التي تعمّ أجزاء العظم كله.



الشكل 47-5

تركيب العظم. عظمة الساعد في الإنسان تم فتحها بشكل جزئي لرؤية التركيب الداخلي على اليسار. تم إزالة المقطع وتكبيره على اليمين للتمييز بين تركيب الجزء الخارجي الصلب للعظمة، والجزء الإسفنجي الداخلي للعظمة الواقع في مركزها، ويبطن تجويف اللب. يمكن رؤية تفاصيل الطبقات الأمامية إضافة إلى قناة هافيرس وخلايا العظم داخل المحافظ.

يتوقف نمو العظم عند الإنسان في مرحلة متأخرة من المراهقة. وينطبق هذا فقط على نمو العظمة الطولي، وليس النمو في السمك، فيمكن زيادة سمك الساق بإضافة عظم تحت نسيج السمحاق.

يحتوي العظم على أوعية دموية وأعصاب

تحتوي العظام في أثناء النمو على مصدر داخلي للدم في معظم الأحيان، وخاصة حالة التكوين الغضروفي الداخلي. لكن مصدر الدم هذا قد لا يبقى بعد اكتمال نمو العظمة. عند الثدييات، تحتفظ العظام التي تنمو بطريقة التكوين الغضروفي الداخلي بأوعية الدم الداخلية، وتسمى العظام في هذه الحالة **العظام الوعائية Vascular bones**. توجد العظام الوعائية أيضًا في كثير من الزواحف، والقليل من البرمائيات. تحتوي العظام الوعائية خلايا العظم وكثير منها وعائية، وتتميز بأنها تبقى نشيطة وفعالة (الشكل 47-5).

تتميز العظام في الأسماك والطيور بأنها **لاوعائية Avascular**، ولا تحتوي على خلايا عظم، وبذلك فهي عظام لاخلوية *Acellular bones*. هذه العظام اللاوعائية واللاخلوية خاملة وغير فعالة باستثناء منطقة السطح، حيث يوجد نسيج السمحاق والخلايا الميزنكيمية القادرة على إصلاح العظم وقت الحاجة بداخله.

الكثير من العظام، وخاصة ذات التكوين الغضروفي الداخلي الطويلة تحتوي تجويفًا مركزيًّا يسمى الفجوة النخاعية *Medullary cavity*. في كثير من الفقريات، تحتوي الفجوة النخاعية على نخاع العظم، وهو مركز تصنيع خلايا الدم الحمراء، وعندها تسمى **فجوة النخاع Marrow cavity**. لا تحتوي كل الفجوات النخاعية على نخاع العظم. فالطيور ذات العظام الخفيفة تحتوي فجوة داخلية كبيرة دون نخاع عظم، فهي تعتمد على الخلايا الجذعية الموجودة في أماكن أخرى من الجسم لإنتاج خلايا الدم الحمراء.

يختلف نسيج العظم المبطن للفجوة النخاعية عن العظام الملساء والصلبة الموجودة على السطح الخارجي. واعتمادًا على الكثافة والتركيب، تم تقسيم العظام إلى ثلاث مجموعات، هي: **العظام الصلبة** (المصمتة) **Compact bone**، **والعظام النخاعية Medullary bone** التي تبطن الفجوة الداخلية، **والعظام الإسفنجية Spongy bone** ذات التركيب الشبيه بخلايا العسل، وتشكل الجزء الأساسي من الكردوس محاطًا بغلاف من العظم الصلب.

العظام الصلبة والإسفنجية تسهمان في قوة العظم، أما العظام النخاعية فهي محاطة بنسيج رقيق يُسمى **السمحاق الداخلي Endosteum**، الذي لا يحتوي على الكولاجين، ولكن يمكن أن يحتوي على أجزاء أخرى مثل الخلايا الميزنكيمية.

تحتوي العظام الوعائية على تركيب داخلي منتظم يُسمى **نظام هافيرس Harversian system**. تحت الطبقة الخارجية الأساسية، تترتب عظام الغضروف الداخلي بشكل طبقات دائرية متحدة المركز، تُسمى طبقات هافيرس *Harversian lamellae*. تتمركز هذه الطبقات حول قنوات ضيقة تُسمى قنوات هافيرس *Harversian canals*، التي تجري موازية لطول العظمة. يمكن أن تحتوي قنوات هافيرس على ألياف عصبية، ولكنها تحتوي دومًا على أوعية دموية، تبقي على خلايا العظم حية على الرغم من أنها مدفونة داخل حشوة العظم.

تتكون هذه الأوعية الدموية من شرايين وأوردة صغيرة، وغالبًا شعيرات دموية، حيث ترتبط بأوعية أكبر تمتد داخليًّا من السمحاق الخارجي، والسمحاق الداخلي، وتسير في قنوات عمودية بالنسبة إلى قناة هافيرس.

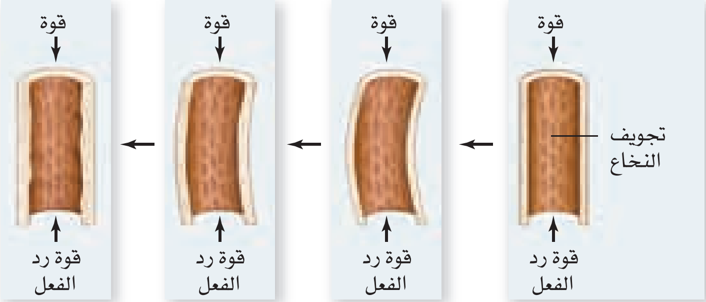
إمكانية إعادة بناء العظام تسمح لها بالاستجابة للاستعمال أو للإهمال

من السهل علينا، التفكير في أن العظام خاملة، خاصة ونحن لا نراها إلا وهي على هيئة هيكل عظمي لحيوان نافق. لكنها كأي جزء آخر من الجسم، كالعضلات والجلد، قابلة للتغير بحسب الضغوط البيئية، وإن العظم نسيج ديناميكي يستطيع التغير وَفق ما هو مطلوب منه.

فالتأثيرات الميكانيكية كالضغط على المفاصل، أو القوة الناتجة عن انقباض العضلات على أجزاء وخواص للعظم، وتأثيرات أخرى قد تشكل جميعها عوامل إعادة تشكيل ونمذجة، لا تغير شكل العظم فقط في أثناء التطور الجنيني، ولكن بعد الولادة أيضًا. واعتمادًا على اتجاه القوى المؤثرة في العظم ومقدارها، فإن سمك العظم قد يزداد، وقد يتغير حجم خصائص السطوح التي ترتبط بها العضلات والأوتار والأربطة وشكلها كذلك. وقد تتغير التراكيب العظمية الصغيرة التي تشكل العظم الإسفنجي. إن النشاط الرياضي، أو استخدام العضلة المعدة للقيام بوظيفة معينة لا يؤثر في العضلة فقط، ولكنه أيضًا يزيد من كمية الأوعية الدموية والأنسجة الليفية الضامة، ويصبح الهيكل العظمي أغلظ وأصلب بزيادة سمك العظم وقوته.

إن ظاهرة **إعادة التشكيل Remodeling** تحدث في العظام جميعها، ولكنها تظهر بشكل أفضل في العظام الطويلة. إن القوى الصغيرة قد لا تؤثر في العظم، ولكن القوة الكبيرة المتكررة قد تسهم في إعادة البناء (الشكل 47-6). فالقوة الكبيرة قد تعمل على ثني العظم إلى درجة لا يمكن للعين مشاهدتها دائمًا. فهذه القوى تعمل على تحفيز تكوين العظم، وزيادة سمك العظم الصلب. ومع زيادة السمك، فإن مقدار انحناء العظم سوف يقل ليمنع الانحناء بشكل كامل، وهنا يتم إيقاف تكون العظم عند هذه النقطة. وهذا مثال آخر على التغذية الراجعة السلبية.

إن عملية إعادة بناء العظم ليست مفهومة بشكل كامل. ولكن يمكن تفسيرها من خلال تركيب بلّورات هيدروكسي أباتيت نفسها. وهناك أنواع كثيرة من البلّورات



الشكل 47-6

تظهر الصورة مقطعًا بيانيًّا من عظم طويل كعظمة الساق. هذا المقطع وقع تحت تأثير قوة أدت إلى قوة رد فعل من الأرض، حيث تقف الساق.

أ . تحت تأثير قوة ضغط ضعيفة، فإن العظمة لا تنثني.

ب. إذا زادت القوة، وكان العظم الصلب غير سميك بما فيه الكفاية، فإن العظم سوف ينثني (الانحناء في الصورة مبالغ فيه للتوضيح).

جـ. عند حدوث الضغط، فإن خلايا بانية العظم تحفَّز عند منطقة الثني لتقوم بإنتاج عظم إضافي. ومع إضافة عظم صلب جديد، يقلّ مقدار الانحناء.

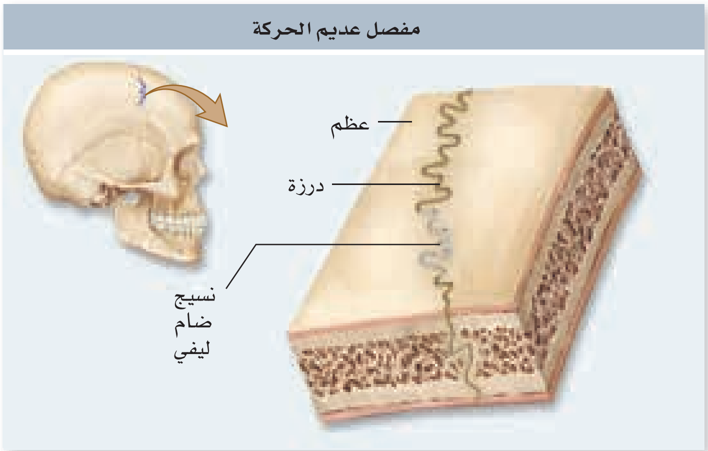
د. عندما تضاف كمية كافية من العظم الصلب لمنع الانحناء، يتوقف إنتاج الخلايا بانية العظم، وتتوقف بذلك إضافة العظم الصلب.

يمكـن أن تغيـر موقعها بسـبب قـوى خارجية، ويـؤدي ذلـك إلى فقدان شـحنتها المحايـدة، حيث تصبـح مشـحونة. تُسـمى هـذه الظاهـرة **التأثيـر الكهربائي للضـغط Piezoelectric effect**، حيـث يمكن للمؤثـر الميكانيكي التأثير في تركيب بلّورات الهيدروكسي أباتيت.

إن الشحنات الناتجة بالطريقة السابقة تعمل على تحفيز إنتاج خلايا بانية العظم، ومن ثم إنتاج عظم جديد في تلك المنطقة. وكما قلنا، فإننا لإعادة بناء العظم نحتاج إلى إزالته من مناطق أخرى، مستعينين بخلايا هادمة العظم، ولكن ما يحفزها غير معروف بصورة مؤكدة.

يمكن تقسيم العظم بحسب طريقة تكوينه الجنيني إلى عظم داخل غشائي، أو غضروفي داخلي. يتم إنتاج العظم عن طريق خلايا بانية العظم، التي ترتب نفسها في شرائط من الأنسجة الضامة، وتفرز بلّورات من فوسفات الكالسيوم تُسمى الهيدروكسي أباتيت. يتكون العظم المتخصص من تشكيلة من الكولاجين، وبلّورات هيدروكسي أباتيت. تحتوي الكثير من العظام دورة دموية داخلية، وخلايا حية ضمن مكوناتها. تتم عملية إعادة تشكيل للعظام استجابة لمؤثرات فيزيائية.

3-47 حركة المفاصل والعظام

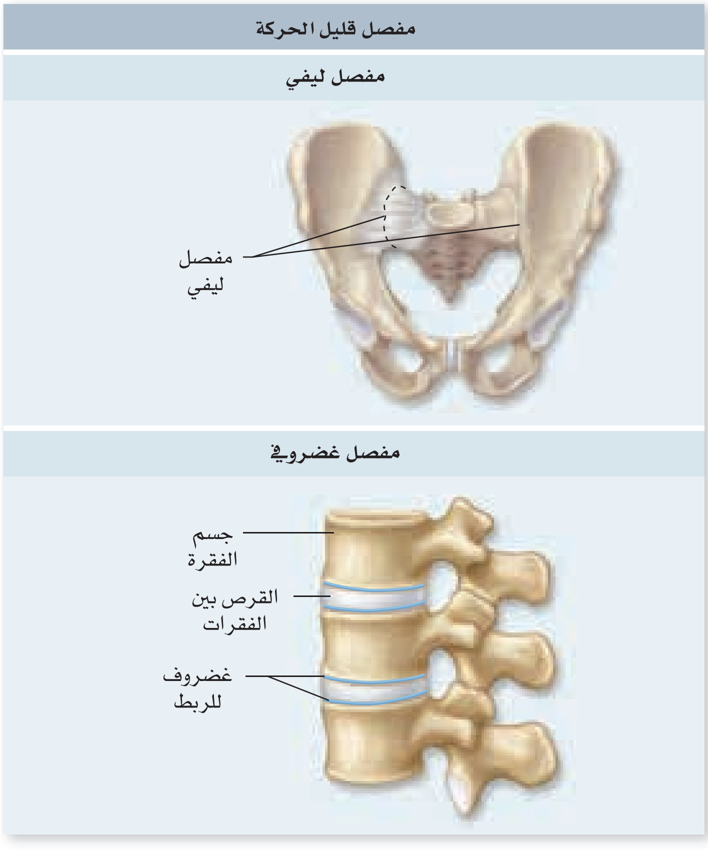


أ.

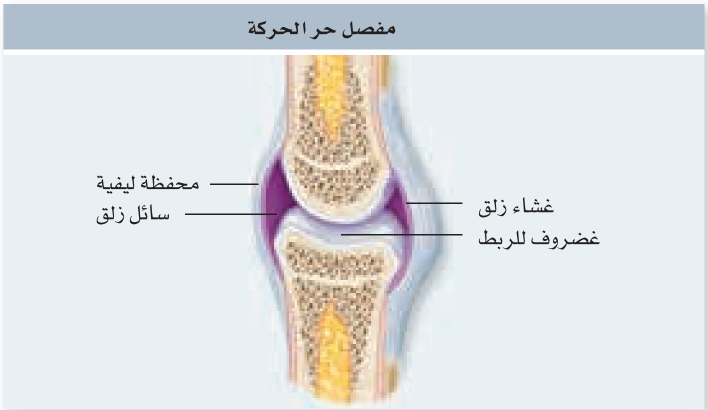
يتحرك الهيكل الداخلي بالقوة الناتجة عن الجهاز العضلي الهيكلي. ترتبط العضلات الهيكلية بالعظام بطرق عدة. فألياف العضلات ترتبط مباشرة بالسمحاق الخارجي في العظم أو النسيج الضام في العضلات الهيكلية لتشكل حبلًا ليفيًّا قويًّا يُسمى **الوتر Tendon** الذي يربط ألياف العضلة بسمحاق العظم. تحدث حركة الهيكل استجابة لانقباض العضلة عند **المفاصل Joints** أو أماكن الارتباط، حيث تلتقي عظمة بأخرى.

هناك ثلاثة أنواع رئيسة من المفاصل، هي:

1. **المفاصل عديمة الحركة Immovable joints** التي تشمل الدرزات التي تربط عظام الجمجمة (الشكل 47-7 أ).
2. **المفاصل قليلة الحركة Slightly movable joints** التي تشمل نوعين اعتمادًا على المادة الرابطة بين العظمتين: الأولى تحتوي على نسيج



ب.



ج.

الشكل 47-7

ثلاثة أنواع من المفاصل:

أ . الدرزات في الجمجمة مفاصل عديمة الحركة.

ب. مفاصل قليلة الحركة. وتشمل المفصل العجزي الحرقفي عند الثديات، وهو مفصل ليفي (أعلى) والمفاصل الغضروفية بين الفقرات (أسفل).

ج. المفاصل حرة الحركة، وهي المفاصل الزلقة كمفاصل الأصابع.

ضام ليفي كتلك التي في المفصل العجزي الحرقفي، حيث يلتقي الحوض بالعمود الفقري، والثانية تحتوي على غضاريف كما في الأقراص بين الفقرات في العمود الفقري، حيث تعمل كوسادة ملطفة للحركة (الشكل 47-7 ب).

3. **المفاصل حرة الحركة Free movable joints** وهي شائعة عند الفقريات، وتدعى المفاصل الزلقة *Synovial joints*؛ لأن العظام تلتقي مع بعضها عن طريق محفظة (غشاء) زلقة *Synovial capsule* مليئة بسائل زجاجي يساعد على الانـزلاق. نهاية كل عظمة مغطاة بغضاريف، والجزء الخارجي للكبسولة الزلقة يتكون من ألياف سميكة قوية تُبقي العظام المتقابلة في موقعها. تتضمن المفاصل الزلقة مفاصل الأطراف، والفك، والأصابع (الشكل 47-7 ج).

تختلف المفاصل المتحركة في مدى الحركة بحسب نوعها

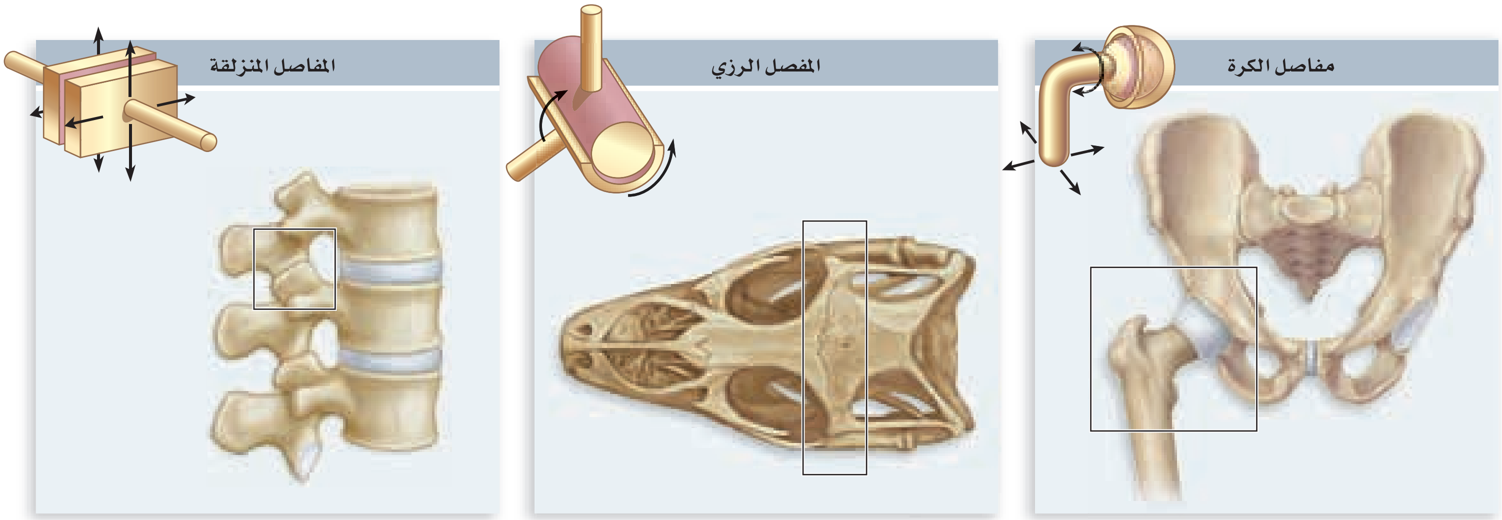
يحتوي كل مفصل في الهيكل على مدى مميز من الحركة، وأنماط الحركة الأربعة المعروفة، هي: الكرة والمحجر (الكرة والجيب)، والـرَّزِّي (ثنائي الاتجاه)، والمنزلق، والمركب.

مفاصل الكرة–المحجر Ball-and-socket تشبه تلك الموجودة في مفصل الورك، حيث تشكل عظمة الساق العليا الكرة التي تلائم المحجر الموجود في عظمة الحوض. يشكل هذا المفصل حركة عامة في الاتجاهات جميعها إضافة إلى التفاف الكرة ودورانها (الشكل 47-8 أ).

أبسط أنواع المفاصل هي **المفاصل الرزية** (ثنائية الاتجاه) **Hinge** كمفصل الركبة، حيث تقتصر حركة عظم الساق السفلى على الدوران إلى الأمام أو الخلف، دونما حركة جانبية. والمفصل الليفي الذي يشبه الـدرزات في أعلى جمجمة السحلية هو أيضًا مثال على هذه المفاصل (الشكل 47-8 ب).

المفاصل المنزلقة Gliding joints توجد في جمجمة بعض الفقريات اللاثديية، وأيضًا بين النتوءات الجانبية للفقرات في الثدييات (الشكل 47-8ج). النتوءات الجانبية تكون على شكل أزواج، وتمتد من الأمام والخلف في كل فقرة. والنتوءات الأمامية تكون مائلة للأسفل قليلًا، وكل منها ينزلق على السطح الواقع تحتها للنتوءات الخلفية من الفقرة التي تليها. هذا المفصل الزلق والمنزلق يعطي ثباتًا للعمود الفقري، ويسمح في الوقت نفسه ببعض المرونة للحركة بين الفقرات.

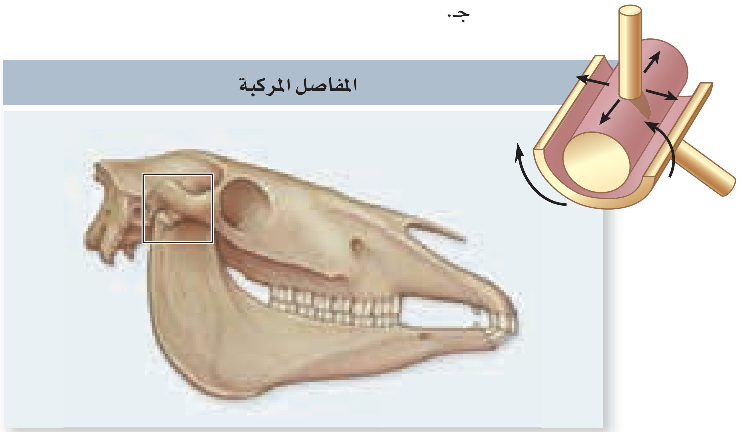
المفاصل المركبة Combination Joint هي التي تمتلك صفات حركية موجودة في نوعين أو أكثر من المفاصل. وأفضل مثال على ذلك هو مفصل الفك في الثدييات، وهو مفصل زلق، ولكنه يختلف في نوع الحركة التي يسمح بها مقارنة مع باقي المفاصل الزلقة. فمفصل الفك في السحلية هو رَزِّي (ثنائي الاتجاه). أما الثدييات، فهي مختلفة؛ لأنها تقوم بطحن الطعام في الفم إلى أجزاء صغيرة، ثم تبتلعه خلافًا لباقي الفقريات التي تستطيع ابتلاع الضحية مرة واحدة، أو على شكل قطع كبيرة. ولكي تستطيع طحن الطعام وتقطيعه، فلا بد للفك السفلي من الحركة من جانب إلى آخر لحصول الاحتكاك والتلاقي بين الأسنان العلوية والسفلية بشكل جيد. ويمكن للفك السفلي أن ينزلق إلى الأمام والخلف لحد ما. في الوقت نفسه، يجب أن يمتلك مفصل الفك شكلًا قريبًا من شكل المفصل الرزي ليسمح للفم بالفتح والإغلاق. وعليه، فإن مفصل الفك مزيج لصفات المفصل الرزي وحركته، والمفصل المنزلق (الشكل 47-8 د).



أ.

ب.

ج.



د.

الشكل 47–8

أنماط حركة المفاصل:

أ . مفاصل الكرة– المحجر، كما في مفصل الـورك: يسمح بحركة الساق والتفافها ضمن محجر (تجويف) الورك.

ب. المفصل الرزي (ثنائي الاتجاه): يسمح بالحركة ضمن مستوى واحد، كما في المفاصل الليفية في أعلى جمجمة السحلية، ومفصل الركبة.

ج. المفاصل المنزلقة، وتتمثل جيدًا في المفاصل الجانبية للفقرات (ليس المركزية) التي تسمح بانزلاق سطح على آخر.

د. المفاصل المركبة التي تمثل مجموعة من المفاصل تعمل معًا، كما في مفصل الفك في الثدييات الذي يسمح بحركة دائرية وأخرى انزلاقية من جانب إلى آخر.

العضلات المخططة تسحب العظام

لإحداث حركة المفصل

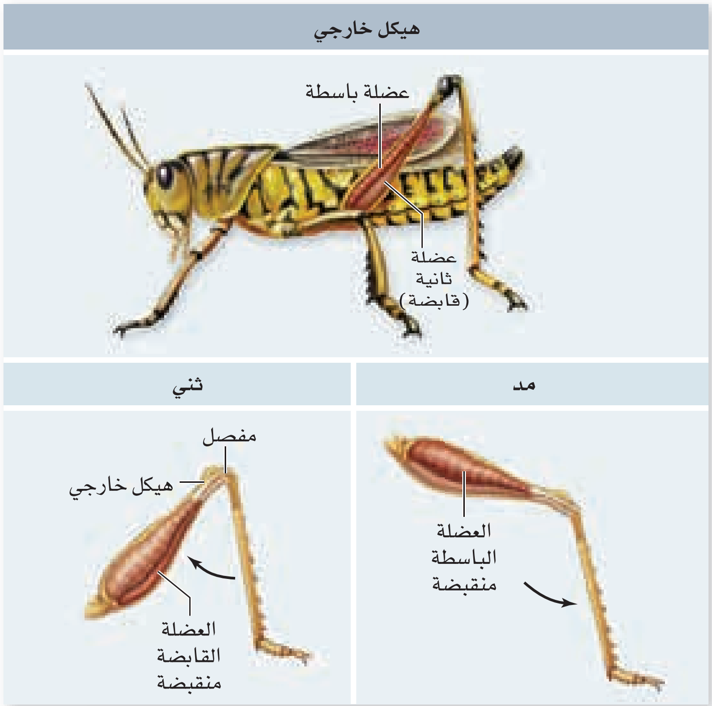
إن انقباض العضلات يؤدي إلى تحريك الهيكل العظمي. وبشكل عام، تتصل كل نهاية من نهايتي العضلة بعظمة مختلفة، أو بجزء آخر كالجلد. هناك طريقتان لارتباط العضلة: الأولى، ارتباط ألياف العضلة بالسمحاق الخارجي بشكل مباشر. والثانية، انتهاء العضلة بنسيج ضام كثيف على هيئة حبل يسمى الوتر الذي يرتبط بالسمحاق (الشكل 47-9 ب).

يطلق على مكان الارتباط الأول **للعضلة الأصل** (المثبِّت) **Origin** ويبقى في مكانه تقريبًا عند الحركة والانقباض. أما مكان ارتباط النهاية الأخرى للعضلة فيسمى **المُرتَكَز Insertion** ويرتبط بالعظمة التي تتحرك عند انقباض العضلة. فالعضلة ذات الرؤوس الأربعة في الساق تسبب حركة الساق السفلى إلى الأمام أو الخلف بالنسبة إلى الساق العلوية.

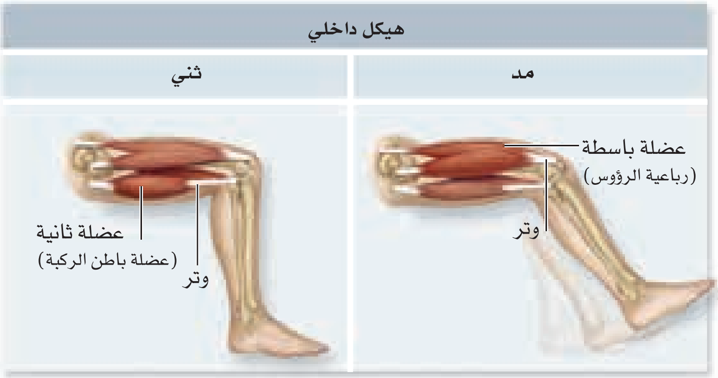
تترتب العضلات بشكل أساسي، بحيث إن أي حركة تنتجها عضلة معينة يمكن عكسها بعضلة أخرى. فالعضلات القابضة للساق (الشكل 47-9 ب) تحرك الساق السفلى إلى الخلف والأعلى، فيتم ثني الركبة. تسمى هذه المجموعة من العضلات **عضلات رائدة Agonist** وحركتها معاكسة لحركة العضلة ذات الرؤوس الأربعة التي يطلق عليها **العضلة المضادة Antagonist** والعكس صحيح، فيمكن تسمية العضلة ذات الرؤوس الأربعة بالرائدة. لذا، فإن العضلة القابضة للساق تكون المضادة. المهم هنا أن كل عضلتين أو مجموعتين من العضلات تعمل كعضلات متعاكسة، وعليه، فكل عضلة رائدة يقابلها عضلة مضادة.

عندما ترفع وزنًا معينًا بقبض العضلة ذات الرأسين في ذراعك، فإن القوة الناتجة عن العضلة هي أكبر من قوة الجاذبية على ذلك الوزن. في هذه الحالة يقلّ طول العضلة خلال عملية رفع الوزن. يسمى هذا النوع من الانقباض **انقباض متساوي التوتر** (تواتري) **Isotonic contraction**؛ لأن القوة أو التوتر داخل العضلة تبقى ثابتة تقريبًا في أثناء عملية الانقباض.

أما إذا كان الوزن أكبر من أن تحمله العضلة، فإن العضلة تنقبض دون أن ينقص طولها؛ لأنها لا تستطيع رفع الوزن. ويدعى هذا الانقباض الانقباض **متساوي الطول (القياسي) Isometric contraction** لأن طول العضلة لا يتغير. هذا الانقباض ضروري للمحافظة على وضع الجسم وبقاء الأشياء في موقع ثابت. إن كلا النوعين من الانقباض التواتري والقياسي يحتاجان إلى طاقة. ومعظم حركاتنا تضمّ النوعين من الانقباض.



أ.



ب.

الشكل 47-9

العضلات القابضة والباسطة في الساق. أ. العضلات المتضادة تتحكم في الحركة عند الحيوانات ذات الهيكل الخارجي، كعملية القفز عند الجندب. فعند انقباض عضلة الساق الصغرى (القصبة) تسحب الساق السفلى إلى أعلى. ومن ثم، فإن انقباض عضلة الساق الباسطة تقوم بجعل الساق مستقيمة بشكل كامل، وتدفع الحشرة من ثم في الهواء (إلى أعلى). ب. تعمل العضلات المتضادة بالمثل في الهيكل الداخلي. مثال ذلك عضلة باطن الركبة (المأبض) التي تتصل بالركبة من أسفل، وتتحكم في حركة الساق السفلية، تقوم بثني الساق إلى أسفل عند انقباضها. أما رباعية الرؤوس التي تتصل بالركبة من أعلى فتمدّ الساق السفلية إلى أعلى عند انقباضها.

تمنح المفاصل الهيكل الصلب قدرة على الحركة، فتسمح بمجال معين من الحركة اعتمادًا على نوع المفصل. أنواع المفاصل هي: الكرة-المحجر، والرزية (ثنائية الاتجاه)، والزلقة، والمركبة. تتموضع العضلات عبر المفصل، ويعمل انقباضها على حركة الجسم. العضلات المتضادة لها أعمال متعاكسة.

4-47 انقباض العضلات

يركز هذا الجزء على العضلات الهيكلية في الفقريات، فعضلات الفقريات تم دراستها وفهمها بشكل جيد في الحيوانات. تحتوي كل عضلة هيكلية على عدد من **الألياف العضلية Muscle fibers** كما هو موضح في (الفصل الـ43). وتحتوي كل ليفة عضلية حزمة من **اللييفات العضلية Myofibrils** يتراوح عددها بين 4-20 في كل ليفة عضلية. وتتكون كل لُييفية عضلية من **خيوط عضلية Myofilaments** رفيعة وغليظة (الشكل 47-10).

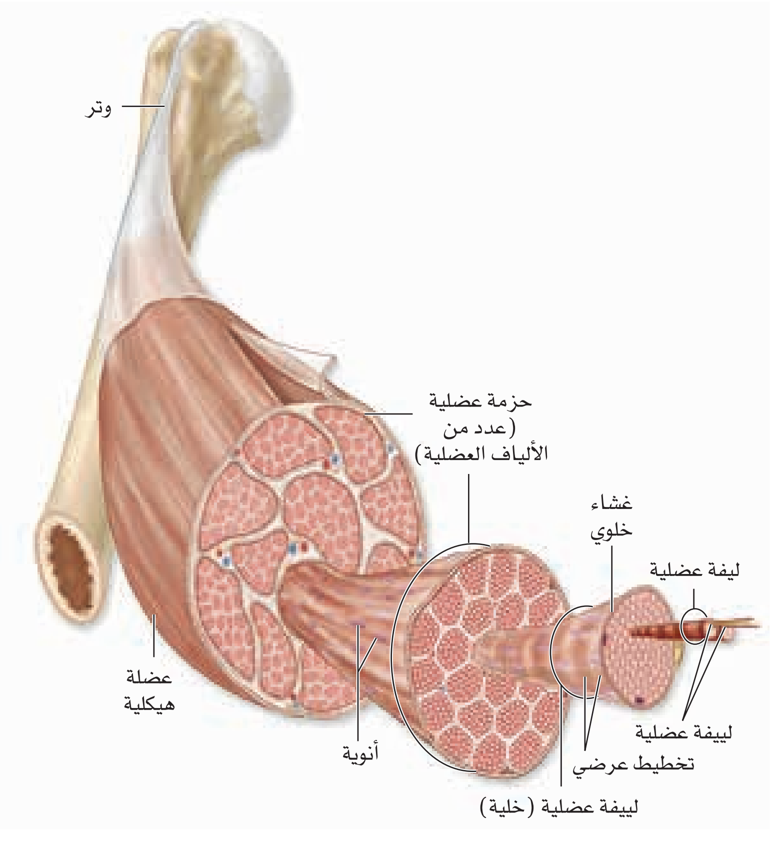
يمكن أن نرى تحت المجهر أن الليفات العضلية تحتوي على أشرطة Bands متكررة غامقة وفاتحة، وهذا يعطي المظهر المخطط للعضلات الهيكلية. تجتمع الخيوط العضلية الغليظة لتعطي الشريط الغامق، وتسمى شريط A، أما الخيوط الرفيعة فتوجد في الشريط الفاتح، أو شريط I.

يقسم كل شريط فاتح في الليف العضلي في المنتصف بقرص كثيف متعرج من البروتينات يسمى خط Z *(Z line)*، وقد سُمّي هكذا بسبب مظهره في المجهر الإلكتروني. تركتز الخيوط الرفيعة إلى هذا القرص المتعرج. تظهر صورة المجهر الإلكتروني لليف العضلي (الشكل 47-11) تكرار التركيب من خط **Z** إلى آخر، هذا التركيب يُسمّى **قطعة عضلية Sarcomere** وهي أصغر وحدة وظيفية في العضلة.

تنقبض العضلة عند انزلاق الخيوط المتداخلة معًا

تبرز الخيوط الرفيعة، وتتداخل جزئيًّا مع الخيوط الغليظة في كل جانب من جانبي حزمة A، ولا تصل إلى منتصف العضلة المنبسطة (المرتخية). لذا، فإن منتصف حزمة A، يسمى حزمة *H (H Band)*، يكون أفتح من أطراف حزمة A لأن الأطراف تحتوي على الخيوط الرفيعة والغليظة، أما حزمة H فيحتوي خيوطًا غليظة فقط.

تنقبض العضلة، ويقصر طولها عندما ينقبض الليف العضلي ويقصر. وعند حدوث ذلك، فإن الخيوط العضلية لا تقصر، ولكن الخيوط الرفيعة والغليظة تنزلق بالنسبة إلى بعضها بعضًا (الشكل 47-1). تنزلق الخيوط الرفيعة بشكل أعمق في حزمة A وحتى في مرحلة نهائية تسبب قصر حزمة H حتى يختفي تمامًا. يعمل هذا على جعل حزمة I أضيق أيضًا، بسبب تقريب حزم A لبعضها. وهذه هي آلية الخيوط المنزلقة في انقباض العضلات.

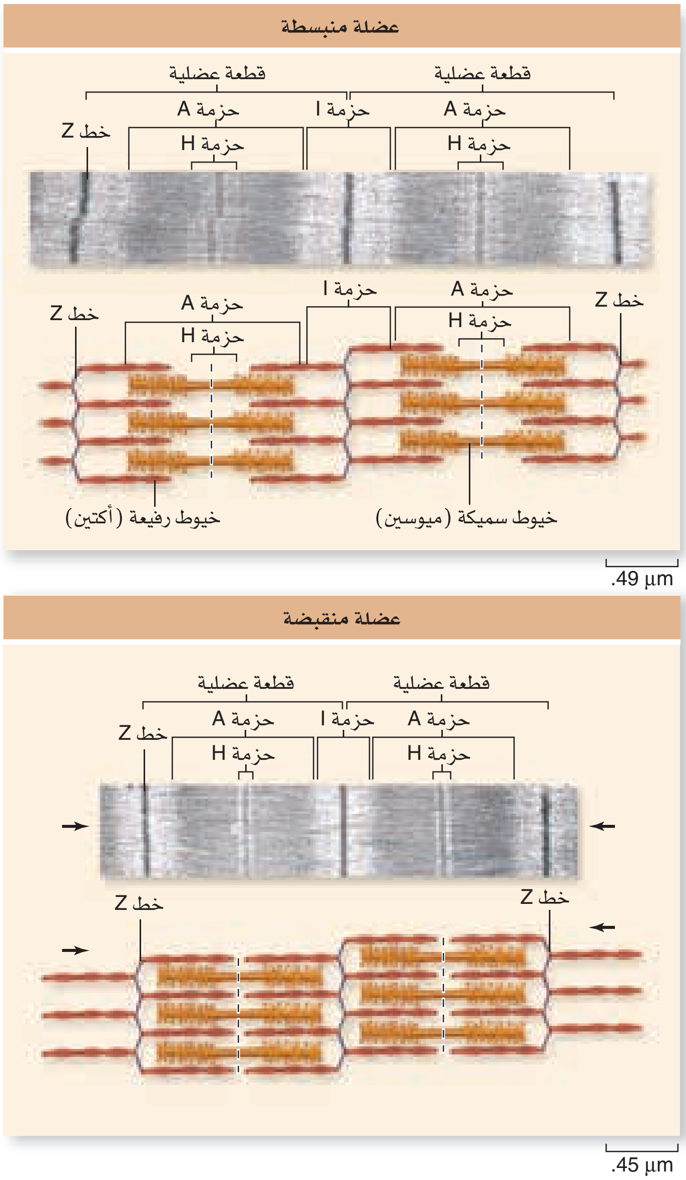


الشكل 47-10

تركيب العضلات الهيكلية في الفقاريات. تتكون كل عضلة من عدد من الحزم العضلية، وكل منها مكون من حزمة ألياف أو خلايا عضلية. وتحتوي كل خلية عددًا من اللييفات التي يتكون كل منها من خيوط عضلية.

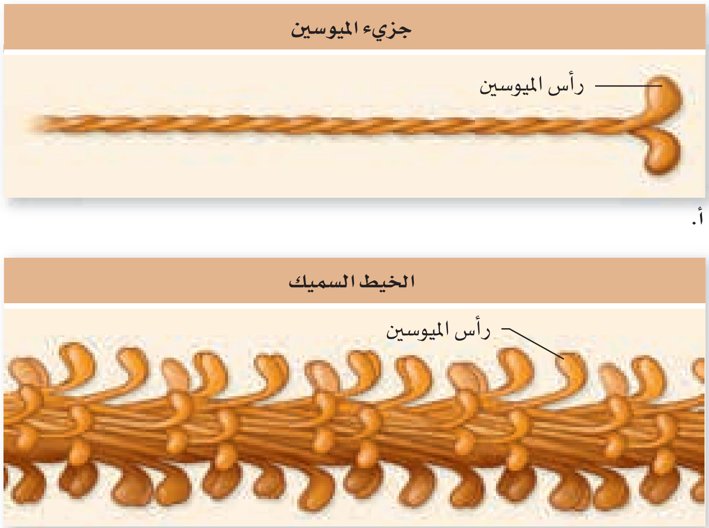
آلية الخيوط المنزلقة *The sliding filament hypothesis*

تظهر صور المجهر الإلكتروني **جسورًا عرضية Cross- bridges** تمتد من الخيوط الغليظة وحتى الرفيعة، ما يقترح آلية قد تسبب انزلاق الخيوط العضلية. إن فهم كيفية حدوث ذلك يؤكد أهمية دراسة الخيوط الغليظة والرفيعة على مستوى جزيئي. أظهرت الدراسات البيوكيمائية أن الخيوط الغليظة تتكون من جزيئات البروتين **ميوسين Myosin** المرتبطة مع بعضها. يتكون بروتين ميوسين من تحت



الشكل 47-11

تركيب القطعة العضلية في كلّ من العضلتين المنبسطة والمنقبضة. تظهر في الشكل قطعتان عضليتان، إضافة إلى الخيوط الرفيعة والسميكة. يمثل خط Z حدود القطعة العضلية، والحزمة A الخيوط السميكة. توجد الخيوط الرفيعة ضمن الحزمة I وتنتشر داخل الحزمة A متبادلة مع الخيوط السميكة. حزمة H هي الأفتح لونًا مقارنة بما حولها، وتتمركز في حزمة A وتحتوي فقط على الخيوط السميكة. العضلة العليا منبسطة (مرتخية). في العضلة السفلى المنقبضة، تتحرك خطوط Z لتقترب من بعضها، أما الحزمتان I و H فتصبحان أقصر. في حين أن حزمة A لا يتغير طولها؛ لأنها تحتوي الخيوط السميكة التي لا يتغير طولها.



الشكل 47–12

الخيوط السميكة تتكون من الميوسين.

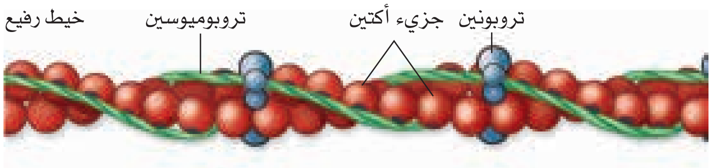
أ . يتكون كل جزيء ميوسين من سلسلتين من عديد الببتيد ملتفتين حول بعضهما. وفي نهاية كل سلسلة منطقة كروية تُسمّى الرأس.

ب. تتكون الخيوط السميكة من جزيئات ميوسين مندمجة معًا في حزم، وتبرز رؤوس الميوسين على مسافات منتظمة.

وحدتين تحتوي كل منهما رأسًا يمتد خارجًا من الخيط الرئيس الطويل الذي يلتف مع الآخر. يتكون الخيط الغليظ من نسخ من جزيئات الميوسين، بحيث إن الرؤوس تبرز في الحزمة الرئيسة على طول الخيط الغليظ (الشكل 47-12). ويشكل الرأس في بروتين الميوسين الجسر العرضي مع الخيوط الرفيعة، الذي يُرى تحت المجهر الإلكتروني.

يتكون كل خيط رفيع بشكل أساسي من كثير من **جزيئات البروتين Actin** الكروي مرتبة في خيطين ملتفين حول بعضهما بشكل لولبي مزدوج (الشكل 47-13). وإذا استطعنا رؤية القطعة العضلية على المستوى الجزيئي فسوف تكون كما تظهر في (الشكل 47-14).

يشكل الميوسين مثالًا على البروتينات المتحركة *Motor proteins* القادرة على تحويل الطاقة الكيميائية في جزيء ATP إلى طاقة حركية (انظر الفصل الـ 4). ويحدث هذا بتسلسل من الأحداث يُسمى **دورة الجسور العرضية Cross-bridge cycle** (الشكل 47-15). عندما تحطِّم رؤوس ميوسين ATP إلى



الشكل 47–13

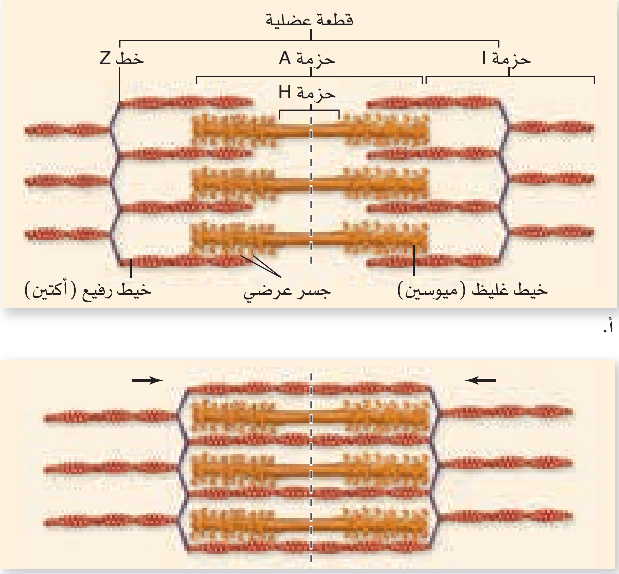
الخيوط الرفيعة تتكون من بروتين أكتين الكروي. يتشكل الخيط الرفيع من صفين من جزيئات أكتين ملتفين بشكل حلزوني. وترتبط بروتينات أخرى بخيط أكتين، وهذه هي تروبوميوسين وتروبونين التي تسهم في انقباض العضلة.

$ADP+P_i$ يتغيّر الشكل الفراغي لميوسين، ويصبح في الحالة النشطة استعدادًا لشوط القوة اللاحق. يبقى ADP و P_i مرتبطين برأس الميوسين، فيبقى هذا في الحالة النشطة. للمقارنة، يستخدم عادة مثال الزناد في المسدس لوصف هذه العملية. ففي وضع الاستعداد، ترتبط رؤوس ميوسين بأكتين مشكِّلة جسورًا عرضية. وعندما يرتبط رأس الميوسين بأكتين، ويشكلان جسرًا عرضيًّا يتحرر ADP وPi، ويحصل تغير في شكل الميوسين مرة أخرى، ما يدفع الخيوط الرفيعة في اتجاه منتصف القطعة العضلية، وهذا ما يطلق عليه شوط القوة *Power stroke* (الشكل 47-14 ب، 47-15). وفي نهاية مرحلة شوط القوة، يرتبط رأس الميوسين بجزيء ATP جديد، وهذا يفصله عن أكتين. وتستمر هذه الدورة مع استمرار حث العضلة على الانقباض. يمكن تمثيل هذه الأحداث بسحب حبل بصورة تتابعية؛ يدًا بعد الأخرى. فرؤوس ميوسين هي الأيدي وألياف أكتين هي الحبل.

بعد موت الكائن الحي، تتوقف الخلايا عن إنتاج ATP. وبذلك، فإن الجسور العرضية لا يمكن أن تنفصل عن أكتين؛ لأن الانفصال يحتاج إلى ارتباط ATP مع رؤوس الميوسين من جديد. ويسبب هذا تصلبًا في العضلات، يتبعه الموت، ويسمى تصلب الوفاة أو التخشب الموتي *Rigor mortis*. في المقابل، فإن الخلية الحية يكون لديها رصيد من ATP يسمح لميوسين بالانفصال عن أكتين. والسؤال هنا هو: كيف تستطيع العضلة إيقاف تكوين الجسور العرضية للاسترخاء؟ وسوف يتم دراسة تنظيم عمليتي الانقباض والانبساط لاحقًا.

الانقباض يعتمد على إطلاق أيونات الكالسيوم تبعًا للإشارة العصبية (الإثارة)

عند ارتخاء العضلة، يكون رأس الميوسين في الحالة النشطة ومرتبطًا بـ ADP و P_i، ولكنه لا يملك القدرة على الارتباط بأكتين. والسبب في ذلك أنه في

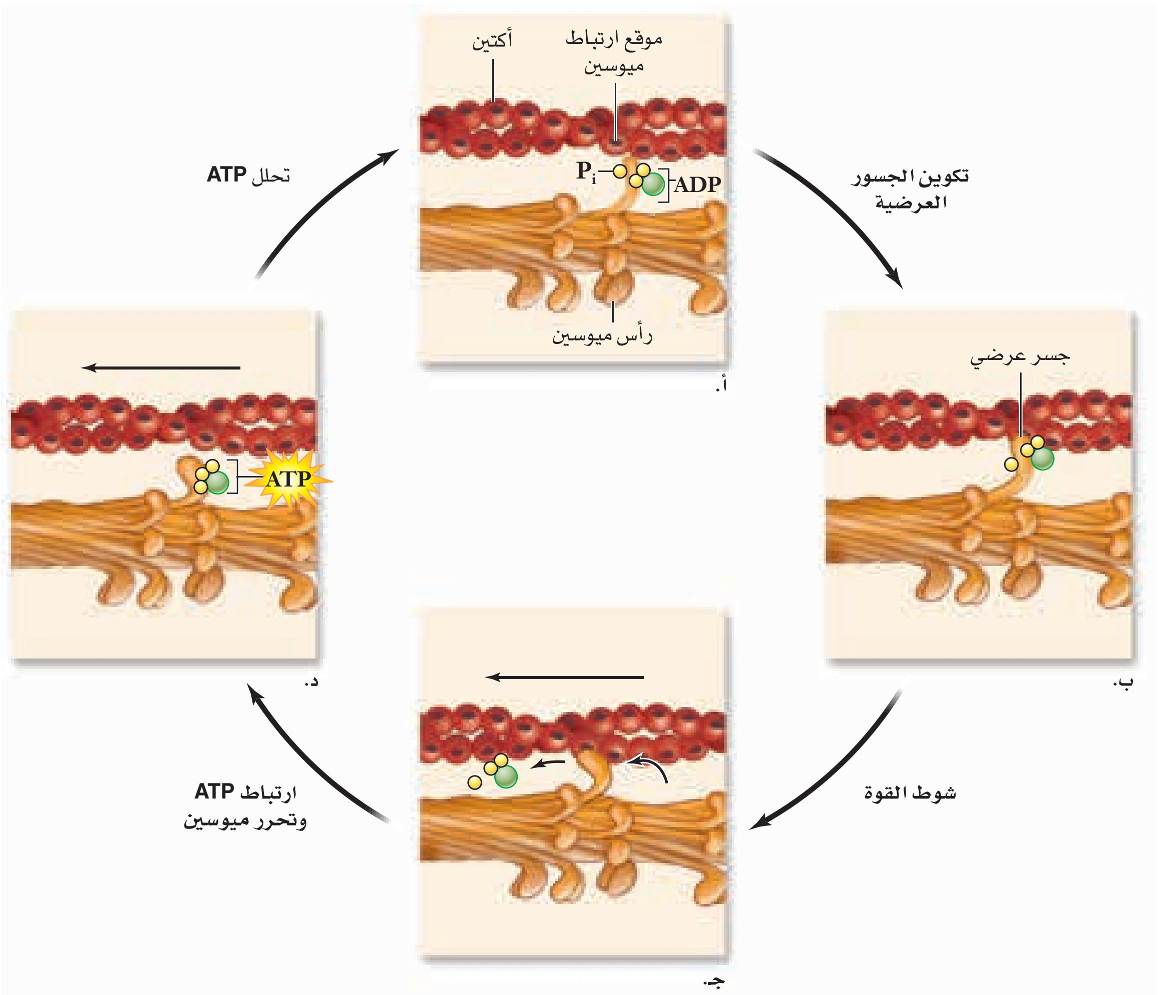


الشكل 47–14

تفاعل الخيوط الرفيعة مع السميكة في قطعة عضلية لعضلة هيكلية.

أ . تترتب رؤوس الميوسين عند نهايتي الخيط السميك في اتجاهين متعاكسين. وهذا يسمح بسحب الخيوط الرفيعة وخطوط Z عن طريق الجسور العرضية نحو منتصف القطعة العضلية.

ب. يسبب انزلاق الخيوط العضلية انقباض العضلة.



الشكل 47-15

دورة الجسر العرضي في انقباض العضلة.

أ. إن تحطم ATP عن طريق ميوسين يُنتج تغيرًا في شكل رأس ميوسين، ويحوله إلى الوضع النشط. ويبقى ADP وP_i ملتصقين برأس ميوسين الذي يستطيع الآن الارتباط بأكتين.

ب. يرتبط ميوسين بأكتين ليشكلا الجسر العرضي.

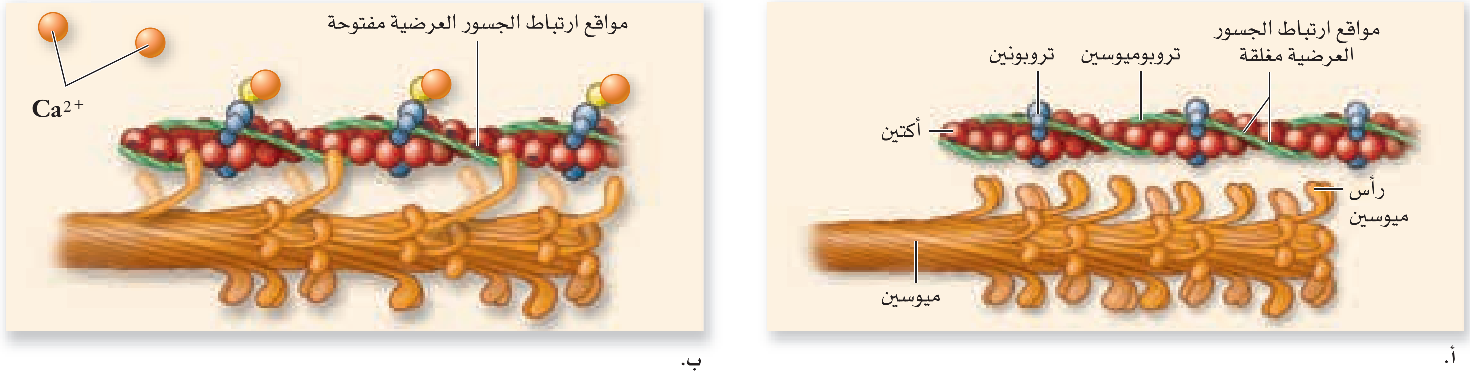
جـ. يعود ميوسين إلى شكله الأصلي خلال شوط القوة، ويطلق ADP و P_i.

د. يرتبط جزيء ATP برأس ميوسين، فيسبب انفكاك الجسر العرضي، يتبعه تحطم ATP ليعيد رأس ميوسين إلى الحالة النشطة لتبدأ الدورة من جديد.

حالة الانبساط يكون مكان الارتباط مغلقًا فيزيائيًّا عن طريق بروتين آخر يُسمّى **تروبوميوسين Tropomyosin** موجود في الخيوط الرفيعة، وبذلك لا يتكون الجسر المتداخل العرضي، ولا تنزلق الخيوط العضلية.

لحصول الانقباض، يجب إبعاد تروبوميوسين من الطريق؛ لكي يتمكن رأس الميوسين من أن يرتبط هذا باكتين في مكان الارتباط الذي أصبح مكشوفا الآن. إن عملية إبعاد تروبوميوسين تحتاج إلى بروتين آخر يسمى **تروبونين Troponin** وهو بروتين تنظيمي يربط تروبوميوسين وأكتين معًا. إن التفاعل التنظيمي بين تروبونين وتروبوميوسين تسيطر عليه أيونات الكالسيوم Ca^{2+} في سيتوبلازم الخلية العضلية.

عندما يكون تركيز Ca^{2+} في السيتوبلازم قليلًا، يثبط تروبوميوسين تكوين الجسر العرضي بين أكتين وميوسين (الشكل 47-16أ). وعندما يزداد تركيز Ca^{2+}، يرتبط Ca^{2+} بتروبونين مغيرًا بذلك شكل المعقد تروبونين- تروبوميوسين، ويزيحه قليلًا عن موضعه. يعرض هذا التغير في الشكل مناطق ارتباط ميوسين الموجودة على أكتين، ما يسمح هذا بتكوين الجسر العرضي، ومن ثم انقباض العضلة (الشكل 47-16 ب).

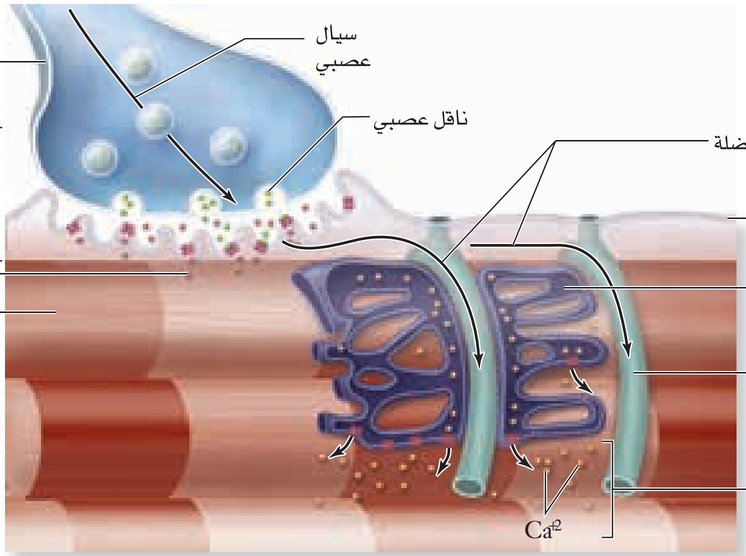


الشكل 47-16

كيفية سيطرة أيونات الكالسيوم على انقباض العضلات الهيكلية. أ. في حالة الراحة، تغلق الخيوط الطويلة للبروتين تروبوميوسين مكان ارتباط ميوسين على أكتين. بسبب عدم مقدرة ميوسين على الارتباط بأكتين لا يحصل الانقباض. **ب.** ارتباط كالسيوم بالبروتين تروبونين وتشكيل المعقد تروبونين-كالسيوم يقوم بإزاحة تروبوميوسين، ويظهر أماكن ارتباط ميوسين على خيط أكتين، وبذلك يسمح بتكوين الجسور العرضية، ومن ثم انقباض العضلة.

الشكل 47–17

العلاقة بين الليف العضلي، والأنيبيبات المستعرضة والشبكة العضلية البلازمية. يطلق الناقل العصبي عند المفصل العضلي العصبي، فيرتبط بقنوات Na^+ ذات المستقبلات الكيميائية فيسبب إزالة استقطاب غشاء الخلية العصبية. وتنقل هذه الاستثارة على طول غشاء الخلية وإلى داخل الخلية عبر الأنيبيبات المستعرضة إلى داخل الشبكة العضلية البلازمية. وعندما ينتشر كالسيوم خلال السيتوبلازم إلى الليفات العضلية يحصل الانقباض.



تحتاج العضلات إلى مصدر معتمد من Ca^{2+}. تحتفظ الألياف العضلية بالكالسيوم في الشبكة الأندوبلازمية المعدلة التي تُسمّى الشبكة **العضلية البلازمية Sarcoplasmic reticulum (SR)** (الشكل 47–17). عند استثارة الليف العضلي للانقباض، فإن غشاء الليف العضلي يفقد حالة الاستقطاب، فيصبح مزال الاستقطاب. وتنقل هذه الاستثارة إلى داخل الليفة العضلية عن طريق انغمادات في الغشاء البلازمي تدعى **الأنيبيبات المستعرضة Transverse tubule (T tubule)**.

إن فقدان الاستقطاب في الأنيبيبات المستعرضة سوف يؤدي إلى فتح قنوات كالسيوم في الشبكة العضلية البلازمية، ما ينتج عنه إطلاق الكالسيوم في السيتوبلازم. ينتشر Ca^{2+} إلى الليفات العضلية، حيث يرتبط هناك بتروبونين مغيرًا شكله ليسمح بالانقباض. يطلق على عملية تدخل Ca^{2+} في انقباض العضلة **مزدوج الاستثارة-الانقباض Excitation –contraction coupling**؛ لأن إطلاق Ca^{2+} هو الذي يربط استثارة العضلة عن طريق العصب الحركي بعملية الانقباض.

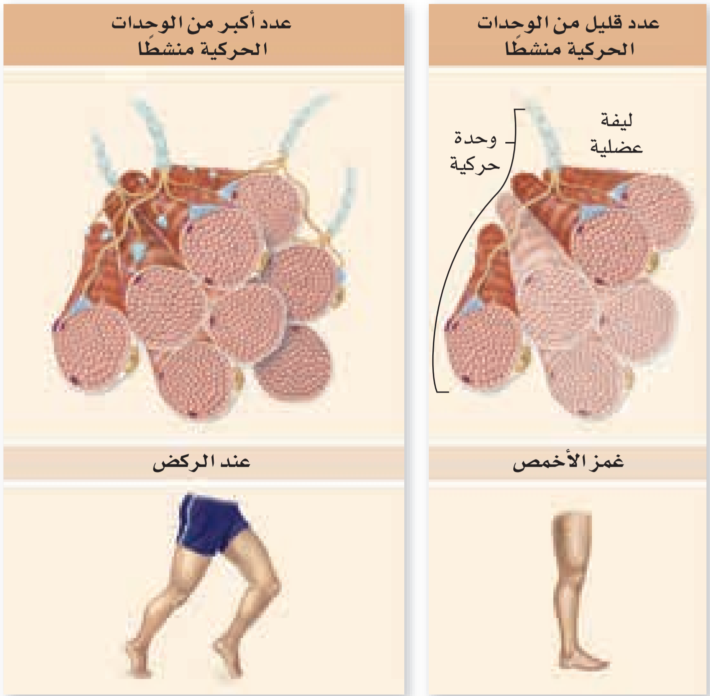
السيال العصبي ينتج عن الأعصاب الحركية

يعمل العصب الحركي على تحفيز العضلة للانقباض. وتدعى الأعصاب المحركة التي تنشط العضلات الهيكلية الأعصاب الحركية الجسمية *Somatic motor neurons*. يمتد المحور العصبي للعصب الحركي من جسم الخلية العصبية، ويتفرع ليغذي عددًا من الألياف العضلية. ويُسمّى هذا الارتباط بين نهاية العصب والخلية العضلية المفصل العصبي العضلي *Neuromuscular junction* (الشكل 47–17). يمكن لمحور واحد أن يحفز عددًا كبيرًا من الألياف العضلية، وفي بعض الحيوانات يمكن لليف العضلي الواحد أن يحفز من قبل أكثر من عصب حركي واحد. أما في الإنسان، فإن كل ليفة عضلية متصلة بفرع واحد من محور العصب الحركي.

عندما ينقل العصب الحركي الجسمي تيارًا كيميائيًّا كهربائيًّا، فإنه يحفز انقباض العضلة التي يرتبط بها من خلال العمليات الآتية:

1. يعمل العصب الحركي عند المفصل العصبي العضلي على إطلاق الناقل العصبي أستيل كولين (ACh). يرتبط أستيل كولين بالمستقبلات في غشاء الخلية العصبية، وتفتح بذلك قنوات Na^+ ليدخل Na^+ داخل الخلية العضلية، فيعمل ذلك على استثارة غشاء الخلية العضلية.
2. تمتد الاستثارة العصبية على طول غشاء الخلية العضلية وفي داخلها، عن طريق القنوات المستعرضة.
3. تنقل القنوات المستعرضة الاستثارة (السيال) في اتجاه الشبكة العضلية البلازمية، فتفتح قنوات كالسيوم ما يؤدي إلى تحرره، حيث يرتبط كالسيوم بتروبونين، ويحصل بعدها انقباض العضلة.

إن توقف السيال العصبي يؤدي إلى توقف إفراز أستيل كولين، فيتوقف بذلك إنتاج الاستثارة في الليف العضلي. يعمل بعدها بروتين غشائي في الشبكة العضلية على ضخ كالسيوم إلى داخل الشبكة العضلية مستخدمًا ATP بوصفه مصدرًا للطاقة، ويُسمّى



أ. ب.

الشكل 47–18

عدد الوحدات الحركية وحجمها. تتألف الوحدة الحركية من العصبون الحركي وجميع الألياف العضلية التي ترتبط به، ويحفزها. أ. الانقباض العضلي الدقيق يحتاج إلى عدد قليل من الوحدات الحركية. ب. أما الحركة العضلية الكبيرة، فتحتاج إلى حجم أكبر من الوحدات الحركية. وكلما زاد عدد الوحدات الحركية النشطة زادت قوة الانقباض.

هذا النقل النشط. وهنا لا يعود تروبونين مرتبطًا بكالسيوم، فيعود تروبوميوسين إلى وضعه السابق المانع للانقباض، وترتخي العضلة.

الوحدة العضلية والاستنفار *Motor units and recruitment*

يمكن لليف عضلي واحد إنتاج درجات توتر مختلفة اعتمادًا على تكرار التنبيه. تعتمد استجابة العضلة بشكل كامل على عدد الألياف العضلية المتصلة بتفرعات محور العصب الحركي جميعها، إضافة إلى العصب الحركي نفسه. تشكل مجموعة الألياف العضلية التي تغذيها فروع محور عصبون حركي واحد إضافة إلى العصبون الحركي نفسه **الوحدة الحركية Motor unit** (الشكل 47-17).

في كل مرة يطلق العصب الحركي السيال العصبي، تنقبض جميع الألياف العضلية المشكلة للوحدة الحركية معًا. إن تقسيم العضلة إلى وحدات حركية يسمح بالانقباض التدريجي للعضلة، وبالتحكم في قوة انقباضها، وهو متطلب ضروري لتنسيق الحركة. فالعضلات التي تحتاج إلى حركة دقيقة مثل عضلات العين تحتاج إلى وحدات عضلية أصغر، أي عدد ألياف عضلية أقل لكل عصب. أما في العضلات ذات الحركة الأقل دقة، ولكنها تحتاج إلى قوة أكبر مثل عضلات الساق، فإن عدد الألياف العضلية لكل عصب حركي أكبر بكثير.

تحتوي معظم العضلات وحدات حركية بأحجام مختلفة، وهذه يمكن استثارتها بشكل انتقائي عن طريق الجهاز العصبي. ويتضمن أضعف انقباض للعضلة استثارة عدد قليل من الوحدات الحركية الصغيرة. وعند الحاجة إلى انقباض أقوى، فإن عددًا أكبر من الوحدات الحركية يتم استثارته. لهذا، فإن الزيادة الابتدائية من أجل زيادة القوة هي صغيرة نسبيًّا. فكلما زاد عدد الوحدات العضلية المستثارة وحجمها تزداد قوة الانقباض. وتدعى زيادة أعداد الوحدات الحركية وحجمها من أجل إنتاج انقباض أكبر **الاستنفار Recruitment**.

النوعان الرئيسان من الألياف العضلية: الومضة السريعة، والومضة البطيئة

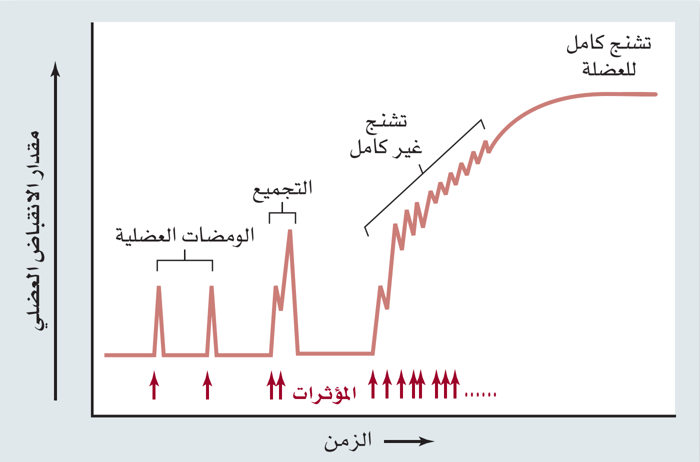
يمكن تحفيز العضلة الهيكلية المعزولة عن طريق الصدمة الكهربائية. فعند تحفيز العضلة بصدمة كهربائية واحدة، فإنها تنقبض وتنبسط (ترتخي) بسرعة، ويدعى ذلك **الومضة العضلية Twitch**. إن زيادة فرق جهد المنبه يزيد من قوة الومضة لتبلغ أقصى مدى لها. وإذا نبهت مرة ثانية بعد الأولى مباشرة، فإن العضلة ستعطي ومضة ثانية تندمج مع الومضة الأولى بشكل متراكم أو «تمتطيها». ويطلق على الاستجابة التراكمية هذه **التجميع Summation** (الشكل 47-19).

عند زيادة تكرار التنبيه الكهربائي، يقلّ زمن الارتخاء بين الومضات، وتزداد قوة الانقباض. وعند تكرار معين، لا يظهر هناك أي ارتخاء في العضلة بين الومضات المتعاقبة. ويكون الانقباض مستدامًا وسلسًا كما هو الحال في أثناء الانقباض العضلي الطبيعي في الجسم، ويسمى هذا الانقباض **المستدام التشنج Tetanus**. وقد أخذ مرض التيتانوس (الكزاز) اسمه هذا؛ لأن المصاب به يعاني انقباضًا دائمًا في عضلاته.

يمكن تقسيم العضلات الهيكلية بحسب سرعة الانقباض إلى ألياف الومضة البطيئة *Slow–twitch (Type I)* وألياف الومضة السريعة، *Fast-twitch (Type II)* فالعضلات التي تحرك العين تحتوي نسبة كبيرة من ألياف الومضة السريعة، حيث تصل إلى أقصى انقباض (توتر) لها في نحو 7.3 ميللي ثانية. أما العضلة الأخمصية في الساق، فإنها تحتوي عددًا كبيرًا من ألياف الومضة البطيئة، وتحتاج إلى 100 ميللي ثانية لتصل إلى أقصى توتر (الشكل 47-20).

ألياف الومضة البطيئة

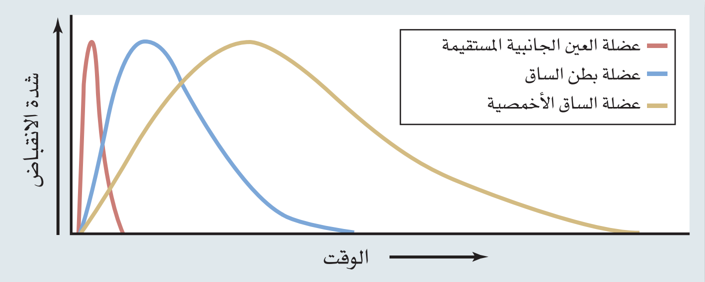
هذه الألياف غنية بالشعيرات الدموية، وتحتوي عددًا كبيرًا من الميتكندريا وأنزيمات التنفس الخلوي إضافة إلى تركيز عالٍ من **الميوجلوبين Myoglobin** وهي صبغة حمراء تشبه الهيموجلوبين في خلايا الدم الحمراء، ولكنها ذات قوة جذب أكبر للأكسجين لضمان وصوله إلى الألياف العضلية. ولأن هذه الألياف تحتوي كمية كبيرة من الميوجلوبين فإنها تُدعى أيضًا **الألياف الحمراء Red**



الشكل 47-19

يمكن جمع الومضات العضلية لتكوين انقباض تشنجي مستدام. ويمكن حدوث ذلك عند تحفيز العضلة كهربائيًّا أو عن طريق الأعصاب في الوضع الطبيعي. التشنج، وهو انقباض مستدام هو النوع الطبيعي من الانقباض في عضلات الجسم.

> **استقصاء**
>
> ***ما الذي يحدد المقدار الأقصى من الانقباضات العضلية المتجمعة (التراكمية)؟***



الشكل 47-20

تحتوي العضلات الهيكلية على كميات متفاوتة من الألياف ذات الومضة السريعة أو البطيئة. العضلة التي تحرك العين تتألف بشكل كلي من ألياف ذات ومضة سريعة، أما العضلات الداخلية في الساق فأليافها ذات ومضة بطيئة. في حين أن تركيب عضلة بطن الساق متوسطة.

> **استقصاء**
>
> ***كيف يمكنك تحديد ما إذا كانت عضلة بطن الساق تحتوي على مزيج من ألياف ذات ومضة سريعة وبطيئة، أو أنها تحتوي أليافًا ذات تركيب متوسط؟***

fibers ويمكن لهذه الألياف أن تتحمل الحركة والانقباض مدة طويلة دون أن يصيبها الإعياء Fatigue.

الألياف ذات الومضة السريعة

تحتوي هذه الألياف السميكة عددًا أقل من الشعيرات الدموية والميتوكندريا مقارنة بالألياف ذات الومضة البطيئة، وأيضًا كمية أقل من الميوجلوبين، ولهذا تُسمّى أحيانًا الألياف البيضاء *White fibers*. ولقد تكيفت الألياف البيضاء لتقوم بالتنفس اللاهوائي باستخدام كميات كبيرة من الجليكوجين، وتراكيز كبيرة من الأنزيمات المحطمة لجليكوجين. تحتوي اللحوم الداكنة والفاتحة في الدجاج، والديك الرومي بشكل رئيس على عضلات ذات ألياف حمراء وبيضاء على التوالي. ولقد تكيفت الألياف ذات الومضة السريعة لإنتاج سريع للطاقة والنمو والازدياد في القوة، استجابة للتدرب على حمل الأوزان، ولكنها تفتقر إلى قوة الاحتمال الموجودة لدى الألياف ذات الومضة البطيئة.

إضافة إلى النوعين الأول والثاني من الألياف، تحتوي عضلات الإنسان على أشكال متوسطة من الألياف ذات الومضة السريعة، ولكنها تمتلك أيضًا قدرة كبيرة على الأكسدة. ومن ثم، فإنها أكثر تحملًا وأقل عرضة للإعياء. وقد وجد أن تمارين التحمل تزيد من كمية هذه الألياف في العضلات.

يتغير أيض العضلات تبعًا لنوع المجهود المطلوب منها

تحصل العضلات الهيكلية على معظم طاقتها وقت الراحة من التنفس الهوائي للأحماض الدهنية. وخلال استخدام العضلة في أثناء التدريب مثلًا، تستهلك العضلة الجليكوجين والجلوكوز القادم من الدم بوصفه مصدرًا للطاقة. إن الطاقة المستخلصة خلال التنفس الهوائي تستخدم لصنع ATP الذي تحتاج إليه العضلات في:

1. حركة الجسور العرضية خلال انقباض العضلة.
2. إعادة ضخ كالسيوم إلى داخل الشبكة العضلية البلازمية خلال ارتخاء العضلة.

تتنفس العضلات الهيكلية لاهوائيًّا خلال فترة أول 45 إلى 90 ثانية من التدريب المتوسط -القاسي؛ لأن الجهاز التنفسي والوعائي القلبي يكون في حاجة إلى هذا الوقت لزيادة تزويد العضلات بالأكسجين. وإذا كان التدريب متوسطًا، فإن التنفس الهوائي يمثل الجزء الأكبر من مصادر الطاقة اللازمة للعضلة خاصة في فترة أول دقيقتين من التدريب.

إن اختلاف طبيعة التمرين، سهلًا كان، أو صعبًا أو متوسطًا لشخص معين، يعتمد على القدرة القصوى للتمارين الهوائية. إن أقصى معدل لاستهلاك الأكسجين من قبل الجسم يدعى السعة الهوائية *Aerobic capcity*. كذلك، فإن كثافة التمرين يمكن معرفتها عن طريق عتبة حمض اللاكتيك. هذه العتبة هي النسبة المئوية للسعة الهوائية التي يحدث عندها ارتفاع ملحوظ في مستوى حمض اللاكتيك في الدم بسبب التنفس اللاهوائي. وعلى سبيل المثال، فإن الإنسان معتدل الصحة ينتج كمية واضحة من حمض اللاكتيك في الدم، عندما يتم التمرين عند 50-70% من السعة الهوائية.

التدريب الحركي يزيد من السعة الهوائية والقوة العضلية

يقصد **بتعب العضلة Muscle fatigue** انخفاض قدرتها على إنتاج القوة مع الاستمرار في الاستخدام. وهناك أوجه وأسباب عدة لتعب العضلة. إن شدة الانقباض ومدته يؤديان دورًا في تعب العضلة. كذلك، فإن تعبها يعتمد على الأيض الخلوي: أكان هوائيًّا أم غير هوائي. في حالة قيام العضلة بأقصى جهد مدة قصيرة يحصل تعب العضلة. وقد اعتُقِد مدة طويلة أن ذلك يعود إلى تراكم حمض اللاكتيك (الناتج عن التنفس اللاهوائي). هناك أبحاث حديثة تشير إلى أن تعب العضلة يمكن أن ينجم عن تراكم الفوسفات غير العضوي، والناتج عن تحطم فوسفات الكرياتين، الذي يحدث أيضًا خلال الأيض اللاهوائي. ولكن خلال القيام بالتمرين بالجهد الأقل، مدة أطول، يُعتَقد أن التعب ينتج بسبب نقص مستوى الجليكوجين.

ولأن نقص الجليكوجين في العضلة يضع حدًّا لمدة التدريب وقوته، فإن أي تكيف للعضلة للاستغناء عن الجليكوجين سوف يحسن مقدار التدريب. وهذا ما يحدث مع الرياضيين، فقد تكيفت عضلاتهم لإنتاج الطاقة من خلال التنفس الخلوي اعتمادًا على الأحماض الدهنية، وبذلك يقل استخدام الجليكوجين في العضلة. ويتميز الرياضيون أيضًا بزيادة عدد الأوعية الدموية الواردة إلى العضلات ما يزيد من وصول الأكسجين، وإزالة حمض اللاكتيك. وبسبب زيادة السعة الهوائية لدى الرياضيين المتدربين على التحمل، فإن الأداء لديهم يكون أفضل وأطول قبل حدوث تعب العضلة.

لا تزيد تمارين التحمل من حجم العضلة، ولكن حجمها يزداد بفترات متكررة من التمرين الرياضي المكثف؛ حيث تعمل العضلة ضد قوة مؤثرة (المقاومة) مثل رفع الأثقال. وتزيد هذه التمارين من حجم الألياف العضلية ذات الومضة السريعة (النوع الثاني II) ما ينتج نموًا في حجم العضلة يُسمّى **التضخم Hypertrophy** وليس من خلال انقسام الخلايا وزيادة عددها.

تحتوي الخلايا العضلية على الليفات العضلية التي تقصر خلال انقباض العضلة. يحصل الانقباض بسبب انزلاق الخيوط العضلية المتداخلة. يتضمن انزلاق الخيوط العضلية البروتين ميوسين الذي يبني الجسور العرضية مع خيوط أكتين. يتم التحكم في هذه العملية عن طريق أيونات الكالسيوم التي ترتبط ببروتين آخر هو تروبونين. يتحكم تروبونين في موقع تروبوميوسين الذي يغلق أماكن ارتباط ميوسين على خيط أكتين. تبدأ عملية ارتباط ميوسن بأكتين مع وصول جهد الفعل العصبي من العصب الحركي الذي يعمل على إطلاق كالسيوم من مخازنه في الشبكة العضلية البلازمية. يسبب المؤثر الواحد ومضة في العضلة. ويمكن جمع هذه الومضات لتشكل انقباضًا مستدامًا.

5-47 أنماط حركات الحيوان

تتميز الحيوانات عن باقي الكائنات متعددة الخلايا بقدرتها على الحركة النشطة من مكان إلى آخر. تحتاج الحركة إلى نظام دفع وأسلوب للسيطرة. وهناك كثير من أنظمة الدفع، تستخدم معظمها العضلات المنقبضة لإنتاج القوة الضرورية. وفي الخلاصة، فإن الجهاز العصبي هو الذي ينشط، وينظم العضلات المستخدمة في الانتقال.

تنتج الحركة النشطة في الحيوانات الكبيرة بشكل كلي عن طريق الأطراف ذات الحركة الرتيبة (التموجية)، أو حركة الأطراف *Appendicular locomotion*، أو عن طريق الأجسام المتموجة أو النابضة، أو بالحركة الدودية (الحركة المحورية) *Axial locomotion*.

ومع أن الحركة عند الحيوانات تحدث بأشكال مختلفة، يبقى المبدأ العام واحدًا عند كل المجموعات. إن المعيقات الفيزيائية للحركة (الجاذبية وقوة الاحتكاك) متشابهة في البيئات جميعها، ولكنها تختلف في الدرجة أو المقدار.

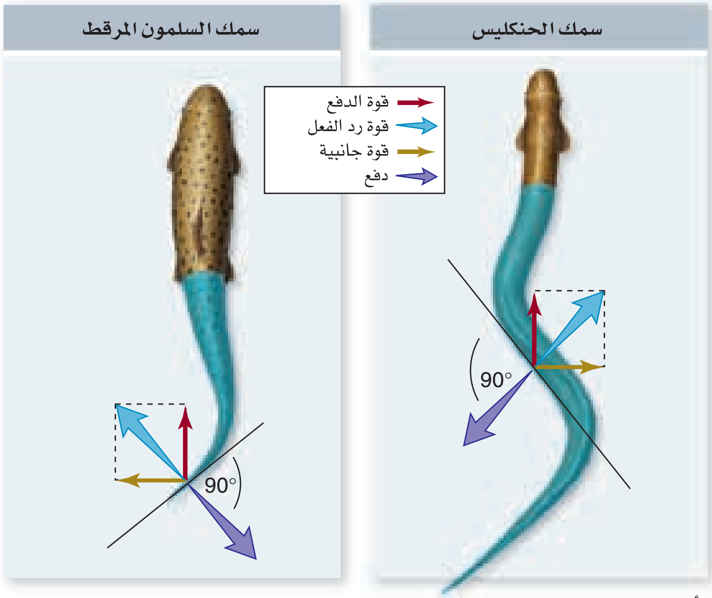
الحيوانات المائية تظهر عددًا من التكيفات الحركية

تتحرك الكثير من اللافقريات المائية زاحفة على قعر الماء مستخدمة طريقة الحركة الشبيهة بتلك المستخدمة عند الحيوانات البرية الزاحفة على سطح الأرض. تستخدم الديدان المفلطحة النشاط الهدبي لتزحف إلى الأمام. أما الديدان الأسطوانية فتستخدم الحركة الدودية، في حين يستخدم العلق الطبي في زحفه طريقة الانقباض- والتثبت- الامتداد، طريقة لا تختلف عن حركة ديدان الأرض. أما السلطعونات فتتحرك باستخدام الأطراف لتدفع بأجسامها إلى الأمام، وتستخدم الرخويات القدم العضلية، في حين يستخدم نجم البحر القدم الأنبوبية في حركته.

تمثل الحركة أو السباحة خلال الماء نوعًا من التحدي المختلف تمامًا. إن كثافة الماء تقلل من أثر الجاذبية. يعدّ عامل الاحتكاك العائق الرئيس للحركة المتقدمة إلى الأمام. لذلك، كان لشكل الجسم أهمية في تقليل الاحتكاك والاضطراب الناتج عن السباحة خلال الماء.

تتحرك بعض اللافقريات البحرية باستخدام الدفع الهيدروليكي. على سبيل المثال، يشدّ المحار طرفي صدفته بقوة إلى بعضهما، في حين يدفع الحبار والأخطبوط الماء كنفاث مائي، كما أوضحنا سابقًا.

إن اللافقريات المائية جميعها سبّاحة. وتتضمن السباحة استخدام الجسم أو زوائده لدفع الجسم ضد الماء. يسبح سمك الحنكليس عن طريق الحركات التموجية التي تشمل جسمه كله (الشكل 47-21 أ). إن الحركات التموجية للجسم السابح مثل سمك الحنكليس ناجمة عن أمواج من الانقباضات العضلية تتبادل بين العضلات المحورية اليسرى واليمنى. وعندما تدفع كل قطعة من الجسم الماء، تقوم موجات الماء المتحركة بدفع الحيوان إلى الأمام.



الشكل 47-21

حركة الأسماك السباحة. أ. يدفع سمك الحنكليس جسمه ضد الماء عن طريق تموجات تسري بطول جسمه كله. في حين **ب.** يدفع سمك السلمون المرقط جسمه ضد الماء عن طريق تموجات نصف جسمه الخلفي.

تستخدم الأسماك في حركتها آلية مشابهة لحركة الحنكليس، ولكنها تنتج معظم قوة الدفع من الجزء الخلفي للجسم مستخدمة زعنفتها الذيلية (الخلفية) (الشكل 47-21 ب). وهذا يعطي المجال للجزء الأمامي للقيام بالعمل المتخصص دون التضحية بقوة الدفع. أما الزواحف مثل القاطور، فتعتمد على تموجات الذيل بشكل رئيس لدفع أجسامها إلى الأمام.

تسبح الحيتان وباقي الثدييات البحرية مستخدمة الحركة التموجية لأجسامها. ولكن خلافًا للأسماك، فإن الأمواج تسري من الأسفل إلى الأعلى، وليس من جانب إلى آخر. إن عضلات الجسم عند الحنكليس والأسماك مقسمة بشكل واضح، حيث يكون كل زوج من الفقرات المتلاصقة مغطى بقطعة عضلية. وعندما تتداخل العضلات على طول الجسم تنساب الحركة التموجية بنعومة مع طول الجسم. أما الحيتان فلا تتمكن من إنتاج التموجات لأجسامها؛ لأن العمود الفقري في الثدييات مركب ليسمح بالانثناء العلوي السفلي، وليس بالانثناء من جانب إلى آخر.

يستطيع كثير من الفقريات الأرضية رباعية الأقدام السباحة من خلال تحريك أطرافها. معظم الطيور السبّاحة كالبط والإوز تدفع أجسامها ضد الماء عن طريق أرجلها الخلفية، حيث تمتلك عادة أرجلًا مجذافية. وكذلك الضفادع والسلاحف ومعظم الثدييات البحرية تسبح باستخدام أرجلها الخلفية التي تكون عادة ذات أغشية. أما الفقريات التي تسبح عن طريق أطرافها الأمامية فتكون أطرافها عادة متحورة، وتأخذ شكل زعنفة لتسمح بسحب الجسم خلال الماء، ومثال ذلك السلاحف البحرية، والبطريق، والفقمة ذات الفراء. القليل من الفقريات رباعية الأقدام مثل الدب القطبي، ومنقار البط، والإنسان تسبح عن طريق الأطراف الأمامية المستخدمة عادة للمشي، وليست متحورة لغرض السباحة.

الحركة على اليابسة عليها التعامل أولًا مع الجاذبية

تتحرك المجموعات الثلاث الأكبر من الحيوانات البرية: الرخويات، ومفصلية الأرجل، والفقريات على سطح الأرض بطرق مختلفة. تتحرك الرخويات بكفاءة أقل من المجموعات الأخرى. تفرز الحلزونيات والبزاق ممرًا من المخاط تزحف فوقه، عندما تدفع أجسامها عن طريق القدم العضلية. أما بقية الفقريات ومفصلية الأرجل (الحشرات، والعناكب، والقشريات) فقد طورت طرقًا أسرع للحركة على السطوح. وفي كلتا المجموعتين نرى أن الجسم مرفوع عن الأرض، ويتحرك إلى الأمام عن طريق مجموعة من الزوائد المفصلية، أو الأرجل.

من وظائف الأرجل الدعامة والدفع. لذا كان من الأهمية بمكان ألّا تؤدي حركتها إلى إبعاد نقطة توازن الجسم عن محيط دعم الأرجل للجسم، إلا إذا كانت مدة عدم التوازن قصيرة. وخلافًا لذلك، فإن الحيوان سيسقط. إن الحاجة إلى الاحتفاظ بالثبات يحدد تعاقب حركة الأرجل المتشابهة عند الفقريات ومفصليات الأرجل.

الفرق الرئيس في طبيعة الحركة عند هاتين المجموعتين يعكس الفرق في عدد الأرجل. تمتلك الفقريات أربع أرجل، في حين تمتلك مفصليات الأرجل جميعها ستة أطراف أو أكثر. إن زيادة عدد الأطراف تزيد الاتزان في أثناء الحركة، وكذلك فإنها تحدّ من السرعة القصوى التي يمكن للحيوان بلوغها. إن النمط الأساسي في حركة ذات الأربع أرجل من السلمندر وحتى معظم الثدييات تأخذ الترتيب الآتي: الرجل اليسرى الخلفية- الرجل اليمنى الأمامية- الرجل اليمنى الخلفية- الرجل اليسرى الأمامية. ينتج هذا النظام نمطًا قطريًّا لإيقاع الأرجل. إن أقصى سرعة ركض لذوات الأربع أرجل كعدو الحصان يمكن أن يشمل حالات يكون الحيوان مرتكزًا فيها على رجل واحدة، أو يكون مرتفعًا عن سطح الأرض. وتفسير ذلك أن الثدييات قد حدث لديها تطور وتغير في تركيب الهيكل المحوري والطرفي، ما سمح بالركض عن طريق سلسلة من القفزات إلى الأمام.

إن كثيرًا من الحشرات كالجراد يستخدم القفز إلى الأمام عن طريق أرجله الخلفية القوية. وإن الثدييات كالكنغر، والأرنب، والضفدع هي أيضًا من الحيوانات التي تتحرك بالقفز (الشكل 47-22). إن حيوانات المراعي المفتوحة (السفانا) كالغزلان وباقي حيوانات الرعي تستخدم طريقتي العدو، والقفز إستراتيجية فعالة للهرب من المفترسين.

تستخدم الحيوانات الطائرة الهواء للدعم

تطورت عملية الطيران عند الحيوانات أربع مرات: عند الحشرات، وعند الزواحف المجنحة (زواحف طائرة منقرضة)، وعند الطيور، وعند الخفافيش. تحصل عملية الطيران النشط في هذه المجموعات الأربع بالأسلوب نفسه. تحدث عملية الاندفاع عن طريق الضغط على الهواء إلى أسفل عن طريق الأجنحة. وهذا وحده يولد قوة دفع إلى أعلى كافية لإبقاء الحشرة في الهواء. أما الفقريات، فلكونها أكبر، فإنها تحتاج إلى قوة رفع أكبر تحصل عليها من الأجنحة ذات السطح العلوي الأكثر تحدبًا من سطحها السفلي. إن أي سائل، كالهواء أيضًا، يقل ضغطها الداخلي كلما زادت سرعة حركتها. لذا، فإن هناك ضغطًا أقل على السطح العلوي للجناح، في حين أن الضغط على السطح السفلي له أكبر. وهذا هو المبدأ نفسه المستخدم في أجنحة الطائرة.

يمكن رفع الأجنحة وخفضها عند الطيور والحشرات عن طريق الانقباض المتبادل للعضلات القابضة (الرافعة) والعضلات الباسطة (الخافضة). وهناك أربع رتب من الحشرات (تشمل الذباب، والبعوض، والدبور، والنحل، والخنافس) تتذبذب أجنحتها بمعدلات تتراوح بين 100 وإلى ما يزيد على 1000 مرة/ ثانية، وهذا أسرع من قدرة الأعصاب على نقل السيالات المتعاقبة.

إن عضلات الطيران في هذه الحشرات غير مرتبطة بالأجنحة كليًّا، بل إنها مرتبطة بالجدار الصلب المحيط بالصدر الذي ينضغط إلى الداخل والخارج بفعل انقباض تلك العضلات. إن هذه العضلات تنقبض بسرعة هائلة؛ لأن انقباض مجموعة من هذه العضلات يؤدي إلى شد مجموعة أخرى حاثًّا إياها على الانقباض دون انتظار وصول سيال عصبي جديد.

أما في الفقريات، فقد ظهر الطيران أولًا قبل نحو مئتي مليون سنة عند الزواحف الطائرة التي تدعى الزواحف المجنحة (الشكل 47-23). وبوصفها مجموعة ناجحة ومتنوعة، تراوحت الزواحف المجنحة في حجمها من أفراد في حجم العصفور الدوري، إلى أفراد في حجم الطائرة المقاتلة. وخلال تلك الفترة اشتركت تلك الحيوانات السماء مع الطيور، التي يعتقد علماء الأحافير أنها تطورت من ديناصورات ذات ريش منذ نحو 150 مليون سنة.

الشكل 47-23

تطورت الأجنحة ثلاث مرات عند الحيوانات الفقرية. تمتلك هذه الحيوانات الفقرية المختلفة عظامًا خفيفة وأطرافًا أمامية تحورت إلى أجنحة.

الخفافيش، وهي ثدييات طائرة، ظهرت بعد انقراض الزواحف المجنحة. تطير في الليل، ولأنها تطير ليلًا، فإن بإمكان الخفافيش العيش في مخازن على الوفير من الغذاء برفقة القليل من الرفقاء مثل البعوض والحشرات، والعث. تكيفت الخفافيش للنشاط الليلي بتطوير أعضاء حس مميزة تعتمد على رجع الصدى (انظر الفصل الـ 45) بدلًا من اعتمادها على الإبصار. وأثبتت هذه الطريقة فاعليتها، حيث تمثل الخفافيش ربع أنواع الثدييات مجتمعة.

تنتج الحركة عند الحيوانات الكبيرة بشكل رئيس عن طريق الزوائد التي تدفع الوسط المحيط بطريقة ما. في الوسط المائي يشمل ذلك تموج الجسم كاملًا عند سمك الحنكليس، والجزء الخلفي من الجسم عند باقي الأسماك. يمكن للحيوان الطيران، عندما يولِّد قوة رفع بسبب الاختلاف في الضغط فوق سطوح الأجنحة وأسفلها.

الشكل 47-22

الحيوانات التي تقفز تستخدم أرجلها الخلفية لدفع جسمها في الهواء. إن العضلات الخلفية القوية لهذا الضفدع مكنته من الانتقال من وضع الانطلاق إلى الوضع الأفقي في مدة 100 ميلي ثانية تقريبًا.

مراجعة المفاهيم

1-47 أنواع الأجهزة الهيكلية

تنتج التغيرات في الحركة بسبب دفع العضلات ضد تركيب داعم.

- الهيكل الهيدروستاتيكي يستخدم انقباض العضلات لإنتاج ضغط ماء داخل جدار الجسم (الشكل 47-1).
- تستخدم قوة النفث في الحركة عن طريق نفث الماء خارج الجسم، كما في قنديل البحر والحبار (الشكل 47-2).
- الهيكل الخارجي يمثل علبة صلبة وقاسية لحماية الجسم. يتخلص الحيوان من هذا الهيكل ليتمكن من النمو، واستخدام القصبة الهوائية للتنفس يحدّ من حجم الجسم (الشكل 47-2).
- الهيكلُ الداخلي للفقريات أنسجةٌ تحتوي فوسفات الكالسيوم، وهو صلب، وقاسٍ، وداخلي. (الشكل 47-3 ب).
- الهيكل عند الفقريات يقسم إلى جزأين: المحوري الذي يمثل محور الجسم، والطرفي الذي يتكون من الأطراف، وما يرتبط في حزام الكتف، وحزام الحوض (الشكل 47-3 ب).

2-47 نظرة فاحصة على العظم

العظم نسيج صلب، ولكنه مرن، وخاص بالحيوانات الفقرية.

- يتطور العظم جنينيًّا بطريقتين مختلفتين، هما: التطور داخل الغشائي، والتطور داخل الغضروفي الأكثر تعقيدًا.
- في حالة تطور العظم داخل الغشائي، يتشكل العظم على هيئة نسيج ضامّ أساسي عن طريق الخلايا بانية العظم والخلايا العظمية، وهذا شائع في تكوين عظام الجمجمة (الشكل 47-4)
- في حالة تطور العظم داخل الغضروفي، تحصل عملية التكلس عميقًا في الجسم ابتداءً من الغشاء الليفي المحيط بالغضروف، الذي يدعى بعد ذلك السمحاق، ويستمر نحو الداخل.
- ينمو العظم طوليًّا وعرضيًّا. ويبقى الغضروف بعد تطور الكردوس ليشكل طبقة عازلة بين سطوح العظم (الشكل 47-5).
- العظم عند الطيور والأسماك غير مزود بالأوعية الدموية، بل إنه غير خلوي كذلك، أما عند باقي الفقريات فالعظم يحتوي نوعين من الخلايا، وهو مزود بأوعية دموية، وأعصاب تمر خلال قنوات هافيرس.
- تشارك ثلاثة أنواع من الخلايا في تكوين العظم، هي: الخلايا بانية العظم التي تبدأ عملية تكوين العظم، وخلايا العظم الناتجة عن النوع السابق المطمور في العظم، والخلايا هادمة العظم التي تمتص العظم.
- يتغير تركيب العظم بحسب الاستعمال، ووَفق القوى المؤثرة في العظم (الشكل 47-6).

3-47 حركة المفاصل والعظام

تحدث حركة الجهاز الهيكلي التي تستجيب لأثر العضلات عند المفاصل، حيث تتقابل العظام.

- ترتبط العضلات مباشرة بالسمحاق الخارجي، وهو نسيج ضامّ كثيف يحيط بالعظم، أو تتصل عن طريق الأوتار التي تربط العضلة بالسمحاق الخارجي.
- هناك ثلاثة أنواع من المفاصل، هي: مفاصل عديمة الحركة (الثابتة) التي توصل بين العظام، ومفاصل قليلة الحركة غنية بنسيج ضام ليفي أو غضروف، وأخيرًا المفاصل حرة الحركة أو المفاصل الزلقة المليئة بسائل يسهل الحركة (الشكل 47-7).
- تمتلك المفاصل المتحركة مجالًا مميزًا من الحركة. تقوم المفاصل من نوع الكرة والمحجر بحركة عامة في الاتجاهات جميعها، أما المفاصل من النوع الرزي فحركتها محدودة، والمفاصل الزلقة تنزلق وتعطي الجسم الثبات والمرونة. وأخيرًا، فإن المفاصل المركبة تسمح بالدوران والانزلاق (الشكل 47-8).
- تعمل العضلات الهيكلية ضمن أزواج متضادة، حيث يكون فعل إحدى العضلات معاكسًا لفعل العضلة الأخرى (الشكل 47-9).

4-47 انقباض العضلات

تحتوي العضلة الهيكلية كثيرًا من الألياف العضلية المكونة من لييفات عضلية محتوية على خيوط عضلية (الشكل 47-10).

- تتميز اللييفات العضلية الموجودة في العضلات الهيكلية أو المخططة بمورفولوجية واضحة: يتكون الشريط A من الأكتين والميوسين، في حين يحتوي الشريط I الأكتين، أما الخط Z فموجود على طرفي القطعة العضلية (الشكل 47-11).
- يحصل انقباض العضلة عندما تنزلق خيوط الأكتين والميوسين بالنسبة إلى بعضها، وتُشكِّل جسورٌ عرضيةٌ فيما بينها (الشكل 47-11).
- تتكون الخيوط السميكة من عدد من خيوط الميوسين. ويتألف جزيء الميوسين من وحدتين: منطقة الرأس، وخيط طويل يلتف بشكل حزمة مع غيره من الخيوط الطويلة (الشكل 47-12).
- الميوسين أحد البروتينات الحركية التي تحوّل الطاقة الكيميائية ATP إلى طاقة ميكانيكية عندما يتغير الشكل النهائي لجزيئات الميوسين (الشكل 47-13).
- يتكون كل خيط رفيع من سلسلتين من جزيئات الأكتين الكروية ملتفتين على شكل لولب حلزوني، ومن البروتينات تروبوميوسين وتروبونين (الشكل 47-13).
- يشكل رأس الميوسين جسرًا عرضيًّا مع خيوط الأكتين عندما يتحلل جزيء ATP إلى $ADP+ P_i$ (الشكل 47-15).
- يمنع جزيء تروبوميوسن فيزيائيًّا تكوين الجسور العرضية، ويرتبط تروبوميوسين بالأكتين من خلال بروتين آخر هو تروبونين.
- ينظم عمل التروبونين عن طريق أيونات الكالسيوم. ويقوم تربونين المرتبط بالكالسيوم بتحريك تروبوميوسين جانبيًّا ليسمح بتكوين الجسور العرضية (الشكل 47-16).
- يختزن الكالسيوم داخل الشبكة العضلية البلازمية، وانطلاق أستيل كولين من النهايات العصبية يؤدي إلى إزالة استقطاب الغشاء الخلوي للخلية العضلية.
- تنتقل إزالة الاستقطاب إلى داخل الليفة العضلية عن طريق الأنيبيبات المستعرضة، فينطلق الكالسيوم إلى السيتوبلازم، وتدعى هذه العملية مزدوج الاستثارة والانقباض (الشكل 47-18).
- يستطيع الليف العضلي الواحد إنتاج توتر عضلي متغير اعتمادًا على مقدار تكرار التحفيز العصبي. ولكن استجابة العضلة كاملة تعتمد على عدد الألياف (الخلايا) العضلية المستخدمة، وعلى درجة توترها.
- الوحدات الحركية ذات الأحجام المختلفة تتكون من مجموعة من الألياف العضلية تغذيها تفرعات خلية عصبية حركية، إضافة إلى الخلية العصبية الحركية نفسها.
- ينتج الاستنفار انقباضات عضلية أقوى عند زيادة عدد الوحدات الحركية المنشطة وحجمها.
- تشير الومضة العضلية إلى المدة الزمنية بين انقباض العضلة المنبهة وارتخائها. وعملية التجميع هي استجابة تراكمية عندما تضاف الاستجابة الثانية إلى الاستجابة الأولى. وتدخل العضلة في حالة التشنج عندما لا يكون هناك ارتخاء بين عمليات الومضات المتتالية (الشكل 47-19).
- تحتوي العضلات الهيكلية نوعين رئيسين من الألياف العضلية، هما: ذات الومضة البطيئة أو الألياف من النوع I التي تستطيع تحمل النشاط مدة طويلة من الزمن، والنوع الثاني ذات الومضة السريعة أو الألياف من النوع II التي تكيفت للقيام بأنشطة قوية، ولكنها تفتقر إلى التحمل.
- تحصل العضلة المنشطة على الطاقة من خلال أيض الأحماض الدهنية، في حين تحصل العضلة في حالة الراحة على الطاقة من الجلوكوز والجليكوجين.
- يحصل الأعياء عند العضلات بسبب ضعف المقدرة على إنتاج الطاقة الناجم عن الاستمرار في استعمال العضلة.
- التمرين طويل الأمد لا يزيد من حجم العضلة، ولكن ما يزيد حجم العضلة هو التمرين عالي الكثافة مع وجود المقاومة.

5-47 أنماط حركات الحيوان

تُظهر الحيوانات أشكالًا عدة من آليات الدفع التي يحفزها، ويسيطر عليها الجهاز العصبي.

- في الحيوانات الكبيرة، يكون الانتقال طرفيًّا عن طريق تموجات الزوائد، أو محوريًّا عن طريق التموجات أو الأمواج الدودية (الشكل 47-21).
- أنماط الحركة على اليابسة: تندفع الرخويات عبر مسار مخاطي عن طريق القدم العضلي. في حين تمشي الحيوانات الأخرى أو تقفز عند دفعها القدم ضد الأرض، وتطير أخرى عن طريق إنتاج قوة رفع ناتجة عن الفرق في الضغط على سطحي الجناح.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. يختلف الهيكل الخارجي والداخلي فيما يأتي:
   - أ. الهيكل الخارجي صلب، أما الداخلي فهو مرن.
   - ب. الهياكل الداخلية موجودة فقط عند الفقريات.
   - ج. تتكون الهياكل الخارجية من الكالسيوم، أما الهياكل الداخلية فمبنية من الكايتين.
   - د. الهياكل الخارجية تقع خارج أنسجة طرية، في حين أن الهياكل الخارجية تقع داخل الجسم.
2. تستخدم الديدان واللافقريات البحرية هيكلًا هيدروستاتيكيًّا للحركة، حيث:
   - أ. تمتلئ عظامها بالماء الذي يعطي الهيكل وزنه.
   - ب. ينتج التغير في تركيب الجسم عن انقباض العضلات التي تضغط على سوائل الجسم.
   - ج. تحتوي العضلات فجوات مائية تعطي تركيبًا داخليًّا قاسيًا عندما تمتلئ بالماء.
   - د. يشير المصطلح هيدروستاتيكي إلى الوسط الرطب. وتنتج الحركة بطريقة تشبه مفصليات الأرجل.
3. لديك صورة أشعة X لشخصين. ربيع، حامل أثقال وكمال أجسام مدة 30 عامًا، أما بشير فعاش معظم حياته جالسًا. تتوقع الفرق بين صورتي X لكليهما:
   - أ. لا فرق؛ يمتلك الاثنان عظامًا أسمك من الأشخاص الأصغر سنًّا بسبب النمو الطبيعي مع الزمن.
   - ب. لا فرق؛ فطريقة المعيشة لا تؤثر في كثافة العظم.
   - ج. ربيع، سيكون لديه عظام أسمك بسبب إعادة التشكيل الناتجة عن الضغط الفيزيائي.
   - د. عظام بشير أكثر سماكة؛ لأن العظم يتراكم مثل الدهن بسبب بقائه جالسًا.
4. ينتج العظم عن طريق واحدة من طريقتين اعتمادًا على الهيكل الأساسي. الزوج الذي يصف هذه الميكانيكية بشكل صحيح مما يأتي هو:
   - أ . داخل غشائي، وخارج غشائي.
   - ب. داخلي غضروفي، وخارجي غضروفي.
   - ج. خارج غشائي، وخارج غضروفي.
   - د. داخلي غضروفي، وداخل غشائي.
5. الجملة التي تمثل أفضل وصف لميكانيكية الخيوط المنزلقة في انقباض العضلة هي:
   - أ. لا تقصر خيوط الأكتين والميوسين، ولكنها تنزلق خلف بعضها.
   - ب. تقصر خيوط الأكتين والميوسين، وتنزلق خلف بعضها.
   - ج. عندما تنزلق الخيوط خلف بعضها، تقصر خيوط الأكتين دون خيوط الميوسين.
   - د. عندما تنزلق الخيوط خلف بعضها، تقصر خيوط الميوسين دون خيوط الأكتين.
6. تم التعرف إلى مرض يتعلق بتخزين أيونات الكالسيوم في الجرذ. يؤثر عدم المقدرة على تخزين الكالسيوم في انقباض العضلة، حيث:
   - أ. لن تتمكن أيونات الكالسيوم من الارتباط بتروبوميوسين، وهذا يسمح لتروبونين بالحركة وكشف مواقع ارتباط الجسور العرضية.
   - ب. لن تتمكن أيونات الكالسيوم من الارتباط بتروبونين، وهذا يسمح لتروبوميوسين بالحركة وكشف مواقع ارتباط الجسور العرضية.
   - ج. لن تتمكن أيونات الكالسيوم من الارتباط بتروبوميوسين، وهذا يسمح لتروبونين بتحرير ATP.
   - د. لن تتمكن أيونات الكالسيوم من الارتباط بتروبونين، وهذا يسمح لتروبوميوسين بتحرير ATP.
7. تُنشِّط الخلايا العصبية الحركية انقباض العضلة من خلال تحرير:
   - أ. أيونات الكالسيوم. ب. ATP.
   - ج. أسيتل كولين. د. الهرمونات.
8. واحدة من الجمل الآتية حول الأيض عند العضلة غير صحيحة:
   - أ. تحصل العضلات الهيكلية على الطاقة في أثناء الارتخاء من جليكوجين العضلات وجلوكوز الدم.
   - ب. يتكون ATP بسرعة من اتحاد ADP مع الفوسفات المستمد من فوسفات الكرياتين.
   - ج. تتناسب شدة التمرين مع المعدل الأعلى لاستهلاك الأكسجين.
   - د. تحتاج ATP إلى ضخ أيونات الكالسيوم ثانية إلى داخل الشبكة العضلية البلازمية.
9. إذا أردت أن تدرس استخدام ATP خلال دورة انقباض واحدة داخل الخلية العضلية، فإن العملية التي تستخدمها هي:
   - أ. التجميع. ب. الومضة العضلية.
   - ج. ظاهرة الدرج. د. التشنج العضلي.
10. الترتيب الصحيح للأحداث الآتية:
    1. انسياب أيونات الكالسيوم من الشبكة العضلية البلازمية.
    2. ارتباط ميوسين بأكتين.
    3. وصول السيال العصبي من الخلية العصبية.
    4. ارتباط أيونات الكالسيوم بتروبونين هو:
    - أ. 1، 2، 3، 4. ب. 3، 1، 2، 4.
    - ج. 2، 4، 3، 1. د. 3، 1، 4، 2.
11. تحرك العضلات يدك في الهواء بـ:
    - أ. الانقباض. ب. الارتباط بعظمتين عبر مفصل.
    - ج. الجاذبية. د. أ + ب.
12. الذي يسمح للحيوان بالطيران هو الفرق في:
    - أ. الجاذبية. ب. الرطوبة.
    - ج. الضغط. د. الحرارة.
13. تستمر خلايا العظم حية داخل العظم بسبب:
    - أ. تكوّن العظم من خلايا ميتة أو ساكنة فقط.
    - ب. وجود قنوات هافيرس في العظم، التي تحتوي أوعية دموية تزود خلايا العظم بما تحتاج إليه من مواد.
    - ج. امتداد زوائد من أغشية خلايا العظم؛ لتساعدها على تبادل المواد.
    - د. أن العظم مجوف من الداخل، والضغط المنخفض هناك يسحب السوائل من الدم؛ ليغذي خلايا العظم.

أسئلة تحدٍّ

1. تريدُ تصميم مركبة لاستكشاف الفضاء لاستخدامها على كوكب جاذبيته أعلى من جاذبية الأرض. فإذا خيِّرت بين نظام هيدروستاتيكي أو هيكل خلوي. فماذا تختار؟ لماذا؟
2. تبدأُ الركض بأسرع ما تستطيع. بعد ذلك تخفض السرعة إلى مستوى يمكن تحمله. كيف يحصل التحول في استهلاك مصادر الطاقة في العضلة خلال عملية التحول تلك؟ لماذا؟
3. يعمل غاز الأعصاب مثل فسفونو حمض الفلوريديك (سارين) على تنشيط الأنزيم أسيتل كولين إستيريز، الضروري لتحطيم أسيتل كولين. اعتمادًا على هذه المعلومة، ما مدى أثر هذا الغاز في عمل الأعصاب؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع .www.ravenbiology.com لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 48

الجهاز الهضمي

The Digestive System

مقدّمة

تستطيع النباتات والمخلوقات الحية الأخرى القادرة على عمل البناء الضوئي إنتاج الجُزيئات العضوية التي تحتاج إليها من مركبات غير عضوية. لهذا، تُدعى مخلوقات ذاتية التَّغذية، أو ذاتية الإمداد. تُعدّ الحيوانات، مثل السنجاب الأمريكي الظاهر في الصورة، مخلوقات غير ذاتية التَّغذية: يجب على هذه المخلوقات أن تستهلك الجزيئات العضوية الموجودة في مخلوقات حية أخرى. ويجب على الجزيئات التي تتغذى عليها المخلوقات غير ذاتية التَّغذية أن تكون قابلة للهضم إلى جزيئات صغيرة؛ لكي تتمكن هذه المخلوقات من امتصاصها إلى داخل أجسامها. عندما تدخل نواتج الهضم إلى داخل الجسم، يستخدمها المخلوق لإنتاج الطاقة من خلال عملية التَّنفس الخلوي، أو تُستخدم لبناء جزيئات كبيرة تُشكل أنسجته. في هذا الفصل، سيتمُّ التركيز على عملية الهضم في الحيوانات.

موجز المفاهيم

1-48 أنواع أجهزة الهضم

- *الأجهزة الهضمية في اللافقريات هي أكياس أو أنابيب.*
- *الأجهزة الهضمية في الفقريات تحتوي على تراكيب مُتخصِّصة بحسب طبيعة الغذاء.*

2-48 الفم والأسنان: التقاط الغذاء ومُعالجة المقادير الكبيرة

- *تكيَّفت أسنان الفقريات بحسب طبيعة غذائها.*
- *الفم هو حجرة البلع وبداية الهضم.*

3-48 المريء والمعدة: بداية الهضم

- *الانقباضات العضلية في المريء تدفع الغذاء إلى المعدة.*
- *المعدة هي "محطَّة تجميع وتخزين" تحطّم الغذاء باستخدام الأحماض.*

4-48 الأمعاء الدَّقيقة: التَّحطيم (الهضم) والامتصاص

- *تركيب الأمعاء الدَّقيقة مُصمم لهضم المواد الغذائية وامتصاصها.*
- *تُفرز الأعضاء المُساعدة (الغُدد المُلحقة) الأنزيمات في الأمعاء الدَّقيقة.*
- *تذهب المواد الغذائية المُمتصة إلى الشُّعيرات الدَّموية أو الشعيرات الليمفية.*

5-48 الأمعاء الغليظة: التَّخلُّص من الفضلات

6-48 الاختلافات في الجهاز الهضمي للفقريات

- *المُجترات تُعيد مضغ الغذاء المُجتر.*
- *تمتلك آكلات الأعشاب الأخرى إستراتيجية بديلةً للهضم.*

7-48 التَّنظيم العصبي والهرموني للجهاز الهضمي

8-48 وظائف الأعضاء المُساعدة (الغُدد المُلحقة)

- *يُعدِّل الكبد بعض المواد الكيميائية للحفاظ على الاتزان الدَّاخلي.*
- *المُحافظة على تركيز جلوكوز الدَّم بفعل الأنسولين والجلوكاجون.*

9-48 طاقة الغذاء، وإنفاق الطَّاقة، والمواد الغذائية الضرورية

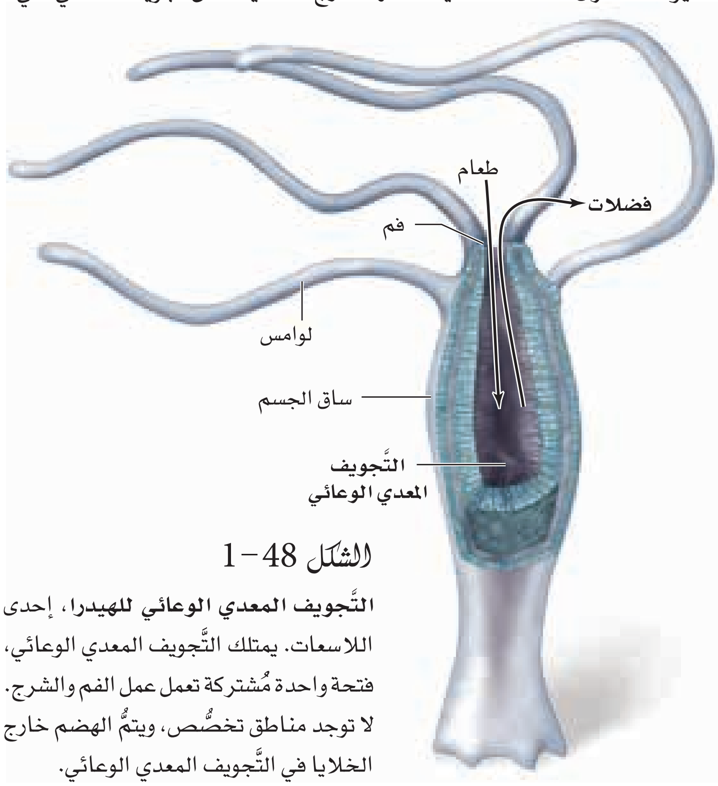
- *الإجهاد يزيد من مُعدَّل الأيض.*
- *تناول الغذاء يتحكم فيه الجهاز العصبي والغُدد الصّماء.*
- *المواد الغذائية الأساسية هي الأغذية التي لا يستطيع الجسم تصنيعها.*

1-48 أنواع أجهزة الهضم

تُقسَّم المخلوقات غير ذاتية التَّغذية إلى ثلاث مجموعات اعتمادًا على مصدر غذائها. تُسمّى الحيوانات التي تعتمد في غذائها على النباتات عاشبة التغذية أو **عواشب Herbivores**؛ ومن الأمثلة الشائعة عليها الحلزونات الآكلة للطّحالب، والحشرات الماصّة للعُصارة النَّباتية، والفقريات مثل الأبقار، والخيول، والأرانب، وعصافير الدُّوري. الحيوانات التي تعتمد في غذائها على حيوانات أخرى، مثل السَّلطعونات، والحبار، وكثير من الحشرات، والقطط، والنسور، وسمك السلمون المرقط، والضفادع، تُسمّى لاحمة التغذية أو **لواحم Carnivores**. أما الحيوانات التي تعتمد في غذائها على نباتات وحيوانات أُخرى، فتعد **خليطة التغذية Omnivores**. ومن الأمثلة عليها: الإنسان، والخنازير، والدّببة، والغربان.

الأجهزة الهضمية في اللافقريات هي أكياس أو أنابيب

تهضم المخلوقات وحيدة الخلية والإسفنجيات طعامها داخل الخلايا. وتهضم حيوانات أخرى متعددة الخلايا طعامها خارج الخلايا داخل تجويف هضمي. في



الشكل 48-1

التَّجويف المعدي الوعائي للهيدرا، إحدى اللاسعات. يمتلك التَّجويف المعدي الوعائي، فتحة واحدة مُشتركة تعمل عمل الفم والشرج. لا توجد مناطق تخصُّص، ويتمُّ الهضم خارج الخلايا في التَّجويف المعدي الوعائي.

هذه الحالة، تُطلق الأنزيمات الهاضمة إلى داخل تجويف يمتد إلى البيئة الخارجية للحيوان. في اللواسع والديدان المُفلطحة مثل البلاناريا، يمتلك التَّجويف الهضمي فتحة واحدة فقط تعمل عمل الفم والشرج (انظر الفصل الـ 33). لا يوجد تخصُّص في هذا النَّوع من الجهاز الهضمي، الذي يُسمّى التَّجويف المعدي الوعائي *Gastrovascular cavity*، حيث إنَّ كل خلية مُعرَّضة لمراحل هضم الغذاء جميعها (الشكل 48-1).

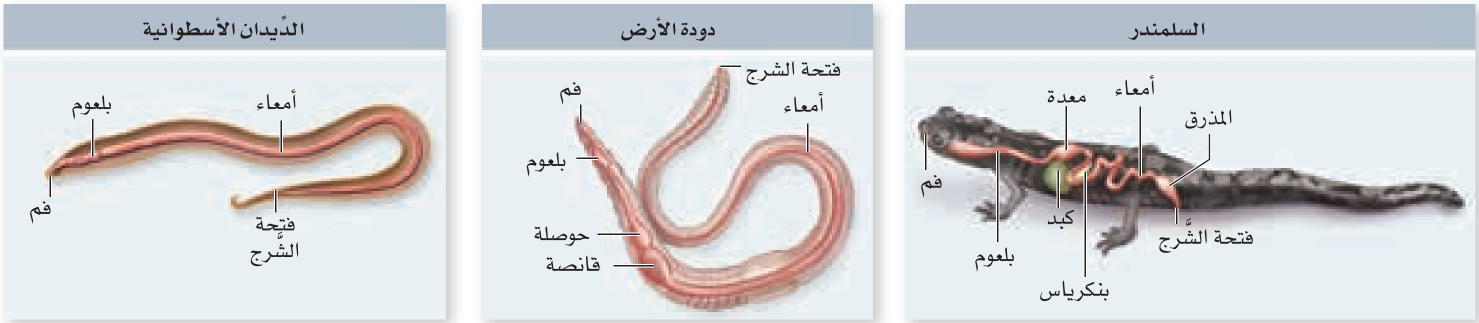
يحدث التَّخصص فقط عندما تمتلك القناة الهضمية فمًا وفتحة شرج مُنفصلتين، ولهذا يتحرك الغذاء في اتجاه واحد. إنَّ أكثر القنوات الهضمية بدائية تُلاحظ في الدِّيدان الأسطوانية (شعبة الديدان الأسطوانية)، حيثُ تكون القناة الهضمية على شكل أنبوب مُحاط بغشاء طلائي. تمتلك ديدان الأرض (شعبة الدِّيدان الحلقية) قناةً هضمية مُتخصِّصة في مناطق مُختلفة لابتلاع الغذاء، وتخزينه، وتجزئته، وهضمه، وامتصاصه. مُعظم المجموعات الحيوانية الأكثر تعقيدًا ومن ضمنها الفقريات جميعها، لها تخصُّصات مُماثلة (الشكل 48-2).

إنَّ الغذاء المهضوم يُمكن أن يُخزَّن في أماكن مُتخصّصة في القناة الهضمية، أو أن يتعرَّض في البداية إلى تجزئة فيزيائية. تحصل عملية التَّجزئة من خلال عملية المضغ باستخدام الأسنان (تُوجد في فم كثير من الفقريات) أو يُطحن الغذاء عن طريق الحصى (في القانصة لديدان الأرض والطيور). بعد ذلك، يتمُّ الهضم الكيميائي، بحيث تُحطَّم جزيئات الغذاء الكبيرة مثل السكريات المُتعدِّدة وثنائية التَّسكر، والدُّهون، والبروتينات إلى تحت وحدات بنائية صغيرة.

يتضمَّن الهضم الكيميائي تفاعلات التَّحلُّل المائي التي تُحرر تحت الوحدات البنائية- في المقام الأول إلى سكريات أحادية التَّسكر، وأحماض أمينية، وأحماض دُهنية - من الغذاء. تمرُّ نواتج الهضم الكيميائي هذه عبر النَّسيج الطلائي المُبطِّن للقناة الهضمية إلى الدَّم، في عملية تُسمّى الامتصاص *Absorption*. لا يستطيع الحيوان استخدام ما تبقى من جزيئات الغذاء التي لم يحدث لها امتصاص. فهذه الفضلات يتمُّ إخراجها على شكل براز من خلال فتحة الشَّرج.

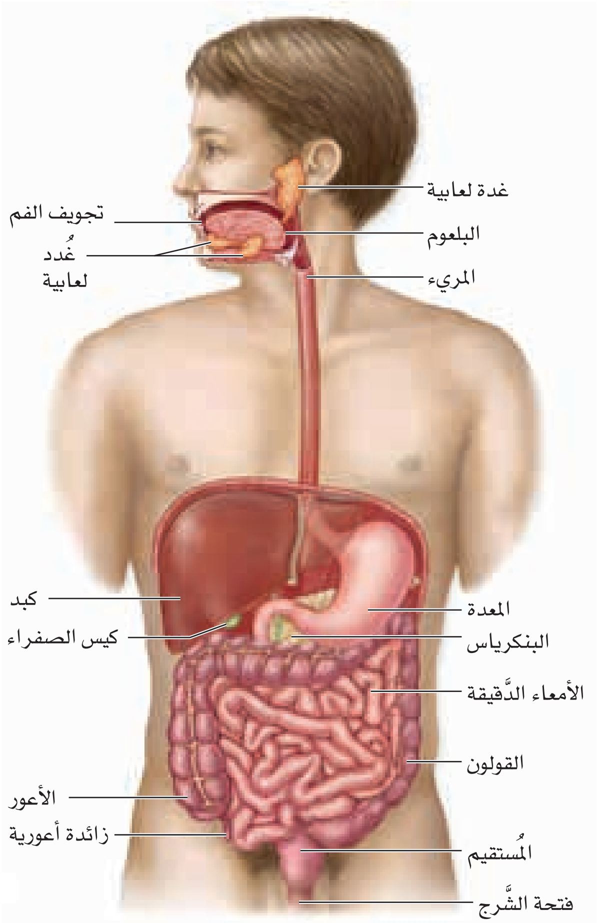
الأجهزة الهضمية في الفقريات تحتوي على تراكيب متخصصة بحسب طبيعة الغذاء

يتكوَّن الجهاز الهضمي في الإنسان والفقريات الأخرى من قناة معدية معوية أنبوبية، وأعضاء هضمية مُساعدة (الشكل 48-3).



الشكل 48-2

الجهاز الهضمي أحادي الاتجاه في الدِّيدان الأسطوانية، وديدان الأرض، والفقريات. إنَّ الحركة في اتجاه واحد في القناة الهضمية يسمح لمناطق مُختلفة من القناة أن تكون مُتخصِّصة لتقوم بوظائف مُختلفة.



الشكل 48–3

الجهاز الهضمي في الإنسان. يتكوَّن الجهاز الهضمي في الإنسان من: تجويف الفم، والمريء، والمعدة، والأمعاء الدَّقيقة، والأمعاء الغليظة، والمُستقيم، وفتحة الشَّرج؛ وتساعده الأعضاء المُساعدة.

نظرة شاملة للقناة الهضمية

تبدأ القناة المعدية المعوية بالفم والبلعوم، الذي يعدّ ممرًّا مُشتركًا لتجويف الفم والتَّجويف التَّنفسي. يُؤدي البلعوم إلى المريء، وهو أنبوب عضلي يُوصل الغذاء إلى المعدة التي يحدث بها هضم تمهيدي.

ينتقل الغذاء من المعدة إلى الأمعاء الدَّقيقة، وهناك تقوم مجموعة من الأنزيمات الهاضمة بإكمال عملية الهضم. يتمُّ في الأمعاء الدَّقيقة امتصاص نواتج الهضم، والمعادن، ومُعظم الماء إلى مجرى الدَّم. وما تبقى يُفرَّغ في الأمعاء الغليظة، حيثُ يُمتصّ ما تبقَّى من الماء والمعادن.

في معظم الفقريات من غير الثدييات، تخرج الفضلات من الأمعاء الغليظة إلى تجويف يُدعى المذرق (المجمع) (انظر الشكل 48–2)، الذي يستقبل أيضًا نواتج الجهاز البولي والتَّناسلي. في الثدييات، تنفصل نواتج الجهازين التَّناسلي والبولي عن المادة البُرازية الموجودة في الأمعاء الغليظة؛ تدخل المادة البُرازية إلى المُستقيم، ثم تُطرد من خلال فتحة الشَّرج.

تتضمَّن الأعضاء الهضمية المُساعدة الكبد الذي يُفرز العصارة الصفراء *Bile* (محلول أخضر اللَّون يعمل على استحلاب الدُّهون)، وكيس الصفراء أو المرارة التي تُخزِّن، وتُركِّز العُصارة الصَّفراء، والبنكرياس. يُفرز البنكرياس العصارة الهاضمة البنكرياسية *Pancreatic juice*، التي تحتوي على الأنزيمات الهاضمة والبيكربونات المُنظِّمة لدرجة الأحماضة. تُفرز العُصارة الهاضمة البنكرياسية والعصارة الصفراء في الجزء الأول من الأمعاء الدَّقيقة، الذي يُدعى (الاثنا عشر) حيثُ تقوم بالمُساعدة في عملية الهضم.

الأنسجة المُكوِّنة للقناة الهضمية

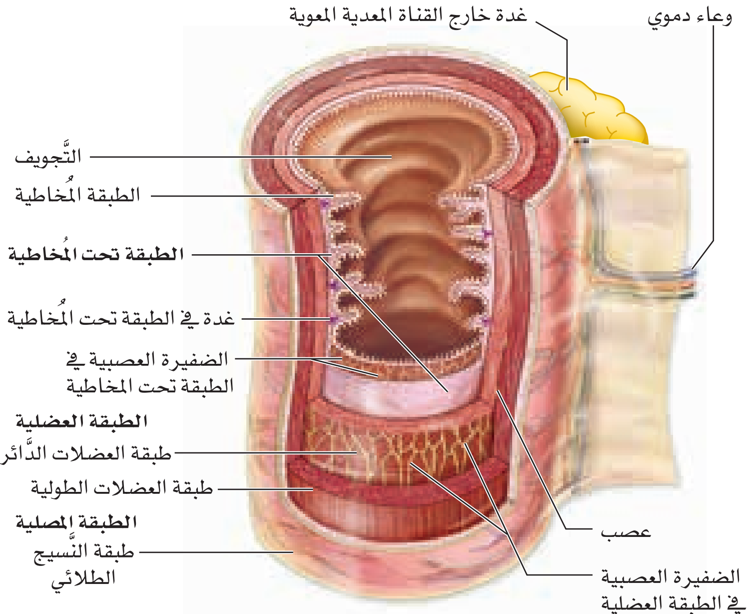
تتكوَّن القناة المعدية المعوية الأنبوبية في الفقريات من تركيب مميز ذي طبقات (الشكل 48–4). الطَّبقة الدَّاخلية هي **الطبقة المُخاطية Mucosa**، وهي طبقة من النَّسيج الطلائي تُبطِّن القناة من الدَّاخل، أو **التَّجويف الداخلي Lumen**، للقناة. الطبقة التي تليها، وتُصنع من النَّسيج الضّام، تُسمّى **الطبقة تحت المُخاطية Submucosa**.

توجد **الطبقة العضلية Muscularis** إلى الخارج من الطبقة تحت المُخاطية، وهي تتكوَّن من طبقتين من العضلات الملساء. تترتَّب الطبقة الدَّاخلية بشكل دائري، والخارجية بشكل طولي. يُغطي السَّطح الخارجي للقناة طبقة طلائية أخرى تُدعى **الطبقة المصلية Serosa**. وتندس شبكات عصبية على شكل ظفائر *Plexuses* بين الخلايا العضلية، وفي الطبقة تحت المُخاطية لتقوم بتنظيم نشاط القناة المعدية المعوية.

الاختلافات في تركيب القناة الهضمية

بشكل عام، تمتلك آكلات اللحوم أمعاء أقصر بالنسبة إلى أحجامها من آكلات الأعشاب. إنَّ قصر الأمعاء في آكلات اللحوم مُلائم لها، لكن آكلات الأعشاب تبتلع كميات كبيرة من السليلوز النَّباتي الذي يُقاوم الهضم. ولذا، تمتلك هذه الحيوانات أمعاء دقيقة، طويلة وملتوية.

إضافة إلى ذلك، يمتلك نوع من أنواع الثدييات يُسمى **المُجترات Ruminants** (مثل الأبقار) التي تستهلك الأعشاب ونباتات أخرى، حُجرات قبل المعدة، حيثُ يتمُّ فيها هضم السليلوز باستخدام البكتيريا. تمتلك آكلات أعشاب أخرى، مثل



الشكل 48–4

طبقات القناة المعدية المعوية. تحتوي الطَّبقة المُخاطية على البطانة الطلائية؛ وتتكوَّن الطبقة تحت المُخاطية من نسيج ضام؛ وتتكوَّن الطبقة العضلية من عضلات ملساء. تُفرز الغُدد المواد عن طريق قنوات مُباشرة إلى مناطق مُختلفة من القناة.

الأرانب والخيول، بكتيريا هاضمة للسليلوز في كيس يُدعى **الأعور Cecum** يقع عند التقاء الأمعاء الدَّقيقة والغليظة. وسوف تُناقش الاختلافات في الأجهزة الهضمية للفقريات في الجزء 48-6.

فيما تبقى من هذا الفصل، سنناقش تفاصيل تركيب الجهاز الهضمي ووظيفته في الفقريات. سنختم هذا الفصل بمُناقشة المواد الغذائية الضَّرورية للفقريات.

تهضم مُعظم الحيوانات الغذاء خارج خلاياها. تسمح القناة الهضمية، التي تنقل الغذاء في اتجاه واحد، وتمتلك مناطق مُتخصِّصة لوظائف مُختلفة، بابتلاع الغذاء، وبتَّجزئته فيزيائيًّا، وبالهضم الكيميائي، والامتصاص. يتكوَّن الجهاز الهضمي في الفقريات من قناة معدية معوية مُكوَّنة من عدد من الطبقات النَّسيجية، ويحتوي على مجموعة من الأعضاء المُساعدة. تمتلك الفقريات تكيُّفات في القناة الهضمية تهيِّئُها لنوع الغذاء المُتناول، وتُساعدها على هضمه.

2-48 الفم والأسنان: التقاط الغذاء ومُعالجة المقادير الكبيرة

تعكس تخصُّصات الجهاز الهضمي في الفقريات المُختلفة طريقة معيشتها. فالأسماك مثلًا تمتلك **بلعومًا Pharynx** كبيرًا يحتوي على فتحات خيشومية، في حين تحتوي الفقريات التي تتنفَّس الهواء مُباشرة بلعومًا أصغر بكثير. تمتلك كثير من الفقريات الأسنان (الشكل 48-5)، التي تستخدمُها لعملية المضغ *Mastication*، التي تُحطِّم الغذاء إلى جُزيئات صغيرة، وتمزجه مع إفرازات سائلة.

تُحطِّم الطُّيور، وهي عديمة الأسنان، الغذاء في معدتها المُكوَّنة من حجرتين (الشكل 48-6). واحدة من هذه الحُجرات، تُسمّى القانصة *Gizzard*، حيث تمتزج مجموعة من الحصى يبتلعها الطائر، مع الغذاء بقوة عن طريق فعل عضلي. يُساعد هذا على طحن البذور وكثير من المواد النَّباتية الصلبة إلى قطع صغيرة يستطيع الطائر هضمها بسهولة.

تكيُّفت أسنان الفقريات بحسب طبيعة غذائها

تمتلك الثدييات آكلة اللحوم أسنانًا حادة تفتقر إلى السطوح المستوية الطَّاحنة. إنَّ مثل هذه الأسنان قد تكيَّفت لتقطيع الغذاء وتمزيقه، حيثُ عادةً ما تقوم آكلات اللحوم بتمزيق الفريسة إلى قطع، ولا تحتاج إلى مضغها؛ لأنها تمتلك أنزيمات هاضمة قادرة على العمل بشكل مُباشر على الخلايا الحيوانية. بالمُقارنة، تمتلك آكلة الأعشاب أسنانًا كبيرة مُسطَّحة مُلائمة لعملية طحن الأنسجة النباتية، بحيث تُساعدها على سحق السليلوز المُكوِّن للجُدران الخلوية في الأنسجة النَّباتية، قبل أن تقوم البكتيريا الموجودة في المعدة الأولى أو في الأعور بهضمها. هذه الحيوانات لها أسنان مسطحة كبيرة وذات نتوءات معقدة مناسبة تمامًا للطحن.

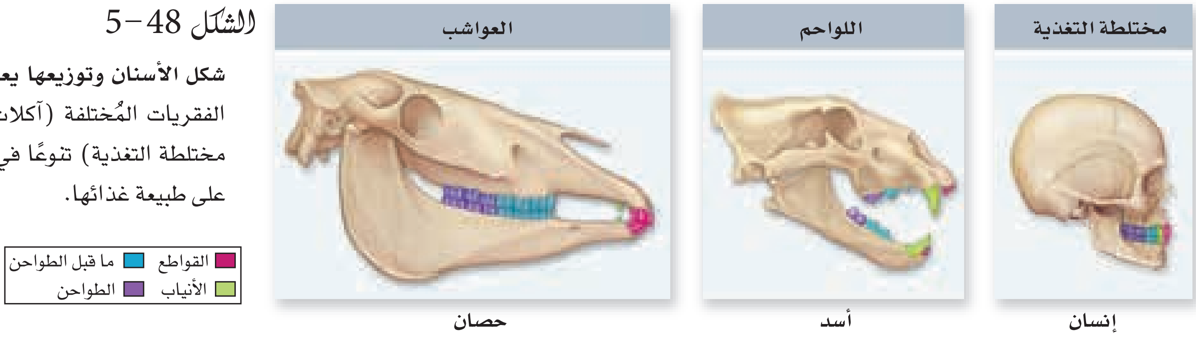
تخصَّصت أسنان الإنسان في تناول الغذاء الحيواني والنَّباتي. حيث يُعدّ الإنسان بشكل بسيط، آكل لحوم في النَّاحية الأمامية للفم، وآكل أعشاب في الخلف (انظر الشكل 48-5). الأسنان الأربع الأمامية في الفك السفلي والعلوي هي قواطع حادة، ذات شكل إزميلي، وتستخدمها لعملية العض والتَّقطيع. على كل جانب من جانبي القواطع هناك أسنان مُدبَّبة، تُسمَّى الأنياب، تُستخدم لتمزيق الغذاء. خلف الأنياب، هناك اثنان من الأضراس الأمامية وثلاثة من الأضراس الخلفية، تمتلك جميعها سطوحًا مُستوية لتكسير الغذاء وطحنه (الشكل 48-7). يمتلك الأطفال 20 سنًّا من الأسنان المُتساقطة، لكنها تُفقد في مرحلة الطُّفولة، ويُستبدل بها 32 من أسنان البلوغ.

الشكل 48-6

القناة الهضمية لدى الطُّيور. لا تمتلك الطيور أسنانًا إلا أنَّها تمتلك قانصة تعمل على تكسير الغذاء وتحطيمه. تبتلع الطُّيور حُبيبات حصى قاسية تستقر في القانصة التي تطحن الغذاء قبل أن يمر في الأمعاء. يُخزَّن الغذاء في الحوصلة.

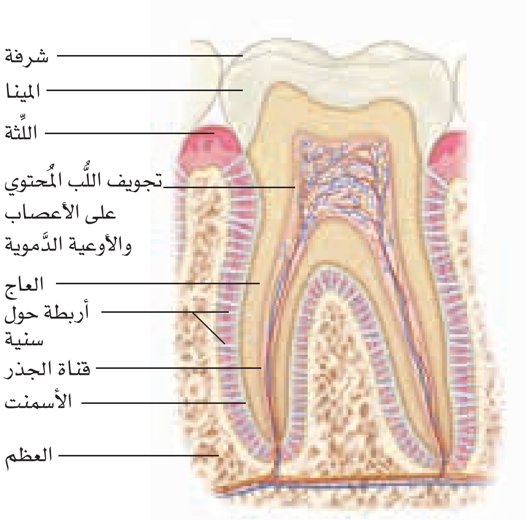
الفم هو حجرة البلع وبداية الهضم

يمزج اللِّسان في داخل الفم الغذاء بمحلول مُخاطي يُسمّى **اللُّعاب Saliva**. عند الإنسان، هناك ثلاثة أزواج من الغُدد اللعابية تفرز اللعاب في الفم من خلال قنوات موجودة في البطانة المُخاطية للفم. يرطّب اللُّعاب الغذاء، ويُساعد على مروره، بحيث يكون أسهل ابتلاعًا، ولا يخدش الأنسجة التي يمر بها في طريقه خلال المريء.



الشكل 48-5

شكل الأسنان وتوزيعها يعتمد على طبيعة الغذاء. طوَّرت الفقريات المُختلفة (آكلات الأعشاب، وآكلات اللحوم، أو مختلطة التغذية) تنوعًا في شكل أسنانها وتوزيعها اعتمادًا على طبيعة غذائها.



الشكل 48–7

تركيب السّن في الإنسان. يمتلك الإنسان أسنانًا تُشبه أسنان آكلات اللحوم في مُقدمة الفم، وأسنانًا تُشبه أسنان آكلات الأعشاب في مؤخرته. تحتوي كل سن على أعصاب وأوعية دموية في تجويف اللب، ولهذا، فإنَّه يتَّصف بالحياة. يُعدّ المينا الصَّلب السَّطح الحقيقي للهضم، وهو يُغطِّي العاج اللَّين الذي يُشكِّل جسم السِّن.

يحتوي اللُّعاب أيضًا على أنزيم مُحلِّل هو **أنزيم أميليز اللعابي Salivary amylase**، الذي يبدأ عملية تحطيم النَّشا عديد التَّسكر إلى المالتوز ثُنائي التَّسكر. عادةً ما يكون هذا الهضم محدودًا في الإنسان؛ لأنَّ مُعظم الأشخاص لا يمضغون الطعام ساعات طويلة.

تنبيه إفراز اللُّعاب

يتحكم الجهاز العصبي في إفراز الغُدد اللعابية، حيث يحافظ في الإنسان على إفراز ما يُقارب نصف ملليلتر في كل دقيقة، عندما يكون الفم خاليًا من الغذاء. هذا الاستمرار في الإفراز يُحافظ على رطوبة الفم.

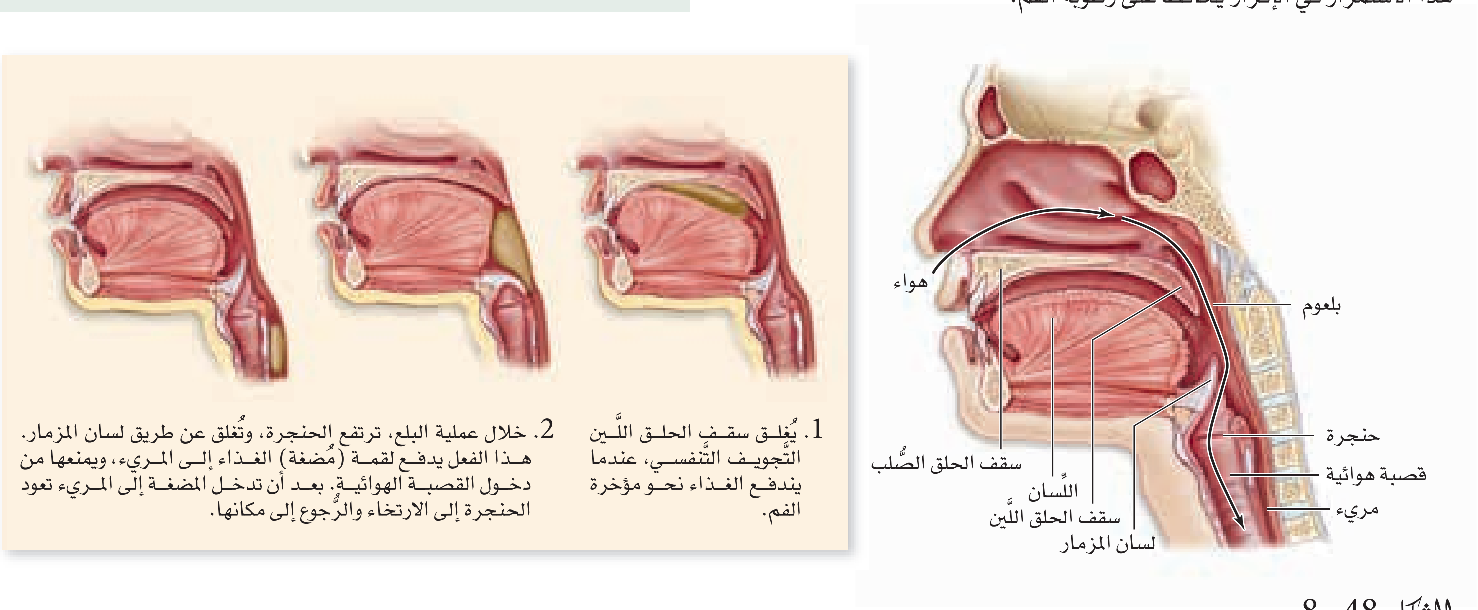
يُحفز وجود الغذاء في الفم على زيادة الإفراز من الغُدد اللُّعابية. تُرسل براعم الذَّوق والأعصاب الشَّمية إشارات عصبية إلى الدِّماغ، فيستجيب لها بدوره بتنبيه الغدد اللُّعابية للإفراز (انظر الفصل الـ 45). تُعدّ المحاليل الحمضية أكثر المُؤثِّرات قوةً لزيادة مُعدَّل الإفراز؛ فمثلًا، تقوم عصارة الليمون بزيادة مُعدَّل الإفراز ثمانية أضعاف. إن رؤية الطعام أو سماعه، أو شمّه تحفز إفرازات الغُدد اللُّعابية في الكلاب بشكل كبير، لكن مجرد التَّفكير أو التَّحدث عن الطعام عند الإنسان قد يسبب زيادة إفرازات الغُدة اللُّعابية.

البلع

يبدأ البلع بحركات إرادية، ويستمر بعد ذلك تحت سيطرة غير إرادية. عندما يصبح الطعام جاهزًا للبلع، يدفعه اللسان إلى المنطقة الخلفية من الفم. في الثدييات، تبدأ عملية البلع عندما يقوم سقف الحلق بالارتفاع إلى الأعلى، ضاغطًا على الجدار الخلفي للبلعوم (الشكل 48-8). يعمل ارتفاع سقف الحلق على إغلاق تام للتَّجويف الأنفي، ومن ثم يمنع الغذاء من المرور فيه. إنَّ الضغط على البلعوم يُولِّد رد فعل آلي، واستجابة غير إرادية، تُدعى **رد فعل البلع Swallowing reflex**، وهي عملية لا يمكن إيقافها حالما تبدأ.

ترسل الأعصاب في جدار البلعوم إشارات عصبية إلى مركز البلع في الدِّماغ. استجابة لذلك، تحفز إشارات كهربائية في الأعصاب الحركية انقباض العضلات وارتفاع **الحنجرة Larynx** (صندوق الصوت). وهذا بدوره يدفع **فتحة المزمار Glottis**، وهي الفتحة من الحنجرة نحو القصبة الهوائية، نحو طية من النسيج تُسمَّى **لسان المزمار Epiglottis**. يدفع هذا الفعل الغذاء في اتجاه المريء، بدلًا من الممر التَّنفسي.

في كثير من الفقريات، يتجزَّأ الغذاء المُبتلع من خلال تمزيقه وطحنه باستخدام الأسنان. في الطُّيور، يتمُّ ذلك من خلال طحن الغذاء في القانصة باستخدام الحصى. يُحفِّز طعم الغذاء ورائحته إفراز اللُّعاب الذي يُسهِّل انزلاق الغذاء. يُحفِّز هذا أيضًا استجابة ابتلاع الغذاء، حيث يبتلع الغذاء الممزوج مع اللعاب، ويدخل المريء.



الشكل 48–8

آليات البلع. مقطع عرضي خلال الرَّأس والحلق يُبيِّن الأجزاء التي تُشارك في عملية البلع (يسار). خلال عملية البلع (اليمين)، يدفع اللِّسان سقف الحلق الصُّلب إلى الأعلى، فيُغلق سقف الحلق اللَّين التَّجويف التَّنفسي (الأنفي). يُؤدي ارتفاع الحنجرة إلى إغلاق القصبة الهوائية عن طريق لسان المزمار، وهذا يمنع مرور الغذاء إلى الممرات الهوائية.

3-48 المريء والمعدة: بداية الهضم

يدخل الغذاء المُبتلع إلى داخل أنبوب عضلي يُسمَّى المريء، يربط بين البلعوم والمعدة. يدفع نشاط المريء مُضغة الغذاء، أو **اللُّقمة الغذائية Bolus**، إلى الأمام باستخدام العضلات. يُخزَّن الغذاء في المعدة، وتبدأ عملية الهضم الأولية.

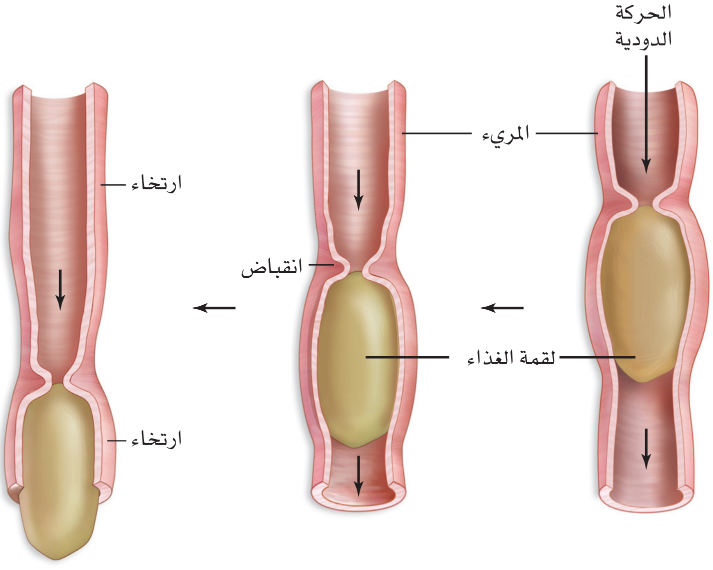
الانقباضات العضلية في المريء تدفع الغذاء إلى المعدة

في الإنسان البالغ، يبلغ طول **المريء Esophagus** نحو 25 سم؛ يتضمَّن الثلث الأول منه عضلات هيكلية إرادية تتحكَّم في عملية البلع، في حين يحتوي الثُّلثان المُتبقيان على عضلات ملساء غير إرادية. يُنبه مركز البلع أمواجًا مُتعاقبة من الانقباضات تتم في اتجاه واحد، وتدفع بدورها الغذاء على طول المريء إلى المعدة. تُسمَّى هذه الأمواج المُنتظمة من الانقباضات العضلية **الحركة الدُّودية Peristalsis** (الشكل 48-9)؛ تُمكِّن هذه الحركة الإنسان والفقريات الأخرى من ابتلاع الغذاء، حتى لو كان الرأس إلى الأسفل، والأرجل إلى الأعلى.

في كثير من الفقريات، يتحكَّم في حركة الغذاء من المريء إلى المعدة حلقة من العضلات الملساء الدَّائرية، تُسمَّى عاصرة *Sphincter*، التي تفتح استجابة لضغط الغذاء عليها. يمنع انقباض هذا الصّمام أو العاصرة الغذاء من الرجوع من المعدة إلى المريء. تمتلك القوارض والخيول صمامات حقيقية، ومن ثم لا تستطيع التَّقيؤ؛ الإنسان يفتقد إلى هذا الصَّمام الحقيقي ومن ثم يستطيع التقيؤ. ويكون المريء عادةً مُغلقًا في أثناء عملية الابتلاع.

المعدة هي "محطة تجميع وتخزين" تحطِّم الغذاء باستخدام الأحماض

المعدة **Stomach** (الشكل 48-10) جزء شبيه بالكيس تابع للقناة الهضمية. يُعدّ السَّطح الدَّاخلي للمعدة كثير التَّعرُّج، وتُساعد هذه التَّعرجات على انطواء المعدة عندما تكون مُفرَّغة، وعلى تمدُّدها عندما تكون مُمتلئة بالغذاء. فمثلًا، يكون حجم المعدة في الإنسان 50 مليلترًا تقريبًا عندما تكون فارغة، لكنَّها، قادرة على التَّمدد



الشكل 48-9

المريء والحركة الدُّودية. بعد دخول الغذاء إلى المريء، يتحرَّك الغذاء إلى المعدة، عن طريق أمواج عضلية انقباضية مُنتظمة تُدعى الحركة الدُّودية.

لاحتواء لترين إلى أربعة لترات تقريبًا من الغذاء، عندما تكون مُمتلئة. تمتلك الحيوانات آكلة اللحوم، التي يعتمد غذاؤها على التهام الغذاء في فترات مُتقطِّعة، معدةً قادرة على التَّمدُّد أكثر من ذلك، وتعدّ هذه إستراتيجية مُهمة للبقاء في هذه الحيوانات.

أجهزة الإفراز

تحتوي المعدة على طبقة ثالثة من العضلات الملساء لتحطيم الغذاء وخلطه مع **العُصارة المعدية Gastric juice**، وهي إفرازات حمضية من الغُدد المعدية الأنبوبية الموجودة في الطبقة المُخاطية (انظر الشكل 48-10). تمتلك الغُدد خارجية الإفراز هذه نوعين من الخلايا الإفرازية، هما: الخلايا الجدارية *Parietal cells*، التي تُفرز حمض الهيدروكلوريك، والخلايا الرَّئيسة *Chief cells* التي تُفرز أنزيم **مُولِّد البيسين Pepsinogen**، وهو الشَّكل غير الفعَّال من **أنزيم البيسين Pepsin** الهاضم للبروتين.

يمتلك مُولِّد البيسين 44 حمضًا أمينيًّا إضافيًّا تحجب الموقع النَّشط منه. يعمل حمض الهيدروكلوريك على فرد طية مُولِّد البيسين، كاشفًا بذلك الموقع النَّشط، الذي يعمل بدوره على إزالة 44 حمضًا أمينيًّا. يُنتج هذا بدوره أنزيمًا فعّالًا هاضمًا للبروتين هو البيسين. إنَّ إفراز شكل غير فعّال من الأنزيم وتحويله إلى شكل فعّال خارج الخلايا يحمي الخلايا الرئيسة من هضم نفسها.

في الإنسان البالغ، يتمُّ هضم جزئي للبروتينات في المعدة- ولا تُهضم الكربوهيدرات والدُّهون بشكل ملموس.

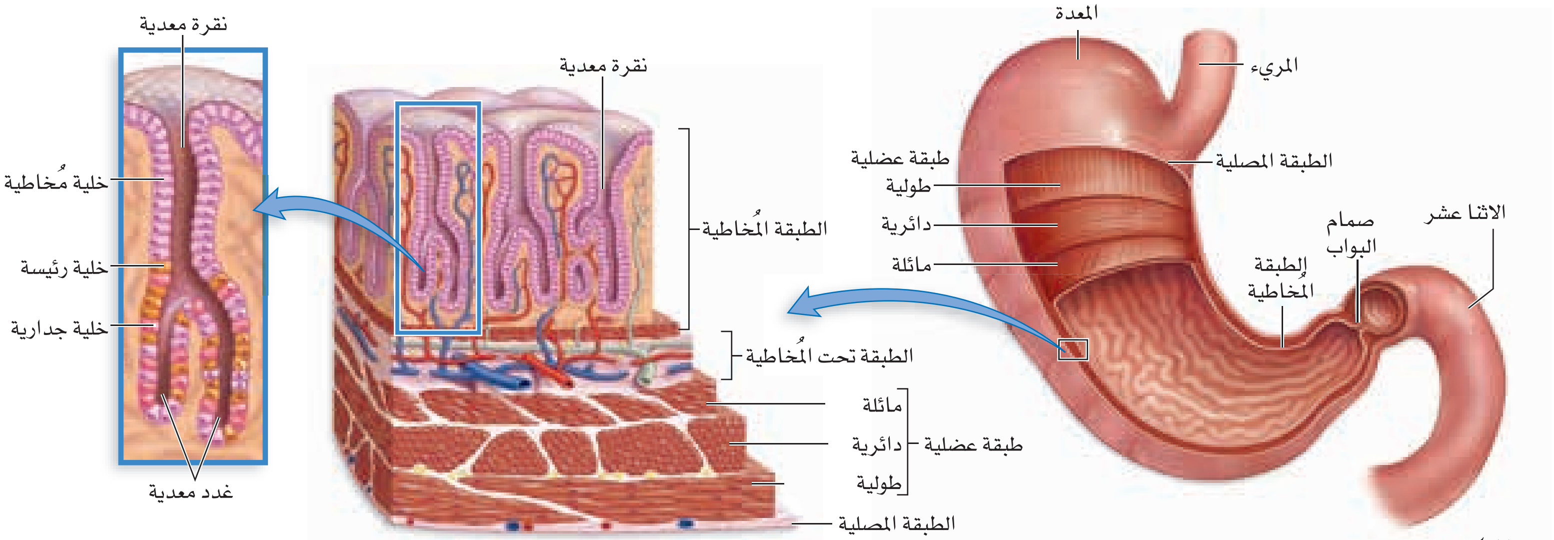
إضافة إلى حمض الهيدروكلوريك، تقوم الخلايا الجدارية بإفراز **عامل داخلي Intrinsic Factor**، وهو عديد ببتيد نحتاج إليه لامتصاص فيتامين ب12. وحيثُ إنَّ هذا الفيتامين ضروري لإنتاج خلايا الدَّم الحمراء، والأشخاص المُصابون بنقص العامل الداخلي يتولَّد لديهم نوع من أنواع فقر الدم (عدد قليل من خلايا الدَّم الحمراء) يُسمى فقر الدَّم الوبيل (الخبيث) *Pernicious anemia*.

فعل الأحماض

تُفرز معدة الإنسان لترين تقريبًا من حمض الهيدروكلوريك، وإفرازات معدية أخرى كل يوم، مُشكِّلةً بذلك محلولًا حمضيًا قويًّا في المعدة. يبلغ تركيز حمض الهيدروكلوريك في هذا المحلول 10 (مليجزيئي)، أي ما يُقارب درجتي أحماضة ($pH=2$). لهذا، تُعدّ العُصارة المعدية أكثر حمضية من الدَّم الذي يملك 7.4 درجة أحماضة، أي 250 ألف مرة تقريبًا.

يُساعد انخفاض درجة الأحماضة في المعدة على إزالة طبيعة بروتينات الغذاء، وبذلك يُسهِّل عملية هضمها، ويُحافظ على نشاط أنزيم البيسين عند درجته القصوى. يحلِّل البيسين الفعّال البروتين إلى سلاسل قصيرة من عديدات الببتيدات التي لا تُهضم بشكل كامل، وستُهضم لاحقًا في الأمعاء الدَّقيقة. إنَّ مزيج الغذاء المهضوم بشكل جُزئي والعصارة المعدية يُدعى **الكايموس Chyme**.

تقتل البيئة الحمضية في المعدة مُعظم البكتيريا التي تُبتلع مع الغذاء. والعدد القليل المتبقي من البكتيريا القادرة على العيش في المعدة يذهب إلى الأمعاء، حيث تنمو وتتكاثر هناك، خاصةً في الأمعاء الغليظة. وفي الحقيقة، تحتوي الفقريات على مُستعمرات مُزدهرة من البكتيريا في أمعائها، وتُعدّ البكتيريا جزءًا رئيسًا من البُراز. وكما سنتحدث لاحقًا، فإنَّ البكتيريا التي تعيش في القناة الهضمية تؤدي دورًا مُهمًّا في قدرة هذه الثدييات على هضم السليلوز.



الشكل 48-10

المعدة والاثنا عشر. يدخل الغذاء إلى المعدة من المريء. تتحكَّم حلقة من العضلات الملساء تُدعى صمّام البواب في دخول الغذاء من المعدة إلى الاثنا عشر، وهو الجزء العلوي من الأمعاء الدَّقيقة. الجدار الطلائي للمعدة منقَّر بانغمادات عميقة تحتوي على الغُدد المعدية، وتُسمَّى النقر المعدية. تتكوَّن الغُدد المعدية من خلايا مُخاطية، وخلايا رئيسة تُفرز مُولِّد الببسين، وخلايا جدارية تُفرز حمض الهيدروكلوريك. تعدّ النقر المعدية فتحات للغُدد المعدية.

القُرحات *Ulcers*

يمكن للإفراز الزَّائد من العُصارة المعدية الحمضية أن يحدث تآكلًا في جدار المعدة والاثنا عشر، مُسبِّبًا القُرحة المعدية. وعلى الرَّغم من أنَّ مُعظم السبب يعود إلى الغذاء الحار في تكوين القُرحة المعدية، إلا أنَّ الاعتقاد السائد هذه الأيام أنَّ السبب الرئيس هو إصابة المعدة بنوع من البكتيريا التي تسمَّى هيليوباكتر بايلوري *Heliobacter pylori*.

تنمو هذه البكتيريا على البطانة الدَّاخلية لمعدة الإنسان، وتكون قادرة على تحمُّل درجة الأحماضة في المعدة عن طريق إفراز مواد تُنظِّم درجة الأحماضة في البيئة المُحيطة بها مُباشرة. وعلى الرَّغم من أنَّ الإصابة بهذه البكتيريا شائعة في الولايات المتحدة (20% ممن هم أقل من 40 عامًا و50% ممن هم أكبر من 60 عامًا)، فإن مُعظم الناس لا يُظهرون أعراضًا للإصابة. إنَّ الإصابة بهذه البكتيريا، في بعض الحالات، يُمكن أن تُسبِّب اختزال أو ضعف البطانة المُخاطية في المعدة أو الاثنا عشر، سامحًا للإفرازات الحمضية بمُهاجمة النَّسيج الطِّلائي. ويُمكن أن يُقلِّل العلاج بالمُضادات الحيوية من أعراض قرحة المعدة أو يشفيها.

مُغادرة المعدة

يُغادر الكايموس المعدة من خلال عاصرة البواب *Pyloric sphincter* (انظر الشكل 48-10) ليدخل إلى الأمعاء الدَّقيقة، حيث يكتمل هضم الكربوهيدرات، والدُّهون، والبروتينات إلى نواتجها- أحماض أمينية، جلوكوز،... إلخ- وهناك يتم امتصاصها إلى الدَّم. ويمتص جزء قليل جدًا من الماء الموجود في الكايموس، وبعض المواد مثل الأسبرين والكحول، خلال جدار المعدة.

تسحب الحركة الدُّودية الغذاء إلى المعدة. تحتوي العُصارة المعدية على حمض الهيدروكلوريك القوي والأنزيم الهاضم للبروتينات الببسين، الذي يبدأ في عملية هضم البروتينات إلى متعددة الببتيدات الصغيرة. ينتقل الكايموس الحمضي من خلال صمام البواب إلى الأمعاء الدَّقيقة.

4-48 الأمعاء الدَّقيقة: التحطيم (الهضم) والامتصاص

إنَّ سعة الأمعاء الدَّقيقة مُحدَّدة، وعملية الهضم فيها لا تحتاج إلى وقت طويل. لذلك، فإنَّ عملية الهضم الفعَّال تحتاج إلى أن يكون الكايموس القادم من المعدة ذا حجم صغير. إنَّ ذلك يتطلب تنسيقًا بين نشاط المعدة والأمعاء، ويتمُّ ذلك من خلال الإشارات العصبية والهرمونية، التي سنُناقشها في الجزء 48-7.

تركيب الأمعاء الدَّقيقة مُصمم لهضم المواد الغذائية وامتصاصها

يبلغ طول **الأمعاء الدَّقيقة Small intestine** 4.5 أمتار تقريبًا في الإنسان الحي، ويُمكن أن يمتد إلى 6 أمتار عندما تكون عضلاتها جميعها مُرتخية. يُدعى الجزء الأول (وطوله 25 سم) من الأمعاء الدَّقيقة **الاثنا عشر Duodenum**؛ ويقسم ما تبقى من الأمعاء إلى **الصَّائم Jejunum** و**اللّفائفي Ileum**.

يستقبل الاثنا عشر الكايموس الحمضي من المعدة، والأنزيمات الهاضمة والبيكربونات من البنكرياس، والعُصارة الصفراء من الكبد والمرارة. تهضم العصارة البنكرياسية جزيئات الغذاء الكبيرة إلى أجزاء صغيرة. ويحدث هذا بشكل رئيس في الاثنا عشر والصائم.

يمتلك الجدار الطلائي المبطن للأمعاء الدَّقيقة بروزات كأصابع اليد تُسمَّى **الخملات Villi** (مُفردها، خملة؛ الشكل 48-11). وتحتوي الخلايا المُبطنة للخملات نتوءات سيتوبلازمية على سطحها العلوي (السَّطح المُقابل للتَّجويف) تُسمَّى **الخملات الدقيقة Microvilli**. عادةً ما تُرى هذه الخملات الدقيقة باستخدام المجهر الإلكتروني. وفي الصورة المأخوذة باستخدام المجهر الضوئي، تظهر هذه الخملات الدقيقة مثل شعيرات الفرشاة، ولهذا السبب يُدعى الجدار الطلائي للأمعاء الدَّقيقة حافة الفرشاة *Brush border*.

تعمل الخملات والخملات الدقيقة على زيادة مساحة سطح الأمعاء؛ ففي الإنسان مثلًا، تبلغ مساحة هذا السطح 300 متر مربع- ما يُقارب 3200 قدم مربع! هذه المساحة الكبيرة هي التي يتمُّ من خلالها امتصاص المواد المهضومة.

تُشارك الخملات الدقيقة في الهضم، حيث تمتلك أنزيمات هاضمة منغرسة في الأغشية البلازمية للخلايا الطلائية المُكوِّنة لها، بحيث يكون الجزء النَّشط من هذه الأنزيمات مُعرَّضًا للكايموس. تضُم هذه الأنزيمات الأنزيمات المُحلِّلة للسُّكريات الثنائية اللاكتوز والسَّكروز، وغيرها. كثير من الأشخاص البالغين الذين ليس لديهم القدرة على إنتاج **أنزيم اللاكتيز Lactase** لا يستطيعون هضم سكر اللاكتوز (سكر الحليب)، ما يسبِّب لهم حالة شائعة تدعى عدم القدرة على تحمل اللاكتوز *Lactose intolerance*. تُكمل أنزيمات حافة الفرشاة عملية هضم السُّكريات التي بدأها أنزيم الأميليز المفرز من الغُدد اللُّعابية في الفم.

تُفرز الأعضاء المُساعدة (الغدد الملحقة) الأنزيمات في الأمعاء الدَّقيقة

من أهم الأعضاء التي تُساعد على عملية الهضم البنكرياس، والكبد، والمرارة (الحويصلة الصفراء) التي تطرح إفرازها، المكون بشكل رئيس من الأنزيمات، من خلال قنوات مُباشرة إلى الأمعاء الدَّقيقة.

إفرازات البنكرياس

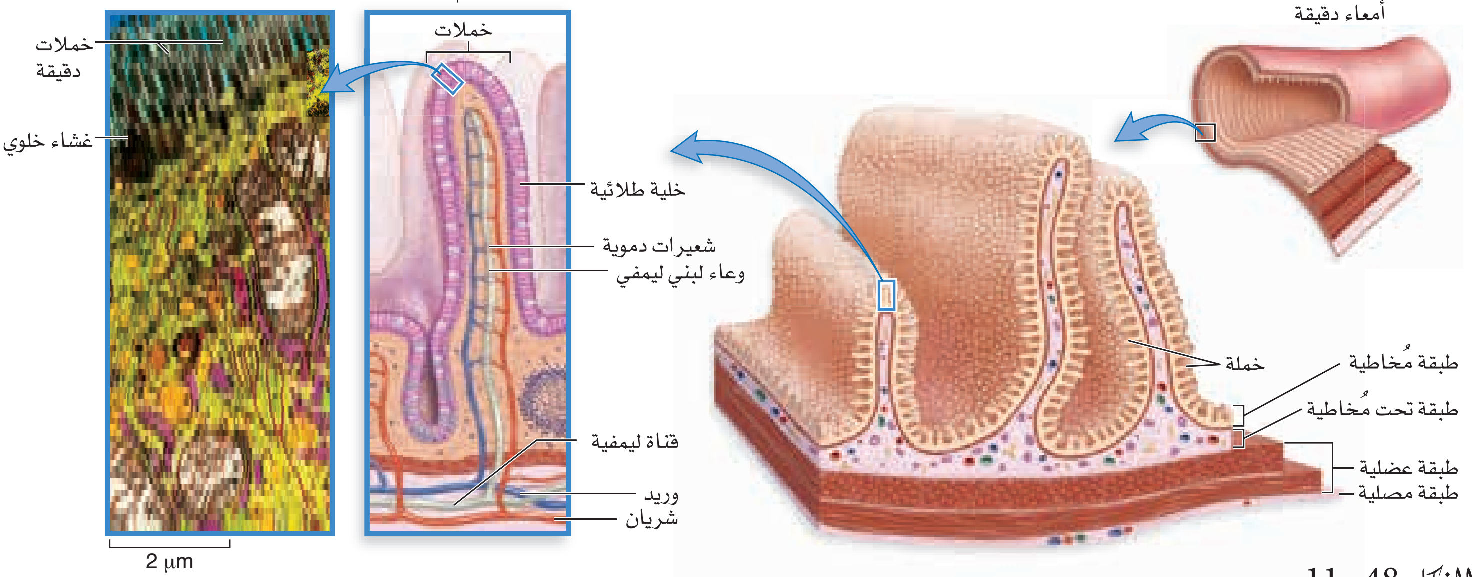
البنكرياس Pancreas (الشكل 48-12)، غدة كبيرة تقع بالقرب من التقاء المعدة والأمعاء الدَّقيقة، حيثُ تُفرز العصارة البنكرياسية في الاثنا عشر عبر القناة البنكرياسية *Pancreatic duct*؛ ولهذا، يُعدّ البنكرياس غدة قنوية خارجية الإفراز. تحتوي هذه العصارة الهاضمة على **أنزيمات التربسين Trypsin والكيموتربسين Chymotrypsin**، التي تقوم بهضم البروتينات؛ وتحتوي على **الأميليز البنكرياسي Pancreatic amylase**، الذي يهضم النَّشا؛ وتحتوي أيضًا **اللايبيز Lipase** (محلل الدهون)، الذي يهضم الدُّهون. تُفرز هذه الأنزيمات عادةً في الاثنا عشر على أشكال غير فعّالة، تُدعى مولدات الأنزيم، وينشطها أنزيم التربسين، الذي يُنشط أولًا باستخدام أنزيمات حافة الفراشة الموجودة في الأمعاء.

تقوم الأنزيمات البنكرياسية بهضم البروتين إلى عديدات ببتيد الصغيرة، وبهضم السُّكريات متعددة التَّسكر إلى سلاسل قصيرة من السُّكر، وبهضم الدُّهون إلى أحماض دهنية حُرَّة وجزيئات أحادية الجليسرول. يكتمل هضم البروتينات والكربوهيدرات بعد ذلك عن طريق أنزيمات حافة الفرشاة في الأمعاء. تحتوي العُصارة البنكرياسية على البيكربونات، التي تقوم بمعادلة العُصارة المعدية الحمضية، وتجعل الكايموس الموجود في الاثنا عشر قاعديًّا بدرجة بسيطة. تُفرز الأنزيمات الهاضمة والبيكربونات من تجمعات من الخلايا الإفرازية تدعى **العُنيبات Acini**.

إضافة إلى أنَّ البنكرياس غدة قنوية تؤدي دورًا في الهضم، فإنه يُعدّ أيضًا غدة صماء، حيثُ يُفرز مجموعة من الهرمونات في الدَّم التي تُنظِّم مُستوى الجلوكوز ومواد غذائية أخرى فيه. تنتُج هذه الهرمونات من **جزر لانجرهانز Islets of langerhans**، وهي تجمُّعات من الخلايا الصَّماء مُوزَّعة على طول البنكرياس. إنَّ أهم هرمونين يُفرزان من البنكرياس هما الأنسولين والجلوكاجون، وقد وصفا في (الفصل الـ 46)؛ وستناقش تأثيراتهما لاحقًا.

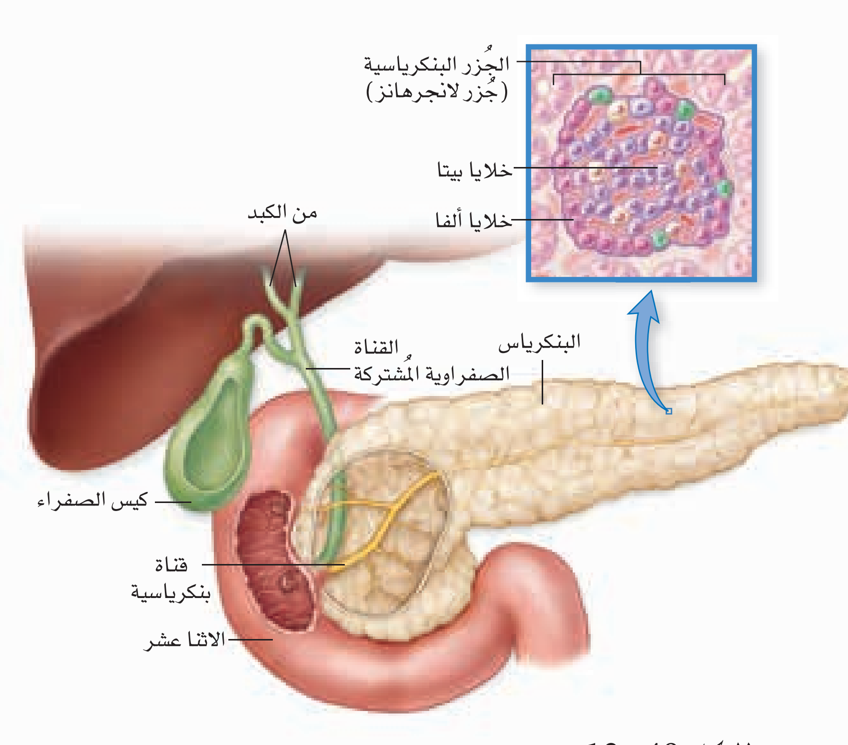
الكبد والمرارة (الحويصلة الصَّفراء)

الكبد Liver من أكبر الأعضاء الدَّاخلية في الجسم (انظر الشكل 48-3). حيث يبلغ وزنه في الإنسان البالغ 1.5 كجم تقريبًا، وحجمه حجم كرة القدم. يُفرز الكبد بشكل رئيس عصارة خاصة تُسمّى العصارة الصفراوية، وهي مزيج مُكوَّن من أصباغ صفراوية وأملاح صفراوية *Bile pigments and bile salts* وتُطرح في الاثنا عشر خلال عملية هضم الغذاء.



الشكل 48-11

الأمعاء الدَّقيقة. تكبيرات مُتتالية تُبيِّن انثناءات الطَّبقة الطلائية مُرصَّعة بالخملات التي تزيد من مساحة السَّطح. تُظهر الصورة المأخوذة بالمجهر الإلكتروني خلية طلائية تمتلك كثيرًا من الخملات الدقيقة.



الشكل 48-12

البنكرياس. تفرغ القناة البنكرياسية والقناة الصفراوية مُحتوياتهما في الاثنا عشر. يُفرز البنكرياس العصارة البنكرياسية إلى القناة البنكرياسية. تُفرز جزر لانجرهانز البنكرياسية الهرمونات في الدَّم؛ تُفرز خلايا ألفا الجلوكاجون، وتُفرز خلايا بيتا الأنسولين. يُفرز الكبد العصارة الصفراوية، التي تتكوَّن من أصباغ الصفراء (نواتج الفضلات من الكبد) وأملاح الصفراء. تؤدي هذه الأملاح دورًا في هضم الدُّهون. تُخزَّن العُصارة الصفراوية في داخل كيس الصفراء لحين استخدامها في الاثنا عشر عند قُدوم الغذاء.

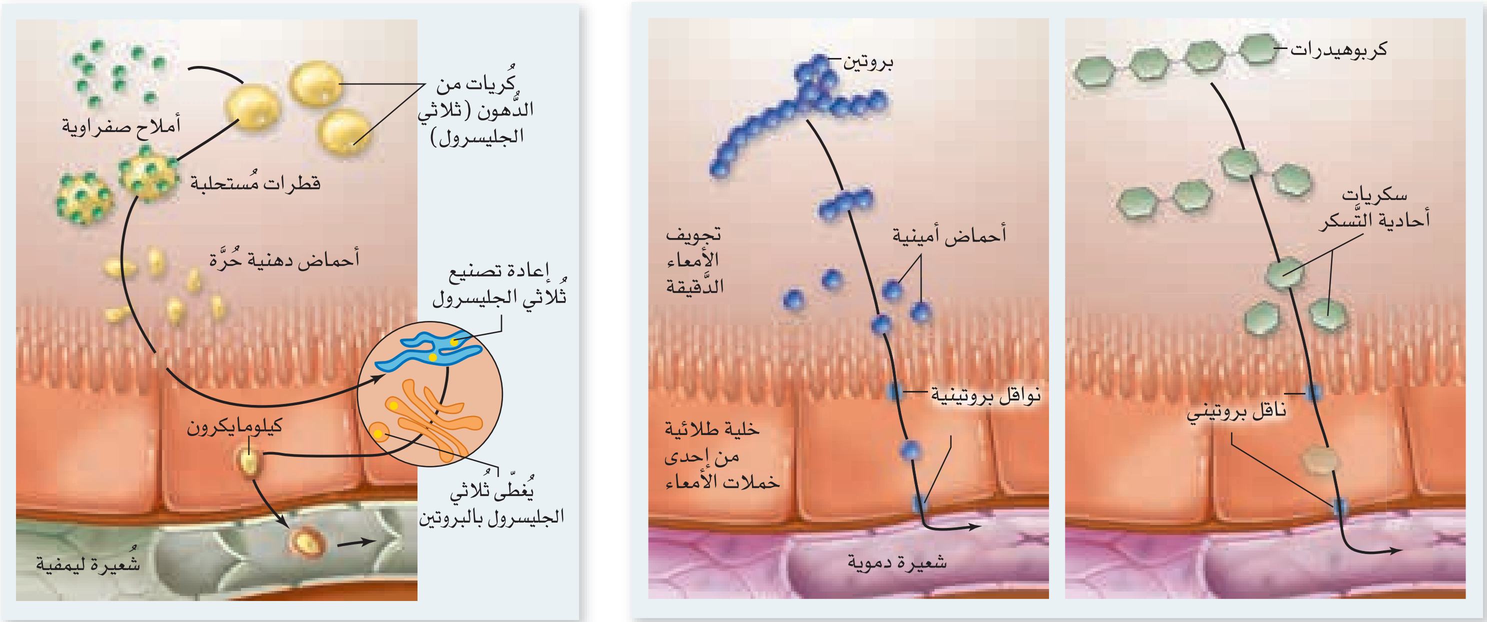
إنَّ الأصباغ الصفراء في العُصارة الصفراوية لا تُشارك في عملية الهضم؛ وتعدّ نواتج فضلات ناتجة عن تحطُّم خلايا الدَّم الحمراء الهرمة في الكبد، ويتخلَّص الجسم من هذه الأصباغ عن طريق البُراز (الغائط). وإذا لم يستطع الكبد التَّخلُّص من هذه الأصباغ بسبب انسداده، فإنَّ هذه الأصباغ تتجمَّع في الدَّم مُسبِّبة اصفرار الأنسجة المعروف باليرقان *Jaundice*.

بالمُقارنة، تؤدي الأملاح الصَّفراوية دورًا مُهمًّا في تحضير الدُّهون للهضم الأنزيمي المُستقبلي. وحيث إنَّ الدهون لا تذوب في الماء، فإنَّها تدخل الأمعاء على شكل كرات داخل كايموس مائي. تقوم الأملاح الصفراوية، التي تستطيع الذَّوبان بشكل جزئي في الدُّهون والماء، بتفكيك هذه الكرات الكبيرة إلى كرات صغيرة. يُنتِج هذا العمل الاستحلابي مساحة سطح أكبر للدُّهون ليعمل عليها أنزيم اللايبيز، فيسمح من ثم بهضم الدُّهون بشكل أسرع.

بعد أن يتم تصنيع العصارة الصفراوية في الكبد، تُخزَّن وتُركَّز في كيس الصفراء (المرارة). يُحدث وصول الغذاء الدُّهني إلى الاثنا عشر رد فعل عصبي وهرموني يُحفِّز كيس الصفراء على الانقباض، مُسبِّبًا خروج عصارة الصفراء إلى الاثنا عشر عبر قناة تُدعى قناة الصفراء المشتركة. (ستناقش في الجزء اللاحق). يترسب الكوليسترول ليُشكِّل ما يُدعى حصى الصفراء في بعض الأشخاص. فإذا استطاعت هذه الحصى إغلاق القناة الصفراوية، فإنَّ انقباضات كيس الصفراء تُسبِّب ألمًا شديدًا، في منطقة الظهر. وفي حالة الانسداد الكامل للقناة، فإنَّ كيس الصفراء يُزال جراحيًّا.

تذهب المواد الغذائية المُمتصة إلى الشُّعيرات الدَّموية أو الشُّعيرات الليمفية

بعد أن يتمَّ تحطيم البروتينات والكربوهيدرات بفعل الأنزيمات تُمتص على شكل أحماض أمينية أو سكريات أحادية التَّسكر، على التوالي. تُنقل هذه المواد عبر الخلايا الطلائية التي تُبطِّن الأمعاء الدَّقيقة عن طريق النَّقل النَّشط والانتشار



أ.

ب.

الشكل 48-13

امتصاص نواتج الهضم. أ. تُنقل السُّكَّريات أحادية التَّسكر والأحماض الأمينية إلى الشُّعيرات الدَّموية. ب. تُنقل الأحماض الدُّهنية والجليسرول الأحادي من تجويف الأمعاء الدَّقيقة إلى داخل الخلايا الطلائية، وهناك تتحوَّل إلى ثلاثي الجليسرول. تُغلَّف هذه الجزيئات بالبروتينات لتُشكِّل ما يُسمَّى كيلومايكرونات تدخل بعد ذلك إلى الشُّعيرات الليمفية.

المُيسَّر (الشكل 48-13أ). ينتقل الجلوكوز عن طريق النَّقل المُشترك مع أيون الصوديوم (النَّقل النَّشط الثانوي). وينتقل الفركتوز، الموجود في مُعظم الفاكهة، عن طريق الانتشار المُيسَّر. وتنتقل الأحماض الأمينية عن طريق النَّقل النَّشط باستخدام نواقل مُتنوعة. بعض هذه النَّواقل تستخدم النَّقل المُشترك مع الصوديوم؛ وبعضها الآخر ينقل الأحماض الأمينية فقط. بعد أن تعبر السُّكريات والأحماض الأمينية الممتصة الخلايا الطلائية عبر الغشاء، تنتقل من خلال السيتوبلازم، وتعبر الغشاء الجانبي القاعدي، ومن ثمَّ إلى الشُّعيرات في الخملات.

ينقُل الدَّم نواتج عملية الهضم من الأمعاء إلى الكبد عن طريق **الوريد الكبدي البابي Hepatic portal vein**. يصل الوريد البابي بين مجموعتين من الشُّعيرات الدَّموية بدلًا من أن يعود إلى القلب. في هذه الحالة، تتصل الأمعاء مع الكبد عن طريق الوريد البابي. ولهذا، فإنَّ الكبد يستقبل الدَّم المُحمَّل بالمواد الغذائية القادمة من الأمعاء. وبسبب وجود الوريد الكبدي البابي، يعدّ الكبد أول عضو يستقبل نواتج الهضم باستثناء الدُّهون.

يتمُّ امتصاص نواتج هضم الدُّهون بطريقة مُختلفة (الشكل 48-13 ب). تتحلَّل الدُّهون (ثلاثيات الجليسرول) إلى أحماض دهنية وجزيئات أحادية الجليسرول عن طريق الهضم. هذه الأحماض الدُّهنية وأحادية الجليسرول كلها جزيئات غير مُستقطبة، ومن ثم، فهي قادرة على المرور من خلال أغشية الخلايا الطلائية عن طريق الانتشار. لكنها تتجمع من جديد بعد أن تدخل الخلايا لتُكوّن ثلاثي الجليسرول. يتَّحد ثلاثي الجليسرول مع بروتينات أخرى ليُشكِّل ما يُدعى **الكيلومايكرونات Chylomicrons**، التي تمتلك حجمًا كبيرًا لا يُسمح لها بالمرور إلى الشُّعيرات الدَّموية في الأمعاء. وبدلًا من أن تدخل هذه الجزيئات الكبيرة الدَّورة الكبدية البابية، فإنَّها تُمتص من قبل الشُّعيرات الليمفية (الفصل المقبل)، التي تطرح بدورها مُحتوياتها إلى الدَّم عن طريق الأوردة القريبة من العنق. تستطيع الكيلومايكرونات أن تجعل من بلازما الدَّم ذات طبيعة عكرة إذا تمَّ سحب الدَّم مُباشرة بعد وجبة غنية بالمواد الدُّهنية.

تُقدَّر كمية السَّوائل التي تمرُّ من خلال الأمعاء الدَّقيقة في اليوم الواحد 9 لترات تقريبًا. وعلى الرَّغم من ذلك، فإن مُعظم هذه السوائل يتمُّ امتصاصها، ولا تخرج مع البُراز؛ إذ يتمُّ امتصاص 8.5 لترات تقريبًا في الأمعاء الدَّقيقة، وما يقارب 350 مللترًا إضافية في الأمعاء الغليظة. يُغادر الجسم فقط 50 جرامًا من المواد الصلبة تقريبًا و100 مللتر من السوائل على شكل بُراز. وتصل نسبة كفاءة امتصاص السوائل في القناة الهضمية للإنسان إلى 99% تقريبًا، وهي تعدّ كبيرة جدًا.

يحدث الهضم بشكل أولي في الاثنا عشر بمُساعدة إفرازات البنكرياس والكبد. تُوفِّر الأمعاء الدَّقيقة مساحة سطحية كبيرة لعملية الامتصاص. يتمُّ امتصاص الجلوكوز والأحماض الأمينية عن طريق النَّقل النَّشط والمُيسَّر. بعد أن يتمَّ امتصاص هذة الجزيئات تدخل إلى مجرى الدَّم عن طريق الوريد الكبدي البابي، وتذهب مُباشرة إلى الكبد. يتمُّ امتصاص الدُّهون مُباشرة من خلال خلايا مُبطِّنة للأمعاء عن طريق الانتشار البسيط، ثُمَّ تدخل هذه الدُّهون إلى الجهاز الليمفي على شكل كيلومايكرونات.

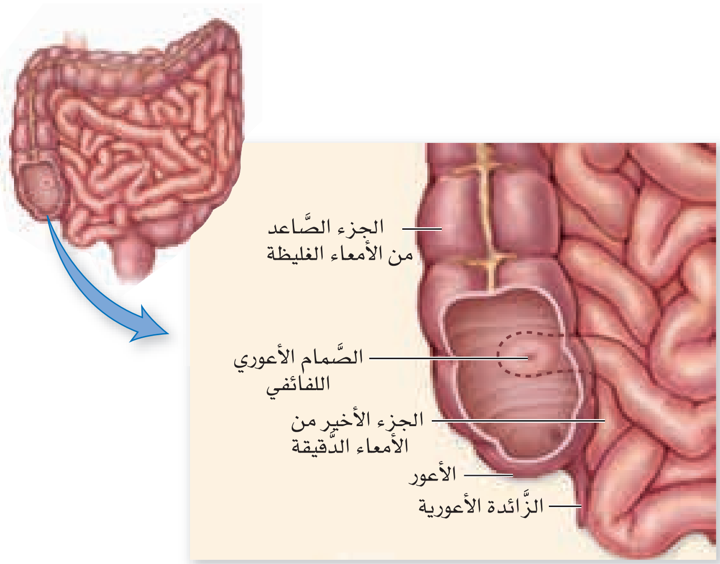
5-48 الأمعاء الغليظة: التَّخلُّص من الفضلات

الأمعاء الغليظة Large intestine، أو القولون **Colon**، أقصر بكثير من الأمعاء الدَّقيقة، وتُشكِّل الجُزء الأخير من القناة الهضمية (آخر متر من القناة الهضمية)؛ وتُدعى "بالغليظة" نسبة إلى قطرها. تطرح الأمعاء الدَّقيقة مُحتوياتها مُباشرة في الأمعاء الغليظة عند نقطة التقائهما، حيث توجد هناك تراكيب ليس لها أي وظيفة، وهي **الأعور Cecum** و**الزَّائدة الدُّودية Appendix**، (الشكل 48-14). لا يحدث الهضم في الأمعاء الغليظة، ويتمُّ امتصاص 4% فقط من السَّوائل هنا.

لا تلتف الأمعاء الغليظة مثل الأمعاء الدَّقيقة، ولا تمتلك سطوحها الدَّاخلية خملات. لذلك، فإنَّ الأمعاء الغليظة تمتلك مساحة سطحية أقل من ثُلث التي تمتلكها الأمعاء الدَّقيقة. إنَّ أهمَّ وظائف الأمعاء الغليظة امتصاصُ الماء، وما تبقَّى من الأملاح، ونواتج الأيض في البكتيريا (فيتامين ك). تُحضِّر الأمعاء الغليظة الفضلات ليتم إخراجها من الجسم.

كثير من البكتيريا تعيش، وتتكاثر في الأمعاء الغليظة، والزَّائد منها يدخل في تركيب المواد المطروحة التي تُدعى البُراز *Feces*. يُنتج التَّخمُّر البكتيري للفضلات غازات داخل القولون بمُعدَّل 500 مل لكل يوم. ويزداد هذا المُعدَّل بشكل كبير بعد تناول الفاصولياء وأنواع أخرى من الخضروات حيث إنَّ مرور مواد نباتية غير مهضومة (ألياف) في الأمعاء الغليظة يُوفِّر مواد تستخدمها البكتيريا لعملية التَّخمُّر.

يُعتقد أن الأمعاء الغليظة (القولون) في الإنسان قد تطورت لمُعالجة الغذاء الذي يحتوي على نسبة عالية من الألياف. تعدّ الأطعمة قليلة الألياف، والمُنتشرة بشكل كبير في الولايات المُتحدة والدُّول المُتقدمة، سببًا في تقليل مرور الغذاء خلال



الشَّكل 48-14

التقاء الأمعاء الدَّقيقة والغليظة في الإنسان. تبدأ الأمعاء الغليظة بالأعور، وهو صغير الحجم في الإنسان مُقارنة مع الثدييات الأخرى. يمتد من الأعور تركيب يُدعى الزَّائدة الأعورية.

الأمعاء الغليظة. ويُعتقد أن الأطعمة قليلة الألياف تُساعد على زيادة مُستوى سرطانات الأمعاء الغليظة (سرطان القولون) في الولايات المُتحدة، الذي يعدّ من أكثر السَّرطانات انتشارًا في العالم.

يمرُّ البُراز، مدفوعًا بانقباضات الحركة الدُّودية من الأمعاء الغليظة، إلى أنبوب قصير يُسمّى المُستقيم. يخرج البُراز من المُستقيم إلى خارج الجسم عن طريق فتحة الشَّرج . يتحكَّم صمّامان في مرور البراز خلال فتحة الشَّرج: الأول يتكوَّن من عضلات ملساء، ويفتح بطريقة غير إرادية استجابة للضَّغط في المُستقيم والثَّاني مُكوَّن من عضلات مُخطَّطة، ويُمكن التَّحكم فيه عن طريق الدِّماغ بشكل إرادي، ومن ثم يسمح بتأخير عملية التَّبرُّز في الإنسان الواعي.

في مُعظم الفقريات، يشترك الجهازان التَّناسلي والبولي مع القناة الهضمية في تجويف يُدعى المذرق. في بعض الزَّواحف والطُّيور، يتمُّ امتصاص الماء من البُراز أو البول في هذا المذرق قبل أن يتم إخراجهما إلى خارج الجسم. الاستثناء لذلك، هو مُعظم الثدييات التي لا تمتلك مذرقًا، إذ يقوم الجهازان البولي والتَّناسلي بطرح مُحتوياتهما بشكل مُنفصل عن الجهاز الهضمي إلى خارج الجسم.

تقوم الأمعاء الغليظة بتركيز الفضلات قبل إخراجها عن طريق امتصاص الماء منها. يتمُّ امتصاص بعض الفيتامينات وفيتامين (ك) في الأمعاء الغليظة.

6-48 الاختلافات في الجهاز الهضمي للفقريات

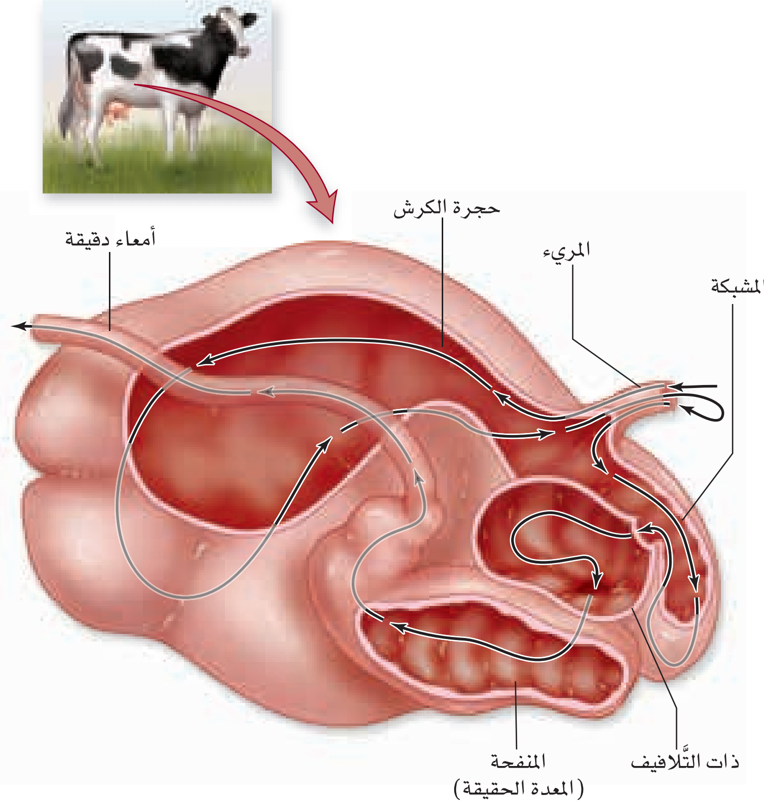
تفتقر الحيوانات إلى الأنزيمات اللازمة لهضم السليلوز، ولكن القناة الهضمية في بعض الحيوانات تحتوي بكتيريا وأوليات قادرة على تحويل السليلوز إلى مواد يُمكن امتصاصها. وعلى الرَّغم من أنَّ الهضم باستخدام مخلوقات دقيقة معدية معوية يؤدي دورًا صغيرًا نسبيًّا في تغذية الإنسان، فإن هذه المخلوقات ذات أهمية بالغة في تغذية أنواع أخرى من الحيوانات بما في ذلك الحشرات، مثل النمل الأبيض والصراصير، ومجموعات قليلة من الثدييات آكلة الأعشاب. إنَّ العلاقة بين هذه المخلوقات الدَّقيقة والحيوانات العائلة لها هي علاقة تبادل للمنفعة، وتُشكل مثالًا مناسبًا على التَّعايش (انظر الفصل الـ 56).

المُجترات تُعيد مضغ الغذاء المجترّ

تمتلك المُجترات معدة ذات أربع حجرات (الشكل 48-15). أول ثلاثة أجزاء تضمُّ المُشبَّكة، والكرش، وذات التَّلافيف. ويلي هذه الحجرات المعدة الحقيقية، أو المنفحة.

الكرش، الذي يتَّسع إلى خمسين جالونًا تقريبًا، يعمل بوصفه وعاء تخمير، حيثُ تقوم البكتيريا والأوليات بتحويل السليلوز وجزيئات أُخرى إلى أنواع مُتعدِّدة من المُركبات البسيطة. إنَّ موقع الكرش في بداية المعدة الرُّباعية ذو أهمية كبيرة، حيثُ يسمح للحيوانات بإعادة مضغ مُحتويات الكرش، ويُسمى هذا النَّشاط الاجترار *Rumination*، أو "مضغ قطع الغذاء الرَّاجعة من المعدة". يُحطِّم الاجترار الألياف الصلبة في الغذاء إلى جزيئات صغيرة، ومن ثم يزيد من مساحة السَّطح الذي تعمل عليه المخلوقات الدَّقيقة.

بعد مضغ المُضغة الغذائية للمرة الثانية، يتمُّ ابتلاعها لتعمل عليها البكتيريا مرة أخرى في الكرش. بعد ذلك، تذهب المُضغة إلى ذات التَّلافيف، ومن ثمَّ إلى المنفحة، وهناك تختلط بالعُصارة الهاضمة. تقود هذه العملية إلى هضم ذي كفاءة أكبر للسليلوز في المُجترات مُقارنة مع المخلوقات آكلة الأعشاب الأخرى مثل الخيول، التي تفتقر إلى الكرش.



الشكل 48-15

المعدة ذات الأربع حجرات في المُجترات. تدخل الحشائش والنباتات الأخرى التي تتناولها الحيوانات المُجترة إلى حجرة الكرش، حيث يحدث لها هضم جُزئي. يمتلك هذا الجزء البكتيريا القادرة على تحطيم السليلوز الموجود في الجدار الخلوي للخلايا النباتية. قبل أن ينتقل الغذاء إلى الحُجرة المقبلة، المشَبَّكة، يعود إلى الفم ليُمضغ من جديد. بعد ذلك، ينتقل الغذاء إلى الحُجرتين الخلفيتين: ذات التَّلافيف والمنفحة. تقوم المنفحة بإفراز العُصارة المعدية فقط كما هو الحال في معدة الإنسان.

تمتلك آكلات الأعشاب الأخرى إستراتيجية بديلة للهضم

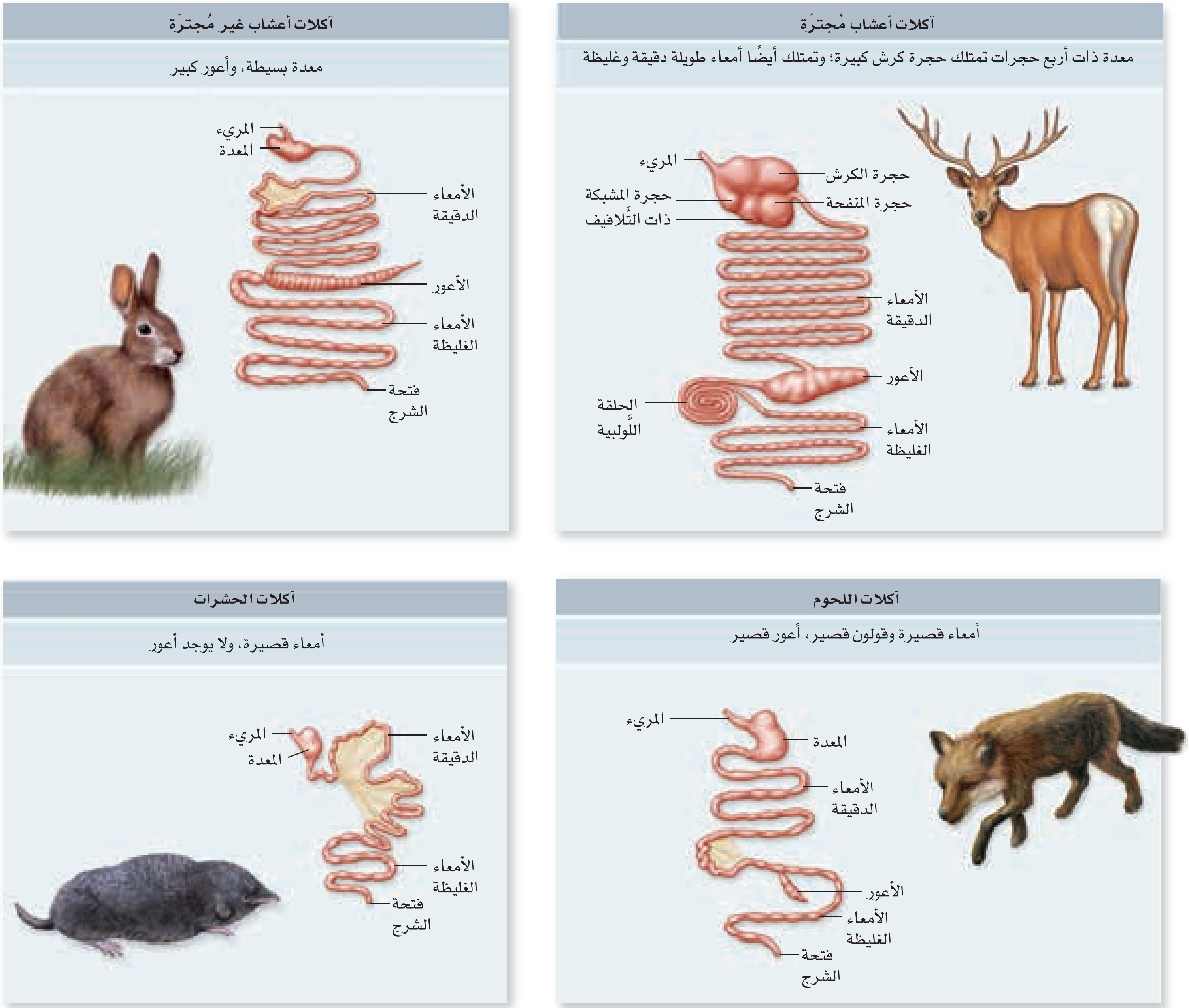
في بعض الحيوانات، مثل: القوارض، والخيول، والغزلان، والأرنبيات (الأرانب والأرانب البرية)، يتمُّ هضم السليلوز عن طريق مخلوقات دقيقة تُوجد في الأعور؛ إذ تمتلك هذه المخلوقات أعور كبيرًا (الشكل 48-16). وحيثُ إنَّ الأعور يقع خلف المعدة، فإنَّ إعادة محتوياته إلى الفم وإعادة مضغها أمر مُستحيل.

لقد طوَّرت القوارض والأرنبيات طريقة أخرى للاستفادة من المواد الغذائية في السليلوز التي تصل إلى درجة كفاءة مُشابهة لما تقوم به المُجترات، حيثُ تعمل هذه المخلوقات على أكل روثها (بُرازها)، وتُدعى هذه المخلوقات **آكلة الروث Coprophagy** ولهذا، فهي تُمرِّر الغذاء مرة أخرى من خلال القناة الهضمية. إنَّ مرور الغذاء مرة أخرى من خلال القناة الهضمية يسمح للحيوانات بامتصاص المواد الغذائية التي نتجت بفعل عمل المخلوقات الدَّقيقة في الأعور. هذه الحيوانات لا تبقى بصحة جيدة إذا مُنعت من تناول برازها (روثها).

الحيوانات الأخرى التي لا تتغذى على أطعمة تحتوي على السليلوز، مثل آكلات الحشرات واللحوم، لا تمتلك الأعور، وإذا امتلكته، فإنه يكون مُختزلًا بشكل كبير.

هضم الشَّمع

السليلوز ليس النَّاتج النَّباتي الوحيد الذي تستخدمه الفقريات بوصفه غذاء، بفضل المخلوقات الحية الدَّقيقة، إذ يمكن هضم الشَّمع، وهو مادة غير قابلة للهضم لدى مُعظم الحيوانات التي تعيش على اليابسة، بفعل بعض أنواع البكتيريا التَّعايُشية التي تعيش في أمعاء بعض الطيور، مثل دليل العسل الإفريقي، *Prodotiscus insignis*، الذي يتغذّى على الشمع الموجود في خلايا النَّحل.



الشكل 48–16

الأجهزة الهضمية للثدييات المُختلفة تعكس طبيعة غذائها. آكلات الأعشاب، مثل الأرانب والغزلان، تحتاج إلى قناة هضمية طويلة مع أجزاء مُتخصِّصة لتحطيم النَّباتات. الأطعمة البروتينية سهلة الهضم مُقارنة مع النَّباتات؛ ولهذا، فإنَّ آكلات الحشرات واللحوم من الثدييات، مثل الخُلد والثعالب على التَّوالي، تمتلك قناة هضمية قصيرة مع جيوب مُتخصِّصة قليلة.

في السلسلة الغذائية البحرية، يُعدّ الشمع من أهم مكونات مجدافية الأرجل (وهي قشريات توجد في العوالق)، وتُبدي بعض الأسماك البحرية والطيور قُدرة على هضم الشَّمع الموجود في هذه القشريات بمُساعدة البكتيريا التَّعايُشية.

فيتامين ك

مثال آخر على استخدام بكتيريا الأمعاء في عمليات أيض الحيوان المُعيل لهذه البكتيريا هو عملية تصنيع فيتامين ك. تعتمد الثدييات جميعها على هذه البكتيريا لتصنيع هذا الفيتامين اللازم لعملية تجلط الدَّم. وتعتمد الطُّيور التي لا تمتلك هذه البكتيريا على الغذاء بوصفه مصدرًا لهذا الفيتامين.

في الإنسان، تُقلِّل كثرة استخدام المُضادات الحيوية من عدد هذه البكتيريا في الأمعاء، وفي هذه الظروف، يجب تناول هذا الفيتامين بوصفه مضافًا غذائيًّا. إنَّ إعادة هذه البكتيريا إلى الجهاز الهضمي قد يُساعد على التَّوقف عن تناول هذا الفيتامين.

مُعظم القيمة الغذائية في النباتات مُرتبطة بالسليلوز، ولهذا فإنَّ الجهاز الهضمي لعدد من الحيوانات يستضيف مُستعمرات من المخلوقات الدَّقيقة الهاضمة للسليلوز. تقوم المخلوقات الدَّقيقة الموجودة في الأمعاء بإنتاج جُزيئات مثل فيتامين (ك) الذي يُعدّ ضروريًّا للعائل الفقري الذي يستضيف هذه المخلوقات الدَّقيقة.

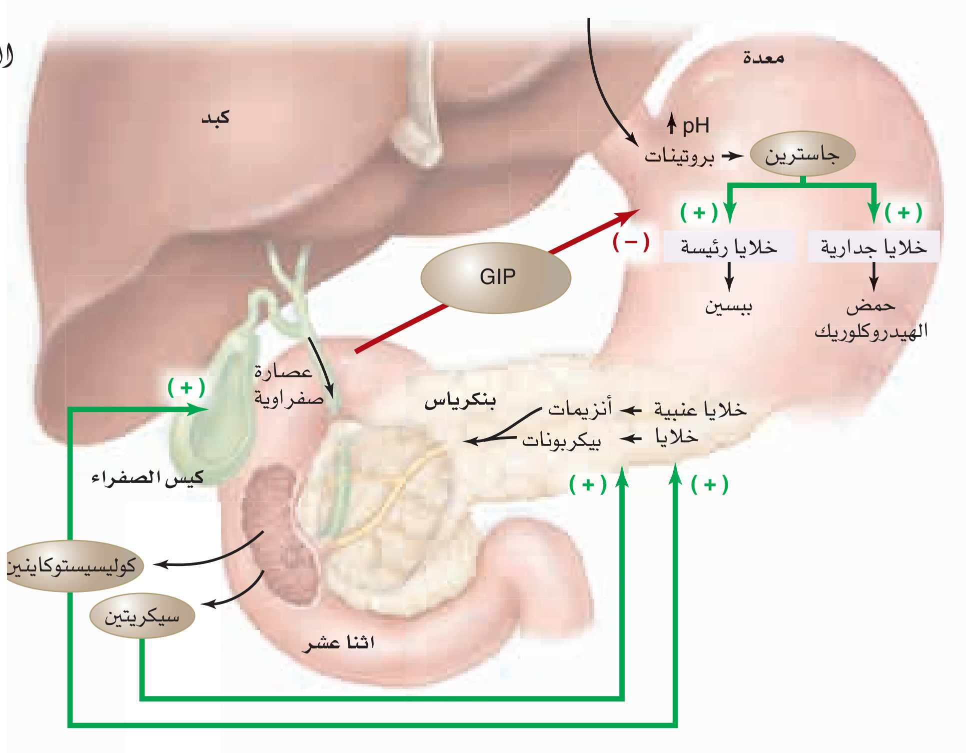
7-48 التَّنظيم العصبي والهرموني للجهاز الهضمي

تُنظَّم أنشطة القناة المعدية المعوية عن طريق الجهاز العصبي وجهاز الغدد الصماء. فمثلًا، يقوم الجهاز العصبي بتحفيز الإفرازات اللعابية والهضمية استجابة لرؤية الأطعمة وشمها، وتناولها. وعندما يصل الغذاء إلى المعدة، تُحفِّز البروتينات الموجودة في الغذاء إفراز الهرمون المعوي **جاسترين Gastrin** الذي يُنبِّه بدوره إفراز مولد الببسين وحمض الهيدروكلوريك من الغُدد المعدية (الشكل 48–17). يقوم حمض الهيدروكلوريك بزيادة درجة أحماضة العصارة الهاضمة التي تعمل على تثبيط إفراز المزيد من جاسترين بآلية حلقة التَّغذية الرَّاجعة السالبة. بهذه الطريقة، يبقى إفراز الحمض المعوي تحت سيطرة مُحكمة.

يُؤدي دخول الكايموس من المعدة إلى الاثنا عشر إلى تثبيط انقباضات المعدة، ومن ثم لا يمر كايموس إضافي إلى الاثنا عشر إلى أن تتم مُعالجة الكايموس الذي دخل. يتمُّ هذا التَّثبيط عن طريق رد فعل عصبي، وعن طريق الهرمونات التي يُفرزها الاثنا عشر إلى الدَّم. تُدعى هذه الهرمونات مُجتمعة **إنتروجاسترون** (المعدي المعوي) **Enterogastrons**.

تضُم هذه الهرمونات **كوليسيستوكاينين (CCK) Cholecystokinin** وسكرتين **Secretin**، **والببتيد المُثبِّط المعدي Gastric inhibitory peptide (GIP)**. يُعدّ الكايموس المُحتوي على نسبة دهون عالية مُحفِّزًا قويًّا لإفراز كوليسيستوكاينين والببتيد المُثبِّط المعدي، في حين تؤثر زيادة أحماضة الكايموس في إفراز سكرتين. تعمل هذه الهرمونات الثلاثة على تقليل حركة المعدة وإفراز العُصارة المعدية؛ ولهذا فإنَّ الوجبات الدُّهنية عادةً ما تبقى في المعدة فترات أطول مُقارنة مع الوجبات التي لا تحتوي على دهون.

إضافة إلى تثبيط المعدة، يمتلك هرمونا كوليسيستوكاينين وسكرتين وظائف تنظيمية مُهمة في عملية الهضم، حيث يُحفِّز هرمون كوليسيستوكاينين الإفرازات البنكرياسية المُحتوية على الأنزيمات الهاضمة، ويُحفِّز أيضًا كيس الصفراء. يحقن انقباض كيس الصفراء المزيد من الصفراء في الاثنا عشر، فتعمل بدورها على زيادة استحلاب الدُّهون، ومن ثم تزيد من فعالية هضم الدُّهون. يقوم هرمون



الشكل 48–17

الهرمونات المُتحكِّمة في القناة المعدية المعوية. يُحفِّز الجاسترين، المُفرز من الطَّبقة المُخاطية في المعدة إفراز حمض الهيدروكلوريك ومولد الببسين (الذي يتحوَّل إلى ببسين). يُفرز الاثنا عشر ثلاثة هرمونات: كوليسيستوكاينين؛ الذي يُحفِّز انقباض كيس الصفراء وإفراز الأنزيمات البنكرياسية، وسيكريتين؛ الذي يُحفِّز إفراز البيكربونات من البنكرياس، والببتيد المُثبِّط المعدي؛ الذي يُثبِّط طرح مُحتويات المعدة إلى الاثنا عشر.

سكرتين بتنبيه البنكرياس لإفراز البيكربونات، التي تعمل على مُقاومة أحماضة الكايموس. ويتميَّز هذا الهرمون بكونه أول هرمون تمَّ اكتشافه. ويُلخِّص (الجدول 48-1) عمل الأنزيمات والهرمونات الهاضمة.

إنَّ ردود الأفعال العصبية والهرمونية تُنظِّم نشاط الجهاز الهضمي. تُنظَّم إفرازات المعدة عن طريق الغذاء وهرمون جاسترين. يعمل إنتيروجاسترون المُفرز من الاثنا عشر على تثبيط الهضم المعدي وتحفيز الهضم في الاثنا عشر.

الجدول 48-1 هرمونات وأنزيمات الهضم

الهرمونات

الهرمون	الصنف	المصدر	المُحفِّز	الوظيفة	ملاحظات
الجاسترين	عديد الببتيد	الجزء البوابي من المعدة	دخول الغذاء للمعدة	يُحفِّز إفراز حمض الهيدروكلوريك ومولد البيسين من المعدة.	يعمل على العضو المُفرز له.
الكوليسيستوكاينين (CcK)	عديد الببتيد	الاثنا عشر	الكايموس الدُّهني في الاثنا عشر.	يُحفِّز انقباض كيس الصفراء وإفراز الأنزيمات الهاضمة من البنكرياس.	يُشبه من النَّاحية التَّركيبية الجاسترين.
الببتيد المُثبِّط المعدي (GIP)	عديد الببتيد	الاثنا عشر	الكايموس الدُّهني في الاثنا عشر.	يمنع طرح مُحتويات المعدة في الاثنا عشر.	يُحفِّز إفراز الأنسولين أيضًا.
السيكرتين	عديد الببتيد	الاثنا عشر	الكايموس الحمضي في الاثنا عشر.	يُحفِّز إفراز البيكربونات من البنكرياس.	أول هرمون تمَّ اكتشافه (1902)

الأنزيمات

الموقع	الأنزيم	المادة التي يعمل عليها	نواتج الهضم
الغدة اللعابية	الأميليز	النشا، الجلايكوجين	سكريات ثنائية التَّسكر.
المعدة	البيسين	البروتينات	ببتيدات قصيرة
البنكرياس	اللايبيز (مُحلِّل الدُّهون)	الدُّهون ثلاثية الجليسرول	أحماض دهنية، جليسرول أحادي
	تريبسين، كيموتربسين	البروتينات	ببتيدات قصيرة
	DNAse (مُحلِّل DNA)	DNA (الحمض النووي الرَّايبوزي منقوص الأكسجين)	نيوكليوتيدات
	RNase (مُحلِّل RNA)	RNA (الحمض النووي الرَّايبوزي)	نيوكليوتيدات
الأمعاء الدَّقيقة (الحافة الفرشاة)	ببتيديز (مُحلِّلات الببتيد)	ببتيدات قصيرة	أحماض أمينية
	نيوكلييز (محللات الأحماض النووية)	DNA و RNA	سكر، القواعد النتروجينية للأحماض النَّووية.
	لاكتيز، مالتيز، سكريز	السكريات ثنائية التَّسكر	سكريات أحادية التَّسكر

8-48 وظائف الأعضاء المُساعدة (الغدد الملحقة)

يؤدي كل من الكبد والبنكرياس أدوارًا مهمة أخرى غير إنتاج الأنزيمات الهاضمة. ويُعدّ الكبد من أهم الأعضاء التي تؤدي دورًا في تحطيم المواد السّامة. كذلك يقوم البنكرياس بإفراز هرمونات تُنظِّم مستوى الجلوكوز في الدَّم عن طريق تأثيره جُزئيًّا في خلايا الكبد.

يُعدِّل الكبد بعض المواد الكيميائية للحفاظ على الاتزان الدَّاخلي

حيث إنَّ المواد الغذائية تنتقل من المعدة والأمعاء مُباشرة إلى الكبد عن طريق الوريد الكبدي البابي، فإن الكبد يُعدّ في موقع جيد ليقوم بتعديل المواد المُمتصة من القناة الهضمية قبل انتقالها إلى أنحاء الجسم المُختلفة. فمثلًا، الكحول والأدوية المُتناولة تذهب إلى الكبد وتُعالج هناك؛ وهذا هو أحد العوامل التي تُسبِّب تلفًا للكبد نتيجة الإدمان على الكحول والأدوية.

يعمل الكبد أيضًا على إزالة السُّموم، والمُبيدات، والمواد المُسرطنة، وسموم أخرى، عن طريق تحويلها إلى مواد أقل سمية. من أهم الأمثلة على ذلك، تحويل الكبد مادة الأمونيا السَّامة التي تُنتجها البكتيريا الموجودة في الأمعاء إلى بولينا، حيث يستطيع الجسم احتواء البولينا بشكل آمن وحملها في الدَّم بتراكيز مُرتفعة.

بشكل مُشابه، يعمل الكبد على تنظيم عدد من المواد التي يُنتجها الجسم. فمثلًا، يتمُّ تحويل الهرمونات الستيرويدية، إلى مواد أقل فاعلية وأكثر ذائبية في الماء عن طريق الكبد. يتمُّ دمج هذه المواد بعد ذلك مع عُصارة الصفراء، ويتمُّ التَّخلُّص منها عن طريق البُراز، أو تُنقل عن طريق الدَّم إلى الكليتين، ويتمُّ التَّخلُّص منها عن طريق البول.

يُنتج الكبد أيضًا مُعظم بروتينات بلازما الدَّم. ويُعدّ مجموع تركيز بروتينات بلازما الدَّم مهمًّا، حيث إنه يُحافظ على التَّوازن الأسموزي ضمن مدى مُعيَّن بين الدَّم والسائل بين الخلوي. فإذا انخفض تركيز بروتينات بلازما الدَّم بشكل كبير، كما يحدث عند الإصابة بمرض تشمُّع الكبد، فإنَّ السَّوائل تتجمَّع في الأنسجة، مُسبِّبة ما يُدعى الاستسقاء *Edema*.

المُحافظة على تركيز جلوكوز الدَّم بفعل الأنسولين والجلوكاجون

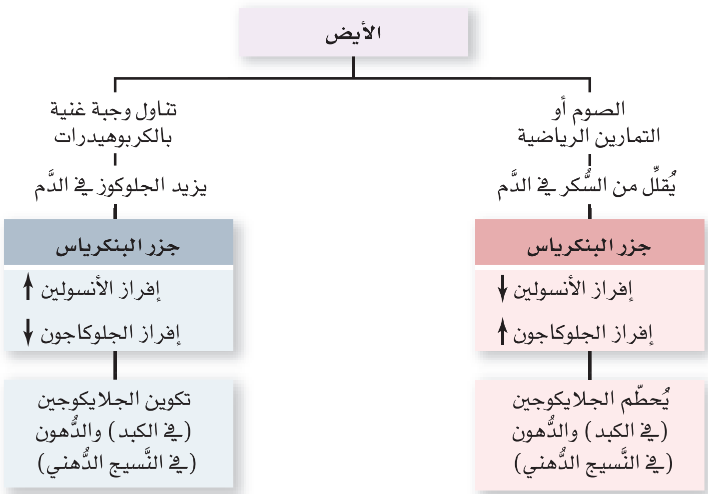
تحصل العصبونات في الدِّماغ على طاقتها من تحطيم الجلوكوز القادم من بلازما الدَّم، بعملية التَّنفس الهوائي. ولهذا، من المُهم جدًا عدم انخفاض تركيز الجلوكوز كثيرًا في الدَّم، كما يحدث خلال عملية الصوم، أو إجراء التَّمارين الرِّياضية مدة

طويلة. وإن من المُهم أيضًا عدم ارتفاع تركيز الجلوكوز في الدَّم إلى مُستويات عالية، كما يحدث عند الأشخاص المُصابين بمرض السُّكري عند عدم تناولهم العلاج، حيث يُسبِّب ارتفاع السُّكر في الدَّم إلى مستويات عالية تلفًا للأنسجة.

بعد تناول وجبة غنية بالكربوهيدرات، يقوم الكبد والعضلات الهيكلية بإزالة مُعظم الجلوكوز الزَّائد من الدَّم وخزنه على شكل **جلايكوجين Glycogen**. تُحفَّز هذه العملية عن طريق هرمون الأنسولين، الذي يُفرز من خلايا بيتا في جزر لانجرهانز البنكرياسية (الشكل 48-18).

عندما يقلّ تركيز الجلوكوز في الدَّم، كما هو الحال بين الوجبات، أو خلال الصوم، أو في أثناء التَّمارين الرِّياضية، يقوم الكبد بإطلاق الجلوكوز إلى الدَّم. يتم الحصول على هذا الجلوكوز من تحطيم الجلايكوجين المُخزون في الكبد إلى جلوكوز -6- فوسفات، وتُسمَّى هذه العملية **تحلُّل الجلايكوجين Glycogenolysis**. يقوم الكبد بعد ذلك بإزالة مجموعة الفوسفات مُطلقًا جزيء الجلوكوز الحر في الدَّم. تفتقر العضلات الهيكلية إلى الأنزيم الذي نحتاج إليه لإزالة مجموعة الفوسفات هذه، ومع أنَّ العضلات تُعدّ مخازن للجلايكوجين، إلا أنَّها غير قادرة على إطلاق الجلوكوز إلى الدَّم. على الرَّغم من ذلك، تستطيع الخلايا العضلية استخدام هذا الجلوكوز مُباشرة في عملية إنتاج الطاقة، حيث إنَّ الجلوكوز6-- فوسفات هو ناتج أول تفاعل في عملية تحلُّل الجلوكوز. إنَّ تحطُّم الجلايكوجين الموجود في الكبد يتمُّ تحفيزه عن طريق هرمون آخر، هو الجلوكاجون، الذي يفرز من خلايا ألفا التَّابعة لجزر لانجرهانز في البنكرياس (انظر الشكل 48-18).

إذا استمرت عملية الصوم أو إجراء التَّمارين الرِّياضية، يبدأ الكبد بتحويل جزيئات أخرى، مثل الأحماض الأمينية وحمض اللبن، إلى جلوكوز. تُدعى هذه العملية **تكوين** (تخليق) **الجلوكوز Gluconeogenesis**. نحصل على الأحماض الأمينية المُستخدمة في هذه العملية من البروتينات الموجودة في العضلة، وهذا يُفسِّر حدوث ضمور العضلات أو ضعفها في أثناء الصوم مددًا طويلة.



الشكل 48-18

عمل الأنسولين والجلوكاجون. بعد تناول الوجبة، تُحفِّز زيادة إفراز الأنسولين من خلايا بيتا في جُزر البنكرياس تكوين الجلايكوجين والدُّهون. في أثناء الصوم أو أداء التَّمارين الرِّياضية، تُحفِّز زيادة إفراز الجلوكاجون من خلايا ألفا في جزر البنكرياس، وانخفاض إفراز الأنسولين تحطُّم الجلايكوجين والدُّهون (من خلال تفاعلات التَّحلُّل المائي).

يُعدّ الكبد مسؤولًا عن تعديل الجزيئات الكيميائية، مثل السُّموم والهرمونات الستيرويدية. يتمُّ تنظيم تركيز الجلوكوز في الدَّم عن طريق هرمونات البنكرياس، والكبد. يُحفِّز الأنسولين تكوين الجلايكوجين والدُّهون في الكبد. ويُحفِّز الجلوكاجون تحطُّم الجلايكوجين في الكبد، الذي يُطلق بدوره الجلوكوز إلى الدَّم.

9-48 طاقة الغذاء، وإنفاق الطاقة، والمواد الغذائية الضَّرورية

يُستخدم الغذاء المهضوم لأداء وظيفتين أساسيتين، هما: تزويد الجسم بمصدر طاقة، وكذلك تزويده بالمواد الأولية التي لا يستطيع الجسم تصنيعها وحده.

حتى الحيوانات التي لا تقوم بأي نشاط تحتاج إلى طاقة لتدعم عمليات الأيض بها؛ إنَّ أقل مُعدَّل للطَّاقة يتمُّ استهلاكه في هذه الظُّروف يُسمّى **مُعدَّل الأيض القاعدي (BMR) Basal metabolic rate**. هذا المعدل ثابت للفرد تقريبًا، ويعتمد بشكل أساسي على العمر، والجنس، وحجم الجسم.

الإجهاد يزيد من مُعدَّل الأيض

إنَّ الإجهاد البدني يزيد من مُعدَّل الأيض فوق المُستوى القاعدي. ولهذا، فإنَّ كمية الطَّاقة التي يستهلكها الجسم في اليوم الواحد لا تُحدَّد فقط بمعدل الأيض القاعدي، ولكن أيضًا بمستوى النَّشاط البدني. فإذا تمَّ تناول كمية من الطَّاقة أكثر مما تستهلكه في اليوم، فإنَّ الطَّاقة الزَّائدة ستُخزَّن على شكل جلايكوجين ودهون. وحيث إنَّ كمية تخزين الجلايكوجين مُحدَّدة، فإنَّ الزِّيادة في الطاقة المأخوذة ستُسبِّب تراكم الدُّهون.

إنَّ كمية الطَّاقة الموجودة في الغذاء والمأخوذة تُقاس **بالكيلو سعر Kilocalories** (واحد كيلوسعر = 1000 سُعر؛ إنّ اختصاصيي التَّغذية يستخدمون كلمة سُعر بدلًا من كيلوسُعر). إنَّ كمية الكيلوسُعرات في الغذاء تُحدَّد بكمية الحرارة النَّاتجة عند "حرق الغذاء"، إما في جهاز يُدعى المُسعر الحراري، أو في الجسم، حيث يتمُّ أخذ الغذاء وأكسدته خلال عملية التَّنفس الخلوي. تتغير كمية السُّعرات المأخوذة بتغيُّر الغذاء، وإنَّ كمية الطَّاقة التي ننفقها تتغيَّر بحسب نمط حياة الفرد.

إنَّ كمية الإنفاق اليومية من الطاقة تتراوح بين 1300 إلى 5000 كيلوسُعر في اليوم اعتمادًا على مُعدَّل الأيض القاعدي ومُستوى النَّشاط البدني. وعندما يكون مجموع الكيلوسعرات المأخوذة أكبر من مُعدَّل الأيض مدة طويلة، فإنَّ الشَّخص يُراكم كمية من الدُّهون تكون ضارة لصحته، وتُعرف هذه الحالة **بالسِّمنة Obesity**. توصف السِّمنة في هذه الأيام باستخدام ما يُسمَّى **مُؤشِّر كتلة الجسم المتري Metric body mass index (BMI)**. المؤشر هو نسبة الطُّول إلى الوزن، التي تُعطي تقديرًا لكمية الدُّهون دون قياسها بشكل مُباشر. يُحسب مُؤشِّر كتلة الجسم بقسمة الوزن بالكيلوجرام على مُربَّع الطُّول بالمتر. فإذا كان الرَّقم النَّاتج أكثر من 30 يعدّ الشَّخص سمينًا. في الولايات المُتحدة، يعاني نحو 34% من الأشخاص البالغين الذين أعمارهم بين 40 و 59 سنة من السِّمنة. ومن بين الرِّجال الذين تبلغ أعمارهم ما بين 40 إلى 59 سنة، فإنَّ 31% تقريبًا يصنفون بأنهم سمان. ومن بين النِّساء اللواتي تبلغ أعمارهنّ بين 40 إلى 59 سنة فإنَّ 37% تقريبًا يُوصفن بالسِّمنة. إذا تمَّ إضافة مَن هم في أعمار من 20 إلى 40 سنة، فإنَّ نسبة السِّمنة تنخفض قليلًا، لكنها تبقى قريبة من 30%.

تناول الغذاء يتحكم فيه الجهاز العصبي والغُدد الصَّماء

منذ سنوات عدة، كان الأساس الهرموني والعصبي للشَّهية لغزًا. بيَّنت التَّجارب التي مُنعت فيها الفئران من تناول الغذاء (الصوم) أو زيدت تَّغذيتها أنَّ كمية الغذاء المأخوذة تزيد بعد انتهاء عملية الصَّوم. وهذا يزيد من سرعة استرجاع الوزن المفقود للحيوانات لتعود إلى القيمة التي كانت تمتلكها قبل الصوم. بعد ذلك يبدأ تناول الغذاء في الانخفاض. يدلُّ هذا على وجود آلية تحكُّم تربط بين تناول الغذاء والتَّوازن في الطَّاقة. تمَّ افتراض وجود عامل الشَّبع *Satiety factor* الهرموني الذي يُنتج من النَّسيج الدُّهني، لتفسير هذه المُلاحظات. وتمَّ أيضًا إثبات أنَّ مناطق في تحت المهاد تتدخل في السُّلوك الغذائي. وقد عرفت دراسات أجريت على القوارض عددًا من الجينات التي تُسبِّب السِّمنة. لقد سمح علم الوراثة الجُزيئية باستنساخ عدد من هذه الجينات، فأدَّى هذا إلى رسم نموذج يربط بين تناول الغذاء والتَّوازن في الطَّاقة. يتضمَّن هذا النَّموذج إشارات قادمة مُرتبطة بالنَّسيج الدُّهني والسُّلوك الغذائي، وإشارات مُغادرة مُرتبطة بإنفاق الطَّاقة، وتخزينها، والتَّكاثر والسلوك الغذائي. وسوف نُناقش في البداية الهرمونات التي لها علاقة بذلك، ومن ثمَّ نُبيِّن كيف تعمل هذه الهرمونات في دائرة التَّحكُّم سابقة الذِّكر.

هرمون ليبتن

إنَّ أحد نماذج السِّمنة عند القوارض، هو الفأر السَّمين، الذي تسببه طفرة في جين يُسمَّى *Ob*. فالفئران التي تمتلك أليلات هذا الجين بصفة نقية ومُتنحية تُصبح سمينة مُقارنةً مع الفئران البرية (الشكل 48-19). بعد عزل الجين المسؤول عن هذا الطِّراز الشَّكلي أثبتت التَّجارب أنَّ هذا الجين يشفِّر معلومات لهرمون يُدعى **ليبتن Leptin**. عندما يُحقن هرمون ليبتن في حيوانات تمتلك *ob/ob*، فإنَّها تتوقف عن النهم في تناول الغذاء، ولا تُصبح سمينة (انظر الشكل 48-19). لقد بيَّنت هذه التَّجارب أيضًا أنَّ ليبتن هو عامل الشَّبع، وهو عامل مُهم في عملية التَّحكُّم في الشَّهية. وتمَّ عزل جين مُستقبلات ليبتن (*db*) وتبيَّن أنَّ عملية تصنيع هذه المُستقبلات تحدث في خلايا الدِّماغ في تحت المهاد التي لها علاقة بعملية تناول الطَّاقة.

الشكل 48-19

تأثيرات هرمون ليبتن. كلا الفأرين هنا نقيا الصفة للطفرة المُتنحية *ob*، التي تُسبِّب السِّمنة. يحتوي الجين *ob* على المعلومات اللازمة لإنتاج الهرمون الببتيدي ليبتن. الفأر على اليمين تمَّ حقنه بليبتن، وخلال أسبوعين، تمَّ فقدان 30% تقريبًا من وزنه، من دون ظهور أعراض جانبية.

يعتقد الباحثون أنَّ ليبتن هو أهم إشارة ترميز في الجُزء الوارد من دائرة التَّحكُّم لرصد الطاقة، وتناول الغذاء، وإنفاق الطَّاقة. يُفرز ليبتن من النَّسيج الدُّهني استجابة للتَّغذية، ويتناسب تركيزه طرديًا مع السُّلوك الغذائي وكمية الدُّهون في الجسم. إنَّ قلة تناول الغذاء تقلِّل من مُستوى ليبتن، هذا بدوره يُعطي إشارة للدِّماغ إلى أن تناول الغذاء أصبح ضروريًا. إنَّ تناول الغذاء بعد الصَّوم يُسبِّب زيادة سريعة في مُستوى ليبتن. إما الجُزء المُغادر من هذه الدَّائرة فهو مُعقَّد، ويضمُّ التَّحكم في الطاقة المُنفقة، وتخزين الطَّاقة، والسُّلوك الغذائي. ويُمكن للتَّكاثر أن يتأثَّر كذلك، حيثُ إن التَّكاثر يُثبَّط في ظروف المجاعة.

لقد تمَّ عزل جين ليبتن من الإنسان، ويبدو أنَّه يعمل مثل عمله في الفئران. تبيَّن الدِّراسات الحديثة على الإنسان أنَّ نشاط الجين *ob* وتركيز ليبتن في الدَّم عالٍ في الأشخاص السِّمان مُقارنة مع الأشخاص النحاف، وأنَّ ليبتن الذي يُفرز من الأشخاص السمان هو طبيعي في مُعظم حالات السِّمنة. وقد اقتُرح أن السِّمنة في الإنسان تنتُج من انخفاض الحساسية لهرمون ليبتن في الدِّماغ، لا من انخفاض إنتاجه عن طريق الخلايا الدُّهنية. إن الأبحاث على ليبتن في الإنسان مُستمرة، حيثُ يهتم به العلماء الأكاديميون، كما تهتم به الصِّناعات الدَّوائية.

الأنسولين

على الرَّغم من أنَّ السِّمنة المُفرطة المرتبطة بطفرات تُؤدي إلى فقدان وظيفة جين *ob* تدلّ على أنَّ إشارات هرمونية أخرى لا تستطيع التعويض عن ليبتن، إلا أنَّ هرمونات أخرى لها دور في السِّمنة. يدخل الأنسولين في إشارة الشبع، إضافة إلى الليبتن، وينخفض مستوى هذا الهرمون مع الصَّوم، ويرتفع مع السِّمنة. وحيث إنَّ الأنسولين يؤدي دورًا مُهمًّا في الحفاظ على تركيز الجلوكوز في الدَّم ثابتًا، كما ذُكر سابقًا، فإنَّ دوره في الدَّائرة المُتحكِّمة بتنظيم الطَّاقة مُعقَّد.

هرمونات القناة الهضمية

تُفرز المعدة مجموعة من الهرمونات التي تتحكَّم في فسيولوجية الهضم، كما تحدَّثنا سابقًا. بعض هذه الهرمونات تدخل في عملية تنظيم تناول الغذاء، حيثُ إنَّها تُفرز بشكل مُباشر استجابة لتناول الغذاء، وهو أمر ضروري لدورها في الهضم.

يمتلك هرمونا الببتيد المُثبِّط المعدي وكوليسيستوكاينين مُستقبلات في تحت المهاد، ويقومان بإرسال إشارات مُثبِّطة للدِّماغ، مثل ليبتن وأنسولين. تتغيَّر مُستويات هذين الهرمونين بحسب السُّلوك الغذائي بطريقة تُشبه ما يحدث لكل من ليبتن وأنسولين.

يمتلك هرمون المعدة جريلين Ghrelin تأثيرًا مُضادًّا للهرمونات السَّابقة المُثبِّطة للشَّهية. يمتلك هذا الهرمون مُستقبلات في تحت المهاد، لكنَّه يُحفِّز تناول الغذاء. هذا الدَّور تمَّ إثباته بدراسات على الجرذان، حيثُ تبيَّن أنَّ إعطاء هذه الحيوانات هرمون جريلين مدة زمنية طويلة يُؤدي إلى السِّمنة. يرتفع مستوى هرمون جريلين قبل تناول الغذاء، ويُعتقد أنَّه يؤدي دورًا عند بداية تناول الغذاء. إنَّ أحد علاجات السِّمنة المُفرطة، هو تخطي المعدة جراحيًا، هذا يُؤدي إلى نقص مُستوى هذا الهرمون. ويُعتقد أن هذا النّقص أحد الأسباب وراء تثبيط الشَّهية التي نراها مُباشرة بعد هذه العملية.

الببتيدات العصبية

إنَّ السَّيطرة المُغادرة على تناول الغذاء والتَّوازن في الطَّاقة هي أقل وضوحًا من السَّيطرة القادمة التي نُوقشت سابقًا. إنَّ المُنظِّم المركزي هو تحت المهاد، واثنان من الببتيدات العصبية الدِّماغية: **الببتيد العصبي Y (Neuropeptide Y)** والهرمون المُحفِّز للخلايا الصبغية. هذه الهرمونات هي مُتضادة في عملها، حيثُ يعمل الهرمون الأول على تحفيز تناول الغذاء، أما الثاني فيُقلِّل منه.

إنَّ الأدلة على ذلك تمَّ الحصول عليها من تجارب أوضحت أن إنتاج الهرمون المُحفِّز للخلايا الصبغية وإفرازه يحفزه ليبتن، وأن حقن الهرمون المُحفِّز للخلايا الصبغية يُثبِّط تناول الغذاء. وإنَّ فقدان وظيفة مُستقبلات الهرمون المُحفِّز للخلايا الصبغية يُسبِّب السّمنة. في المقابل، فإنَّ التعبير عن الببتيد العصبي Y يُنظم سلبيًّا عن طريق ليبتن، وحقنه يُحفِّز سلوك تناول الغذاء.

نموذج لتوازن الطاقة

إنَّ النَّموذج الحالي لتوازن الطاقة والسُّلوك الغذائي مُلخَّص في (الشَّكل 48–20). يوجه ليبتن وأنسولين تنظيمًا طويل الأمد للجُزء القادم من هذه الشَّبكة من الإشارات. يُفرز ليبتن وأنسولين من النَّسيج الدُّهني والبنكرياس على التَّوالي استجابةً لتأثيرات السُّلوك الغذائي، وليس استجابة مُباشرة لعملية التَّغذية نفسها. يُؤدي هذا إلى ارتفاع مُستوى ليبتن في الدم بنسبة تتناسب طرديًّا مع كمية النَّسيج الدُّهني. المثال الواضح لذلك هو الارتفاع الكبير في مُستوى ليبتن في حالة السّمنة. يعمل ليبتن وأنسولين على تحت المهاد لتزيد من مُستوى الهرمون المُحفِّز للخلايا الصبغية، وتُقلِّل من مُستوى الببتيد العصبي Y. يُؤدي هذا إلى تقليل الشَّهية، وزيادة إنفاق الطَّاقة، ويسمح كذلك بالتَّكاثر والنُّمو. يعمل المُستوى المُنخفض لليبتن وأنسولين على تحت المهاد ليُقلِّل من الهرمون المُحفِّز للخلايا الصبغية، ويزيد من مُستوى الببتيد العصبي Y. يُؤدي هذا إلى زيادة في الشَّهية وتقليل إنفاق الطَّاقة. وإذا استمر توفُّر تركيز قليل من ليبتن، فإنَّ ذلك يُؤدي إلى تثبيط التَّكاثر والنُّمو.

تُفرز هرمونات كوليسيستوكاينين والببتيد المثبط المعدي استجابة لتناول الغذاء، وتُعدّ مُنظِّمات قصيرة الأجل للجُزء القادم من دائرة التَّحكُّم في توازن الطَّاقة. إن تأثيرها هو مثل ليبتن وأنسولين. يُعدّ هرمون المعدة جريلين أيضًا مُنظِّمًا لأمد قصير، حيث يُحفِّز تناول الغذاء.

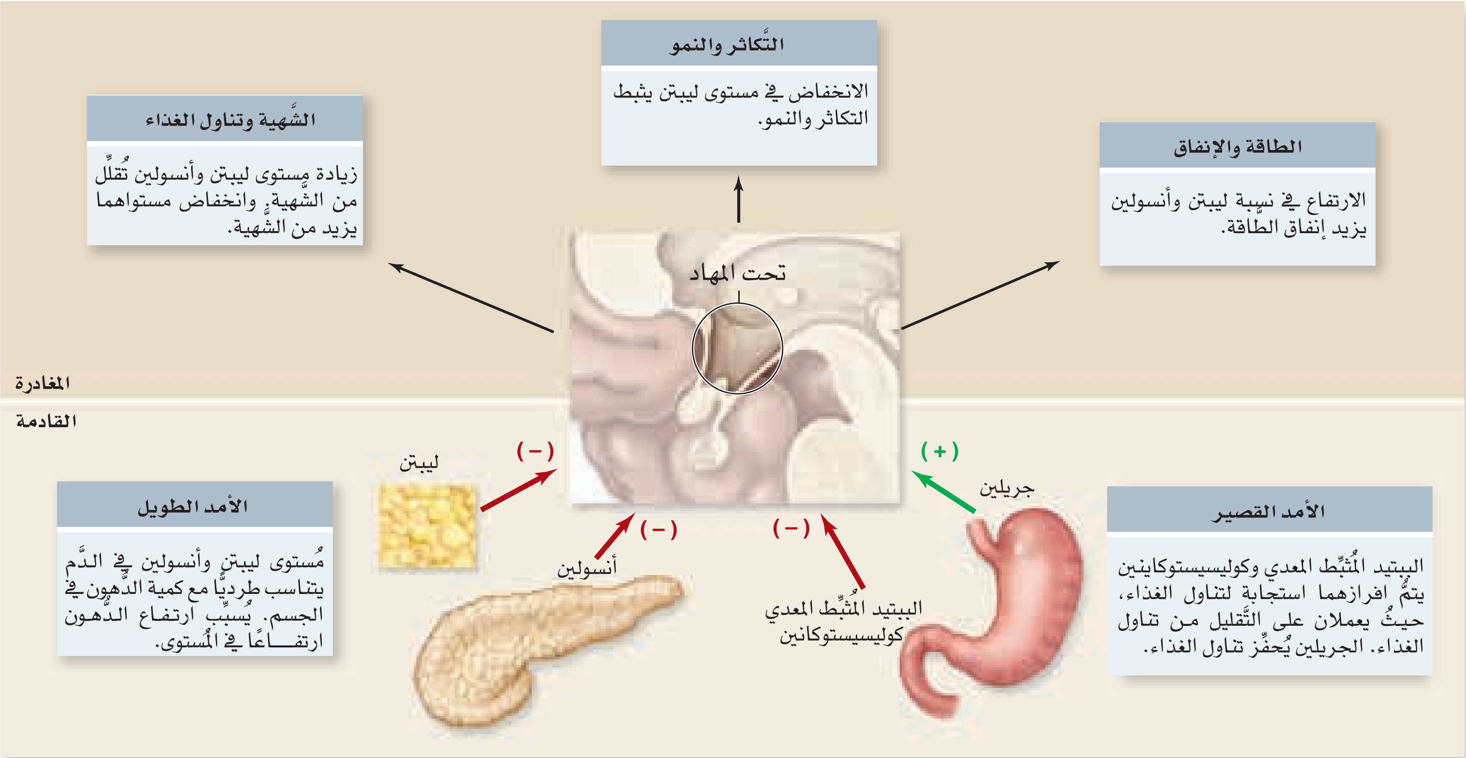
اضطرابات ناجمة عن تناول الغذاء

أصبحت الاضطرابات النَّاتجة عن تناول الغذاء في الولايات المتحدة، أكثر شيوعًا في السبعينيات من القرن السَّابق. إنَّ أكثر هذه الاضطرابات شيوعًا هو فقدان الشَّهية العصبي Anorexia nervosa، وهي حالة يقوم الأشخاص المتأثرون بها بتجويع أنفسهم بشدة، والشَّهية الكلبية Bulimia، التي فيها يقوم الأشخاص بعمل استفراغ بعد الأكل، ولهذا يبقى وزنهم ثابتًا. إن 90% إلى 95% ممن يُعانون هذه الاضطرابات هم من النِّساء؛ حيث قدَّر الباحثون أن 2% إلى 5% من الإناث البالغات، والنِّساء صغيرات السِّن في الولايات المُتحدة لديهن اضطرابات ناتجة عن تناول الغذاء.

المواد الغذائية الأساسية هي الأغذية التي لا يستطيع الجسم تصنيعها

عبر مراحل التَّطور، فقدت كثير من الحيوانات القُدرة على تصنيع بعض المواد التي تؤدي دورًا مهمًّا في عمليات الأيض لديها. هذه المواد التي لا يستطيع الحيوان تصنيعها، ولكنَّها ضرورية له، ويجب أن يحصل عليها من غذائه تُسمّى **المواد الغذائية الأساسية Essential nutrients**.

من هذه المواد الغذائية الأساسية **الفيتامينات Vitamins**، وهي مواد عضوية نحتاج إليها بكميات قليلة جدًا. فمثلًا، فقدت المخلوقات الآتية: الإنسان، والقرود، والخنزير الغيني القدرة على تصنيع حمض الأسكوربيك (فيتامين ج). فإذا لم يتم تناول هذا الفيتامين بكميات كافية، تُصاب هذه المخلوقات الثديية بمرض الأسقربوط، وهو مرض خطير يُسبِّب تآكل الأنسجة الضَّامة. ويحتاج الإنسان إلى 13 فيتامينًا مُختلفًا على الأقل (الجدول 48–2).



الشكل 48–20

التَّحكُّم الهرموني في السلوك الغذائي. يقع التَّحكُّم الهرموني في السلوك الغذائي تحت سيطرة التَّحكم طويل الأمد المُرتبط بكمية النَّسيج الدُّهني، وتحت سيطرة التَّحكم قصير الأمد المُرتبط بفعل التَّغذية. يتمُّ هذا التَّحكُّم عن طريق الجهاز العصبي المركزي. إنَّ أهم منطقة في الدِّماغ تنجز هذا العمل هي تحت المهاد.

بعض المواد الغذائية الأساسية نحتاج إليها بكميات أكبر مما نحتاج إليه في حالة الفيتامينات. فمثلًا، الكثير من الفقريات، لا تستطيع تصنيع واحد أو أكثر من العشرين حمضًا أمينيًّا. يجب أن يتمَّ الحصول على هذه الأحماض الأمينية الأساسية *Essential amino acids* عن طريق الفم. ويحتاج الجسم إلى 9 أحماض أمينية. فبالنِّسبة إلى الأشخاص الذين يأكلون الخضراوات فقط يجب أن يختاروا طعامهم بعناية ليحصلوا على الأحماض الأمينية الأساسية. هؤلاء الأشخاص يحتاجون إلى مُضافات غذائية تزوِّدهم ببعض الفيتامينات غير الموجودة بكميات كبيرة في النباتات، مثل فيتامين ب.

إضافة إلى ذلك، فقدت الفقريات كلها قدرتها على تصنيع بعض الأحماض الدُّهنية غير المُشبعة طويلة السلسلة، ولهذا يجب أن يتم الحصول عليها من الغذاء. بالمُقارنة، فإنَّ بعض المواد الغذائية الأساسية التي تستطيع الفقريات تصنيعها لا يُمكن أن تصنعها حيوانات أخرى. فمثلًا، تستطيع الفقريات تصنيع الكوليسترول، وهو جزء مهم في تركيب الهرمونات الستيرويدية، ولا تستطيع تصنيعه الحشرات آكلة اللحوم.

يُزوِّدنا الغذاء أيضًا **بالمعادن الأساسية Essential minerals** مثل الكالسيوم، والماغنسيوم، والفوسفور، ومواد غير عضوية أخرى، مثل العناصر النادرة *Trace elements* كالخارصين والموليبديوم، التي نحتاج إليها بكميات قليلة جدًا. تحصل الحيوانات على هذه العناصر الضئيلة مُباشرة من النَّباتات أو من الحيوانات التي تتغذَّى على النَّباتات.

تعتمد كمية السُّعرات المُستهلكة من قبل الجسم على مُعدَّل الأيض القاعدي والسُّعرات الإضافية المُستهلكة في أثناء التَّمارين الرِّياضية. تحدث السِّمنة إذا زادت كمية طاقة الغذاء المأخوذة عن كمية طاقة الغذاء المُنفقة مدة زمنية طويلة. إنَّ التَّحكم في كمية تناول الغذاء مُرتبط بإنفاق الطَّاقة عن طريق هرمون ليبتن. يرتبط مُستوى ليبتن في الجسم بكمية الدُّهون. يتحكَّم تحت المهاد في السُّلوك الغذائي وتخزين الطَّاقة وإنفاقها. يحتاج الجسم إلى الفيتامينات والمعادن، ويحصل عليها من الغذاء. إضافة إلى ذلك، فإنَّ الغذاء يجب أن يُزوِّد الجسم بالأحماض الأمينية والأحماض الدُّهنية الأساسية التي لا يستطيع تصنيعها.

الجدول 48-2 الفيتامينات الرئيسة التي يحتاج إليها الإنسان

الفيتامين	الوظيفة	المصدر	أعراض العوز
فيتامين أ (ريتنول)	يدخل في تركيب صبغات العين، ويُحافظ على النَّسيج الطِّلائي.	الخضراوات، مُشتقات الحليب، الكبد.	الرؤية الليلية الضعيفة أو (العمى الليلي)، وجفاف الجلد.
مجموعة ب			
ب1	مُرافق أنزيم في إزالة ثاني أكسيد الكربون خلال عملية التَّنفس الخلوي.	الحبوب، اللحوم، البقوليات.	البري بري، ضعف القلب، الاستسقاء.
ب2 (رايبوفلافين)	يُشكل جزءًا من مُرافقات الأنزيمات وحاملات الطَّاقة التي تعمل في التَّنفس الخلوي FAD و FMN، والتي تؤدي دورًا في العمليات الأيضية.	أنواع عدة من الغذاء.	التهاب الجلد وتحطّمه (قروح)، وتهيُّج العين.
ب3 (نياسين)	يُشكِّل جزءًا من تركيب NAD^+ و $NADP^+$	الكبد، اللحوم، الحبوب.	البلاجرا (الجلد الخشن)، التهاب الأعصاب، أمراض عصبية.
ب5 (حمض البانتوثينك)	يُشكِّل جزءًا من تركيب مُرافق الأنزيم-أ، الرابط الأساسي بين تفاعلات أيض الدُّهون والكربوهيدرات.	أنواع عدة من الغذاء.	نادرة: التَّعب، فقدان التَّناسق الحركي العصبي.
ب6 (البريدوكسين)	مُرافق أنزيمي في كثير من مراحل الأيض للأحماض الأمينية.	الحبوب، الخضراوات، اللحوم.	فقر الدَّم، تشنُّج العضلات، تهيُّج.
ب12 (سيانوكوبالامين)	مُرافق أنزيم في إنتاج الأحماض الأمينية.	اللحوم الحمراء، الألبان.	فقر الدَّم الوبيل (فقر الدم الخبيث).
البيوتين	مرافق أنزيم في صناعة الدُّهون وأيض الأحماض الأمينية	اللحوم، الخضراوات.	نادرة: الاكتئاب، الغثيان.
حمض الفوليك	مرافق أنزيم في أيض الأحماض الأمينية والأحماض النووية	الخضراوات الخضراء.	فقر الدَّم، الإسهال.
فيتامين ج	أساسي لتكوين الكولاجين، المادة الأسمنتية في العظام، الأسنان، النَّسيج الضَّام في الأوعية الدَّموية؛ يزيد المُقاومة ضد العدوى	الفواكه، الخضراوات ذات الأوراق الخضراء.	الإسقربوط، تشقُّق الجلد، الأوعية الدَّموية.
فيتامين د (كالسيفيرول)	يزيد من امتصاص الكالسيوم، ويُحفِّز تكوُّن العظام	مشتقات الألبان، زيت كبد الكود	الكساح، تشوه العظام وتغيُّر شكلها.
فيتامين هـ (توكوفيرول)	حماية الأحماض الدُّهنية والغشاء الخلوي من الأكسدة	المارجرين، الحبوب، الخضراوات ذات الأوراق الخضراء	نادرة
فيتامين ك	ضروري لتخثُّر الدَّم	الخضراوات ذات الأوراق الخضراء	إطالة زمن تخثُّر الدَّم وحصول نزيف شديد في حالات العوز الشديد

مراجعة المفاهيم

1-48 أنواع أجهزة الهضم
تُقسَّم الحيوانات بحسب مصادر غذائها إلى حيوانات: عاشبة، ولاحمة، وخليطة التغذية.
- في اللواسع والدِّيدان المُفلطحة يمتلك التَّجويف الهضمي أو المعدي الوعائي فتحة واحدة (الشكل 48-1).
- سمح الجهاز الهضمي ذو الاتجاه الواحد بوجود مناطق مُتخصِّصة لِـ: البلع، والتجزئة، والهضم الكيميائي، والامتصاص.
- الهضم الكيميائي هو تحطيم جزيئات الغذاء إلى وحدات بنائية صغيرة.
- تتكون القناة المعدية المعوية من: الفم، والبلعوم، والمريء، والمعدة، والأمعاء الدَّقيقة والغليظة، والمذرق أو المُستقيم (الشكل 48-3).
- تمتلك القناة المعدية المعوية أربع طبقات (الشكل 48-4).

2-48 الفم والأسنان: التقاط الغذاء ومعالجة المقادير الكبيرة
يعكس التَّخصص في الأجهزة الهضمية طبيعة معيشة المخلوق الحي.
- تمتلك الكثير من الفقريات أسنانًا لتحطيم الغذاء. وتمتلك الطيور قانصةً تحتوي حصى تساعد على طحن الغذاء إلى جُزيئات صغيرة.
- أسنان الثدييات تعكس عاداتها الغذائية (الشكل 48-5).
- عندما يدخل الغذاء إلى الفم، تبدأ الغُدد اللعابية بإفراز اللعاب الذي يعمل على ترطيب الغذاء، ويسهِّل من انزلاقه، ويحتوي اللعاب على أنزيم الأميليز.
- تبدأ عميلة البلع إراديًّا، وتستمر بشكل غير إرادي (الشكل 48-8).

3-48 المريء والمعدة: بداية الهضم
يُغادر الغذاء المُبتلَع البلعوم، ويدخل إلى المريء ومن ثم يُكمل طريقه إلى المعدة، حيث يُخزَّن، وتبدأ عملية الهضم هناك.
- تدفع الحركة الناتجة عن الانقباضات العضلية المُتناغمة، أو الحركة الدُّودية، لقمة الغذاء إلى المعدة.
- في المعدة، يُمزج الغذاء مع حمض الهيدروكلوريك ومولد الببسين غير النَّشط، الذي يُنشط عند انخفاض درجة الأحماضة (الشكل 48-10).
- يتحوَّل مُولِّد الببسين إلى الببسين، وهو أنزيم فعّال يُحطِّم البروتينات.
- تُفرز الخلايا الجدارية العامل الداخلي الذي يحفِّز امتصاص فيتامين B_{12}.
- تعمل درجة الأحماضة المُنخفضة للمعدة على تغيير شكل البروتينات وطبيعتها في الغذاء.
- إنَّ الغذاء المهضوم جزئيًّا والممزوج مع العصارة المعدية، المسمى الكايموس، ينتقل عبر صمام البواب إلى الأمعاء الدَّقيقة.
- إنَّ الإصابة ببكتيريا هيليكوباكتر بايلوري *Helicobacter pylori* تُضعف بطانة المعدة، وتسمح للمعدة بتكوين القرحة.

4-48 الأمعاء الدَّقيقة: التحطيم (الهضم) والامتصاص
يحدث الهضم النِّهائي للكربوهيدرات، والدُّهون، والبروتينات ومُعظم الامتصاص في الأمعاء الدَّقيقة.
- يستقبل الاثنا عشر الأنزيمات الهاضمة والبيكربونات من البنكرياس، ويستقبل العصارة الصفراوية من الكبد وكيس الصفراء.
- تعمل زوائد شبيهة بالأصابع تُدعى الخملات على زيادة مساحة سطح الأمعاء الدَّقيقة (الشكل 48-11).
- تتضمن الأعضاء المُساعدة للهضم البنكرياس، والكبد، وكيس الصفراء (الشكل 48-12).
- يُفرز البنكرياس الأنزيمات الهاضمة والبيكربونات.
- تشتت أملاح الصفراء الدُّهون إلى كرات صغيرة.
- يُفرز الكبد العصارة الصفراوية، ويُخزِّنها في كيس الصفراء.
- تنتقل الأحماض الأمينية والسكريات أحادية التَّسكر إلى الخلايا الطلائية عن طريق النَّقل النَّشط، والنَّقل المُيسَّر (الشكل 48-13).
- تتحطَّم الدُّهون إلى أحماض دهنية وجليسرول أحادي، وتنتشر إلى داخل الخلايا الطلائية، ثم تتجمَّع على شكل كيلومايكرونات.
- تدخل الكيلومايكرونات إلى الجهاز الليمفي، ومن ثمَّ تنتقل إلى الجهاز الدَّوري (الشكل 48-13).
- تنتقل المواد الغذائية المُمتصة إلى الكبد من خلال الوريد البابي الكبدي.

5-48 الأمعاء الغليظة: التَّخلُّص من الفضلات
تلتقي الأمعاء الدَّقيقة مع الغليظة عند نقطة التقاء تركيبين مختزلين: الأعور والزَّائدة الأعورية (الشكل 48-14).
- يتمُّ امتصاص القليل من الماء، وفيتامين ك، والأيونات في الأمعاء الغليظة.
- الوظيفة الرَّئيسة للأمعاء الغليظة هي تركيز الفضلات.
- يُخزن البراز في المُستقيم حتى يُطرح إلى خارج الجسم.
- تمتلك مُعظم الثدييات المُستقيم، في حين تمتلك مُعظم الفقريات تجويفًا يُدعى المذرق، تلتقي فيه قنوات الجهاز: البولي، والتَّناسلي، والهضمي.

6-48 الاختلافات في الجهاز الهضمي للفقريات
لا تستطيع مُعظم الحيوانات هضم السليلوز، لكن بعض أنواع البكتيريا والأوليات التي تعيش في القناة الهضمية تُساعدها على هضم السليلوز (الشكل 48-16)
- تمتلك المُجترات معدة ذات أربع حجرات مُقسمة بشكل متسلسل إلى: الكرش، والمشبكة، وذات التلافيف، والمنفحة.
- يُعالَج الغذاء في النِّهاية في الكرش، وهو غرفة التَّخمُّر التي تحتوي على البكتيريا والأوليات (الشكل 48-15).
- في بعض الحيوانات آكلة النباتات، يتمُّ هضم السليلوز باستخدام المخلوقات الدَّقيقة في الأعور الذي يقع بعد المعدة.
- للاستفادة القصوى من المواد الغذائية التي تنتُج عن نشاط المخلوقات الدَّقيقة في الأعور، تقوم القوارض والأرنبيات بإعادة ابتلاع برازها.
- تقوم بعض الحيوانات بهضم الشمع بمُساعدة المخلوقات الدَّقيقة.

7-48 التَّنظيم العصبي والهرموني للجهاز الهضمي
تُنسق أنشطة القناة الهضمية عن طريق الجهاز العصبي، وجهاز الغُدد الصماء (الشكل 48-17 والجدول 48-1).
- في المعدة، يُحفِّز البروتين إفراز هرمون جاسترين، الذي يقوم بدوره بتحفيز إفراز حمض الهيدروكلوريك ومولد الببسين.
- تقوم هرمونات الاثنا عشر بتثبيط انقباضات المعدة، وتمنع الكايموس من الدُّخول إلى الاثنا عشر.
- يُحفِّز الكايموس ذو المحتوى الدُّهني العالي إفراز كوليسيستوكاينين والببتيد المُثبِّط المعدي، ويُحفِّز الكايموس الحمضي إفراز سكرتين.
- يُحفِّز الكوليسيستوكاينين إفراز أنزيمات البنكرياس وانقباض كيس الصفراء. في حين يُحفِّز سكرتين إفراز البيكربونات.

8-48 وظائف الأعضاء المُساعدة (الغدد الملحقة)
يؤدي البنكرياس والكبد دورًا أكبر من إفراز الأنزيمات الهاضمة.
- يعمل الكبد على إزالة السُّمية، وتنظيم مستوى الهرمونات السترويدية، وإنتاج بروتينات بلازما الدَّم.
- تُنظم الهرمونات البنكرياسية، أنسولين وجلوكاجون، مستوى الجلوكوز في الدَّم، وتصنع الجلايكوجين، الذي يُخزَّن في الكبد.

9-48 طاقة الغذاء، إنفاق الطَّاقة والمواد الغذائية الضرورية
يُزوِّد تناول الغذاء الجسم بمصدر الطَّاقة والمواد الأولية.
- مُعدَّل الأيض القاعدي هو أقل كمية طاقة تُستهلك في ظروف الرَّاحة.
- يُنظم تناول الغذاء عن طريق هرمونات، ليبتن وأنسولين، وهرمونات المعدة، والببتيدات العصبية (الشكل 48-20).
- المواد الغذائية الأساسية لا يُمكن تصنيعها في جسم الإنسان (الجدول 48-2).

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. تُعدّ الأمعاء في العواشب ______________ مُقارنةً بأمعاء باللواحم.
   أ. أطول. ب. أقصر.
   ج. مُتماثلة من ناحية الطول. د. أقل التفافًا.
2. واحدة من الوظائف الآتية لا تُعدّ من وظائف الجهاز الهضمي:
   أ. البلع.
   ب. الهضم (ميكانيكي وكيميائي).
   ج. الامتصاص.
   د. كل ما ذُكر من وظائف الجهاز الهضمي.
3. في الطيور، الجزء الذي يقوم مقام الأسنان في طحن الغذاء هو:
   أ. النتوءات الصلبة في المنقار.
   ب. الحصى في القانصة.
   ج. المريء كثير العضلات.
   د. طعام الطيور لا يحتاج إلى طحن لهضمه.
4. يختلف هضم الدُّهون عن هضم الكربوهيدرات والبروتينات في:
   أ. يحدث هضم الدُّهون في الأمعاء الدَّقيقة، في حين يحدث هضم البروتينات والكربوهيدرات في المعدة.
   ب. يتمُّ امتصاص الدُّهون إلى الخلايا على شكل أحماض دهنية وجليسرول أحادي، ومن ثَمَّ يُعدَّل ليتمَّ امتصاصه؛ أما الأحماض الأمينية والجلوكوز فلا يُحدث لها تعديل إضافي بعد هضم الكربوهيدرات والبروتينات.
   ج. تدخل الدُّهون إلى الدَّورة الكبدية البابية، في حين تدخل البروتينات والكربوهيدرات المهضومة إلى الجهاز الليمفي.
   د. يتمُّ امتصاص الدُّهون المهضومة في الأمعاء الغليظة، في حين يتمُّ امتصاص البروتينات والكربوهيدرات المهضومة في الأمعاء الدَّقيقة.
5. على الرَّغم من الاعتقاد السائد أن المعدة هي اللاعب الرئيس في عملية الهضم، فإن مُعظم الهضم الكيميائي يتمُّ في:
   أ. الفم. ب. الزَّائدة الأعورية.
   ج. الاثنا عشر. د. الأمعاء الغليظة.
6. بعد أن يتمَّ امتصاص الجلوكوز والأحماض الأمينية من خلال الطبقة المُخاطية في الأمعاء، الجلوكوز والأحماض الأمينية:
   أ. تُمتصّ مُباشرة إلى الدَّورة الجهازية.
   ب. يُبنى الجلايكوجين والببتيدات قبل أن تنطلق إلى خلايا الجسم.
   ج. تُنقل مُباشرة إلى الكبد عبر الوريد الكبدي البابي.
   د. تُحطّم مرة أخرى عن طريق العصارة الصفراوية قبل إطلاقها إلى الدَّم.
7. تتخصّص الأمعاء الدَّقيقة في الامتصاص؛ لأنها:
   أ. آخر جزء من القناة الهضمية، وتحتفظ بالغذاء مدة طويلة.
   ب. تمتلك امتدادات تُشبه الأكياس على طولها، وتقوم هذه الامتدادات بجمع الغذاء.
   ج. لا تمتلك مخرجًا لتصريف مُحتوياتها، ولهذا يبقى الغذاء مدة طويلة في داخلها.
   د. تمتلك مساحة سطحية كبيرة جدًا تزيد من تعرُّضها للغذاء.
8. أحد الأزواج الآتية غير صحيح:
   أ. نقل الدُّهون / الجهاز الليمفي.
   ب. نقل الجلوكوز/ الجهاز الليمفي.
   ج. نقل الأحماض الأمينية / الجهاز الدَّوري.
   د. جميع ما ذُكر صحيح.
9. الوظيفة الرئيسة للأمعاء الغليظة هي تركيز الفضلات على شكل مواد صلبة (البراز) لإخراجها من الجسم. يتمُّ ذلك:
   أ. بإضافة خلايا أخرى من الطبقة المُخاطية.
   ب. بامتصاص الماء.
   ج. بإفراز الأملاح.
   د. كل هذه طرق تستخدمها الأمعاء الغليظة لتقوم بهذا العمل.
10. الطريقة التي لا تستخدمها الفقريات لزيادة القيمة الغذائية للغذاء الذي تتناوله هي:
   أ. اجتراره وإعادة هضمه.
   ب. تناول البراز مرة أُخرى.
   ج. إضافة المعادن من الدَّم إلى الغذاء.
   د. زيادة طول سطح القناة الهضمية ومساحتها.
11. تُساعد المخلوقات الدَّقيقة على الهضم والامتصاص عن طريق:
   أ. هضم السليلوز. ب. إنتاج الجلوكوز.
   ج. تصنيع فيتامين ك . د. (أ) و (ج).
12. افترض أنَّك التحقت بمديرية الشرطة بعد تخرُّجك في كلية الطِّب. وكان عملك هو دراسة التَّأثير المُحتمل لتعرُّض الجهاز الهضمي للسُّموم. العضو الذي يعدّ مكانًا لتعديل السُّموم ومعالجتها هو:
   أ. الاثنا عشر. ب. الكبد.
   ج. البنكرياس. د. كيس الصفراء.
13. يؤدي ______________ و ______________ أدوارًا مُهمة في عملية الهضم عن طريق إنتاج مواد كيميائية نحتاج إليها لهضم البروتينات، والدُّهون، والكربوهيدرات.
   أ. الكبد؛ البنكرياس. ب. الكبد؛ كيس الصفراء.
   ج. الكليتان؛ الزَّائدة الأعورية. د. البنكرياس؛ كيس الصفراء.
14. عمل الأنسولين هو زيادة مُستوى الجلوكوز في الدَّم عن طريق:
   أ. تحلُّل الجلايكوجين.
   ب. تحفيز إنتاج الجلايكوجين.
   ج. تكوين الجلايكوجين.
   د. تحفيز أخذ الخلايا للجلوكوز.
15. في إحدى حلقات التِّلفاز الطِّبية، سمعت عن شخص يتناول الغذاء دون توقف. أشار البرنامج إلى وجود سرطان في الدِّماغ وراء هذا السُّلوك. الجزء من الدِّماغ المسؤول عن التَّحكُّم في السُّلوك الغذائي، ويمكن أن يكون مكان السَّرطان لدى هذا الشخص هو:
   أ. قشرة المُخ. ب. المُخيخ.
   ج. الفُص الخلفي من الدِّماغ. د. تحت المهاد.

أسئلة تحدٍّ

1. تمتلك كثير من الطيور حوصلة، وعلى الرَّغم من ذلك عدد قليل من الثدييات يمتلك ذلك. اقترح سببًا لهذا الاختلاف بين الطيور والثدييات.
2. افترض أنَّك تُريد أن تطور دواء لعلاج السِّمنة اعتمادًا على هرمون ليبتن. أي جزء من جسم الإنسان يُفرز ليبتن؟ ماذا يعمل هذا الهرمون؟ هل الدَّواء الذي تُريد تطويره يجب أن يزيد أو يُقلِّل مستوى ليبتن في الدَّم؟ هل يمكن أن يكون لهذا الدَّواء أثر في أجهزة الجسم الأُخرى؟
3. كيف تربط بين الإدمان على الكحول والمُخدِّرات، وانخفاض تركيز البروتينات في البلازما، وانخفاض إنتاج العُصارة الصَّفراوية؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع .www.ravenbiology.com لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 49

الجهازان: الدّوريّ والتَّنفُّسي

The Circulatory and Respiratory Systems

موجز المفاهيم

1-49 الأجهزة الدورية في اللافقريات

- الأجهزة الدورية المفتوحة تُحرِّك السَّوائل في اتجاه واحد.
- الأجهزة الدورية المُغلقة تدفع السَّوائل أو تحركها في دورة مُغلقة.

2-49 الأجهزة الدورية في الفقريات

- طوَّرت الأسماك جهازًا دوريًّا فعَّالًا بالتَّزامن مع وجود الخياشيم.
- في البرمائيات ومعظم الزَّواحف، احتاجت الرئة إلى دورة دموية مُنفصلة.
- تمتلك الثَّدييات، والطُّيور، والتَّماسيح دورتين دمويتين منفصلتين تمامًا.

3-49 القلب رباعي الحُجرات والأوعية الدّمويّة

- تقود الدَّورة القلبية الجهاز القلبي الوعائي.
- تتشعب الشَّرايين والأوردة من مناطق الجسم المُختلفة وإليها.
- يمكن قياس ضغط الدَّم الشِّرياني.
- انقباض عضلات القلب ينشأ من خلايا ذات إثارة ذاتية الإيقاع.

4-49 خصائص الأوعية الدّمويّة

- الأوعية الدّمويّة الكبيرة مُكونة من أربع طبقات.
- الشَّرايين والشُّريِّنات تطورت لتحمُّل الضَّغط.
- تُشكِّل الشُّعيرات الدّمويّة شبكة ضخمة لتبادل المواد.
- تمتلك الأوردة والوريدات عضلات أقل في جدرانها.
- الجهازُ الليمفاوي مفتوحٌ في اتجاه واحد.
- الأمراض القلبية الوعائية تُؤثر في جهاز النقل.

5-49 تنظيم تدفُّق الدَّم وضغطه

- الجهاز العصبي يُسرِّع أو يبطئ مُعدَّل ضربات القلب.
- يزيد الناتج القلبي مع الإجهاد.
- منعكَس مُستقبلات الضَّغط يحافظ على الاتزان الدَّاخلي لضغط الدَّم.
- تنظيم حجم الدَّم عن طريق الهرمونات.

6-49 أجزاء الدَّم (مكونات الدم)

- بلازما الدَّم هي السائل بين الخلوي.
- تتضمن العناصر المُشكَّلة الخلايا والصَّفائح الدّمويّة.
- العناصر المُشكلة تُنتَج من خلايا جذعية.
- تخثُّر الدَّم مثالٌ على سلسلة من التَّفاعلات الأنزيمية (الشَّلال الأنزيمي).

7-49 تبادل الغازات عبر السّطوح التَّنفسية

- يتضمن تبادُل الغازات انتشارها عبر الأغشية.
- عظَّمت إستراتيجيات تطورية انتشار الغازات.

8-49 الخياشيم، والتَّنفس الخلوي، وأجهزة القصبات الهوائية

- الخياشيم الخارجية موجودة في الأسماك والبرمائيات غير النَّاضجة.
- الحجرات الخيشومية تحمي الخياشيم في بعض اللافقريات.
- خياشيم الأسماك العظمية مُغطاة بالغطاء الخيشومي.
- يحتاج التَّنفس عبر الجلد إلى ترطيبه بشكل مُستمر.
- نظام القصبات الهوائية الموجودة في مفصليات الأرجل.

9-49 الرئتان

- التَّنفس بالهواء يستفيد من الضَّغط الجزئي للغازات.
- رئاتُ البرمائيات والزَّواحف امتداداتٌ مُتخصِّصةٌ من القناة الهضمية.
- الرئتان في الثَّدييات زادت مساحة السَّطح بشكل كبير.
- جهازُ التَّنفس في الطُّيور جهازُ تدفُّق عالي الكفاءة.

10-49 تراكيب التَّهوية وآلياتها

- تركيب الرِّئة ووظيفتها تدعم الدَّورة التَّنفسية.
- تعتمد فعالية التَّهوية على السِّعة الرِّئوية ومُعدَّل التَّنفس.
- التَّهوية تحت سيطرة الجهاز العصبي.
- الأمراض التَّنفسية التي تعيق تبادل الغازات.

11-49 نقل الغازات في سوائل الجسم

- الصِّبغات التَّنفسية ترتبط بالأكسجين لنقله.
- يُشكِّل الهيموجلوبين احتياطيًّا جيِّدًا من الأكسجين.
- يتأثر عشق الهيموجلوبين للأكسجين بكل من درجة الحموضة والحرارة.
- ينتقل ثاني أكسيد الكربون بشكل رئيس على هيئة أيون البيكربونات.

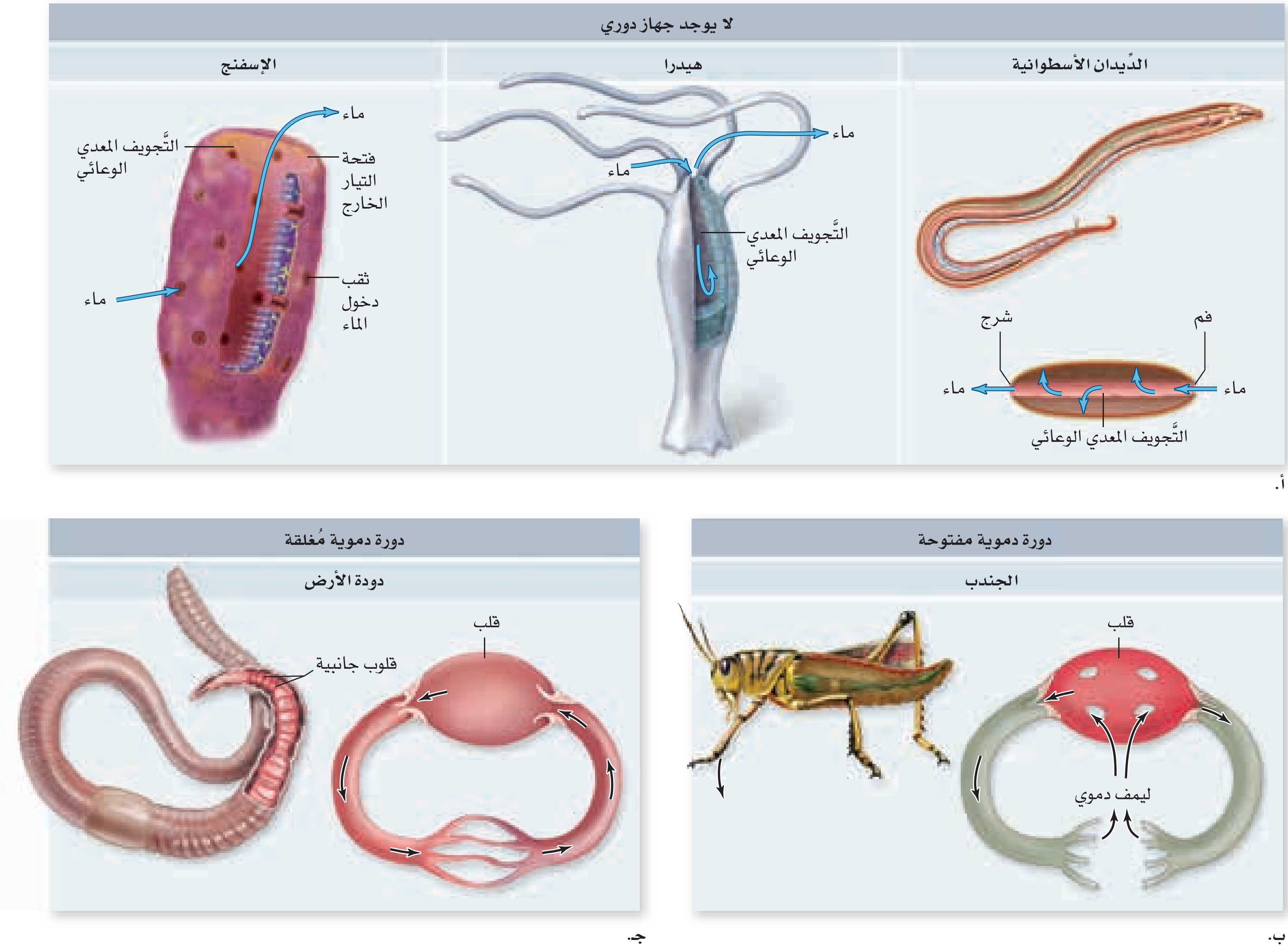
مقدّمة

كلّ خليّة في جسم الحيوان يجب أن تتبادل المواد الغذائية مع البيئة المُحيطة. في المخلوقات أُحادية الخليّة، يحدث هذا التَّبادل مُباشرة عبر الغشاء الخلوي مع البيئة الخارجية. أما في المخلوقات الحيَّة متعددة الخلايا، فتكون مُعظم الخلايا غير مُتَّصلة مع البيئة الخارجية. ولهذا، يجب أن تعتمد على أجهزة مُتخصِّصة للنَّقل والتَّبادل. وعلى الرَّغم من أنَّ هذه الأجهزة تُساعد على نقل كميات كبيرة، فإن خصائص النَّقل عبر الغشاء تبقى كما هي. كثير من التَّكيفات البنائية والتَّركيبية زادت مساحة السَّطح المُستخدم في عملية النَّقل في المملكة الحيوانية. ولهذا، يتم إشباع حاجات الخلايا جميعها. إنَّ السَّطح البيني الواقع بين الهواء من البيئة الخارجية والدَّم في رئة الثَّدييات يُعطي مثالًا جيدًا على زيادة الفعالية مع زيادة مساحة السَّطح. عند حدوث التَّنفس، تنتقل بلايين جُزيئات الأكسجين عبر 80 مترًا مُربعًا من أغشية الحويصلات إلى الشُّعيرات الدّمويّة. في هذا الفصل، سنناقش الجهازين الدّوريّ والتّنفسيّ، وهما الجهازان اللذان يعملان على الدَّعم المُباشر لأجهزة الجسم الأُخرى وأنسجته.

1-49 الأجهزة الدورية في اللافقريات

تعتمد طبيعة الجهاز الدّوريّ في اللافقريات على حجم المخلوق وتعقيده وطبيعته. في الإسفنجيات ومُعظم اللاسعات، يُستخدم الماء من البيئة الخارجية بوصفه سائلًا دوريًا، حيث تُمرِّر الإسفنجيات الماء عبر مجموعة من القنوات في أجسامها، وتقوم الهيدرا واللاسعات الأُخرى بتدوير الماء من خلال **التَّجويف المعوي الوّعائي Gastrovascular cavity** (الشكل 49-1أ). وحيث إنَّ الجدار المُكوِّن لجسم الهيدرا يتكون من طبقتين من الخلايا، فإنَّ كلّ طبقة تكون على اتصال إما مع البيئة الخارجية، أو مع التَّجويف المعوي الوّعائي.

تستخدم الحيوانات اللافقرية كاذبة السيلوم (الدّيدان الأسطوانية، والعجيليات) السّوائل الموجودة في تجويف الجسم للنَّقل. إنَّ مُعظم هذه اللافقريات صغيرة، أو طويلة ونحيفة. ولهذا، تحدث عندها عملية دوران جيِّدة عن طريق حركة أجسامها ضدَّ هذه السّوائل، التي تكون على اتصال مُباشر مع الأنسجة والأعضاء الدّاخلية. أما الحيوانات الكبيرة التي تمتلك أنسجة يبلغ سمكها عددًا من الطّبقات، فإنَّ كثيرًا من هذه الخلايا تكون بعيدة عن السطح أو التَّجويف الهضمي، لتستطيع عمل تبادل للمواد بشكل مُباشر. بدلًا من ذلك، فقد طوَّرت هذه الحيوانات جهازًا دوريًا يحتوي على سائل داخلي ينقل الأكسجين والمواد الغذائية من البيئة الخارجية والتَّجويف الهضمي إلى خلايا الجسم المُختلفة.



الشكل 49-1

الأجهزة الدورية في المملكة الحيوانية. أ. الإسفنجيات (الجزء الأيسر) لا تمتلك جهازًا دوريًا مُنفصلًا. تستخدم المياه الدّائرة عددًا من الثُّقوب لدخول الماء وثقبًا واحدًا لخروج الماء. التَّجويف المعدي الوّعائي للهيدرا (الجزء الأوسط) يُستخدم بوصفه جهازًا هضميًا ودوريًا، يوصل هذا التَّجويف المواد الغذائية مُباشرة إلى الخلايا النسيجية عن طريق الانتشار من التَّجويف الهضمي. الدّيدان الأسطوانية (الجزء الأيمن) رفيعةٌ بما يكفي لتجعل القناة الهضمية تُستخدم أيضًا بوصفها جهازًا دوريًا. تحتاج الحيوانات الكبيرة إلى جهاز منفصل لنقل المواد الغذائية إلى الأنسجة والفضلات بعيدًا عنها. **ب.** في الدّورة الدّمويّة المفتوحة للحشرات، يُضخ الليمف الدموي من القلب الأُنبوبي إلى تجاويف في جسم الحشرة؛ ثم يعود الليمف الدموي إلى الأوعية الدّمويّة ليُعاد ضخُّه. **ج.** في الدّورة الدّمويّة المُغلقة لدودة الأرض، يبقى الدَّم الذي يضخه القلب داخل مجموعة من الأوعية التي تُعيده إلى القلب. تمتلك الفقريات كلها جهازًا دوريًا مُغلقًا.

الأجهزة الدورية المفتوحة تحرك السَّوائل في اتجاه واحد

يُقسم الجهاز الدّوريّ إلى جهازين دوريين: مفتوح، ومُغلق. في **الجهاز الدّوريّ المفتوح** **Open circulatory system** مثل الأجهزة الموجودة في الرَّخويات، ومفصليات الأرجل (49-1ب)، لا فرق بين السَّائل الدّوريّ والسَّائل خارج الخلوي في الأنسجة. هذا السَّائل يُطلق عليه **الليمف الدموي** (هيموليمف) **Hemolymph**.

في الحشرات، يَضُخُّ أُنبوب عضلي، أو **القلب Heart**، الليمف الدموي خلال شبكة من القنوات والتَّجاويف في الجسم. يُصبُّ هذا السَّائل بعد ذلك في التَّجويف المركزي.

الأجهزة الدورية المُغلقة تدفع السَّوائل أو تحركها في دورة مُغلقة

في **الجهاز الدّوريّ المُغلق Closed circulatory system**، يوجد الدَّم، أو السَّائل الدّوريّ، دائمًا في أوعية دموية تنقله من القلب وإليه (الشكل 49-1جـ).

بعض اللافقريات، مثل رأسيات القدم الرَّخوية والدِّيدان (انظر الفصل الـ 34)، ومُعظم الفقريات تمتلك جهازًا دوريًّا مُغلقًا.

في الدِّيدان الحلقية مثل دودة الأرض، ينقبض الوعاء الظَّهري بشكل مُتناغم ومُستمر، ليعمل عمل مضخة، فيُدفع الدَّم من خلال خمسة شُريِّنات صغيرة، التي تعمل أيضًا بوصفها مضخات، إلى الوعاء البطني الذي ينقل بدوره الدَّم إلى النَّاحية الخلفية حتى يعود في النِّهاية إلى الوعاء الظَّهري. يتفرع من كلّ شريان أوعية صغيرة تُزوِّد أنسجة دودة الأرض بالأكسجين والمواد الغذائية، وتخلصها من نواتج الفضلات.

لقد أدَّت حاجات المخلوقات الكبيرة والمُعقَّدة إلى نقل المواد الغذائية والفضلات من الخلايا جميعها وإليها، إلى تطور أجهزة دورية. في اللافقريات، تضُخ الأجهزة الدورية المفتوحة الليمف الدموي إلى الأنسجة، حيث يصب بعد ذلك في تَجويف مركزي. تقوم أجهزة الدَّوران المُغلقة بتحريك السَّائل الدّوريّ في حلقة مُغلقة من المنطقة الضَّاخة وإليها، مثل القلب.

2-49 الأجهزة الدورية في الفقريات

أدَّت زيادة حجم الجسم وتعقيده الفسيولوجي في الحيوانات، إلى الحاجة لزيادة مساحة السَّطح لاستقبال المواد الغذائية والأكسجين، ولإزالة الفضلات وثاني أكسيد الكربون من الأنسجة ذات الكتلة المتزايدة. لقد طوّرت الفقريات تكيُّفات كبيرة، حيث ربطت ما بين الجهازين الدّوريّ والتّنفسيّ، وبذلك سمحت بتطور أجسام كبيرة قادرة على العيش على اليابسة.

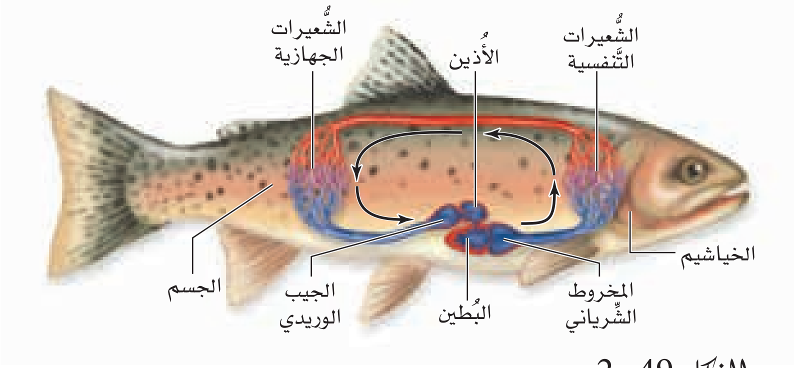
طورت الأسماك جهازًا دوريًّا فعّالًا بالتَّزامن مع وجود الخياشيم

يُعتقد أن أُصول الفقريات من الحبليات كانت تمتلك قلبًا أُنبوبيًّا كبيرًا، مُشابهًا لذلك الموجود الآن في السُّهيم (انظر الفصل الـ 35). لقد كان القلب عبارة عن منطقة مُتخصِّصة من الشريان البطني تحتوي على عضلات أكثر من بقية الشَّرايين؛ وتنقبض هذه المنطقة بشكل أمواج انقباضية دودية بسيطة.

إنَّ تطور الخياشيم لدى الأسماك يحتاج إلى مضخة أكثر فعالية. ولهذا، فإنَّ الأسماك طوَّرت قلبًا ذا غُرف حقيقية قابلة للانقباض. يتكون قلب السَّمكة بشكل رئيس من أُنبوب يحتوي على أربعة تراكيب مُرتبة واحدة تلو الأُخرى، لتُشكِّل هذه التَّراكيب غرفتين أو حجرتين (الشكل 49-2). إنَّ التَّركيبين الأوليين – **الجيب الوريدي Sinus venosus والأذين Atrium** – شكَّلا الحجرة الأولى؛ في حين شكَّل الاثنان المُتبقيان، **البُطين Ventricle والمخروط الشِّرياني Conus arteriosus**، الحجرة الثَّانية. يبدأ الانقباض بداية بالجيب الوريدي، ثم الأذين، ثم البُطين، ثم المخروط الشِّرياني.

على الرغم من تغيُّر مواقع هذه التَّراكيب في الفقريات، فإن تسلسل الانقباضات يبقى ثابتًا. في الأسماك، تبدأ السّيالات الكهربائية الانقباض في الجيب الوريدي؛ في الفقريات الأُخرى، وتبدأ السّيالات الكهربائية في تركيب مُشابه له يُدعى العقدة الجيبية الأذينية **Sinoatrial node (SA)**.

بعد انتقال الدَّم من المخروط الشِّرياني ينتقل إلى الخياشيم، وهناك يُزود بالأكسجين. يُغادر الدَّم بعد ذلك الخياشيم من خلال شبكة من الشرايين إلى باقي الجسم، ليعود إلى الجيب الوريدي. هذه الحلقة البسيطة تمتلك مُحدِّدًا واحدًا هو هبوط ضغط الدَّم بشكل كبير عند مروره في الشُّعيرات الدَّمويّة في الخياشيم.



الشكل 49-2

القلب والدَّورة الدَّمويّة للأسماك. رسم تخطيطي لقلب السَّمكة، يبيِّن التَّراكيب على التَّوالي: (جيب وريدي؛ أُذين؛ بُطين؛ مخروط شِّرياني) التي تُشكِّل حجرتي ضخ. يُضخ الدَّم عن طريق البُطين إلى الخياشيم، ومن ثمَّ إلى الجسم. الدَّم الغني بالأكسجين يظهر باللَّون الأحمر؛ والدَّم قليل الأكسجين يظهر باللَّون الأزرق.

يؤدي هذا إلى بُطء اندفاع الدَّم من الخياشيم إلى بقية أجزاء الجسم، ومن ثم يُقلِّل من توصيل الأكسجين إلى الأنسجة.

في البرمائيات ومعظم الزَّواحف، احتاجت الرِّئة إلى دورة دموية مُنفصلة

إنَّ وجود الرِّئة في البرمائيات تطلَّب وجود تغيُّر في طبيعة الدَّورة الدّمويّة فيها، حيث طوَّرت هذه المخلوقات دورة أخرى. بعد أن يتم ضخ الدَّم من القلب خلال الشرايين الرِّئوية إلى الرِّئة، فإنها لا تذهب مُباشرة إلى أنسجة الجسم المُختلفة، ولكنها تعود عن طريق الأوردة الرِّئوية إلى القلب. يُغادر الدَّم القلب مرة أُخرى ليذهب إلى الأنسجة المُختلفة. يُدعى هذا النِّظام **الدَّورة المُزدوجة Double circulation**: حيث تضم **الدَّورة الرِّئوية Pulmonary circulation**، وهي حركة الدَّم بين القلب والرِّئة، **والدَّورة الجهازية Systemic circulation**، وهي حركة الدَّم بين القلب وبقية أجهزة الجسم.

الدّورة الدّمويّة في البرمائيات

إن أفضل تصميم، هو انتقال الدَّم المحمل بالأكسجين من الرِّئة مُباشرة إلى الأنسجة، بدلًا من أن يتمَّ خلطُه في القلب مع الدَّم غير المحمل بالأكسجين العائد من الجسم. للتَّقليل من هذا الخلط؛ طوَّرت البرمائيات تركيبين للحدّ من ذلك (الشكل 49-3). أولًا، لقد تمَّ فصل الأُذين إلى حجرتين: الأُذين الأيمن يستقبل الدَّم غير المحمل بالأكسجين من الدَّورة الدّمويّة الجهازية، والأذين الأيسر يستقبل الدَّم المحمل بالأكسجين من الرِّئة. ومن ثم، فإنَّ هذين النَّوعين من الدَّم لا يتم اختلاطهما.

ولأنّ قلب البرمائيات يحتوي على بُطين واحد، فإنَّ فصل الدَّورة الرِّئوية عن الدَّورة الجهازية يكون غير كامل. يقلل من هذا الاختلاط في البُطين قنوات داخلية تصنعها نتوءات في جدار البطين. لقد تمَّ فصل المخروط الشِّرياني جزئيًّا عن طريق حاجز يوجِّهُ الدَّم غير المحمّل بالأكسجين إلى الشريان الرِّئوي، والدَّم المحمّل بالأكسجين إلى الشريان الأبهر، أي الشريان الرِّئيس في الدَّورة الجهازية.

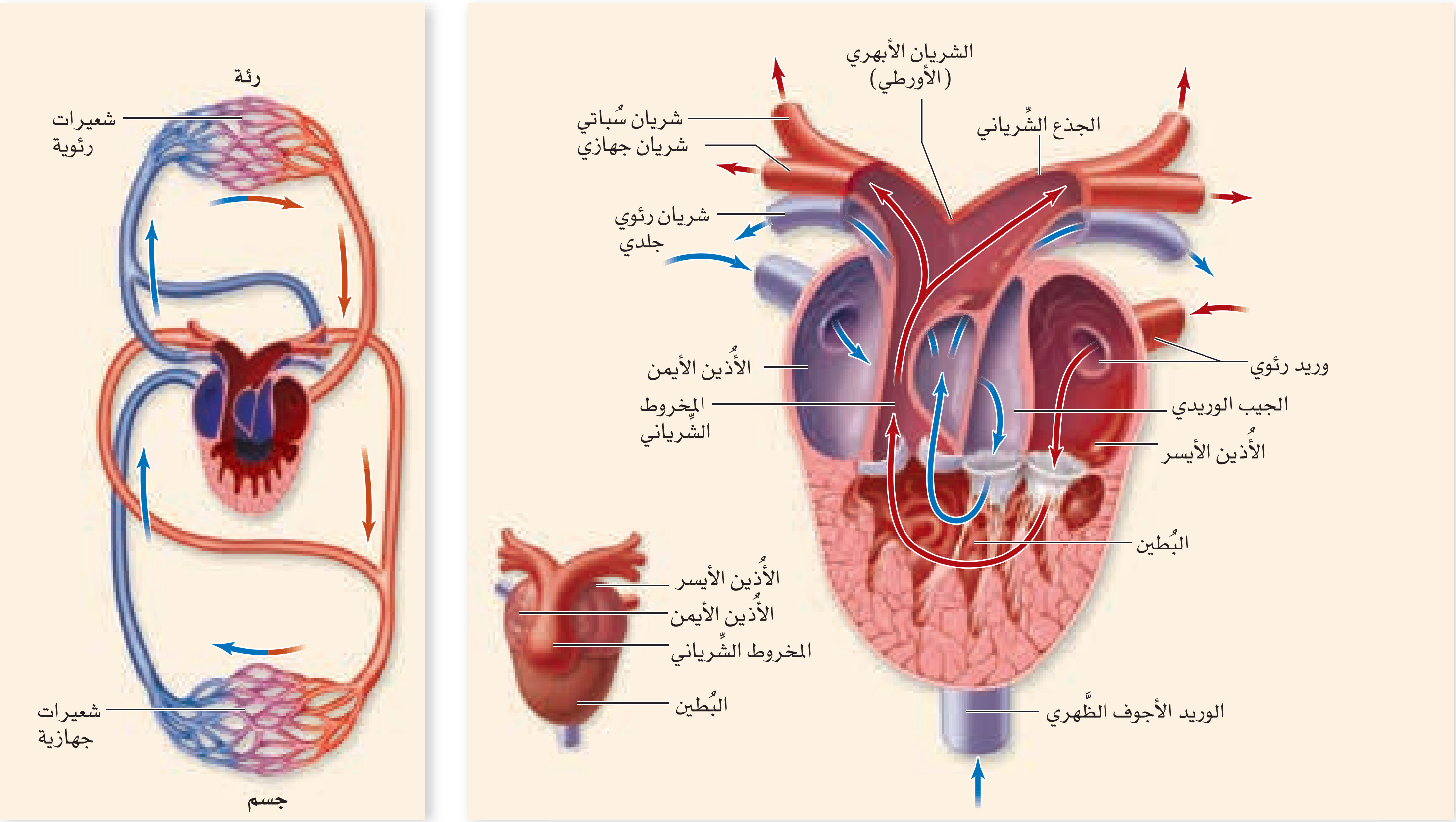
تستطيع البرمائيات التي تعيش في الماء الحصول على أكسجين إضافي عن طريق الجلد. ومن ثم، تمتلك هذه البرمائيات دورة رئوية–جلدية *Pulmocutaneous* تُرسل الدَّم إلى الرِّئة والجلد. يوجد التَّنفس الجلدي أيضًا في الكثير من الزَّواحف المائية، مثل السَّلاحف المائية.

الدّورة الدّمويّة في الزَّواحف

لقد أُضيفت تعديلات أُخرى إلى القلب للتَّقليل من خلط الدَّم المحمّل بالأكسجين، وغير المحمل بالأكسجين في الزَّواحف. إضافة إلى احتواء الزواحف على أذينين مُنفصلين، فإنها تمتلك حاجزًا يقسم البُطين جزئيًّا إلى قسمين. يكون هذا الفصل كاملًا في واحدة من رتب الزواحف، التَّماسيح، التي تمتلك بطينين مُنفصلين تمامًا (انظر الجزء اللاحق). ومن التَّغيُّرات الأُخرى على الدَّورة الدّمويّة في الزَّواحف، اندماجُ المخروط الشِّرياني في جذوع الشَّرايين الكبيرة المُغادرة من القلب.

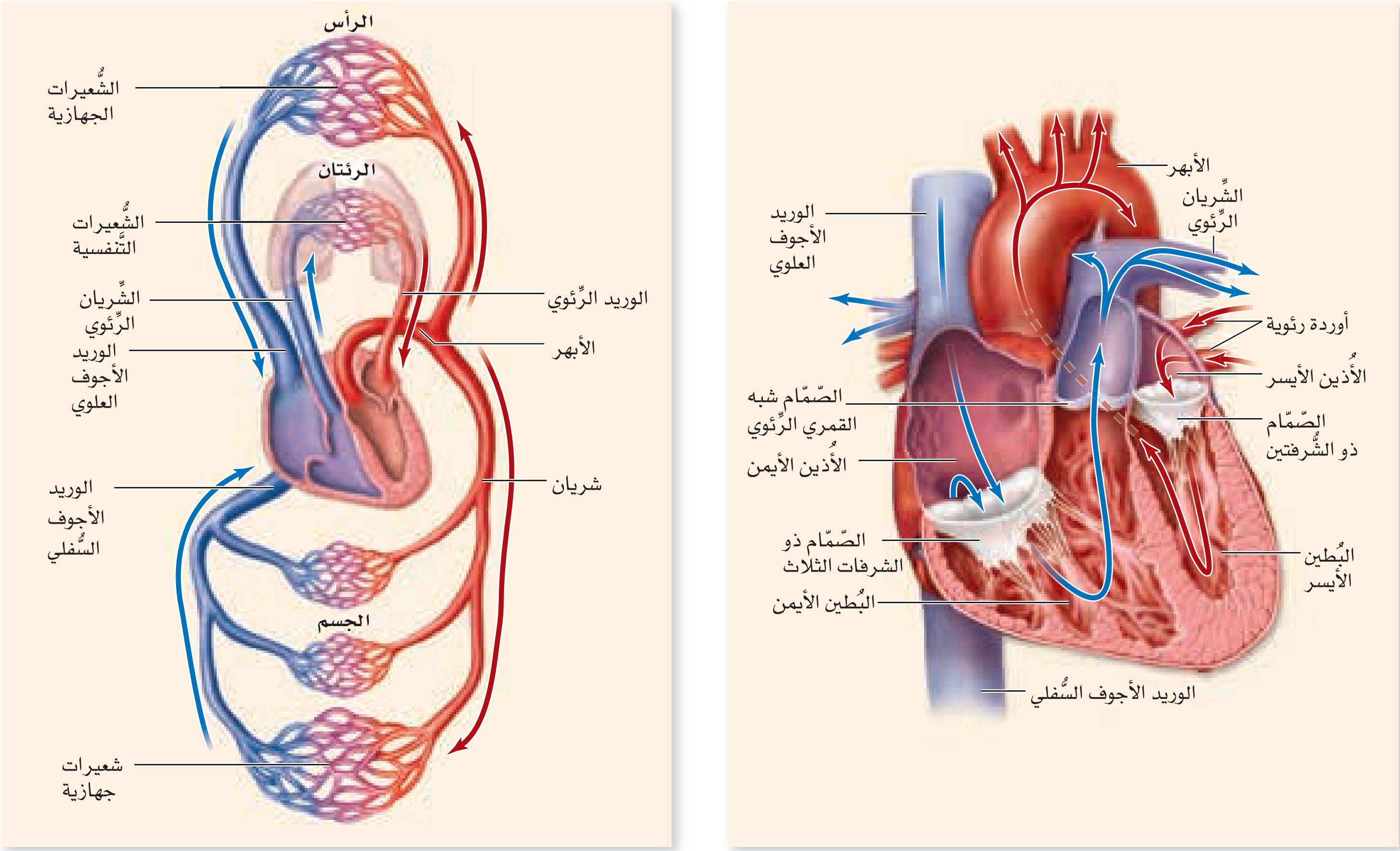
تمتلك الثَّدييات والطُّيور والتَّماسيح دورتين دمويتين منفصلتين تمامًا

تمتلك الثَّدييات، والطُّيور، والتَّماسيح قلبًا بأربع حُجرات، يكون فيها كلّ من الأذينين والبطينين مُنفصلين تمامًا (الشكل 49-4). يستقبل الأُذين الأيمن الدَّم غير المحمّل بالأكسجين من أنحاء الجسم المُختلفة، ويصبُّه في البُطين الأيمن، حيث يضخّه البُطين الأيمن إلى الرِّئة. يستقبل الأُذين الأيسر الدَّم المحمل بالأكسجين من الرِّئة، ويصبُّه في البُطين الأيسر، الذي يضخّه بدوره إلى بقية الجسم.



الشكل 49-3

القلب والدَّورة الدّمويّة للبرمائيات. أ. يمتلك الضفدع قلبًا ذا ثلاث حجرات: أُذينين وبُطين واحد، وهو يضخُّ الدَّم إلى الرئتين والجسم. ب. على الرغم من احتمالية الخلط، فالدَّم المحمل بالأكسجين وغير المحمل بالأكسجين (الخطوط الحمراء والزرقاء، على التَّوالي) يختلط بشكل قليل عند ضخّه إلى الرئتين والجسم. يحدث تزويد الدَّم بالأكسجين أيضًا عن طريق تبادل الغازات عبر الجلد.



الشكل 49–4

القلب والدَّورة الدّمويّة في الثّدييات والطُّيور. أ. طريق مرور الدَّم خلال القلب ذي الأربع حجرات. ب. يستقبل الجزء الأيمن من القلب الدَّم منزوع الأكسجين، ويضُّخه إلى الرئتين؛ في حين يستقبل الجزء الأيسر من القلب الدَّم المحمل بالأكسجين، ويضُّخه إلى الجسم. بهذه الطريقة، تبقى الدَّورة الدّمويّة الرِّئوية مُنفصلة بشكل كامل عن الدّورة الجهازية.

القلب في هذه الفقريات ذات الدورتين. يمتلئ الأذينان بالدَّم، وينقبضان معًا في وقت واحد، طارحين ما يملكانه من الدَّم إلى البُطينين. ينقبض أيضًا البُطينان في الوقت نفسه دافعين الدَّم إلى الدَّورة الرِّئوية والدَّورة الجهازية.

يُعتقد أنَّ وجود جهاز دوري يمتلك دورتين دمويتين في الثّدييات والطُّيور مهم لتطُّور الحيوانات ذات الدَّم الحار، حيث تحتاج إلى دورات ذات كفاءة عالية لدعم مُعدَّلات الأيض المُرتفعة التي تحتاج إليها هذه الحيوانات للحفاظ على درجة حرارة أجسامها الدَّاخلية ثابتة حول نقطة مُعينة.

بقي الجيب الوريدي، خلال عملية تطور قلب الفقريات، يعمل بوصفه صانع خطو، وهو مكان تَكوُّن السّيالات العصبية التي تُسبِّب نبضات القلب. وعلى الرغم من أنَّ الجيب الوريدي شكَّل حُجرة رئيسة بقلب الأسماك، فقد اختُزِل من ناحية الحجم في البرمائيات، واختُزِل أكثر في الزَّواحف. لا يوجد الجيب الوريدي على شكل حُجرة منفصلة في الطُّيور والثّدييات، على الرغم من بقاء أجزاء من أنسجته في جدار الأُذين الأيمن. هذه الأنسجة، أي العُقدة الجيبية الأذينية، لا تزال المكان الذي تنشأ منه نبضات القلب، كما سَيُوضَّح هذا لاحقًا.

تمتلك مُعظم الفقريات جهازًا دوريًا مُغلقًا. يُعَدُّ قلب السَّمكة أنبوبًا مُعدَّلًا، يتكون من حُجرتين، حيث يُضخ الدَّم من القلب إلى الخياشيم، ثم يُوزّع إلى بقية الجسم. تمتلك البرمائيات والزَّواحف دورتين – دورة رئوية وأخرى جهازية – تُرسِل الأولى الدَّم إلى الرِّئة، في حين تُرسل الأُخرى الدَّم إلى بقية أنحاء الجسم. وحيث إنَّ هذه الفقريات تمتلك بُطينًا واحدًا، فإنَّ بعض الخلط يحدث بين الدَّم المحمَل بالأكسجين وغير المحمَل بالأكسجين. في الطُّيور والثّدييات والتَّماسيح، يتمُّ فصل البطينين بشكل كامل، ولا يحدث خلط بين الدَّم المحمل بالأكسجين وغير المحمل بالأكسجين.

3-49 القلب رباعي الحُجرات والأوعية الدّمويّة

كمـا ذكرنـا سابقًـا، يمـر القلب فـي الثَّدييـات، والطُّيـور، والتَّماسيـح بدورتين انقباضيتيـن: انقباض أحد الأُذينيـن لإرسال الـدَّم إلى البُطيـن، وانقباض أحد البُطينيـن لإرسال الدَّم إلى الدَّورة الرِّئوية أو الجهازيَّة. هذان الانقباضان، إضافة إلـى فترة الرَّاحة بينهما، يُشكِّلان **الدَّورة القلبيـة Cardiac cycle** التي تُشكِّل النَّبضة القلبية.

تقود الدَّورة القلبية الجهاز القلبيّ الوعائيّ

يمتلك القلب زوجين من الصمامات (الشكل49-5). أحد هذه الأزواج، **الصمامات الأذينية البُطينية Atrioventricular (AV) valves**، تُحافظ على اتجاه تدفُّق الدَّم من الأذينين إلى البطينين. يُدعى الصّمام الأُذينيُّ البُطينيُّ الموجودُ على الجهة اليُمنى من القلب **الصّمام ثُلاثيَّ الشُّرفات Tricuspid valve**، والصّمام الموجود على الجهة اليُسرى **الصّمام ثنائي الشُّرفات Bicuspid or Mitral valve**. الزَّوج الآخر من الصمامات، يُسمّى **الصمامات نصف القمرية** (أو نصف هلالية) **Semilunar valves**، تسمح بمرور الدَّم من البُطينين إلى الأنظمة الشِّريانية. **الصّمام الرِّئوي Pulmonary valve** يقع عند مخرج البُطين الأيمن، **أمّا الصّمام الأبهري Aortic valve** فيقع عند مخرج البُطين الأيسر. تُفتَح هذه الصّمامات، وتُغلَق عند مرور القلب بالدَّورة القلبية. يُسبِّب إغلاق هذه الصّمامات صوت القلب "لَبّ دَبّ" الذي يُسمع باستخدام سمّاعة الطبيب.

يعود الدَّم إلى القلب المُستريح من خلال أوردة تُصب في الأُذينين الأيمن والأيسر. عندما يمتلئ الأُذينـان، يرتفع الضَّغط الدَّاخلي، ويُسبِّب ذلك فتح الصّمامات الأُذينية البُطينية، ويتدفق الدَّم إلى البُطينين. يؤدي هذا إلى امتلاء البطينين بما يقارب 80%. إنَّ انقباض الأُذينين بعد ذلك يُكمِّل الـ 20% المُتبقية من الثمانين مللترًا، في المُعدَّل، التي يستطيع كلّ من البطينين استقبالها في حالة الرَّاحة للشَّخص. تتم هذه الأحداث عندما يكون البُطينان في حالة الانبساط، وتُسمّى هذه الفترة من الرَّاحة **الانبساطَ البُطينيّ Diastole**.

بعد فترة تلكؤ قليلة، ينقبض البُطينان، وتُسمّى هذه الفترة من الانقباض **الانقباضَ البُطينيّ Systole**. إنَّ الانقباض في كلّ بطين يزيد من الضَّغط الدَّاخلي في كلّ حجرة، مُسبِّبًا إغلاقًا قويًّا للصّمامات الأُذينية البُطينية (صوت «لَبّ»)، مانعًا الدَّم من الرُّجوع إلى الأذينين. بعد إغلاق الصّمامات الأُذينية البُطينية مباشرةً، يرتفع الضَّغط في البُطينين مُسبِّبًا فتح الصّمامات نصف القمرية ليخرج الدَّم إلى الأنظمة الشِّريانية. بعد ارتخاء البُطينين، يمنع إغلاقُ الصّمامات نصف القمرية رجوعَ الدَّم إلى البُطينين (صوت «دَبّ»).

تتشعب الشَّرايين والأوردة من مناطق الجسم المُختلفة وإليها

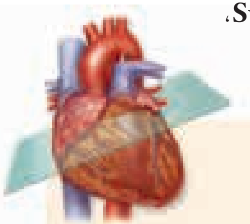
تنقُل **الشَّرايين الرِّئوية Pulmonary arteries** اليُمنى واليُسرى الدَّم غير المحمل بالأكسجين من البُطين الأيمن إلى الرئتين اليُسرى واليُمنى. وكما ذكرنا سابقًا، فإنَّ **الأوردة الرِّئوية Pulmonary veins** تعيد الدَّم المحمل بالأكسجين من الرِّئتين إلى الأُذين الأيسر من القلب.

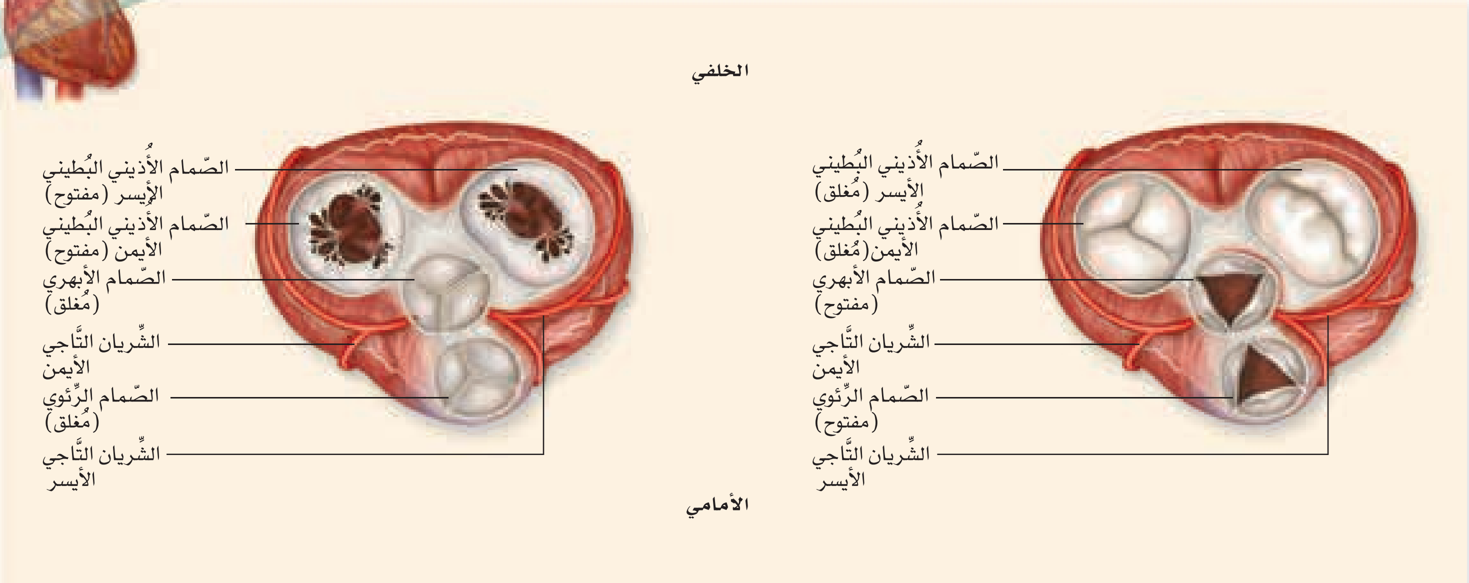
الأبهرُ **Aorta** وتشعُّباته جميعها شرايين جهازيةٌ، تحمل الدَّم المحمل بالأكسجين من البُطين الأيسر إلى أجزاء الجسم كلّه. **الشَّرايين التَّاجية Coronary arteries** هي أول التَّفرعات من الأبهر؛ حيث تُزوِّد هذه الشَّرايين عضلات القلب بالدَّم المحمل بالأكسجين (الشكل 49-5 ب). تتفرَّع الشَّرايين الجهازية الأُخرى من القوس الأبهري فوق القلب والجزء الهابط والعابر للتَّجويف الصَّدري والبطني.

يعود الدَّم قليل الأكسجين، من أعضاء الجسم المُختلفة إلى القلب عن طريق الأوردة الجهازية. تُصب هـذه الأوردة في النِّهاية في وريدين رئيسين: **وريد أجوف علوي Superior vena cava**، يجمع الدَّم من الأجزاء العلوية، **ووريد أجوف سفلي**

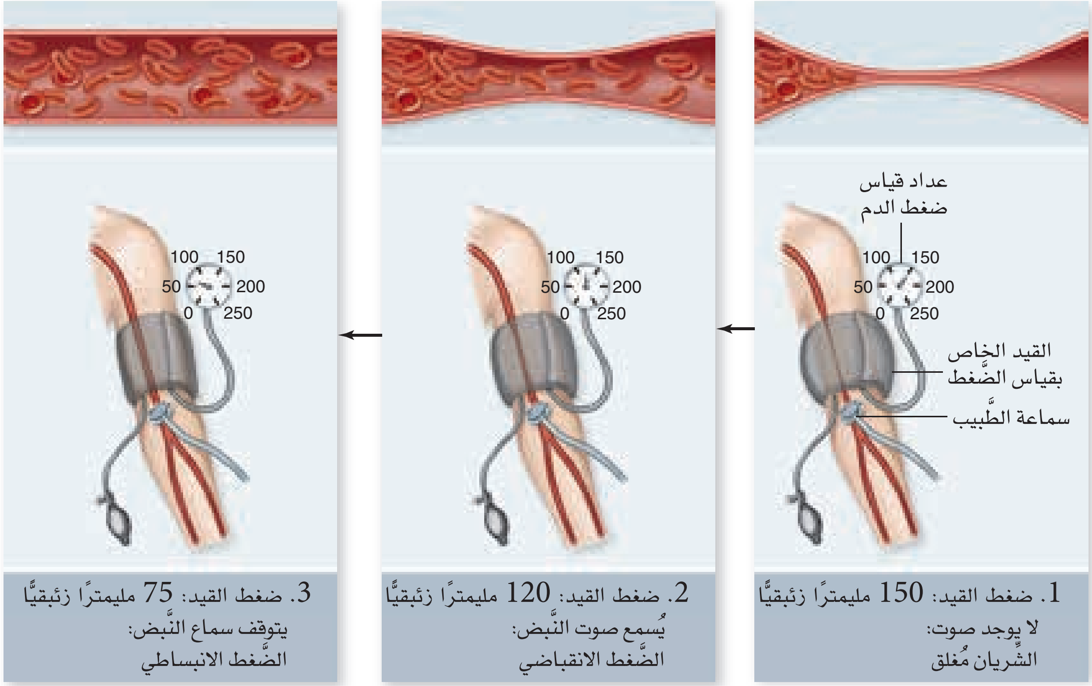
الشَّكل 49-5

صمامات القلب والدَّورة التَّاجية. أ. الصّمامات الأربعة للقلب مُوضَّحة في هذا الشَّكل، وتبدو الصمامات الأُذينية -البُطينية مفتوحة (الأيسر)، وكذلك الصّمام الأبهري والرِّئوي مفتوحان (الأيمن). تمنع هذه الصّمامات عودة الدَّم إلى الخلف (رجوع الدَّم) في أثناء عمل القلب. ب. أول التَّفرعات من الشريان الأبهر هو الشّرايين التَّاجية التي تمد القلب بالدَّم. يعود الدَّم مُباشرة إلى القلب عبر الأوردة التَّاجية.





أ. صمَّامات القلب.



الشكل 49-6

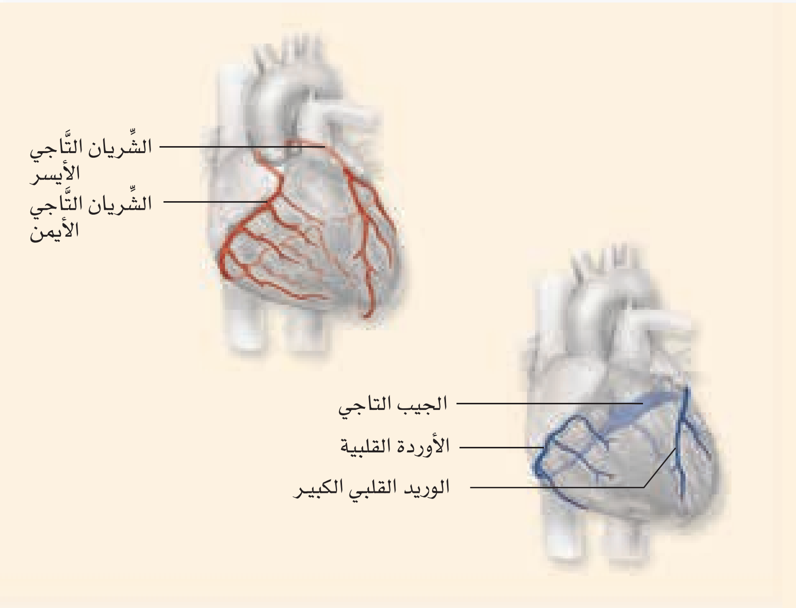
قياس ضغط الدَّم. يتم ربط القيد الخاص بقياس ضغط الدَّم بشكل مُحكم؛ لكي يُمنع تدفُّق الدَّم عبر الشريان العضدي. بعد تقليل الضغط في هذا القيد، يُصبح ضغط الدَّم الانقباضي أكبر من ضغط القيد، ولهذا يُسمع النَّبضُ باستخدام سمَّاعة الطَّبيب. يُسجَّل الضَّغطُ عند هذه النقطة بوصفه ضغطًا انقباضيًّا. مع تخفيض الضَّغط في القيد تدريجيًّا، يقلّ تشوّه الأوعية الدّمويّة، فيختفي الصوت، ويعود تدفُّق الدَّم الصامت. الضغط الانبساطي هو الضَّغط الذي يتوقف عنده سماع الصوت.

Inferior vena cava، يجمع الدَّم من الأجزاء السُّفلية. تصبُّ هذه الأوردة في الأُذين الأيمن، فتكتمل بذلك الدَّورة الدّمويّة الجهازية.

يتسبَّب الضَّغط المُتولِّد عن الانقباض البُطيني في تدفُّق الدَّم في الشَّرايين، والشُّعيرات الدّمويّة، والأوردة. ويجب على البُطينين الانقباض بقوة كافية لتحريك الدَّم عبر الجهاز الدّوريّ كاملًا.

يمكن قياس ضغط الدَّم الشِّرياني

ينتقل الضَّغط المُتولِّد بعد انقباض البُطينين إلى الشَّرايين بعد أن يُفتح الصّمام الأبهر. إنَّ النَّبض المحسوس عند معصم اليد أو الرَّقبة سببه تغيُّرات في الضَّغط، حيث تتمدد الشَّرايين المرنة أو تتقلّص مع تدفُّق الدَّم فيها. يستخدم الأطباء عادةً ضغط الدَّم مؤشرًا عامًّا يدلّ على سلامة الجهاز القلبي الوعائي، حيث إنَّ ظروفًا مُتنوعة تُسبِّب زيادة أو نقصًا في ضغط الدَّم.



ب. الدَّورة التَّاجية في القلب.

يُقاس ضغط الدَّم بجهاز، يُسمّى المضغاط (جهاز قياس ضغط الدَّم) *Sphygmomanometer*، عن طريق الشِّريان العضدي الموجود في الجزء الدَّاخلي للذراع، فوق الكوع (الشكل 49-6). تُلف قطعة قماش تُشبه القيد على الجزء العلوي للذراع بشكل جيد، وتنفخ لتمنع تدفُّق الدَّم إلى الجزء السُّفلي للذراع. عند تخفيف الضغط تدريجيًّا في قطعة القماش (القيد)، نبدأ سماع نبضات بسماعة الطَّبيب، وهذا بسبب مرور الدَّم في الشَّرايين. في اللحظة التي يبدأ فيها سماع الصَّوت، تُؤخذ القراءة، ويدل ذلك على قمة الضَّغط في الشِّريان، أو **ضغط الانقباض Systolic pressure**، وهو ناتج عن انقباض البُطينين. عند زيادة ارتخاء القيد، لا يكون هناك عائق لتدفُّق الدَّم، لهذا يتوقف سماع النَّبضات. وتُشير هذه النُّقطة إلى أقل ضغط أو **ضغط الانبساط Diastolic pressure**. عندها، يكون البُطينان في حالة ارتخاء.

يُكتب ضغط الدَّم بوصفه نسبة الضَّغط الانقباضي إلى الضَّغط الانبساطي، وللشخص الطَّبيعي في العِشرينيّات من عمره، يكون ضغط الدَّم تقريبًا 120 / 75 (تُقاس بالمليمتر الزِّئبقي، mmHg). إذا زاد هذا الرَّقم على 150 مليمترًا زئبقيًّا بالنِّسبة إلى الضَّغط الانقباضي، أو زاد على 90 مليمترًا للضَّغط الانبساطي، فإنّ هذا يشير إلى **ارتفاع ضغط الدَّم Hypertension**.

انقباض عضلات القلب ينشأ من خلايا ذاتية الإيقاع

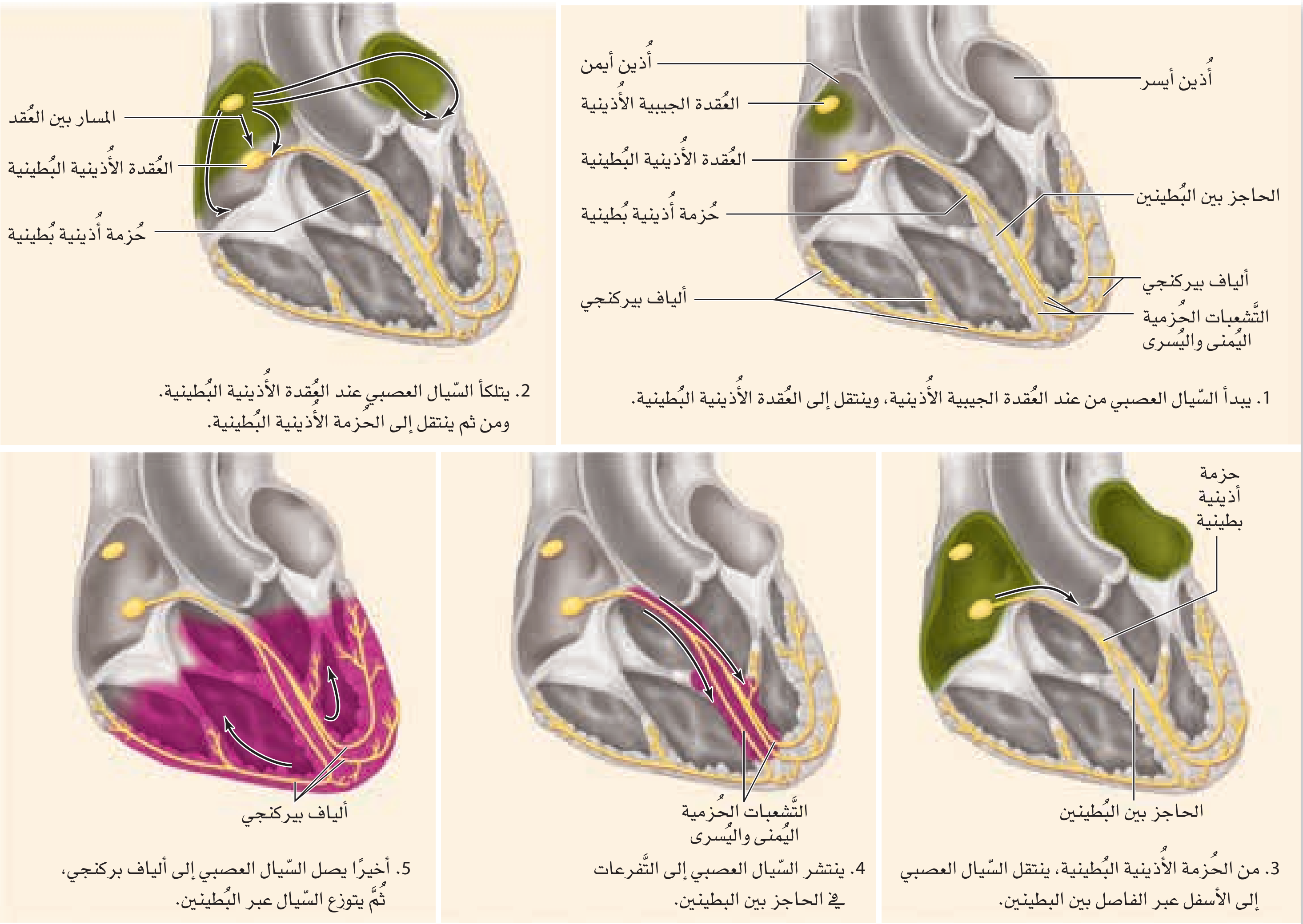
تحفِّز إزالةُ الاستقطاب الغشائي انقباضَ الخلايا القلبية، كما يحدث في الخلايا العضلية الأُخرى (انظر الفصل الـ 44 و 47). تقوم السّيالات العصبية القادمة من العصبونات الحركية بإزالة الاستقطاب، في العضلات الهيكلية. يمتلك القلب، بالمُقارنة مع الخلايا العضلية الهيكلية، خلايا عضلية مُتخصصة لديها قابلية "الإثارة الذَّاتية" تُدعى **أليافًا ذاتية الإيقاع Autorhythmic fiber**، وتستطيع تكوين سيالات عصبية على فترات مُنتظمة دون الحاجة إلى تنشيط عصبي.

العُقدة الجيبية الأذينية أهم مجموعة من الخلايا ذاتية الإيقاع، وقد تمَّ وصفها في السَّابق (الشكل 49-7). تقع هذه العُقدة في جدار الأُذين الأيمن، وتعمل بوصفها صانع الخطو لبقية القلب؛ لأنها تكوِّن سيالات عصبية تلقائية بمعدَّل عالٍ مُقارنة مع الخلايا ذاتية الإيقاع الأُخرى. سبب السّيالات العصبية التّلقائية هو التَّدفُّق

المُستمر لأيونات الصوديوم إلى داخل الخليَّة الذي يعمل على إزالة الاستقطاب. عند وصول جهد العتبة، يحدث السّيال العصبي. عند انتهاء السّيال العصبي، يكون الكمون الغشائي (جهد الغشاء) أقل من شدة العتبة، وتعود العملية لتبدأ من جديد. تُكوِّن العُقدة الجيبية الأُذينية سيالًا عصبيًّا كلّ 0.6 ثانية، وهذا يعادل ما يقارب 100 نبضة في الدَّقيقة. وكما سنرى لاحقًا في هذا الفصل، فإنَّ الجهاز العصبي الذّاتي يستطيع تغيير هذا المُعدَّل.

تنتقل إزالة الاستقطاب من هذه العُقدة عبر طريقين: الأول إلى الألياف العضلية القلبية للأُذين الأيسر. والثاني إلى الأُذين الأيمن، ومن ثمَّ إلى **العُقدة الأُذينية البطينية Atrioventricular (AV) node**. عندما تنشأ إزالة الاستقطاب، تنتشر بسرعة من خليّة عضلية إلى أُخرى على شكل موجة تُغلِّف كلاًّ من الأُذين؛ الأيمن والأيسر في الوقت نفسه تقريبًا. إنَّ هذا الانتقال السَّريع لإزالة الاستقطاب ممكن الحدوث بسبب وجود ألياف توصيل مُتخصِّصة، وبسبب اتصال الخلايا العضلية مع بعضها من خلال الأقراص البينية *Intercalated disks* (انظر الفصل الـ 43).

تفصل صفيحة من النَّسيج الضَّام الأُذينين عن البُطينين، وتمنع انتشار السّيالات العصبية عبر الألياف العضلية من الأُذين إلى البطين. تعمل العُقدة الأذينية البُطينية بوصفها طريقًا وحيدًا لمرور إزالة الاستقطاب وتوصيله من الأذينين إلى البُطينين. تقلُّ الألياف المُكوِّنة للعُقدة الأُذينية البطينية سرعة توصيل إزالة الاستقطاب،



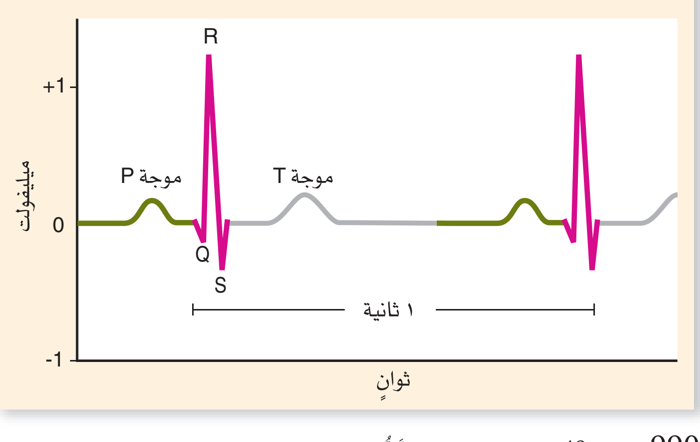
1. يبدأ السّيال العصبي من عند العُقدة الجيبية الأُذينية، وينتقل إلى العُقدة الأُذينية البُطينية.

2. يتلكأ السّيال العصبي عند العُقدة الأُذينية البُطينية. ومن ثم ينتقل إلى الحُزمة الأُذينية البُطينية.

3. من الحُزمة الأُذينية البُطينية، ينتقل السّيال العصبي إلى الأسفل عبر الفاصل بين البطينين.

4. ينتشر السّيال العصبي إلى التَّفرعات في الحاجز بين البطينين.

5. أخيرًا يصل السّيال العصبي إلى ألياف بركنجي، ثُمَّ يتوزع السّيال عبر البُطينين.



الشكل 49-7

مسار التَّهيُّج الكهربائي في القلب. الأحداث التي تتم في أثناء انقباض القلب تتماشى مع قياسات النَّشاط الكهربائي في التَّخطيط الكهربائي للقلب (ECG). إزالة الاستقطاب/ انقباض الأُذينين يظهران باللَّون الأخضر في الأعلى، ويقابلان الموجة P من مُخطَّط القلب الكهربائي (وهي أيضًا باللَّون الأخضر). إزالة الاستقطاب/ انقباض البُطينين يظهران باللَّون الأحمر، ويقابلان الموجة QRS من المُخطط الكهربائي للقلب (باللَّون الأحمر أيضًا). الموجة T في المُخطط الكهربائي للقلب تقابل إعادة استقطاب البُطينين. تُغطّى إعادة استقطاب الأُذينين بالموجة QRS ومن ثم، فهي لا تظهر.

مُقلِّلة بذلك انقباض البُطين بمقدار 0.1 ثانية. ويسمح هذا التَّأثير للأُذين بإتمام عملية الانقباض وطرح ما يحويه من دم قبل أن يبدأ البُطين بالانقباض.

بعد ذلك، تنتقل إزالة الاستقطاب بشكل سريع إلى البُطين عبر شبكة من الألياف تُسمّى **الحزمة الأُذينية البطينية Atrioventricular bundle**، أو **حزمة هِسّ Bundle of His**. تنتقل إزالة الاستقطاب بعد ذلك من هذه الألياف إلى **ألياف بيركنجي Purkinje fibers**،التي تُحَفِّزُ انقباض الخلايا العضلية القلبية في كلٍّ من البطينين الأيمن والأيسر بشكل مُباشر، مُسبِّبةً انقباضها في الوقت نفسه.

إنَّ تحفيز الخلايا العضلية القلبية يُسبِّب تكوين جهد الفعل بها، الذي يؤدي بدوره إلى انقباض هذه الخلايا. يتم التَّحكُّم في عملية الانقباض هذه عن طريق الكالسيوم ونظام تروبونين/ تروبوميوسين بشكل مُشابه لما يحدث في العضلة الهيكلية (انظر الفصل الـ 47)، لكن شكل جهد الفعل في الخلايا العضلية القلبية مُختلف عنه في خلايا العضلة الهيكلية. يتبع فترة الصُّعود التي يُسبِّبها تدفُّق أيونات الصوديوم عبر قنوات، تفتح وتُغلق مُعتمدة على التَّغيُّر في فرق الجهد حول الغشاء، فترة ثبات في إزالة الاستقطاب التي تسمح بحدوث انقباض دائم. إنَّ سبب هذه الفترة يعود إلى فتح قنوات الكالسيوم المُعتمدة في فتحها وإغلاقها على التَّغير في فرق الجهد حول الغشاء. يُسبِّب استمرار تدفُّق الكالسيوم من الخارج استمرارًا في إزالة الاستقطاب عندما يتم وقف تنشيط قنوات الصوديوم. يؤدي هذا الاستمرار في إزالة الاستقطاب إلى زيادة عدد قنوات الكالسيوم المفتوحة الموجودة في الشبكة الأندوبلازمية وزيادة تدفُّق الكالسيوم نحو السيتوبلازم، وهذا يُسبِّب انقباضًا مُستديمًا. يُزال الكالسيوم من السيتوبلازم عن طريق مضخَّة في الشَّبكة الأندوبلازمية تُشبه تلك الموجودة في العضلات الهيكلية، وعن طريق نواقل إضافية على غشاء الخليّة، تقوم بضخ الكالسيوم من السيتوبلازم إلى الفراغ بين الخلوي.

يُمكن تسجيل النَّشاط الكهربائي للقلب من السَّطح الخارجي للجسم عن طريق أقطاب توضع على الأطراف والصَّدر. يُسمى هذا التَّسجيلُ **التَّخطيطَ الكهربائيَّ للقلب Electrocardiogram (ECG)**، الذي يُبيِّن إزالة الاستقطاب أو إعادته لخلايا القلب خلال الدَّورة القلبيــة (انظر الشَّكل 49-7). تُسبِّب إزالةُ الاستقطاب انقباضَ القلب، وتُسبِّب إعادةُ الاستقطاب ارتخاءَه.

تنتج القمة الأولى في التَّخطيط، P، من إزالة الاستقطاب الحاصلة في الأُذينين، وترتبط هذه القمة بانقباضهما. وتُعبِّر القمّة الثانية، QRS عن إزالة الاستقطاب في البُطينين؛ في خلال هذه الفترة، ينقبض البُطينان (الانقباض البُطيني). القمّة الأخيرة، T، تُعبِّر عن إعادة استقطاب البُطينين؛ وفي هذه الفترة يحدث ارتخاء البُطينين.

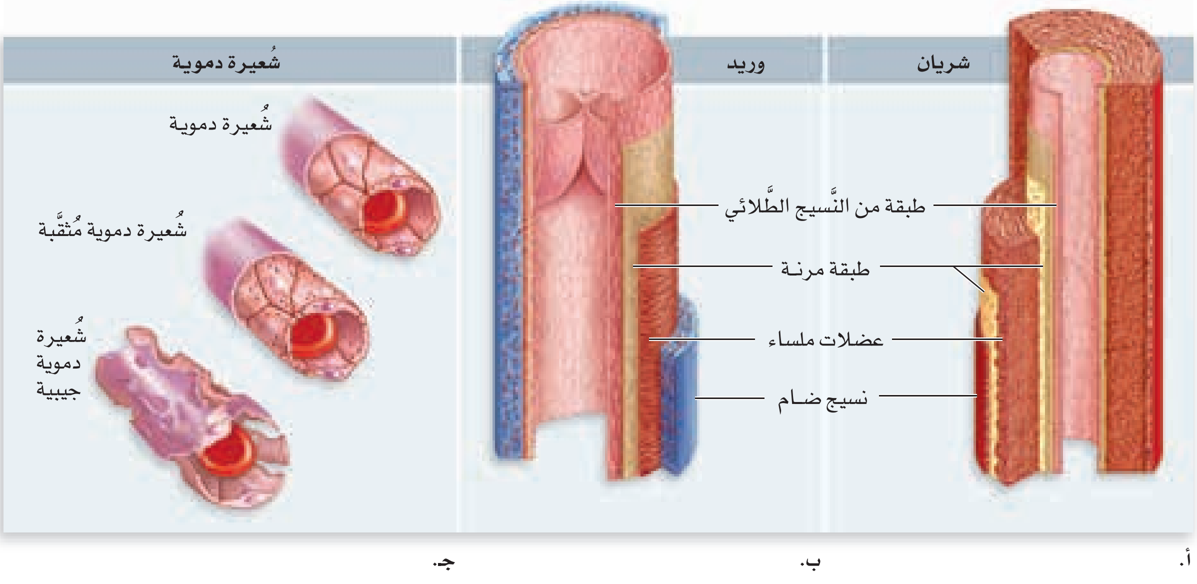
تتكوَّن الـدَّورة القلبية من مرحلتين: مرحلة انقباضية وأخرى انبساطية؛ ينقبض البُطين عند المرحلة الانقباضية، ويرتخي عند المرحلة الانبساطية. تنشأ أمواج إزالة الاستقطاب من العُقدة الجيبية الأُذينية في الأُذين الأيمن، وتُحفِّز هذه الأمواج انقباض الأُذينين في البداية، ومن ثم البُطينين. يستمر الانقباض مدة أطول في العضلات القلبية منها في العضلات الهيكلية بسبب وجود قنوات الكالسيوم المُعتمدة في فتحها على التَّغيُّر في فرق الجهد حول الغشاء، التي تضيف المزيد من الكالسيوم إلى السيتوبلازم، ومن ثم تجعل الانقباض يستمر مدة طويلة. التَّخطيط الكهربائي للقلب يتبع إزالة الاستقطاب الذي يحدث خلال الدَّورة القلبية.

4-49 خصائص الأوعية الدّمويّة

عرفت أنَّ الدَّم يُغادر القلب من خلال أوعية دموية تُدعى الشَّرايين **Arteries**. تتفرع هذه الأوعية، لتُشكِّل "شجرة" مُتفرِّعة تصل إلى أعضاء الجسم كلّه. إنَّ أدق هذه التَّشعبات هي **الشُّريِّنات Arterioles**. ينتقل الدَّم من الشُّريِّنات إلى **الشُّعيرات الدّمويّة Capillaries**، وهي شبكة من الأنابيب الضَّيقة، ذات جدار رقيق. بعد أن يعبر الدَّم الشُّعيرات الدّمويّة، يتجمَّع في **الوُرَيِّدات Venules**، التي تنقل الدَّم إلى أوعية دموية أكبر تُسمّى **الأوردة Vein**، تُرجِع الدَّم إلى القلب.

الأوعية الدّمويّة الكبيرة مُكوَّنة من أربع طبقات

تمتلك الشَّرايين، والشُّريِّنات، والأوردة، والوريدات تركيبًا مُتشابـهًا (الشكل 49-8). الطَّبقة الدَّاخلية للأوعية الدّمويّة هي طبقة طلائية حرشفية داخلية تُسمّى إندوثيليوم *Endothelium*. تُغطّي هذه الطبقة طبقة رقيقة من الألياف المرنة، وطبقة ثانية من العضلات الملساء، وطبقة ثالثة من النَّسيج الضَّام. تتميز جدران هذه الأوعية الدّمويّة، بأنها سميكة، بحيث لا تسمح بعملية تبادُل المواد بين الدَّم والأنسجة المُحيطة بالأوعية الدّمويّة.



الشَّكل 49-8

تركيب الأوعيـة الدّمويّة. الشَّرايين (أ) والأوردة (ب) تمتلك طبقات نسيجية مُتشابهة، لكن طبقة العضلات الملساء في الشَّرايين أكثر سُمكًا. وهناك طبقتان مرنتان. (جـ) الشُّعيرات الدّمويّة تتكون من طبقة واحدة من النَّسيج الطِّلائي. (أبعاد القياس غير حقيقية).

في المقابل، تتميز جدران الشُّعيرات الدّمويّة، بأنها تتكوّن من طبقة واحدة من الطلائية الداخلية، ولهذا تستطيع الجُزيئات والأيونات مُغادرة بلازما الدَّم عن طريق الانتشار، والمرور من خلال الثُّقوب الموجودة بين الخلايا المُكوِّنة لجدر الشُّعيرات الدّمويّة، ومن خلال النَّقل عبر الخلايا الطِّلائية نفسها. لهذا، يمكننا القول: إن تبادُل الغازات والمواد الأيضية بين الدَّم والسائل بين الخلوي وخلايا الجسم تحدث من خلال الشُّعيرات الدّمويّة.

الشَّرايين والشُّرينات تطورت لتحمُّل الضَّغط

تمتلك الشَّرايين الكبيرة أليافًا مرنة في جدارها أكثر من الأوعية الدّمويّة الأُخرى، تسمح لها هذه الخاصيَّة بأن ترتد بعد أن تتمدَّد في كلّ مرة تستقبل فيها كمية من الدَّم تُضخ إليها من القلب. الشَّرايينُ الصَّغيرةُ والشُّريِّنات أقلُّ مرونةً، لكنها تمتلك طبقة سميكة تقريبًا من العضلات الملساء، وهذا يُساعدها على عدم الانفجار عند استقبالها للدَّم.

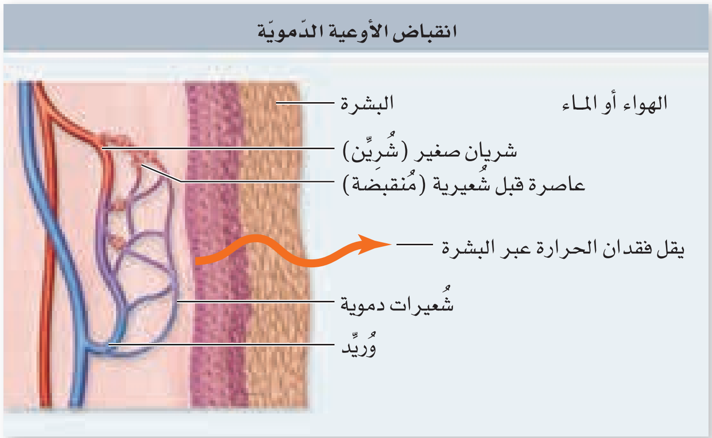
وكلما ضاقت الأوعيَّة، زادت المُقاومة لتدفُّق الدَّم من خلالها. فمثلًا، إذا قلَّ قُطر وعاء دموي ما إلى النِّصف، فإنَّ المُقاومة تزداد بمقدار 16 مرة عما كانت عليه سابقًا. تتناسب مُقاومة التَّدفُّق عكسيًّا مع قُطر الوعاء الدَّموي مرفوعًا للقوة الرابعة. ولهذا، فإنَّ الشرايين الصغيرة والشُّريِّنات تُشكِّل مُقاومة كبيرة لتدفُّق الدَّم في الشجرة الشريانية.

إنَّ انقباض طبقة العضلات الملساء في الشُّريِّنات يُسبِّب تضيُّق **الأوعية الدّمويّة Vasoconstriction** الذي يزيد بدوره المُقاومة، ويُقلّل من التَّدفُّق. أما ارتخاء العضلات فيُسبِّب **توسُّع الأوعية Vasodilation**، وهذا يُقلِّل من المُقاومة، ويزيد من تدفُّق الدَّم إلى الأعضاء (الشكل 49-9). إنَّ تضيُّق الشُّريِّنات يُسبِّب ارتفاعًا في ضغط الدَّم.

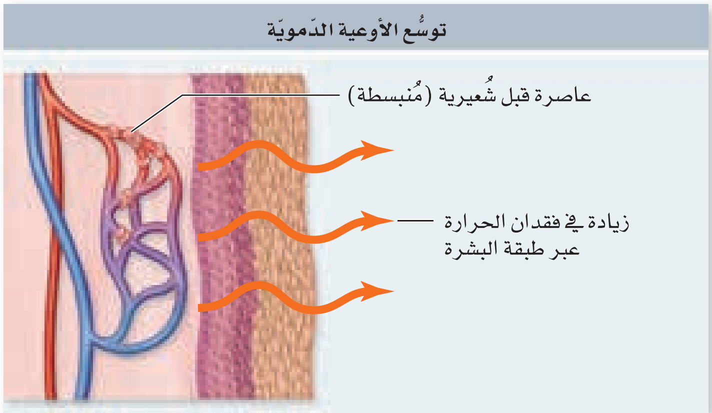
تُشكِّل الشُّعيرات الدّمويّة شبكة واسعة لتبادُل المواد

إنَّ العدد الكبير من تفرعات الشُّعيرات الدّمويّة يؤكد أن كلّ خليّة في الجسم تكون على بعد 10 ميكرومترات من الشُّعيرات الدّمويّة. وفي المُعدَّل العام، فإنَّ طول الأوعية الدّمويّة ميليمتر واحد وقطرها 80 ميكرومترًا تقريبًا، وهذا القطر أكبر بقليل من قطر خلايا الدَّم الحمراء (5 – 7 ميكرومترات). على الرغم من قُرب قطر خلايا الدَّم الحمراء من قطر الشُّعيرات الدّمويّة، فإنها قادرة على المرور دون مشكلات، بسبب مُرونة خلايا الدَّم الحمراء.

إنَّ مُعدل تدفُّق الدَّم خلال الأوعية الدّمويّة يتحكم فيها قوانين علم الموائع. فكلما قلّت مساحة المقطع العرضي للوعاء الدَّموي، زادت سرعة التَّدفُّق به. بناءً على ذلك، يُتوقَّع أن التَّدفُّق في الشُّعيرات الدّمويّة يكون الأسرع مُقارنة مع بقية أجزاء الجهاز القلبي الوعائي. إنَّ السُّرعة الكبيرة هذه ليست جيدة لإتمام عملية الانتشار، وحقيقةً هذا لا يحدث في الشُّعيرات الدّمويّة. وعلى الرغم من أنَّ الشُّعيرات الدّمويّة ضيقة جدًا، فإن مجموع مساحات المقطع العرضي للشُّعيرات الدّمويّة هو أكبر من مساحة المقطع العرضي لأي وعاء دموي. ومن ثم، فإنَّ الدَّم يمر عبر الشُّعيرات الدّمويّة ببطء، وهذا يجعله يمتلك الوقت الكافي ليقوم بتبادُل المواد مع السَّائل خارج الخلوي المُحيط بالشُّعيرات الدّمويّة. بعد أن يصل الدَّم إلى نهاية الشُّعيرات الدّمويّة، يكون قد تخلص من الأكسجين والمواد الغذائية الموجودة به، والتقط ثاني أكسيد الكربون والفضلات الأخرى. يقل ضغط الدَّم وسرعته عندما ينتقل الدَّم من الشَّرايين إلى الشُّريِّنات، ثم إلى الشُّعيرات الدّمويّة. ولكن كلما صَغُرَت مساحة المقطع العرضي مع السَّير في الجانب الوريدي، زادت سرعة الدَّم.



أ.



ب.

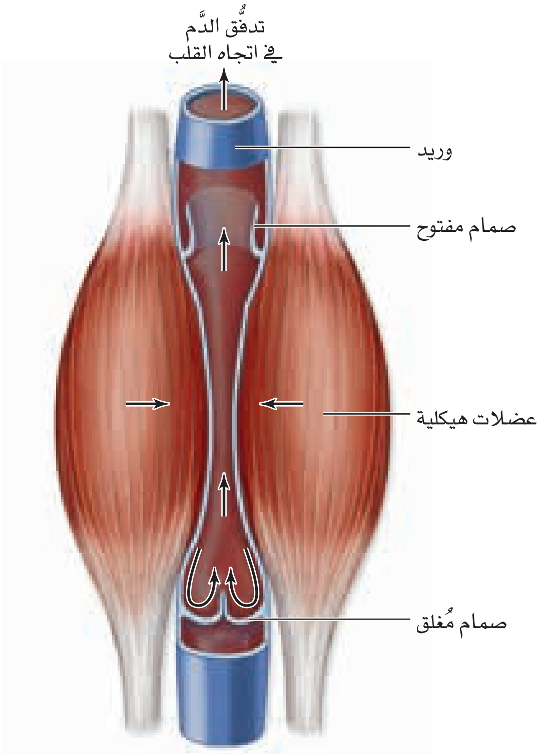
الشكل 49-9

تنظيم فقدان الحرارة. يمكن تنظيم كمية الحرارة المفقودة من سطح الجسم عن طريق التَّحكم في تدفُّق الدَّم إليه. أ. انقباض الأوعية الدّمويّة السَّطحية يُقلِّل من تدفُّق الدَّم وفقدان الحرارة. **ب.** توسُّع الأوعية الدّمويّة يزيد من تدفُّق الدَّم وفقدان الحرارة.

تمتلك الأوردة والوريدات كمية أقل من العضلات في جدرانها

تمتلك الأوردة والوريدات الطَّبقات النَّسيجية نفسها التي للشَّرايين، إلا أنها تمتلك طبقة أقل سمكًا من العضلات الملساء. يعزى سبب قلّة العضلات في الأوردة والوريدات إلى أنَّ ضغط الدَّم عادةً يكون عُشْر مقدار الضَّغط في الشَّرايين. تحتوي الأوردة على مُعظم الدَّم الموجود في الجهاز القلبي الوعائي، وهذه الأوردة لديها القدرة على التَّمدد لاستيعاب كميات إضافية من الدَّم. تستطيع رؤية هذا التمدُّد في قدميك عندما تقف مدة طويلة من الزَّمن.

إنَّ الضَّغط الوريدي ليس كافيًا لإرجاع الدَّم إلى القلب من القدمين والرجلين، ولكن هناك عدد من مصادر الضَّغط التي تُساعد على ذلك. أكثر هذه المصادر تأثيرًا هو العضلات الهيكلية المُحيطة بالأوردة، حيث لديها القدرة على دفع الدَّم إلى الأمام عند انقباضها، وتُعرف هذه الآلية **بالمضخة الوريدية Venous pump**. ينتقل الدَّم في اتجاه واحد في الأوردة راجعًا إلى القلب بمُساعدة **الصمامات الوريدية Venous valves** (الشكل 49-10). عندما تتمدَّد هذه الأوردة كثيرًا نتيجة تراكم الدَّم فيها، تفقد الصمامات الوريدية عملها، وهذا يؤدي إلى تجمُّع الدَّم بكثرة في الأوردة. تُعرف هذه الحالة بدوالي الأوردة.



الشكل 49–10

تدفُّق الدَّم خلال الأوردة في اتجاه واحد. تضمن صمامات الأوردة حركة الدَّم في اتجاه واحد، أي إنه عائدٌ إلى القلب.

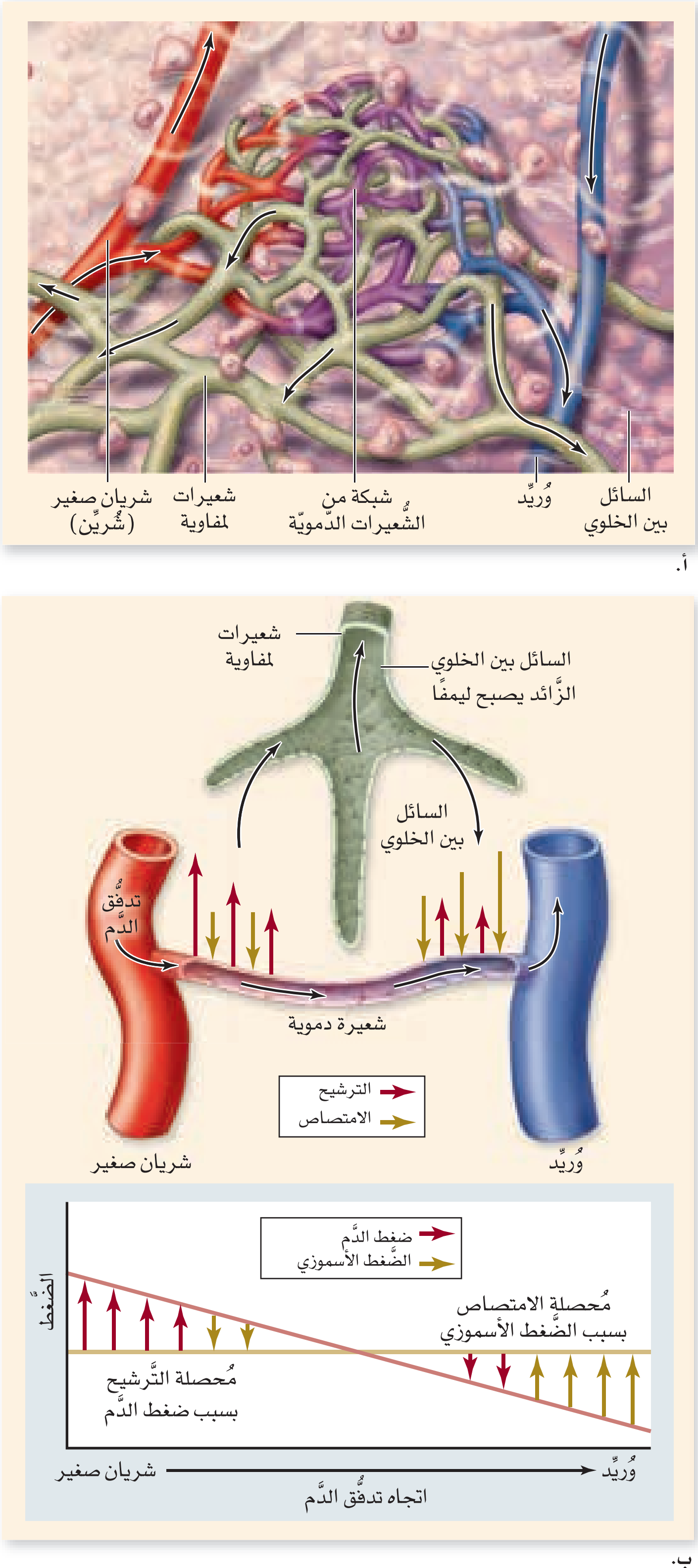
الجهازُ اللِّيمفاوي مفتوحٌ في اتجاه واحد

الجهازُ القلبيُّ الوعائيُّ مغلقٌ، حيث ترتبط الأوعية جميعها ببعضها، ولا يوجد من هذه الأوعية ما يملك طرفًا مغلقًا. ترشح كمية جيدة من الماء والمواد المذابة في بلازما الدَّم من جدار الشُّعيرات الدّمويّة لتُشكِّل السَّائل بين الخلوي (السَّائل النسيجي). مُعظم السَّائل الذي يُغادر الشُّعيرات الدّمويّة يُغادرها بالقرب من الطَّرف الشِّرياني، حيث يكون ضغط الدَّم هناك مُرتفعًا؛ ويعود إلى الشُّعيرات بالقرب من الطَّرف الوريدي (الشكل 49-11).

إنَّ رجوع السَّائل يحدث عن طريق الخاصيَّة الأُسموزية (انظر الفصل الـ 5). لا تُغادر مُعظم بروتينات البلازما الشُّعيرات الدّمويّة لِكِبَر حجمها، وهذا يؤدي إلى ارتفاع تركيزها في البلازما أكثر من تركيز البروتينات في السَّائل بين الخلوي. هذا الاختلاف في التَّركيز، يُسبِّب فرقًا في الضَّغط الأُسموزي، ويُسبِّب اندفاع الماء إلى الشُّعيرات الدّمويّة من الفراغ بين الخلوي.

يُسبِّب ارتفاع ضغط الدَّم في الشُّعيرات الدّمويّة تراكمًا كبيرًا للمحلول بين الخلوي. في النِّساء الحوامل، مثلًا، نجد أنّ كِبَرَ حجم الرَّحم، الذي يحمل الجنين، وضغطه على الأوردة في التَّجويف البطني يزيد من ضغط الدم في الشُّعيرات الدّمويّة في الأطراف السُّفلية للمرأة. إنَّ زيادة المحلول بين الخلوي يُسبِّب انتفاخ أنسجة القدمين، أو ما يُدعى **بالاستسقاء Edema** الذي قد يسببه نقص تركيز بروتينات البلازما، حيث يبقى السَّائل بين الخلوي في الخارج، ولا يعود إلى الشُّعيرات الدّمويّة.

إنَّ نقص تركيز البروتينات في البلازما قد يُسبِّبه مرض الكبد؛ لأنّ الكبد يُنتِج مُعظم بروتينات البلازما، أو قد يسببه قِلَّة تناول الوجبات البروتينية، كما يحدث في حالات الجوع الشديد.



الشكل 49–11

العلاقة بين الدَّم واللِّيمف والسائل بين الخلوي. **أ.** يُبيِّن الشَّكلُ الأوعيةَ في الجهاز الدَّوريّ واللِّيمفاوي مع وجود أسهم تُشير إلى اتجاه تدفُّق السائل في الأوعية. **ب.** السائل البلازمي، دون البروتينات، يخرج خارج الشُّعيرات، مُكوِّنًا السائل بين الخلوي الذي يغمر الأنسجة. يعود الكثير من هذا السائل إلى الشُّعيرات الدّمويّة عن طريق الخاصية الأسموزية بسبب التَّركيز العالي للبروتينات في البلازما. يُصبّ الزَّائد من السَّائل بين الخلوي في الشُّعيرات اللِّيمفاوية، ذات الطَّرف المفتوح، التي في النهاية تصُبّ هذا السائل في الجهاز القلبي الوعائي.

الشكل 49–12

قلب ليمفاوي.

في الوضع الطَّبيعي، تكون كمية السائل الرَّاشح من الشُّعيرات الدّمويّة أكثر من كمية السَّائل العائد إليها عن طريق الخاصيَّة الأُسموزية. يعود ما تبقَّى إلى الجهاز القلبي الوعائي عن طريق الجهاز الدَّوري المفتوح المُسمّى **الجهاز اللِّيمفاوي Lymphatic system**.

يتكون الجهاز اللِّيمفاوي من الشُّعيرات اللِّيمفاوية، والأوعية اللِّيمفاوية، والعُقد اللِّيمفاوية، والأعضاء اللِّيمفاوية، مثل الطُّحال والغدَّة الزَّعترية. يدخل السَّائل الزائد في الأنسجة إلى الشُّعيرات اللِّيمفاوية ذات الطَّرف المُغلق والنَّفاذية العالية. يُدعى هذا السَّائلُ بعد دخوله الجهاز اللِّيمفاوي، **اللِّيمف Lymph**. يمُر اللِّيمف بعد ذلك إلى الأوعية اللِّيمفاوية الأكبر التي تمتلك تركيبًا شبيهًا بالأوردة، وتمتلك صمامات تُمرِّر اللِّيمف في اتجاه واحد (مُشابه للشَّكل 49-10). يدخل الليمف في النهاية إلى وعاءين لمفاويين رئيسين، يصبان بعد ذلك في الوريد تحت الترقوي الأيمن والأيسر اللذين يقعان تحت عظام الترقوة.

يتحرك اللِّيمف في الثَّدييات عن طريق دفعه بفعل انقباض العضلات الهيكلية التي تضغط على الأوعية اللِّيمفاوية، لتدفع اللِّيمف إلى الأمام بآلية تُشبه عمل المضخة الوريدية التي تدفع الدَّم في الأوردة. في بعض الحالات، تنقبض الأوعية اللِّيمفاوية بشكل مُنتظم. ففي مُعظم الأسماك، وكلّ البرمائيات والزَّواحف، وأجنة الطُّيور، وبعض الطُّيور البالغة، يُدفَع اللِّيمف عن طريق **القلوب اللِّيمفاوية Lymph hearts** (الشكل 49-12).

يتم تحوير اللِّيمف في أثناء مروره بالعُقد اللِّيمفاوية والأعضاء اللِّيمفاوية عن طريق خلايا بلعمية تُبطِّن قنوات هذه الأعضاء. تحتوي العُقد اللِّيمفاوية والأعضاء اللِّيمفاوية على المراكز الجرثومية *Germinal centers*، حيث يتم بها تنشيط الخلايا اللِّيمفاوية وتكاثرها.

الأمراض القلبية الوعائية تُؤثر في جهاز النقل

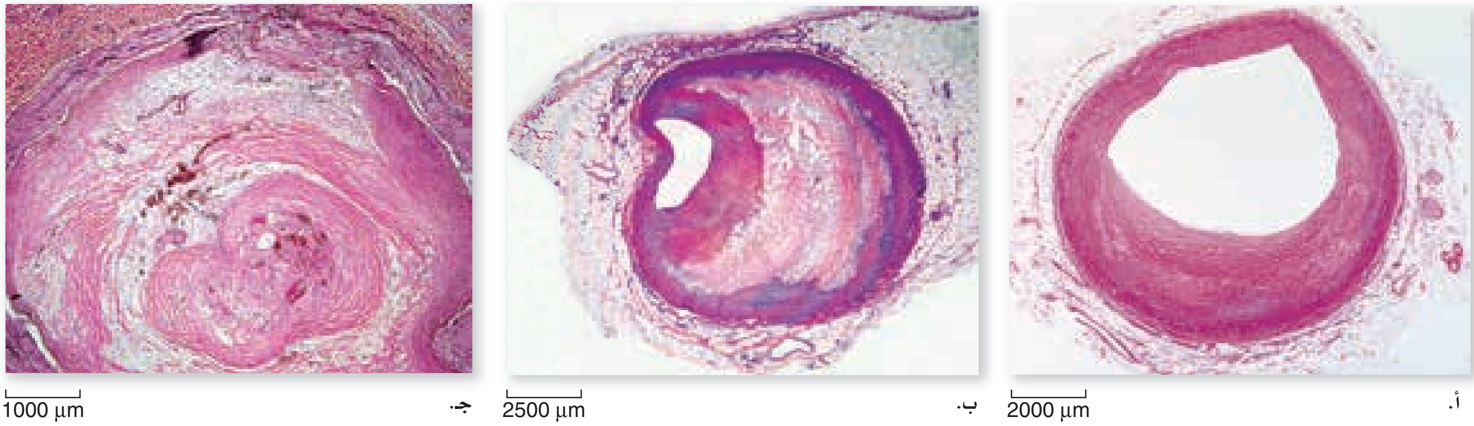
الأمراض القلبية الوعائية من أهم الأسباب المُؤدية للموت في الولايات المُتحدة؛ فأكثر من 42 مليون شخص يعانون أنواعًا من الأمراض القلبية الوعائية. كثيرٌ من هذه الأمراض ناجم عن مشكلات في الشَّرايين، مثل انسدادها أو تمزقها.

الجلطاتُ القلبية Heart attacks هي المُسبِّبُ الرَّئيس للموت الناجم عن الأمراض القلبية الوعائية في الولايات المُتحدة، حيث يُشكِّل ما يُقارب خُمس الوفيات نتيجة هذا المرض. يؤدي نقص التَّروية إلى جزء أو أكثر من القلب إلى موت الخلايا العضلية القلبية في هذه الأجزاء. تنتج الجلطة القلبية عن انسداد أحد الشَّرايين التَّاجية نتيجة لتخثر الدَّم بها، أو نتيجة للتَّصلُّب الدهني للشَّرايين. إنَّ الشِّفاء من هذا المرض ممكن إذا كان الجزء المُصاب من القلب صغيرًا، ولا يؤثِّر في انقباض القلب بوصفه وحدة وظيفية واحدة.

تحدث **الذَّبحة الصَّدرية Angina pectoris**، التي تعني حرفيًا "ألم الصَّدر"، لأسباب مُشابهة لأسباب الجلطة القلبية، ولكنّها ليست بشدَّتها. يحدث الألم عادةً في القلب، والكتف والذراع اليسرى. تُعَدُّ الذَّبحة الصَّدرية إشارة تحذير إلى أن تروية عضلة القلب غير كافية، لكنّها غير كافية لموت الخلايا العضلية.

تحدث **الجلطة الدِّماغية Strokes** نتيجة التَّدخل في تروية الدِّماغ بالدَّم. يمكن أن تنجم عن تمزق الأوعية بالدِّماغ (جلطة دماغية نزيفية)، أو عند انسداد شريان الدِّماغ عن طريق خثرة دموية، أو عن طريق التَّصلُّب الدهني للشَّرايين (الجلطة الناجمة عن نقص الأكسجين). تعتمد تأثيرات الجلطة الدِّماغية على شدَّة التلف الناتج، ومكان حدوثه.

التَّصلُّب الدهني Atherosclerosis هو تجمُّع المواد الدُّهنية في داخل الشَّرايين، وكمية غير طبيعية من العضلات الملساء، وترسبات الكولسترول



الشكل 49–13

التَّصلب الدهني. أ. شريان تاجي به انسداد صغير. ب. شريانٌ يمتلك تصلُّبًا دهنيًّا حادًا– مُعظم الممر تمَّ إغلاقه ببناء مواد على الجدار الدَّاخلي للشِّريان. ج. شريان تاجي مُغلق تمامًا.

أو الفايبرين، أو أي نوع من الحُطام الخلوي. هذه التجمُّعات تزيد من المُقاومة الوعائية، ومن ثم تُقلِّل من تدفُّق الدَّم (13-49). يمكن أن يقل تضيُّق تجويف الشريان أكثر عن طريق تكوُّن الخثرات التي تنتج من التصلُّب الدهني. في الحالات الشديدة، قد يتم إغلاق الشريان بشكل كامل.

إنَّ تراكم الكولسترول في الأوعية الدّموية يتأثر بعوامل عدة، مثل مجموع تركيز الكولسترول في المصل، ومستوى البروتينات المُختلفة النَّاقلة للكولسترول. وبسبب عدم ذوبان الكولسترول في الماء، فإنَّه يُنقل في الدَّم على شكل مُعقدات بروتينية دهنية. وهناك شكلان من هذه البروتينات الدُّهنية يختلفان عن بعضهما في الكثافة، هما: بروتينات دهنية ذات كثافة قليلة (LDL) وبروتينات دهنية ذات كثافة عالية (HDL). وعادةً ما تُدعى البروتينات الدهنية ذات الكثافة العالية "بالكولسترول الجيد"، وتُدعى البروتينات الدهنية قليلة الكثافة "بالكولسترول السيئ". إنَّ سبب هذه التَّسمية هو قيام البروتينات الدهنية عالية الكثافة بنقل الكولسترول خارج الدَّورة الدّمويّة إلى الكبد للتَّخلص منه. أما البروتينات الدهنية قليلة الكثافة فهي تنقل الكولسترول إلى خلايا الجسم جميعها. تنشأ المُشكلة عندما تمتلك الخلايا كفايتها من الكولسترول. هذا الشَّيء يُقلِّل من كمية مُستقبلات البروتينات الدهنية قليلة الكثافة، ما يؤدي إلى ارتفاع مستوى هذه البروتينات الدهنية في الدَّم، التي ينتهي بها المطاف بالتَّرسُّب على الأوعية الدّمويّة.

هناك عوامل عدة تُشجِّع على حدوث التَّصلُّب الدهني مثل العوامل الوراثية، والتَّدخين، وارتفاع ضغط الدَّم، وتأثيرات الكولسترول التي نوقشت سابقًا. إنَّ التَّوقف عن التَّدخين أحد أفضل الإجراءات التي يأخذها المُدخِّن ليُقلِّل من خطورة هذا المرض.

يحدث **تصلُّب الشَّرايين Arteriosclerosis**، عندما يترسّب الكالسيوم على جُدر الشَّرايين، وهو يحدث عادةً بوصفه مرحلة مُتقدِّمة من التَّصلُّب الدهني. يعمل هذا المرض على إعاقة تدفُّق الدَّم، ويمنع توسُّع الشَّرايين. يجبر هذا النقص في مرونة الأوعية الدّمويّة القلب على العمل بشكل أكبر؛ حتى يزيد من ضغط الدَّم للمُحافظة على تدفُّق الدَّم بشكل ثابت.

يضخ القلب الدَّم إلى الجهاز الشِّرياني، الذي يتشعب إلى شُرينات دقيقة. تصب هذه الشُّرينات الدَّم في الشُّعيرات الدّمويّة ذات الجدار الرَّقيق، وهناك تتمّ عملية تبادُل المواد مع الأنسجة. يعود الدَّم إلى القلب عبر الوريدات والأوردة. يدفع ضغط الدَّم السَّوائل خارج الشَّرايين، وتعود مُعظم هذه السَّوائل إلى الأوردة بفعل الخاصيَّة الأُسموزية. إنَّ ما تبقى من هذه السوائل بين الخلوية، ويُدعى اللِّيمف، يعود إلى الجهاز القلبي الوعائي عن طريق الجهاز اللِّيمفاوي. يُسبِّب نقصُ التَّروية مجموعةً من الأمراض القلبية الوعائية، وهذه الأمراض تشمل الجلطة القلبية، والجلطة الدّماغية، والتَّصلب الدهني، وتصلُّب الشَّرايين.

5-49 تنظيم تدفُّق الدَّم وضغطه

على الرغم من أنَّ الجهاز العصبي الذَّاتي لا يُنشئ ضربات القلب، فإنه يعمل على تعديلها من ناحية عددها، وقوة انقباضها. إضافة إلى ذلك، هناك عدد من الآليات تُنظِّم خصائص الجهاز القلبي الوعائي، وتشمل هذه الخصائص الناتج القلبي، وضغط الدَّم، وحجم الدَّم.

الجهاز العصبي يُسرِّع أو يُبطِّئ مُعدَّل ضربات القلب

يتحكم الجهازُ العصبيُّ الذَّاتيّ في مُعدَّل ضربات القلب. يتكون مركز القلب في النُّخاع المستطيل (جزء من الدِّماغ الخلفي؛ الفصل الـ 44) من مركزين عصبيين يعملان على تعديل عدد ضربات القلب، إذ يُرسل **المركز المُسرِّع للقلب Cardioacceleratory center** إشارات عصبية عن طريق الأعصاب الودية المُسرعة للقلب إلى العُقدة الجيبية الأذينيَّة، والعُقدة الأذينية البطينية، والعضلات القلبية. تُفرز هذه الأعصاب نورإبينفرين، الذي يزيد من مُعدَّل ضربات القلب. إنَّ تنبيه الجهاز العصبي الودي يزيد أيضًا من قوة انقباض القلب، ولهذا فالقلب يقذف كمية أكبر من الدم مع كل انقباض (حجم الضربة).

يقوم **المركز المُبطِّئ Cardioinhibitory center** بإرسال إشارات عصبية عن طريق ألياف نظير وِدِّية موجودة في العصب الحائر إلى العقدة الجيبيَّة الأُذينيَّة، والعقدة الأذينية البُطينية. يُفرز العصب الحائر مادة أستيل كولين، التي تمنع تَكوُّن السّيالات العصبية في القلب وتُقلِّل بذلك ضرباته.

يزيد الناتج القلبي مع الإجهاد

يُعرَّف **الناتج القلبي Cardiac output** بأنه كمية الدَّم التي يضخها القلب من كلّ بُطين في الدَّقيقة. يُحسب الناتج القلبي بضرب مُعدَّل ضربات القلب بحجم الضَّربة *Stroke volume*، الذي يمثل كمية الدَّم التي يقذفها كلّ بُطين في الانقباض الواحد (الضَّربة الواحدة). فمثلًا، إذا كان عدد ضربات القلب 72 في الدَّقيقة، وحجم الضربة 70 مللترًا، فإنَّ الناتج القلبي يساوي 5 لترات/ دقيقة، التي تُقارب المُعدَّل الطبيعي في الإنسان في أثناء الرَّاحة.

يزيد الناتج القلبي في أثناء الإجهاد، حيث يزيد مُعدَّل ضربات القلب، ويزيد حجم الضَّربة. عند بداية الإجهاد، مثل ما يحدث عند الرَّكض، يزيد مُعدَّل ضربات القلب إلى ما يقارب 100 ضربة /دقيقة. وعندما تصبح الحركة أكثر شدة، تضغط العضلات الهيكلية على الأوردة بقوة أكبر، ويعود الدَّم إلى القلب بشكل أسرع. إضافة إلى ذلك، تزيد قوة انقباض البُطينين، ومن ثم تُفرِّغ المُحتويات بشكل كامل مع كلّ ضربة قلب.

خلال التَّمرين، يزيد الناتج القلبي إلى ما يُقارب 25 لترًا/دقيقة في الإنسان الشاب البالغ. على الرغم من أنَّ الناتج القلبي يزيد بمقدار 5 أضعاف، فلا تستقبل الأعضاء جميعها 5 أضعاف تدفُّق الدَّم؛ بعضها يستقبل أكثر، وبعضها أقل. الشُّرينات في بعض الأعضاء، كالجهاز الهضمي، تتضيَّق، في حين تتوسع الشُّرينات في العضلات العاملة والقلب.

منعَكَس مُستقبلات الضَّغط يحافظ على الاتزان الدَّاخلي لضغط الدم

يعتمد ضغط الدَّم الشِّرياني على عاملين: الناتج القلبي والمُقاومة لتدفُّق الدَّم في الجهاز الوعائي. هذه العلاقة يُعبَّر عنها كما يأتي:

ضغط الدَّم الشِّرياني (BP) = الناتج القلبي (CO) × مقاومة تدفُّق الدم (R)

يزداد ضغط الدَّم، في حالة زيادة مُعدَّل ضربات القلب، أو حجم الضَّربة (حيث يعمل الاثنان على زيادة الناتج القلبي)، أو عن طريق تضيُّق الأوعية، التي تزيد بدورها من مقاومة تدفُّق الدَّم. وعلى العكس من ذلك، يقلّ ضغط الدَّم إذا انخفض معدل ضربات القلب، أو قلّ حجم الضَّربة – مثلًا، في حالة الجفاف أو النَّزيف الشَّديد (نزف الدَّم).

يُحسّ ضغط الدَّم الشِّرياني عن طريق **مُستقبلات الضَّغط Baroreceptors** الموجودة في القوس الأبهري والشَّرايين السُّباتية (انظر الفصل الـ 45). هذه المجسَّاتُ مُستقبلاتٌ حسَّاسةٌ للشَّد، والتَّمدُّد، وانقباض الشَّرايين. عندما تشعر هذه المُستقبلات بهبوط ضغط الدَّم، يقل عدد السَّيالات العصبية الصَّادرة منها والمتَّجهة إلى مركز القلب في الدِّماغ، هذا يؤدي إلى زيادة تنبيه الأعصاب الودية، ويقلل تنبيه الأعصاب نظير الودية للقلب والأعضاء الأُخرى. وهذا يزيد معدل ضربات القلب، وحجم الضَّربة، وبذلك يزيد النَّاتج القلبي. ويُسبِّب هذا انقباض الأوعية الدَّمويّة في الجلد والأمعاء، مُسبِّبًا زيادة في مقاومة التَّدفُّق. تؤدي هذه مجتمعة لزيادة ضغط الدَّم، فتُغلق دائرة التَّغذية الرَّاجعة في هذا الاتجاه (الشكل 49-14 الأعلى).

عند إحساس مُستقبلات الضَّغط بارتفاع ضغط الدَّم، يزيد عدد السَّيالات العصبية المُرسلة منها إلى مركز القلب. هذا يعطي تأثيرًا مُعاكسًا، حيث يُقلِّل من تنبيه الأعصاب الوديَّة، ويزيد تنبيه الأعصاب نظير الودية للقلب. يؤدي هذا إلى نقص مُعدَّل ضربات القلب وحجم الضَّربة ليُقلِّل بذلك من النَّاتج القلبي. يرسل مركز القلب أيضًا إشارات عصبية مُسبِّبًا توسُّع (انبساط) الأوعية الدَّمويّة في الجلد والأمعاء، مُقلِّلًا بذلك من مُقاومة تدفُّق الدَّم. تؤدي هذه مجتمعة إلى تقليل ضغط الدَّم، فتغلق بذلك دائرة التَّغذية الرَّاجعة في هذا الاتجاه. لهذا، يمكن القول: إن رد فعل مُستقبلات الضَّغط يُشكِّل تغذية راجعة سلبية استجابةً للتَّغيُّر في ضغط الدَّم (الشكل 49-14، الأسفل).

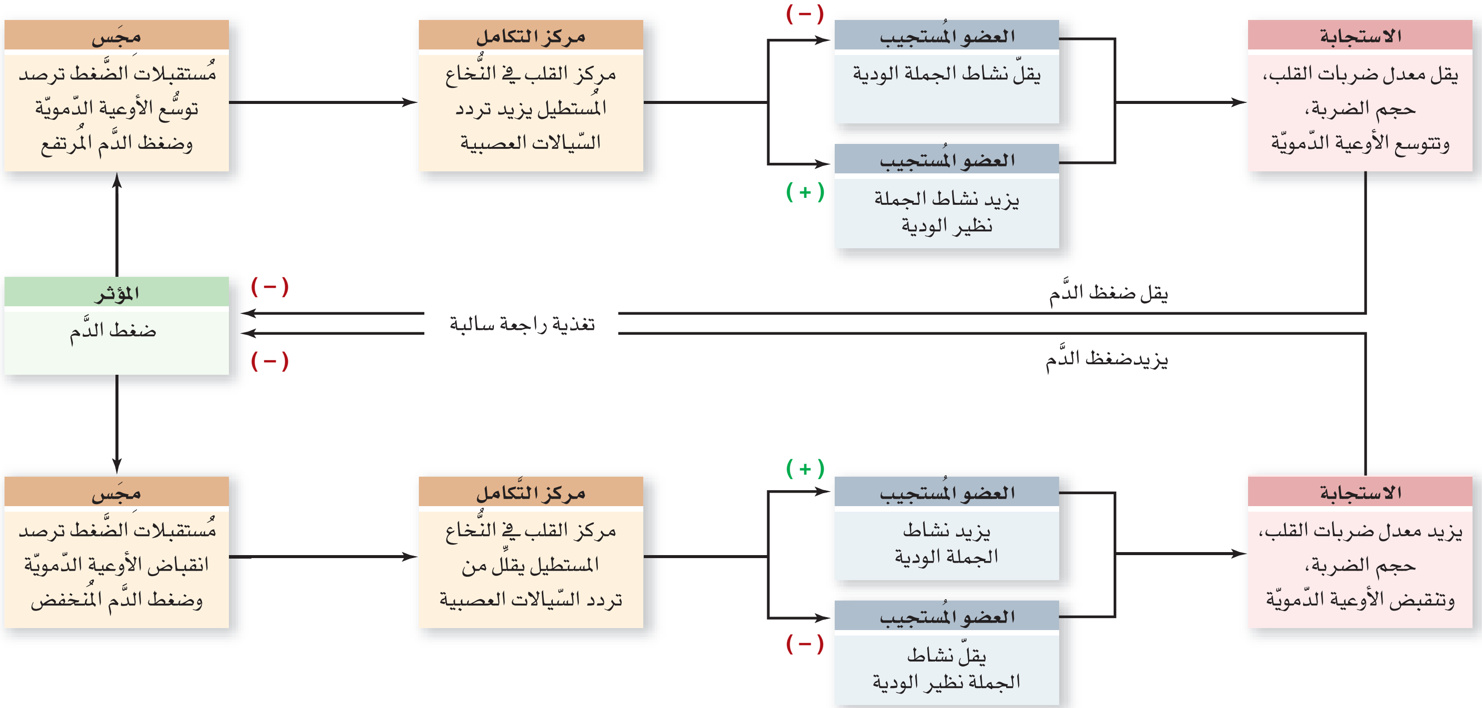
تنظيم حجم الدَّم عن طريق الهرمونات

يعتمد ضغط الدَّم جُزئيًا على حجم الدَّم الكلي؛ لأن ذلك يؤثِّر في النَّاتج القلبي. يسبب نُقصان حجم الدَّم انخفاضًا في ضغط الدَّم، إذا كان هناك ثبات في العوامل الأُخرى. يتأثر حجم الدَّم بالهرمونات الأربعة الآتية: (1) الهرمون المانع لإدرار البول. (2) ألدوستيرون. (3) الهرمون الأذيني المُدِّر للصوديوم. (4) أُكسيد النتريك.

الهرمون **المانع لإدرار البول Antidiuretic hormone**، ويُسمّى الهرمون القابض للأوعية الدّمويّة *Vasopressin*، يُفرَز من الفصّ الخلفي للغُدَّة النُّخامية استجابةً لزيادة أُسموزية بلازما الدَّم (انظر الفصل الـ 46). فمثلًا، في حالة العطش الشَّديد، يحدث نقص في حجم الدَّم. تفسِّرُ المُستقبلات الأسموزية الموجودة في تحت المِهاد ذلك على شكل إحساس بالعطش، وتُحفِّز إفراز الهرمون. يعمل هذا الهرمون، بدوره، على تنشيط الكليتين لزيادة إعادة امتصاص الماء، مُخرجًا بولًا مُركزًا. لهذا، فالشخص العَطِش يشرب ماءً أكثر، ويخرج بولًا أقل، وهذا يزيد حجم الدَّم، ويحافظ على الاتزان الدَّاخلي (البيئة الدَّاخلية ثابتة).

عندما يقلّ حجم الدَّم المُتدفِّق للكليتين، فإنَّ مجموعة من الخلايا تبدأ بإفراز أنزيم يسمى رنين *Renin* في الدَّم. يعمل رنين على تنشيط بروتين الدَّم، أنجيوتنسين، الذي يُحفز انقباض الأوعية الدّمويّة في أجزاء مُختلفة من الجسم، ويُحفِّز أيضًا إفراز هرمون ألدوستيرون من القشرة الكظريّة. يعمل هذا الهرمون على الكلية، ويُحفزّها على إعادة امتصاص الصوديوم والماء إلى الدَّم (انظر الفصل الـ 46).

عند زيادة تركيز الصوديوم في الدَّم، تقل كمية ألدوستيرون المُفرَزة من القشرة الكظرية، ولهذا يقل رجوع الصوديوم والماء إلى الدَّم عن طريق الكليتين. حديثًا، استطاع العلماء اكتشاف زيادة إفراز الصوديوم في البول تحت تأثير هرمون آخر، هو **الهرمون الأذيني المُدر للصوديوم Atrial natriuretic hormone**. يُفرز هذا الهرمون من الأُذين بسبب زيادة حجم الدَّم. إنَّ عمل هذا الهرمون يكمل دائرة التَّغذية الرَّاجعة السِّلبية، مُقلِّلًا بذلك حجم الدَّم وضغطه.



الشكل 49-14

تتحكم دورات التَّغذية الرَّاجعة السَّالبة لمُستقبلات الضَّغط بضغط الدَّم. تتحكم مُستقبلات الضَّغط العائدة للجزء الوارد من دورة التَّغذية الرَّاجعة في ضغط الدَّم. يتناسب تردُّد السيالات العصبية من مُستقبلات الشَّد (التمدُّد) تناسبًا طرديًّا مع ضغط الدَّم. تُعالَج هذه المعلومات في مركز القلب الموجود في النُّخاع المُستطيل. الجزء الصادر من هذه الدَّورة يتضمن الأعصابَ الودية، ونظيرَ الودية التي تغذي القلب. تستطيع هذه السَّيطرة زيادة أو تقليل معدل ضربات القلب، أو حجم الضربة، لزيادة أو تقليل ضغط الدَّم استجابة إلى إشارات عصبية قادمة من مُستقبلات الضَّغط، بلازما الدم.

أُكسيد النتريك Nitric Oxide هو غاز تفرزه الخلايا الطلائية المُبطِّنة للأوعية الدّمويّة. وكما تم ذكره في الفصل الـ 46، يُعَدُّ أُكسيد النتريك واحدًا من كثير من المُنظِّمات التي تُفرَز على الخلايا المُجاورة. في المحاليل، ينتقل أُكسيد النتريك في اتجاه الخارج من خلال طبقات الأوعية الدّمويّة، مُسبِّبًا استرخاء العضلات الملساء المُغلِّفة للأوعية الدّمويّة، وتوسعًا في قطرها. لأكثر من قرن، وصِف النيتروجلسرين للمُصابين بالأمراض القلبية للتَّقليل من آلام الصَّدر، وقد أصبح واضحًا في الوقت الحالي فقط أنَّ هذه المادّة تُطلِق غاز أُكسيد النتريك.

يعتمد الناتج القلبي على مُعدَّل ضربات القلب، وكمية الدَّم التي تُضخ في كلّ ضربة (انقباض). يُنظَّم تدفُّق الدَّم عن طريق انقباض الشَّرايين، التي تُؤثِّر بدورها في مُقاومة تَدفُّق الدَّم. يتأثر ضغط الدَّم بحجم الدَّم؛ إنَّ كمية الماء المُعادة للجهاز الوعائي تعتمد على الهرمونات التي تعمل على الكليتين والأوعية الدَّمويّة.

6-49 أجزاء الدَّم (مكوِّنات الدَّم)

الدَّم نسيجٌ ضام يتكون من مادة سائلة بين خلوية، تُدعى **البلازما Plasma**، وأنواع مُختلفة من الخلايا **والعناصر المُشكِّلة الأُخرى Formed elements** التي تسبح في المادة السائلة بين الخلوية (الشكل 49-15). **الصَّفائح الدّمويّة Platelets**، على الرغم من ضمِّها في الشَّكل 49-15، فإنها ليست خلايا كاملة؛ بل هي أجزاء من خلايا تُنتَج في نخاع العظم. (سنُناقِش دور الصَّفائح الدّمويّة في تخثر الدَّم لاحقًا).

يمكن تلخيص وظائف الدَّم بما يأتي:

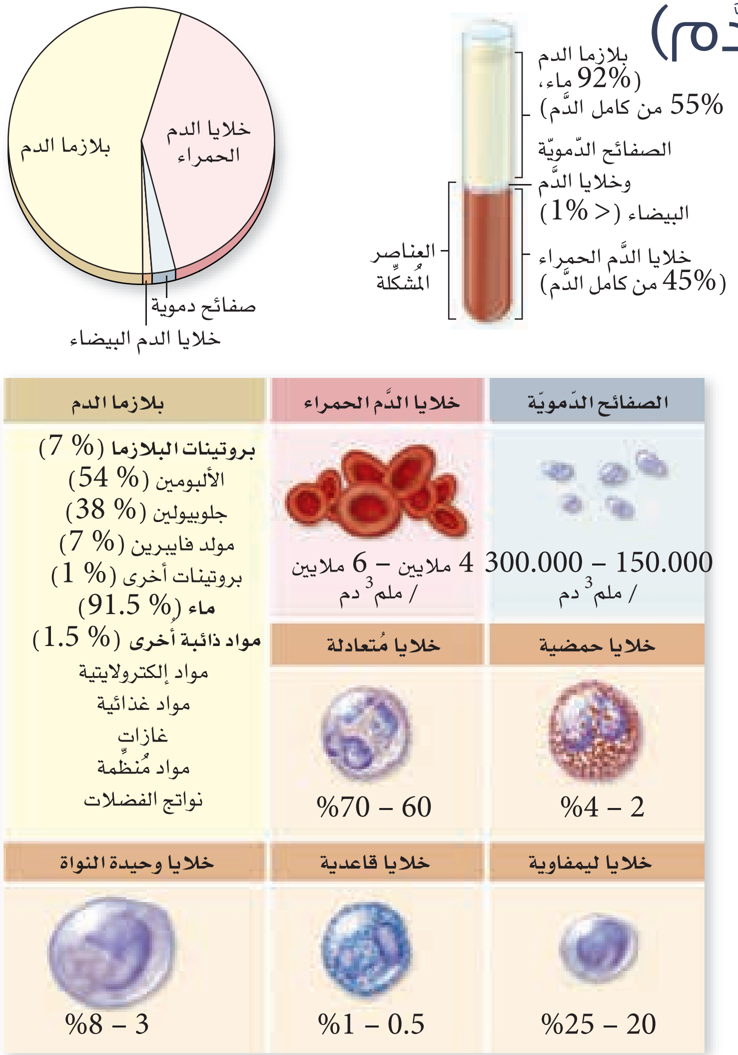
1. **النَّقل Transport**. ينقل الدَّم المواد الضَّرورية جميعها واللازمة لعمليات الأيض الخلوية. تنقل خلايا الدَّم الحمراء الأكسجين مُرتبطًا مع الهيموجلوبين، وتُنقل المواد الغذائية في البلازما، وفي بعض الأحيان مُرتبطة مع نواقل، يتمُّ التَّخلص من الفضلات الأيضيَّة، عندما يمرّ الدَّم المُحمَّل بها في الكبد والكليتين.
2. **التَّنظيم Regulation**. ينقل الجهاز القلبي الوعائي الهرمونات المُفرزة من الغدد الصَّماء، وكذلك يُسهم في التَّنظيم الحراري. تَضيق أو تتوسَّع الأوعية الدّمويّة بالقرب من السَّطح، تحت طبقة الأدمة الخارجية، ما يُساعد على فقدان الحرارة أو الحفاظ عليها (انظر الشكل 49-6).
3. **الحماية Protection**. يقي الجهاز الدّوريّ الجسم من الجروح والأجسام الغريبة أو السَّامة الدَّاخلة إليه. ويعمل تخثُّر الدَّم على منع فقدان الدَّم عند تلف الأوعية. تتخلَّصُ خلايا الدَّم البيضاء من الأجسام الغريبة المُهاجمة للجسم، مثل الفيروسات والبكتيريا (انظر الشكل 51).

بلازما الدَّم هي السّائل بين الخلوي

بلازما الدَّم هي السّائل بين الخلوي الذي تسبح فيه خلايا الدَّم والصفائح الدّمويّة. ينشأ السّائل بين الخلوي (خارج الخلوي) في أنسجة الجسم المُختلفة من السَّائل الموجود في بلازما الدَّم.

وعلى الرغم من أنَّ بلازما الدَّم تحتوي على 92% ماء، فهي تحتوي على المواد المُذابة الآتية:

1. **المواد الغذائية، والفضلات، والهرمونات Nutrients, wastes and hormones**. يذاب في بلازما الدَّم المواد الغذائية جميعها الناتجة عن عملية الهضم التي تستطيع الخليّة استخدامها، وتشمل هذه المواد الجلوكوز، والأحماض الأمينيَّة، والفيتامينات. وتذوب الفضلات في البلازما مثل المُركبات النتروجينية وثاني أُكسيد الكربون اللَّذين تنتجهما الخلايا بعد القيام بالعمليات الأيضية. يحمل الدَّم أيضًا الهرمونات المُفرزة من الغدد الصَّماء إلى الخلايا التي تعمل عليها، أو الخلايا الهدف.
2. **الأيونات Ions**. البلازما محلول ملحيّ مُخفَّف. أكثر الأيونات الموجودة في بلازما الدَّم هي الصوديوم، والكلور، وأيونات البيكربونات (HCO_3^-).

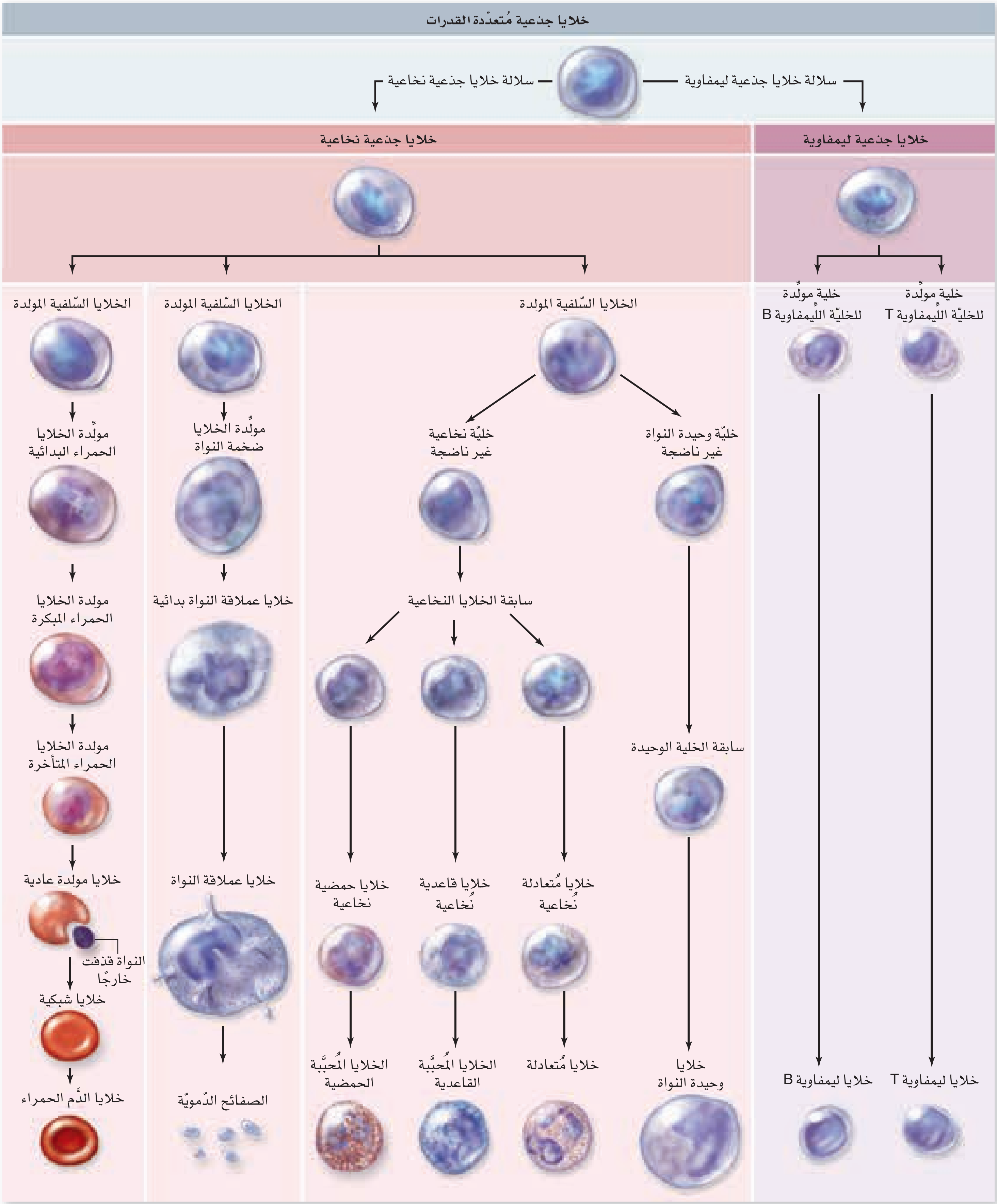


الشكل 49-15

تركيب الدم.

إضافة إلى ذلك، تحتوي البلازما على كميات قليلة جدًا من أيونات أُخرى مثل الكالسيوم، والماغنسيوم، والنُّحاس، والبوتاسيوم، والزنك.

3. **البروتينات Proteins**. كما ذكرنا سابقًا، فإنَّ الكبد يُنتِج مُعظم بروتينات بلازما الدَّم، تتضمن هذه البروتينات **الألبيومين Albumin**، الذي يُشكِّل الجزء الأكبر من بروتينات البلازما؛ **وألفا وبيتا جلوبيولين Globulins**، التي تعمل على نقل الدُّهون والهرمونات السترويدية؛ **ومولد الفايبرين Fibrinogen**، الذي يُستخدم في عملية تخثُّر الدَّم. بعد نزع الفايبرينوجين من بلازما الدَّم، يسمّى بلازما الدَّم **المصل Serum**.



الشكل 49-16

الخلايا الجذعية وإنتاج العناصر المشكلة.

تَتَضَمَّنُ العناصرُ المُشَكَّلَةُ الخلايا والصفائحَ الدَّمويّة

تتضمنُ **العناصرُ المُشَكَّلَةُ Formed elements** في الدَّم خلايا الدَّم الحمراء، وخلايا الدَّم البيضاء، والصَّفائح الدّمويّة. كل واحد من هذه العناصر يمتلك وظائف مُحدَّدة للحفاظ على صحة الجسم واتزانه الدَّاخلي.

خلايا الدَّم الحمراء *Red blood cells*

يحتوي كلّ ملليمتر واحد على ما يُقارب خمسة ملايين خليّة دم حمراء، **Erythrocytes**. ويُسمّى الجزء الذي تحتله خلايا الدَّم الحمراء من المجموع الكلي لحجم الدَّم الهيماتوكريت *Hematocrit*، أو حجم خلايا الدَّم المتراصَّة؛ يُقدَّر هذا الحجم، في الإنسان، بـ 45% من حجم الدَّم الكلي تقريبًا.

تشبه خلايا الدَّم الحمراء في الثّدييّات قطعة حلوى الدونات، قرصية الشكل ومقعرة من الوجهين. في الثدييات، تفتقر خلايا الدَّم الحمراء الناضجة للنواة. تحتوي هذه الخلايا في الفقريات على هيموجلوبين، الصبغة التي ترتبط بالأكسجين وتنقله. (سنُناقِش صبغة الهيموجلوبين لاحقًا في هذا الفصل عندما نتحدث عن التَّنفس). في الفقريات، يوجد الهيموجلوبين في خلايا الدَّم الحمراء، أما في اللافقريات، فتوجد الصَّبغة المُرتبطة بالأكسجين (ليس دائمًا هيموجلوبينًا) في البلازما.

خلايا الدَّم البيضاء *White blood cells*

تُشكِّل **خلايا الدَّم البيضاء Leukocytes** أقل من 1% من خلايا الدَّم في الإنسان؛ حيث تكون نسبة خلايا الدَّم البيضاء إلى الحمراء 1 أو 2 إلى 1000. تمتلك خلايا الدَّم البيضاء حجمًا أكبر وأنوية، مُقارنةً مع خلايا الدَّم الحمراء. تستطيع خلايا الدَّم البيضاء مُغادرة الشُّعيرات الدّمويّة من خلال الفراغات بين الخلوية إلى السّائل النَّسيجي المُحيط.

تحتوي خلايا الدَّم البيضاء على أنواع مُختلفة من الخلايا، ولكلّ واحدة من هذه الخلايا دور خاص في الدِّفاع عن الجسم ضد المخلوقات الدَّقيقة والمُهاجمة والمواد الغريبة الأُخرى، كما سَيوصَف في (الفصل الـ 51). تضم **خلايا الدَّم البيضاء المُحبَّبة Granular leukocytes** الخلايا المُتعادلة، والخلايا الحمضية، والخلايا القاعدية، وجميعها اكتسبت تسميتها بحسب خصائص اصطباغ الحُبيبات الموجودة في السيتوبلازم. تضم **خلايا الدَّم البيضاء غير المُحبَّبة Nongranular leukcytes** خلايا وحيدات النواة، والخلايا اللِّيمفاوية. في الإنسان، تُشكِّل الخلايا المُتعادلة الجزء الأكبر، ثم تليها بالتَّرتيب الخلايا اللِّيمفاوية، فالخلايا وحيدة النواة، فالخلايا الحمضية، فالخلايا القاعدية.

الصفائح الدّمويّة *Platelets*

هي أجزاء خلوية نتجت عن تحطُّم خلايا كبيرة في نخاع العظم. يبلغ قطر هذه الصفائح 3 ميكرومترات تقريبًا. تُفرز الصفائح الدّمويّة عوامل مُخثِّرة (بروتينات) في الدَّم، بعد جرح الوعاء الدَّموي. بوجود هذه العوامل، يتحول مولد الفايبرين إلى خيوط غير ذائبة تُسمّى الفايبرين. تتجمع هذه الخيوط بعد ذلك لتُشكِّل الخثرة الدّمويّة (الجلطة الدّمويّة).

العناصر المشكّلة تَنتُج من خلايا جذعية

تمتلك العناصر المُشكّلة عمرًا مُحدَّدًا، ولهذا يجب أن تُجدَّد باستمرار. إنَّ كثيرًا من أجزاء الخلايا القديمة يتمُّ هضمها عن طريق خلايا البلعمة الموجودة في الطحال؛ على الرغم من ذلك، فإنَّ بعض نواتج هضم الخلايا القديمة، مثل الحديد والأحماض الأمينيَّة، تُستخدم في تصنيع مكونات الدَّم الجديدة. يبدأ تكوين العناصر المُشكلة للدَّم في نخاع العظم، كما ذكرنا سابقًا في (الفصل الـ 47).

تتطور مُعظم مُكوِّنات الدَّم من خلايا تُسمّى **خلايا جذعية مُتعدِّدة القدرات Pluripotent stem cells** (انظر الفصل الـ 19). يتم إنتاج خلايا الدَّم في نخاع العظم، وتُسمّى العملية **إنتاج خلايا الدَّم Hematopoiesis**. تُولِّد هذه العملية نوعين من الخلايا الجذعية، هما: الخلايا الجذعية اللِّيمفاوية التي تُنتِج الخلايا اللِّيمفاوية، والخلايا الجذعية النُّخاعية التي تُنتِج ما تبقى من خلايا الدَّم (الشكل 49-16).

إذا قلّت وفرة الأكسجين في الدَّم، فإنَّ الكليتين تحوِّلان بروتين البلازما إلى **هرمون إيرثروبويتين Erythropoietin**. يُحَفِّزُ هذا الهرمون إنتاج خلايا الدَّم الحمراء من خلال عملية تُسمّى تكوُّن خلايا الدَّم الحمراء *Erythropoiesis*.

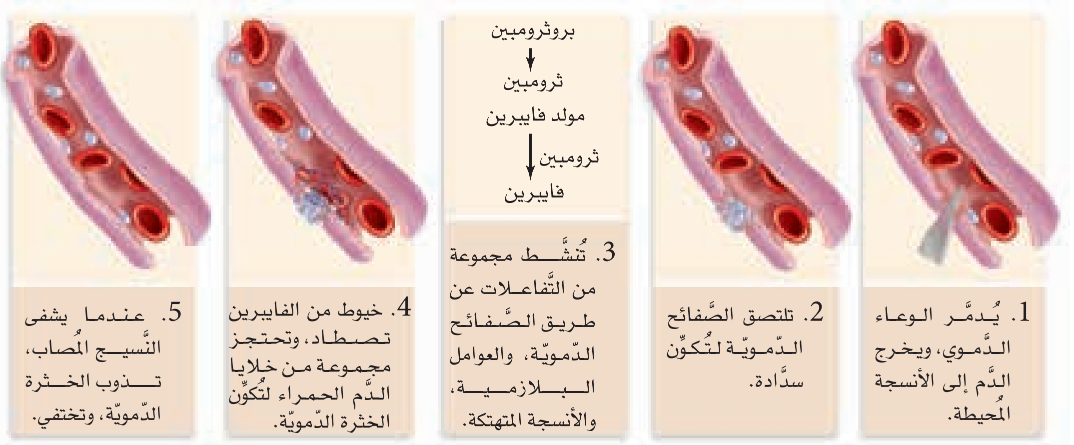
في الثدييات، تفقد خلايا الدَّم الحمراء أنويتها قبل أن تنطلق إلى الدَّورة الدّمويّة. على العكس من ذلك، فإنَّ خلايا الدَّم الحمراء الناضجة في الفقريات الأُخرى تبقى ذات أنوية. الخلايا ضخمة النواة مثال على خلايا ملتزمة Committed cell تتشكَّل في نخاع العظم من الخلايا الجذعية. تتكسَّر هذه الخلايا إلى قطع سيتوبلازمية مُكوِّنة الصَّفائح الدّمويّة.

استقصاء

لماذا تعتقد أنَّ استخدام إيرثروبويتين بوصفه دواءً دواء مُنع في الدَّورات الأولمبية وبعض الرِّياضات الأُخرى؟

تخثُّرُ الدَّم مثالٌ على سلسلة من التَّفاعلات الأنزيمية (الشَّلال الأنزيمي)

عندما ينقطع الوعاء الدَّموي أو يتمزّق، فإنَّ العضلات الملساء فيه تنقبض، مُسبِّبةً تضيُّقًا له. تتجمَّع الصَّفائح الدّمويّة عند مكان الجرح (القطع) يلتصق بعضها ببعض وبالأنسجة المُحيطة بها مشكلةً بذلك سدَّادة (الشكل 49-17). تُنَبِّهُ الصَّفائح الدّمويّة، والعوامل البلازمية، والجزيئات التي تُطلق من النَّسيج التالف سلسلة من التفاعلات الأنزيمية.



الشكل 49-17

تجلُّط الدَّم. يتشكَّل الفايبرين من بروتين ذائب، يُسمّى مولد الفايبرين. يُحفَّز هذا التَّفاعل عن طريق أنزيم الثرومبين، الذي يتشكل من أنزيم غير نشط يُدعى سابق ثرومبين. يعدّ تنشيط الثرومبين آخر خطوة في مجموعة التفاعلات الأنزيمية التي تنتج الجلطة الدّمويّة، عندما يتلف أو يُجرح الوعاء الدَّموي.

إنَّ أهم نواتج سلسلة التفاعلات هذه هو بروتين مولد الفايبرين، الذائب في البلازما، الذي يتحول إلى فايبرين غير ذائب في بلازما الدَّم. تُقوِّي هذه الخيوط من الفايبرين السدَّادة التي تشكَّلت من تجمُّع الصفائح الدَّمويّة، عن طريق انقباض الفايبرين. السدَّادة المُكوَّنة من الصفائح الدَّمويّة، والفايبرين، وخلايا الدَّم الحمراء العالقة تُكوِّنُ الخثرة الدَّمويّة (الجلطة).

بعد شفاء النسيج التَّالف (الجُرح)، تبدأ عملية إذابة الجلطة الدَّمويّة. هذه العمليَّة مُهمّة؛ لأنّ تكسُّر الخثرة وانتقالها عبر الدَّورة الدَّمويّة قد يُسبِّب انسداد الأوعية الدَّمويّة في الدِّماغ، مُكوِّنًا ما يُدعى الجلطة الدِّماغية، أو في القلب، مُسبِّبًا الجلطة القلبية.

تحتوي البلازما؛ الجزء السَّائل من الدَّم، على أنواع مُختلفة من المواد الغذائية، والفضلات، والهرمونات، وتحتوي على البروتينات والأيونات. تتضمن العناصر المشكلة للدَّم من الخلايا وأجزاء الخلايا (الصفائح الدَّمويّة). تحتوي خلايا الدَّم الحمراء على هيموجلوبين، وتنقل الأكسجين. تمتلك خلايا الدَّم البيضاء وظائف مُتخصِّصة؛ فهي تحمي الجسم من المخلوقات الدَّقيقة الخلوية المُسبِّبة للمرض، وتُشارك الصَّفائح الدَّمويّة في عملية تخثُّر الدَّم. يتضمَّن هذا سلسلة من التَّفاعلات الأنزيمية لتُكوِّن الفايبرين من مُولِّد الفايبرين.

7-49 تبادُل الغازات عبر السّطوح التَّنفسية

من أهم وظائف الجهاز الدّوريّ الحصول على الغازات، وتوزيعها، وإزالتها لدعم أنسجة الجسم. إنَّ من أهم التَّحديات الفسيولوجية التي تواجهها المخلوقات مُتعدِّدة الخلايا الحصول على كمية الأكسجين الكافي، والتَّخلص من ثاني أكسيد الكربون (الشكل 49-18). يُستخدم الأُكسجين في الميتوكندريا في عملية التَّنفس الخلوي، تُنتِج هذه العملية ثاني أُكسيد الكربون بوصفه فضلات (انظر الفصل الـ 7). يتضمن التَّنفس على مستوى أجهزة الجسم مجموعة من العمليات ليست موجودة على مستوى الخليّة، تتراوح هذه العمليات من ميكانيكية التَّنفس إلى تبادل الأكسجين وثاني أكسيد الكربون في الأعضاء التَّنفسية.

تُظهر اللافقريات تنوعًا كبيرًا في الأعضاء التَّنفسية، مثل النَّسيج الطلائي، والقصبات، والخياشيم. بعض الفقريات، مثل الأسماك، ويرقات البرمائيات، تستخدم أيضًا الخياشيم. أما البرمائيات البالغة، فتستخدم الجلد أو أنسجة طلائيــة أُخرى بوصفها عضوًا مساعدًا أو عضوًا تنفسيًّا خارجيًّا رئيسًا.

الشكل 49-18

فقمةُ البحر بطلٌ تنفسيٌ. يغوص هذا الحيوان إلى أعماق البحر أكثر من أي حيوان بحري آخر، مثل الحيتان، وسلاحف البحر، وأفيال البحر، حيث يستطيع هذا الحيوان وقف التَّنفس مدة أكثر من ساعتين، صاعدًا وهابطًا في البحر، ويتحمَّل الغوص المُتكرِّر دون المعاناة من أي مشكلات تنفسية ظاهرة.

يملك كثيرٌ من البرمائيات البالغة، والزَّواحف، والطُّيور، والثَّدييات رئتين لإنجاز التَّنفس الخارجي. في الحيوانات البحرية والبرية التي تعيش على اليابسة، تشكل هذه الأعضاء التَّنفسية عالية التَّروية الدَّمويّة مكان انتشار الأكسجين للدَّم، وخروج ثاني أكسيد الكربون منه. ويكون اتجاه انتشار الغاز في أنسجة الجسم، مُعاكسًا لما يحدث في الأعضاء التَّنفسية.

في هذا الفصل، سنُناقِش آلية عمل الأجهزة التَّنفسية وتركيبها وتطورها، إضافة إلى مبادئ انتشار الغازات بين الدَّم والأنسجة.

يتضمن تبادُل الغازات انتشارها عبر الأغشية

حيث إنَّ الأغشية الخلوية يجب أن تُحاط بالماء لتكون ثابتة، فإنَّ البيئة الخارجية التي يتمُّ من خلالها تبادُل الغازات تكون دائمًا مائية. ينطبق هذا حتى على الفقريات التي تعيش على اليابسة؛ ففي هذه الحالة، يذوب الأكسجين في طبقة رقيقة من السّائل الذي يُغطِّي السّطوح التَّنفسية.

في الفقريات، تنتشر الغازات إلى داخل الطَّبقة المائية المُغطِّية للخلايا الطِّلائية التي تُبطِّن الأعضاء التَّنفسية. إنَّ عملية الانتشار هذه سالبة، ولا تحتاج إلى طاقة، وتعتمد على اختلاف فرق تركيز الأكسجين وثاني أكسيد الكربون على جانبي الغشاء، وعلى درجة ذوبانهما في الأغشية البلازمية. في حالة الغازات الذَّائبة، يُعبَّر عن تركيز الغازات بالضَّغط؛ سنناقِش ذلك بعد قليل.

بشكل عام، يَتحكم في مُعدَّل الانتشار بين منطقتين علاقة تُعرف **بقانون (فِكْ) للانتشار Fick's law of diffusion**. ينصُّ قانون فِكْ للغازات الذائبة على أنَّ معدل الانتشار (R) يتناسب طرديًّا مع فرق الضَّغط (Δp) على جانبي الغشاء ومساحة المنطقة (A) التي تمَّ من خلالها الانتشار. إضافة إلى ذلك، يتناسب مُعدَّل الانتشار عكسيًّا مع المسافة (d) التي يحدث خلالها الانتشار. ويعتمد ثابت الانتشار الخاص بالجُزيء، D، على حجم الجُزيء، ونفاذية الغشاء، ودرجة الحرارة. ويمكن التَّعبير عن قانون فِكْ، بالصِّيغة الآتية:

$$R = \frac{DA\Delta p}{d}$$

حدثت هناك تغيُّرات تطورية في آلية التَّنفس لزيادة فاعلية عملية الانتشار (انظر الشكل 49-18).

يمكن زيادة فعالية مُعدَّل الانتشار R بإحداث التَّغيُّرات الآتية: (1) زيادة مساحة السَّطح الذي يتمُّ من خلاله الانتشار، A؛ (2) تقليل المسافة التي يحدث من خلالها الانتشار، d؛ أو (3) زيادة فرق التَّركيز، ΔP. لقد تضمَّنت عملية تطور الأجهزة التَّنفسية تغيُّرات في هذه العوامل جميعها.

استقصاء

؟ ما الجزء التَّابع للجهاز القلبي الوعائي الذي زاد مساحة السطح؟

عظمت إستراتيجيات تطوريّة من انتشار الغازات

لا يمكن الحصول على الكمية المُناسبة من الأكسجين التي تحتاج إليها عملية التَّنفس الخلوي باستخدام الانتشار وحده إذا زادت المسافة عن نصف مليمتر بين مصدر الأكسجين ومكان حدوث التنفس الخلوي. أعاقت هذه المشكلة وبشكل كبير من حجم وتركيب المخلوقات الحية التي تعتمد في أثناء حصولها على الأكسجين بشكل رئيس على عملية الانتشار من البيئة. البكتيريا، والبكتيريا القديمة، والأوليات جميعها صغيرة بما يكفي ليكون الانتشار كافيًا لها، حتى إن كانت على شكل مُستعمرات (الشكل 49-19أ)، لكن مُعظم الحيوانات مُتعدِّدة الخلايا تحتاج إلى تراكيب تكيُّفية لتزيد، وتُحسِّن من عملية تبادل الغازات.

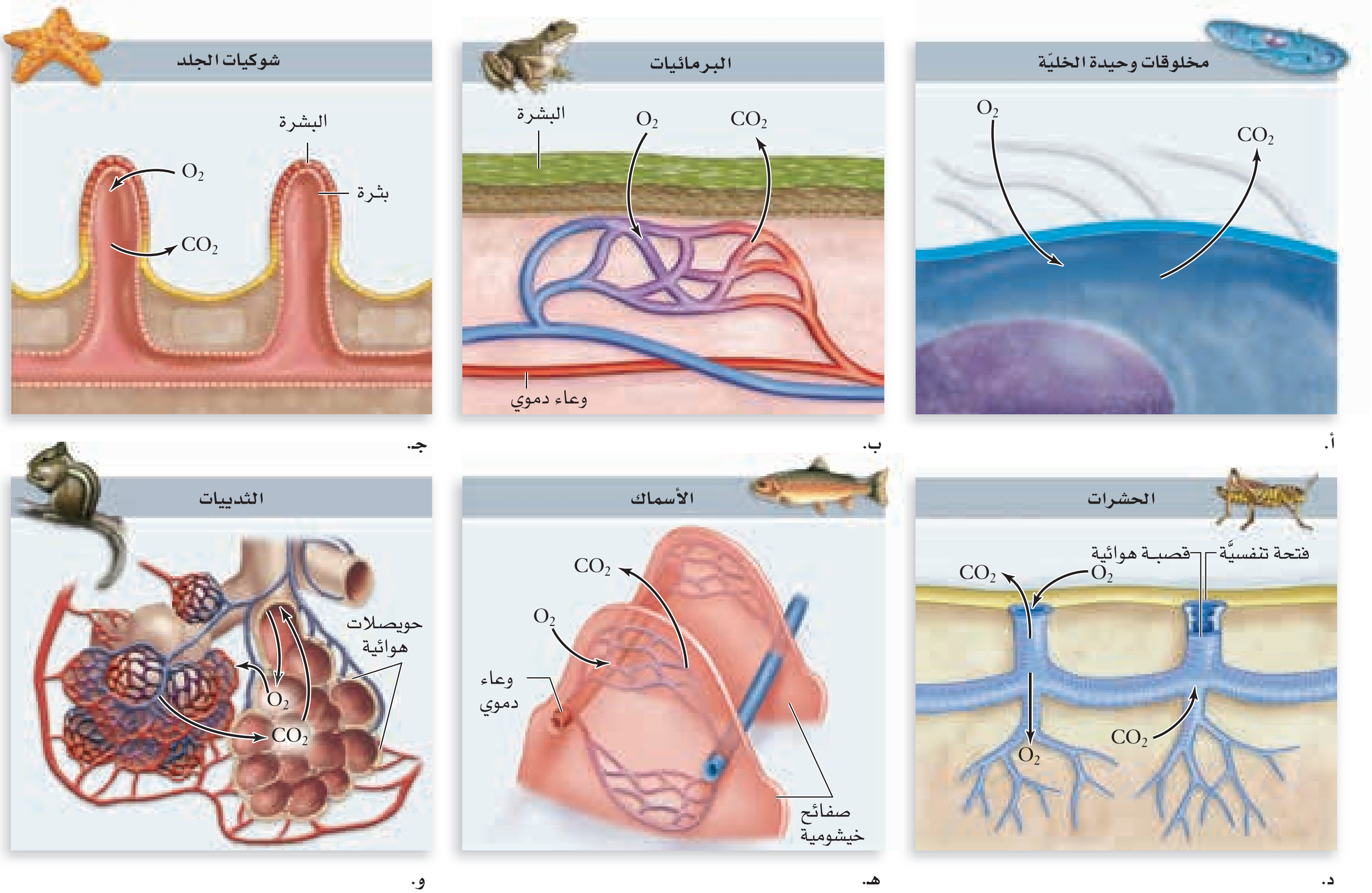
زيادة فرق الضَّغط (التَّركيز)

مُعظم شُعب اللافقريات تفتقر إلى الأعضاء التَّنفسية المُتخصِّصة، إلاّ أنها طوَّرت وسائل تُحسِّن من عملية الانتشار. كثير من المخلوقات الحية صنعت تيارًا مائيًّا يعمل على تغيير الماء بشكل مُستمر فوق السّطوح التَّنفسية؛ وتقوم الأهداب، عادةً، بعمل هذا التيار. وبسبب هذا التَّدفق المُستمر للماء، فإن التَّركيز الخارجي للأكسجين لا يتغيّر على طول مسار الانتشار، وعلى الرغم من أن بعض جزيئات الأكسجين التي دخلت إلى المخلوق الحي قد أُزيلت من الماء المحيط، فإنّ الماء الجديد المُستمر يحل محل الماء الخالي من الأكسجين. وهذا يؤدي إلى زيادة فرق التركيز- Δp في معادلة فِك.

زيادة مساحة السَّطح وتقليل المسافة

تمتلك اللافقريات الأكثر تعقيدًا (الرَّخويات، ومفصليات الأرجل، وشوكيات الجلد) والفقريات، أعضاء تنفسيَّة زادت من مساحة السَّطح المُتوافر لعملية الانتشار، مثل الخياشيم، والقصبات الهوائية، والرِّئات. هذه التَّكيفات تُقرِّب ما بين البيئة الخارجية (الهواء أو الماء) والبيئة الدَّاخليّة، مثل الدَّم والليمف الدموي، التي عادةً ما تدور خلال الجسم. لهذا زادت الأعضاءُ التَّنفسيةُ مُعدَّلَ الانتشار بزيادة مساحة السَّطح (A) وبتقليل المسافة (d) التي على الغازات قطعها.

تبادُل الأكسجين وثاني أُكسيد الكربون بين المخلوقات الحية وبيئتها يُعظّم (يصل إلى أقصى حدوده) زيادة فرق التركيز، ومساحة السَّطح، وتقليل المسافة التي يجب أن تقطعها هذه الغازات.



الشكل 49-19

أجهزة تبادُل الغازات المُختلفة في الحيوانات. **أ.** تنتشر الغازات مباشرة إلى المخلوقات وحيدة الخليّة. **ب.** البرمائيات وحيوانات أخرى تتنفَّس عبر الجلد. البرمائيات أيضًا تتبادل الغازات من خلال الرئتين. **ج.** تمتلك شوكيات الجلد زوائد بثرية تزود المخلوق بمساحة سطح تنفُّسي أكبر. **د.** تتنفَّس الحشرات من خلال نظام القصبات الهوائية واسع الانتشار. **هـ.** خياشيم الأسماك تزود الأسماك بمساحة سطح تنفسيَّة عالية جدًا وتبادل تياري متعاكس. **و.** الحويصلات الهوائية في رئتي الثدييَّات تزود الثدييات بمساحة سطح تنفسيَّة عالية، ولكنها لا تسمح بتبادل تياري مُتعاكس.

8-49 الخياشيم، والتَّنفس الخلوي، وأجهزة القصبات الهوائية

الخياشيمُ Gills امتداداتٌ نسيجيَّةٌ مُتميِّزةٌ تندفع نحو الماء. يمكن أن تكون الخياشيم بسيطة، كما في بثرات شوكيات الجلد (انظر الشكل 49-19 جـ)، أو معقدة، مثل الخياشيم كثيرة الالتواءات في الأسماك (الشكل 49-19 هـ). إنَّ مساحة سطح الخياشيم الكبيرة التي يتم عبرها الانتشار مكَّنت المخلوقات الحية البحرية من استخلاص كمية أكسجين من الماء أكبر بكثير من الكمية التي يمكن أخذها عن طريق الجلد وحده. في هذا الجُزء، سنُركِّز على الخياشيم الموجودة في الحيوانات الفقرية.

تؤدي السطوح الرَّطبة دورًا في تبادُل الغازات في بعض الفقريات واللافقريات. يشكّل تبادُل الغازات عبر الجلد إستراتيجية شائعة في كثير من البرمائيات، ومفصليات الأرجل التي تعيش على اليابسة، مثل الحشرات التي طوَّرت نظام قصبات هوائية يسمح بتبادُل الغازات عبر هيكلها الخارجي الصلب.

الخياشيم الخارجية موجودة في الأسماك والبرمائيات غير النَّاضجة

الخياشيم الخارجية ليست موجودة داخل تراكيب الجسم. من الأمثلة على الفقريات التي تحتوي على الخياشيم الخارجية يرقاتُ كثير من الأسماك والبرمائيات، وكذلك في برمائيات مثل السلمندر، الذي يُحافظ على صفات اليرقات طول مدة حياته.

إحدى مساوئ الخياشيم الخارجية أن عليها الاستمرار في الحركة لكي تبقى على اتصال مع الماء الغني بالأكسجين. إنَّ الخياشيم كثيرة التَّشعب تقاوم هذه الحركة، جاعلةً هذا النَّوع من التَّنفس غير فعّال إلا في الحيوانات الصغيرة. ومن المساوئ أيضًا، سهولة التَّلف، إذ إنَّ الخياشيم الخارجية تمتلك نسيجًا طلائيًّا رقيقًا لتبادُل الغازات.

الحُجرات الخيشومية تحمي الخياشيم في بعض اللافقريات

طوَّرت أنواع أُخرى من الحيوانات البحرية حجرات خيشومية *Branchial chambers*، تضخّ الماء فوق الخياشيم الساكنة. يفتح تجويف العباءة الدَّاخلي للرَّخويات نحو الخارج وهو يحتوي على الخياشيم. ويُسبِّب انقباضُ الجدار العضلي لتَّجويف العباءة جرَّ المياه إلى الدَّاخل، ومن ثَمَّ طرحها.

في القشريات، تقع الحجرة الخيشومية بين الجسم والهيكل الخارجي الصلب للحيوان. تحتوي هذه الحجرة على الخياشيم، وتفتح إلى السطح تحت الأطراف. وتُسبِّب حركة الأطراف سحب الماء عبر هذه الحجرات، ومن ثم تولِّد تيارًا فوق الخياشيم.

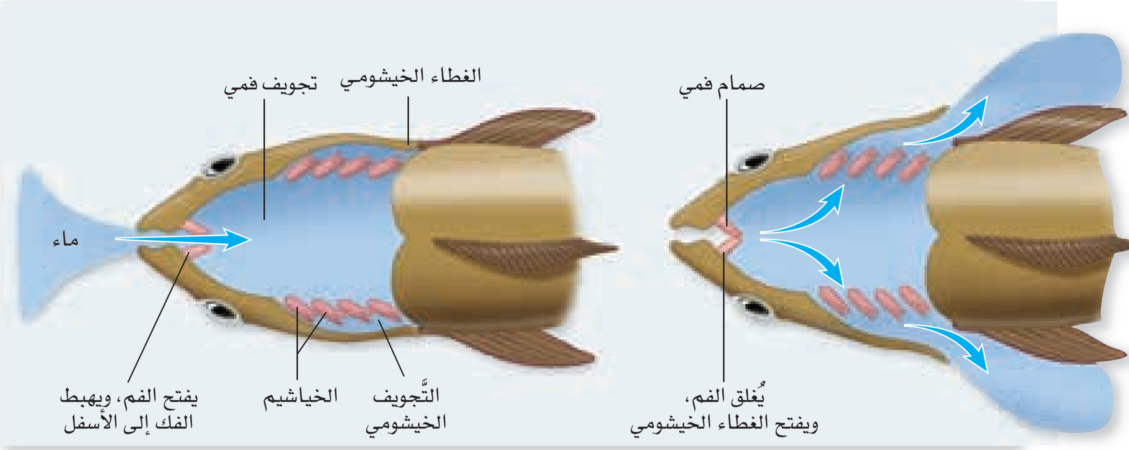
خياشيم الأسماك العظميَّة مُغطّاة بالغطاء الخيشومي

تقع الخياشيم في الأسماك العظمية بين التجويفين الفمي، والخيشومي الذي يحتوي على الخياشيم (الشكل 49-20). يعمل هذان التَّجويفان مثل مضختين تتمدَّدان بشكل متبادل لتُحرك الماء إلى الفم، وعبر الخياشيم، ثم إلى خارج السمكة من خلال فتحة **الغطاء الخيشومي Operculum**.

تمتلك بعض الأسماك العظمية التي تسبح باستمرار، مثل أسماك التونا، غطاء خيشوميًّا غير مُتحرك. تسبح هذه الأسماك وفمها مفتوح جزئيًّا، دافعة الماء بشكل مستمر فوق الخياشيم، وتُعرف هذه العمليةُ التهوية بالقوة *Ram ventilation* الشكل 49-20). على الرغم من ذلك، تمتلك مُعظم الأسماك العظمية غطاء خيشوميًّا مرنًا. مثل، سمك الشَّك، وهو سمك يُمسك و"يعلق" على ظهر سمك القرش وكتفيه. يستخدم هذا السمك التهوية بالقوة عندما تكون أسماك القرش سابحة، ولكنه يضخّ الماء عن طريق الأغطية الخيشومية عندما يتوقف سمك القرش عن السِّباحة.

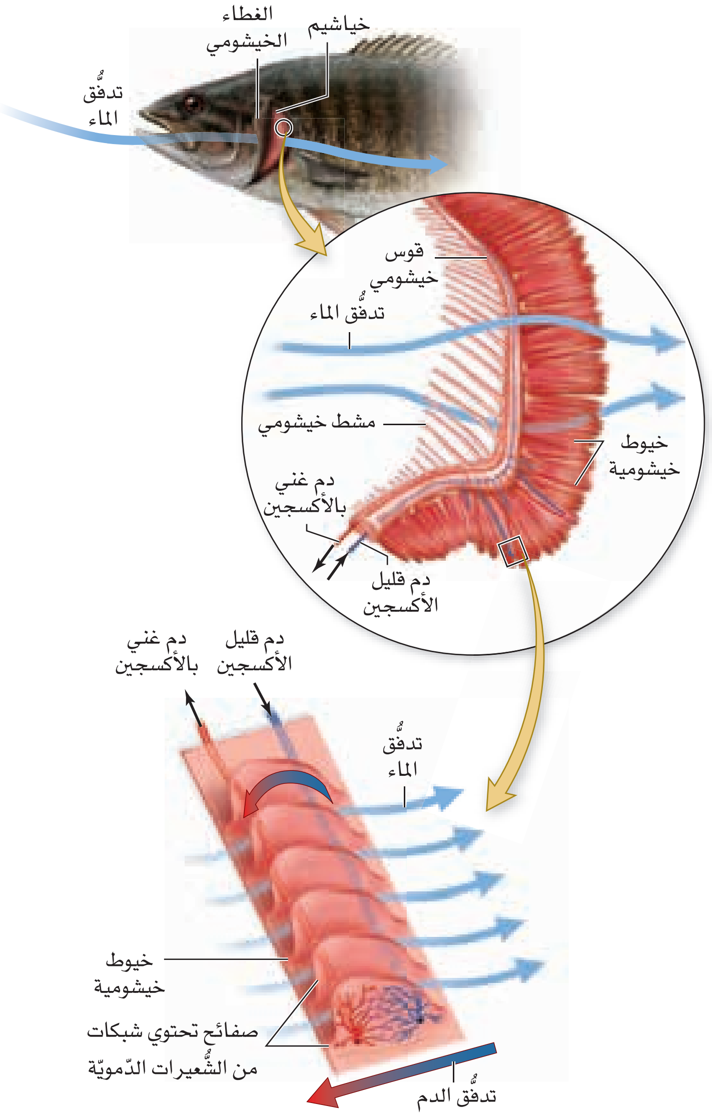
هناك أربعة **أقواس خيشومية Gill arches** على كلّ جانب من رأس السمكة. كلّ قوس يتكون من صفين من الخيوط الخيشومية، ويحتوي كلّ خيط من هذه الخيوط على صفائح غشائية رقيقة، تبرز إلى الخارج في مسار تدفُّق الماء (انظر الشكل 49-21). يمرّ الماء عبر هذه الصفائح في اتجاه واحد.

في كلّ صفيحة، يمر الدَّم مُعاكسًا لاتجاه حركة الماء. يدعى هذا التَّرتيبُ **تَدَفُّقَ التَّيار المُتعاكس Countercurrent flow**. يعمل هذا التَّرتيب على زيادة (بأقصى حد) نسبة الأكسجين في الدَّم عن طريق زيادة فرق تركيز الأكسجين على طول مسار الانتشار، فتزيد Δp في قانون (فك) للانتشار. الفائدة العائدة من هذا التَّرتيب مُوضحة في (الشَّكل 49-22. أ). يضمن تدفق التَّيار المُتعاكس أنَّ يبقى فرق تركيز الأكسجين بين الدَّم والماء المُحيط قائمًا على طول الصفيحة الخيشومية. يسمح هذا للأكسجين باستمرار الانتشار على طول الصفيحة، ولهذا يكون للدَّم الذي يغادر الخياشيم تركيزٌ مرتفعٌ للأكسجين، وهو قريب من تركيز الأكسجين الموجود بالماء الدَّاخل إلى الخياشيم.



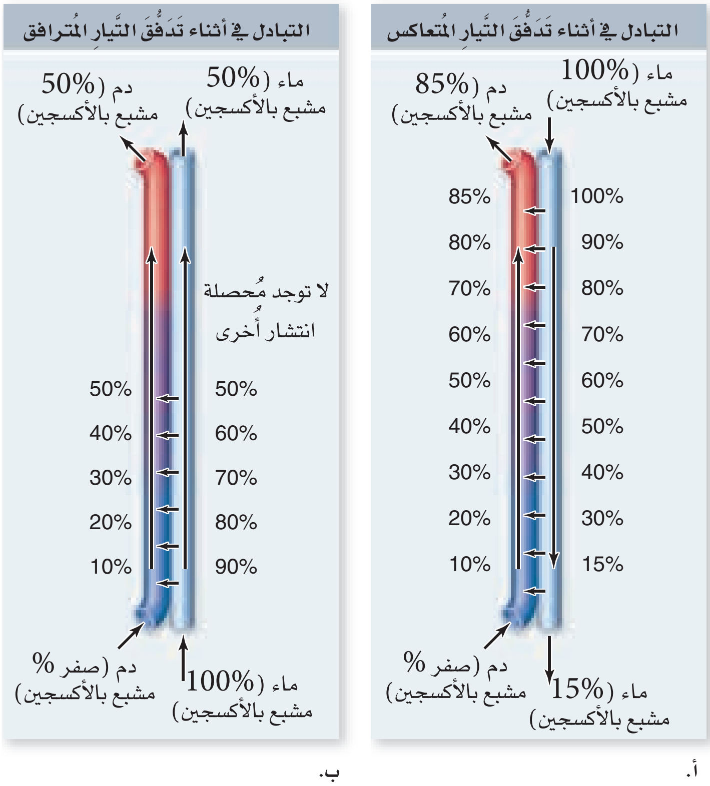
الشكل 49-20

كيف تتنفَّس الأسماك العظمية. تقع الخياشيم بين التَّجويفين: الفمي والخيشومي. يحدث التَّنفس على مرحلتين. يفتح الصّمام الفمي، ويهبط الفك إلى الأسفل، ساحبًا الماء إلى التَّجويف الفمي، في حين يكون التَّجويف الخيشومي مُغلقًا. بعد ذلك، يُغلق صمامُ الفم، ويُفتح الغطاءُ الخيشومي، دافعًا الماء عبر الخياشيم إلى الخارج.



الشكل 49−21

تركيب الخياشيم في الأسماك. يمر الماء عبر القوس الخيشومي فوق الخيوط (من اليسار إلى اليمين في الرَّسم). يمر الماء دائمًا عبر الصفائح في الاتجاه المُعاكس لاتجاه تدفُّق الدَّم من خلال الصفائح. إنَّ نجاح عمل الخياشيم يعتمد على التَّدفُّق المُتعاكس لتيار الدَّم والماء.



الشكل 49−22

التَّبادُل التَّياري المتُعاكس. تسمح هذه العملية بتحميل الدَّم بالأكسجين بشكل فعّال جدًا. عندما يتدفق الدَّم والماء في اتجاهين مُتعاكسين (أ)، يكون الفرق الأولي في تركيز الأكسجين بين الدم والماء قليلًا، لكنه كافٍ لانتشار الأكسجين من الماء إلى الدم. وكلما زاد انتشار الأكسجين إلى الدم، يرتفع تركيز الأكسجين فيه، يُقابل الدَّم ماء يمتلك تركيزًا أعلى من الأكسجين. عند كلّ نقطة، يكون تركيز الأكسجين أعلى في الماء، ولهذا يستمر تدفُّق الأكسجين من الماء إلى الدَّم. في هذا المثال، يحتوي الدَّم تركيزًا من الأكسجين يبلغ 85%. عندما يتدفق الماء والدَّم في الاتجاه نفسه (ب)، ينتشر الأكسجين من الماء إلى الدَّم بسرعة في البداية، لكن بعد ذلك يقلّ معدل الانتشار كلما انتشر الأكسجين من الماء إلى الدَّم، حتى يتساوى تركيز الأكسجين في الماء والدَّم في النهاية. في هذا المثال، لا يزيد تركيز الأكسجين في الدَّم على 50%.

إذا كان اتجاه حركة الماء والدَّم نفسه، فإنَّ التدفُّق يكـون مُترافقًا *Concurrent* (الشكل 49−22ب). في هذه الحالة، يقل فرق التَّركيز على طول الصفيحة الخيشومية بشكل سريع حالما يفقد الماء الأكسجين للدَّم، ولهذا فإنَّ مُحصلة انتشار الأكسجين تقلّ، ثم تتوقف عندما تصل إلى مرحلة الاتزان.

تُعَدُّ خياشيم الأسماك من أكثر الأعضاء التَّنفسية فعالية، بسبب وجود تبادل الغازات عن طريق التَّيار المُتعاكس.

يحتاج التَّنفس عبر الجلد إلى ترطيبه بشكل مستمر

للأكسجين وثاني أكسيد الكربون القدرةُ على عبور الجلد في بعض الفقريات (انظر الشَّكل 49−19 ب). في معظم الأحيان، تكون هذه الفقريات بحرية، مثل البرمائيات وبعض السَّلاحف، وتمتلك نسيجًا طلائيًّا عالي التَّروية الدّمويّة. تُسمّى عملية تبادل الأكسجين وثاني أكسيد الكربون عبر الجلد **التَّنفسَ الجلديَّ Cutaneous respiration**. في البرمائيات، يُعَدُّ التَّنفس الجلدي مساعدًا لعمل الرئتين. وعلى الرغم من بعض الحالات غير الشائعة، فإنَّ بعض برمائيات اليابسة، مثل السلمندر، تعتمد على التَّنفس الجلدي بشكل كامل.

من بين الزواحف البحرية، تستطيع السَّلاحف ذات الغطاء اللّين أن تغمر نفسها في رواسب النَّهر ساعات عدة دون أن تستخدم التَّهوية الرِّئوية. في هذا المستوى القليل من النَّشاط، يقدّم التَّنفس الجلدي الأكسجين الكافي للأنسجة. تستخدم مُتزلجات البرك الشائعة كذلك التَّنفس الجلدي ليساعدها على البقاء مغمورة. في فصل الشتاء، تستطيع هذه السلاحف البقاء مغمورة في الماء أيامًا عدة دون حاجة إلى تنفّس الهواء.

نظام القصبات الهوائية الموجودة في مفصليات الأرجل

ليس لمفصليات الأرجل عضو تنفسي واحد. فالجهاز التّنفسيّ لمعظم مفصليات الأرجل التي تعيش على اليابسة يتكون من قنوات صغيرة، مُتشعبة مُبطنة بمادة الكيوتيكل تُسمّى **القصبات الهوائية Tracheae** (انظر الشكل 49-19 د). هذه القصبات، تتشعب في النهاية إلى **قُصيبات هوائية دقيقة Tracheoles** جدًا، وهي سلسلة أنابيب تنقل الغازات إلى جميع أجزاء جسم مفصليات الأرجل. تكون هذه القُصيبات الهوائية على اتصال مُباشر مع الخلايا، وينتشر الأكسجين مباشرة عبر الغشاء الخلوي للخلايا.

يدخل الهواء إلى القصبات الهوائية من خلال فتحات مُتخصِّصة في الهيكل الخارجي تُسمّى **الفتحات التَّنفسية Spiracles**. تُفتحُ هذه الفتحات وتُغلقُ في معظم مفصليات الأرجل التي تعيش على اليابسة عن طريق صمامات. إنَّ القدرة على إغلاق هذه الفتحات التَّنفسية للتَّقليل من فقدان الماء كان من أهم التَّكيفات التي سَهَّلت عملية غزو هذه المخلوقات لليابسة.

الخياشيمُ تراكيب كثيرةُ التَّقسيمات لتسمح بزيادة مساحة السَّطح الذي يتم من خلاله التَّبادُل. في خياشيم الأسماك العظمية، يتدفق الدَّم في اتجاه مُعاكس لتدفُّق الماء. تدفُّق التيار المتعاكس هذا يُعظّم تبادل الغازات، جاعلًا خياشيم الأسماك من أكثر الأعضاء التَّنفسية كفاءة. تعتمد بعض البرمائيات على التَّنفس الجلدي، وخاصة وهي في طور اليرقة. في مفصليات الأرجل، سمح تطور نظام القصبات الهوائية المزود بفتحات تنفسية بإجراء تبادل الغازات على الرغم من وجود الهيكل الخارجي وسمح لها بغزو اليابسة.

9-49 الرئتان

على الرغم من الكفاءة العالية للخياشيم بوصفها أعضاء تنفسية في البيئة البحرية، فإنها استُبدِلَت في الحيوانات التي تعيش على اليابسة لسببين رئيسين، هما:

1. **الهواء أقل دعامة من الماء.** لا تمتلك الصفائح الخيشومية دعامة بنائية قوية؛ لذا تعتمد على الماء من أجل ذلك. فإذا أخرجت الأسماك من الماء، على الرغم من وجود الأكسجين، فإنها تختنق بسرعة؛ لأنَّ الخياشيم تُصبح كتلة من الأنسجة. على العكس من ذلك، تستطيع الممرات الدَّاخلية مثل القصبات الهوائية والرئتين البقاء مفتوحة، حيث تمتلك هذه الأجسام التَّراكيب الدِّعامية التَّركيبية اللازمة.
2. **تبخر الماء.** عادةً ما يكون الهواء غير مشبع ببخار الماء، إلا بعد هطل المطر مُباشرة. ولهذا، فإنَّ المخلوقات الحية التي تعيش على اليابسة تفقد الماء باستمرار إلى الجو. تمتلك الخياشيم مساحة سطح كبيرة تجعلها تفقد كمية كبيرة من الماء.

تُقلِّل **الرِّئة Lung** هذا التَّبخر، حيث تُمرِّر الهواء إلى ممرات أُنبوبية مُتشعبة. إنَّ نظام القصبات الهوائية في مفصليات الأرجل يستخدم أيضًا الأنابيب الدَّاخلية للتَّقليل من التَّبخر.

يتشبَّع الهواء المار في الممرات التَّنفسية ببخار الماء قبل أن يصل إلى المناطق الدَّاخلية للرِّئة. في هذه المناطق، يوجد غشاء رطب رقيق يسمح بعملية تبادُل الغازات. باستثناء الطيور، تستخدم الفقرياتُ التي تعيش على اليابسة جميعها مجموعةً مُتجانسة من الغازات التي تلامس سطوح التبادُل الغازي. على العكس من مرور الماء في اتجاه واحد الذي يُعدُّ فعّالًا جدًا في الخياشيم، فإنَّ الغازات تمر إلى الرِّئتين، ومنهما عبر الممرات الهوائية نفسها، أي نظام التدفُّق ثنائي الاتجاه. تمتلك الطيور جهازًا تنفسيًّا استثنائيًّا، وسنرى ذلك لاحقًا.

التَّنفس بالهواء يستفيد من الضَّغط الجزئي للغازات

يحتوي الغاز الجاف على 78.09% نيتروجين، و20.95% أكسجين، و0.93% آرجون وغازات خاملة أُخرى، و 0.03% ثاني أكسيد الكربون. تجعل تيارات الحمل الحراري الجو مُحافظًا على ثبات هذه التَّركيبة لارتفاع يصل إلى 100 كم على الأقلّ، على الرغم من أنَّ كمية هذه الغازات (عدد الجزيئات) في الهواء تقلّ كلما ارتفعنا إلى الأعلى (الشكل 49-23).

وبسبب وجود قوة الجاذبية، فإنَّ الهواء يُشكل ضغطًا للأسفل. يُستخدم جهاز مقياس الضَّغط لقياس ضغط الهواء، حيث القيمة 760 ملم زئبقي هي مقدار ضّغط الهواء عند سطح البحر. كذلك يُعرف هذا الضغط بأنه يساوي **ضغطًا جويًا واحدًا 1 atmosphere** (1 atm).

يُسهم كلّ نوع من الغازات في المجموع الكلي للضَّغط الجوي بحسب نسبة مجموع الجزيئات الموجودة. ويُسمّى الضغط الذي يُسهم به غاز ما **الضَّغط الجزئي Partial pressure**، ويُشار إليه بـ P_{N_2}، P_{O_2}، P_{CO_2}، وهكذا. يكون الضَّغط الجزئي لـ N_2، O_2، CO_2 عند مستوى سطح البحر، كما يأتي:

P_{N_2} = 760 × 79.02 % = 600.6 ملم زئبقي

P_{O_2} = 760 × 20.95% = 159.2 ملم زئبقي

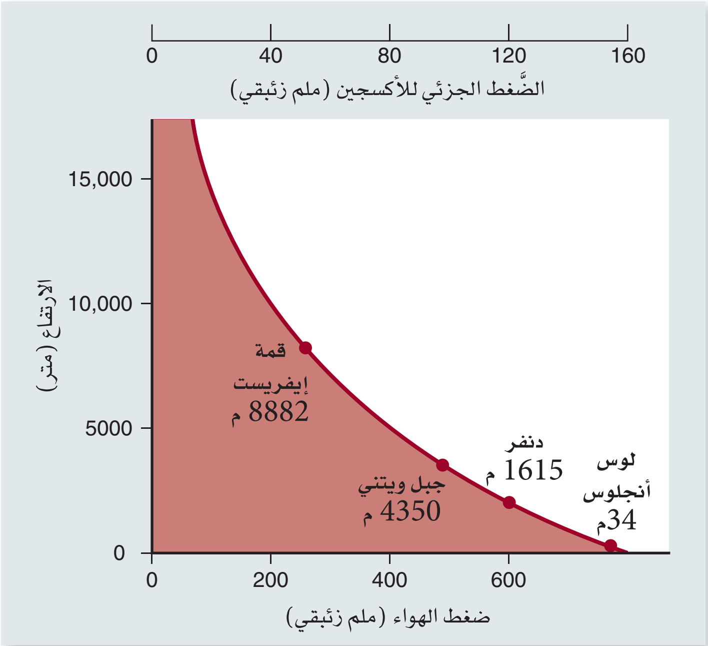
P_{CO_2} = 760 × 0.03% = 0.2 ملم زئبقي

لا يعيش الإنسان مدة طويلة على ارتفاعات أعلى من 6000م. وعلى الرغم من أنَّ الهواء هناك يحتوي على20.95% أكسجين، فإنَّ الضَّغط الجوي هو 380 ملم زئبق تقريبًا، ولهذا يكون P_{O_2} 80 ملم زئبق (380 × 20.95%)، وهذه نصف كمية الأكسجين المُتوافرة عند سطح البحر.

في الأجزاء القادمة، سوف نصف التَّنفس في الفقريات التي تمتلك رئة، مبتدئين بالزَّواحف والبرمائيات. وسنُلخص بعد ذلك الرِّئتين في الثدييات، والرِّئتين في الطيور التي تكيَّفت وتخصَّصت بشكل كبير.

رئاتُ البرمائيات والزَّواحف امتداداتٌ مُتخصِّصةٌ من القناة الهضمية

رئات البرمائيات تُشكل ما يُشبه كيسًا يبرز من القناة الهضمية (الشكل 49-24). على الرغم من احتواء السَّطح الدَّاخلي لهذه الأكياس على انثناءات، فإن مساحة السَّطح المُتوافرة لعملية التبادُل في البرمائيات أقلُّ من مساحة السَّطح في رئات الفقريات الأخرى التي تعيش على اليابسة. تتصل كلّ رئة في البرمائيات بالجزء الخلفي من تجويف الفم، أو البلعوم، ويتحكم صمام، يُدعى المزمار، في فتح الممر من هذه الأجزاء إلى الرئة وإغلاقه.



الشكل 49–23

العلاقة بين ضغط الهواء والارتفاع فوق مستوى سطح البحر. ضغط الهواء عند المرتفعات العالية (عند قمم الجبال) أقل بكثير مما هو عند مستوى سطح البحر. عند قمة جبل إيفريست، أعلى جبل في العالم، يبلغ ضغط الهواء ثلث ما هو عند سطح البحر.

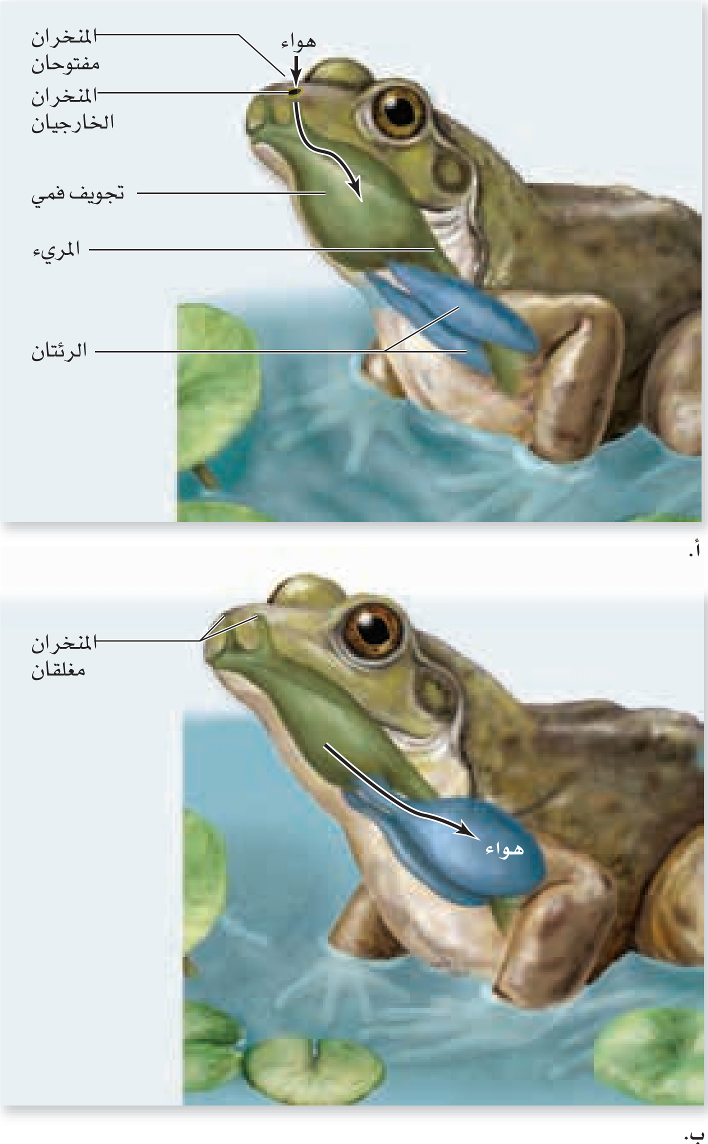
استقصاء

ما الفرق في نسبة أكسجين الجو بين قمة إيفريست وجبل ويتني؟

تتنفس البرمائيات بطريقة تختلف عن الفقريات الأُخرى التي تعيش على اليابسة. تجبر البرمائيات الهواء على الدُّخول إلى رئاتها؛ حيث تعمل على ملء تجويف الفم بالهواء (الشكل 49–24 أ)، وتغلق فمها وفتحتي الأنف لديها، ومن ثم تقوم برفع سقف تجويف الفم. هذا يجعل الهواء يندفع إلى الرِّئتين بطريقة مُشابهة لاستخدام أسطوانة الغاز المضغوط في ملء بالون (الشكل 49–24 ب). ويُسمّى هذا التَّنفس طريقة **الضَّغط الموجب Positive pressure breathing**؛ في الإنسان، يشبه ذلك عملية إدخال الهواء بقوة إلى رئتي شخص ما عن طريق عمل التّنفس الاصطناعي عن طريق الفم.

الزَّواحف التي تعيش على اليابسة تمتلك جلدًا جافًّا، قاسيًا، وحرشفيًّا لا يمنع فقط الجفاف، لكنه يمنع التَّنفس الجلدي، الذي تستخدمه كثير من البرمائيات كذلك. توسِّع الزَّواحف أقفاصها الصدرية عن طريق انقباضات عضلية. يُنشئ هذا الأمر نقصًا في الضغط داخل رئاتها مقارنة مع الجو المحيط بها، إنَّ الضَّغط الجوي العالي من الخارج يدفع الهواء إلى داخل رئات هذه الحيوانات. هذا النوع من التَّهوية يُسمّى التَّنفس بطريقة **الضَّغط السلبي Negative pressure breathing** حيث «يُسحب» الهواء إلى داخل الحيوان بدلًا من أن «يُدفع».

تمتلك رئات الزَّواحف مساحة سطح أكبر من رئات البرمائيات، ولهذا تُعَدُّ فعاليتها أكبر في تبادل الغازات. إنَّ التّنفس الجلدي، قد يحدث، مع ذلك، في بعض الزَّواحف، مثل أفاعي البحر.



الشكل 49–24

رئتا البرمائيات. كلّ رئة لهذا الضفدع هي امتداد للقناة الهضمية، وتعبأ بالهواء عن طريق تكوين ضغط موجب في التَّجويف الفمي. أ. يتمدَّد التَّجويف الفمي ويتدفَّق الهواء من خلال فتحات الأنف. ب. تُغلق فُتحتا الأنف، وينضغط (ينكمش) تجويف الفم، وهذا يُحدث ضغطًا موجبًا يُستخدم لملء الرئتين. تفتقر الرئة في البرمائيات إلى التَّراكيب الموجودة في رئات الحيوانات الفقرية الأُخرى التي تعيش على اليابسة والتي تعطيها مساحة سطح كبيرة لتبادل الغازات، ولهذا فهي ليست فعّالة مثل رئات الفقريات الأُخرى.

الرِّئتان في الثَّدييات زادت مساحة السَّطح بشكل كبير

الحيوانات داخلية الحرارة، مثل الطُّيور والثَّدييات، تمتلك مُعدلًا عاليًا ومستمرًّا من عمليات الأيض. تمتلك هذه المجموعات من الفقريات أجهزة تنفسية مُعقَّدة وذات كفاءة عالية مُقارنة مع الحيوانات ذات الدَّم البارد. إنَّ تطور هذه الأجهزة جاء ليلبي الطَّلب الزَّائد على التَّنفس الخلوي في هذه الحيوانات ذات الدَّم الحار.

تحتوي رئتا الثَّدييات على ملايين الحويصلات الهوائية **Alveoli**، وهي أكياس صغيرة تتجمع مثل قطوف العنب (الشكل 49-25). يزوّد هذا كلّ رئة بمساحة سطح كبيرة لتبادُل الغازات. تتكون كلّ حويصلة هوائية من نسيج طلائي يبلغ سمكه خليّة واحدة، ويُحاط بالشُّعيرات الدّمويّة التي تمتلك جدارًا سمكه طبقة واحدة من الخلايا أيضًا. ولهذا، فإنَّ المسافة d التي تقطعها الغازات قليلة جدًا؛ فقط 0.5 – 1.5 ميكرومترًا.

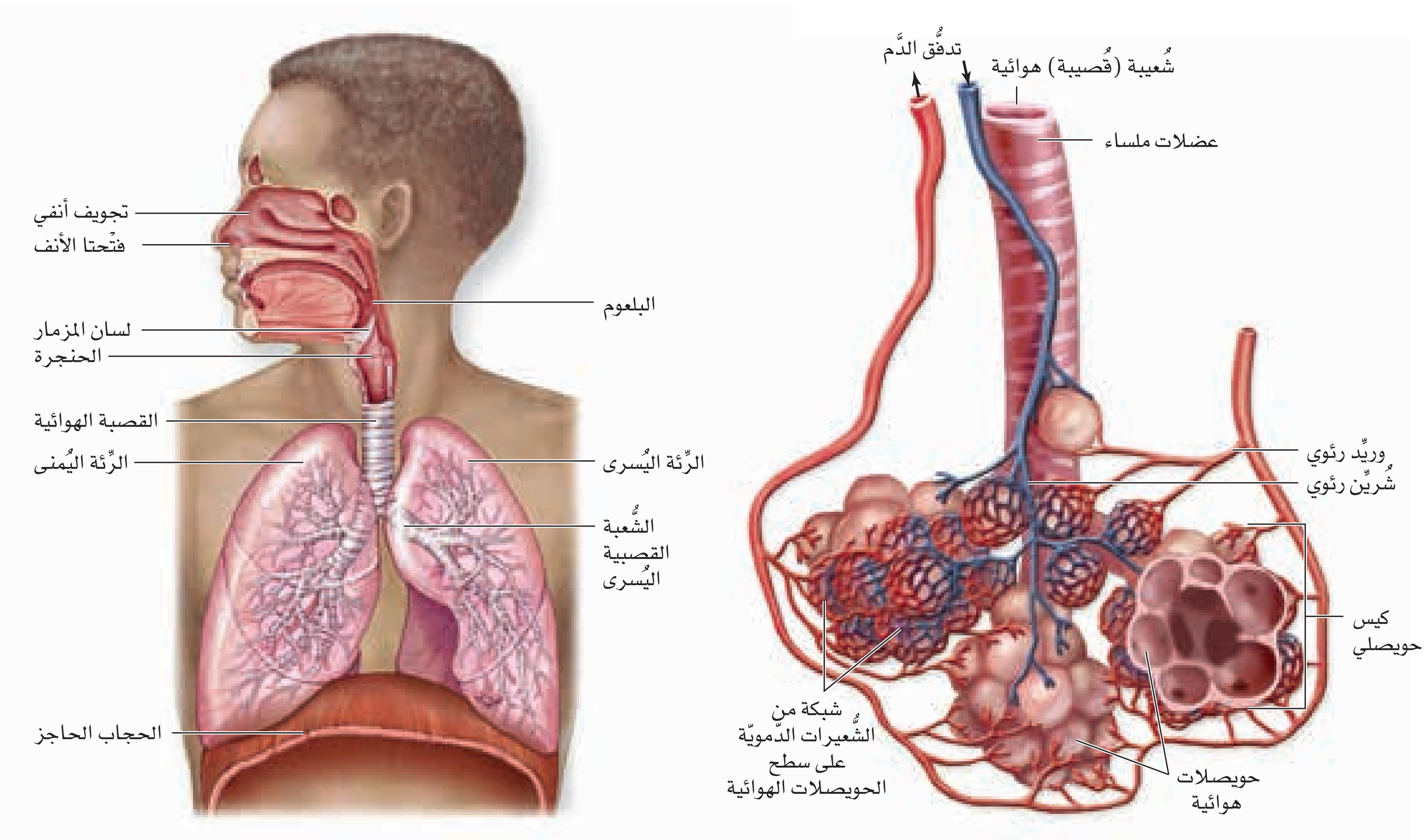
يُؤخذ الهواء عن طريق الفم والأنف، ثم يمر إلى البلعوم، ومن ثم إلى **الحنجرة Larynx** (صندوق الصوت)، بعد ذلك يمر الهواء من خلال فتحة في الحبال الصوتية، تُسمّى المزمار *Glottis*، إلى أنبوب مدعم بحلقات غضروفية لها شكل حرف C، تُسمّى **القصبة الهوائية Trachea**. تُستخدم القصبة الهوائية في الفقريات وفي مفصليات الأرجل لتُشكِّل الأنابيب التَّنفسية. تتشعَّب القصبة الهوائية في الثدييات إلى **شعبتين هوائيتين Bronchi**: يُمنى ويُسرى، تدخل كلّ منهما إلى رئة، ومن ثم تتفرع إلى **شعيبات هوائية Bronchioles** توصل الهواء إلى الحويصلات الهوائية.

تُحاط الحويصلات الهوائية بشبكة كبيرة من الشُّعيرات الدّمويّة. يحدث معظم التَّبادُل بين الهواء والدَّم عبر جدران الحويصلات الهوائية. إنَّ تشعُّب القصبات الهوائية، ووجود عدد كبير من الحويصلات الهوائية زاد من مساحة السَّطح كثيرًا بالمقارنة مع البرمائيات والزَّواحف. في الإنسان، هناك ما يُقارب 300 مليون حويصلة هوائية في كلّ رئة، ومجموع مساحة السطح الموجودة لعملية الانتشار أكثر من 80 م^2، أو ما يُعادل 42 مرة مساحة سطح الجسم. وستُناقش تفاصيل عملية التَّبادُل بين الشُّعيرات الدّمويّة والحويصلات الهوائية في الأجزاء المقبلة.

جهازُ التَّنفسِ في الطُّيور جهازُ تدفُّق عالي الكفاءة

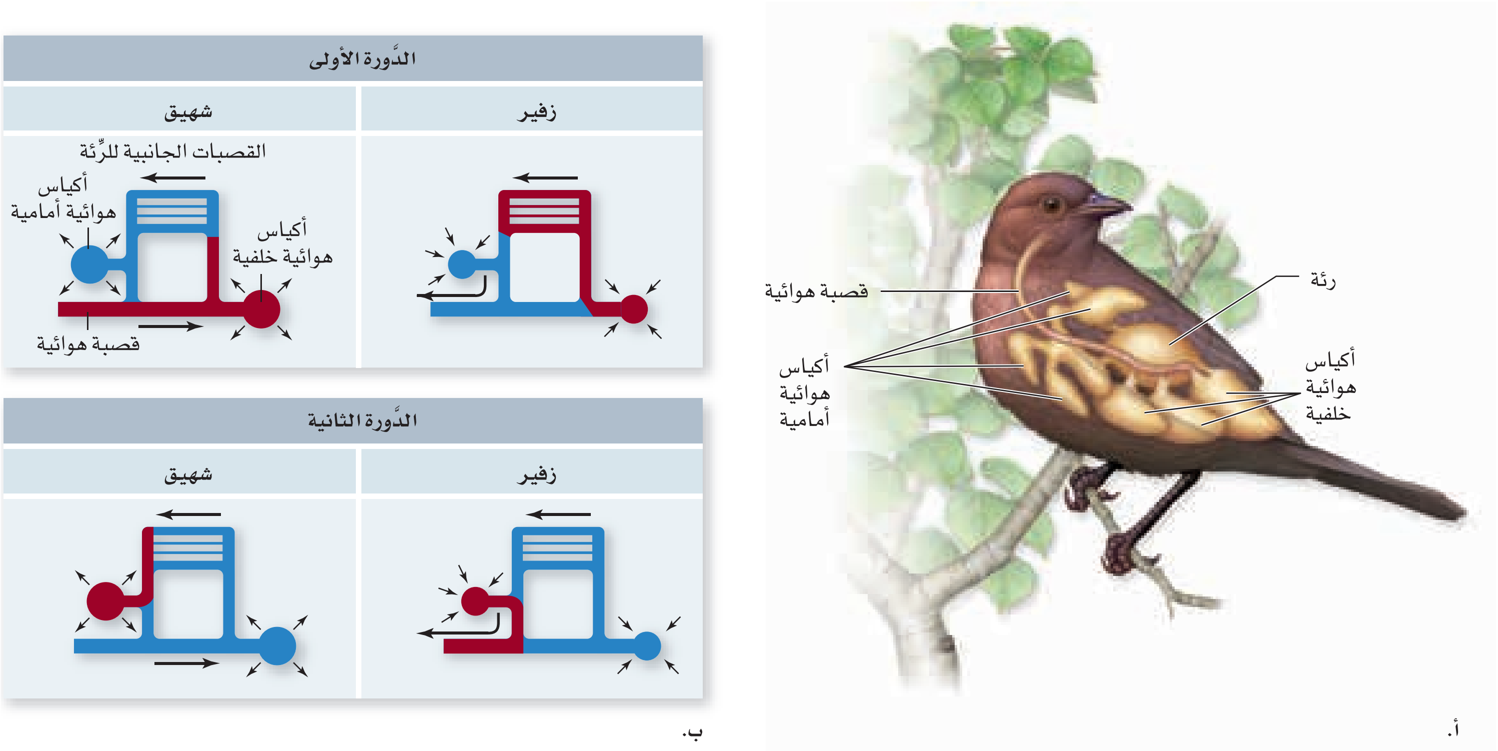
الجهاز التّنفسيّ في الطُّيور ذو تركيب فريد، إذ يزود الطُّيور بتنفس أكثر فاعلية مُقارنة مع الفقريات الأُخرى على اليابسة، وبصورة تختلف عما هو عليه الحال في رئة الثَّدييات التي تنتهي بحويصلات هوائية مُغلَقة النِّهايات. تدفع الرئة في الطيور الهواء إلى أوعية هوائية مُتعدِّدة صغيرة تُسمّى **القصبات الجانبية Parabronchi**، التي يحدث فيها تَّبادُل للغازات. يمرُّ الهواء من خلال هذه القصبات الجانبية في اتجاه واحد فقط. هذا شبيه بمرور الماء في اتجاه واحد من خلال الخياشيم في الأسماك.

في الفقريات الأُخرى التي تعيش على اليابسة، يختلط الهواء النَّقي الدَّاخل مع الهواء «القديم»، الأفقر بالأكسجين المتبقي من عملية التَّنفس السابقة. لا تُفرِّغ الرئتان في البرمائيات، والزواحف، والثَّدييات محتوياتِها من الغازات بشكل كامل. أما في الطُّيور، فالهواء النقي فقط هو الذي يدخل إلى القصبات الجانبية، ويخرج الهواء «القديم» من طريق آخر. إنَّ هذا الاتجاه الأُحادي في تدفُّق الهواء يحدث بسبب وجود الأكياس الهوائية الأمامية والخلفية التي تُميِّز الطُّيور (الشكل 49-26 أ). عندما يتم أخذ الهواء في أثناء الشَّهيق، فإنَّ هذه الجيوب تتمدد وتمتلئ بالهواء، وعندما يحدث الزَّفير، فإنها تنضغط (تنقبض) دافعةً الهواء إلى الرِّئتين.



الشكل 49-25

الجهاز التّنفسيّ للإنسان وتركيب الرِّئة في الثَّدييات. تمتلك رئتا الثَّدييات مساحة سطح كبيرة بسبب امتلاكها ملايين الحويصلات الهوائية التي تتجمع عند نهايات القُصيبات الهوائية. يعمل هذا على تبادُل الغازات بشكل فعّال مع الدَّم.



الشَّكل 49–26

كيف تتنفَّس الطيور. أ. تمتلك الطيور جهازًا من الأكياس الهوائية، مُقسّمًا إلى مجموعتين: أمامية وخلفية، وهي تمتّد بين الأعضاء الدَّاخلية وفي العظام. **ب.** يحدث التَّنفس عبر دورتين: في الأولى، يُسحب هواء الشَّهيق (مُبيَّن باللّون الأحمر) من القصبة الهوائية إلى الأكياس الهوائية الخلفية، ومن ثم يحدث له إخراج (زفير) إلى الرِّئتين. وفي الدَّورة الثانية يُسحب الهواء من الرِّئتين إلى الأكياس الهوائية الأمامية، ومن ثمَّ يحدث له إخراج (زفير) إلى الخارج عبر القصبة الهوائية. يكون مرور الهواء عبر الرئتين دائمًا في الاتجاه نفسه، من الخلف إلى الأمام (من اليمين إلى اليسار في هذا الرَّسم).

يحدث التَّنفس في الطُّيور على دورتين (الشكل 49-26 ب). تتضمن كلّ دورة شهيقًا وزفيرًا، لكن الهواء الذي يُؤخذ في الشَّهيق في الدَّورة الأولى لا يتم إخراجه حتى الدَّورة الثانية.

في حالة الشهيق، تتمدَّد الأكياس الهوائية الأمامية والخلفية، إلا أنَّ الهواء يدخل في حالة الشهيق هذه إلى الأكياس الخلفية فقط، وتمتلئ الأكياس الأمامية بالهواء المسحوب من الرِّئتين. في حالة الزَّفير، يخرج الهواء من الأكياس الهوائية الأمامية إلى خارج الجسم، أمّا الهواء فيخرج من الأكياس الهوائية الخلفية إلى الرئتين. تُعاد هذه العملية في الدَّورة الثانية.

إنَّ تدفُّق الهواء في اتجاه واحد يسمح بكفاءة تنفسيّة كبيرة: يتدفق الدَّم من خلال رئة الطُّيور بزاوية 90^{o} بالنسبة إلى تدفُّق الهواء. هكذا تدفُّق عرضي التيار، ليس بفاعلية تدفق التيار المُتعاكس الذي يستخدم زاوية 180^{o} في خياشيم الأسماك، على الرغم من أنَّ هذا النِّظام يمتلك القدرة الكبيرة على استخلاص الأكسجين من الهواء مُقارنة مع رئة الثَّدييات.

بسبب هذه التَّكيُّفات التَّنفسية، فإنَّ العصفور الدّوريّ يمكن أن يعيش على ارتفاع يقارب 6000 م، أمّا الفأر، الذي يملك كتلة الجسم نفسها ومُعدَّل الأيض نفسه كذلك، فإنه سيموت بسبب قلة الأكسجين في وقت قصير.

الفقريات التي تعيش على اليابسة تأخذ الهواء إلى رئتين تُشبه الأكياس تزوِّد هذه الفقريات بمساحة سطح كبيرة لتبادُل الغازات. يُساعد التَّنفس الجلدي على تبادل الغازات في بعض البرمائيات والزَّواحف المائية. يُعَدُّ الجهاز التَّنفسيّ في الطُّيور من أكثر الأجهزة كفاءة مُقارنة مع الفقريات الأُخرى التي تعيش على اليابسة، حيث يمتلك تدفقًا هوائيًا في اتجاه واحد يتقاطع مع تيار الدَّم المُتدفِّق بزاوية 90^{o} في الرِّئتين.

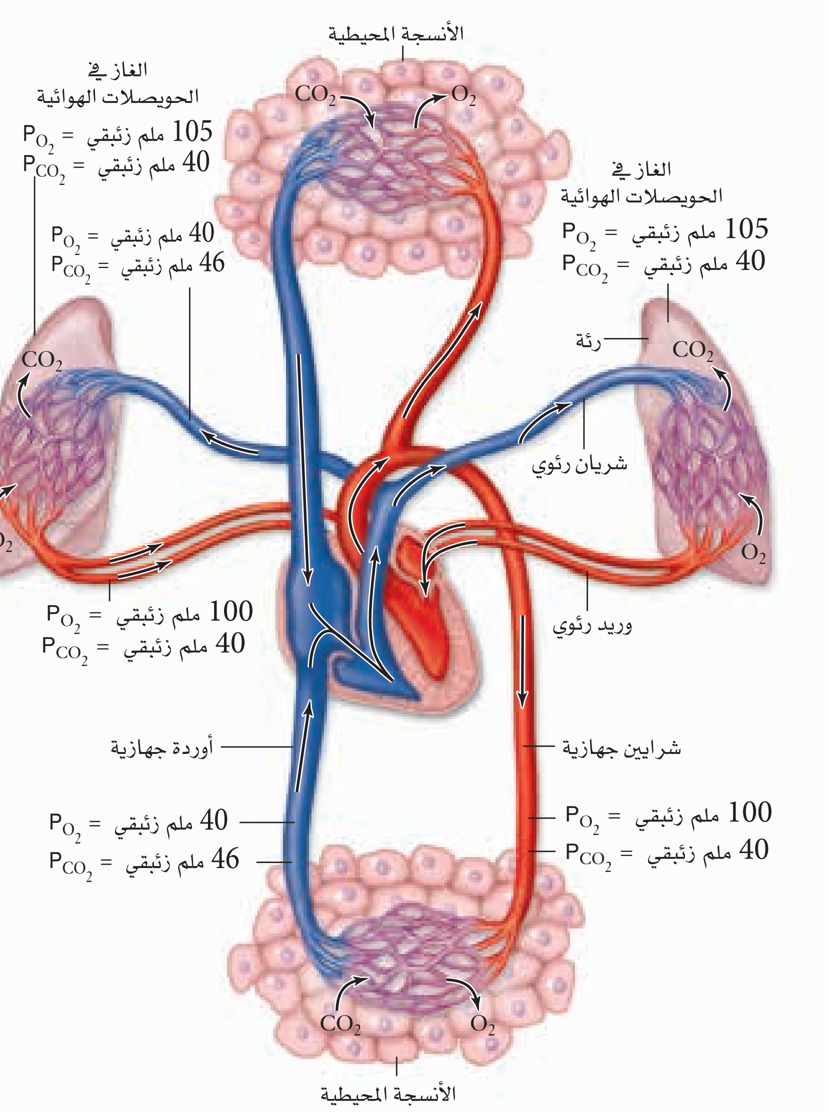
10-49 تراكيب التَّهوية وآلياتها

يوجد ما يقارب 30 بليون شُعيرة دموية في كلّ رئة، أي نحو 100 شُعيرة دموية لكلّ حويصلة هوائية. لهذا، يمكن تخيُّل الحويصلة الهوائية على أنها فقاعة هوائية صغيرة جدًا يُغطّى سطحُها كلّه بالدَّم. يحدث تبادُل الغازات بسرعة كبيرة عند السَّطح البيني؛ بين الدَّم والحويصلات الهوائية.

يعود الدَّم من الدَّورة الجهازية، منزوعًا منه الأكسجين، ويمتلك ضغطًا جزئيًّا للأكسجين (Po_2) يُقارب 40 مليمترًا زئبقيًّا. بالمقارنة، فإنَّ مزيج الغاز في الحويصلات الهوائية يملك ضغطًا جزئيًّا مقداره 105 مليمترات زئبقية تقريبًا. يؤدي هذا الاختلاف في ضغط الغازات،Δp في معادلة (فِك)، المُقدَّر بـ 65 مليمترًا زئبقيًّا، إلى حركة الأكسجين نحو الدم. يُغادر الدَّم الرِّئتين، نتيجة هذا التبادل، بضغط جزئي للأكسجين مقداره نحو 100 مليمتر زئبقي. كما ترى، تقوم الرِّئتان بعمل فعّال، لكنه ليس كاملًا، من ناحية تزويد الدَّم بالأكسجين. هذه التَّغيرات في P_{O_2} للدَّم، وكذلك التغيُّرات في ثاني أكسيد الكربون في البلازما (يُشار إليها P_{CO_2})، موضَّحة في (الشكل 49-27).

تركيب الرِّئة ووظيفتها تدعم الدَّورة التَّنفسية

يُغطّى السَّطحُ الخارجي للرِّئة في الإنسان وثدييات أُخرى بغشاءٍ رقيق يُسمّى **غشاءَ الجَنْب الحشوي Visceral pleural membrane**، في حين يُبطن **غشاءُ الجنب الجداري Parietal pleural membrane** الجدارَ الدَّاخلي للتَّجويف الصدري. يُسمّى الفراغُ بين هذين الغشاءين **تجويفَ الجنب Pleural cavity**، وهو صغير جدًا وممتلئ بسائل. يعمل هذا السائل على التصاق الغشاءين مع



الشكل 49–27

تبادُل الغازات في الشُّعيرات الدَّمويّة في الرِّئة والدَّورة الجهازية. نتيجة لتبادل الغازات في الرِّئتين، تحمل الشَّرايين الجهازية الدَّم المحمل بالأكسجين والمحتوي على تركيز قليل من ثاني أكسيد الكربون. بعد تفريغ الأكسجين في الأنسجة، يصبح محتوى الدم من الأكسجين في الأوردة الجهازية منخفضًا، في حين يكون تركيز ثاني أكسيد الكربون عاليًا.

بعضهما، ومن ثم ربط الرِّئتين مع التَّجويف الصدري بفعالية. تغلف أغشية الجنب كلّ رئة وحدها، حيث إنَّ انهيار إحدى الرِّئتين أو انفشاشها بسبب ثقب في الغشاء، لا يؤثر في الرئة الأخرى؛ لذا فإنها ستظل عاملة.

خلال عملية الشهيق، يزيد حجم التَّجويف الصدري من خلال انقباض مجموعتين من العضلات: عضلات بين الأضلاع الخارجية *Intercostal muscles* وعضلة الحجاب الحاجز *Diaphragm*. يؤدي انقباض عضلات بين الأضلاع الخارجية إلى ارتفاع الأضلاع، وتمدُّد القفص الصدري. أما انقباضُ الحجاب الحاجز، وهو صفيحة مُحدبة من العضلات المُخطَّطة تفصل التَّجويف الصدري عن التَّجويف البطني، فيُسبِّبُ انخفاضَ الحجاب الحاجز وجعله مستوي الشكل. يؤدي هذا إلى تمدد حجم التَّجويف الصدري والرئتين، وزيادة الضغط على الأعضاء في البطن، مُسببًا ما يُسمّى التَّهوية بتأثير الضَّغط السالب (الشكل 49-28 أ).

يمتلك البلعوم والرئتان درجة من المرونة؛ إنَّ تمدُّد هذه التّراكيب خلال عملية الشهيق يضعها تحت شّد مرن. ارتخاء عضلات بين الأضلاع الخارجية والحجاب الحاجز يُنتج زفيرًا سببه إزالة الشّد المرن، سامحًا للبلعوم والرئتين بالارتداد إلى وضعهما قبل الشَّهيق. يمكنك إخراج كمية أكبر من الهواء عن طريق انقباض عضلات البطن، مثل ما يحدث خلال عملية نفخ بالون (الشكل 49-28 ب).

تعتمد فعالية التَّهوية على السِّعة الرِّئوية ومُعدل التَّنفس

تُستخدم مجموعة متنوعة من المُصطلحات لوصف التَّغيرات في حجم الرِّئة خلال عملية التَّنفس. في حالة الرَّاحة، يحرك الشَّخص في كلّ حركة تنفُّس ما يقارب 500 مل من الهواء إلى داخل الرئة وإلى خارجها، ويُسمّى هذا الحجم من الهواء حجم **المدّ والجزْر Tidal volume**. يبقى 150 مل من هذا الحجم في الممرات الأنبوبية (القصبة، والشُّعب القصبية، والقُصيبات)، حيث لا يحدث تبادل للغازات، تُسمّى هذه الممرات الحيز الميت التَّشريحي *Anatomical dead space*. يمتزج الغاز في هذه الممرات مع الغاز النَّقي خلال عملية الشَّهيق. هذا الاختلاط هو أحد الأسباب التي تجعل عملية التَّنفس في الثَّدييات ليست بكفاءة عملية التَّنفس في الطُّيور، حيث يمر الهواء في الرِّئتين في اتجاه واحد فقط.

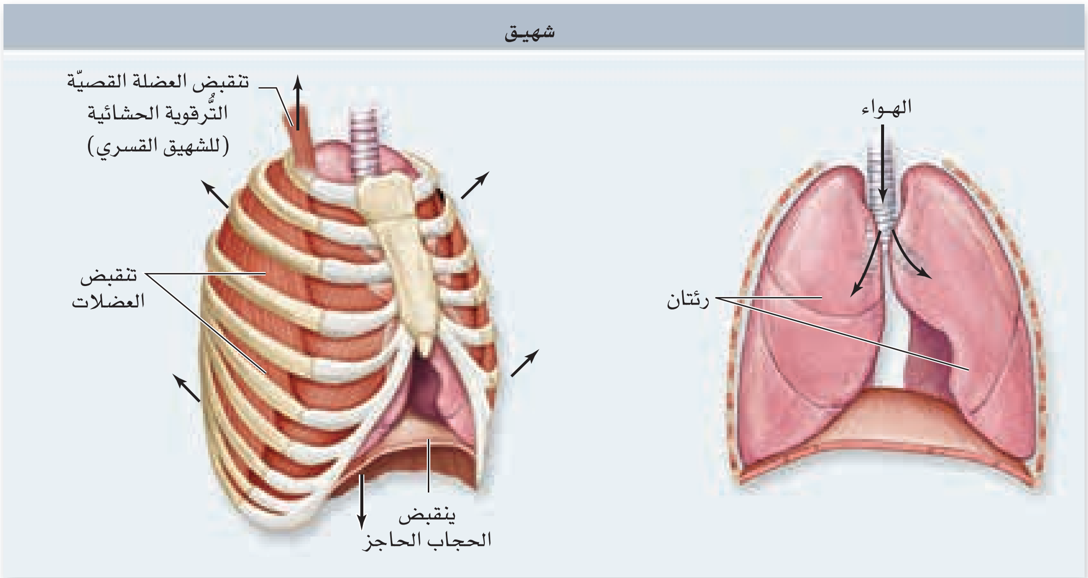
تُسمّى الكميةُ العُظمى من الهواء التي يمكن إخراجها قسريًّا، بعد أقصى كمية من الهواء يمكن إدخالها قسريًّا **السِّعةَ الحيوية Vital capacity**. يبلغ مُعدَّل هذه السِّعة، في الرِّجال الشباب 4.6 لترات تقريبًا، وفي النِّساء الشابات نحو 3.1 لترات، هذه السِّعة مُهمة من النَّاحية الطِّبيّة؛ حيث يمكن أن يدل انخفاضها على وجود تلف في الحويصلات الهوائية في كثير من الأمراض الرِّئوية.

يُحافظ مُعدل التَّنفس وعمقه في العادة على P_{O_2} وP_{CO_2} ضمن معدلهما الطَّبيعي. إذا أصبح التَّنفس غير كافٍ للمحافظة على المُعدل الطبيعي لكمية الغازات في الدَّم (مثل زيادة P_{CO_2})، يوصف الشخص بأنه في حالة **نقص التَّهوية Hypoventilation**. وإذا زاد التَّنفس، ينخفض P_{CO_2} في الدَّم، ويوصف الشَّخص بأنه في حالة **زيادة التَّهوية Hyperventilation**.

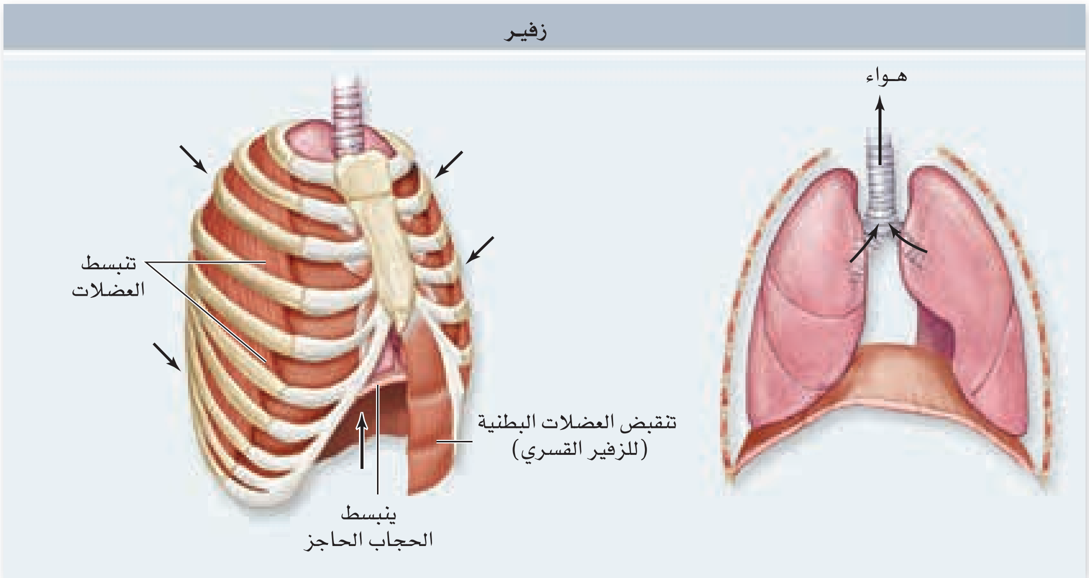
لا تُعَدُّ زيادة التَّنفس التي تحدث خلال الإجهاد المُتوسط حالة زيادة تهوية؛ لأنَّ زيادة مُعدَّل التَّنفس وقوته يصاحبهما زيادة في مُعدَّل الأيض، ولهذا تبقى قياسات الغازات في الدَّم ضمن مُعدلها الطّبيعي. في الأجزاء المقبلة، سنصف كيف يُنظَّم التَّنفس ليبقى متوازيًا (متماشيًا) مع عمليات الأيض.

الشكل 49-28

كيف يتنفَّس الإنسان. أ. الشَّهيق. ينقبض الحجاب الحاجز، ويتمدد التَّجويف الصدري، يؤدي هذا إلى زيادة حجم التَّجويف والرِّئتين. نتيجة لزيادة حجم الرِّئتين، يدخل الهواء إلى الرِّئتين. ب. الزَّفير. يعود الحجاب الحاجز وجدار الصدر إلى مواقعهما السابقة بسبب المرونة، ويؤدي هذا إلى نقص حجم التَّجويف الصدري، وإخراج الهواء من الرِّئة إلى الخارج عبر القصبة الهوائية. لاحظ أنّه يمكن تُقوية الشهيق بانقباض عضلات تنفُّسية مُساعدة أُخرى (مثل العضلة القصيّة التّرقوية الحشائية)، ومن المُمكن تقوية الزَّفير بانقباض العضلات البطنية.



أ.



ب.

التَّهوية تحت سيطرة الجهاز العصبي

يبدأ كلّ شهيق عن طريق خلايا عصبية في مركز السّيطرة التّنفسية *Respiratory control center* الموجود في النُّخاع المُستطيل. تُنبّه هذه الخلايا العصبية عضلات الحجاب الحاجز وعضلات بين الأضلاع الخارجية للانقباض، ولهذا فهي تُسبِّب الشَّهيق. عندما تتوقف هذه الخلايا العصبية عن إرسال السّيالات، فإن العضلات تسترخي، ويحدث الزَّفير. وعلى الرغم من أنَّ عضلاتِ التَّنفس هيكليةٌ، فإنها تكون في العادة تحت سيطرة أوتوماتيكية. على الرغم من أنَّ هذه السيطرة يمكن التغلُّب عليها إراديًّا، في حالة نقص التَّهوية (التوقف عن التَّنفس) أو زيادتها.

يجب على الخلايا العصبية في النُّخاع المُستطيل أن تستجيب للتّغيرات في P_{CO2} و P_{O2} لتحافظ على الاتزان الدَّاخلي. يمكن أن توضِّح هذه الآلية بإيقاف التَّنفس لديك. هذه العملية تؤدي إلى ارتفاع مُباشر في تركيز ثاني أكسيد الكربون، ونقصان في مستوى الأكسجين. بعد وقت قصير، تُصبح الحاجة إلى التّنفس ضرورية بسبب هذه التَّغيُّرات في غازات الدَّم. إنَّ ارتفاع تركيز ثاني أكسيد الكربون في الدَّم، كما يدل عليه ارتفاع P_{CO2}، هو السبب الرّئيس المولِّد للتَّنفس، وليس انخفاض مستوى تركيز الأكسجين.

إنَّ ارتفاع P_{CO2} يُسبِّب زيادة في إنتاج حمض الكاربونيك (H_2CO_3)، الذي يدل على انخفاض درجة حموضة الدَّم وقاعديته. هذا الانخفاض يُسبِّب تنبيه الخلايا الحساسة للتغيُّرات الكيميائية في **الأجسام الأبهرية Aortic bodies والأجسام السُّباتية Carotid bodies**، الموجودة في الأبهر والشِّريان السُّباتي (الشكل 49-29 أ). تُرسل هذه المُستقبلات الطَّرفية سيالات عصبية إلى مركز التَّحكم التّنفسيّ، الذي يزيد بدوره مُعدَّل التَّنفس. يحتوي الدِّماغ أيضًا

على مُستقبلات كيميائية مركزية تُنشَّط بانخفاض درجة الحموضة في السائل الدِّماغي الشوكي (CSF) (الشكل 49-29 ب).

لا يستطيع الشَّخص إنجاز نقص التهوية بشكل إرادي مدة طويلة. حيث يُسبِّب هذا نقصًا في P_{CO_2} في البلازما، وزيادة درجة الحموضة فيها وفي السائل الدِّماغي الشوكي بسبب نقص التَّهوية الذي يثبِّط عمل رد الفعل المُسبِّب للتَّنفس. إنَّ زيادة التَّهوية تسمح للأشخاص بحبس أنفاسهم مدة طويلة، ليس بسبب زيادة الأكسجين في الدَّم، بل بسبب انخفاض مستوى ثاني أكسيد الكربون واحتياجه إلى وقت أطول ليتراكم، مُؤجِّلًا الحاجة إلى التَّنفس.

في الأشخاص الذين يملكون رئتين طبيعيتين، يُصبح P_{O2} مؤثرًا فعّالًا للتَّنفس فقط على المرتفعات، حيث يكون P_{O2} منخفضًا في الجو. تُعرف الأعراض التي تنجم عن نقص الأكسجين على المرتفعات بمرض الجبال، يتضمن هذا المرض شعورًا بالضَّعف، والصداع، والغثيان، والتقيؤ، وضعف في الوظائف العقلية. سببُ هذه الأعراض كلها انخفاضُ الضَّغطِ الجزئي للأكسجين، وتزول هذه الأعراض بإعطاء المريض الأكسجين اللازم.

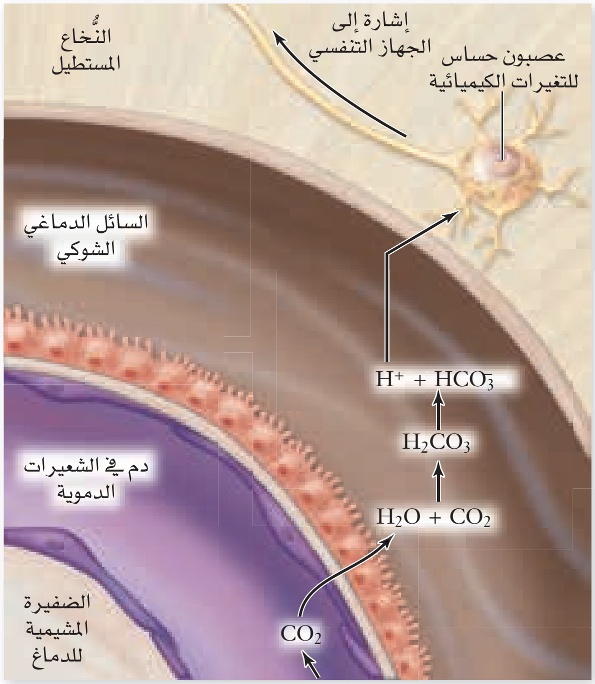
الأمراض التَّنفسية التي تعيق تبادُل الغازات

مرض الانسداد الرئوي المُزمن Chronic obstructive pulmonary disease

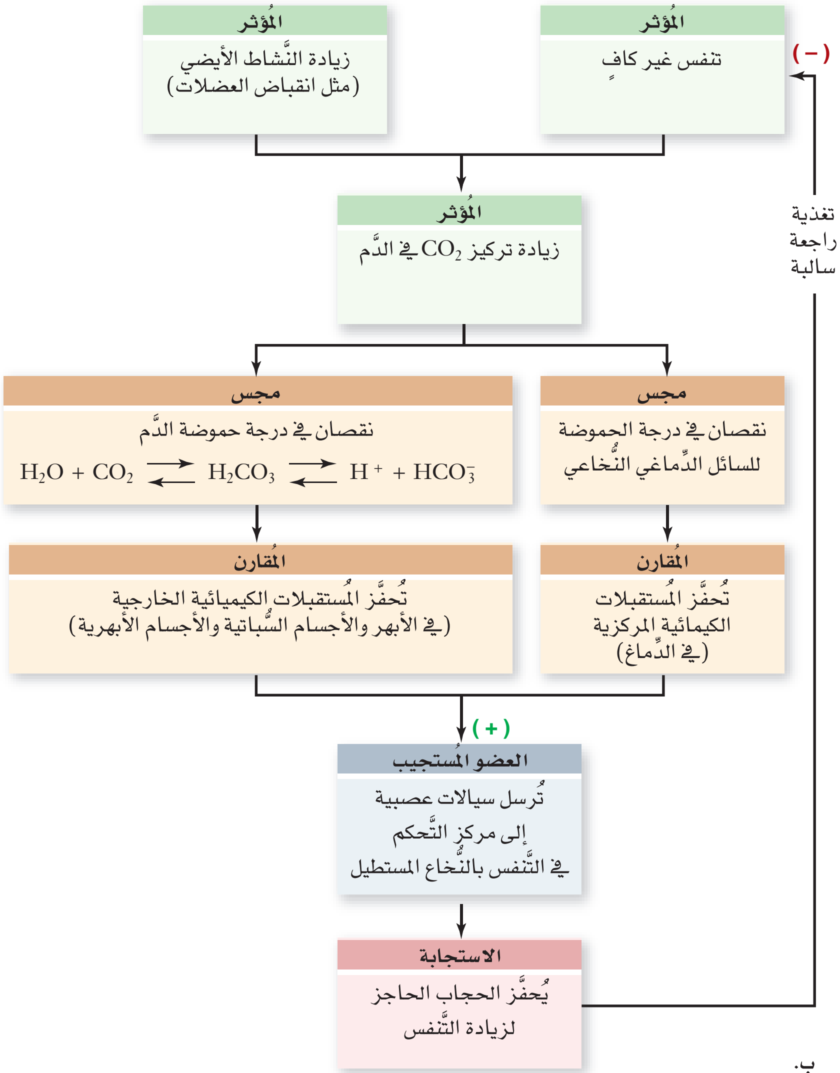
يشير هذا المصطلح إلى أي مرض يعمل على إغلاق مجرى الهواء مدة طويلة. من الأمراض الرَّئيسة التي تقع تحت هذه التَّسمية: الرَّبو، والالتهاب الشُّعبي المُزمن، والإمفيزيما. في **الرَّبو Asthma**، تعمل المادة المُسبِّبة للحساسية على إفراز مادة الهستامين ومواد كيميائية أُخرى مُسببة للالتهاب. تسبب هذه المواد تضيُّقًا شديدًا للقصبات الهوائية، وتصل في بعض الأحيان إلى الاختناق. من الأنواع الأُخرى لأمراض الانسداد الرِّئوي المُزمن ما يكون سببه بشكل كبير التَّدخين، وتلوث الهواء، أو التَّعرض لهواء مُحمَّل بمواد مُهيِّجة للجهاز التَّنفسيّ.

الإمفيزيما *Emphysema* (انتفاخ الرئة)

في هذا المرض، تتحطَّم جدران الحويصلات الهوائية، وتصبح الرِّئة ذات حويصلات هوائية كبيرة لكن عددها قليل. وتصبح الرِّئة مُتليفة وقليلة المُرونة. تُفتح الممرات التَّنفسية بشكل مُناسب خلال عملية الشَّهيق، إلاّ أنها تنهار، وتمنع خروج الهواء إلى الخارج. يكون الأشخاص المصابون بهذا المرض مُنهكين، حيث



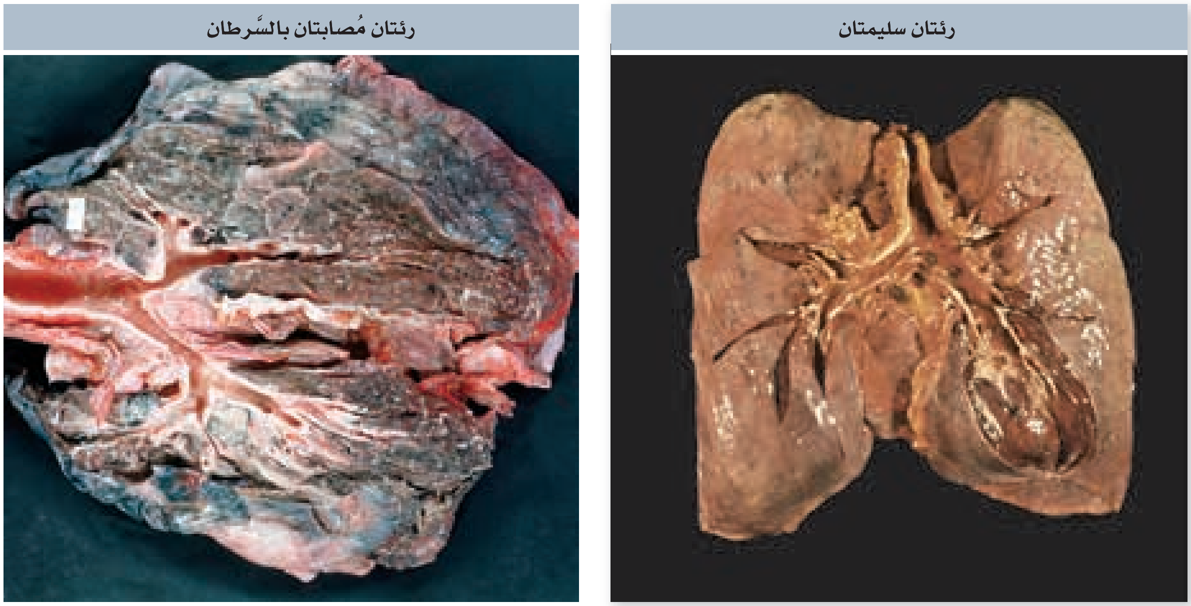
أ.



ب.

الشكل 49-29

تنظيم التَّنفس عن طريق المُستقبلات الكيميائية الحسّاسة للتَّغير في درجة الحموضة. أ. تُحِسُّ التَّغيرات في درجة حموضة السائل الدِّماغي الشوكي عن طريق المُستقبلات الكيميائية الحساسة لأيون الهيدروجين في الدِّماغ، التي تُساعد على تنظيم التَّنفس. ب. ترصد المُستقبلات الكيميائية المحيطية والمركزية الانخفاض في درجة حموضة الدم والسائل الدِّماغي الشوكي، على التَّوالي، عندما يزيد تركيز ثاني أكسيد الكربون نتيجة التَّنفس غير الكافي. استجابة لذلك، تقوم هذه المُستقبلات بتنبيه مركز التَّحكم التَّنفسيّ في النُّخاع المُستطيل الذي يُسبِّب زيادةً في مُعدل التَّنفس. نتيجة لذلك، يعود تركيز ثاني أكسيد الكربون إلى وضعه الطبيعي، مكملًا حلقة التَّغذية الرَّاجعة السلبية.



الشكل 49-30

مُقارنة بين رئة سليمة (أ) وأخرى مُصابة بالسَّرطان (ب).

ينفقون طاقة أكثر من ثلاث إلى أربع مرات من كمية الطّاقة التي يُنفقها الشَّخص العادي للتَّنفس. إنَّ ثمانين إلى تسعين في المئة من الأشخاص الذين يموتون من هذا المرض هم من المُدخنين.

؟ استقصاء

باستخدام قانون فك، كيف تؤثر الإمفيزيما في مُعدل انتشار الغازات إلى الرِّئة ومنها؟

سرطان الرِّئة

يُسبِّب **سرطان الرِّئة Lung cancer** الموت أكثر من أيّ نوع آخر من السّرطانات. التدخينُ أهمُّ مُسبِّبات سرطان الرِّئة، ويتبعه من على بُعد كبير عامل تلوث الهواء (الشكّل 49-30). يتبع سرطان الرئة مرض الانسداد الرِّئوي المُزمن أو يتزامن معه.

ينشأ أكثر من 90% من سرطان الرِّئة في الغشاء المُخاطي للشعب الكبيرة. عندما يُهاجم السَّرطان جدار الشّعب، وينمو حولها، فهو يضغط على المسار الهوائي، وربما يُسبِّب انهيار (إغلاق) الأجزاء البعيدة من الرئة. إنَّ نمو السَّرطان عادة ما ينتج عنه السُّعال، لكن السُّعال هو عادةً ما يحدث كلّ يوم للمُدخنين، وهو نادرًا ما يُشير إلى وجود سرطان. إنَّ أول الإشارات الجادّة التي تدل على وجود مشكلات هو مصاحبة خروج الدَّم مع السُّعال.

ينتشر سرطان الرِّئة بشكل سريع، حيث يكون قد هاجم أعضاء أُخرى عندما يُكتشف ويُشخص. إنَّ فرصة الشفاء قليلة، حيث تبلغ نسبة الأشخاص الذين يعيشون خمس سنوات بعد اكتشاف المرض 7%.

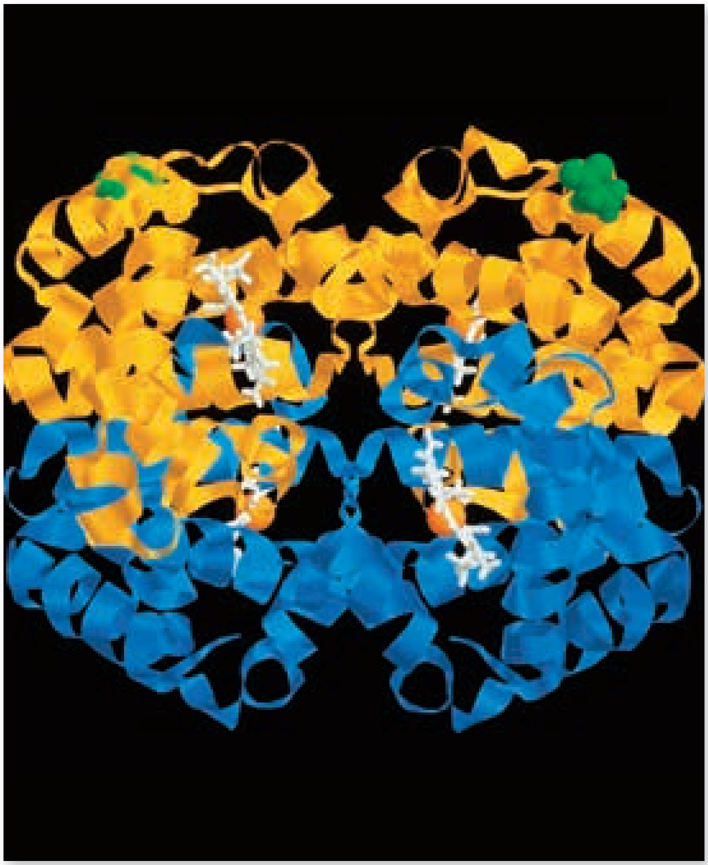
الإنسان، مثل الفقريات الأُخرى، يستنشق الهواء من خلال انقباض عضلات الحجاب الحاجز وعضلات بين الأضلاع، مولدًا بذلك تهوية ذات ضغط سالب. تحدث عملية الزَّفير بشكل رئيس عن طريق استرخاء العضلات والارتداد المرن. تُحافظ التَّهوية على غازات الدَّم ودرجة الحموضة ضمن مُعدلها الطبيعي، وهي تحت تحكُّم رد فعل المُستقبلات الكيميائية. الأمراض التَّنفسية، مثل أمراض الانسداد الرِّئوي المُزمن تحدُّ من تبادُل الغازات. يرتبط سرطان الرِّئة مع التَّدخين، ومُعدَّلُ بقاء المريض على قيد الحياة مُنخفضٌ.

49-11 نقل الغازات في سوائل الجسم

تعتمد كمية الأكسجين التي تذوب في بلازما الدم بشكل مُباشر على P_{O2} للهواء الموجود في الحويصلات الهوائية، كما أوضحنا سابقًا. عندما تعمل رئتا الثدييّات بشكل طبيعي، فإنَّ بلازما الدَّم المُغادرة للرئتين تمتلك كمية من الأكسجين المُذاب مساوية لما هو محسوب نظريًّا، بناءً على P_{O2} الموجودة في الهواء. ولأنّ الأكسجين يمتلك ذائبية قليلة، فإنّ أقصى ما تستطيع بلازما الدَّم امتلاكه هو 3 مل من الأكسجين فقط لكلّ لتر. لكن مُعظم الدَّم يستطيع حمل 200 مل تقريبًا من الأكسجين لكلّ لتر. يكون معظم هذا الأكسجين في الدَّم مُرتبطًا مع جزيئات الهيموجلوبين في داخل خلايا الدَّم الحمراء.

الصِّبغات التَّنفسية ترتبط بالأكسجين لنقله

الهيموجلوبين Hemoglobin بروتينٌ مكّونٌ من أربع سلاسل من عديد الببتيد، وأربعة مركبات عضوية تُسمّى كلّ منها مجموعة الهيم *Heme group*. توجدُ في مركز كلّ واحدة من هذه المجموعات ذرةُ حديد تستطيع الارتباط بجزيء الأكسجين (الشكل 49-31). لهذا، فإنَّ كلّ جزيء هيموجلوبين يرتبط بأربع ذرات من الأكسجين.



الشّكل 49 – 31

تركيب بروتين الهيموجلوبين. يتكون الهيموجلوبين من أربع سلاسل من عديد الببتيد: سلسلتا ألفا وسلسلتا بيتا. كلّ سلسلة تشترك مع مجموعة هيم، وتمتلك كلّ مجموعة هيم ذرة حديد مركزية ترتبط مع جزيء الأكسجين.

يُحمَّل الهيموجلوبين بالأكسجين في الشعيرات الدّمويّة التّابعة للحويصلات الهوائية في الدورة الدّمويّة الرّئوية، مُشكلًا **أوكسي هيموجلوبين Oxyhemoglobin**. ويمتلك هذا الجزيء لونًا أحمر فاقعًا. عندما يمر الدَّم بالشعيرات التابعة للدَّورة الدّمويّة الجهازية، يفقد بعض هذا الهيموجلوبين الأكسجين، ويُصبح **هيموجلوبينًا منزوع الأكسجين Deoxyhemoglobin**. يمتلك هذا الجزيء لونًا أحمر قاتمًا؛ ويمنح لونًا أزرق خفيفًا للأنسجة. وتُبيِّن رسومُ الجهاز القلبي الوعائي الأوعيةَ المُحمَّلة بالدَّم المحمّل بالأكسجين باللّون الأحمر، والأوعيةَ التي تحمل دمًا منزوع الأكسجين باللّون الأزرق.

يُعَدُّ الهيموجلوبين بروتينًا قديمًا؛ حيث إنه لا يُستخدم حاملًا للأكسجين بالفقريات فقط، بل يُستخدم أيضًا بوصفه ناقلًا للأكسجين في كثير من اللافقريات، مثل: الديدان الحلقية، والرَّخويات، وشوكيات الجلد، والديدان المُفلطحة، وحتى بعض الأوليات. كثير من اللافقريات الأخرى، تستخدم حاملًا مُختلفًا للأكسجين، مثل هيموسيانين **Hemocyanin**. في الهيموسيانين، الذّرة التي ترتبط بالأكسجين هي النُّحاس. الهيموسيانين ليس مُرتبطًا بخلايا الدَّم، بل هو بروتين حر يدور في السائل الدّوريّ (الليمف الدموي) لمفصليات الأرجل وبعض الرَّخويات.

استقصاء

إذا كان لونُ الأوعية الدّمويّة قليلة الأكسجين هو الأزرقَ، فهل هذا يعني أن الأوردة جميعها في الجسم تمتلك اللّون الأزرق؟ أو لماذا لا تمتلك هذا اللون؟

يُشكِّل الهيموجلوبين احتياطيًّا جيدًا من الأكسجين

يكون 97% من الهيموجلوبين في خلايا الدم الحمراء على شكل أوكسي هيموجلوبين عندما يكون P_{O2} للدم 100 مليمتر زئبقي، هذا المستوى موجود في الدم المغادر للحويصلات الهوائية، ويشار إليه بنسبة إشباع الأوكسي هيموجلوبين بمقدار 97%.

عندما يكون الشخص مرتاحًا، يمتلك الدَّم العائد إلى القلب عبر الأوردة الجهازية PO_2 منخفضة حتى 40 مليمترًا زئبقيًّا. عند هذا المستوى المنخفض من P_{O2}، تكون نسبة إشباع الهيموجلوبين 75%. هذا يعني في حالة الرَّاحة أن 22 % فقط (97% ناقص 75%) من الأوكسي هيموجلوبين أطلقت محتوياتها من الأكسجين إلى الأنسجة. بعبارة أخرى، أُطلق خُمس الأكسجين إلى الأنسجة، تاركًا أربعة أخماس الأكسجين في الدَّم احتياطيًّا. يُسمّى الرَّسمُ الذي يوضِّح هذه التغيُّرات مُنْحَنى انحلال أوكسي هميوجلوبين (الشكل 49-32).

يمتلك هذا الاحتياطي الكبير من الأكسجين وظيفة مهمة؛ حيث يزوِّد الجسم باحتياجاته من الأكسجين خلال عملية الإجهاد والرَّاحة. خلال التمارين الرِّياضية، مثلًا، تتسارع عمليات الأيض في العضلات، ومن ثم تستخدم أكسجينًا أكثر، ويقلل P_{O2} في الدم الوريدي. يمكن أن يصل P_{O2} في الدَّم الوريدي إلى 20 مليمترًا زئبقيًّا. في هذه الحالة، يكون إشباع الهيموجلوبين 35% (انظر الشكل 49-32). وحيث إنَّ الدَّم الشِّرياني لا يزال يحتوي على 97% من الأوكسي هيموجلوبين، فإنَّ كمية الأكسجين التي أفرغت من الهيموجلوبين ستكون الآن 62% (97% ناقص 35%)، بدلًا من 22% عند الرَّاحة.

إضافة إلى هذه الوظيفة، فإنَّ احتياطي الأكسجين يضمن أيضًا أنَّ الدَّم يحتوي على الكمية الكافية من الأكسجين للمُحافظة على الحياة من 4-5 دقائق إذا توقف التَّنفس، أو توقف القلب عن ضخ الدَّم.

استقصاء

استنادًا إلى المعلومات السابقة، هل يستفيد الشخص السليم بشكل كبير من تنفس هواء يحتوي على 100% أكسجين بعد أداء تمرين رياضي مجهد، مثل سباق 400 م؟

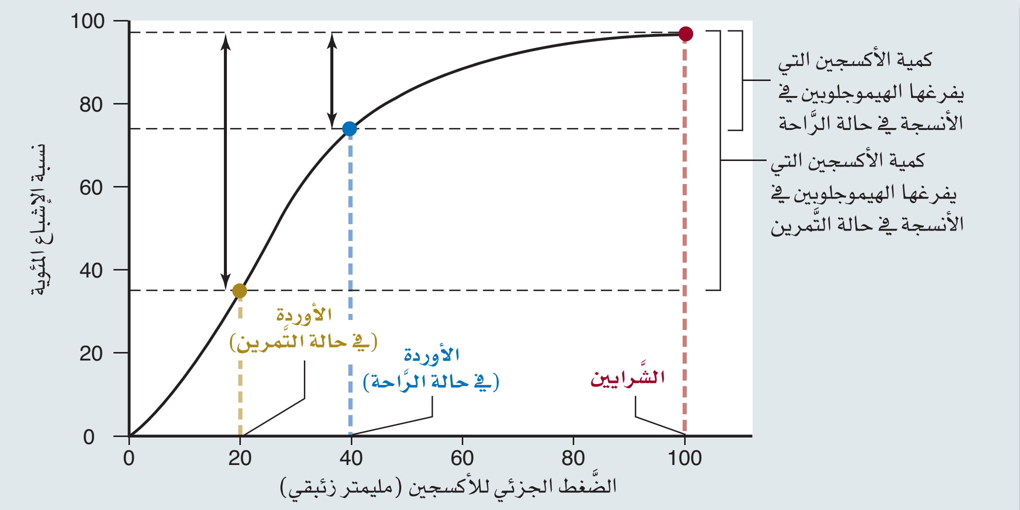
يتأثر عشق الهيموجلوبين للأكسجين
بكل من درجة الحموضة والحرارة

يتأثر نقل الأكسجين بالدَّم بعوامل مثل الحرارة ودرجة الحموضة. يتَّحد ثاني أكسيد الكربون الناتج عن عمليات الأيض بالأنسجة مع الماء، ليُشكِّل حمض الكربونيك (H_2CO_3). يتحلَّل حمض الكربونيك إلى أيون البيكربونات (HCO_3^-) وأيون الهيدروجين، لهذا يُقلِّل من درجة حموضة الدَّم وقاعديته. يحدث هذا التفاعل داخل خلايا الدَّم الحمراء، حيث يُقلِّل انخفاض درجة الحموضة عشق الهيموجلوبين للأكسجين، مُسببًا إطلاق الأكسجين من الهيموجلوبين بشكل سريع.

يُعرف تأثير درجة الحموضة على عشق الهيموجلوبين للأكسجين، **بانتقال بور Bohr shift**، وسببه ارتباط أيون الهيدروجين إلى الهيموجلوبين. يُوضِّح هذا في الرَّسم بإزاحة منحنى انحلال أوكسي هميوجلوبين إلى اليمين (الشكل 49-33 أ).

الشكل 49-32

منحى انحلال أوكسي هيموجلوبين. يتَّحد الهيموجلوبين مع الأكسجين في الرِّئتين، وينتقل هذا الدَّم المحمل بالأكسجين عن طريق الشَّرايين إلى خلايا الجسم. بعد إزالة الأكسجين من الدَّم للقيام بالتَّنفس الخلوي، يدخل الدَّم إلى الأوردة مُحتويًا على كمية أقل من الأكسجين.

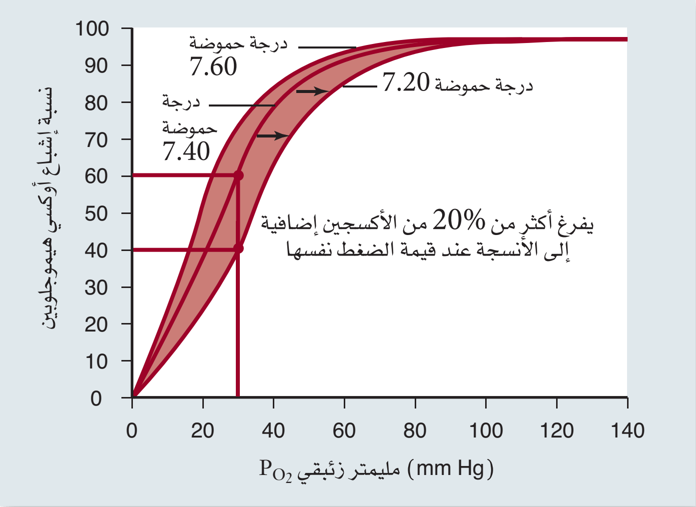


تملك زيادة الحرارة تأثيرًا مشابهًا في عشق الهيموجلوبين للأكسجين (الشكل 49-33 ب). لأنَّ العضلات الهيكلية تُنتج ثاني أكسيد الكربون بشكل سريع خلال عملية التَّمرين، وتُنتج أيضًا العضلات النَّشطة الحرارة، فإنَّ الدَّم يفقد نسبة أكبر من الأكسجين المحمول خلال التَّمرين.

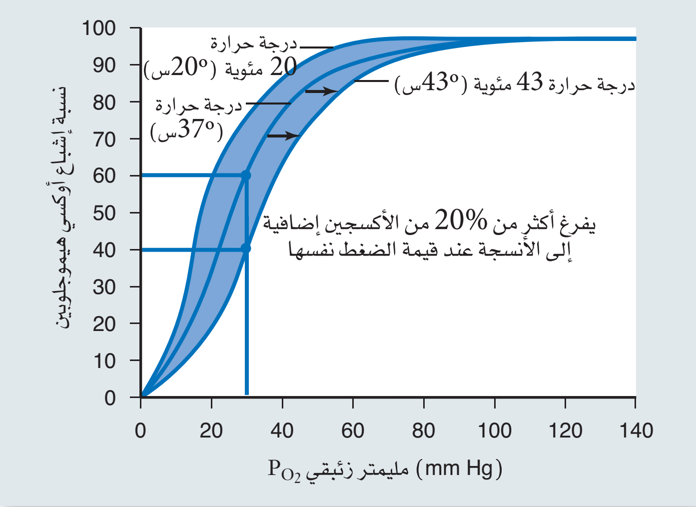
ينتقل ثاني أكسيد الكربون بشكل رئيس على هيئة أيون البيكربونات

يُنقل نحو 8% من ثاني أكسيد الكربون ذائبًا في بلازما الدَّم؛ وينقل 20% عن طريق الهيموجلوبين. وحيث إنَّ ثاني أكسيد الكربون يرتبط بجزيء البروتين في الهيموجلوبين، وليس بأيون الحديد في مجموعة الهيم، فإنه لا يتنافس مع الأكسجين؛ إلا أنه يُغيِّر في شكل الهيموجلوبين، مسببًا انخفاضًا في عشقه للأكسجين.

ينتشر ما بقي من ثاني أكسيد الكربون، الذي يشكِّل 72% إلى خلايا الدَّم، حيث يقوم أنزيم مجفف **حمض الكربونيك Carbonic anhydrase** بتحفيز ارتباط ثاني أكسيد الكربون مع الماء ليُشكِّل حمض الكربونيك COH. يتحلل هذا المركب في داخل خلايا الدم إلى أيون البيكربونات وأيونات الهيدروجين. يرتبط أيون الهيدروجين إلى الهيموجلوبين منزوع الأكسجين، ويخرج أيون البيكربونات خارج خلايا الدَّم الحمراء، أي إلى بلازما الدَّم، عن طريق ناقل ينقل جزيئًا واحدًا



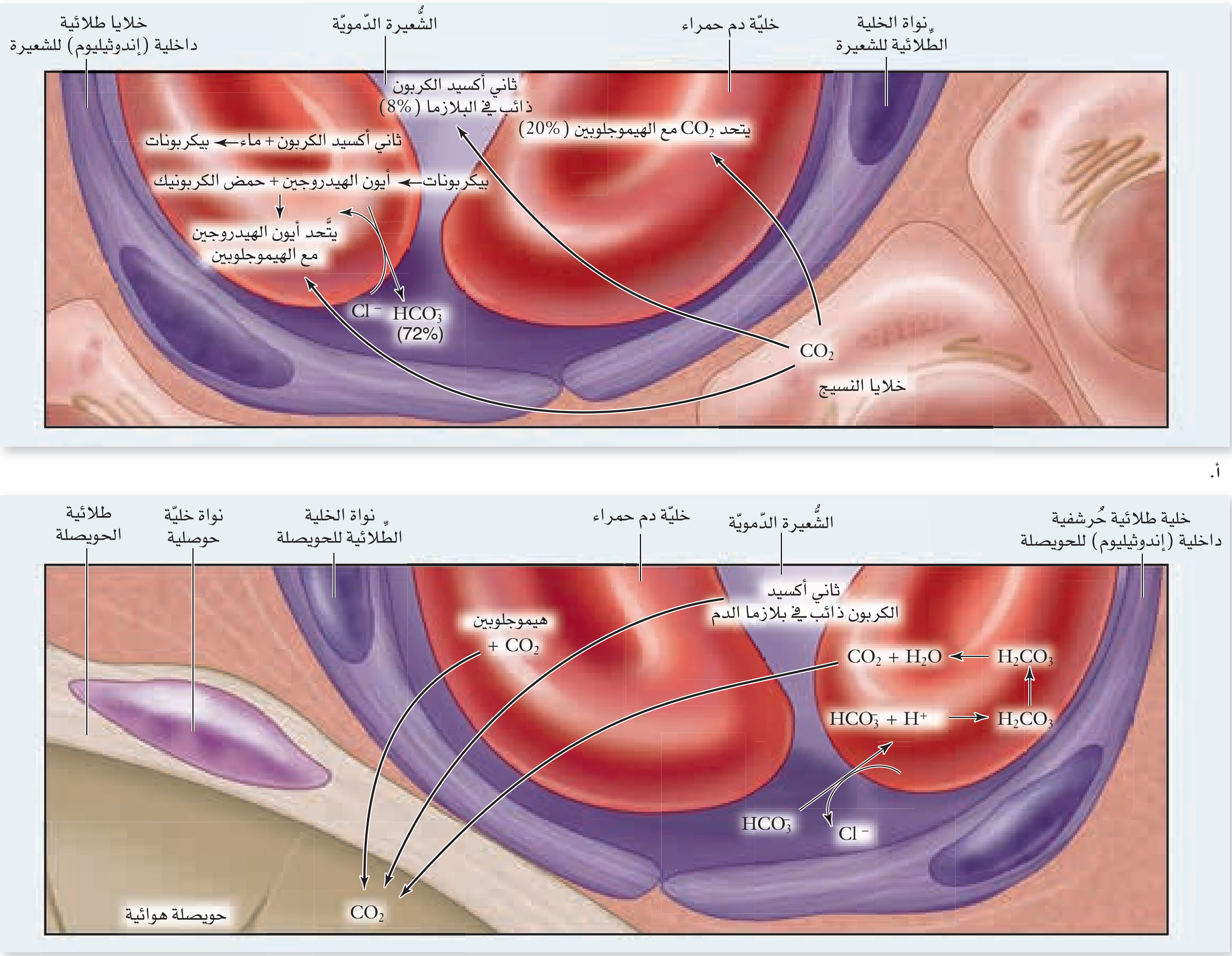
أ. الإزاحة بفعل درجة الحموضة



ب. الإزاحة بفعل درجة الحرارة

الشكل 49-33

تأثير درجة الحموضة والحرارة في منحى انحلال أوكسي هيموجلوبين. أ. انخفاض درجة الحموضة. (ب) ارتفاع درجة الحرارة يُزيح منحى انحلال أوكسي هيموجلوبين إلى اليمين، مُسهِّلًا انحلال الأكسجين. في هذا المثال، هذا الشيء يمكن ملاحظته، عندما تقل نسبة إشباع أوكسي هيموجلوبين من 60% إلى 40%، حيث يشير المثال هذا إلى أن الأكسجين المنفك إلى الأنسجة يكون أكثر بنسبة 20%.



الشكل 49–34

نقل ثاني أكسيد الكربون في الدَّم. أ. مرور ثاني أكسيد الكربون إلى الدم. ينتقل ثاني أكسيد الكربون بثلاث طرق، هي: الذوبان في بلازما الدم، أو الارتباط مع الجزيء البروتيني للهيموجلوبين، أو على شكل بيكربونات تتشكّل في خلايا الدَّم الحمراء. إنَّ تفاعل ثاني أكسيد الكربون مع الماء ليُشكِّل حمض الكربونيك يُحفَّز بأنزيم يُدعى مجفف حمض الكربونيك الموجود في خلايا الدم الحمراء. إزالة ثاني أكسيد الكربون من الدَّم. **ب.** عند مرور الدَّم عبر الشُّعيرات الرِّئوية، تنعكس هذه التَّفاعلات، فينتج غاز ثاني أكسيد الكربون، الذي يخرج بعملية الزَّفير.

من الكلور لكلِّ أيون من أيونات البيكربونات (يُسمّى هذا «انتقال الكلوريد»).

يزيلُ هذا التفاعل كمية كبيرة من ثاني أكسيد الكربون من بلازما الدَّم، مُحافظًا على فرق في التَّركيز الذي يسمح لكميات إضافية من ثاني أكسيد الكربون بالانتشار إلى بلازما الدم من الأنسجة المُحيطة (الشكل 49–34 أ). يؤدي تشكل H_2CO_3 دورًا مهمًّا في المحافظة على توازن الأحماض والقواعد في الدَّم؛ وتؤدي أيونات البيكربونات دورًا محلولًا مُنظِّمًا رئيسًا لدرجة الحموضة في بلازما الدَّم.

إنَّ انخفاض P_{CO2} للغازات داخل الحويصلات الهوائية في الرئتين يعمل على جعل تفاعل أنزيم مجفف حمض الكربونيك يسير في اتجاه معاكس، محولًا H_2CO_3 إلى ماء وثاني أكسيد الكربون (الشكل 49–34ب). ينتشر ثاني أكسيد الكربون خارج خلايا الدَّم الحمراء وإلى الحُويصلات الهوائية، مُغادرًا الجسم في عملية الزَّفير المقبلة.

هناك غازات ذائبة أخرى تنقل بالهيموجلوبين، أكثرها ملاحظة هو أكسيد النتريك Nitric oxide، الذي يؤدي دورًا مهمًّا في توسُّع الأوعية الدّمويّة. يرتبط أول أكسيد الكربون بقوة أكبر مع الهيموجلوبين مُقارنة مع الأكسجين، وهذا يُسبِّب الوفاة بالتَّسمم بأول أكسيد الكربون (الاختناق). يمتلك المصابون بالتَّسمم بأول أكسيد الكربون جلدًا أحمر فاتحًا بسبب ارتباط الهيموجلوبين مع أول أكسيد الكربون.

يرتبط الهيموجلوبين منزوع الأكسجين مع الأكسجين في الرئتين ليشكل أوكسي هيموجلوبين الذي يتفكّك في الشُّعيرات الدّمويّة للأنسجة ليُطلق الأكسجين. ينتقل ثاني أكسيد الكربون في الدم بثلاث طرق: ذائبًا في بلازما الدم، أو مرتبطًا مع الهيموجلوبين، أو على شكل بيكربونات في بلازما الدَّم المُتشكّلة عن طريق تفاعل يُحفَّز أنزيميًّا، ويحدث في خلايا الدَّم الحمراء.

مراجعة المفاهيم

49-1 الأجهزة الدورية في اللافقريات

يتناسب الجهاز الدّوريّ للمخلوقات متعددة الخلايا مع حجم المخلوق الحيّ، ودرجة تعقيده، وطريقة معيشته (الشكل 49-1).

- تمرر الإسفنجيات الماء من خلال قنوات، وتدوِّر اللاسعات الماء خلال التجويف المعدي الوعائي.
- الحيوانات الصغيرة تستخدم سوائل التَّجويف الجسمي لعملية التَّدوير.
- تمتلك الأجهزة المُغلقة سائلًا دوريًّا مميزًا محصورًا داخل الأوعية الدّمويّة، وينتقل في دوائر مغلقة.

49-2 الأجهزة الدورية في الفقريات

إنَّ زيادة الحجم والتعقيد تحتاج إلى مساحة سطح أكبر لتوصيل المواد الغذائية والأكسجين، والتخلص من الفضلات وثاني أكسيد الكربون.

- تمتلك الأسماك قلبًا خطيًا يحتوي حجرتي ضخ لزيادة فعالية مرور الدَّم من خلال الزَّعانف (الشكل 49-2).
- الدَّورة الرِّئوية تضخ الدم إلى الرئتين، أمّا الدّورة الجهازية فتضخ الدَّم إلى بقية الجسم.
- يمتلك قلب الضفدع أذينين يفصلان تدفق الدم إلى الرئتين والجسم، وبُطينًا واحدًا (الشكل 49-3).
- تمتلك الزَّواحف حاجزًا يفصل البُطين جزئيًّا، مُقللةً بذلك من اختلاط الدَّم المحمل بالأكسجين وغير المحمل بالأكسجين.
- تمتلك الثديّيات، والطُّيور، والتّماسيح، بطينين (الشكل 49-4).

49-3 القلب رباعي الحجرات والأوعية الدّمويّة

يستخدم القلبُ رباعي الحجرات دورةً قلبية كاملة تحتوي على فترة راحة، ودورتين انقباضيتين.

- يُحافَظ على تدفُّق الدَّم عبر القلب في اتجاه واحد عن طريق صمامين يقعان بين الأذينين والبطينين (الشكل 49-5).
- خلال مرحلة الارتخاء القلبي، يسترخي البطينُ وينقبض الأذينان؛ خلال مرحلة الانقباض القلبي ينقبض البطينان.
- تنقل الشَّرايين والشُّرينات الدَّم المحمل بالأكسجين إلى الجسم، وتُرجع الأوردة والوريدات الدَّم غير المحمل بالأكسجين إلى القلب (الشكل 49-4).
- يبدأ الانقباض من العقدة الجيبية الأذينية (الشكل 49-7).

49-4 خصائص الأوعية الدّمويّة

تمتلك الأوعية الدّمويّة -ما عدا الشُّعيرات الدّمويّة- التَّركيب الأساسي نفسه.

- تتكون الشرايين والأوردة من طبقة من النسيج الطلائي، وأليافٍ مرنة، وعضلات ملساء، وأنسجة ضامة (الشكل 49-8).
- تمتلك الشُّعيرات الدّمويّة طبقة واحدة فقط من النَّسيج الطلائي.
- تتحمل الشرايين والشُّرينات التَّغيرات في ضغط الدَّم، وتتحكم في تدفُّق الدم بسبب وجود الألياف المرنة في جدرانها.
- تبادلُ المواد في الشُّعيرات الدّمويّة سريعٌ (الشكل 49-9).
- تُسهِّل عودة الدَّم إلى القلب عن طريق الأوردة عن طريق انقباض العضلات الهيكلية ووجود صمامات تفتح في اتجاه واحد (الشكل 49-10).
- يخرج السائل من بلازما الدم خارج الشُّعيرات الدّمويّة، ثم يعود عن طريق الخاصية الأسموزية والجهاز اللمفاوي المنفصل (الشكل 49-11).
- يتحرك اللِّيمف من خلال الأوعية اللِّيمفاوية إلى العقد والأعضاء اللِّيمفاوية، ويعود إلى القلب عن طريق الأوردة تحت التَّرقوية.

49-5 تنظيم تدفُّق الدم وضغطه

يتم تنظيم تدفُّق الدَّم وضغطه عن طريق الجهاز العصبي الذَّاتي (الشكل 49-14).

- يزيدُ نورإبينيفرين، المُفرز من الأعصاب الودية، مُعدَّلُ ضربات القلب؛ أما الأستيل كولين، المفرز من الأعصاب شبه الودية، فيُقلِّل من مُعدَّل ضربات القلب.
- الناتج القلبي، حاصل ضرب معدل ضربات القلب في وحدة من الزمن في حجم الضربة يزيد مع الإجهاد.
- تتم السيطرة على ضغط الدَّم الشّرياني عن طريق مُستقبلات الضّغط الموجودة في القوس الأبهري، والشرايين السُّباتية.
- يُنَظِّمُ حجمُ الدَّم عن طريق هرمونات.

49-6 أجزاء الدَّم (مكونات الدم)

الدَّمُ نسيجٌ ضامٌّ مُكوَّنٌ من سائل خلوي، وبلازما، وعناصر أُخرى مُكوِّنة تضم الخلايا وأجزاء من الخلايا (الشكل 49-16).

- تحتوي البلازما على 92% ماء، إضافة إلى المواد الغذائية، وفضلات، وهرمونات، وأيونات، وبروتينات (الشكل 49-15).
- تشمل خلايا الدَّم: خلايا الدَّم الحمراء، وخلايا الدَّم البيضاء، والصفائح الدّمويّة.
- خلايا الدَّم تنشأ من خلايا جذعية مُتعددة القدرات في نخاع العظم عن طريق عملية تُسمّى تكوُّنَ الدَّم (الشكل 49-16).
- تحتوي خلايا الدَّم الحمراء على الهيموجلوبين لنقل الأكسجين.
- تُشكِّل خلايا الدَّم البيضاء جزءًا من جهاز المناعة.
- تُنتج الصفائح الدّمويّة الخثرات الدّمويّة (الجلطة الدّمويّة) (الشكل 49-16).

49-7 تبادُل الغازات عبر السطوح التَّنفسية

إحدى الوظائف الرَّئيسة للجهاز الدّوريّ الحصولُ على الغازات وتوزيعها وإزالتها لتدعم النَّشاط الأيضي.

- يتضمن تبادُل الغازات انتشارها عبر الأنسجة الرَّطبة.
- الانتشار عملية لا تحتاج إلى طاقة، ومعدل الانتشار يقاس بقانون (فِك) للانتشار (صفحة 1000).

49-8 الخياشيم، والتَّنفس الجلدي، وأجهزة القصبات الهوائية

زاد التَّطور من انتشار الغازات لأقصى حدوده في الخياشيمَ والرِّئتين (الشكل 49-19).

- زادت الخياشيم مساحة سطح التَّنفس لتبادُل الغازات.
- في الأسماك العظمية، زاد الانتشار إلى حده الأقصى عن طريق تبادُل التَّيار المُتعاكس (الشكل 49-20 و 49-21).
- الكثير من البرمائيات تستخدم التَّنفس الجلدي لتبادُل الغازات.
- تمتلك الحشرات قصيبات تنقل الأكسجين مباشرة إلى الخلايا.

49-9 الرئتان

حلّت الرئتان بدلًا من الخياشيم في المخلوقات الحية التي تعيش على اليابسة بسبب الحاجة إلى تراكيب مدعومة، وبسبب تبخر الماء بسرعة.

- تُمرر الرئتان الهواءَ عبر ممرات متشعبة أنبوبية لتقلِّل من تبخر الماء (الشكل 49-25).
- تحدث تهوية الرِّئتين بطريقة الضّغط الموجب والضغط السالب (الشكل 49-28).
- مساحة سطح الرِّئتين كبيرة بسبب وجود أعداد كبيرة من الحويصلات الهوائية، مُحاطة بشبكة كثيفة من الشُّعيرات الدّمويّة (الشكل 49-25).
- يُعَدُّ الجهازُ التّنفسيّ في الطُّيور فعالًا جدًا (الشكل 49-26).

49-10 تراكيب التَّهوية وآلياتها

يعتمد تبادل الغازات على فرق الضغط وتهوية الرئتين.

- يدفع فرق الضّغط الجزئي للغازات عملية التَّبادل للغازات (الشكل 49-27).
- انقباضُ عضلات الحجاب الحاجز وعضلات بين الأضلاع الخارجية، الذي يحدث ضغطًا سالبًا هو السببُ في تعبئة الرئتين (الشكل 49-28).
- تهوية الرِّئة تحت تحكُّم الجهاز العصبي (الشكل 49-29).

49-11 نقل الغازات في سوائل الجسم

تعتمد كمية الأكسجين في الدَّم على الضّغط الجزئي للأكسجين. إنَّ قلة ذائبية الأكسجين في الدَّم تحتاج إلى وجود نواقل للأكسجين.

- يزيد الهيموجلوبين قدرة الدَّم على نقل الأكسجين، ويزوِّد الجسم باحتياطي من الأكسجين (الشكل 49-32).
- كلما قلت درجة الحموضة والقاعدية، وزادت درجة الحرارة، قلّ عشق الهيموجلوبين للأكسجين (الشكل 49-33).
- ينتقل ثاني أكسيد الكربون بشكل رئيس على هيئة أيونات البيكربونات (الشكل 49-34).

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. أنت تمتلك مجموعة من الصبغات التي يمكن أن تُضاف إلى الدَّم، وتمتلك أيضًا جهازًا لقياس هذه الصبغات في الجسم. إذا تمَّ حقن صبغة حمراء إلى الدَّورة الجهازية وصبغة صفراء إلى الدَّورة الرِّئوية، في أي من المخلوقات الآتية يمكن أن تختلط هذه الصبغات لتُشكِّل لونًا برتقاليًّا؟
   أ. الطُّيور. ب. الثَّدييات.
   ج. البرمائيات. د. التَّماسيح.
2. من ميزات الجهاز الدّوريّ المُغلق كلٌّ مما يأتي ما عدا:
   أ. فصل السائل الدّوريّ (الدم) عن السائل خارج الخلوي.
   ب. نقل الأكسجين.
   ج. توصيل فعّال إلى مناطق خاصة من الجسم.
   د. زيادة حجم الجسم وتعقيده.
3. يقيس ECG (تخطيط القلب الكهربائي):
   أ. التَّغيُّرات في فرق الجهد الكهربائي خلال الدّورة القلبية.
   ب. تركيز الكالسيوم في البُطينين في حالة الاسترخاء.
   ج. قوة انقباض الأذينين خلال مرحلة الانقباض.
   د. كمية الدَّم التي تُضخ خلال دورة الانقباض.
4. الانقباض مهم وحيوي لعمل القلب، ويبدأ في القلب نتيجة:
   أ. تنشيط العقدة الأذينية – البطينية.
   ب. تنشيط العُقدة الجيبية الأذينية (SA).
   ج. فتح قنوات البوتاسيوم الحسّاسة للتغيُّر في فرق الجهد.
   د. فتح الصمامات نصف القمرية.
5. التَّسلسل الصحيح للأحداث في الدَّورة الدّمويّة هو:
   أ. القلب، الشرايين، الشُّرينات، الشُّعيرات الدّمويّة، الوريدات اللِّيمف، القلب.
   ب. القلب، الشرايين، الشُّرينات، الشُّعيرات الدّمويّة، الأوردة الوريدات، القلب.
   ج. القلب، الشرايين، الشُّرينات، الشُّعيرات الدّمويّة، الوريدات الأوردة، القلب.
   د. القلب، الشُّرينات، الشرايين، الشُّعيرات الدّمويّة، الوريدات الأوردة، القلب.
6. إحدى هذه الجمل غير صحيحة:
   أ. تحمل الشرايين الدم المؤكسد فقط.
   ب. تمتلك الشرايين والأوردة طبقة من العضلات الملساء.
   ج. الشرايين والأوردة تتفرع إلى شبكة شعيرات دموية.
   د. العاصرات قبل الشعيرات الدّمويّة تُنظم تدفق الدَّم خلال الشُّعيرات الدّمويّة.
7. يشبه الجهاز الليمفاوي الجهاز الدّوريّ من حيث إنَّ الاثنين:
   أ. لهما عقد تعمل على ترشيح مسببات المرض.
   ب. لهما شبكة من الشرايين.
   ج. لهما شعيرات دموية.
   د. نظامان مغلقان.
8. واحد من التَّراكيب الآتية لا يمر فيه جزيء من ثاني أكسيد الكربون المتولد في العضلة القلبية للبطين الأيسر قبل خروجه من الجسم:
   أ. الأذين الأيمن. ب. البطين الأيمن.
   ج. الأذين الأيسر. د. البطين الأيسر.
9. في قلب الفقريات، ينقبض الأذينان من الأعلى، وينقبض البُطينان من الأسفل (القاع). كيف يتم ذلك؟
   أ. تنتشر إزالة الاستقطاب من العقدة الجيبية الأذينية عبر الأذينين من الأعلى، أما في العقدة الأذينية–البطينية، فإنّ إزالة الاستقطاب تنتشر منها إلى قاع البطينين قبل أن تنتشر عبر النسيج البطيني.
   ب. تبدأ إزالة الاستقطاب من العقدة الجيبية الأذينية عن طريق أعصاب حركية هابطة من الدماغ، أما إزالة الاستقطاب في العقدة الأذينية – البطينية فتبدأ من أعصاب حركية صاعدة من النُّخاع الشوكي.
   ج. تحمل الجاذبية إزالة الاستقطاب من العقدة الجيبية الأذينية إلى الأسفل من القلب، في حين يقوم انقباض الحجاب الحاجز بإجبار إزالة الاستقطاب على الحركة من العقدة الأذينية البطينية من قاع القلب إلى الأعلى.
   د. هذه المقولة غير صحيحة؛ فكلاهما ينقبضان من القاع.
10. عند أخذ نفس عميق، تندفع المعدة إلى الأمام بسبب:
    أ. ابتلاع الهواء يزيد من حجم التجويف الصدري.
    ب. يجب على المعدة عدم التحرك إلى الأمام عند أخذ نَفَسٍ عميق، وذلك لزيادة حجم التجويف الصدري، وليس البطني.
    ج. انقباض عضلات البطن يدفع المعدة إلى الأمام، مولدًا ضغطًا سالبًا في الرئتين.
    د. عندما تنقبض عضلات الحجاب الحاجز، فإنها تتحرك إلى الأسفل دافعةً التَّجويف البطني إلى الأمام.
11. إذا امتنعت عن التَّنفس مدة طويلة من الزَّمن، فإنَّ مستوى ثاني أكسيد الكربون في الجسم ________________، ودرجة حموضة سوائل الجسم ________________.
    أ. تزيد، تزيد. ب. تقل، تزيد.
    ج. تزيد، تقل. د. تقل، تقل.
12. الازدواج بين التَّركيب والوظيفة غير الصحيح هو:
    أ. خلايا الدم الحمراء: نقل الأكسجين.
    ب. الصفائح الدّمويّة: تخثر الدَّم.
    ج. بلازما الدَّم: نقل الفضلات.
    د. كلّ ما سبق صحيح.
13. إن الزيادة في فعالية تبادل الغازات في الفقريات سببها وجود الآليات الآتية ما عدا:
    أ. التَّنفس الجلدي.
    ب. تدفُّق الهواء في اتجاه واحد.
    ج. تدفق التيار العرضي.
    د. وجود الحلقات الغضروفية في القصبة الهوائية.
14. الطريقة الرَّئيسة التي يُنقل بها ثاني أكسيد الكربون إلى الرئتين هي:
    أ. الذوبان في بلازما الدّم.
    ب. الارتباط بالهيموجلوبين.
    ج. الانتقال على شكل أول أكسيد الكربون.
    د. الانتقال على شكل بيكربونات.

أسئلة تحدٍّ

1. لدى الإنسان عدد من الآليات التي تساعده في المُحافظة على ضغط الدَّم، وخاصة عندما ينخفض بشكل كبير. وضِّح كيف تعمل الكلية وجهاز الغدد الصماء في المحافظة على ضغط الدم.
2. وضِّح لماذا يستطيع الطائر الدّوريّ الطيران فوق قمم الجبال على ارتفاع أكثر من 6.000 م، لكن فأرًا بالحجم نفسه يموت من نقص الأكسجين على هذا الارتفاع.
3. عادت زميلتك توًّا من سباق 5 كم، وهي تتنفس بسرعة، وتتصبب عرقًا. في بداية السباق استهلك جسمها الكثير من الجلوكوز، وأطلق الكثير من ثاني أكسيد الكربون مقارنة بالجلوكوز وبثاني أكسيد الكربون، عندما كانت في حالة راحة. كيف يتعامل الجسم مع هذه الزِّيادة في ثاني أكسيد الكربون خلال التَّمرين؟

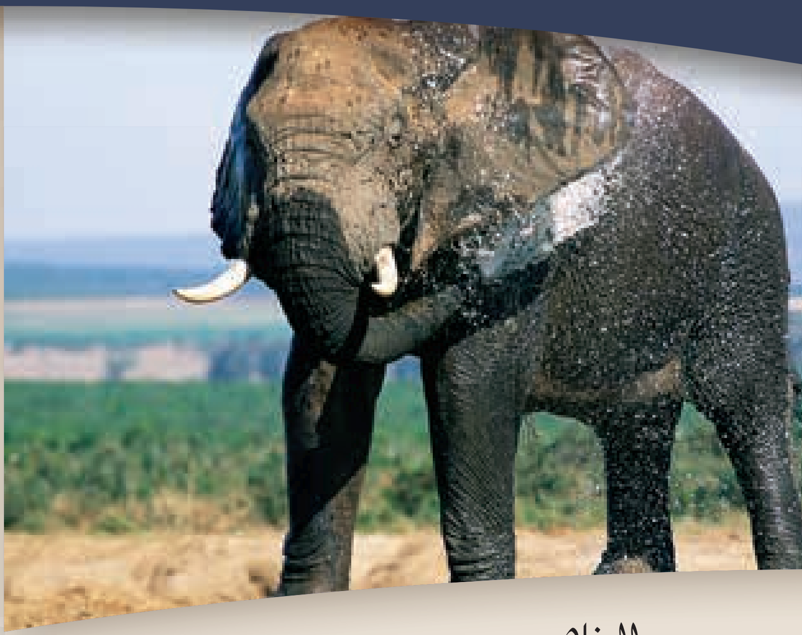
هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. للتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™

50 الفصل

درجة الحرارة والتّنظيم الأسموزيّ والجهاز الْبوليّ

Temperature, Osmotic Regulation, and the Urinary System



مقدّمة

في يوم شتاء بارد، تكون درجة الحرارة في كثير من المناطق مُقاربة لدرجة التَّجمد. وعند مغادرتك المنزل، فإنَّ درجة حرارة جسمك لا تنخفض بشكل مُباشر. يعود السبب في ذلك إلى قدرتك على إنتاج حرارة من الدّاخل، وإلى امتلاكِك أيضًا مُنظِّم حرارة في الدِّماغ يعمل وفق درجة حرارة مُحدَّدة مُسبقًا. إضافة إلى ذلك، فإنَّ مُعظمَ وزن الجسم ماءٌ، وأنت توجد في بيئة جافة بالمُقارنةً مَعَ تركيب جسمك. تستطيع المُحافظة على ذلك بسبب امتلاكك آليات مُحكمة ودقيقة تُساعدك في الحفاظ على الماء، وتنظيم القوة الأسموزيّة لدمك، والسوائل بين الْخلويّة. إنَّ تنظيم الحرارة الدَّاخليّة، وتنظيم السّائل الدَّاخلي ومكوناته، تُعَدُّ أمثلة على الاتزان الدَّاخلي، وهي قدرة المخلوقات الحيّة في المُحافظة على الظروف الدَّاخليّة ضمن المدى الأمثل. في هذا الفصل، سوف نُناقش هذين النَّوعين من التّنظيم. تمتلك الحيوانات عددًا من التّكيّفات لتساعدها على تنظيم درجة الحرارة، من ضمنها السُّلوك الحيواني مثل ما يفعله الفيل في الصورة. سنصف أيضًا أجهزة التّنظيم الأسموزيّ لعدد من الحيوانات، ومن ضمنها الجهاز الْبوليّ في الثّدييّات. هذه الأجهزة تُحافظ على الماء والتّوازن الأيوني للسوائل في الجسم.

موجز المفاهيم

1-50 تنظيم درجة حرارة الجسم

- Q_{10} هو مقياس الحساسية للحرارة.
- تُحدَّد درجة الحرارة بعوامل داخليّة وخارجية.
- تُقسّم المخلوقات الحية اعتمادًا على مصدر الحرارة.
- تُنظّم المخلوقاتُ خارجية الحرارة درجةَ حرارة جسمها بالسُّلوك.
- المخلوقات داخليّة الحرارة تنتج حرارة أيضية داخليّة للمُحافظة على درجة حرارة الجسم، أو للتخلص منها.
- في الثّدييّات، يتحكم تحت المهاد في التّنظيم الحراري.

2-50 المولارية الأسموزيّة والتّوازن الأسموزيّ

- الضّغطُ الأسموزيّ مقياسُ فرق التّركيز.
- المخلوقات المُتطابقة مَعَ بيئتها أسموزيًا تعيش في بيئات بحرية.
- المخلوقات المُنظِّمة للأسموزية تتحكم في المولارية الأسموزيّة داخليًا.

3-50 الأعضاء المُنظِّمة للأسموزية

- تستخدم اللافقريات خلايا وأُنيبيبات خاصة.
- تمتلك الحشرات جهاز تنظيم أسموزيًا فريدًا.
- تقوم كِلية الفقريّات بعمليات التَّرشيح، ومن ثم إعادة الامتصاص.

4-50 تطور كِلية الفقريّات

- الأسماك التي تعيش في الماء العذب يجب أن تُحافظ على تركيز الأيونات المُذابة، وتتخلص من الماء الزائد للخارج.
- على الأسماك العظمية التي تعيش في مياه البحر المحافظة على الماء وإخراج المواد الإلكتروليتية الزائدة.
- تضخُّ الأسماك الغضروفية المواد الإلكتروليتية إلى الخارج، وتمتص البولينا، وتحتفظ بها.
- تمتلك البرمائيات والزَّواحف تكيُّفات أسموزية لبيئتها.
- تستطيع الثّدييّات والطّيور طرح بول مُركز، وتُحافظ على الماء.

5-50 الفضلات النيتروجينية: الأمونيا، واليوريا (البولينا)، وحمض اليوريك (البوليك)

- الأمونيا مُركب سام يجب التَّخلص منه بسرعة.
- البولينا وحمض البوليك أقل سُمّيَّة، لكن لهما ذائبية مُختلفة.

6-50 الْكلية في الثّدييّات

- النيفرون (الوحدة الأنبوبية الكلوية) هي وحدة الترشيح في الْكلية.
- الماء، وبعض المواد الغذائية، وبعض الأيونات يُعاد امتصاصها؛ جزيئات أُخرى يتمُّ إفرازها.
- التَّخلص من المواد السّامة والأيونات الزائدة يُحافظ على الاتزان الدَّاخلي.
- كل جزء من الوحدة الأنبوبية الكلوية في الثّدييّات ينجز وظيفة نقل خاصة.

7-50 السَّيطرة الهرمونية للتَّنظيم الأسموزيّ

- الهرمون المانع لإدرار البول يُحافظ على الماء.
- تتحكم هرمونات الألدوستيرون والعامل الأُذيني المُدر للصوديوم في تركيز أيونات الصوديوم.

50-1 تنظيم درجة حرارة الجسم

تُعدّ درجة الحرارة من أهم مظاهر البيئة التي تواجهها المخلوقات الحية. وكما سنرى، فإنَّ بعض المخلوقات الحية تمتلك درجة حرارة جسم تتطابق مَعَ درجة حرارة البيئة وبعض آخر من هذه المخلوقات تُنظِّم درجة حرارة أجسامها. في البداية، دعنا نتكلم عن أهمية درجة الحرارة.

Q_{10} هو مقياس الحساسية للحرارة

إنَّ مُعدل أي تفاعل كيميائي يتأثر بدرجة الحرارة؛ حيث يزيد هذا المُعدل بزيادة درجة الحرارة، ويقل بنقصانها. بالنِّسبة إلى التَّفاعلات التي تُحفَّز بالأنزيمات فإنها تُبدي الشيء نفسه، إضافة إلى أنَّ الأنزيمات نفسها أيضًا تتأثر بالحرارة.

يُمكن التَّعبير عن هذا الاعتماد الحراري كميًّا عن طريق دراسة مُعدَّل التَّفاعل على درجتي حرارة مُختلفتين. إنَّ النِّسبة بين هذين المُعدَّلين على هاتين الدَّرجتين من الحرارة اللتين تختلفان بمقدار 10^oس تُسمّى Q_{10} لهذا الأنزيم:

$$Q_{10} = R_{T+10}/R_T$$

تتراوح قيمة Q_{10} لمُعظم الأنزيمات حول 2، وذلك يعني أنّه كلما زادت درجة الحرارة بمقدار 10 درجات، فإنَّ مُعدَّل التَّفاعل يتضاعف. من الواضِّح أنَّ هذا لا يستمر إلى ما لانهاية، حيث تؤثر درجات الحرارة العالية في تركيب الأنزيم، وتجعله غير فعّال.

يُمكن تطبيق مفهوم Q_{10} على مُعظم عمليات الأيض في الجسم. تبقى المُعادلة في هذه الحالة مُشابهة لما سبق، ولكن بدلًا من حساب مُعدَّل التَّفاعل لتفاعل واحد، يحسب مُعدَّل التَّفاعل لكلّ عمليات الأيض. عندما يتمُّ حساب ذلك، وجد أن مُعظم المخلوقات الحية تمتلك Q_{10} لمُعدَّلات الأيض يتراوح بين 2 إلى 3. هذه المُلاحظة تدل على أنَّ التأثير الحراري عادةً ما يكون على الأنزيمات التي تدخل في عمليات الأيض.

في الحالات النادرة – مثلًا، بعض اللافقريات التي تعيش في المناطق القريبة من الشاطئ يكون Q_{10} قريبًا من 1. وهذا يعني أنَّ مُعدَّلات الأيض لا تتغير بتغيُّر درجة الحرارة. في حالة هذه اللافقريات، فهي تتعرض إلى تذبذب كبير في درجات الحرارة خلال عملية طوفانها المُتعاقب، حيث تُغمر بالماء البارد، ومن ثم تتعرض إلى أشعة الشمس المُباشرة، والهواء ذي درجة الحرارة العالية. تكيَّفت هذه المخلوقات الحية لتتعامل مَعَ هذا التَّذبذب الكبير في درجة الحرارة، من خلال تطوير أنزيمات مُختلفة لمسار أيضي واحد، بحيث تمتلك هذه الأنزيمات درجات حرارة مثالية مُتباينة. وهذا يسمح لأنزيم ما أن يُعوِّض أنزيمات أُخرى قلَّ نشاطها عند درجة حرارةٍ مُعينة.

تُحدّد درجة الحرارة بعوامل داخليّة وخارجية

تتأثر درجة حرارة الجسم بعدد كبير من المُتغيرات. هذه المُتغيرات تضم عوامل داخليّة وخارجية، وسلوكية أيضًا. كما تتذكَّر من (الفصل الـ 7)، فإنَّ القانون الثاني للدِّيناميكا الحرارية يُشير إلى أنَّه لا يوجد تحوُّل للطّاقة فعّال 100%. ولهذا، فإنَّ التفاعلات التي تُشكِّل الأيض تُنتج حرارة بشكل مستمر بسبب عدم الكفاءة هذه. هذه الحرارة يجب أن تنتشر وتُشتَّت، أو أن تُستخدم لرفع درجة حرارة الجسم.

بشكل عام، فإنَّ مُعدَّل الأيض ودرجة حرارة الجسم على درجة كبيرة من التَّداخل. فمثلًا، لا يسمح انخفاض درجة حرارة الجسم بمُعدَّل أيض عالٍ بسبب اعتماد الأنزيمات في عملها على درجة الحرارة، كما ذُكِر سابقًا. بالعكس من ذلك، فإنَّ ارتفاع مُعدَّلات الأيض يُسبِّب ارتفاعًا غير مقبول في درجة حرارة الجسم، وهذا يحتاج إلى تبريد.

في الوقت نفسه، تؤدي درجات الحرارة الخارجية دورًا. فمثلًا، تخيَّل بيئة باردة جدًا تتسبَّب في فقدان حرارة كبيرة من الجسم. في حالة انخفاض درجة حرارة الجسم، من الصَّعب توليد حرارة أيضيَّة لرفع درجة حرارته.

لهذا، يجب على المخلوقات الحية التَّعامُل مَعَ العوامل الخارجية والدَّاخليّة التي لها علاقة بدرجة حرارة الجسم، وبعمليات الأيض، والبيئة. إنَّ أبسط وأدقّ نموذج لدرجة حرارة الجسم، هو:

درجة حرارة الجسم = الحرارة الناتجة + (الحرارة المُكتسبة − الحرارة المفقودة).

يمكن تبسيط هذه المعادلة أكثر إلى:

درجة حرارة الجسم = الحرارة الناتجة + الحرارة المنقولة.

لاحظ أنَّ الحرارة المنقولة يمكن أن تكون موجبة أو سالبة، أي إنها تُستخدم للتَّسخين أو للتبريد.

هناك أربع آليات لنقل الحرارة ذات علاقة بالأنظمة البيولوجية، هي: الإشعاع، والتَّوصيل والحمل، والتبخير (الشكل 50-1).

- **الإشعاع Radiation**. انتقال الحرارة عن طريق الإشعاع الكهرومغناطيسي، مثل انتقال الحرارة من الشمس، دون الحاجة إلى الاتصال المُباشر. تنتقل الحرارة من الأجسام الساخنة إلى الأجسام الباردة عن طريق الإشعاع.
- **التَّوصيل Conduction**. يُسمّى انتقال الحرارة المُباشر بين جسمين التَّوصيل. وهو يعني حرفيًّا انتقالًا مباشرًا للطاقة الحركية بين جزيئات جسمين على اتصال مَعَ بعضهما. تنتقل الحرارة من الأجسام الساخنة إلى الأجسام الباردة.
- **الحمل Convection**. نقل الحرارة من خلال حركة الغازات أو السوائل. هذه الحركة يمكن أن يكون سببها خارجيًا (الرِّياح) أو بسبب اختلاف الكثافة التي لها علاقة بالسخونة والبرودة– مثلًا، الهواء الدافئ له كثافة أقل، ويرتفع إلى أعلى؛ وينطبق الشيء نفسه على الماء.
- **التبخير.Evaporation** مُعظم المواد تمتلك درجة حرارة تتبخر عندها، أي كمية الطّاقة التي تحتاج إليها لتتحوَّل من الحالة السائلة إلى الحالة الغازية. مثلما درسنا في (الفصل الـ 2)، فإنّ الماء، يمتلك حرارة تبخُّر عالية، تستخدمها حيوانات كثيرة مصدرًا لتبريد أجسامها بسبب هذه الخاصية.

عوامل أُخرى

يعتمد انتقال الحرارة بالطُّرق السابقة على عدد من العوامل التي تُؤثر في هذه العمليات الفيزيائية. تتضمَّن هذه العوامل مساحة السّطح، والاختلاف في درجة حرارة الجسم، والحرارة النَّوعية للتوصيل. وبأخذ هذه العوامل بالتَّرتيب، فإنه كلما زادت مساحة السّطح بالنسبة إلى الحجم الكلي للمخلوق، زاد التَّوصيل الحراري. ولهذا، تمتلك المخلوقات الحية الصغيرة مساحة سطح كبيرة نسبيًّا مقارنة مَعَ كتلتها، ومن ثم تفقد وتكتسب الحرارة بشكل أكبر من البيئة المُحيطة بها وإليها. هذا يمكن أن يتأثر، ولو بدرجة قليلة بتغيُّر وضع الجسم، وسحب الأطراف أو مدّها.

إن اختلاف درجة الحرارة مهم أيضًا؛ فكلما زاد الفرق بين درجة حرارة البيئة ودرجة حرارة الجسم، انتقلت الحرارة بشكل أكبر. وكلما اقتربت درجة حرارة الحيوان من درجة حرارة البيئة، فقد الحيوان أو اكتسب حرارة أقل.

أخيرًا، فإنَّ الحيوانات التي تمتلك توصيلًا حراريًا عاليًا، تكون درجة حرارة جسمها قريبة من درجة البيئة المُحيطة بها. أمّا الحيوانات التي تُنظِّم درجة حرارتها، فإنَّ تغليف الجسم بمادة لها توصيل حراري منخفض يُعَدُّ ذا فائدة: حيثُ تعمل بوصفها عازلًا. المواد العازلة التي لها هذه الخصائص هي: الرِّيش، والفرو، ودهن الحوت. أمّا الحيوانات التي تُنظِّم درجة حرارتها عن طريق السلوك، فإنَّ التَّوصيل الحراري العالي لديها يستطيع زيادة نقل الحرارة إلى الحد الأقصى.

تُقسَّم المخلوقات الحية اعتمادًا على مصدر الحرارة

منذ سنوات عدة، قَسّم علماء وظائف الأعضاء الحيوانات إلى حيوانات قادرة على المُحافظة على درجة حرارة أجسامها ثابتة، وأخرى قادرة على تغيير درجة حرارة جسمها بحسب البيئة المُحيطة بها. الحيوانات التي تُنظِّم درجة حرارة جسمها حول نقطة مُعينة سُميَّت حيوانات داخليّة الحرارة *Homeotherms*، في حين تُسمى الحيوانات التي تسمح بتغيُّر درجة حرارة جسمها لتتطابق مَعَ البيئة المُحيطة حيوانات مُتغيرة الحرارة *Poikilotherms*.

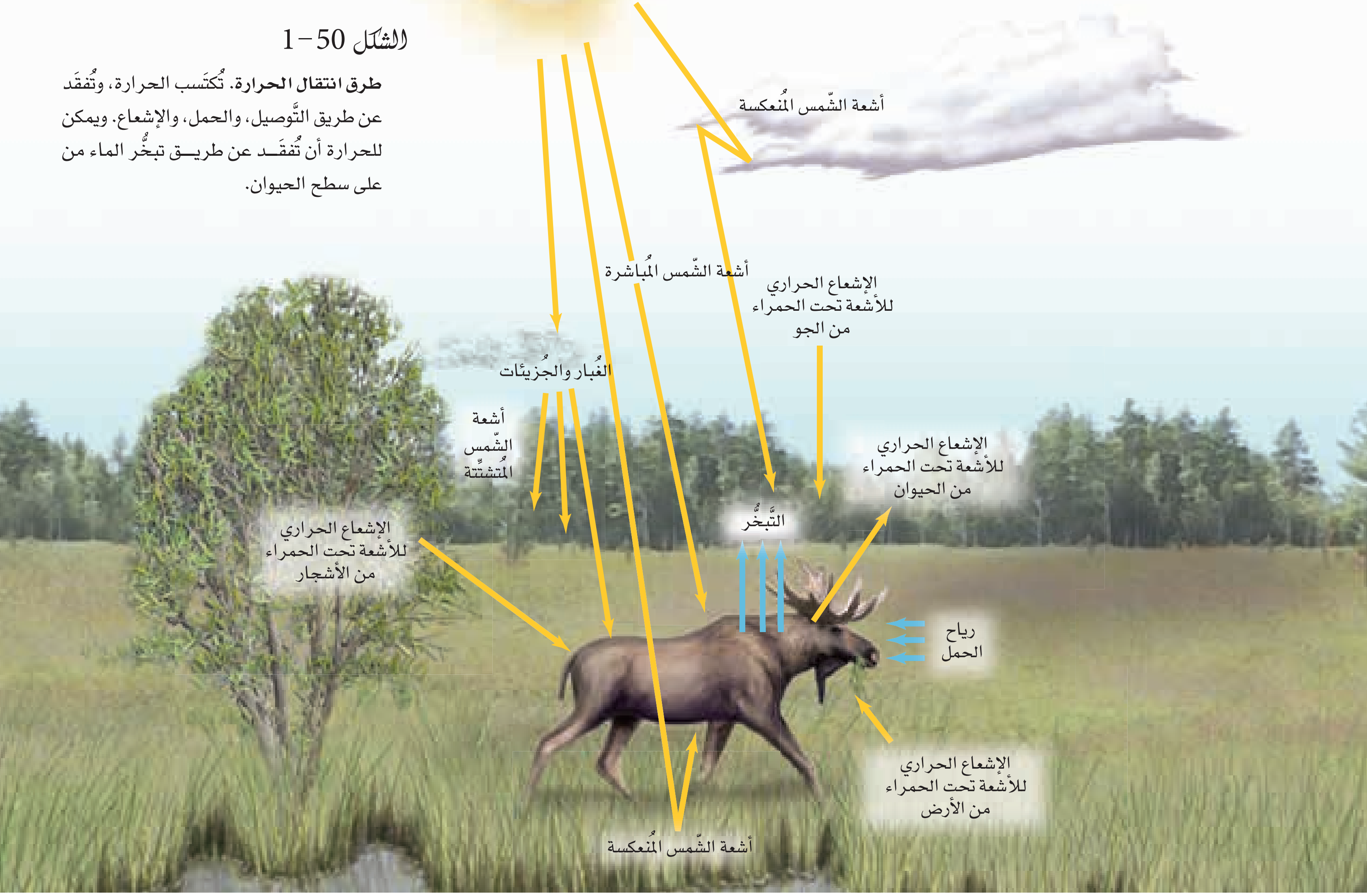
ولأنَّ المخلوقات داخليّة الحرارة تُحاول المُحافظة على درجة حرارة جسمها فوق درجة حرارة البيئة المُحيطة، فإنها تُسمّى ذوات «الدَّم الحار»، وتُسمّى الحيوانات مُتغيرة الحرارة ذوات «الدَّم البارد». إنَّ المُشكلة في هذه التَّسمية هي أنَّ الحيوانات مُتغيرة الحرارة في بيئة مُستقرة من ناحية درجة الحرارة (مثلًا، أنواع عدة من أسماك أعماق البحار) تمتلك ثباتًا في درجة حرارة جسمها أكثر من الحيوانات داخليّة الحرارة.

قادت هذه المُحدِّدات لهذا التَّصنيف الثُّنائي، اعتمادًا على تنظيم درجة الحرارة، إلى رؤية جديدة اعتمادًا على كيفية توليد حرارة الجسم. فالحيوانات التي تستخدم عمليات الأيض لتولِّد حرارة الجسم، وتحافظ عليها فوق درجة حرارة البيئة المُحيطة بها سُميَّت حيوانات **داخليّة الحرارة Endotherm**. أما الحيوانات التي تمتلك مُعدَّل أيض قليلًا نسبيًّا، ولا تستخدم عمليات الأيض لإنتاج الحرارة، وتمتلك درجة حرارة جسم مُتطابقة مَعَ البيئة المُحيطة، فتُسمّى **حيوانات خارجية الحرارة Ectotherm**. تمتلك الحيوانات داخليّة الحرارة توصيلًا حراريًّا مُنخفضًا بسبب آليات العزل التي تمتلكها، أما الحيوانات خارجية الحرارة فتمتلك توصيلًا حراريًّا عاليًا، وتفتقر إلى العزل.

يُمثل هذان المُصطلحان النهايتين المثاليتين لطيف التَّنظيم الحراري الفسيولوجي وللتَّكيُّفات. إنَّ كثيرًا من الحيوانات تقع بين هاتين النِّهايتين، ويمكن اعتبارها حيوانات **متباينة الحرارة. Heterotherms** . إنها مسألة حكم كيف يُصنَّف حيوان مُعيَّن إذا امتلك خصائص من كلتا المجموعتين.

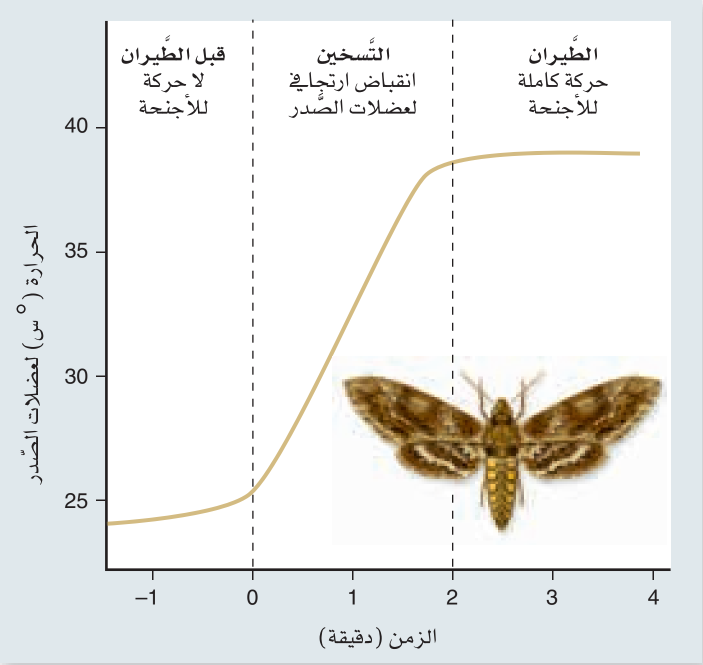
تُنظِّم المخلوقات خارجية الحرارة درجة حرارة جسمها بالسّلوك

على الرغم من أنَّ المخلوقات الحية خارجية الحرارة تمتلك مُعدلات أيضية مُنخفضة، فإنها قادرة على تنظيم درجة حرارة جسمها من خلال السّلوك. تستخدم مُعظم اللافقريات السّلوك لتُعدِّل درجة



الشّكل 50–1

طرق انتقال الحرارة. تُكتَسب الحرارة، وتُفقَد عن طريق التَّوصيل، والحمل، والإشعاع. ويمكن للحرارة أن تُفقَد عن طريق تبخُّر الماء من على سطح الحيوان.



الشكل 50–2

التَّنظيم الحراري في الحشرات. بعض الحشرات، مثل العث المجنح، تعمل على انقباض عضلات الصّدر لتسخِّن جسمها (الإحماء) من أجل الطَّيران.

استقصاء

لماذا تتوقف الزِّيادة في حرارة العضلات بعد دقيقتين؟

حرارة جسمها. فالكثير من الفراشات، مثلًا، يجب أن تصل درجة حرارة جسمها إلى درجة حرارة مُعينة قبل أن تكون قادرة على الطَّيران. في الصَّباح عندما تكون درجة الحرارة مُنخفضة، توجِّه الفراشات أجسامها مُحاولةً امتصاص أكبر ما يمكن من أشعة الشَّمس. تستخدم الفراشات والكثير من الحشرات ردّ الفعل الارتجافي لتُسخِّن عضلات الصّدر المُستخدمة في الطَّيران؛ لتمكنها من عملية الطَّيران (الشكل 50–2).

الفقريّات من غير الثّدييّات والطّيور هي أيضًا خارجية الحرارة، ومن ثم تعتمد درجة حرارة أجسامها بشكل كبير أو قليل على درجة حرارة البيئة المُحيطة بها. هذا لا يعني أنَّ هذه الحيوانات لا تستطيع المُحافظة على درجة حرارة عالية وثابتة لأجسامها، ولكن يجب عليها أن تستخدم سلوكا مُعيَّنًا لعمل ذلك. كثير من الفقريّات خارجية الحرارة لديها القدرة على المُحافظة على ثبات درجة حرارتها، ومن ثم تُعَدُّ حيوانات ذاتية الحرارة ذات دم بارد Homeothermic ectotherms.

فمثلًا، بعض الأسماك الكبيرة، مثل التونا، وسمك السيف، وبعض أنواع سمك القرش، تستطيع المُحافظة على أجزاء من جسمها على درجة حرارة أعلى من درجة حرارة الماء. تقوم بذلك عن طريق التَّبادُل الحراري باستخدام **التَّيار المُتعاكس Countercurrent heat exchange**. هذا الدَّوران التّكيُّفي، يسمح للدَّم البارد في الأوردة أن يسخن من خلال الإشعاع الحراري الصّادر من الدّم الدافئ الموجود في الشّرايين المُجاورة لهذه الأوردة. تحمل الشَّرايين دمًا أكثر سخونة قادمًا من مركز الجسم (الشكل 50–3).

تُحاول الزَّواحف المُحافظة على درجة حرارة الجسم ثابتة من خلال مجموعة من الوسائل السّلوكية– بوضع أنفسها في أماكن تسقط عليها أشعة الشمس، أو في أماكن فيها ظل. تستطيع بعض الزَّواحف زيادة تأثير التّنظيم السلوكي عن طريق التَّحكُّم في تدفّق الدَّم. تستطيع الحيوانات الْبحريّة زيادة أو تقليل مُعدَّل ضربات القلب، وتوسيع أو تضييق الأوعية الدَّموية لتنظيم كمية الدَّم المُتوافرة لنَقل الحرارة عن طريق التَّوصيل. إنَّ زيادة مُعدَّل ضربات القلب، وتوسيع الأوعية الدَّموية، يسمح لهذه الحيوانات بزيادة درجة الحرارة، عندما تكون على اليابسة، في حين يقلّل نقصان مُعدَّل ضربات القلب وانقباض الأوعية الدَّموية، من فقدان الحرارة عند قيام الحيوان بالغوص من أجل الغذاء.

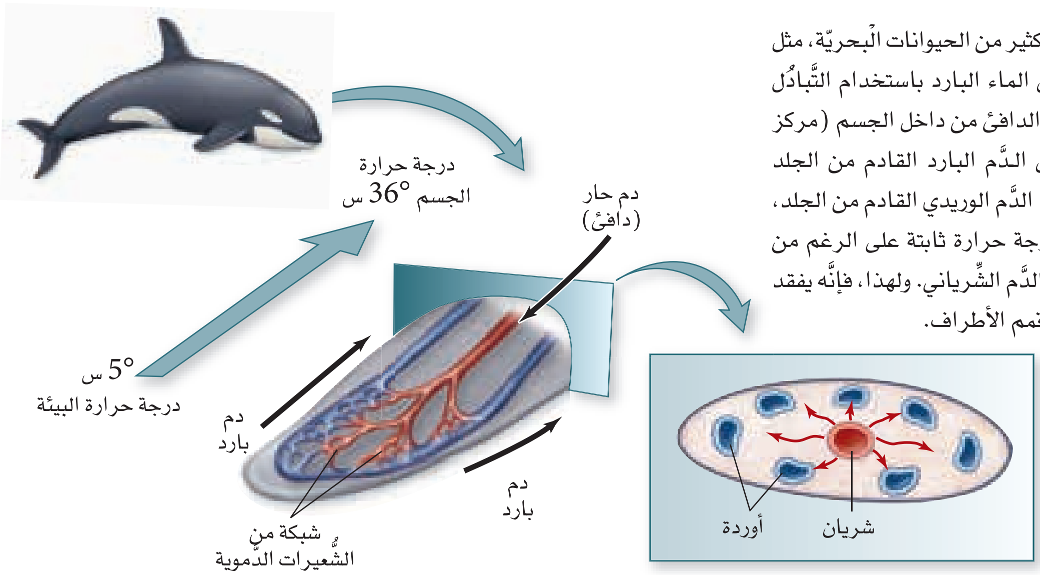
بشكل عام، تمتلك المخلوقات خارجية الحرارة مُعدَّل أيض مُنخفضًا، الذي يُعَدُّ ذا فائدة لها، حيث يتطلَّب كمية أقل من الطَّاقة المُتناولة (الغذاء). لقد قُدِّر أن السّحالي (خارجية الحرارة) تحتاج فقط إلى 10% من الغذاء مُقارنةً مَع الفئران (داخليّة الحرارة) المُشابهة لها في الحجم. لكن ثمن ذلك هو عدم قدرتها على القيام بنشاط يحتاج إلى طاقة كبيرة مدة طويلة.

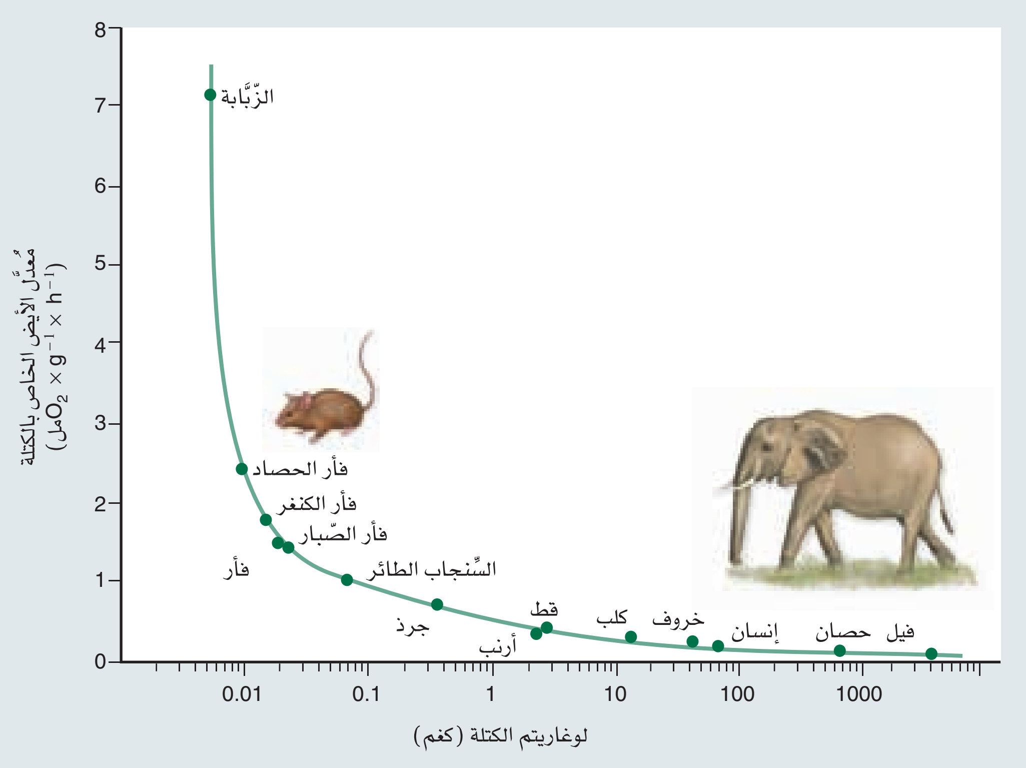
المخلوقات داخليّة الحرارة تنتج حرارة أيضية داخليّة للمُحافظة على درجة حرارة الجسم أو للتَّخلص منها

تستخدم المخلوقات داخليّة الحرارة الحرارة الأيضيَّة الدَّاخليّة لرفع درجة حرارة المخلوق إذا كان الجسم باردًا، وتمثل مصدر حرارة يجب تبديده عند درجة الحرارة العالية.

الشكل 50–3

التَّبادُل الحراري باستخدام التَّيار المُتعاكس. الكثير من الحيوانات الْبحريّة، مثل هذا الحوت القاتل، يحدّ من فقدان الحرارة إلى الماء البارد باستخدام التَّبادُل الحراري عن طريق التَّيار المُتعاكس. يُضخّ الدَّم الدافئ من داخل الجسم (مركز الجسم) إلى الشّرايين التي تفقد الحرارة إلى الدَّم البارد القادم من الجلد (أطراف الجسم) عن طريق الأوردة. يُسخِّن هذا الدَّم الوريدي القادم من الجلد، ولهذا، فإنَّ مركز الجسم يبقى مُحافظًا على درجة حرارة ثابتة على الرغم من الماء البارد المُحيط بالجسم، ويعمل على تبريد الدَّم الشّرياني. ولهذا، فإنَّه يفقد حرارة أقل عندما يصل هذا الدَّم الشّرياني إلى قمم الأطراف.





الشّكل 50-4

العلاقة بين كتلة الجسم ومُعدَّل الأيض للثدييات. الحيوانات الصغيرة تمتلك مُعدَّل أيض عاليًا لكلّ وحدة من كتلة الجسم مُقارنة بالحيوانات الكبيرة. في الشكّل، مُعدَّل الأيض الخاص بالكتلة (يُعبَّر عنه بكمية استهلاك الأكسجين لكلّ وحدة كتلة) رُسِمَت مُقابل كتلة الجسم. لاحظ أنَّ محور كتلة الجسم هو بمقياس اللوغاريتم.

استقصاء ؟

ماذا تستنتج من هذا الرّسم بالنّسبة للتّحديات المُختلفة التي تُواجهها الثّدييّات الصغيرة مُقابل الثّدييّات الكبيرة في البيئات الحارة (الدّافئة) والباردة؟

إنَّ أبسط استجابة تؤثّر في نقل الحرارة هي تنظيم كمية الدَّم المُتدفِّق إلى سطح الحيوان. توسُّع الأوعية الدَّموية يزيد من كمية الدَّم المُتدفِّق إلى السطح، الذي يزيد بدوره التَّبادُل الحراري، ويُبدِّدُ الحرارة. على العكس من ذلك، يقلّ انقباض الأوعية الدَّموية من كمية الدَّم المُتدفِّق إلى السّطح، ويُقلِّل من التّبادُل الحراري، مُقللًا بذلك كمية الحرارة المفقودة بسبب التّوصيل.

عندما ترتفع درجة حرارة البيئة المُحيطة، يستفيد الكثير من الحيوانات داخليّة الحرارة من عملية التّبريد التّبخيري على شكل تعرُّق، أو نفث البخار في أثناء اللَّهث. يوجد التَّعرُّق في بعض الثّدييّات، ومن ضمنها الإنسان، ويشتمل على الإخراج النَّشط للماء من الغُدد العرقية إلى سطح الجسم. عندما يتبخر الماء، يبرد الجلد، وهذا الانخفاض ينتقل بدوره إلى داخل الجسم عبر الشُّعيرات الدَّموية الموجودة عند سطح الجلد. إنَّ نفثَ البخار في أثناء اللَّهث آليةٌ تكيُّف مُشابهة تُستخدم من قبل بعض الثّدييّات والطّيور التي تعتمد على السطوح التَّنفسية لعملية التبريد التّبخيري. يجب على الحيوان أن يتحمَّل فقدان الماء ليكون التَّبريد التّبخيري فعّالًا.

إنَّ من فوائد حالة داخليّة الحرارة منح القدرة على القيام بنشاط يحتاج إلى طاقة كبيرة مدة طويلة. أما الثمن الذي تدفعه هذه المخلوقات الحية، فهو أنَّ مُعدَّل الأيض العالي يحتاج إلى أخذ كمية كبيرة من الطاقة (الغذاء) وبشكل مستمر.

حجم الجسم والعزل

الحجم من أهم العوامل التي تؤثّر في وظائف الحيوان. إنَّ التَّغيُّر في حجم الجسم يمتلك تأثيرًا كبيرًا في مُعدَّل الأيض. فالحيوانات الصغيرة تستهلك كمية أكبر من الطّاقة لكلّ وحدة حجم مُقارنة بالحيوانات الكبيرة. هذه العلاقة ملخصة في منحى «الفأر إلى الفيل» الذي يُبيِّن العلاقة بين مُعدَّل الأيض وحجم الثّدييّات (الشكل 50-4).

تكون مساحة سطح المخلوقات الصغيرة، التي تمتلك مُعدَّل أيض عاليًا، كبيرة مقارنةً بحجمها. يُشكِّل هذا الأمر، في البيئة الباردة، مُشكلة كبيرة لهذه الحيوانات، حيث لا تتمكّن من إنتاج كمية كافية من الحرارة الدّاخليّة لتُعادل كمية الحرارة المفقودة بالتَّوصيل عبر مساحة جسمها الكبيرة. لهذا، فإنَّ الحيوانات داخليّة الحرارة الصغيرة في البيئة الباردة تحتاج إلى عزل كبير؛ للمُحافظة على درجة حرارة جسمها. إنَّ كمية العزل يُمكن أن تتغير فصليًّا أو جغرافيًّا؛ حيث تزيد كثافة الغطاء على أجسام الحيوانات في الشمال وفي فصل الشتاء.

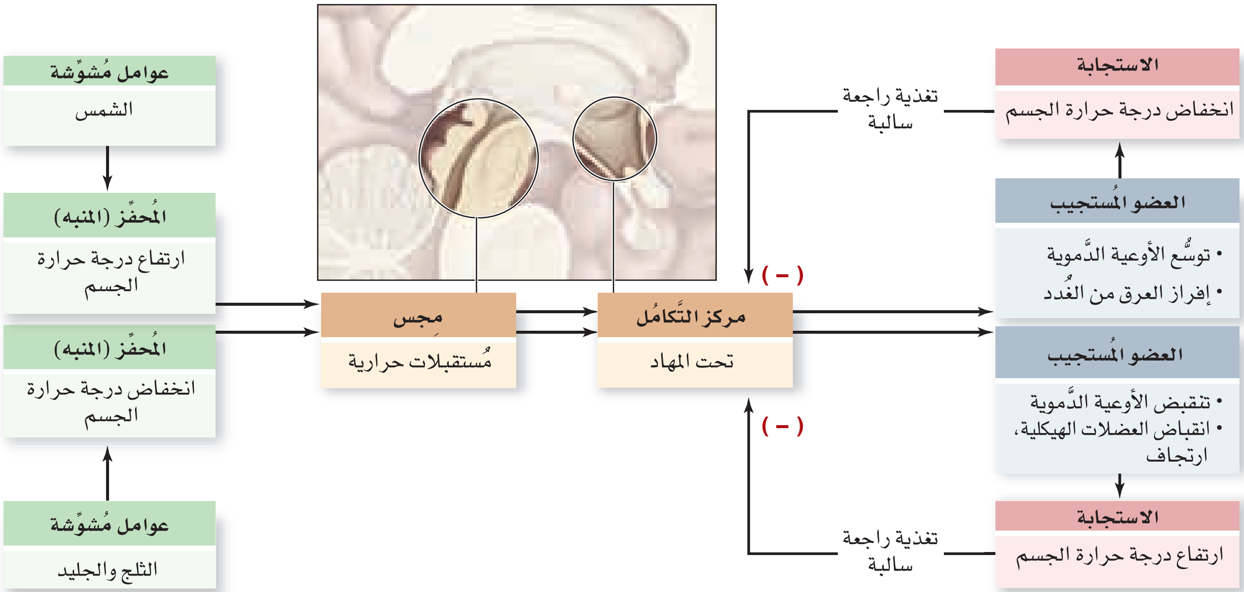
على العكس من ذلك، فإن الحيوانات الكبيرة في البيئات الحارة لديها عكس هذه المُشكلة. على الرغم من أنَّ مُعدَّل الأيض مُنخفض، فإنها تُنتج كمية كبيرة من الحرارة مَعَ امتلاكها مساحة سطح صغيرة تستخدمها لتبديد الحرارة عن طريق التَّوصيل. لهذا، فإنَّ الحيوانات الكبيرة (داخليّة الحرارة) في البيئات الحارة تمتلك القليل من العزل، وتستخدم السّلوك من أجل فقدان الحرارة، تمامًا مثل ما يقوم به الفيل من عملية تحريك للأذنين لزيادة فقدان الحرارة بالحمل.

التَّوليد الحراري

عندما تصل درجة الحرارة إلى أقل من شدة العتبة الحرجة، فإنَّ الاستجابات التي تقوم بها الحيوانات داخليّة الحرارة تكون غير كافية لرفع درجة حرارة جسم الحيوان. في مثل هذه الحالة، تلجأ الحيوانات إلى ما يُسمّى **التَّوليد الحراري Thermogenesis**، أو استخدام عمليات الأيض الطّاقية العادية لإنتاج الحرارة. يأخذ التَّوليد الحراري شكلين: التَّوليد الحراري الارتجافي والتَّوليد الحراري غير الارتجافي.

في التَّوليد الحراري غير الارتجافي، تتحول عمليات أيض الدُّهون لإنتاج الحرارة بدلًا من إنتاج أدينوسين ثلاثي الفوسفات (ATP). يحدث هذا النَّوع من التَّوليد الحراري في أنحاء الجسم المُختلفة، لكن في بعض الثّدييّات، هناك بعض المُستودعات الدُّهنية الخاصة التي تُسمّى الدُّهون البنية، حيث تُستخدم لهذا الهدف. تُخزَّن هذه الدُّهون البنية في أماكن صغيرة في الرَّقبة وبين الكتفين، وتكون عالية التَّروية الدَّموية، وتسمح بنقل فعّال للحرارة من أماكن إنتاجها.

في حين يستخدم التَّوليد الحراري الارتجافي العضلات لتوليد الحرارة دون إنتاج شغل مُفيد. يحدث هذا النَّوع في بعض الحشرات، كما ذُكر سابقًا في المثال الخاص بتسخين عضلات الطّيران في الفراشة، وفي الفقريّات من نوع الحيوانات داخليّة الحرارة. يتضمَّن الارتجاف استخدام عضلات مُتضادّة لإنتاج مُحصلة حركة قليلة، لكن هذا يُحدِث تحللًا لجزيئات أدينوسين ثلاثي الفوسفات، وبذلك تُنتج الحرارة اللازمة للتَّسخين.



الشكل 50–5

التَّحكُّم في درجة حرارة الجسم عن طريق تحت المِهاد. المُستقبلات الحرارية المركزية في الدِّماغ وفي البطن الأمامي تجس التَّغيُّر في درجة حرارة الجسم. هذه المُستقبلات الحرارية تصنع شقًّا تشابكيًّا (اتصالًا) مَعَ الأعصاب في تحت المِهاد، الذي يعمل بوصفه مركز تكامل للمعلومات وتجميع لها. يتحكّم تحت المهاد بعد ذلك في الأعضاء المُستجيبة مثل الأوعية الدَّموية والغُدد العرقية عن طريق الأعصاب الودّية. أيضًا، يُسبِّب تحت المهاد إطلاق هرمونات تحفِّزُ الغُدَّة الدَّرقية لإنتاج الثيروكسين الذي يُنظِّم عمليات الأيض في الجسم.

في الثّدييّات، يتحكم تحت المهاد في التّنظيم الحراري

تحتاج الثّدييّات التي تُحافظ على ثبات نسبي لدرجة حرارتها إلى جهاز تحكُّم (مُلخَّص في الشكل 50–5). يعمل هذا النظام مثل نظام التدفئة / التبريد في منزلك، الذي يمتلك جهاز تحكُّم في الحرارة (ثيرموست) مُتصل مَعَ الفرن المُنتج للحرارة، وجهاز التَّكييف الخافض للحرارة. يُحافظ مثل هذا الجهاز على درجة حرارة المنزل حول نقطة مُعيَّنة مُحدَّدة مُسبقًا، وذلك بالتبادل بين التسخين والتبريد كلما كان الأمر ضروريًّا.

عندما تزيد درجة حرارة الدم على 37° س، ترصد الخلايا العصبية الموجودة في تحت المهاد هذا التغيُّر في درجة الحرارة (انظر الفصلين الـ 44 و 46). يؤدي هذا إلى تنبيه مركز فقدان الحرارة *Heat-losing center* في تحت المهاد. تقوم الأعصاب الودّية الصادرة من هذه المنطقة بتوسيع الأوعية الدَّموية الطرفية، جالبةً دمًا أكثر إلى السّطح للمُساعدة على تبديد الحرارة وفقدانها. تُحفز أعصاب ودية أخرى إنتاج العرق، حيث يعمل هذا العرق على القيام بالتَّبريد التَّبخيري. يحدث هنا أيضًا تثبيطًا للهرمونات المُحفِّزة للتَّفاعلات الأيضية.

عندما تنخفض درجة حرارتك إلى أقل من 37° س، يقوم تحت المهاد بعمل مجموعة من العمليات المُضادة. تكون هذه العمليات تحت سيطرة مركز تحفيز الحرارة *Heat-promoting center*، الذي يملك أعصابًا ودّية تقوم بعمل انقباض للأوعية الدَّموية لتُقلِّل بذلك من فقدان الحرارة، وتُثبِّط عملية التَّبريد التَّبخيري الناتج عن التَّعرُّق. ويقوم أيضًا بتحفيز نُخاع الغدة الكظرية لإفراز إبينيفرين، والجزء الأمامي للغدة النخامية لإفراز الهرمون المُحفِّز لإفراز هرمون الغُدَّة الدَّرقية (TSH)، حيث يحفِّز هذان الهرمونان عمليات الأيض. في حالة TSH، يتم هذا بشكل غير مُباشر، حيث يحثّ هذا الهرمون الغُدَّة الدَّرقية على إفراز الثيروكسين، الذي يقوم بدوره بتحفيز عمليات الأيض (انظر الفصل الـ 46). يُحفِّز إبينفرين والأعصاب الودّية النَّسيج الدُّهني لإنجاز التَّوليد الحراري لإنتاج حرارة داخليّة أكثر. ومـرةً أُخرى، عندما تعود درجة الحرارة لترتفع، تحدث هناك تغذية سالبة راجعة إلى تحت المهاد لتُقلِّل من الاستجابات التي تُنتِج الحرارة.

الحُمّى

تُسمّى المواد التي ترفع درجة الحرارة **مولدات الحمى Pyrogens**، وهي تُسبِّب حالة تُسمّى **الحُمّى Fever**. تنتُج الحُمّى نتيجة تغيُّر في النُّقطة المُحدَّدة مُسبقًا للحرارة (النقطة المرجعية) Set point الطبيعية في الجسم إلى درجة أعلى. إنَّ كثيرًا من البكتيريا سالبة جرام تمتلك أجزاء في جدارها الخلوي تُسمّى السّم الداخلي (إندوتوكسين) وتعمل مثل مولدات الحمى. بعض المواد التي تُفرز من خلايا الدم البيضاء أيضًا تعمل مثل مولدات الحمى. تعمل مولدات الحمى على تحت المهاد لتزيد من درجة الحرارة المُحدَّدة مُسبقًا.

تبدو القيمة التّكيّفية للحُمّى أنها ترفع من درجة الحرارة لتُقلِّل من نمو البكتيريا. إنَّ الأدلة على ذلك جاءت من مُلاحظة أنَّ بعض الحيوانات مُتغيرة الحرارة تستجيب أيضًا لمولدات الحمى. عندما تُحقن الإيجوانة الصحراوية بالبكتيريا المُنتجة لمولدات الحمى، فإنها تقضي وقتًا أطول في الشمس، رافعةً بذلك درجة حرارة جسمها؛ ولهذا يُقال: إنها أنجزت حُمّى سلوكية.

هذه المُلاحظات قادتنا إلى إعادة التَّفكير في النظر إلى الحُمّى على أنها حالة يجب مُعالجتها طبيًّا. فالحُمّى تُعَدُّ استجابة طبيعية للعدوى، والعلاج لتخفيف الحُمّى ربما يعمل عكس هذا النِّظام الدِّفاعي الطبيعي. إنَّ الحُمّى العالية جدًا، على الرغم من ذلك، يمكن أن تكون خطيرة جدًا، وتُسبِّب أعراضًا تمتد من تشنُّجات إلى هلوسة.

السُّبات

تستطيع الحيوانات داخليّة الحرارة تقليل مُعدَّل الأيض ودرجة حرارة الجسم عن طريق دخولها في حالة من السُّكون تُسمّى **السُّبات Torpor**. تسمح هذه الحالة للحيوان بتقليل الحاجة إلى الغذاء، وذلك بتقليل العمليات الأيضية. بعض الطّيور، مثل الطائر الطَّنان تسمح لدرجة الحرارة في جسمها بالهبوط إلى 20° س في الليل. هذه الإستراتيجية موجودة في الحيوانات الصغيرة داخليّة الحرارة؛ الحيوانات الكبيرة تمتلك كتلة كبيرة من الصَّعب أن يتمّ لها تبريدٌ سريع كهذا.

البيات الشَّتوي Hibernation هو حالة قصوى من السُّبات الذي يصل إلى عدد من الأسابيع، أو حتى عدد من الأشهر. في هذه الحالة، تنخفض درجة حرارة الحيوان $20°$ س أقل من الدَّرجة المرجعية الطَّبيعية مدة طويلة من الوقت. الحيوانات التي تُمارس البيات الشَّتوي تمتلك حجمًا متوسطًا، أما الحيوانات الصَّغيرة داخليّة الحرارة فتستهلك الطاقة بسرعة أكبر مما تستطيع تخزينها، حتى لو قلَّت من مُعدَّلات الأيض لها.

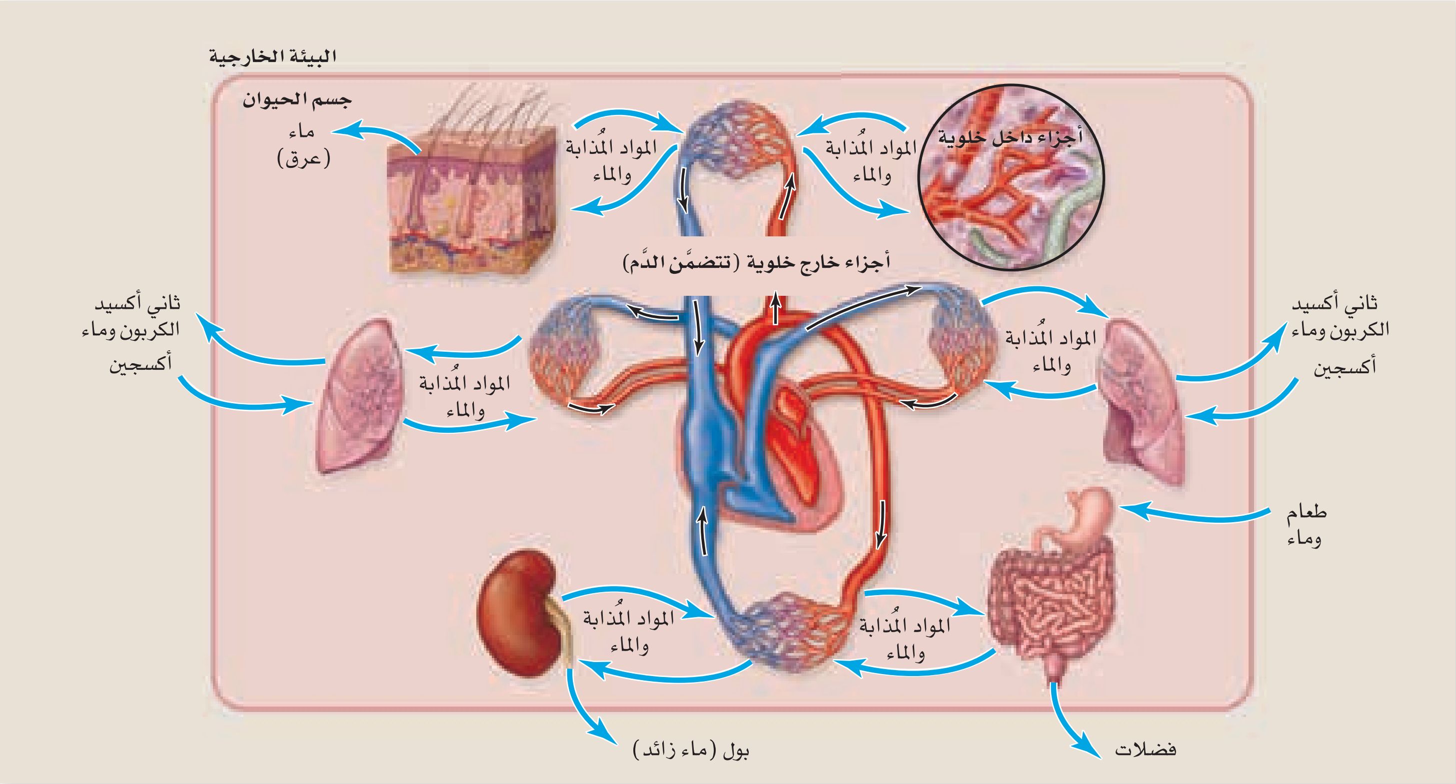
الدِّببة الكبيرة جدًا لا تقوم ببيات شتوي. وقد اعتقد النّاس زمنًا طويلًا أنَّ الدّببة تنجز البيات الشتوي، ولكن درجة حرارتها تنخفض في الحقيقة بضع درجات. ولذلك، فهي تقوم بنوم شتوي طويل. وبسبب كتلتها الحرارية الكبيرة، وقلة مُعدَّل فقدان الطّاقة لديها، فإنها لا تحتاج إلى توفير الطّاقة الإضافية التي تستخدمها الحيوانات في البيات الشّتوي.

حرارة الجسم تُساوي الحرارة الناتجة إضافة إلى الحرارة المنقولة. تنتقل الحرارة عن طريق التّوصيل، والحمل، والإشعاع، والتَّبخر. المخلوقات الحية التي تُولِّد طاقة، وتستطيع الحفاظ على درجة حرارة جسمها فوق درجة حرارة البيئة المُحيطة تُسمَّى حيوانات داخليّة الحرارة. أما المخلوقات الحية التي تُطابق درجة حرارتها درجة حرارة البيئة المُحيطة فتُسمَّى حيوانات خارجية الحرارة. هذان النَّوعان يستطيعان تنظيم درجة حرارة أجسامهما، لكن الحيوانات خارجية الحرارة تستخدم سلوكها بشكل رئيس لتقوم بذلك. تُحافظ الثّدييّات على درجة حرارة جسمها ثابتة من خلال عمليات تنظيم يتحكم فيها تحت المهاد. تُستخدم دورتان من التَّغذية الراجعة السالبة لرفع درجة حرارة الجسم أو خفضها بحسب الحاجة.

2-50 المولارية الأسموزيّة والتّوازن الأسموزيّ

يتوزع الماء في المخلوقات متعددة الخلايا بين الأجزاء داخل الْخلويّة وخارج الْخلويّة (الشكل 50-6). للمُحافظة على التّوازن الأسموزيّ، يجب أن يكون الجزء الخارجي من جسم الحيوان (بما في ذلك بلازما الدَّم) قادرًا على أخذ الماء من البيئة المُحيطة، أو إفراز الماء الزَّائد إلى البيئة المُحيطة. يجب أن يتم تبادل الأيونات غير العضوية أيضًا بين سوائل الجسم خارج الْخلويّة والبيئة الخارجية للمُحافظة على الاتزان الداخلي. يحدث تبادُل المواد الإلكتروليتية بين الجسم والبيئة الخارجية عبر خلايا طلائية مُتخصِّصة، وفي مُعظم الفقريّات، من خلال عملية التَّرشيح في الكليتين.

تحافظ مُعظم الفقريّات على الاتزان الداخلي بالنِّسبة إلى مجموع تركيز المواد المُذابة في السَّائل خارج الخلوي، وتركيز بعض الأيونات الخاصّة. الصوديوم (Na^+) هو الأيون الموجب الرّئيس في السوائل خارج الْخلويّة، والكلور (Cl^-) هو الأيون السالب الرّئيس في السوائل خارج الْخلويّة. الأيونات الموجبة ثنائية الشّحنة،



الشكل 50-6

التَّفاعلات بين الأجزاء بين الْخلويّة وخارج الْخلويّة للجسم والبيئة الخارجية. يُكتسب الماء إلى داخل الجسم من البيئة أو يُفقد إلى البيئة. يتم تبادُل الماء والمواد المُذابة بين السوائل خارج الْخلويّة من الجسم والبيئة، ويحدث هذا عبر الخلايا الطِّلائية، ويمكن أن تُرشَّح جزيئات الماء والمواد المُذابة إلى خارج الجسم عن طريق الكليتين. بشكل عام، يجب أن تكون كمية الماء والمواد المُذابة الداخلة للجسم والخارجة منه مُتعادلة؛ كي نُحافظ على الاتزان الداخلي.

مثل الكالسيوم (Ca^{2+}) والماغنسيوم (Mg^{2+})، وأيون البوتاسيوم (K^{+}) أُحادي الشّحنة الموجب، وأيونات أُخرى، أيضًا تمتلك وظائف مُهمة، ويجب المُحافظة عليها ضمن مستوى ثابت.

الضّغط الأسموزيّ مقياسُ فرقِ التركيز

لقد درست في (الفصل الـ 5) أنّ **الخاصيّة الأسموزيّة Osmosis** هي انتشار الماء عبر غشاء شبه مُنفّذ. تحدث الخاصيّة الأسموزيّة من المحلول المُخفّف (يحتوي على تركيز قليل من المُذاب) إلى محلول أقل تخفيفًا (يحتوي على تركيز عالٍ من المُذاب). **والضّغطُ الأسموزيّ للمحلول Osmotic pressure** هو مقياسُ ميل المحلول لأخذ الماء عن طريق الخاصية الأسموزيّة، وهو مقدار الضّغط المُتولد من حركة الماء.

المحلول الذي يمتلك تركيزًا عاليًا من المُذاب يمتلك ضغطًا أسموزيًّا مرتفعًا. يُقاس هذا **بالمولارية الأسموزيّة للمحلول Osmolarity**، وهي عدد المولات النّشيطة أسموزيًّا للمُذاب لكلّ لتر من المحلول. لاحظ أنّ المولارية الأسموزيّة يمكن أن تختلف عن التّركيز المولي (الجزيئي) Molar concentration إذا كان المُذاب قادرًا على التّفكك في المحلول إلى أكثر من جزيء نشط أسموزيًّا. فمثلًا، محلول من السكروز تركيزه المولي يساوي 1 له مولارية أسموزية تساوي 1 أوسمول Osmolar. لكن محلول NaC1 الذي تركيزه المولي يساوي 1 له مولارية أسموزيّة تساوي 2 أوسمول، حيث يتحلّل إلى أيونين نشطين أسموزيًّا.

التّوترية Tonicity للمحلول هي مقياس قدرة هذا المحلول على تغيير حجم الخليّة عن طريق الخاصية الأسموزيّة. إذا وُضِعت الخليّة الحيوانية في محلول ذي **تركيز عالٍ من المُذاب Hypertonic** فإنها تفقد الماء للمحلول المجاور، وتنكمش. بالمُقارنة، إذا وُضعت الخليّة الحيوانية في محلول ذي **تركيز قليل من المُذاب Hypotonic** فإنها تكتسب الماء، وتتمدّد. ولكن إذا وُضعت الخليّة الحيوانية في **محلول مُتعادل Isotonic** فلا تكون هناك مُحصّلة لحركة الماء. في العلاجات الطّبية، تُستخدم المحاليل المُتعادلة مثل المحلول الملحي و 5% ديكتروز لغمر الأنسجة المكشوفة، وتُعطّى أيضًا بوصفها محاليل في الأوردة مُباشرةً.

المخلوقات المُتطابقة مَعَ بيئتها أسموزيًّا تعيش في بيئات بحرية

في مُعظم اللافقريات البحريّة، تكون المولارية الأسموزيّة للسوائل في أجسامها مُشابهة لمياه البحر (على الرغم من أنّ تركيز بعض الأيونات، مثل الماغنسيوم، غير متساوٍ). وحيث إنّ السوائلَ خارج الخلويّة مُتعادلةٌ مَعَ ماء البحر، فلا يوجد فرق أسموزي، ولهذا لا يوجد ميل للماء لمُغادرة أو دخول أجسام هذه المخلوقات. تُدعى هذه المخلوقات الحية المخلوقات **مُتطابقة الأسموزية Osmoconformers**، وهي مُتعادلة أسموزيًّا مَعَ البيئة المُحيطة بها.

من بين الفقريّات، تُعدّ أسماك الجرّيث البدائية وحدها من المخلوقات مُتطابقة الأسموزية مَعَ بيئتها. أسماك القرش وأقاربها في طائفة الغضروفيات (الأسماك الغضروفية) تمتلك محاليل مُتعادلة مَعَ ماء البحر، حتى لو أنّ مستوى كلوريد الصوديوم في دمها أقل من ماء البحر؛ هذا الاختلاف في المولارية الأسموزيّة الكلية يُعوَّض بتجميع البولينا، كما سيُناقش لاحقًا.

المخلوقات المُنظِّمة للأسموزية تتحكم في المولارية الأسموزيّة داخليًا

الفقريّات الأخرى كلها مخلوقات **مُنظّمة للأسموزية Osmoregulators** أي إنّها قادرة على الحفاظ على المولارية الأسموزيّة ثابتة تقريبًا للدّم على الرغم من الاختلاف في التّركيز مَعَ البيئة المُحيطة. هذه القُدرة مكّنت الفقريّات من اكتشاف مناطق بيئية مُختلفة والدخول إليها. لكن تحقيق هذا الثّبات يحتاج إلى تنظيم مُستمر.

فقريات المياه العذبة تمتلك تركيزًا عاليًا من المُذاب في سوائل جسمها مُقارنةً مَعَ الماء المُحيط. بمعنى آخر، تُعدّ ذات تركيز عالٍ بالنّسبة إلى مُحيطها. وحيث إنّ خلاياها تمتلك ضغطًا أسموزيًّا مرتفعًا، فإنّ الماء يميل للدُّخول إلى داخل أجسامها. تبعًا لذلك، تكيّفت هذه المخلوقات الحية لمنع الماء من الدُّخول إلى أجسامها قدر المُستطاع، وللتّخلص من الماء الداخل. إضافة إلى ذلك، تفقد الفقريّات التي تعيش في المياه العذبة أيونات غير عضوية إلى بيئتها المُحيطة، ولهذا يجب أن تُعيدها إلى أجسامها عن طريق النّقل النّشط.

في المقابل، تكون مُعظم الفقريّات البحريّة ذات تركيز قليل من المُذاب مقارنةً مَعَ البيئة المُحيطة؛ تمتلك سوائل أجسام هذه المخلوقات ثُلث المولارية الأسموزيّة الموجودة في مياه البحر المُحيطة تقريبًا. لهذا، فإنّ هذه المخلوقات تعيش تحت خطر فقدان الماء بالخاصيّة الأسموزيّة، لذلك كيّفت هذه المخلوقات نفسها للحفاظ على الماء لمنع جفاف أجسامها. للحفاظ على الماء. تشرب هذه المخلوقات ماء البحر، وتتخلّص من الأيونات الزّائدة من خلال الكليتين والخياشيم.

تحتوي سوائل الجسم في الفقريّات التي تعيش على اليابسة كمية أكبر من الماء مُقارنة مَعَ الهواء المُحيط بها. لهذا، فهي تفقد الماء إلى الهواء المُحيط عن طريق الجلد والرئتين عن طريق التّبخر. تواجه الزّواحف والطّيور والثّديّيات جميعها، وكذلك البرمائيات خلال وجودها على اليابسة هذه المشكلة. لقد طورت هذه المخلوقات الأجهزة البولية / المُنظّمة للأسموزية لمُساعدتها في الحفاظ على الماء.

اللافقرياتُ البحريّةُ مخلوقاتٌ حيةٌ مُتطابقةٌ مَعَ بيئتها من النّاحية الأسموزيّة، وتكون سوائل جسمها مُتعادلة مَعَ بيئتها. مُعظمُ الفقريّاتِ مخلوقاتٌ مُنظّمةٌ للأسموزية؛ إذ تكون السوائل في جسمها ذات تراكيز عالية أو مُنخفضة من المُذاب بالنِّسبة إلى البيئة المُحيطة. تُساعد الآليات الفسيولوجية مُعظم الفقريّات للمُحافظة على ثبات أسموزية الدّم وتركيز الأيونات فيه.

3-50 الأعضاء المُنظّمة للأسموزية

نشأت آليات مُختلفة في الحيوانات لمُجابهة التّوازن المائي. في كثير من الحيوانات، تكون إزالة الماء أو الأملاح من أجسامها مُترافقة مَعَ إزالة الفضلات الأيضية من خلال جهاز الإخراج. تمتلك الطلائعيات أُحادية الخليّة الفجوات المُنقبضة لهذا الغرض، مثلها مثل الإسفنجيات. الحيوانات الأُخرى مُتعدِّدة الخلايا تستخدم جهازًا للإخراج مُكوّنًا من أُنيبيبات إخراجية تطرح السائل والفضلات من الجسم. إضافة إلى ذلك، هناك أجهزة دقيقة مُحكمة أُخرى موجودة في اللافقريات؛ الجهازُ البوليُّ في الفقريّات مُعقّدٌ للغاية.

تستخدم اللافقريات خلايا وأُنيبيبات خاصة

في الدِّيدان المفلطحة، تتفرع أُنيبيبات تُسمّى **النفريديا الأولية Protonephridia** في أنحاء الجسم كلّه لتكون **خلايا لهبية Flame cells** تشبه الجزء الزجاجي من المصباح الكهربائي (الشكل 50-7). على الرغم من أنّ هذه التراكيب الإخراجية البسيطة تفتح إلى خارج الجسم، فإنها لا تفتح إلى الداخل، بل تعمل حركة الأهداب في داخل الخلايا اللهبية على سحب السائل من الجسم إلى داخلها. يتم امتصاص الماء والمواد الأيضية بعد ذلك، وما تبقى، يُطرح إلى الخارج من خلال ثغور إخراجية.

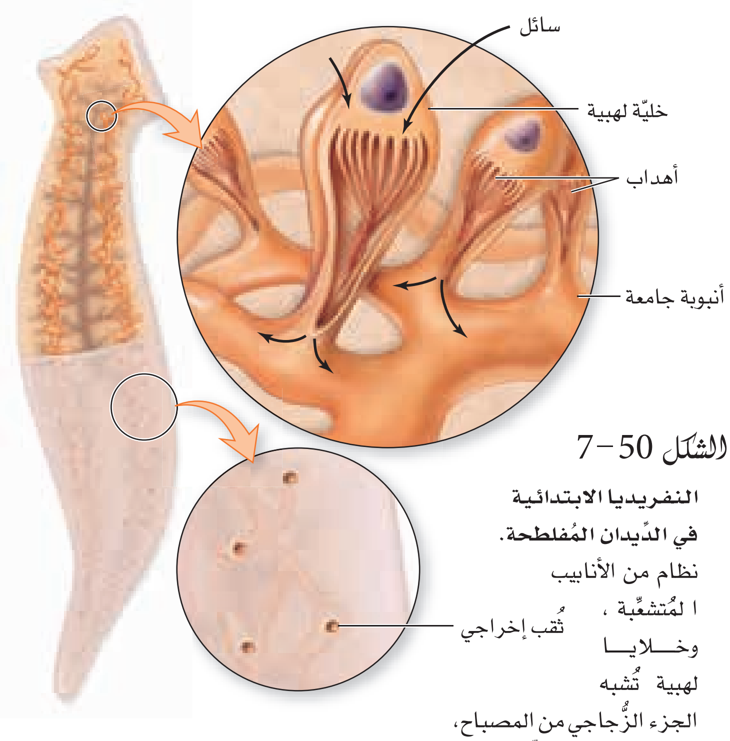
تمتلك لافقريات أُخرى جهازًا من الأنيبيبات تفتح على خارج الجسم وفي داخله. في دودة الأرض، تُعرف هذه الأُنيبيبات **بالنفريديا Nephridia** (التَّركيب البرتقالي اللَّون في الشَّكل 50-8). تحصل النفريديا على السائل من التَّجويف الجسمي من خلال عملية ترشيح المواد إلى التَّركيب الشَّبيه بالقُمع والمُسمّى فم النفريديا *Nephrostome*. استُخدِم مُصطلح التَّرشيح هنا؛ لأنّ السائل يتكون تحت ضغط، ويمر من خلال فتحات صغيرة. ولهذا، لا تمرُّ جزيئات أكبر من حجم مُعيَّن. يُعَدُّ الراشح مُتعادلًا مَعَ السائل الموجود في تجويف الجسم السيلومي، وعندما يمرُّ هذا السائل بعد ذلك في الأُنيبيبات، تُزال جزيئات كلوريد الصوديوم بفعل عمليات النَّقل النَّشط.

إنَّ المُصطلح العام لعملية نقل المواد من الأُنيبيبات إلى السائل الجسمي المُحيط يُسمّى **إعادةَ الامتصاص Reabsorption**. وبسبب إعادة امتصاص الأملاح من الرَّاشح، يكون البول الخارج مخففًا أكثر من سوائل الجسم – أي إنَّ البول يحتوي على تركيز قليل من المواد المُذابة. تُنتج كليتا الرخويات والأعضاء الإخراجية في القشريات (المُسماة بغدد قرون الاستشعار *Antennal glands*) البولَ بعملية التَّرشيح، وتعود وتأخذ بعض الأيونات من الرَّاشح بعملية تُسمّى إعادةَ الامتصاص.

تمتلك الحشرات جهاز تنظيم أسموزيًّا فريدًا

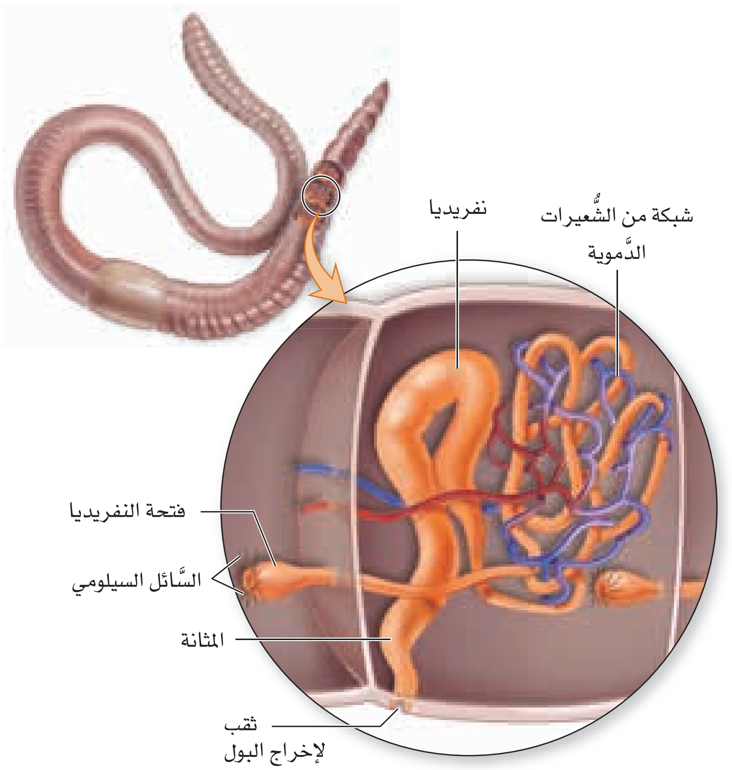
الأعضاء الإخراجية في الحشرات تُسمى **أنابيب ملبيجي Malpighian tubules** (الشكل 50-9)، وهي امتدادات للقناة الهضمية تتفرع من أمام المعدة الخلفية. لا يتكون البول هنا بعملية التَّرشيح في هذه الأُنيبيبات، حيث لا يوجد فرق في الضّغط بين الدَّم في تجويف الجسم والأُنيبيبات. بدلًا من ذلك، تُفرَز جزيئات الفضلات وأيونات البوتاسيوم إلى الأُنيبيبات من التَّجويف عن طريق النَّقل النَّشط.

الإفراز Secretion عمليةٌ مُعاكسةٌ لعملية إعادة الامتصاص- حيث تنتقل الأيونات والجزيئات من السائل الجسمي إلى الأُنيبيبات. إنَّ إفراز K^+ يُنتج فرقًا



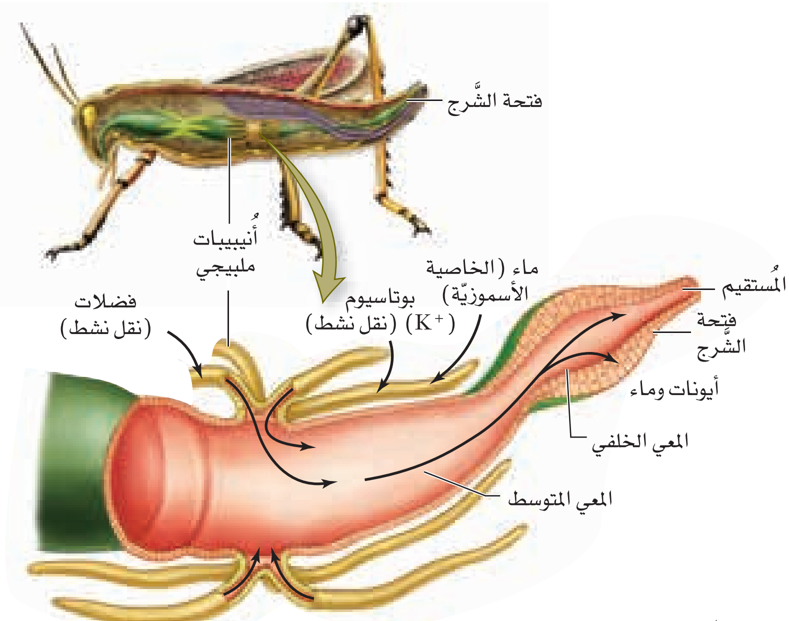
الشكل 50-7

النفريديا الابتدائية في الدِّيدان المُفلطحة. نظام من الأنابيب المُتشعِّبة، وخلايا لهبية تُشبه الجزء الزُّجاجي من المصباح، وثقوب إخراجية تُشكِّل النفريديا الابتدائية في الدِّيدان المفلطحة. الأهداب في داخل الخلايا اللهبية تسحب السوائل من الجسم إلى داخل الأنابيب بسبب حركتها. بعد ذلك، يتمُّ طرح المواد وإخراجها من خلال الثقوب التي تفتح خارج الجسم.



الشكل 50-8

النفريديا في الدِّيدان. مُعظم اللافقريات، مثل دودة الأرض المُبيَّنة هنا، تمتلك النفريديا (البرتقالي). تتكوَّن هذه النفريديا من أُنيبيبات تستقبل الرَّاشح من السائل السيلومي الذي يدخل عن طريق فتحة النفريديا التي تُشبه القمع. تتمّ إعادة امتصاص الأملاح من هذه الأُنيبيبات، والسائل الذي يتبّقى؛ البول، يتمّ طرحه من خلال فتحات إلى البيئة الخارجية.



الشكل 50-9

أُنيبيات ملبيجي في الحشرات. أُنيبيباتُ ملبيجي هي امتداداتٌ للقناة الهضمية التي تجمَع الماء والفضلات من الجهاز الدَّوري في جسم الحشرة. يُفرز أيون البوتاسيوم إلى داخل هذه الأُنيبيبات، ويسحب معه الماء إلى داخلها عن طريق الخاصية الأسموزيّة. مُعظم هذا الماء (الأسهم) تتمّ إعادة امتصاصه عبر جدار المعي الخلفي.

أسموزيًّا يُسبِّب دخول الماء إلى الأُنبيبات عن طريق الخاصية الأسموزيّة من الجهاز الدَّوري المفتوح. بعد ذلك، يُعاد امتصاص مُعظم الماء وأيونات البوتاسيوم إلى الجهاز الدَّوري من خلال المعدة الخلفية، فتتخلّف أجزاء صغيرة ونواتج الفضلات ليتّم طرحُها من خلال المُستقيم مَعَ البُراز. تزوِّد أنابيب ملبيجي الحشرات بأداة فعالة جدًا للحفاظ على الماء.

تقوم كِليةُ الفقريّات بعمليات التَّرشيح ومن ثمَّ إعادة الامتصاص

كليتا **Kidneys** الفقريّات لا تُشبه أُنيبيبات ملبيجي في الحشرات، بل تُشكّل سائلًا أنيبيبيًّا عن طريق عملية ترشيح الدَّم تحت الضّغط. إضافة إلى نواتج الفضلات والماء، يحتوي الرَّاشح على الكثير من الجزيئات الصغيرة، مثل الجلوكوز، والأحماض الأمينية، والفيتامينات، التي لها قيمة للحيوان. يُعاد امتصاص هذه الجزيئات، ومُعظم الماء من الأُنيبيبات إلى الدَّم، في حين تبقى الفضلات في الرَّاشح. يمكن أن تُفرز فضلات أُخرى إلى الأُنيبيبات، وتُضاف إلى الرَّاشح، ومن ثم يتمّ التَّخلص من البول المحتوي على نواتج الفضلات.

قد يبدو شاذًّا أن تقوم الكِلية في الفقريّات بترشيح كلّ شيء في بلازما الدَّم (ما عدا البروتينات، التي تمتلك حجمًا كبيرًا) ومن ثمَّ تُنفق الطّاقة لإعادة امتصاص المواد التي يحتاج إليها الجسم. إلا أنَّ عملية إعادة الامتصاص المُتخصِّصة تُعطي مرونة أكبر. وهناك مجموعات مُتنوِّعة من الفقريّات طوَّرت القُدرة على إعادة امتصاص جزيئات مُهمة من بيئتها التي تعيش فيها. هذه المرونة في عملية إعادة الامتصاص مكَّنت الفقريّات من العيش في بيئات مُختلفة كثيرة. فيما تبقى من هذا الفصل، سنُركِّز دراستنا على الكِليَةِ في الفقريّات وكيفية تخلُّصها من الفضلات، وخاصةً المُركبات النيتروجينية.

كثير من الفقريَات تُرشِّح السائل باستخدام نظام من الأُنيبيبات، ومن ثم تقوم بعمليات إعادة امتصاص للأيونات والماء، تاركةً نواتج الفضلات لطرحها إلى الخارج. تُصنِّع الحشرات السائل الإخراجي عن طريق إفراز أيونات البوتاسيوم ونواتج الفضلات إلى داخل الأُنيبيبات، ويتبع ذلك دخول الماء إلى الأُنيبيبات بالخاصِّية الأسموزيّة. تُنتج كِليَةُ الفقريَات الرَّاشح الذي يدخل الأُنيبيبات، ومن ثم يُعدَّل ليُكوِّن بعد ذلك مادة البول.

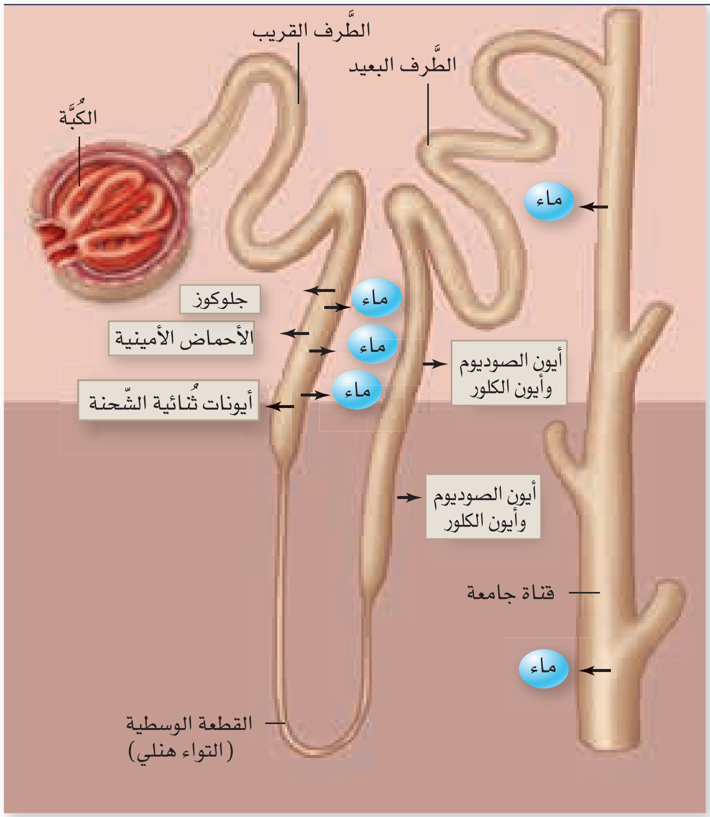
50-4 تطور كِلْيةِ الفقريّات

الكِليةُ عضوٌ مُعقدٌ مكوَّن من آلاف وحدات متكررة تُدعى **الوحدات الأنبوبية الكلوية Nephrons**، كلّ واحدة منها تمتلك التواء يمتد إلى نخاع الكِلية (موضَّح بالرَّسم في الشكل 50-10). يدفع ضغط الدَّم السائل في الدَّم إلى الخروج من مجموعة من الشُّعيرات الدَّموية تُدعى الكُبَّة *Glomerulus* إلى داخل محفظة بومان *Bowman's capsule*، وهي بداية جهاز الأُنيبيبات. تسمح هذه العملية بترشيح الدَّم لتُكوِّن الراشح الذي يُعدَّل عند مروره بباقي الوحدة الأنبوبية الكلوية. تُحافظ الكبة على خلايا الدَّم، والبروتينات، والجزيئات الكبيرة المُفيدة الأُخرى، وتبقيها في الدَّم، إلا أنها تسمح للماء، والجزيئات الصغيرة والفضلات. عندما يمر الراشح في الوحدة الأنبوبية الكلوية، يتم إعادة امتصاص المواد الغذائية والأيونات من الراشح عن طريق آليات النقل النَّشط والنقل السلبي، تاركةً الماء والفضلات الأيضية في الأنبوب لتخرج مَعَ البول. (تفاصيل هذه العملية ستُناقش في الجزء المقبل).

على الرغم من أنَّ كِلَى مُعظم الفقريّات مُتشابهة في تصميمها، فإن هناك بعض التغيُّرات والتعديلات التي حدثت في بعض الفقريّات. ولأنَّ الرَّاشحَ مُتعادلٌ من النّاحية الأسموزيّة مَعَ الدَّم، فإنَّ مُعظم الفقريّات تستطيع إنتاج بول مُتعادل التوتر مَعَ دمها عن طريق إعادة امتصاص الأيونات والماء بالتّساوي. أو، أنها قادرة على إنتاج بول قليل التَّركيز من المادة المُذابة مُقارنة بالدَّم –مخفف مقارنة مَعَ الدم– عن طريق إعادة امتصاص جزء قليل من الماء. تستطيع الطّيور والفقريّات فقط إعادة امتصاص ماء كافٍ من الراشح لإنتاج بول عالي التركيز من المواد المذابة مُقارنة مَعَ الدَّم، عن طريق إعادة امتصاص جزء كبير من الماء.

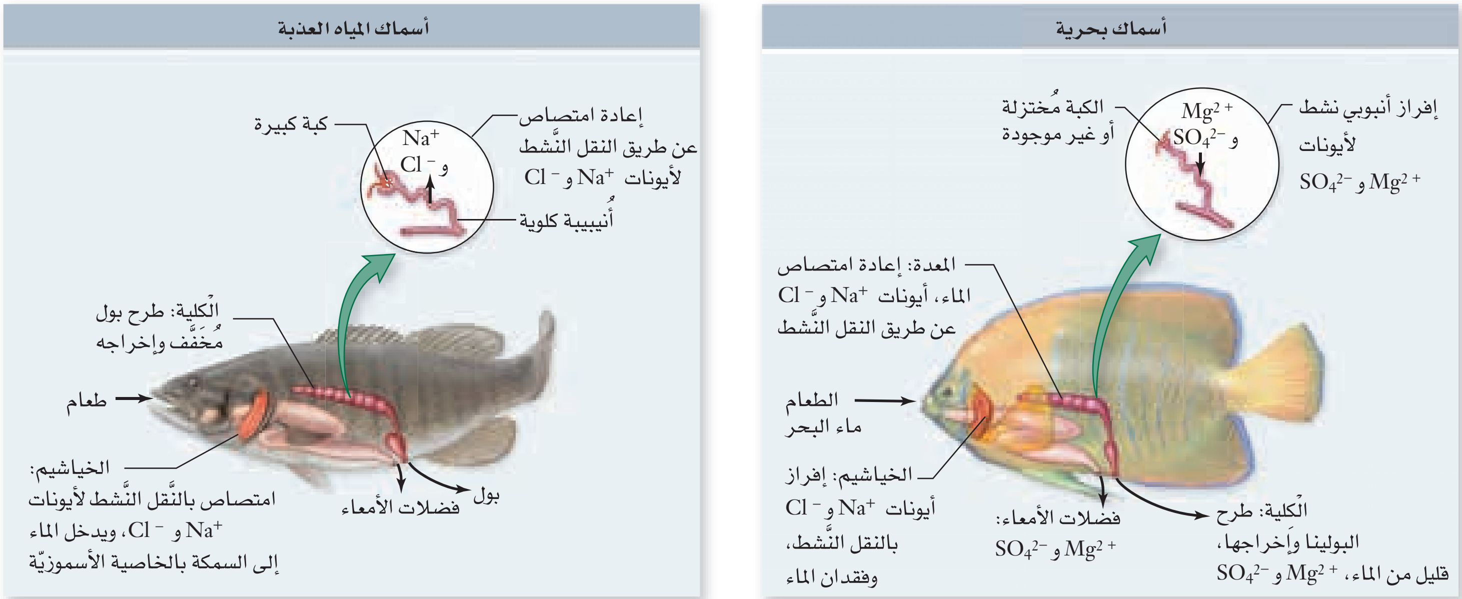
الأسماك التي تعيش في الماء العذب يجب أن تُحافظ على تركيز الأيونات المُذابة وتتخلص من الماء الزائد للخارج

يُعتقد أنّ الكِليَةَ قد نشأت في الأسماك العظمية التي تعيش في المياه العذبة. وحيث إنَّ سوائلَ جسم الأسماك التي تعيش في المياه العذبة عاليةُ التَّركيز بالمواد المُذابة مُقارنةً مَعَ الماء المُحيط، فإنَّ هذه الحيوانات تواجه مشكلتين جادتين: الأولى، دخول الماء من الخارج إلى أجسامها، والثانية خروج المواد المُذابة من أجسامها إلى الماء المحيط.



الشكل 50-10

تنظيم الوحدة الأنبوبية الكلوية في الفقريّات. الوحدة الأنبوبية الكلوية هي تصميم تمّ المُحافظة عليه في كلى الفقريّات المُختلفة. السُّكر، والأحماض الأمينية، والماء، والأيونات أُحادية الشّحنة، والأيونات ثنائية الشحنة يُعاد امتصاصها من خلال الطَّرف القريب؛ الماء والأيونات أُحادية الشحنة مثل الصوديوم والكلور تتمّ إعادة امتصاصها من خلال التواء هنلي؛ كمية مختلفة من الماء والأيونات أحادية الشحنة (الصوديوم، الكلور) يمكن امتصاصها من خلال الطَّرف البعيد والقناة الجامعة، اعتمادًا على تأثير الهرمونات.



الشكل 50–11

تواجه أسماك المياه العذبة والأسماك الْبحريّة مشكلات أسموزية مُختلفة. أسماكُ المياه العذبة ذات تركيز عالٍ من المواد المُذابة مُقارنةً مَعَ المياه التي تعيش فيها، أما الأسماك الْبحريّة، فهي ذات تركيز مُنخفض من المواد المُذابة مقارنةً مَعَ المياه التي تعيش فيها. لتعوِّض أسماك المياه العذبة ميلها لأخذ الماء إلى داخلها وفقدان الأيونات للخارج، عملت على طرح بول مُخفَّف، وعدم شرب الماء، وإعادة امتصاص الأيونات عبر أُنيبيبات الوحدة الأنبوبية الكلوية. لتعوِّض الأسماك الْبحريّة فقدان الماء بالخاصية الأسموزيّة، تشرب مياه البحر، وتزيل الأيونات الزائدة من خلال النقل النَّشط عبر الخلايا الطِّلائية في الخياشيم والْكِلية.

لمعالجة المُشكلة الأولى؛ تقوم الأسماك التي تعيش في المياه العذبة بعدم شرب الماء وإخراج كميات كبيرة من بول مُخفَّف يكون قليل التَّركيز للمواد المُذابة بالمقارنة مَعَ سوائل الجسم. ولمعالجة المُشكلة الثانية؛ قامت هذه الأسماك بإعادة امتصاص الأيونات من الرَّاشح في أثناء مروره بأُنيبيبات الوحدة الأنبوبية الكلوية وإعادتها إلى الدَّم. إضافة إلى ذلك، فهي تنقل الأيونات باستخدام النقل النَّشط عبر سطح الخياشيم من الماء المُحيط في اتجاه الدَّم (الشكل 50–11، يسار).

على الأسماك العظمية التي تعيش في مياه البحر المحافظة على الماء، وإخراج المواد الإلكتروليتية الزائدة

على الرغم من أنَّ مُعظم المجموعات الحيوانية نشأت في البداية في البحر، فإن الأسماك العظمية الْبحريّة ربما نشأت من أسلاف كانت تعيش في المياه العذبة. واجهت هذه الأسماك نوعًا جديدًا من المشكلات في عملية انتقالها من المياه العذبة إلى البحار؛ لأنها تمتلك سوائل قليلة التَّركيز للمواد الذائبة مُقارنة مَعَ مياه البحر. نتيجة لذلك، يُغادر الماء من أجسامها عن طريق الخاصية الأسموزيّة من خلال الخياشيم، وتفقد ماءً عن طريق البول. لتعويض هذا الفقدان في الماء، تشرب الأسماك الْبحريّة هذه كمية كبيرة من ماء البحر (الشكل 50–11، يمين).

إنَّ كثيرًا من الأيونات الموجبة ثنائية الشحنة (خاصةً، الكالسيوم والماغنسيوم) الموجودة في ماء البحر الذي تشربه الأسماك يبقى في الجهاز الهضمي، ويتمُّ التَّخلص منه عن طريق فتحة الشرج. على الرغم من ذلك، فإنَّ بعضها يتمُّ امتصاصه إلى الدَّم، إضافة إلى الأيونات أُحادية الشحنة مثل؛ البوتاسيوم، والصوديوم، والكلور. تنتقل مُعظم الأيونات أحادية الشحنة بالنَّقل النَّشط من الدَّم إلى الخارج عبر سطوح الخياشيم، في حين يتمُّ إفراز الأيونات ثنائية الشحنة التي دخلت الدَّم إلى الوحدة الأنبوبية الكلوية، ويتمُّ التَّخلص منها بعد ذلك عن طريق البول. باستخدام هاتين الطريقتين، تتخلص الأسماك العظمية الْبحريّة من الأيونات التي تحصل عليها من ماء البحر الذي تشربه. يكون البولُ الخارج من هذه الأسماك مُتعادلًا أسموزيًّا بالمُقارنة مَعَ سوائل الجسم لهذه الأسماك. ويكون هذا البول أكثر تركيزًا من البول الخارج من الأسماك التي تعيش في المياه العذبة، ولكنّه ليس مركزًا كما هو الحال في الطّيور والثّدييّات.

تضخُّ الأسماك الغضروفية المواد الإلكتروليتية إلى الخارج، وتمتص البولينا وتحتفظ بها

تُعدُّ أسماك غضروفية الخياشيم، التي تضم أسماك القرش، وسمك شيطان البحر، أكثر تحت طائفة مشهورة من طائفة الأسماك الغضروفية. قامت أسماك غضروفية الخياشيم بحل مُشكلة الأسموزيّة التي تفرضها عليها البيئة الْبحريّة التي تعيش فيها بطريقة مُختلفة. بدلًا من أن تمتلك سوائل جسمية عالية التَّركيز من المواد المُذابة مقارنةً مَعَ ماء البحر، حيث يحتم عليها هذا أن تستمر في شرب ماء البحر وضخّ الأيونات عن طريق النَّقل النَّشط، فإنّ أسماك غضروفية الخياشيم تمتصُّ البولينا من أُنيبيبات الوحدة الأنبوبية الكلوية إلى الدَّم، وتُحافظ على تركيز البولينا في الدَّم أكثر 100 مرة مما هو في الثّدييّات.

تجعل إضافة البولينا دم أسماك غضروفية الخياشيم تقريبًا مُتعادل التَّركيز للمواد المُذابة مُقارنة مَعَ ماء البحر المُحيط. وبسبب عدم وجود محصلة انتقال للماء بين محلولين مُتعادلين من ناحية التَّركيز، فإنَّ فقدان الماء في هذه الحالة يكون معدومًا. نتيجةً لذلك، لا تحتاج هذه الأسماك إلى شرب ماء البحر للمُحافظة على التّوازن الأسموزيّ، ولا تزيل الخياشيم والكليتين في هذه الحيوانات كمية كبيرة من الأيونات من أجسامها. إن أنسجة الأسماك الغضروفية وأنزيماتها قادرة على تحمل التَّراكيز العالية للبولينا.

تمتلك البرمائيات والزواحف تكيفات أسموزية لبيئتها

البرمائياتُ أولُ الفقريّات التي عاشت على اليابسة. كِلْيةُ البرمائيات مُشابهةٌ لكِلْيَةِ الأسماكِ التي تعيش في المياه العذبة. لا غرابة في هذا؛ لأنَّ البرمائيات تقضي جزءًا من وقتها في المياه العذبة، وعندما تكون على اليابسة، فهي تبقى في الأماكن المُبلَّلة

والرَّطبة. تُنتج البرمائيات بولًا مخففًا جدًا، وتعوِّض ما تفقده من أيونات الصوديوم عن طريق نقل الصوديوم من الماء المُحيط عبر الجلد باستخدام النَّقل النَّشط.

من جهة أُخرى، تعيش الزواحف في بيئات متنوعة. الزواحف التي تعيش بشكل رئيس في المياه العذبة تعيش في بيئة مُشابهة للأسماك والبرمائيات التي تعيش في المياه العذبة، ومن ثم تمتلك كِلْيَةً مشابهة لهما. أما الزواحف الْبحريّة التي تضم بعض التماسيح، والزواحف المائية، والأفاعي الْبحريّة، ونوعًا واحدًا من السحالي، فإنها تمتلك كِليةً تُشبه ما تمتلكه أقاربها في المياه العذبة، إلا أنها تواجه مُشكلة مُعاكسة، حيث تميل لفقدان الماء وأخذ الأملاح إلى داخلها. ومثلها كمثل الأسماك العظمية الْبحريّة، فهي تشرب ماء البحر، وتطرح بولًا مُتعادلًا من النَّاحية الأسموزيّة. تتخلص الزواحف الْبحريّة من الأملاح الزائدة من خلال غُدد ملحية تقع بالقرب من الأنف أو العين.

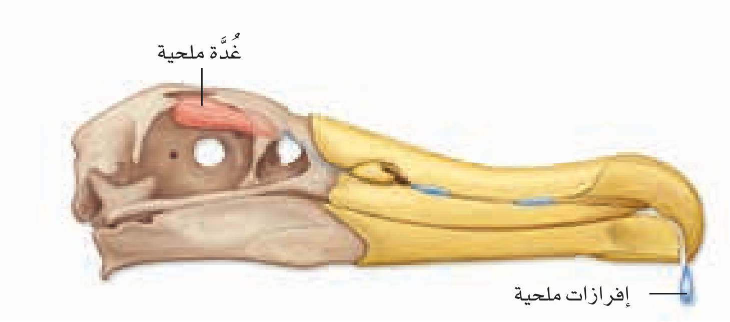
تقوم الكِلْيتان في الزواحف التي تعيش على اليابسة أيضًا بإعادة امتصاص كثير من الأملاح والماء الى داخل أنيبيبات الوحدة الأنبوبية الكلوية، مُحافظةً بذلك على حجم الدَّم في البيئات الجافة. وهي كالأسماك والبرمائيات، لا تستطيع إنتاج بول أكثر تركيزًا من بلازما الدم؛ على الرغم من ذلك، فهي لا تفرز بولًا في الحقيقة، بل تطرح نواتج الكليتين في المذراق أو المجمَع (مخرج مشترك بين الجهاز الهضمي والْبوليّ)، حيث يُعاد امتصاص الماء مرة أخرى، وتخرج الفضلات مَعَ البراز.

تستطيع الثّدييّات والطّيور طرح بول مُركَّز وتحافظ على الماء

الطّيور والثّدييّات هي الفقريّات الوحيدة القادرة على إنتاج بول له تركيز أسموزي عالٍ مُقارنةً مَعَ سوائل الجسم. لهذا تكون هذه الثّدييّات قادرة على طرح نواتج فضلاتها مَعَ كميات قليلة من الماء، وتُحافظ بذلك أكثر على الماء في أجسامها.

تستطيع كِلْيةُ الإنسان إنتاج بول يكون تركيزه 4.2 أضعاف تركيز بلازما الدَّم، لكن كِلْيتي بعض الثّدييّات الأُخرى أكثر فعالية في حفظ الماء. فمثلًا، الجمال والجرابيع والفئران من نوع *Perognathus* تستطيع إنتاج بول تركيزه 8، 14، 22 ضعف تركيز بلازما الدَّم لديها، على التَّوالي. إنَّ كليتي الجرذ الكنغاري (من نوع *Dipodomys*) فعّالة جدًا؛ لأنه لا يشرب ماء؛ ويستطيع الحصول على ما يريده من ماء من الطعام، ومن الماء الذي ينتُج عن عملية التَّنفس الخلوي الهوائي.

إنَّ إنتاج بول ذي تركيز عالٍ من المواد المُذابة يُنجَز عن طريق التواء هنلي *Henle loop* التّابع للوحدة الأنبوبية الكلوية (الشكل 50-10 و50-16)، والموجود فقط في الطّيور والثّدييّات. تعتمد درجة تركيز البول على طول التواء هنلي؛ تمتلك مُعظم الثّدييّات وحدات أنبوبية كلوية قصيرة (التواء هنلي قصير) وأُخرى ذات التواء هنلي طويل. مَعَ ذلك، تمتلك الطّيور عددًا قليلًا، أو لا تمتلك وحدات أنبوبية كلوية لها التواء هنلي طويل، لهذا فهي لا تنتج بولًا ذا تركيز عالٍ مُشابهًا لما تُنتجه الثّدييّات. في أقصى الحدود، تستطيع إعادة امتصاص ماء كافٍ لإنتاج بول ذي تركيز مُضاعف مُقارنةً بتركيز دمها. حلَّت الطّيور الْبحريّة مُشكلة فقدان الماء بشرب ماء مالح، ومن ثمَّ طرح الزَّائد من هذه الأملاح عن طريق غدد ملحية قريبة من العيون (الشكل 50-12).



الشَكل 50–12

كيف تتخلَّص الطّيور الْبحريّة من الملح الزائد. تشرب الطّيور الْبحريّة مياه البحر، ومن ثم تطرح الملح الزائد من خلال الغُدد الملحية. السائل الملحي الشَّديد الذي يُطْرحُ من خلال هذه الغُدد يمرّ على طول المنقار إلى الخارج.

يذهب البول متوسط التَّركيز بالمواد المُذابة إلى المذراق بعد طرحه من الكليتين ليختلط مَعَ المواد البُرازية القادمة من القناة الهضمية. وإذا اقتضت الحاجة، فإنَّ كمية ماء إضافية يتم امتصاصها من خلال جدران المذراق، لينتج بعد ذلك بول على شكل مادة معجونية بيضاء شبه صلبة، أو على شكل حبيبات، يتمُّ التَّخلص منها إلى خارج الجسم.

الكليتان في الأسماك التي تعيش في المياه العذبة تطرح كمية وافرة من البول المُخفَّف جدًا؛ تشرب الأسماك العظمية الْبحريّة ماء البحر، وتطرح بولًا مُتعادلًا أسموزيًا. إنَّ التصميم الأساسي، ووظيفة الوحدة الأنبوبية الكلوية للأسماك التي تعيش في الماء العذب حُوفظ عليها في الفقريّات التي تعيش على اليابسة. بعض التَّعديلات، مثل وجود التواء هنلي، سمحت للثدييات والطّيور بإعادة امتصاص ماء أكثر، وإنتاج بول ذي تركيز عالٍ بالمواد المذابة مُقارنة مَعَ سوائل الجسم.

5-50 الفضلات النيتروجينية: الأمونيا، واليوريا (البولينا)، وحمض اليوريك (البوليك)

الأحماض الأمينية والأحماض النووية جزيئاتٌ مُحتوية على النيتروجين. عندما تحطّم بعض الحيوانات هذه الجزيئات لإنتاج طاقة، أو تحويلها إلى كربوهيدرات، أو دهون، فإنَّها تُنتِج نواتج جانبية مُحتوية على النيتروجين تُسمّى **الفضلات النيتروجينية Nitrogenous wastes** (الشكل 50-13) التي يجب على الجسم التخلص منها.

الأمونيا مُركَّبٌ سام يجب التخلُّص منه بسرعة

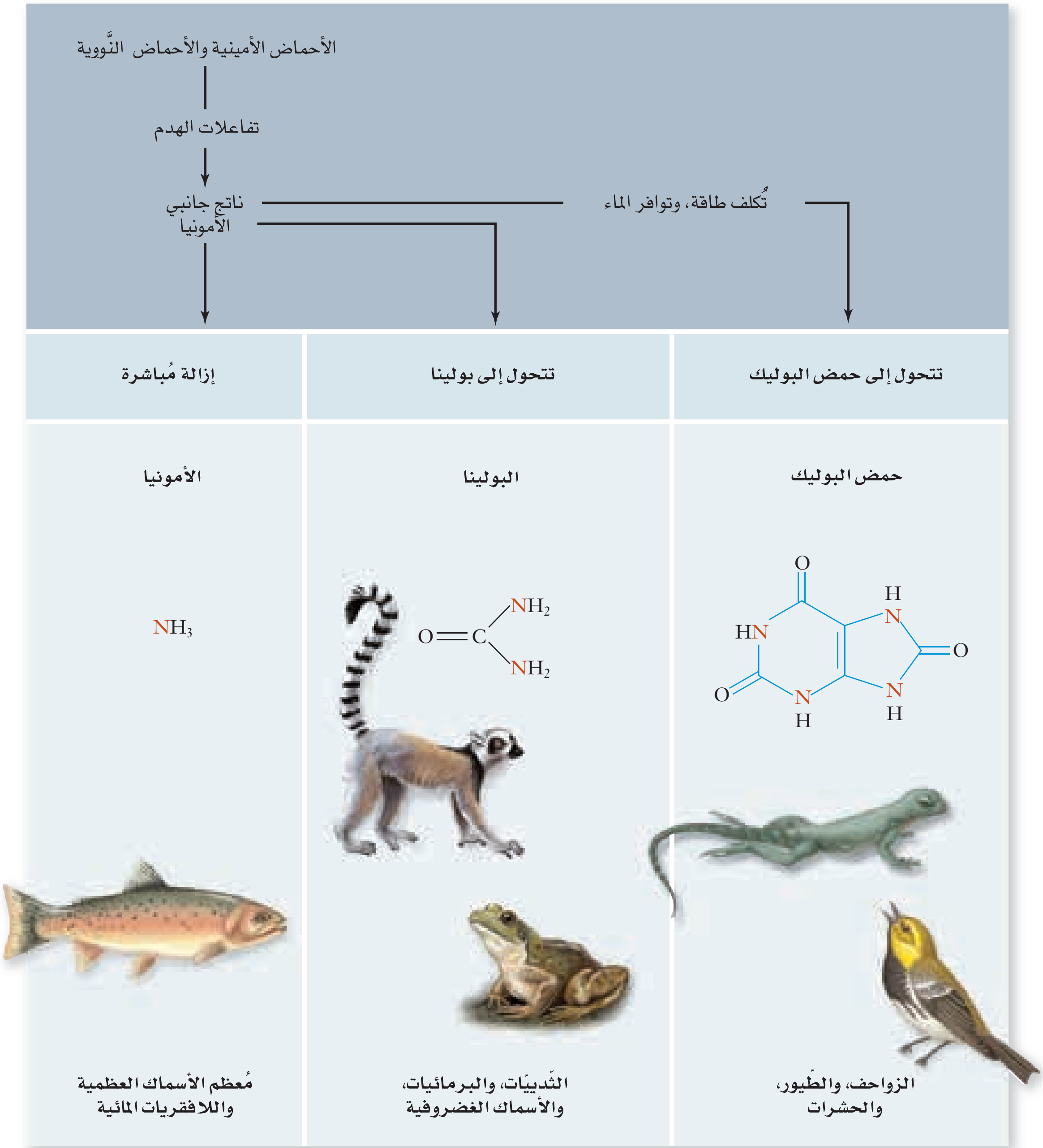
إنَّ أولَ خطوة في عمليات أيض كلٍّ من الأحماض الأمينية والأحماض النووية، هي إزالةُ مجموعة الأمين ($—NH_2$)، ومن ثمَّ اتحادها في الكبد مَعَ أيون الهيدروجين (H^+) لتكوين **الأمونيا Ammonia** (NH_3). الأمونيا سامة جدًا للخلايا، ولهذا فهي آمنةٌ فقط عندما يكون تركيزها قليلًا جدًا. إنَّ التخلُّص من الأمونيا ليس مُشكلة في الأسماك العظمية واليرقات البرمائية، حيث تتخلص منها عن طريق الانتشار من خلال الخياشيم وبدرجة أقل عن طريق البول المُخفَّف جدًا.

البولينا وحمض البوليك أقل سُميَّة. لكن لهما ذائبية مُختلفة

في الأسماك غضروفية الخياشيم، والبرمائيات البالغة، والثّدييّات، يتم التخلُّص من الفضلات النيتروجينية على شكل مُركّب أقل سُميَّة، وهو **البولينا Urea**.

الشكل 50–13

الفضلات النيتروجينية. عندما تتمُّ عمليات الأيض على كلٍّ من الأحماض الأمينية والنَّووية، فإنَّ النَّواتج الجانبية لهذه التَّفاعلات تُكوِّن مُركب الأمونيا، الذي يُعَدُّ مركبًا سامًّا، لكن الأسماك تستطيع التَّخلُّص منه عن طريق الخياشيم. تحوِّل الثّدييّات الأمونيا إلى بولينا، التي هي أقل سمية من الأمونيا. تحوِّل الطّيور والزواحف التي تعيش على اليابسة الأمونيا إلى حمض البوليك، الذي يكون غير ذائب في الماء. إنتاج حمض البوليك أكثر الفضلات النيتروجينية كلفة إلا أنَّه يوفر ماء أكثر.



ذائبية البولينا جيدةٌ في الماء، ومن ثم يُمكن طرحها بكميات كبيرة في البول. يتمُّ حمل البولينا في مجرى الدَّم من الكبد، وهو مكان تصنيعها، إلى الكِلية، ومكان طرحها إلى الخارج.

تتخلَّص الزواحف، والطّيور، والحشرات من الفضلات النيتروجينية على شكل **حمض البوليك Uric acid**، الذي هو قليل الذائبية في الماء. نتيجةً لقلة ذائبية حمض البوليك، فإنَّه يترسب، ويتمُّ التخلُّص منه بوجود كمية قليلة من الماء. يُشكِّل حمض البوليك المادة المعجونية البيضاء في بُراز الطّيور التي تُسمّى جوانو *Guano*. يُنفق الحيوان طاقة أكثر عند تصنيع حمض البوليك، لكن هذا الأمر يُعوَّض بالمُحافظة على الماء.

إنَّ القدرة على تصنيع حمض البوليك في هذه المجموعات من الحيوانات مهم؛ لأن بيوض هذه الحيوانات تُحاط بقشرة، ويتمُّ تجميع الفضلات النيتروجينية مَعَ نمو الجنين داخل البيضة. على الرغم من أنَّ تكوين حمض البوليك زاد في طول عملية التَّصنيع التي تحتاج إلى كمية أكبر من الطّاقة، إلا أنّه أنتج مُركبًا بلّوريًّا مُترسبًا.

إن حمض البوليك، بوصفه مادة صلبة مُترسبة، غير قادر على التّأثير في تطور الجنين حتى لو تمَّ تجميعه داخل البيضة. تنتج الثّدييّات أيضًا قليلًا من حمض البوليك، إلا أنَّه يكون ناتجًا بسبب عملية تحطيم البيورينات التابعة للنيوكليوتيدات، وليس من الأحماض الأمينية. تمتلك مُعظم الثّدييّات أنزيمًا يُسمّى يوريكيز *Uricase*، الذي يحوِّل حمض البوليك إلى مادة أكثر ذائبية تُسمّى **الانتوين Allantoin**. الإنسان، والقرود، وبعض أنواع الكلاب التي تفتقر لهذا الأنزيم يجب أن تتخلَّص من حمض البوليك. في الإنسان، تسبب زيادة تراكم حمض البوليك في المفاصل مرضًا يُعرف بالنُّقرس *Gout*.

إنَّ التحطيم الأيضي لكلٍّ من الأحماض الأمينية والنووية يُنتج الأمونيا بوصفها ناتجًا جانبيًا. يتمُّ التخلُّص من الأمونيا في الأسماك العظمية والبرمائيات ذات الخياشيم على هيئتها، ولكن في الفقريّات الأُخرى، تتحول الفضلات النيتروجينية إلى بولينا وحمض البوليك اللّذين يُعدّان أقل الفضلات النيتروجينية سُميَّة.

6-50 الْكِليةُ في الثّدييّات

الْكِليةُ في الإنسان هي ذلك العضو الذي يكون في حجم اليد، ويقع في أسفل الظهر. تستقبل كلّ كِليةٍ دمًا من الشّريان الكلوي، ومن هذا الدَّم يتكوَّن البول. يُصبّ البول من كلّ واحدة من الكليتين في **الحالب Ureter**، الذي يحمل البول إلى **المثانة Urinary bladder**. يمرُّ البول إلى الخارج عن طريق **الإحليل Urethra** (الشكل 50-14).

في داخل الْكِلْيةِ، يتوسّع فم الحالب ليُكوِّن تركيبًا شبيهًا بالقمع، يُعرف **بحوض الْكِلية Pelvis**. يمتلك حوض الْكِلية، امتدادات تُشبه الكؤوس تستقبل البول من النَّسيج الكلوي. يُقسَّم النَّسيج الكلوي إلى طبقة خارجية تُسمّى **القشرة الكلوية Renal cortex** وطبقة داخليّة تُسمّى **النُّخاع الكلوي Renal medulla**.

تمتلك الْكِليةُ ثلاث وظائف أساسية مُلخَّصة في الشَّكل 50-15، هي:

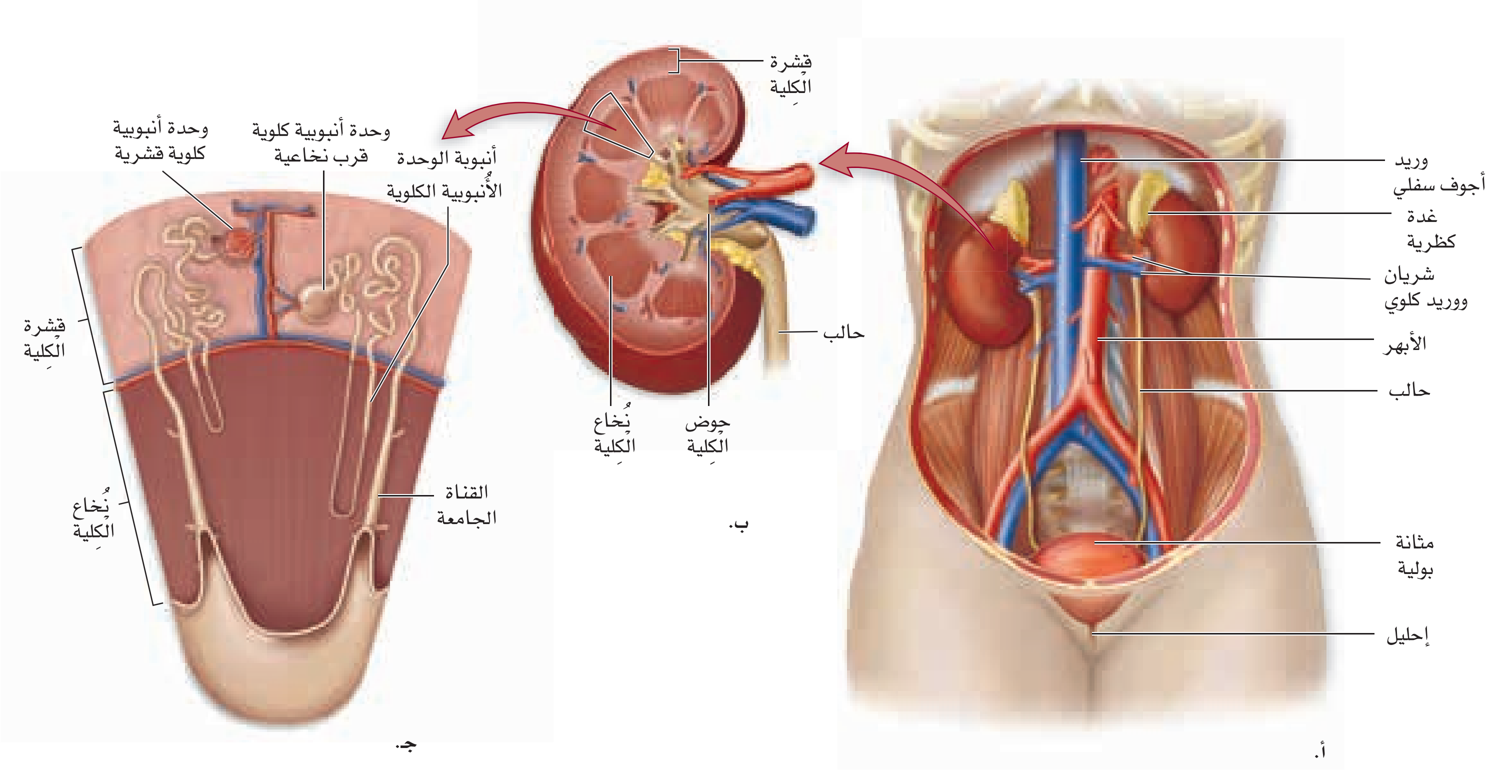
- التَّرشيح *Filtration*: يُرشَّح السائل الموجود في الدَّم إلى داخل نظام من الأُنيبيبات، تاركًا الخلايا والبروتينات الكبيرة في الدَّم. يتكون الرَّاشح من الماء وبعض المواد المُذابة في الدَّم. تتمُّ بعض التغيُّرات والتعديلات على الرَّاشح عن طريق ما تبقى من أجزاء الْكِلية لإنتاج البول لإخراجه.
- إعادة الامتصاص *Reabsorption*: حركةٌ انتقائيةٌ للمواد المُذابة المُهمّة مثل الجلوكوز والأحماض الأمينية، وأنواع متنوعة من الأيونات غير العضوية، خارج الرَّاشح في نظام الأُنيبيبات ونحو السائل خارج الخلوي، ومن ثمَّ عودتها إلى مجرى الدَّم عن طريق الشُّعيرات حول الأُنيبيبية. يُستخدم هنا النَّقل النَّشط أو السّلبي بحسب المواد المُذابة. يُعاد امتصاص الماء أيضًا، ويمكن التحكُّم في ذلك لتحديد كمية الماء المفقودة.
- الإفرازُ *Secretion*: حركةُ المواد من الدَّم إلى السائل خارج الخلوي، ومن ثمَّ إلى الرَّاشح في نظام الأُنيبيبات. على العكس من إعادة الامتصاص التي تُحافظ على المواد في الجسم، يقوم الإفراز بإضافة مواد إلى ما سيتم التخلُّص منه، ويمكن استخدام الإفراز أيضًا لإزالة المواد السامة.

النفيرون (الوحدةُ الأُنبوبيةُ الكلويةُ) هي وحدة الترشيح في الْكِلية

على المستوى المجهري، تحتوي الْكِلية على ما يُقارب مليون وحدة أنبوبية كلوية *Nephron*. تحتوي الْكِليةُ على مزيج من الوحدات الأُنبوبية الكلوية قرب **النُخاعية Juxtamedullary nephrons**، التي تمتلك التواء هنلي طويلًا يهبط عميقًا في النُّخاع، **والوحدات الأُنبوبية الكلوية القشرية Cortical nephrons** التي تمتلك التواء هنلي قصيرًا. سنوضح أهمية طول هذه الالتواءات لاحقًا.

إنتاج الرَّاشح

تتكون الوحدة الأُنبوبية الكلوية من أنبوبة طويلة إضافةً إلى الأوعية الدَّموية الصغيرة المُلحقة (الشكل 50-16). أولًا، يُحمل الدَّم عن طريق شُرِّيِّنات صغيرة واردة *Afferent arterioles* إلى مجموعة الشُّعيرات الدَّموية في قشرة الْكِلية، أو

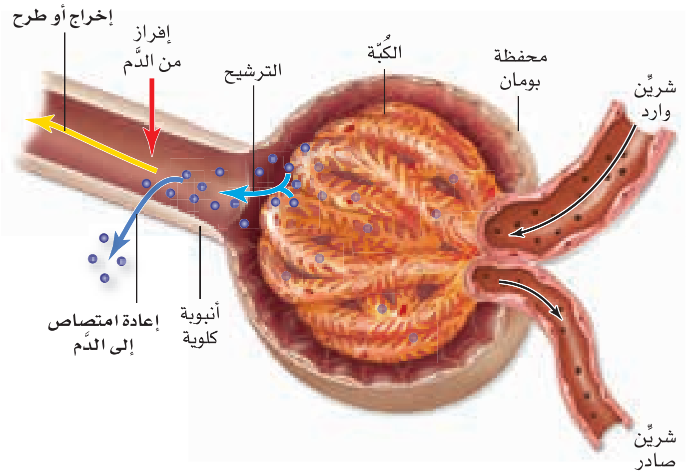


الشكل 50-14

الجهاز الْبوليّ في الإنسان. أ. مواقع أعضاء الجهاز الْبوليّ. ب. مقطع في الْكِلية يُبيِّن التَّركيب الداخلي. ج. موقع الوحدات الأُنبوبية الكلوية في كِلية الثّدييّات. الوحدات الأنبوبية الكلوية القشرية تقع بشكل كامل في قشرة الْكِلية؛ في حين تمتلك الوحدات الأنبوبية الكلوية قرب النخاعية التواء هنلي طويلًا يمتد عميقًا إلى نُخاع الْكِلية.

الكُبّة Glomerulus. هنا يحدث التَّرشيح؛ لأنَّ ضغط الدَّم يُجبر السائل على المرور من خلال ثقوب جدران الشُّعيرات. يَصْعُبُ على خلايا الدَّم وبروتينات البلازما الدُّخول إلى الرَّاشح والخروج من الشُّعيرات؛ الدَّموية بسبب كِبر حجمها، لكن كمية كبيرة من البلازما، المُكوَّنة من الماء والجزيئات الذائبة، تُغادِر الجهاز الوعائي. في هذه الخطوة، يدخل الرَّاشح مُباشرةً إلى أول جزء من الوحدة الأُنبوبية الكلوية. هذه المنطقة، **محفظة بومان Bowman's capsule**، تُغلّف الكبة، مثل بالون كبير يُحيط بيدك، عندما تضغط عليه بقبضة اليد. تمتلك المحفظة شقوقًا تُمكّن الرَّاشح من الدُّخول إلى الوحدة الأُنبوبية الكلوية.

أجزاء الدم التي لم يحدث لها ترشيح (خروج) من الدَّم إلى محفظة بومان، تُصبّ في الشُّريّنات الصَّغيرة الصادرة *Efferent arterioles*، التي تصبُّ محتواها بعد ذلك في مجموعة أُخرى من الشُّعيرات الدَّموية تُسمّى **الشُّعيرات حول الأُنيبيبية Peritubular capillaries** التي تُحيط بالأُنيبيبات. هذا أحد المواقع في الجسم التي بها مجموعتان من الشُّعيرات الدَّموية على التّوالي. في الوحدات الأُنبوبية الكلوية قرب النُّخاعية، تغذي الشُّريّنات الصّغيرة الصادرة والشعيرات حول الأُنيبيبية **الأوعية المُستقيمة Vasa recta** التي تُحيط بالتواء هنلي. وكما سيوصف لاحقًا، فإننا نحتاج إلى الشُّعيرات حول الأُنيبيبية لعمليتي إعادة الامتصاص والإفراز.

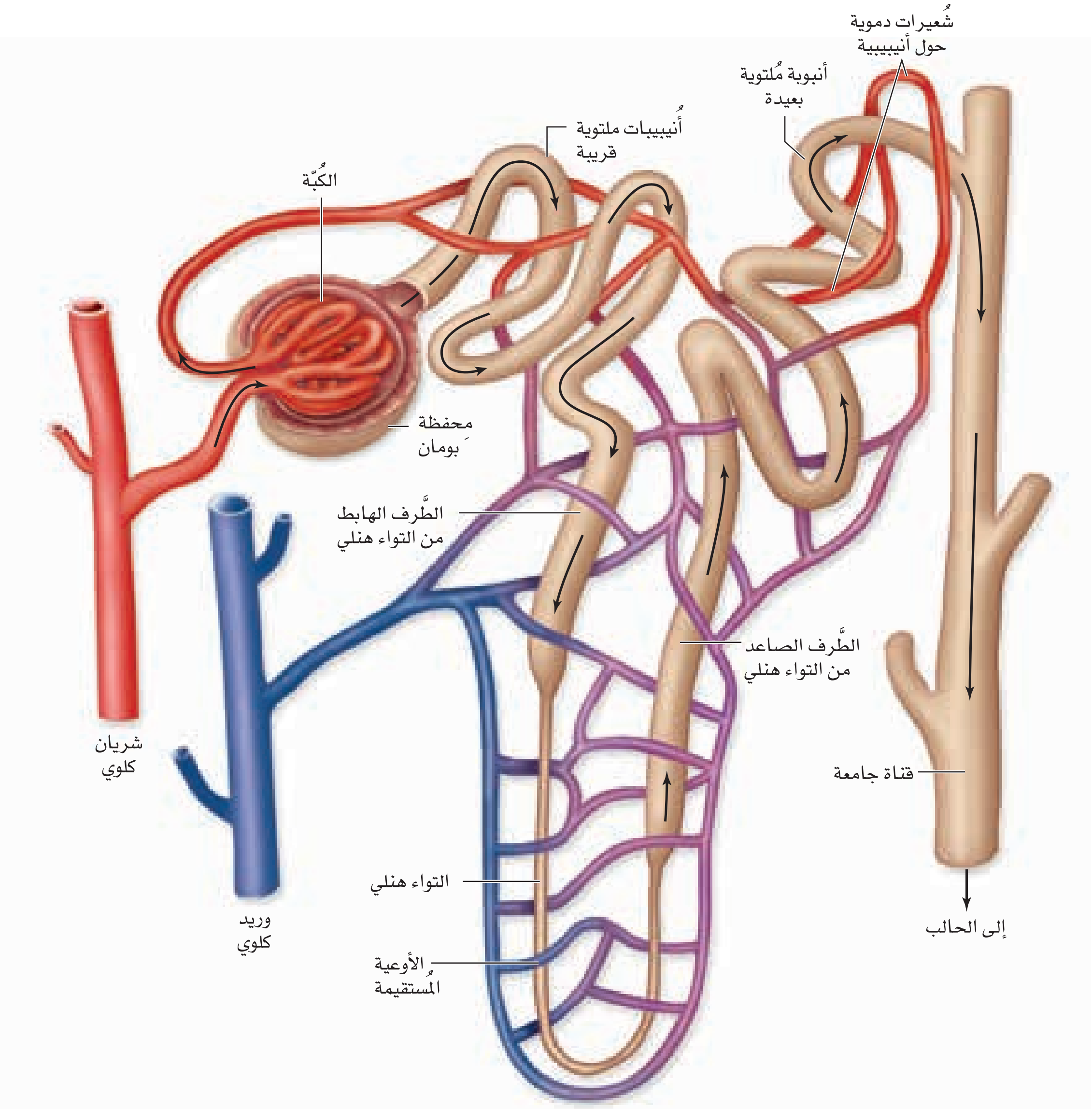


الشكل 50–15

أربع وظائف للكِلية. تدخل الجزيئات البول عن طريق عملية التَّرشيح في الكُبّة وعملية الإفراز إلى الأُنيبيبات من الشُّعيرات الدَّموية حول الأنيبيبية. بعض الجزيئات الموجودة في الرَّاشح تعود إلى الشُّعيرات الدَّموية حول الأُنيبيبية عن طريق عملية إعادة الامتصاص. تتخلص الكِلية من السائل المُتبقي في الأُنيبيبات عن طريق طرحه إلى الخارج من خلال الحالب، ومن ثم إلى المثانة.

الشكل 50–16

الوحدة الأُنبوبية الكلوية في كلية الثّديّات. تُحاط الوحدة الأنبوبية الكلوية بالشُّعيرات حول الأنيبيبية في قشرة الكِلية، والأوعية المُستقيمة تُحيط بالتواء هنلي المُمتد إلى نُخاع الكِلية. تنقل هذه الأوعية الأيونات والمواد الأُخرى التي تمَّ إعادة امتصاصها من الرَّاشح.



بعد أن يدخل الرَّاشح إلى محفظة بومان، يذهب إلى جزء آخر من الوحدة الأُنبوبية الكلوية يُسمّى **الأنيبيبات المُلتوية القريبة Proximal convoluted tubules**، الموجودة في قشرة الكِلية. في الوحدات الأُنبوبية الكلوية القشرية، يتدفّق السائل بعد ذلك إلى **التواء هنلي Loop of Henle** الذي يهبط قليلًا إلى النُّخاع قبل أن يصعد مرة أُخرى إلى القشرة. في الوحدات الأُنبوبية الكلوية قرب النُّخاعية، يمتد التواء هنلي إلى النُّخاع قبل أن يعود، ويصعد إلى القشرة. يُعاد امتصاص كمية أكبر من الماء من خلال الوحدات الأُنبوبية الكلوية قرب النُّخاعية مُقارنةً مَعَ الوحدات الأُنبوبية الكلوية القشرية. بعد ذلك يمرُّ السائل عميقًا إلى النُّخاع، ومن ثَمَّ يعود مُجدّدًا إلى القشرة في التواء هنلي. وكما ذُكر سابقًا، فإنّ كليتي الثّدييّات والطّيور فقط تمتلك التواء هنلي، وهذا هو السبب وراء قُدرة الثّدييّات والطّيور على امتلاك بول مُركَّز.

تجميع البول

بعد مُغادرة الالتواء، يُصبُّ السائل في **الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة Distal convoluted tubules** في القشرة، ومن ثَمَّ يُصَبُّ في **القناة الجامعة Collecting duct**. تهبط القناة الجامعة إلى النُّخاع، وهناك تتَّحد مَعَ قنوات جامعة أُخرى لتصب بعد ذلك محتوياتها، المُسماة الآن البول، في حوض الكِلية.

الماء، وبعض المواد الغذائية، وبعض الأيونات يُعاد امتصاصها؛ جزيئات أخرى يتمُّ إفرازها

مُعظم الماء والمواد المُذابة الموجودة في الرَّاشح يجب أن تُعاد للدَّم عن طريق عملية إعادة الامتصاص، وإلاّ فسيقوم الحيوان بعملية التَّبول حتى الممات تقريبًا. في الإنسان، مثلًا، يمر 2,000 لتر تقريبًا من الدَّم عبر الكليتين كلّ يوم، ويغادر 180 لترًا من الماء الدَّم لتدخل إلى الرَّاشح.

الماء

لأنّ الإنسان يمتلك حجم دم كلي يساوي 5 لترات تقريبًا، وينتج لترًا إلى لترين من البول يوميًّا، فإنّه من الواضح أنَّ كلّ لتر من الدَّم يرشح مرات عدة في اليوم الواحد، وأن مُعظم الماء الرَّاشح يُعاد امتصاصه. يُعاد امتصاص الماء من الرَّاشح عن طريق الأُنيبيبات المُلتوية القريبة، في أثناء مروره بالجُزء الهابط من التواء هنلي ومن القناة الجامعة. إنَّ سبب إعادة الامتصاص الانتقائية في القناة الجامعة هو فرق التَّركيز الأسموزيّ الذي كوَّنه التواء هنلي، كما سَيُشرح بعد قليل.

الجلوكوز ومواد غذائية أُخرى

يُعاد امتصاص الجلوكوز، والأحماض الأمينية، وكثير من الجزيئات التي يحتاج إليها الجسم عن طريق نواقل النَّقل النَّشط والنَّقل النَّشط الثّانوي (النّقل المُترافق). مثل كلّ أنواع النّقل الذي يتمُّ بمساعدة النواقل، فإنَّ مُعدَّلًا أقصى من النَّقل يتمُّ الوصول إليه عندما تُشبع النّواقل جميعها (انظر الفصل الـ 5).

في حالة نواقل الجلوكوز في الأُنيبيبات المُلتوية القريبة، يحدث الإشباع لها عندما يُساوي تركيز الجلوكوز في الدَّم (وبطبيعة الحال في الرَّاشح) 180 مليجرامًا/100 مليلتر من الدَّم. إذا وصل تركيز الجلوكوز في الدَّم إلى هذا التَّركيز أو أكثر، كما يحدث في حالة عدم مُعالجة السكري، يبقى الجلوكوز في الرَّاشح، ولا يتم امتصاصه بكمية كافية، ويخرج مَعَ البول. وفي الحقيقة، يُستخدم وجود الجلوكوز في البول بوصفه تشخيصًا لمرض السُّكري.

إفراز الفضلات

تتضمن عملية إفراز الجزيئات الغريبة وبعض نواتج الفضلات في الجسم نقل هذه الجزيئات عبر الأغشية الخلويّة للشُّعيرات الدَّموية وأُنيبيبات الكِلية إلى الرَّاشح. هذه العملية شبيهة بإعادة الامتصاص، إلا أنّها تحدث في الاتجاه المُعاكس.

يتمُّ التخلُّص من بعض المواد المفرزة إلى البول بسرعة كبيرة، حيث تزالُ من الدَّم مَعَ أول مرور للدَّم في الكليتين. هذه الإزالة السّريعة تُفسِّر وجوب إعطاء البنسلين الذي يتمُّ التخلُّص منه عن طريق الوحدات الأُنبوبية الكلوية، للجسم بتراكيز عالية مرات عدة في اليوم.

التخلُّص من المواد السامة والأيونات الزائدة يُحافظ على الاتزان الدّاخلي

إنَّ الوظيفة الرّئيسة للكِلية هي التخلُّص من كثير من المواد الضارة التي يأكلها الحيوان ويشربها. إضافة إلى ذلك، يحتوي البول على فضلات نيتروجينية، كما ذكرنا سابقًا، التي هي نواتج تحطُّم الأحماض الأمينية والنَّووية. يحتوي البول أيضًا على البوتاسيوم، والهيدروجين، وأيونات أُخرى زائدة تُزال من الدَّم.

يحافظ التَّركيز العالي لأيونات الهيدروجين (درجة حموضة 5 - 7) على التّوازن القاعدي – الحمضي للدَّم في مدى ضيق (درجة الحموضة 7.35 – 7.45). إضافة إلى ذلك، فإنَّ التخلُّص من الماء إلى البول يُسهم في الحفاظ على حجم الدَّم وضغطه (الفصل الـ 49)؛ فكلما زاد حجم البول الذي يتمُّ التخلُّص منه، يقل حجم الدم.

ولهذا، فإنَّ أهمَ وظيفة للكِلية هي حفظُ التّوازن الداخلي؛ حيث تشترك الكليتان في المُحافظة على البيئة الدّاخليّة. عندما تُصاب الكِلية بمرض، سيتسبب ذلك في زيادة تركيز نواتج الفضلات النيتروجينية في الدَّم، وفي خلل في المواد الإلكتروليتية وخلل في التّوازن القاعدي – الحمضي، وفشل في تنظيم ضغط الدَّم. هذه التغيُّرات التي يمكن أن تكون قاتلة تُشير إلى أهمية الكليتين في أداء وظائف أعضاء الجسم المُختلفة.

كل جزء من الوحدة الأُنبوبية الكلوية في الثّدييّات يُنجز وظيفة نقل خاصة

كما ذُكر سابقًا، يدخل ما يقارب 180 لترًا من الرَّاشح مُتعادل التَّركيز إلى محافظ بومان في كليتي الإنسان كلّ يوم. بعد مرور هذا الرَّاشح فيما تبقى من أُنيبيبات الوحدة الأُنبوبية الكلوية، وإذا لم يتم إعادة امتصاص جزء منه إلى الدَّم، فإنه سيخرج على شكل بول. من الواضح استحالة إنتاج هذه الكمية الكبيرة من البول، إذا علمنا أنَّ الماء يستطيع الانتقال بالخاصية الأسموزيّة، وأنَّ الخاصية الأسموزيّة لا يمكن أن تحدث بين محلولين متساويين في التَّركيز. لهذا، يجب أن تكون هناك آلية لإيجاد تدرُّج أسموزي بين الرَّاشح والدَّم، ليسمح بإعادة امتصاص الماء.

الأُنيبيبات القريبة المُلتوية

يُعاد امتصاص مُعظم المواد الغذائية تقريبًا من الرَّاشح إلى الدَّم عن طريق الأُنيبيبات المُلتوية القريبة. إضافة إلى ذلك، يُعاد امتصاص ثلثي (3/2) أملاح كلوريد الصوديوم والماء الموجودين داخل محفظة بومان عبر الجدران المُكوِّنة للأُنيبيبات القريبة المُلتوية بشكل مباشر.

يقود إعادة الامتصاص هذه نقل أيون الصوديوم بآلية النَّقل النَّشط من الرَّاشح في اتجاه الشُّعيرات حول الأُنيبيبية. يتبع أيون Cl^- أيون Na^+ عن طريق النَّقل السالب بسبب التجاذُب الكهربائي، ومن ثمَّ يتبعهما الماء عن طريق الخاصية الأسموزيّة. وحيث إنَّ كمية NaCl والماء التي تتمّ إعادة امتصاصهما من الراشح متساوية، فإنَّ الرَّاشح المُتبقي في الأُنيبيبات يبقى متعادلًا من حيث التَّركيز مُقارنة مَعَ بلازما الدَّم.

على الرغم من أنَّ الرَّاشح المُتبقي بعد عملية إعادة امتصاص أملاح كلوريد الصوديوم والماء يبلغ ثلث كمية الرَّاشح في البداية، فإن هذه الكمية كبيرة (60 لترًا من أصل 180 لترًا في البداية). من الواضح، عدم وجود حيوان يستطيع القيام بطرح هذا الكم من البول، ولهذا فيجب أيضًا أن يُعاد امتصاص مُعظم هذا الماء. يتمُّ هذا الامتصاص بشكل رئيس من خلال القناة الجامعة.

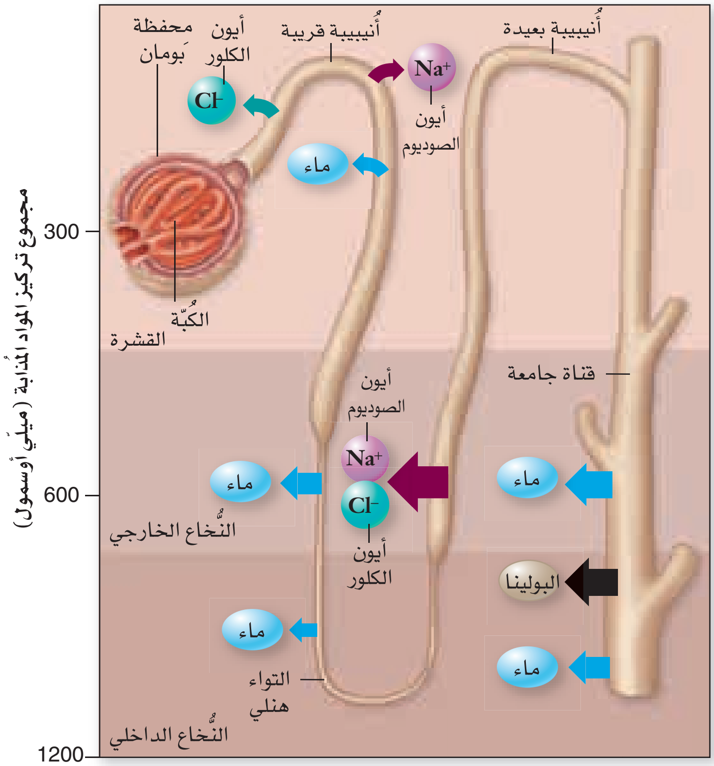
التواء هنلي *Henle loop*

إنَّ وظيفةَ التواء هنلي إيجاد تركيز أسموزي يتزايد بشكل تدريجي من القشرة في اتجاه نخاع الكِلية. يسمح هذا بإعادة امتصاص الماء عند مروره هابطًا في اتجاه نُخاع الكِلية في القناة الجامعة بجانب التواء هنلي. يختلف الطَّرف الهابط عن الطَّرف الصاعد التابعين لالتواء هنلي من ناحية التَّركيب، وفي مدى نفاذية كلّ منهما للأيونات والماء. يُسبِّب هذا تكوُّن تدرُّج أسموزي مُتزايد من القشرة إلى النخاع (الشكل 50-17). إنَّ تركيب التواء هنلي يشكل مثالًا آخر على نظام التيّار المُتعاكس، في هذه الحالة، يعمل هذا النِّظام على زيادة المولارية الأسموزيّة للسائل بين الخلوي. لفهم وظيفة التواء هنلي، من الأفضل والأسهل البدء في الطَّرف الصاعد:

1. الطَّرف الصاعد بكامله غير مُنفِّذ للماء، ينقل الجزءُ الغليظ من الطَّرف الصاعد أيوناتِ الصوديوم من الأُنيبيبات إلى الخارج عن طريق النَّقل النَّشط، ويتبعه أيون الكلور بالنَّقل السالب. أما الجزء الرَّقيق من الطَّرف الصاعد فهو منفذ لأيونات الصوديوم والكلور اللذين يتحركان إلى الخارج عن طريق الانتشار.

2. الطَّرف الهابط من التواء هنلي رقيق ومُنفِّذ للماء، وليس لكلوريد الصوديوم. وبسبب خروج Na^+ و Cl^- من الطَّرف الصاعد، فإنَّ المولارية الأسموزيّة للسائل بين الخلوي تكون أكثر حول الطَّرف الهابط، ولهذا يخرج الماء من الطَّرف الهابط عن طريق الخاصية الأسمـوزيّة. تزيد المـولارية الأسموزيّة للسائل في الأُنيبيبات أيضًا في أثناء نزوله إلى القاع والتفافه للصعود عبر الطَّرف الصاعد، حيث يفقد أيضًا NaCl عن طريق الانتشار، كما ذكرنا سابقًا.

3. إنَّ فقدان الماء عن طريق الطَّرف الهابط يُضاعف تركيز السائل الذي يمكن تحقيقه عند كلّ مستوى من التواء هنلي عن طريق النَّقل النَّشط لأيونات الصوديوم (حيث يتبعها أيون الكلور بالنَّقل السالب) عن طريق الطَّرف الصاعد فقط. كلما زاد طول التواء هنلي، تزيد المنطقة التي يتم فيها التَّفاعل بين كلّ من الطَّرف الهابط والصاعد، ومن ثم يزيد من تركيز الرّاشح الذي يمكن الحصول عليه. في كِلية الإنسان، يكون تركيز الرّاشح عندما يدخل التواء هنلي 300 ميلي أوسمول (mOsm)، وهذا التَّركيز يتضاعف إلى أكثر من 1200 ميلي أوسمول عند قاع أطول التواء من التواءات هنلي في نُخاع الكِلية.



الشكل 50-17

إعادة امتصاص الأملاح والماء في كِلية الثَّدييّات. النَّقل النَّشط لأيونات الصوديوم خارج الأُنيبيبة القريبة يتبعه انتقال الماء وأيونات الكلور بالنَّقل السالب. إنَّ النَّقل النَّشط لكلوريد الصوديوم من الطَّرف الصاعد لالتواء هنلي يصنع تدرُّجًا أسموزيًّا نحتاج إليه لعملية إعادة امتصاص الماء من خلال الطَّرف الهابط لالتواء هنلي، ومن خلال القناة الجامعة. يُشكِّل طرفا التواء هنلي نظام التَّيار المُتعاكس المُضاعف الذي يزيد من التدرُّج الأسموزيّ. إنَّ التَّغيُّر في المولارية الأسموزيّة من قشرة الكِلية إلى النُّخاع مُشار إليه على يسار الشَّكل.

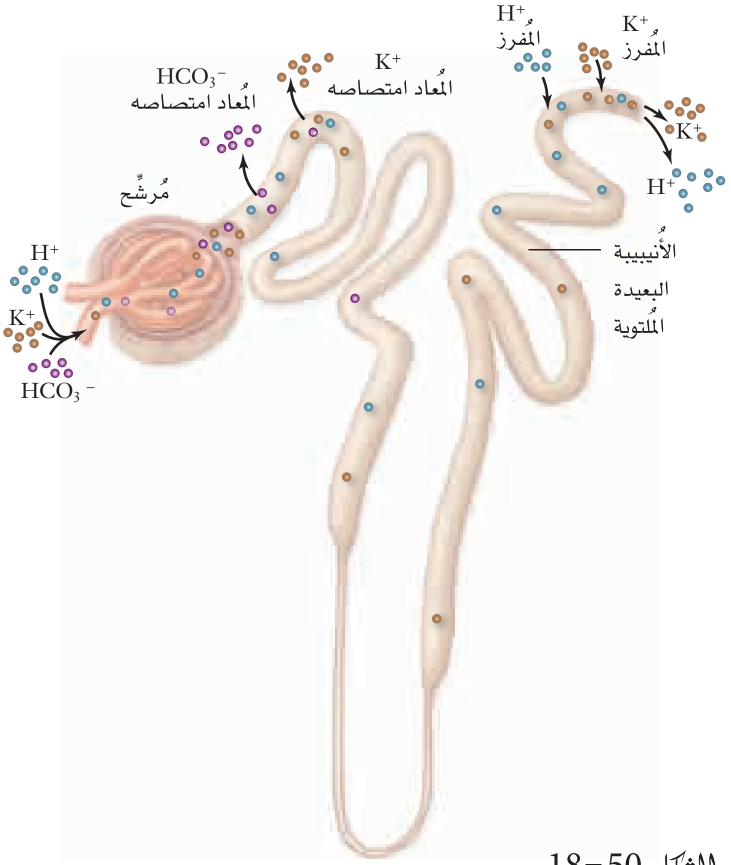
4. يُعاد امتصاص NaCl المنضوح خارج الطَّرف الصاعد من التواء هنلي من السائل بين الخلوي إلى الأوعية المُستقيمة، ولهذا ينتشر NaCl من الدَّم الذي يغادر النخاع إلى الدَّم القادم إليه. لهذا، تعمل الأوعية المُستقيمة عمل التيّار المُتعاكس، وهذا شبيه لما يحدث للأكسجين عندما يتدفَّق الماء والدَّم بشكل تدفق مُتعاكس في خياشيم الأسماك (انظر الفصل الـ 44). تعمل الأوعية المُستقيمة، على منع إزالة التَّدرُّج الأسموزيّ الذي ينشأ عن طريق التواء هنلي عندما يتدفق الدَّم خلال الشُّعيرات الدَّموية. لهذا، فإنَّ الدَّم يُمكن أن يُغذّي هذه المنطقة من الكِلية دون أن يُؤثّر في قدرة إعادة امتصاص الماء في اتجاه القناة الجامعة.

ولأنَّ السائل يمر في اتجاهين مُتعاكسين في طرفي التواء هنلي، فإنَّ هذا الالتواء يصنع نخاعًا كلويًّا عالي التَّركيز بالمواد المُذابة. ويُعرف هذا **بنظام التَّيار المُتعاكس المُضاعف Countercurrent multiplier system**. هذا التدرُّج الأسموزيّ المُتكوِّن أكبر بكثير مما يُمكن إنتاجه عن طريق النَّقل النَّشط للأملاح وحدها خارج نظام الأُنيبيبات.

إنَّ سبب التَّركيز العالي للمواد المُذابة في النُّخاع الكلوي هو تجمع NaCl الناجم عن نظام التَّيار المُتعاكس المُضاعف. تشترك البولينا أيضًا في تكوين المولارية الأسموزيّة للنُّخاع الكلوي. يُعَدُّ الطَّرف الهابط من التواء هنلي والقناة الجامعة منفذين للبولينا التي تُغادر هذه المناطق عن طريق الانتشار.

الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة

بسبب أنَّ NaCl يُضخّ من الطَّرف الصاعد لالتواء هنلي، فإنَّ الرَّاشح الذي يصل إلى الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة في قشرة الكِلية يكون قليل التَّركيز بالمواد المُذابة (100 ميلي أوسمول). تحمل القناة الجامعة السائل المُخفَّف



الشكل 50-18

التَّحكُّم في التَّوازن الملحي. تتحكم الوحدة الأنبوبية الكلوية في كمية أيونات K^+، H^+، و $HCO3^-$ المُفرزة إلى البول. يُعاد امتصاص K^+ بشكل كامل في الأُنيبيبة البعيدة، ومن ثمَّ تُفرَزُ بكميات مُنظَّمة هرمونيًّا إلى الأُنبوبة البعيدة. يتمُّ ترشيح $HCO3^-$ إلا أنَّه يُعاد امتصاصه بشكل كامل. يتمُّ ترشيح H^+ ويُفرز أيضًا إلى الأُنبوبة البعيدة، بحيث يكون البول النِّهائي حمضيًّا من حيث درجة الحموضة.

إلى نُخاع الكِلية. ونتيجة للسائل بين الخلوي عالي التَّركيز بالمواد المُذابة الموجود في نُخاع الكِلية، يُستخلص الماء من القناة الجامعة إلى الأوعية الدَّموية المُحيطة بسبب التَّدرُّج الأسموزيّ بينهما.

التَّدرُّجُ الأسموزيُّ حولَ الأُنيبيبات الملتوية البعيدة والقناة الجامعة ثابتٌ، لكن نفاذية هذه الأُنيبيبات للماء مُتغيرة عن طريق الهرمون المانع لإدرار البول *Antidiuretic hormone* ، الذي تمَّ ذكره في (الفصلين الـ 46 و 49). عندما يرغب الحيوان في الحفاظ على الماء، فإنّ الغُدّة النخامية الخلفية تفرز المزيد من الهرمون المانع لإدرار البول. يزيد هذا الهرمون عددَ قنوات الماء في الغشاء البلازمي للخلايا المُكوِّنة للقناة الجامعة. يزيد هذا نفاذية القناة الجامعة للماء. وبسب ذلك، يُعاد امتصاص ماء أكثر من الرَّاشح. يُؤدي هذا إلى إخراج بول ذي تركيز عالٍ من المواد المُذابة.

إضافة إلى تنظيم توازن الماء، تنظم الكليتان توازن المواد الإلكتروليتية في الدَّم عن طريق إعادة الامتصاص والإفراز. فمثلًا، تعيد الكِلية امتصاص أيونات البوتاسيوم عن طريق الأُنيبيبات المُلتوية القريبة، وتُفرز كمية من أيونات البوتاسيوم بحسب الحاجة من أجل الحفاظ على الاتزان الداخلي إلى الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة (الشكل 50-18). تحافظ الكليتان أيضًا على التَّوازن الحمضي – القاعدي عن طريق إفراز أيونات الهيدروجين إلى البول وإعادة امتصاص HCO_3^-.

تعتمد إعادة امتصاص NaCl من خلال الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة على حاجة الجسم، وهي تحت سيطرة هرمون الألدوستيرون *Aldosterone*. يؤثِّرُ كلّ من الألدوستيرون والهرمون المانع لإدرار البول في الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة، على الرغم من أنَّ الألدوستيرون له تأثير أكبر في إعادة امتصاص NaCl. سنُناقش التّنظيم الهرموني للإخراج في الجُزء المقبل.

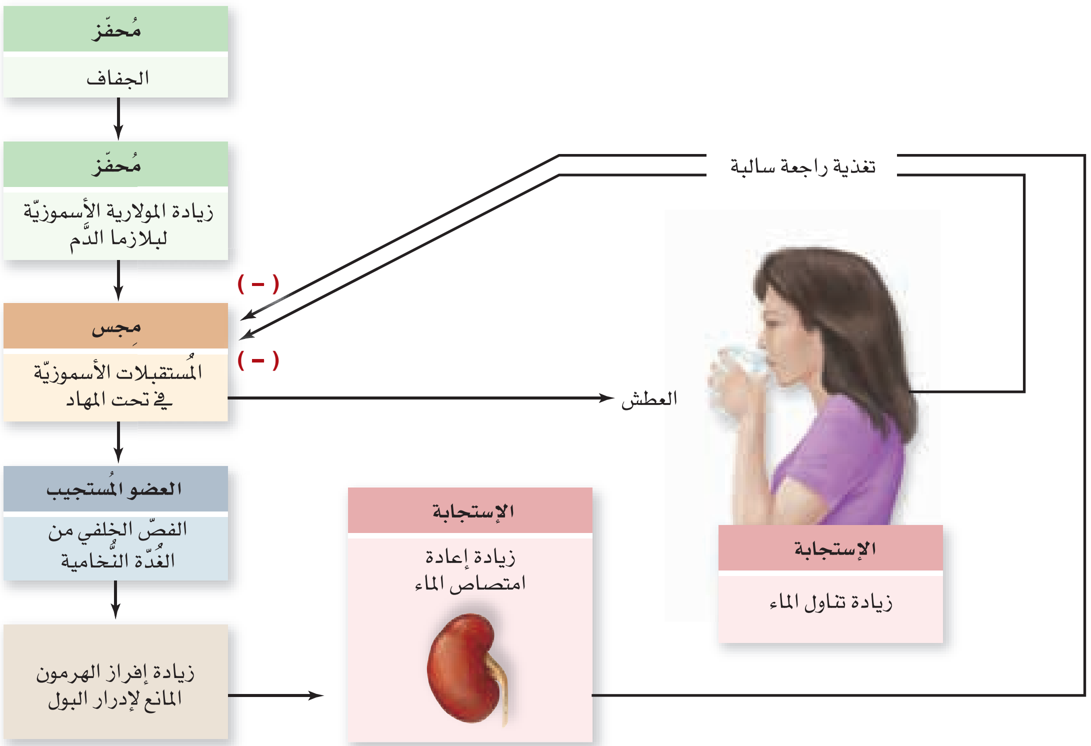
تُقسَم الكِلية عند الإنسان إلى القشرة والنُّخاع، وتحتوي على ملايين من الوحدات الوظيفية تُدعى الوحدات الأُنبوبية الكلوية. تستقبل أُنيبيبات الوحدة الأُنبوبية الكلوية الدَّم الرَّاشح من الكِلية، ومن ثم يطرأ عليه بعض التَّعديلات لإنتاج البول، الذي يُطرح في حوض الكِلية، ومن ثمَّ إلى الحالب.

يصنع التواء هنلي نخاعًا كلويًّا عالي التَّركيز نتيجة لإخراج NaCl بالنَّقل النَّشط من الطَّرف الصاعد والتَّفاعل مَعَ الطَّرف الهابط. ويسحب النُّخاع الكلوي عالي التَّركيز بالمواد المُذابة الماء بالخاصية الأسموزيّة من الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة، التي لها القُدرة على تمرير الماء تحت تأثير الهرمون المانع لإدرار البول.

7-50 السيطرة الهرمونية للتَّنظيم الأسموزيّ

في الثَّديّات والطّيور، تختلف كمية الماء المطروحة في البول، أي تركيز البول، بحسب التغيُّرات التي يحتاج إليها الجسم. تطرح الكليتان بولًا عالي التَّركيز عندما يريد الجسم المُحافظة على الماء، باستخدام الآلية التي سَنُناقِشها لاحقًا. إذا شرب الحيوان ماء كثيرًا، فإنَّ الكليتين تطرحان بولًا ذا تركيز مُنخفض بالمواد المُذابة.

نتيجة لذلك، فإنَّ حجم الدَّم، وضغط الدَّم، وأسموزية بلازما الدَّم يُحافظ عليها ثابتة عن طريق الكِلية، بغض النَّظر عن كمية الماء التي تشربها. تُنظِّم الكليتان أيضًا تركيز أيونات البوتاسيوم والصوديوم ودرجة حموضة الدَّم ضمن مدى ضيق جدًا. تُنظّم هذه الوظائف للمُحافظة على الاتزان الداخلي للكِلية عن طريق الهرمونات.



الشكل 50-19

الهرمون المانع لإدرار البول يُحفِّز إعادة امتصاص الماء من خلال الكِلية. هذا الفعل يُكمل دورة التَّغذية الرَّاجعة، ويُساعد في المُحافظة على الاتزان الداخلي لحجم الدَّم وضغطه.

الهرمون المانع لإدرار البول يُحافظ على الماء

ينتج **الهرمون المانع لإدرار البول Antidiuretic hormone (ADH)** من تحت المِهاد، ويُفرز من الفصّ الخلفي للغُدّة النُّخامية. إنَّ المُحفِّز الرَّئيس لإفراز ADH هو زيادة المولارية الأسموزيّة لبلازما الدَّم. عندما يُصاب الشخص بالجفاف، أو يتناول طعامًا مالحًا، فإنَّ المولارية الأسموزيّة تزيد في البلازما (تركيز الأملاح في بلازما الدَّم يزيد). ترصد المُستقبلات الأسموزيّة الموجودة في تحت المِهاد هذا الارتفاع في المولارية الأسموزيّة في الدَّم، وتقوم بإرسال سيالات عصبية إلى مركز التَّكامل (الموجود في تحت المهاد أيضًا). إنَّ تنشيط هذا المركز يُعطي إحساسًا بالعطش، ويزيد من إفراز ADH (الشكل 50-19).

يعمل ADH على زيادة نفاذية جدران الأُنيبيبات الملتوية البعيدة والقناة الجامعة للماء. توجد قنوات لنقل الماء تُدعى الأكوابورينات (الفصل الـ 5) في حويصلات داخل الخلايا الطِّلائية لهذه القنوات المُلتوية والقناة الجامعة؛ يُحفِّز ADH اندماج هذه الحويصلات مَعَ الغشاء، بشكل يُشبه عملية الإخراج الخلوي. يُسبِّب هذا زيادة في عدد القنوات في جدران هذه الأُنيبيبات والقنوات الجامعة. إنَّ زيادة هذا العدد يسمح للماء بالتدفق من الرَّاشح إلى خارج الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة بفعل التدرُّج الأسموزيّ في نخاع الكِلية. بعد ذلك، يُعاد امتصاص الماء إلى الدَّم.

عندما يقل إفراز ADH، فإنّ الغشاء البلازمي ينغمد نحو الداخل لتتكون بعد ذلك حويصلات داخل الخليّة تحتوي على الأكوابورينات، ولهذا يُصبح الغشاء البلازمي محتويًا على قنوات ماء قليلة، ويصبح أقل نفاذية للماء. ويخرج مُعظم الماء في هذه الحالة على هيئة البول.

في حالة الإفراط في إفراز ADH، يُخرج الشَّخص بولًا عالي التَّركيز يُقارب حجمه 600 مل كلّ يوم. يعاني الشَّخص المُصاب بتلف في الغُدّة النُّخامية نقصًا في ADH ويُصاب بمرض يُدعى السُّكري المائي أو السُّكري عديم الطعم *Diabetes insipidus* ويخرج كميات كبيرة من البول المُخفَّف بشكل مُستمر. هذا الشخص يكون في حالة خطر، حيث يُعاني جفافًا شديدًا، وانخفاضًا كبيرًا في ضغط الدَّم.

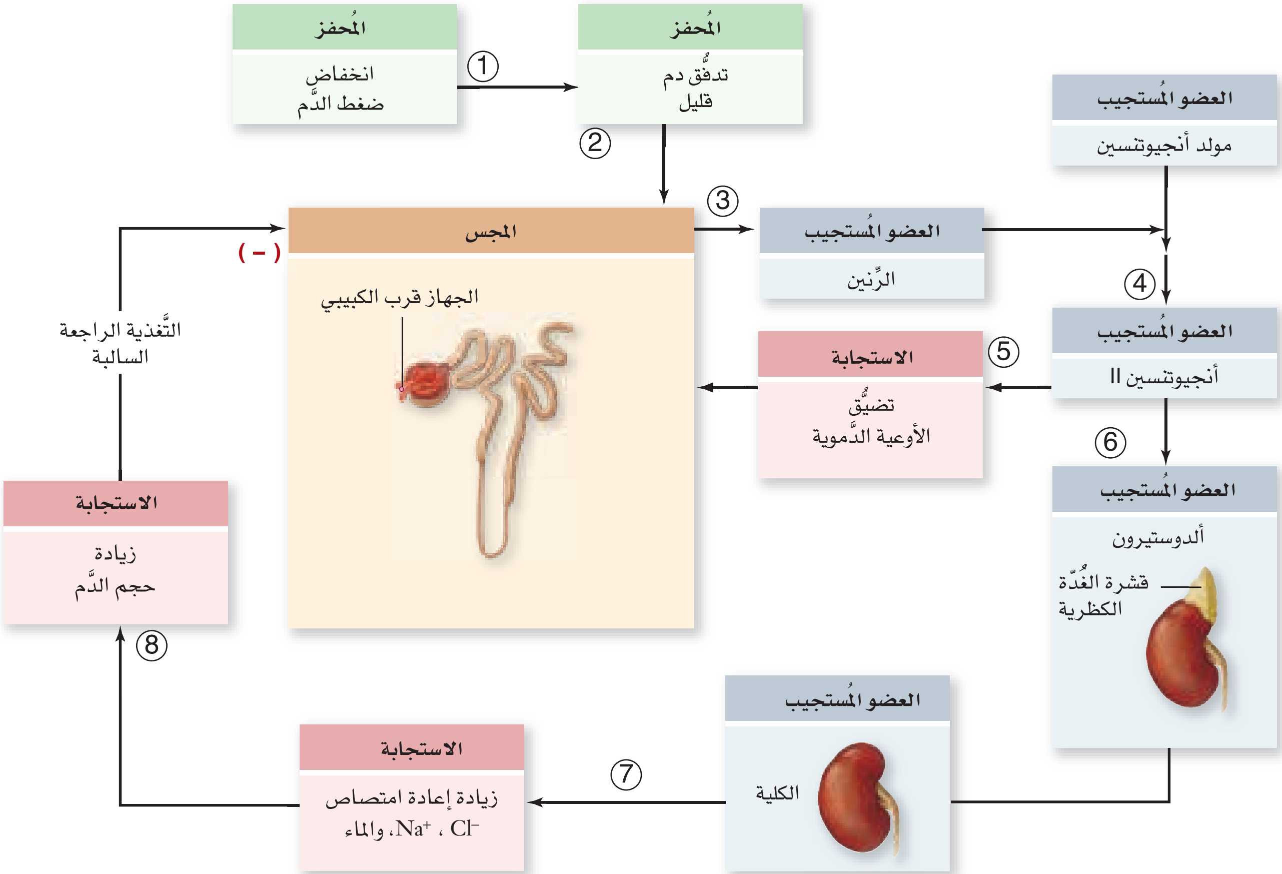
تتحكَّم هرمونات الألدوستيرون والعامل الأُذيني المُدِّر للصوديوم في تركيز أيونات الصوديوم

يُعَدُّ أيون الصوديوم المُذاب الرّئيس في بلازما الدَّم. عندما يقل تركيز الصوديوم في الدَّم، يقل الضّغط الأسموزيّ للدَّم. يُثبط هذا الانخفاض في الضّغط الأسموزيّ في الدَّم إفراز الهرمون المانع لإدرار للبول، مُسبِّبًا زيادة في كمية السائل المُتبقية في القناة الجامعة (يُقلِّل من إعادة امتصاص الماء) وبذلك يخرج هذا السائل مَعَ البول ما يُسبِّب نُقصًا في حجم الدَّم وضغطه.

إنَّ نقص أيونات الصوديوم خارج الخلوي يُسبِّب أيضًا امتصاص الماء إلى الخلايا بالخاصة الأسموزيّة، هذا يُلغي جزئيًّا انخفاض الضّغط الأسموزيّ في الدَّم، ولكنه يُنقص حجم الدَّم وضغطه. وإذا كان نقص أيونات الصوديوم شديدًا، فإنَّ نقص حجم الدَّم يكون كبيرًا، ويؤدي إلى ضغط دم غير كافٍ لبقاء الشخص حيًّا. لهذا السبَّب، فإنَّ الملح ضروري للحياة. كثير من الحيوانات تمتلك "جوعًا للملح" وتبحث عنه بنشاط، مثلما تفعل الغزلان في أماكن لعق الملح.

إنَّ الهبوط في تركيز أيونات الصوديوم في الدَّم يُعوَّض عادة بالكليتين تحت تأثير هرمون **الألدوستيرون Aldosterone**، الذي يُفرز من قشرة الغُدّة الكظرية. يُحفِّز ألدوستيرون الأُنيبيبات القريبة المُلتوية والقناة الجامعة على امتصاص أيونات الصوديوم، ومن ثم، يُقلِّل من إفراز أيونات الصوديوم في البول. في حالة الإفراز الشّديد لألدوستيرون، يختفي الصوديوم بشكل كامل من البول. إنَّ إعادة امتصاص أيون الصوديوم عادةً ما يتبعه إعادة امتصاص أيون الكلور والماء، ولهذا يمتلك ألدوستيرون تأثيرًا مُحفِّزًا للحفاظ على الماء والأملاح. ولهذا، فإنه يحافظ على حجم الدم، والمولارية الأسموزيّة، وضغط الدَّم.

إنَّ إفراز ألدوستيرون استجابةً إلى نقصان مستوى أيونات الصوديوم في الدَّم يتم بشكل غير مُباشر. وحيث إنَّ نُقصان تركيز الصوديوم في الدَّم يكون مصحوبًا بنقصان حجم الدَّم، فإنَّ مرور الدَّم بجانب مجموعة من الخلايا المُسماة الجهاز قرب الكبيبي juxtaglomerular apparatus يقل. يقع هذا الجهاز في الكليتين بالقرب من الأُنيبيبات المُلتوية القريبة والشُّريِّن الوارد (الشكل 50-20).



الشكل 50–20

انخفاض حجم الدَّم يُنشِّط نظام رنين - أنجيوتنسين - ألدوستيرون. (1) انخفاض حجم الدَّم ومستوى أيونات الصوديوم في الدَّم يُقلِّل من ضغط الدَّم. (2) انخفاض تدفُّق الدَّم من خلال الجهاز قرب الكبيبي يُنبِّه (3) إفراز الرِّنين إلى الدَّم، الذي يُحفِّز إنتاج أنجيوتنسين I من مولد أنجيوتنسين. (4) أنجيوتنسين I يُحوَّل إلى شكل أنشط، يُسمّى أنجيوتنسين II (5) يعمل أنجيوتنسين II على انقباض الأوعية الدَّموية و (6) إفراز ألدوستيرون من قشرة الغُدّة الكظرية. (7) يُحفِّز ألدوستيرون إعادة امتصاص أيونات الصوديوم من الأُنيبيبات الملتوية البعيدة. زيادة إعادة امتصاص أيونات الصوديوم يتبعه إعادة امتصاص أيونات الكلور والماء. (8) يُسبِّب هذا زيادة في حجم الدَّم. إنَّ زيادة حجم الدَّم ربما تُنبِّه إفراز الهرمون الأُذيني المُدرّ للصوديوم، الذي يُثبِّط إفراز ألدوستيرون. هذان النِّظامان يحافظان على الاتزان الداخلي.

عندما يقل تدفُّق الدَّم، يستجيب الجهاز قرب الكبيبي لذلك بإفراز أنزيم الرِّنين *Renin* إلى الدَّم. يُحفِّز أنزيم الرنين إنتاج الأنجيوتنسين I عديد الببتيد من البروتين المولد لأنجيوتنسين. يُحوَّل أنجيوتنسين I عن طريق أنزيم آخر إلى أنجيوتنسن II، الذي يُحفِّز الأوعية الدَّموية على الانقباض، ويحفز إفراز ألدوستيرون من قشرة الغُدّة الكظرية. ولهذا، يُحافظ على الاتزان الداخلي لحجم الدَّم وضغطه عن طريق تنشيط نظام الرِّنين – أنجيوتنسين – الدوستيرون. إضافة إلى إعادة امتصاص أيونات الصوديوم، يحفّز ألدوستيرون إفراز أيون البوتاسيوم إلى الأُنيبيبات المُلتوية القريبة والقناة الجامعة. نتيجةً لذلك، يقلِّل ألدوستيرون تركيزَ أيونات البوتاسيوم في الدَّم، مُحافظًا بذلك على مستوى ثابت لأيونات البوتاسيوم في مُواجهة التَّغيُّرات التي قد تحصل نتيجة تغيُّر كمية أيونات البوتاسيوم في الغذاء. والأشخاص الذين لديهم نقص في إفراز ألدوستيرون سيموتون إذا لم يُعالجوا بسبب الفقدان الشّديد للماء والأملاح في البول، وتراكُم أيونات البوتاسيوم في دمهم.

إنَّ عمل ألدوستيرون في المُحافظة على الأملاح والماء يُخالف عمل هرمون آخر، هو **العامل الأُذيني المُدرّ للصوديوم Atrial natriuretic hormone**، الذي ذُكِرَ في (الفصل الـ 49). يُفرز هذا الهرمون من الأُذين الأيمن للقلب استجابةً لزيادة حجم الدَّم، الذي يسبب تمدُّد الأُذين. في هذه الظروف، ينخفض إفراز الدوستيرون من قشرة الغُدّة الكظرية، ويزيد إفراز العامل الأُذيني المُدرّ للصوديوم، وهذا يُحفِّز إخراج الأملاح والماء مَع البول، ويُقلِّل حجم الدَّم.

الهرمون المانع لإدرار البول يُحفِّز زيادة عدد قنوات الماء في الغشاء البلازمي للخلايا المُكوِّنة للأُنيبيبات المُلتوية القريبة والقناة الجامعة، جاعلًا هذه التَّراكيب أكثر نفاذية للماء. لهذا، يُحفِّز الهرمون المانع لإدرار البول عملية إعادة امتصاص الماء وإخراج بول ذي تركيز عالٍ بالمادة المُذابة. يُحفِّز ألدوستيرون عملية إعادة امتصاص أيونات الصوديوم، والكلور، والماء عبر الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة، ويُحفِّز إفراز أيونات البوتاسيوم إلى الأُنيبيبات أيضًا. العامل الأذيني المُدرّ للصوديوم يُقلِّل إعادة امتصاص أيونات الصوديوم والكلور.

مراجعة المفاهيم

50-1 تنظيم درجة حرارة الجسم

درجةُ الحرارة من أهم مظاهر البيئة التي يواجهها المخلوق الحي.

- Q_{10} هي نسبة مُعدَّل التَّفاعل عند درجتي حرارة تختلفان بمقدار 10 درجات سيليسوس. للتَّفاعلات الكيميائية Q_{10} يساوي تقريبًا 2.
- تُحدَّد درجة حرارة الجسم عن طريق العوامل الداخليّة مثل عمليات الأيض والعوامل الخارجية التي تؤثّر في انتقال الحرارة.
- تنتقل الحرارة من البيئة إلى الجسم عن طريق أربع آليات، هي: الإشعاع، والتّوصيل، والحمل، والتّبخير (الشكل 50-1).
- يعتمد انتقال الحرارة على نسبة السّطح إلى الحجم، واختلاف درجة الحرارة بين جسمين، والحرارة النّوعية.
- تُقسّم المخلوقات الحية بحسب مصدر الحرارة إلى: داخليّة الحرارة (ذوات الدّم الحار) وهي القادرة على توليد حرارتها، ومُتغيرة الحرارة (ذوات الدّم البارد) التي تعتمد على البيئة.
- مُتغيرة الحرارة (خارجية الحرارة) لها مُعدَّل أيضي مُنخفض، وتنظِّم حرارة أجسامها عن طريق تغيرات سلوكية (أشكال 50-2، 50-3).
- داخليّة الحرارة (ذوات الدّم الحار) تستطيع تنظيم درجة حرارة جسمها عن طريق تغيير مُعدَّل الأيض لديها، ومُعدَّل تدفُّق الدَّم الطَّرفي، والتَّعرُّق أو اللهاث.
- التَّوليد الحراري غير الارتعاشي يولِّد حرارة عن طريق عمليات أيض الدُّهون، أما التَّوليد الحراري الارتعاشي فيستخدم الانقباضات العضلية.
- يتحكم تحت المهاد في التّنظيم الحراري للثدييات (الشكل 50-5).
- مولدات الحمى تُحفِّز الحُمّى، وزيادة درجة الحرارة المُحدَّدة مُسبقًا (المرجعية).
- السُّباتُ نقصٌ في مُعدّلات الأيض، يسمح بتقليل تناول الطعام. تُسمّى الفترةُ الطويلة من السُّبات البياتَ الشتوي.

50-2 المولارية الأسموزيّة والتّوازن الأسموزيّ

للحفاظ على التّوازن الأسموزيّ، يجب أن يكون جسم الحيوان قادرًا على أخذ الماء أو التخلُّص منه إلى البيئة المُحيطة، وقادرًا أيضًا على تنظيم الأيونات.

- الضّغطُ الأسموزيُّ مقياسٌ لقدرة المحلول على أخذ الماء عن طريق الخاصية الأسموزيّة.
- تُعرَّف المولارية الأسموزيّة بأنها المولات المُذابة في لتر من المحلول.
- تفقد الخليّة الماء إذا وضعت في محلول عالي التَّركيز من المواد المذابة. أما في محلول قليل التركيز من المواد المذابة، فإنها تكتسب الماء. وفي محلول مُتعادل لا يحدث تغيير في حجم الخليّة.
- المُتطابقاتُ الأسموزيّةُ مُتعادلةٌ من النَّاحية الأسموزيّة مَعَ بيئتها، أما المُنظِّمات الأسموزيّة، فإنها تتحكم في المولارية الأسموزيّة لسوائل أجسامها.
- فقريات المياه العذبة تحتوي سوائل عالية التَّركيز من المواد المُذابة بالنِّسبة إلى البيئة المُحيطة، أما الفقريّات الْبحريّة فتحتوي سوائل قليلة التَّركيز من المواد المُذابة مُقارنةً مَعَ بيئتها.

50-3 الأعضاء المُنظِّمة للأسموزية

مُعظم المخلوقات، ومن ضمنها المخلوقات أُحادية الخليّة، طوَّرت آلية لتتعامل مَعَ مشكلات التّوازن المائي.

- الدِّيدان المُسطحة تستخدم أنابيب النيفريديا الابتدائية المُتَّصلة مَعَ الخلايا اللَّهبية التي تسحب السائل من داخل الجسم في اتجاهها (الشكل 50-7).
- اللافقريات الأُخرى تمتلك نفريديا تفتح من الطّرفين إلى داخل الجسم وخارجه، حيثُ تحدث ترشيحًا لسوائل الجسم، ومن ثمَّ إعادة امتصاص للأملاح قبل طرح الفضلات إلى الخارج (الشكل 50-8).
- تمتلك الحشرات أنابيب ملبيجي التي يُفرز من خلالها حمض البوليك وفضلات أُخرى إلى عضو الإخراج، ويُعاد امتصاص الماء والأملاح قبل طرحها إلى الخارج (الشكل 50-9).
- تمتلك الفقريّات الكلى التي تُنتج البول عن طريق الترشيح، والإفراز، وإعادة الامتصاص.

50 – 4 تطوُّر الْكلية في الفقريّات

تتكون الْكلية منَ آلافِ الوحدات المُسماة الوحدات الأُنبوبية الكلوية، التي تُنظِّم سوائل الجسم.

- تتكون الوحدة الأُنبوبية الكلوية من الكُبّة، ومحفظة بومان، والأُنيبيبات الملتوية القريبة، والتواء هنلي، والأُنيبيبات الملتوية البعيدة، والقناة الجامعة (الشكل 50-10).
- تمتلك أسماك المياه العذبة سوائل ذات تراكيز عالٍ من المواد المُذابة بالنِّسبة إلى البيئة. وتُخرجُ كمية كبيرة من الماء وتمتصُّ الأيونات (الشكل 50-11).
- تمتلك أسماك المياه المالحة سوائل ذات تراكيز منخفضة من المواد المُذابة بالنِّسبة إلى البيئة. تمتص كمية كبيرة من الماء، وتطرح الأيونات إلى الخارج عبر الخياشيم عن طريق النَّقل النَّشط. تطرح هذه الأسماك بولًا مُتعادل التّركيز بالنِّسبة إلى الدَّم.
- الأسماك الغضروفية تمتلك سوائل ذات تراكيز مُتعادلة مَعَ البيئة؛ لأنها تحتفظ بالبولينا، وتَضخُّ المواد الإلكتروليتية عن طريق النَّقل النَّشط، وتفرزُ بولًا متعادلًا من ناحية التَّركيز مَعَ الدَّم.
- تتصرف برمائيات المياه العذبة وزواحفها كتصرف أسماك المياه العذبة، وعمل كلى الزَّواحف الْبحريّة كعمل كلى الأسماك العظمية الْبحريّة.
- الزَّواحف البرية (التي تعيش على اليابسة) لا تستطيع إنتاج بول ذي تركيز عالٍ من المواد المُذابة.
- تستطيع الثّدييّات والطّيور طرح بول ذي تركيز عالٍ من المواد المُذابة، وتستطيع الاحتفاظ بالماء (الشكل 50-12).

50-5 الفضلات النيتروجينية: الأمونيا، واليوريا (البوليا)، وحمض اليوريك (البوليك)

عندما تحطِّمُ الحيوانات كلاًّ من الأحماض الأمينية والنووية فإنها تنتجُ فضلات نيتروجينية سامة (الشكل 50-13).

- الأمونيا سامة جدًا، وتحتاج إلى كمية كبيرة من الماء للتخلُّص منها عن طريق الجسم، أو من خلال الخياشيم في حالة الأسماك.
- البولينا أقل سمية من الأمونيا، وتحتاج إلى ماء أقل للتخلُّص منها، وتحتاج إلى طاقة لتصنيعها.
- حمض البوليك هو أقلها سُميّة، ويحتاج إلى كمية أقل من الماء للتخلُّص منه، وأكثرها إنفاقًا للطاقة عند تصنيعه.

50-6 الكلية في الثّدييّات

تُعالَج كِلية الإنسان 180 لترًا من الرَّاشح كلّ يوم، وتُنتِج بولًا يُطرح من خلال الإحليل (الشكل 50-14).

- تمتلك الْكلية ثلاث وظائف أساسية: التَّرشيح، وإعادة الامتصاص، والإفراز (الشكل 50-15).
- تحدث عملية التَّرشيح في الكُبّة، حيث يُزال كلّ شيء من الدَّم ما عدا الخلايا والبروتينات الكبيرة، وجزيئات أُخرى كبيرة.
- إعادةُ الامتصاصِ حركةٌ انتقائيّةٌ للمواد الغذائية، والأيونات، والماء، من الرَّاشح إلى الدَّم.
- الإفرازُ عمليةُ حركةِ المواد من الدَّم إلى الرَّاشح.
- يمرّ الرَّاشح من محفظة بومان إلى الأُنيبيبات الملتوية القريبة، ثمّ التواء هنلي، ومن ثمّ إلى الأُنيبيبات الملتوية البعيدة، ومن هناك إلى القناة الجامعة (الشكل 50-16).
- يمرّ الدَّم من الشِّريان الصغير الوارد إلى الكُبّة، ومن ثمّ إلى الشِّريان الصغير الصادر منها، ومن هناك إلى الشُّعيرات حول الأنيبيبة، وأخيرًا إلى الأوعية المُستقيمة.
- تتخلَّص الْكلية من كثير من المواد المُضرة، مثل الفضلات النيتروجينية، والأيونات الزائدة، والسُّموم.
- يُحدث التواء هنلي تدرجًا أسموزيًّا متزايدًا من قشرة الْكلية في اتجاه نُخاعها.
- كلما زاد طول التواء هنلي، تمَّ إنتاج بول مُركَّز أكثر (الشكل 50-17).
- تُنظِّم الْكلية مستوى المواد الإلكتروليتية عن طريق إعادة الامتصاص والإفراز.

50-7 السيطرة الهرمونية للتّنظيم الأسموزيّ

تحافظ الْكلية على حجم الدَّم، وضغطه، والضّغط الأسموزيّ لبلازما الدَّم، وتُنظِّم جميعها بفعل الهرمونات (الشكل 50-19).

- ينتُج الهرمون المانع لإدرار البول من تحت المهاد، ويُحافظ على الماء في الجسم عن طريق زيادة نفاذية القناة الجامعة للماء (الشكل 50-19).
- يُثبِّط انخفاض مستويات أيون الصوديوم إفراز الهرمون المانع لإدرار البول، ويحفِّزُ الألدوستيرون تناول أيونات الصوديوم من الأُنيبيبات الملتوية البعيدة، وإرسالها إلى الدَّم.
- الهرمون الأُذيني المُدر للصوديوم له فعل مُعاكس لعمل الألدوستيرون.
- يُنشِّط انخفاض حجم الدم نظام رنين – أنجيوتنسين – الدوستيرون (الشكل 50-20).

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. إحدى هذه الطُّرق لا تستخدم للحفاظ على البيئة الداخليّة ثابتة في الجسم:
أ. تغيُّرات سلوكية. ب. التَّغذية الراجعة السالبة.
ج. تأثيرات هرمونية. د. التَّغذية الراجعة الموجبة.

2. التَّشابه بين الأجهزة الإخراجية في الفقريّات واللافقريات يتضمن:
أ. ترشيح السّائل الجسمي.
ب. استخدام الأنيبيبات لاحتواء الرَّاشح.
ج. إعادة امتصاص الأيونات والماء.
د. كلّ ما ذُكر.

3. إذا قرّر أستاذك في البحث عمل مشروع على فعالية ترشيح أنابيب ملبيجي. فإنك ستدرس:
أ. النمل. ب. الطّيور.
ج. الثّدييّات. د. ديدان الأرض.

4. يُعَدُّ دم أسماك القرش مُتعادلًا أسموزيًّا مَعَ مياه البحر بسبب إعادة امتصاص ________________ إلى دمها.
أ. الأمونيا. ب. حمض البوليك.
ج. البولينا. د. كلوريد الصوديوم.

5. من أهم وظائف جهاز الإخراج التخلُّص من النيتروجين الزائد الناتج عن عمليات الأيض. أحد هذه المخلوقات الحية أكثر فعالية في تغليف أو معالجة النيتروجين لطرحه إلى الخارج:
أ. الضفدع. ب. أسماك المياه العذبة.
ج. الإيجوانا. د. الجمل.

6. من وظائف الكِلية:
أ. إزالة المواد الضارة من الجسم.
ب. إعادة امتصاص الماء لاستخدامه من جديد.
ج. تنظيم مستوى الأملاح في الدَّم.
د. كلّ ما ذكر.

7. إذا أصابك التهاب (عدوى) وكان ذا تأثير في عملية إعادة امتصاص الأيونات من الرَّاشح، فإنّ هذه الإصابة ستسبب إصابة خلايا تقع في:
أ. محفظة بومان. ب. الكُبَّة.
ج. الأُنيبيبات الكلوية. د. القناة الجامعة.

8. يُفرز الإنسانُ الزائدَ من الفضلات النيتروجينية على شكل:
أ. حمض البوليك البلّوري. ب. مركبات تحتوي على البروتين.
ج. الأمونيا. د. البولينا.

9. الجملة غير الصحيحة هي:
أ. الهرمون المانع لإدرار البول يجعل القناة الجامعة أكثر نفاذية للماء.
ب. تحتوي الجوانو على تركيز عالٍ من حمض البوليك.
ج. يُفرز الألدوستيرون من تحت المهاد استجابةً إلى مستويات عالية من أيونات الصوديوم في الدَّم.
د. حمض البوليك أقل الفضلات النيتروجينية ذائبية.

10. الفـرق الرئيس بين الحيوانات داخليّـة الحرارة ومتغيرة الحرارة بالنِّسبة إلى المُحافظة على درجة حرارة الجسم هو:
أ. تعتمد الحيوانات مُتغيرة الحرارة بشكل كبير على الظروف البيئية لتحديد درجة حرارة الجسم.
ب. الحيوانات داخليّة الحرارة لا تتأثر بالظروف البيئية.
ج. تعتمد الحيوانات مُتغيرة الحرارة بشكل كبير على التّكيّفات السلوكية أكثر من الحيوانات داخليّة الحرارة.
د. الحيوانات داخليّة الحرارة أكبر من الحيوانات متغيرة الحرارة.

11. المخلوقـات المُنظِّمـة للضَّغـط الأسموزيّ تكـون بهـا السوائل الداخليّـة ________________ بالمُقارنة مَعَ البيئة المُحيطة.
أ. مُتعادلة.
ب. تحتوي على الكثير من المواد المُذابة.
ج. تحتوي على القليل من المواد المُذابة.

12. إذا كان الإنسان من ذوات الدَّم الحار (داخليّة الحرارة)، فإن سبب نقص درجة حرارة الجسم أو زيادتها، هو:
أ. الآليات التي تتحكم في حرارة الجسم غير كافية، وتسمح بتغيرات كبيرة في درجة الحرارة.
ب. حرارةُ الجسم هي مجموعُ الحرارةِ الناتجة عن تفاعلات الأيض والحرارة المنقولة من البيئة.
ج. مُعدَّلات وتفاعلات الأيض يمكن أن تتغير بسبب المرض أو مستوى النَّشاط.
د. (ب) و (ج).

13. أنت وزميلك في الدِّراسة تريدان رسم المسار المُتحكِّم في عملية إعادة امتصاص أيونات الصوديوم عندما ينخفض ضغط الدَّم. التسلسل الصحيح للأحداث هو:
1. يُفرز الألدوستيرون.
2. أُنيبيبات الكِلية تُعيد امتصاص أيونات الصوديوم.
3. يُفرز الرِّنين.
4. يقوم الجهاز القريب من الكُبَّة برصد انخفاض ضغط الدَّم.
5. يتم إنتاج الأنجيوتنسين II.
أ. 1، 3، 5، 2، 4.
ب. 4، 2، 3، 1، 5.
ج. 4، 3، 5، 2، 1.
د. 2، 4، 3، 1، 5.

أسئلة تحدٍّ

1. على أي من أجزاء الوحدة الأُنبوبية الكلوية تعمل هذه الهرمونات، صِف متى وكيف تقوم الهرمونات بعملها.
أ. الهرمون المانع لإدرار البول
ب. الألدوستيرون
ج. العامل الأُذيني المُدرّ للصوديوم

2. الدكتور المُعالج لجميلٍ مهتم، ويتوقع أن كِليته لا تعمل بالشَّكل الصحيح. وهو يريد أن يُحدِّد ما إذا كان حجم الدَّم الذي يتدفَّق من خلال الكِلية (يُسمّى مُعدَّل تدفُّق الدَّم في الكِلية) يقع ضمن المدى (المُعدَّل) الطبيعي. احسب مُعدَّل تدفق الدَّم "الطبيعي" في الكِلية اعتمادًا على المعلومات الآتية:
وزن جميل 90 كجم. افترض أنَّ حجم الدَّم الكلي طبيعي، ويساوي 80 مل / كجم من وزن الجسم، وكمية الدَّم التي يضخّها القلب / دقيقة (الناتج القلبي) كانت طبيعية. افترض أنَّ مُعدَّل تدفُّق الدَّم للكِلية 21% من الناتج القلبي.

3. لماذا يخرج الفيل في حديقة الحيوانات في يوم بارد إلى الخارج، في حين تبقى الثّدييّات الصغيرة الأُخرى مثل الفئران في الداخل؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 51

جهــاز المنــاعــة

The Immune System

مقدّمة

عندما نفكر في كيفية دفاع الحيوانات عن نفسها، نتذكر السلاحف بدرعها الواقي القوي. على كل حال هذا الدِّرع لا يكفي لحماية الحيوان ضد أخطر مُسبِّبات الأمراض للفقريات؛ البكتيريا والفيروسات. نحن نعيش في عالم مليء بالمخلوقات الدَّقيقة التي لا تُرى بالعين المجردة، ولا يستطيع أيّ حيوان من الفقريات النَّجاة من هذه المخلوقات إلا بحماية مُناسبة. لقد طوَّرت أجسام الحيوانات نُظمًا دفاعية عدَّة فعالة. ولكن، تبقى هذه النُّظم المناعية ليست ذات كفاءة مثالية. إذ إنَّ نحو 40 مليون شخص قتلهم فيروس الإنفلونزا بين 1918 – 1919، وسنويًّا يموت قرابة مليون شخص بسبب الملاريا. إنَّ الأبحاث مُستمرة لمحاولة تحسين أجهزتنا المناعية ضد الأمراض المُعدية والسارية.

موجز المفاهيم

1-51 الجهاز الغطائي: خط الدِّفاع المناعي الأول

- الجلد حاجز ضد العدوى.
- تمنع سطوح الأغشية المُخاطية الطلائية دخول المخلوقات المُمرضة.

2-51 المناعة اللانوعية: خط الدِّفاع المناعي الثاني

- تتخلَّص أنواع عدة من الخلايا من الجراثيم الغازية بشكل لا نوعي.
- الاستجابة الالتهابية هي استجابة مناعية لانوعية للعدوى الجرثومية أو تهتك الأنسجة.
- تُساعد البروتينات المُتمِّمة والإنترفيرون على التَّخلص من مُسبِّب المرض.
- تُظهر أنواع كثيرة من المخلوقات استجابة مناعية لانوعية.

3-51 الاستجابة المناعية النَّوعية: خط الدِّفاع المناعي الثالث

- لوحظت المناعة منذ القدم، لكن آلية عملها تمَّ فهمها أخيرًا.
- مولّدات الضِّد تُحفِّز الاستجابة المناعية النَّوعية.
- تقوم الخلايا الليمفية بالاستجابة المناعية النَّوعية.
- المناعة النَّوعية؛ نشطة أو سلبية.
- عملية تكوُّن الدَّم هي التي تُعطي خلايا الجهاز المناعي.
- يُدعم جهاز المناعة بنوعين من الأعضاء.
- تطوَّر شكلان من المناعة التَّكيُّفية.

4-51 الخلايا التَّائية: المناعة الخلوية

- تحمل بروتينات مُعقَّد التَّوافق النسيجي معلومات للتَّفريق بين الذَّات والغريب.
- تقضي الخلايا التائية السامة على الخلايا السرطانية والخلايا المُصابة بالفيروسات.
- تُفرز الخلايا التائية المُساعدة بروتينات لتوجيه الاستجابة المناعية.
- الخلايا التائية هي المسؤولة عن رفض الأعضاء المنقولة.
- تُفرز أنواع عدَّة من الخلايا المناعية المحركات الخلوية (السيتوكاينات).

5-51 الخلايا البائية: المناعة السائلة وإنتاج الأجسام المُضادة

- يُظهر تركيب البروتينات الكروية المناعية (الأجسام المُضادة) مناطق مُتغيرة وأخرى ثابتة.
- المجموعات الخمس للبروتينات الكروية المناعية لها وظائف مُختلفة.
- يُعزى سبب تنوع البروتينات الكروية المناعية إلى إعادة ترتيب المادة الوراثية (DNA).
- الاستجابة الثانوية لمولِّد ضد ما فعَّالة أكثر من الاستجابة الأولية.

6-51 المناعة الذَّاتية وفرط الحساسية

- تنتج الأمراض المناعية الذَّاتية عن هجوم مناعي على أنسجة الجسم نفسه.
- الحساسية يُسبِّبها إفراز الجسم المُضاد IgE استجابة لمولِّدات الضِّد.
- فرط الحساسية المُتأخرة تقوم به خلايا تائية مُساعدة وخلايا مبتلعة كبيرة.

7-51 الأجسام المُضادة في تشخيص الأمراض ومُعالجتها

- تدل زُمَر الدَّم على مولّدات الضِّد الموجودة على سطوح خلايا الدَّم الحمراء للشَّخص.
- يُحدَّد نوع زمرة الدَّم بالتَّخثر.
- تنتُج تفاعلات نقل الدَّم من نقل دم غير مُطابق.
- الأجسام المُضادة أُحادية السُّلالة أداة ذات قيمة في التَّشخيص والعلاج.

8-51 مُسبِّبات المرض التي تتهرَّب من جهاز المناعة

- تغير كثير من مُسبِّبات المرض مولّدات الضِّد السَّطحية لتفادي كشفها من قِبَل جهاز المناعة.
- تطوَّرت عند البكتيريا آليات عدة للتَّهرُّب من الهجوم المناعي.
- يقتل فيروس الإيدز الخلايا التائية المُساعدة، ويُثبِّط المناعة.

1-51 الجهاز الغطائي: خط الدِّفاع المناعي الأول

كما أنَّ لشبكة الحاسوب مستويات عدة من الحماية ضد الهجوم الخارجي، فإن أجسام الفقريات لديها مستويات عدة من خطوط الدِّفاع ضد المخلوقات الدقيقة المُهاجِمَة.

1. **الجهاز الغطائي The integumentary system**. الطبقة الخارجية من أجسام الفقريات، ويشكل خط الدِّفاع المناعي الأول الذي يُشكل حاجزًا ضد دخول الميكروبات. وهو يشمل **الجلد الخارجي (Integument)** والأغشية المخاطية التي تبطن ممرات الجهاز التنفسي، والجهاز الهضمي، والجهاز البولي التناسلي. تفرز خلايا الجلد والأغشية المخاطية أنواعًا عدّةً من المواد الكيميائية والبروتينات التي تمنع نمو المخلوقات الدَّقيقة **المُسببة للمرض Pathogens**.

2. **المناعة اللانوعية (الفطرية) Nonspecific (Innate) Immunity**. إذا تمَّ اختراق خط الدِّفاع المناعي الأول في أثناء حدوث جرح في الجلد مثلًا، يقوم الجسم بشن استجابة مناعية خلوية وكيميائية، مُستخدمًا خلايا، هي جزء من **جهاز المناعة اللانوعية** "أو الفطرية" **Nonspecific or innate immune system**. وهناك مواد كيميائية وبروتينات إضافية يُنتجها الجسم للمُساعدة على قتل الميكروبات المُهاجِمَةِ. وتعمل هذه الدِّفاعات بسرعة عند حدوث العدوى.

3. **المناعة النوعية Specific Immunity**. وكسلاح أخير، فإنَّ الجسم مزوّدٌ بخلايا، هي جزء من جهاز المناعة النوعية. هذا النظام يُمكنه التَّعرف بدقة إلى الجسم المُهاجِم والتَّخلص منه، ومن أي بكتيريا أو فيروس مُهاجم اخترق خط الدفاع الأول والمناعة اللانوعية. هناك نوع من الخلايا المناعية النوعية، يُهاجم، ويقتل بضراوة أيَّ جسم غريب، بما فيها خلايا الجسم نفسه المُصابة بالفيروسات؛ وهناك نوع آخر من الخلايا يقوم بوسم "تأشير" الخلايا الغريبة أو الفيروسات لتقوم خلايا نظام المناعة اللانوعية بالتَّخلص منها.

في هذا الفصل، سنناقش بالتَّفصيل خطوط الدِّفاع المناعية الثلاثة، ونبدأ فيما يأتي بالجلد.

الجلد حاجز ضد العدوى

يُعَدُّ الجلد أكبر أعضاء الجسم، حيث يُشكل ما نسبته 15% من وزن الشخص البالغ. إنَّ الغطاء الجلدي يدافع عن الجسم بوصفه حاجزًا واقيًا غير قابل للاختراق، ومُدعم أيضًا بأسلحة كيميائية على سطحه. تجعل الغدد الدُّهنية وغدد العرق حموضة الجلد ما بين 3–5 درجات، وهذه الأحماضة تكفي لتثبيط نمو كثير من الجراثيم المُمرضة. والعرق يحوي أيضًا أنزيم الليسوزايم، الذي يهضم جدار خلايا البكتيريا، ويقتلها.

ويُعَدُّ الجلد موطنًا لكثير من **الجراثيم المُتعايشة Normal flora**، غير المُسببة للمرض مثل البكتيريا أو الفطريات التي تأقلمت للعيش في ظروف الجلد في مناطق مُختلفة من الجسم. قد تحاول البكتيريا المُسببة للمرض أن تستوطن الجلد، ولكنها تفشل؛ لأن البكتيريا المُتعايشة تنافسها، فتمنع نموها.

إضافة إلى أنَّ الجلد يُدافع عن الجسم ضد اختراق المخلوقات الدقيقة، فإنَّه يمنع خسارة الجسم لكميات كبيرة من الماء عن طريق التَّبخر أيضًا.

البَشرة Epidermis سُمكها نحو 10–30 خلية، وهذا يساوي سُمك هذه الورقة التي بين يديك. تحتوي الطبقات العليا من البشرة، التي تُسمّى الطبقة المُتقرّنة *Stratum corneum*، الخلايا التي يُمكن أن تهترئ بسبب الضغط والاحتكاك. وتنسلخ هذه الخلايا باستمرار، وتُستبدل بطبقات جديدة تنتج عن الطبقة الداخلية للبشرة، أي من الطبقة القاعديّة *Stratum basale*، التي تحتوي الخلايا الأكثر قدرة على الانقسام في جسم الحيوان الفقري. تتحرك الخلايا الجديدة إلى الأعلى لتدخل الطبقة الوسطى الواسعة من البشرة، أي الطبقة الشائكة *Stratum spinosum*. وفي أثناء تحرُّك هذه الخلايا، فإنَّ بروتين الكيراتين، يتكون فيها، فيجعلها أقوى وأكثر مقاومة للماء.

تصل الخلايا أخيرًا إلى الطبقات العلوية من البشرة، حيث تبقى هناك مدّة شهر تقريبًا قبل أن تنسلخ، وتُستبدل بخلايا جديدة من الأسفل. ويتميز مرض الصَّدفيّة، وهو مرض جلدي مزمن يصيب نحو 4 ملايين شخص في أمريكا، بأنَّ خلايا البشرة تُستبدل كل 3–4 أيام، أي أسرع من الطبيعي بثمانية أضعاف تقريبًا. تحتوي **الأدمة Dermis**، أي الطبقة الثانية من الجلد، أنسجة ضامة، وهي أسمك بـ 15–40 مرة من طبقة البشرة. توفر الأدمة الدَّعم الشكلي لطبقة البشرة، وتوفر أيضًا وسطًا لمرور الأوعية الدَّموية، والنِّهايات العصبية، والخلايا العضلية، والتراكيب الأخرى المُناسبة في الجلد.

تحتوي طبقة تحت الأدمة خلايا دهنية في المقام الأول. تعمل هذه الخلايا بوصفها واقيًا للصدمات، وتوفر العزل المُناسب، وتحافظ على درجة حرارة الجسم. يختلف سُمك هذه الطبقة باختلاف مناطق الجسم. فهي غير موجودة في جفن العين، ويبلغ سُمكها نصف سنتمتر في باطن القدم، وقد تكون أكثر سمكًا من ذلك في مناطق أخرى، مثل الأرداف والأفخاذ.

تمنع سطوح الأغشية المخاطية الطلائية دخول المخلوقات المُمرضة

إضافة إلى الجلد، هناك ثلاثة سبل محتملة لدخول المخلوقات الدقيقة والفيروسات يجب حراستها، هي: ممرات الجهاز الهضمي، والممرات التنفسية، وممرات الجهاز البولي التناسلي. تذكّر أنَّ كلاً من هذه الممرات تفتح إلى الخارج. كلّ من هذه الممرات مبطّن بخلايا طلائية، يتمُّ تجديدها باستمرار مثل طبقات الجلد.

هناك خلايا متخصصة مبعثرة بين خلايا الأنسجة الطلائية تقوم بإفراز المخاط، الذي يغطي سطوح الأغشية الطلائية. وغالبًا ما تُحاصر المخلوقات الممرضة بهذه الطبقات المُخاطية، ويتمُّ التَّخلص منها بطرق مُختلفة بحسب الجهاز.

الجراثيم الموجودة في الطعام، يموت معظمها عن طريق اللعاب (الذي يحوي أنزيمات الليسوزايم الهاضمة)، أما الجراثيم التي تنجو من اللعاب فستواجه بيئة شديدة الأحماضة في المعدة، إضافة إلى أنزيمات هاضمة في الأمعاء. علاوة على ذلك، يوجد في الجهاز الهضمي أنواع كثيرة من البكتيريا المُتعايشة في الأمعاء تمنع نموّ البكتيريا الممرضة. إنَّ البكتيريا المُتعايشة في الأمعاء تنافس البكتيريا الممرضة، وقد تفرز مواد قاتلة للبكتيريا الممرضة.

تُحاصر المخلوقات الدَّقيقة التي تدخل في أثناء الشهيق بالأغشية المُخاطية التي تبطِّن الممرات الهوائية قبل أن تصل إلى الرِّئتين، حيث البيئة الرَّطبة والدافئة الملائمة لنمو المخلوقات الدَّقيقة. إنَّ الخلايا الطلائية المُبطنة للمرات الهوائية لها أهداب تتحرك باستمرار، فتحرك الطبقة المخاطية إلى الأعلى في اتجاه الحنجرة. هناك، يتم خروج المخاط وابتلاعه، ليدخل البلعوم، ثم إلى المعدة حيث تقتل درجةُ الأحماضة المرتفعة معظمَ أنواع البكتيريا. ومن مضار التدخين، أنَّ النيكوتين يُسبِّب شللًا لأهداب الخلايا الطلائية في الجهاز التَّنفسي، ما يوقف عملية تنقية الهواء الطبيعية لحماية الرئتين.

الإفرازات المهبلية لزجة وحمضية، وهي أيضًا تدعم نمو البكتيريا المُتعايشة؛ تُساعد كلّ هذه الخصائص على منع دخول المخلوقات الغريبة. وفي كلٍّ من الرِّجال والنساء، فإنَّ البول الحمضي يُنظِّف باستمرار المجاري البولية من المخلوقات الممرضة. إضافة إلى هذه الحواجز الفيزيائية والكيميائية ضد اختراق مسببات المرض، يستخدم الجسم أنظمة دفاعية أخرى مثل التقيؤ، والإسهال، والعطاس، والسعال؛ للتَّخلص من مسببات الأمراض الميكروبية.

يشكل الجهاز الغطائي خط الدِّفاع الأول. توفر الخلايا الطلائية، المغطاة بطبقة مخاطية في مناطق عدة من الجسم، حاجزًا فيزيائيًا ضد اختراق مُسبِّبات المرض. تُزاح الطبقة المخاطية بعيدًا، ويتمُّ التَّخلص منها، ومما يعلق بها من مخلوقات دقيقة وحطام.

2-51 المناعة اللانوعية: خط الدفاع المناعي الثاني

عند فشل الدِّفاعات السطحية، يوظف الجسمُ دفاعاتٍ لانوعية خلوية وكيميائية ليدافع عن نفسه. وهذا هو المقصود بخط الدِّفاع المناعي الثاني. ولهذه الدِّفاعات اللانوعية صفةٌ مشتركة واحدة، وهي الاستجابة لأيِّ هجوم جرثومي دون الحاجة إلى تحديد هوية المخترق بالضبط، لهذا فهي دفاعات سريعة جدًا.

تتخلص أنواع عدة من الخلايا من الجراثيم الغازية بشكل لانوعي

من أهم الدِّفاعات اللانوعية بعضُ **خلايا الدَّم البيضاء Leukocytes** التي تجري في أنحاء الجسم، وتُهاجم مُسبِّبات المرض في الأنسجة. هناك ثلاثة أنواع من خلايا الدم البيضاء تمَّ التَّعرف إليها، وكلّ منها يقضي على الميكروبات الغازية بطريقة مُختلفة.

الخلايا المبتلعة الكبيرة

تُسَمّى هذه **الخلايا المبتلعة الكبيرة Macrophages**؛ لأنها كبيرة الحجم، وذات أشكال غير منتظمة، وهي تقتل الجراثيم عن طريق هضمها بعد ابتلاعها، تمامًا كما تفعل مخلوقات الأميبا عند ابتلاعها الغذاء وهضمه (الشكل 51-1). عند دخول الجرثومة إلى داخل الخلية المبتلَعة، تُحاط بغشاء، وتُشكل جسمًا بلعميًّا يلتحم مع غشاء عضيات الأجسام المحللة (الليسوسوم). ينشِّط هذا الاندماج الأنزيمات الهاضمة، فتقوم بقتل الجرثومة وهضمها.

إضافة إلى ذلك، يتمُّ إنتاج كميات كبيرة من الجذور الحرة المُحتوية على الأكسجين كثيرًا في الجسم البلعمي؛ وهذه الجذور الحرّة لها نشاط تفاعلي في تحطيم مُسبِّب المرض.

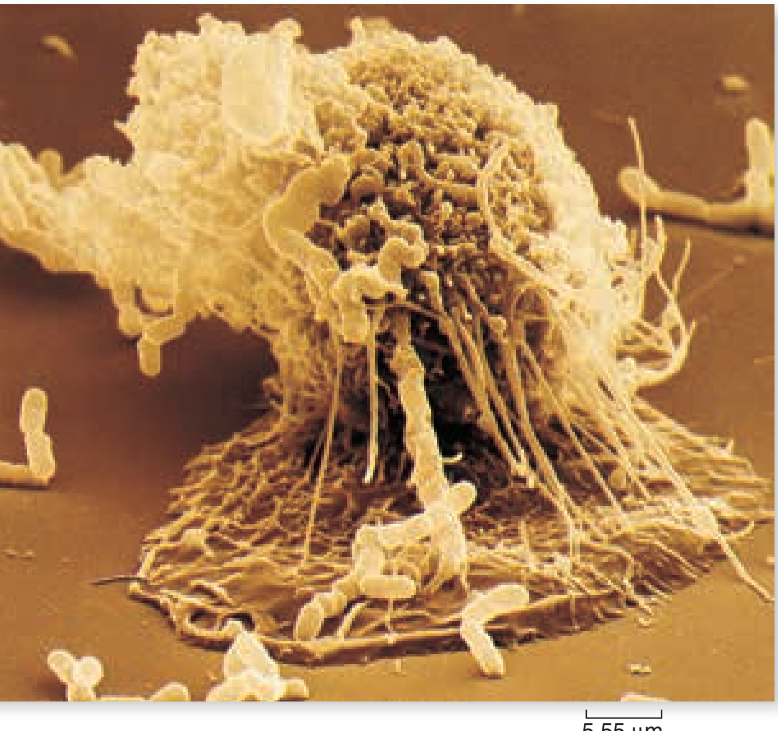
إضافة إلى البكتيريا، يمكن للخلايا المبتلِعَة أن تبتلعَ الفيروسات، وحطام الخلايا الميتة، وذرات الغبار من الرئتين. تتجول الخلايا المبتلِعة الكبيرة باستمرار ضمن السوائل بين النسيجية، ووظيفة هذه الخلايا مساعدة الخلايا الأكولة المُتخصصة التي تشكل جزءًا من بعض الأعضاء مثل الكبد، والطحال، ونخاع العظم. استجابة للعدوى الجرثومية، تخرج وحيدات النوى والخلايا المبتلعة الكبيرة غير البالغة الموجودة في الدم من بين الخلايا الطلائية للشعيرات الدَّموية، وتدخل إلى الأنسجة الضامة، ومن هناك، تهرع إلى مكان العدوى، حيث تنمو وحيدات النوى إلى خلايا مبتلعة كبيرة ونشطة.

الخلايا المتعادلة

الخلايا المتعادلة Neutrophils أكثر أنواع الخلايا البيضاء في الدم، حيث تشكل ما نسبته 50-70% من خلايا الدم البيضاء في الدَّم. وهي أول أنواع الخلايا التي تظهر في مكان العدوى عند دخول الجراثيم الممرضَة. والخلايا المتعادلة مثلها كمثل المبتلِعة الكبيرة، تخرج من بين الخلايا الطلائية للشعيرات الدَّموية، وتدخل إلى الأنسجة الضامة عند مكان العدوى، وتقوم بابتلاع أنواع عدة من مُسبِّبات الأمراض. تشبه آلية عمل هذه الخلايا بقتل الجراثيم طريقة عمل المبتلعة الكبيرة، إلا أنها تنتج مجموعة أكبر من الجذور الأكسجينية المُتفاعلة النشطة.

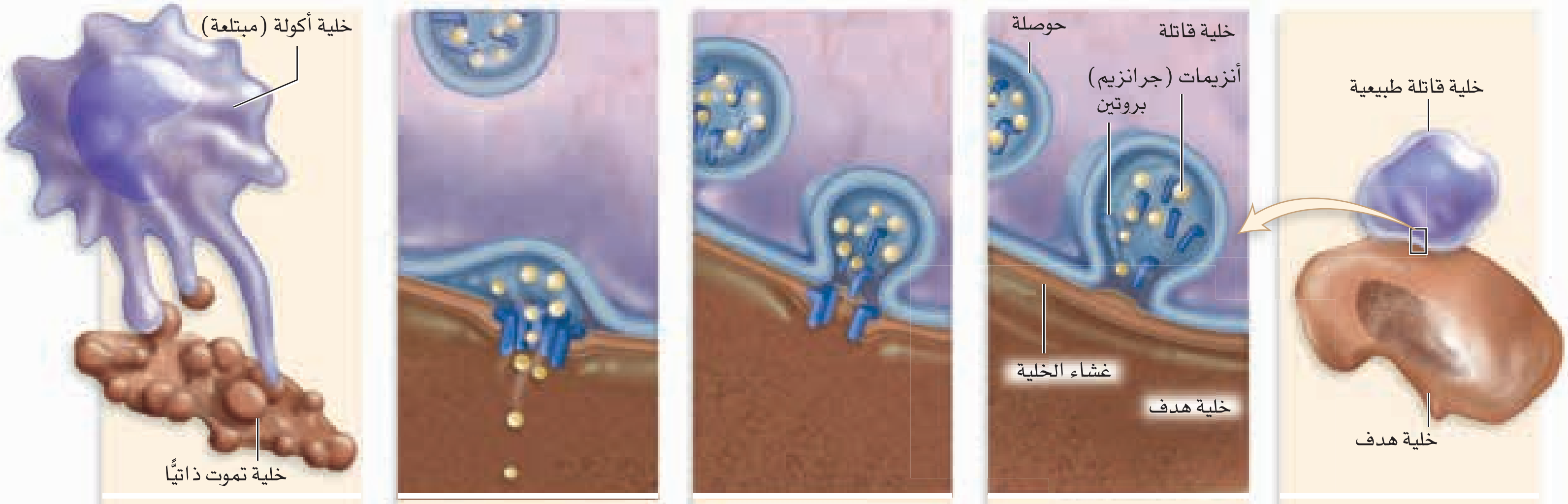
الخلايا القاتلة الطبيعية

الخلايا القاتلة الطبيعية لا تهاجم الميكروبات الغازية بشكل مباشر، ولكنها تقتل خلايا الجسم المُصابة بالفيروسات، وهي لا تقتل بالبلعمة، لكنها تقتل بنظام (الموت المبرمج للخلايا) الخلية المصابة (انظر الفصل الـ 19). هناك بروتينات ثاقبة تُفرزها الخلايا القاتلة، فتدخل إلى الغشاء الخلوي للخلية الهدف، ثم تتبلور مُحدثة ثقوبًا صغيرة جدًا في الغشاء. وهناك بروتينات أخرى تنتجها الخلايا القاتلة تُسمى جرانزيمات *Granzymes* تدخل عن طريق الثقوب الصغيرة، فتقوم بتنشيط أنزيمات يُقال لها: كاسبيزات (أنزيمات محللة للبروتينات المحتوية على الأحماض



الشكل 51-1

الخلايا المبتلِعة الكبيرة في أثناء العمل. في هذه الصورة المأخوذة عن طريق المجهر الإلكتروني الماسح خلية مبتلِعة تلتقط البكتيريا عن طريق الزوائد السيتوبلازمية اللزجة. يتمُّ التقاط البكتيريا القريبة من الزَّوائد وابتلاعها.



1. ترتبط الخلية القاتلة بقوة مع الخلية الهدف.

2. في الخلية القاتلة، تحتوي الحويصلات على جزيئات ثاقبة وأنزيمات خارجية تتحرك إلى غشاء الخلية، وتُطلق مُكوناتها بالإخراج الخلوي إلى الحيز بين الخلوي.

3. تتبلمر الجزيئات الثاقبة في الغشاء الخلوي للخلية الهدف مُسبِّبة ثقوباً صغيرة في الغشاء.

4. تتحرك الأنزيمات الخارجية عبر الثقوب، وتنشط أنزيمات الكاسبيزات التي تحث على موت الخلية الهدف المبرمج.

5. خلال عملية الموت المبرمج، تتحطم الخلية الهدف إلى غشاء فيه حويصلات تحتوي مكونات خلوية. تبتلع الخلايا المبتلعة الكبيرة هذه الحويصَلات لتمنع إطلاق مُكوناتها في الأنسجة.

الشكل 51–2

كيف تقضي القاتلات الطَّبيعية على الخلية الهدف. تقتل القاتلات الطَّبيعية الخلايا المُصابة بالفيروسات بالموت الخلوي المبرمج. يتمُّ ذلك بإفراز بروتينات تعمل على إحداث ثقوب صغيرة في الخلية المُراد قتلها، وبروتينات أُخرى تدخل من هذه الثقوب لتُحدث الموت المبرمج.

استقصاء

ماذا يحدث إذا قامت خلية قاتلة طبيعية بقتل خلية هدف مصابة بالفيروس، وذلك بأن تجعل الخلية تنفجر ببساطة، وتُحرِّر جميع محتوياتها في الأنسجة؟

الأمينية سيستين، وحمض أسبارتيك)، موجودة في الخلية الهدف المُصابة، وتقوم بحثِّ ما يعرف بالموت الخلوي المبرمج (الشكل 51-2). وحين تموت الخلية تقوم الخلايا المبتلِعة بابتلاع أشلاء الخلية الميتة للتَّخلص منها.

تهاجم الخلايا القاتلة أيضًا الخلايا السرطانية، حتى قبل أن تشكِّل الخلايا السرطانية أورامًا ملاحظة. إنَّ نظام التَّجسس الصارم الذي تطبقه الخلايا القاتلة الطبيعية هو أهم الدِّفاعات المناعية الفاعلة ضد السرطان. لهذا، يُقال: إنَّ هذه الخلايا تقوم بدور التَّجسس و**المراقبة المناعية Immune surveillance**.

الاستجابة الالتهابية هي استجابة مناعية لانوعية للعدوى الجرثومية أو تهتك الأنسجة

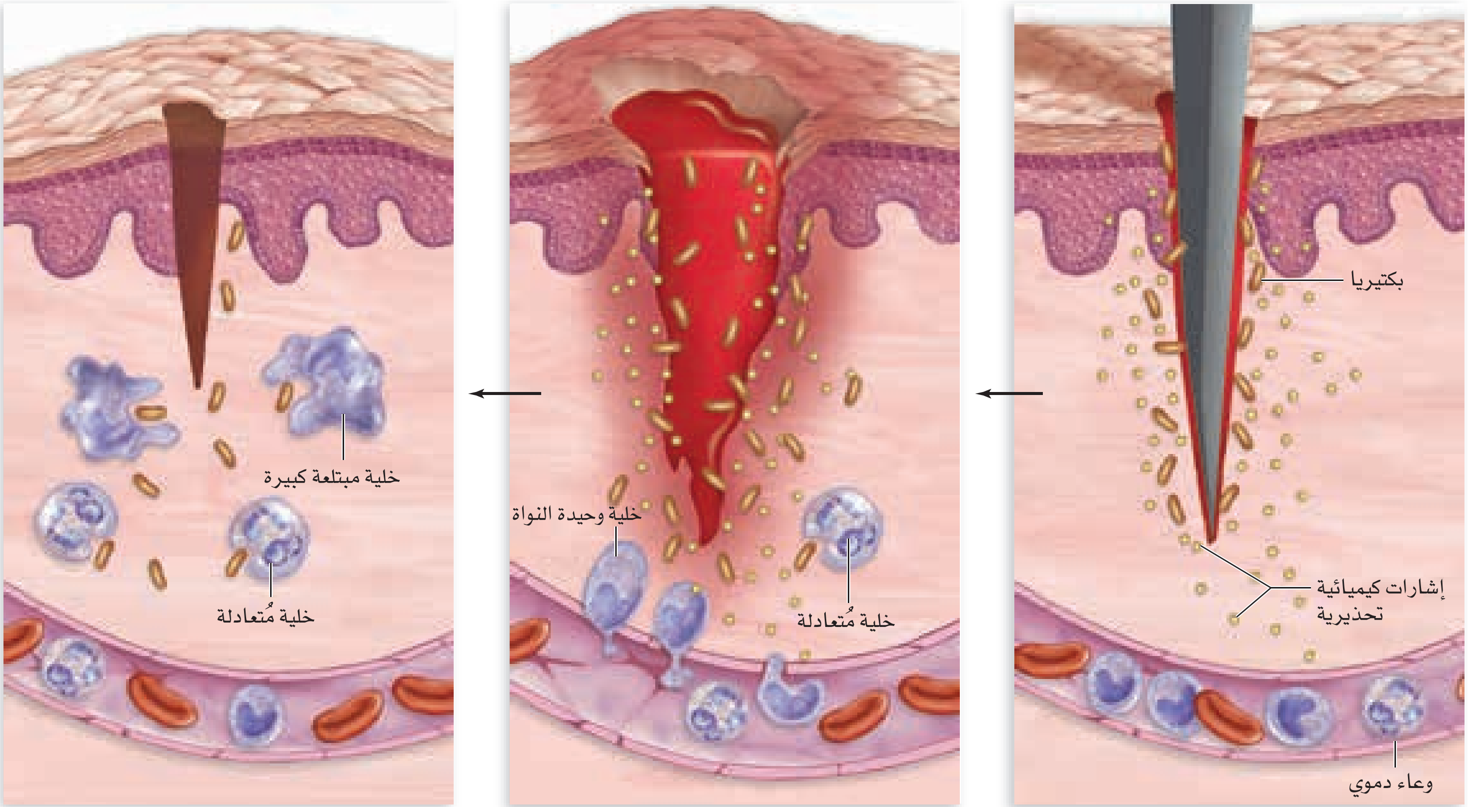
تشمل الاستجابة المناعية الالتهابية أنظمة عدة في الجسم، وهي إما أن تكون محلية، أو واسعة الانتشار في كامل أجهزة الجسم. الاستجابة الحادة هي التي تبدأ بشكل عام بسرعة، ولكنها تستمر مدة قصيرة نسبيًّا.

تُفرز بعض الخلايا المُصابة مواد كيميائية تعمل بوصفها إشارات تحذيرية- مثل الهستامين والبروستاجلاندين، والبراديكاينين (انظر الفصل الـ 46). تعمل هذه المواد الكيميائية على حثِّ الأوعية الدَّموية لتتوسع، ما يزيد من تدفق الدم إلى مكان العدوى، فتصبح المنطقة المصابة حمراء ودافئة، وهذان هما المؤشران الرئيسان للدَّلالة على الالتهاب.

تزيد المواد الكيميائية أيضًا من نفاذية الشعيرات الدَّموية، ما يُسبِّب المؤشر الثالث للالتهاب، وهو الانتفاخ (تجمع السوائل) المُصاحب للعدوى. يُسبِّب الانتفاخ ضغطًا على النهايات العصبية في المنطقة، وهذا إضافة إلى إطلاق عوامل أُخرى، يؤدي إلى الألم، وإلى احتمال فقد وظيفة العضو المصاب، وهذان هما المؤشران الأخيران للالتهاب.

تحثّ زيادة نفاذية الشعيرات الدَّموية على هجرة الخلايا المبتلعة والخلايا المُتعادلة من الدَّم إلى السوائل بين النسيجية، حيث تقوم الخلايا المُتعادلة بهضم الجراثيم الغازية وتحطيمها؛ والقيح الذي يُصاحب بعض الإصابات هو خليط من جراثيم ميتة أو تموت، وخلايا جسم مصابة، وخلايا متعادلة. تُفرز الخلايا المتعادلة جزيئات إرشادية لجذب وحيدات النوى بعد ساعات عدة؛ تتمايز وحيدات النوى إلى خلايا مبتلِعة كبيرة، فتقوم أيضًا بابتلاع الجراثيم وهضمها وقتلها، وبقايا أشلاء خلايا الجسم الميتة كذلك (الشكل 51-3).

يُصاحب الاستجابة المناعية الالتهابية **مرحلة الاستجابة المناعية الحادة Acute–phase response**. إن إحدى نتائج هذه الاستجابة هي ارتفاع درجة حرارة الجسم، أو الحمّى (الفصل الـ 50)، إذ تُفرز الخلايا المبتلِعة الكبيرة نوعًا من المحركات الخلوية (السايتوكاين)، وهو بروتين تنظيمي يُسمّى **إنترلوكين- 1 Interleukin-1**. ينتقل هذا البروتين عن طريق الدَّم إلى الدِّماغ، حيث يسبب تأثيره في أعصاب تحت المهاد ارتفاع درجة حرارة الجسم درجات عدة فوق المستوى الطبيعي؛ 37° س. يحث هذا الارتفاع في درجة الحرارة نشاط الخلايا المبتلعة، ويعيق نمو بعض المخلوقات الدقيقة؛ الجراثيم.



الشكل 51–3

الأحداث في الالتهاب الموضعي. عند اختراق مُسبِّب المرض سطح الخلايا الطلائية، تُفرز الخلايا المُتضرِّرة إشارات كيميائية تحذيرية، مثل الهستامين والبروستاجلاندين، فتُسبِّب توسُّع الأوعية الدَّموية المجاورة، وتزيد نفاذيتها. تُسبِّب زيادة تدفُّق الدَّم الانتفاخ، وتحث على تراكم الخلايا المبتلعة، وخاصة الخلايا المُتعادلة، ثم المبتلعة الكبيرة، التي تُهاجم مُسبِّبات المرض الغازية، وتبتلعها.

تُسهم الحمّى في مناعة الجسم عن طريق حثّ عمل الخلايا المبتلعة، وتعمل على زيادة تخزين الكبد والطحال لعنصر الحديد، ما يقلل من نسبة الحديد في الدَّم؛ لأنَّ البكتيريا تحتاج إلى الحديد بكميات كبيرة لتنمو، وهذا يساعد على منع نمو وتكاثر هذه البكتيريا. إنَّ الحمى المرتفعة خطر على الجسم؛ لأنَّها تثبط عمل بعض الأنزيمات المهمة. وبشكل عام، تعدّ درجة الحرارة الأعلى من 39.4°س خطرًا على الإنسان، وتكون الحرارة الأعلى من 40.6° عادة قاتلة.

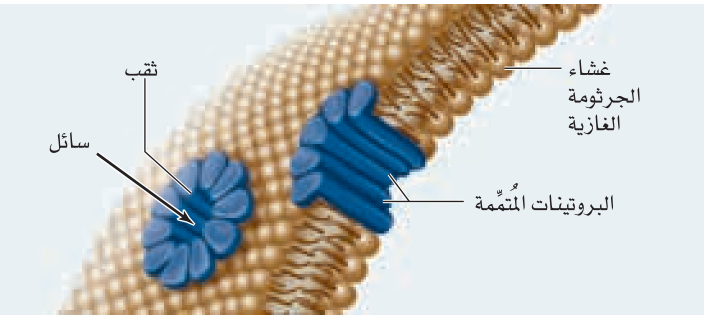
هناك مجموعة من البروتينات تُسمى بروتينات مرحلة الاستجابة المناعية الحادة *Acute-phase proteins* تُطلقها خلايا الكبد خلال الاستجابة المناعية الالتهابية، وقد يصل مستواها إلى أكثر من ألف ضعف مستواها الطبيعي في الدَّم. ترتبط هذه البروتينات مع أنواع عدة من المخلوقات الدَّقيقة، ما يحثّ على هضمها وابتلاعها من قبل الخلايا المبتلعة الكبيرة والمتعادلة.

تساعد البروتينات المُتمِّمة والإنترفيرون على التّخلّص من مُسبِّب المرض

يتمُّ تحسين عمل الدِّفاعات المناعية الخلوية في الفقريات بمواد كيميائية عدة مناعية فعالة تسمى **النظام المتمِّم Complement system**. يتألف هذا النِّظام من نحو 30 بروتينًا مُختلفًا تجري في الدَّم بحرية بشكلها الخامل، ويُمكنها أن تدخل الأنسجة خلال الاستجابة المناعية الالتهابية. **والإنترفيرونات Interferons** هي مجموعة أخرى من البروتينات تُشارك في النِّظام المناعي الدِّفاعي.

النظام المتمم ومعقد الهجوم الغشائي

عندما تُصادف بروتينات النظام المتمِّم جراثيم مُمْرِضة عدة، يتم تنشيط متتالٍ لهذه البروتينات، ما يؤدي إلى تكوين مجموعة من هذه البروتينات التي تشكل تجمعًا يُعرف **بمعقد الهجوم الغشائي Membrane attack complex** الذي يغرس نفسه في الغشاء البلازمي للجرثومة (أو الغشاء الدُّهني للفيروس المغلف)، فتؤدي لإحداث ثقب صغير في الغشاء.



يؤدي ذلك إلى دخول السوائل إلى خلية البكتيريا أو جسم الفيروس، ما يُسبِّب انتفاخها، ثم انفجارها. يُمكن تفعيل نظام البروتينات المتممة أيضًا بطريقة مُتخصصة، بارتباط الأجسام المُضادة التي تفرزها الخلايا البائية ضد الجراثيم الغازية، كما سنرى لاحقًا.

بعض البروتينات المتمِّمة، وخاصة بروتين $C3b$، يُمكن أن يغطي سطح الجرثومة المهاجِمة. يُمكن أن "توجّه" الخلايا المتعادلة والمبتلعة الكبيرة، التي لديها مُستقبلات خاصة لـ $C3b$، لترتبط بالجرثومة ما يُساعد على ابتلاعها وقتلها. إن هذه طريقة فعالة جدًا للتَّخلص من الجراثيم التي ليس لها غشاء بلازمي يُمكن لمُعقد الهجوم الغشائي أن يرتبط به. بعض البروتينات المتممة تحث إفراز هستامين ومواد أخرى من الخلايا الصارية والخلايا القاعدية، وهذه المواد تعمل على توسيع الشعيرات الدَّموية وزيادة نفاذيتها؛ وهناك بروتينات متممة تعمل على جذب المزيد من الخلايا المبتلعة، وخاصة الخلايا المُتعادلة، إلى مكان العدوى عن طريق الشعيرات الدموية الأكثر نفاذية.

الإنترفيرونات

الإنترفيروناتُ مجموعةٌ أخرى من البروتينات التي تؤدي دورًا رئيسًا في دفاعات الجسم المناعية. هناك ثلاثة أصناف رئيسة من الإنترفيرونات، هي: ألفا، وبيتا، وجاما (ألفا- إنترفيرون، بيتا- إنترفيرون، جاما -إنترفيرون).

تقريبًا، تقوم مُعظم خلايا الجسم بتصنيع ألفا- إنترفيرون وبيتا- إنترفيرون. يتمُّ تصنيع هذه الببتيدات المُتعدِّدة عند حدوث عدوى فيروسية للخلية، فتعمل بوصفها وسائل لحماية الخلايا السليمة المجاورة، إذ تحميها من العدوى بالفيروس. ومع أنَّ الفيروسات تبقى لديها القدرة على اختراق الخلايا المجاورة، إلا أنَّ ألفا- إنترفيرون وبيتا- إنترفيرون يحثان تحطيم RNA لمنع إنتاج البروتينات الخاصة بالفيروسات في هذه الخلايا. إن هذا يؤدي إلى موت الخلية، ومنع الفيروس من التكاثر والانتشار إلى خلايا أخرى.

يتم إنتاج جاما- إنترفيرون في بعض خلايا الدم البيضاء فقط، وهي الخلايا التائية (سنتحدث عنها لاحقًا) والخلايا القاتلة الطبيعية. إنَّ إنتاج جاما-إنترفيرون في هذه الخلايا هو جزء من الاستجابة المناعية ضد العدوى الجرثومية والسرطان.

تُظهر أنواع كثيرة من المخلوقات استجابة مناعية لانوعية

الفقريات كلها، وكثير من اللافقريات لديها خلايا مبتلِعة تُهاجم الجراثيم الغازية. قد تكون هذه الخلايا المبتلعة الكبيرة تطوَّرت من خلايا حقيقية النوى وحيدة الخلية، مثل الأميبا، التي تبتلع البكتيريا بوصفها مصدرًا للغذاء.

في الحيوانات البسيطة مثل الإسفنج الذي يفتقر لجهاز دوران أو تجويف جسمي، تتجول الخلايا المبتلعة في الطبقة الوسطى من جسم الإسفنج. إنَّ ارتباط ببتيدات مضادة للميكروبات مع الجراثيم يحث على ابتلاعها وهضمها من قبل الخلايا المبتلعة.

يُعَدُّ نظام البروتينات المُتممة شكلًا تطوريًّا قديمًا للمناعة الفطرية. لقد تم اكتشاف بروتينات مشابهة للبروتينات الرئيسة في النظام المتمم في شوكيات الجلد، وقد لوحظ أنَّ وجود هذه البروتينات يزيد عند وجود البكتيريا. وهناك بروتينات مُشابهة للبروتينات التي تؤدي دورًا في الحثّ على البلعمة تمَّ اكتشافها في سلطعون حذوة الحصان *Limulus polyphemus* الذي يعدّ من أقارب العناكب البعيدة، وبعض أنواع الحشرات.

المناعةُ اللانوعيةُ خطُّ الدِّفاع المناعي الثاني ضد العدوى الجرثومية. الخلايا المبتلعة والموت الخلوي المُبرمج يتخلصان من كثير من الجراثيم التي تخترق الأنسجة الطلائية. أنواع كثيرة من المواد الكيميائية والبروتينات، بما فيها البروتينات المُتممة والإنترفيرونات، تحث الاستجابة الالتهابية، والتَّخلص من الجراثيم الغازية.

3-51 الاستجابة المناعية النوعية: خط الدِّفاع المناعي الثالث

قليل منا مَنْ يمر في مرحلة الطفولة دون أن يُصاب بأمراض عدة معدية. قبل اختراع مطعوم جدري الماء الفعّال عام 1991، كان معظم الأطفال يصابون بجدري الماء قبل أن يصلوا سن البلوغ. كان جدري الماء وبعض الأمراض الأخرى المشابهة تعدّ من أمراض الطفولة؛ لأن مُعظم الناس، بعد أن يصابوا بها ويتعافوا، لا يصابون بها مرة ثانية أبدًا؛ لأنَّ أجسامهم طوَّرت مناعة ضد الفيروس المُسبِّب لهذا المرض، حيث تبقى هذه المناعة في الجسم ما دام جهاز المناعة مُعافى. في المقابل، فالتَّطعيم (أو التَّحصين) هذه الأيام بفيروس جدري الماء غير الممرض يُمكن أن يُعطي حصانة وحماية من المرض. هذه المناعة يتم إنتاجها باستجابة مناعية نوعية.

لوحظت المناعة منذ القدم، لكن آلية عملها تمَّ فهمها أخيرًا

عرفت المجتمعات منذ أكثر من ألفي سنة أنَّ الشخص الذي يُصاب بمرض مُعْدٍ يكون عادة محميًّا من العدوى بالمرض نفسه في المرات المقبلة. لكن الدِّراسة العلمية لعلم المناعة، لم تبدأ حتى عام 1796 عندما قام طبيب ريفي إنجليزي، هو إدوارد جِنَر، بعمل تجربة لتحصين الناس ضد الجدري.

جِنَر وفيروس الجدري

مرض الجدري يسببه فيروس فاريولا *Variola*، وهو مرض مميت، كان شائعًا في القرن السابع الميلادي وما قبله. وكما يحدث مع جدري الماء، فإنَّ الذي ينجو من الجدري نادرًا ما يُصاب به مرة أخرى، وكان من الشائع أن يقوم الناس بتعمُّد عدوى أنفسهم بالمرض على أمل أن يُصابوا بعدوى طفيفة، وتتكون لديهم مناعة تامة ضد المرض. لقد لاحظ جِنَر أنَّ النساء اللواتي يحلبن الأبقار التي أُصيبت بالنَّوع الأخف من الجدري والمسمى "جدري البقر" (على افتراض أنه من البقر) نادرًا ما يُصبن بالجدري.

الشكل 51 –4

ولادة علم المناعة. تُظهر هذه اللوحة العالم إدوارد جِنَر يُحصِّن مرضى بجُدري البقر عام 1790 وبذلك يحميهم من هذا المرض.

قام جنر باختبار فكرة أنَّ جدري البقر يُمكن أن يُعطي حصانة ضد الجدري. فحقن طفلًا مُعافى بسائل من حويصلات جدري البقر، ثم قام بعد مدة بعدوى الطفل بسائل من حويصلات الجدري؛ وكما توقع فإنَّ الطفل لم يمرض (تجربة جنر قد تُعدُّ غير أخلاقية بمعايير هذه الأيام). بعد ذلك، أصبح الكثيرون يُحَصَّنون من الجدري بمطعوم من سائل حويصلات جدري البقر، الأقل خطورة (الشكل 51-4).

نعلم الآن، أنَّ الجدري وجدري البقر سببهما نوعان مختلفان من الفيروسات التي لها سطوح مُتشابهة. إنَّ مرضى جِنر الذين تمَّ حقنهم بفيروس جدري البقر تشكلت لديهم استجابة مناعية فعالة ضد أي هجوم من فيروس الجدري.

إنَّ تجربة جنر بحقن عامل غير قاتل للحصول على مناعة ضد الفيروس القاتل تُسمّى **التَّطعيم، أو التلقيح Vaccination**. هناك محاولات حديثة لتطوير مناعة ضد الملاريا، والقوباء، وأمراض أُخرى بإعطاء مولّدات ضد من سلالات غير ضارة من فيروس فاكسينيا *Vaccinia* القريب من فيروس الجدري (الفصل الـ 17).

باستور وكوليرا الطيور

لقد مرت سنوات كثيرة قبل أن يعلم أحد كيف أنَّ التَّعرض لعامل ممرض يُمكن أن يُعطي مقاومة لمرض ما. الخطوة الأساسية لإجابة هذا السؤال، قام بها العالم الفرنسي الشهير لويس باستور بعد أكثر من خمسين عامًا. كان باستور يقوم بدراسة كوليرا الطيور، وهو نوع من الكوليرا عند الطيور، فعزل مستنبتًا من البكتيريا من دجاج مُصاب بالمرض، وكان المُستنبت البكتيري قادرًا على أن يُسبِّب المرض إذا أُعطي لدجاج مُعافى.

قبل أن يأخذ باستور إجازة مدة أسبوعين، قام بالمصادفة بترك المُستنبت البكتيري على الرَّف. وعند عودته من الإجازة، حقن هذا المُستنبت القديم في طيور مُعافاة، فأصبحت ضعيفة؛ لقد مرضت قليلًا، ثم تعافت من المرض. والمفاجأة الكبرى، كانت أنَّ هذه الطيور لم تمرض لو أُعيد حقنها بالبكتيريا المُسببة للكوليرا مُقارنةً بالطيور الضابطة التي مرضت عند حقنها بالبكتيريا نفسها. من الواضح أنَّ هناك شيئًا ما في البكتيريا القديمة حثَّ جهاز المناعة، طالما أنَّ البكتيريا لم تقتل الحيوانات أولًا. إننا نعلم الآن أنَّ هناك جزيئات على سطح البكتيريا تستفز جهاز المناعة عند الدّجاج.

مولّدات الضِّد تُحفزِّ الاستجابة المناعية النوعية

مولِّد الضِّد Antigen جزيء يُثير استجابة مناعية نوعية. إن مولّدات الضِّد الأكثر فعالية هي جزيئات كبيرة ومعقدة مثل البروتينات. وكلما كانت "غريبة أكثر" عن الجسم -ليس هناك قرابة وراثية من العائل- كانت الاستجابة المناعية ضدها أكبر.

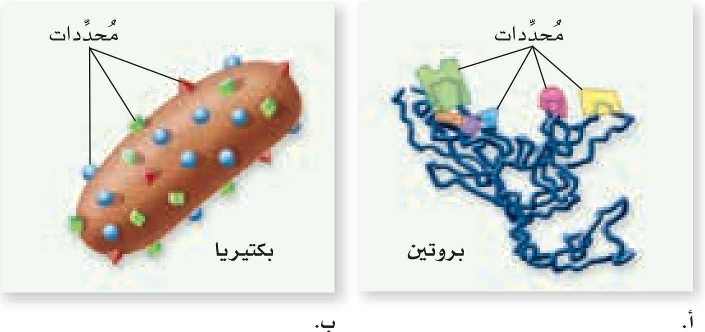
قد تكون مولّدات الضِّد أجزاء من مخلوقات دقيقة أو فيروسات، ويُمكن أن تكون بروتينات أو بروتينات سكرية على سطح خلايا الدَّم الحمراء المنقولة من شخص إلى آخر، أو على سطح خلايا أنسجة منقولة من شخص إلى آخر. وقد تكون مولّدات الضِّد من مكونات الطعام أو حبوب اللقاح. مولِّد الضِّد كبير الحجم على الأغلب له مناطق عدة تُسمّى **مُحدِّدات مولِّد الضِّد أو المواقع المُحدِّدة Antigenic determinants or epitopes** (الشكل 51-5)، وكلّ منها يُمكن أن يستحث استجابة مناعية مُختلفة.

تقوم الخلايا الليمفية بالاستجابة المناعية النوعية

الصفات الأربعة المُميزة للنِّظام المناعي النوعي، أو التكيفي هي:

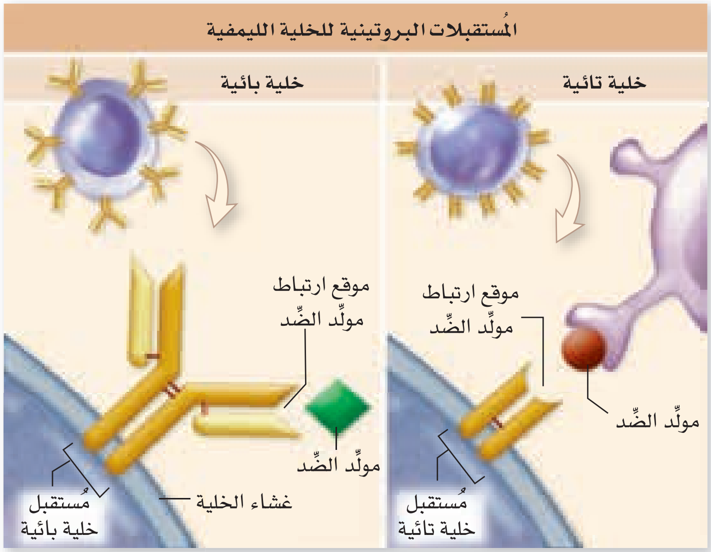
1. النوعية في التَّعرف إلى مولِّد الضِّد.
2. التَّنوع الكبير لمولِّدات الضِّد التي يُمكن أن يتعرف إليها بدقة.
3. الذاكرة، حيث إنَّ الجهاز المناعي يستجيب لمولِّد الضِّد الذي كان قد تعرض له سابقًا بصورة أسرع مما لو تعرّض له للمرة الأولى.
4. القدرة على التَّفريق بين مولدات الضد الذاتية ومولدات الضد الغريبة عن الجسم.

يمتلك نوع مُعين من خلايا الدَّم البيضاء هو **الخلايا الليمفية Lymphocytes** مُستقبلات بروتينية على سطحها، التي تتعرف إلى محددات مولِّد الضِّد، وتقود استجابة مناعية ضد مولِّد الضِّد أو الخلية الحاملة لمولِّد الضِّد (الشكل 51-6).



الشكل 51-5

هناك مُحدِّدات عدَّة على أي مولِّد ضد. أ. قد يكون لبروتين واحد مناطق عدة مولِّدة للضِّد تُسمّى مُحدِّدات، كلّ منها تستطيع استثارة استجابة مناعية مُختلفة. ب. يمتلك مُسبِّب مرض مثل البكتيريا بروتينات عدَّة على سطحه، وعلى الأرجح هناك نُسخ عدَّة من كلّ بروتين. لاحظ أنَّ البروتينات والبكتيريا غير مرسومين على مقياس الرَّسم نفسه بالنِّسبة إلى بعضهما.



الشكل 51-6

ترتبط مُستقبلات الخلايا البائية والتائية بمولّدات الضِّد. مُستقبلات الخلايا البائية جزيئات كروية مناعية ذات الشكل Y المُميَّز. كلّ خلية بائية تمتلك نوعًا واحدًا من هذه الجزيئات الكروية المناعية التي يُمكن أن ترتبط بمُحدِّد مولِّد ضد واحد فقط. مُستقبلات الخلايا التائية أبسط من الجزيء الكروي المناعي، ولكنَّها ترتبط أيضًا بمُحدِّدات مولِّد ضد نوعية. ترتبط الخلايا التائية بمولِّدات ضد مُرتبطة بخلية أُخرى فقط.

الخلايا الليمفية والتَّعرف إلى مولِّد الضِّد

مع أنَّ بروتينات المُستقبلات جميعها على أي خلية ليمفية لها النوعية نفسها للموقع المُحدِّد (محدد مولد الضّد) إلا أنَّه يندر وجود خليتين لهما نوعية مُتطابقة تمامًا. هذه الميزة هي سبب تنوع الاستجابات المناعية لضمان أنَّ محدِّدًا واحدًا على الأقل لأي مولِّد ضد يُمكن أن يتم التَّعرف إليه.

الخلية الليمفية التي لم يسبق لها قط أن تعرضت لمولِّد ضد ما، يُقال لها خلية ليمفية ساذجة *Naive lymphocyte*. عندما ترتبط خلية ليمفية ساذجة مع مولِّد ضد غريب، يتمُّ تنشيط الخلية، ما يُسبِّب انقسامها، لتُعطي سلالة من الخلايا لها نوعية التَّعرف إلى مولد الضِّد نفسها، وهذه العملية تُسمّى **الاختيار السلالي Clonal selection**. بعض هذه الخلايا تستجيب فورًا لمولِّد الضِّد، وبعضها تبقى كخلايا ذاكرة في أجسامنا سنوات، وربما تبقى حتى الممات. يتمُّ تنشيط خلايا الذاكرة بسهولة وبسرعة عند التَّعرض لمولِّد الضِّد نفسه مرة أُخرى.

الخلايا البائية

تستجيب الخلايا الليمفية المسماة **الخلايا الليمفية البائية B lymphocytes** لوجود مولِّد الضِّد بإفراز بروتينات تُسمّى الأجسام المُضادة **Antibodies** أو **البروتينات الكروية المناعية Immunoglobulins**. يحدث التَّعرف إلى مولِّد الضِّد عندما يرتبط مولِّد الضِّد مع البروتينات الكروية المناعية على الغشاء البلازمي للخلايا البائية. يستثير الارتباط مع مولِّد الضِّد، إضافة إلى إشارات أُخرى سنتحدث عنها لاحقًا، مسارًا ترميزيًّا يُؤدي إلى إفراز الأجسام المُضادة من الخلايا البائية، وتكون هذه الأجسام المُضادة خاصة بالمُحدِّد الذي تعرف إليه الجسم المضاد المزروع على غشاء الخلية البائية. تُسمّى هذه الاستجابة المناعية للخلايا البائية التي تُؤدي إلى إفراز الأجسام المُضادة **المناعة السائلة Humoral immunity**.

الخلايا التائية

خلايا ليمفية أُخرى، تُسمّى الخلايا الليمفية التائية **T lymphocytes**، لا تفرز أجسامًا مضادة، ولكنها بدلًا من ذلك تُنظِّم الاستجابة المناعية لخلايا أُخرى، أو تُهاجم مُباشرة الخلايا التي تحمل مولِّدات الضّد النوعية. تُشارك هذه الخلايا في الذِّراع الآخر للمناعة النوعية الذي يُطلق عليه **الاستجابة المناعية الخلوية Cell- mediated immunity**. إنَّ كلا النَّوعين من الاستجابة المناعية النوعية السائلة والخلوية سنتحدث عنهما لاحقًا.

استقصاء

استخدم العالِمُ جِنَر فيروس جدري البقر للحصول على استجابة مناعية ضد الجدري. ماذا يخبرنا هذا عن صفات مولِّد الضِّد لكلا النَّوعين من الفيروسات؟

المناعة النوعية؛ نشطة أو سلبية

يُمكن اكتساب المناعة بطرقٍ مختلفة: أولًا، يُمكن للشخص أن يكتسب المناعة عند العدوى بعامل مُمرض، وربما بتطور المرض الذي يُسبِّبه. بصورة بديلة، يُمكن أن تتكون عند الشخص مناعة بإعطائه أجزاء من العامل المُمرض، أو بحقنه بسلالة غير فتّاكة من العامل المُسبِّب للمرض. في الحالتين المذكورتين، تكون المناعة نشطة *Active immunity*، ويصاحبها تنشيط خلايا ليمفية خاصة، وإنتاج خلايا ذاكرة لدى الشخص. ثانيًا، يُمكن للشخص أن يكتسب مناعة بإعطائه أجسامًا مضادة مأخوذة من شخص آخر. وهذا يحدث لك قبل ولادتك، حيث إنَّ بعض الأجسام المُضادة التي تصنعها أمك انتقلت إليك عن طريق المشيمة. وتُسمى هذه المناعة المناعة السلبية *Passive immunity*، ولا ينتُج منها خلايا ذاكرة. وهذه المناعة تكون فعّالة طالما بقيت الأجسام المُضادة في جسمك. إذ تتلاشى مع مرور الزمن مثل أي بروتين.

عملية تكوّن الدَّم هي التي تعطي خلايا الجهاز المناعي

تأتي الخلايا الموجودة في الدم جميعها من انقسام خلايا جذعية وتمايزها عن طريق عملية تُسمّى عملية **تكوين الدَّم Hematopoiesis** (انظر الفصل الـ 49). الأصل الجنيني لهذه الخلايا هو من كيس المحّ، ثم تتحرك إلى كبد الجنين والطحال، وأخيرًا تصل إلى نُخاع العظم. تُعطي الخلايا الجذعية مولدات الخلايا الليمفية ومولدات الخلايا النخاعية. تُعطي مولدات الخلايا الليمفية، بدورها، كلًّا من الخلايا الليمفية التائية والبائية، وتُعطي الخلايا القاتلة الطبيعية. أما مولدات الخلايا النخاعية فتُعطي الأنواع الأُخرى من خلايا جهاز المناعة، وتُعطي خلايا الدَّم الحمراء، والصفائح الدموية (الشكل 49-16).

ومع أنَّ الخلايا الليمفية مسؤولة عن خط الدِّفاع المناعي النوعي الثالث ضد مُسببات المرض، إلا أنَّ خلايا الدَّم البيضاء الأُخرى الموضحة جميعها بالشكل (49-16)، تؤدي أدوارًا مُساندة في هذه الاستجابة المناعية النوعية، أو أنَّها مهمة في المناعة اللانوعية في خط الدِّفاع المناعي الثاني. تُعطي الخلايا البيضاء **وحيدة النواة Monocytes** الخلايا المبتلعة الكبيرة، وتشكل مع **الخلايا المتعادلة Neutrophils** أيضًا الخلايا الأكولة. **الخلايا البيضاء الحمضية Eosinophils** مهمة للتَّخلص من الديدان المفلطحة (الديدان المفلطحة؛ الفصل الـ 33)، إما بإنتاج أنزيمات هاضمة من خلال ثقوب صغيرة يتم فتحها بجسم الدودة، أو بالبلعمة أحيانًا. وتؤدي دورًا في تفاقم الأمراض الالتهابية المزمنة، مثل الربو ومرض الأمعاء الالتهابي.

الخلايا القاعدية Basophils والصارية Mast cells ليست خلايا مبتلعة، لكنها تُفرز مواد التهابية وسيطة مثل الهستامين والبروستاجلاندين، استجابة لارتباط البروتينات المتممة خلال عملية التَّخلص من مُسبِّبات المرض. هذه الخلايا، وخاصة الخلايا الصارية، يتمُّ تنشيطها أيضًا خلال استجابة الحساسية، حيث تُسبِّب المواد الوسيطة الالتهابية التي تُفرزها أعراض الحساسية. **الخلايا الشجرية Dendritic cells** مُهمة في عملية تنشيط الخلايا التائية، كما سنرى لاحقًا. وقد تمَّ تلخيص وظائف هذه الخلايا في (الجدول 51-1).

يُدعَّم جهاز المناعة بنوعين من الأعضاء

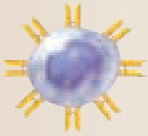
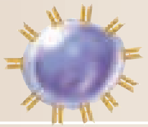
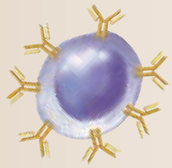
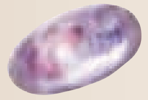
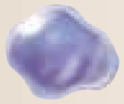
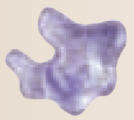
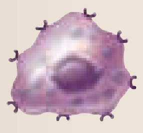
تتألف أعضاء جهاز المناعة من **الأعضاء الليمفية الأولية Primary lymphoid organs**، وهي نخاع العظم والغدة الزَّعترية، **والأعضاء الليمفية الثانوية Secondary lymphoid Organs** وهي الغدد الليمفية، والطحال، والأنسجة الليمفية المُصاحبة للأنسجة المخاطية (الشكل 51-7).

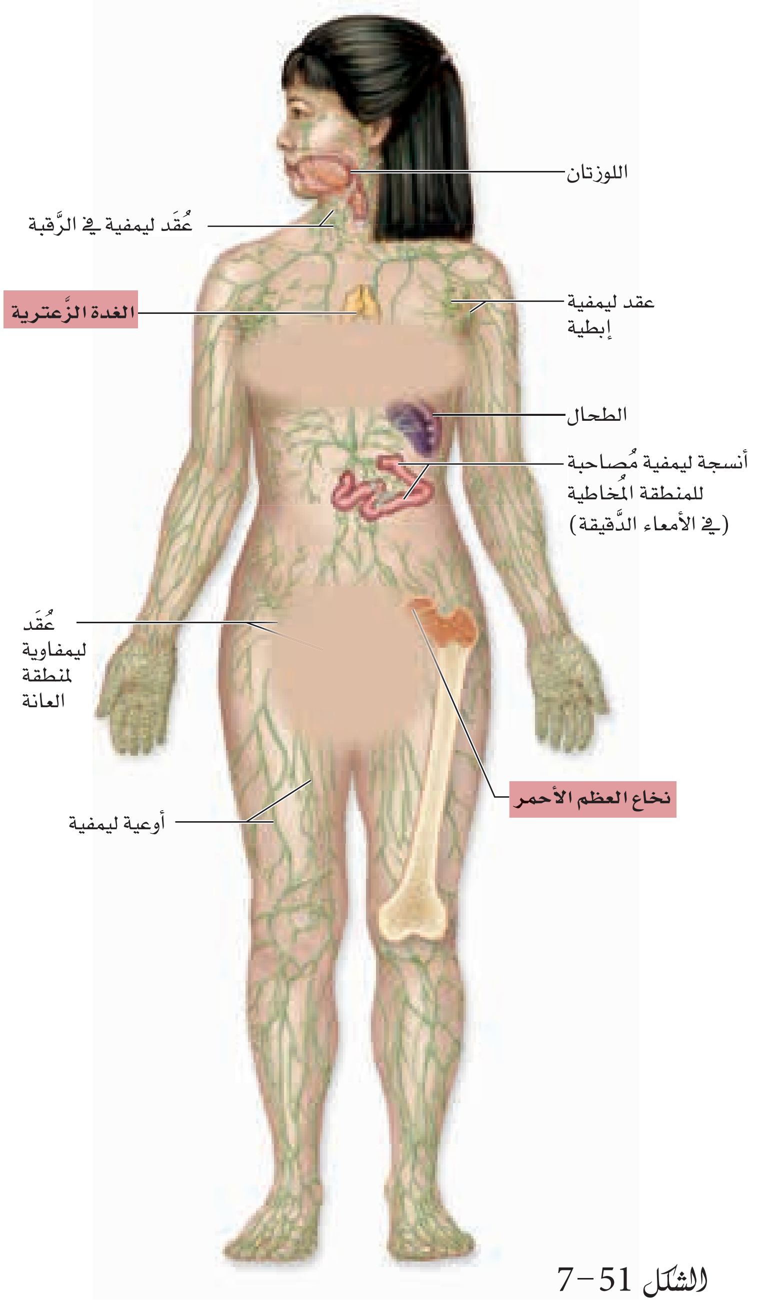
الأعضاء الليمفية الأولية

نخاع العظم Bone marrow هو مكان نمو الخلايا البائية. بعد أن تُعطي الخلايا الجذعية النُّخاعية مولدات الخلايا البائية، تكمل هذه الخلايا نموها وتطورها في نخاع العظم، حيث يُعاد ترتيب الجينات الخاصة بإنتاج البروتينات الكروية المناعية، التي سيتمُّ شرحها لاحقًا، إذ إنَّ هذه الجينات تُملي النوعية والتَّمايز لكلّ خلية بائية. كلُّ خلية بائية لديها نحو 10^5 جزيء كروي مناعي على سطحها، وجميعها لها نوعية متماثلة لارتباط ذات المُحدِّد النَّوعي، وجميعها تختلف من خلية إلى أخرى.

أي خلية ليمفية يمكن أن ترتبط مع مولد ضدّ ذاتي تعاني موتًا مُبرمجًا (الشكل 51 - 8أ). ما تبقى من الخلايا الليمفية ينطلق في الدم واللمف ليمرَّ من خلال الأعضاء الليمفية الثانوية، وهناك تتعرض لمولد الضدّ.

بعد أن يتمَّ إنتاج الخلايا التائية من مولداتها في نخاع العظم، تُهاجر من نخاع العظم إلى **الغدة الزَّعترية Thymus** التي تقع فوق منطقة القلب. تكون الغدّة الزَّعترية كبيرة الحجم عند حديثي الولادة؛ ثمَّ تبدأ بالضمور في سنوات البلوغ، وتستمر كذلك طوال فترة الحياة.

الجدول 51-1		خلايا جهاز المناعة
نوع الخلية		**الوظيفة**
خلية تائية مُساعدة		تتعرَّف بنوعية إلى الببتيدات الغريبة المُرتبطة على الخلايا المُشهرة لمولِّد الضِّد، وتحث على إطلاق المحركات الخلوية التي تُنشِّط الخلايا البائية أو المبتلعة الكبيرة.
خلية تائية سامة (قاتلة)		تتعرف بنوعية، وتقتل "الخلايا المُعدَّلة": كالخلايا المُصابة بالفيروسات، أو الخلايا السرطانية.
خلية بائية		ترتبط بمولِّدات ضد خاصة ذائبة أو على شكل دقائق عن طريق الأجسام المُضادة المرتبطة بغشائها؛ وتعمل أيضًا بوصفها خلية مشهرة لمولِّد الضِّد للخلايا التائية المُساعدة.
خلية بلازمية		خلية بائية مُنشَّطة تعمل بوصفها مصنعًا حيويًّا لإنتاج الأجسام المُضادة المُخصَّصة لنوع مُحدَّد من مُولّدات الضِّد.
خلية قاتلة طبيعية		تتعرَّف بسرعة وبلانوعية إلى الخلايا المُصابة بالفيروسات والخلايا السرطانية، وتقتلها.
خلية وحيدة النواة (أُحادية)		خلية بادئة للخلية المبتلعة الكبيرة؛ توجد في الدَّم.
خلية مبتلعة كبيرة		خلية نسيجية مبتلعة، وهي من مُكونات الخط الدِّفاعي المناعي الخلوي الأول؛ وتعمل أيضًا بوصفها خلية مُشهرة لمولِّد الضِّد للخلايا التائية المُساعدة.
خلية مُتعادلة		خلية مبتلعة، وهي من مُكوِّنات الجسم الخلوية في خط الدِّفاع المناعي الأول؛ توجد في الدَّم بأعداد كبيرة إلى أن يتم جذبها للأنسجة عند حدوث التهاب.
خلية حمضية		مهمة في التَّخلُّص من الطُّفيليات وذات علاقة بالأمراض المُزمنة.
خلية قاعدية		خلية جارية في الدَّم تُطلق الوسائط الكيميائية مثل الهستامين الذي يُحدث الالتهاب.
خلية صارية		تُوجد بشكل أساسي تحت السطوح المُخاطية، وتُطلق الوسائط الكيميائية، مثل الهستامين لحث الالتهاب؛ تنشط في الاستجابات الالتهابية وفي الحساسية.
خلية شجرية		خلية مهمة مُشهرة لمولِّد الضِّد للخلايا التائية المساعدة الساذجة، وتُساعد أيضًا على تنشيط الخلايا التائية السامة الساذجة.

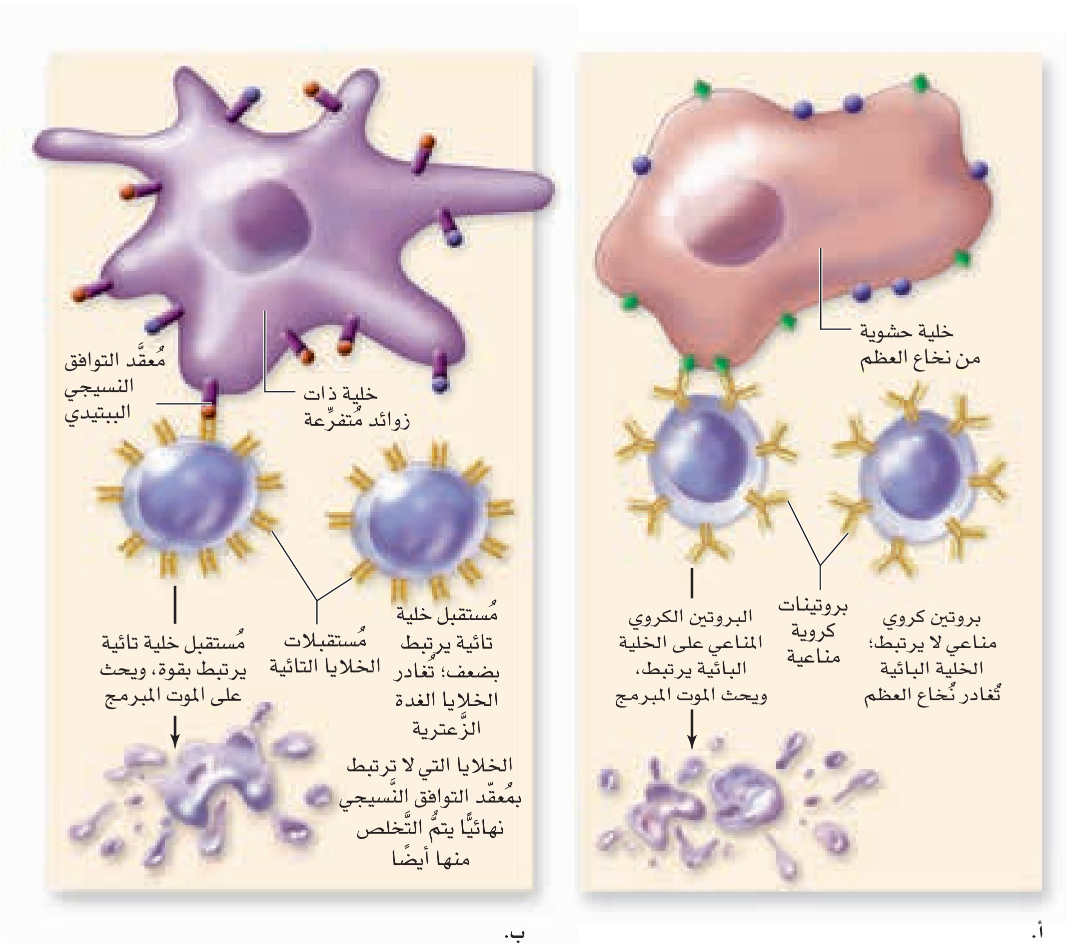


الشكل 51-7

أعضاء جهاز المناعة النَّوعية. هناك نوعان من أعضاء جهاز المناعة، هما: أ- الأعضاء الليمفية الأولية (المُستطيلات الحمراء)، التي تتطور فيها الخلايا البائية والتائية، وتكتسب مُستقبلاتها الخاصة، ب- الأعضاء الليمفية الثانوية (باللّون الأسود) التي يتمُّ فيها تجميع مُولِّدات الضِّد التي تتجول فيها الخلايا الليمفية الساذجة حتى تقابل مُولِّدات الضِّد التي تحتها.

يُطلقُ على مُستقبلات مولّدات الضِّد التي على الخلايا التائية **مُستقبلاتُ الخلايا التائية T- cell receptor**. تنتج مُستقبلات الخلايا التائية بسبب إعادة ترتيب الجينات في أثناء تطور الخلايا التائية في الغدة الزَّعترية، وهذه الجينات تُشبه الجينات الخاصة بالبروتينات الكروية المناعية في مولدات الخلايا البائية. لهذا يُمكن للخلية التائية أن تُنتج 10^5 نُسخة متماثلة تقريبًا من مُستقبلات الأجسام المُضادة، وتحملها على سطحها، ويُحتمل أن تختلف هذه المُستقبلات جميعها عن مستقبلات أي خلية تائية أُخرى.

تُميِّز الخلية البائية موقعًا مُحدَّدًا ما لمولِّد الضدّ المُتكامل الذي يمكن أن يكون بروتينًا أو لا يكون. في المقابل، تتعرّف الخلية التائية فقط إلى قطعة سلسلة ببتيدية من بروتين مولِّد الضد، وهذه القطعة الببتيدية يجب أن تكون مُرتبطة بأحد البروتينات



الشكل 51-8

الاختيار ضد الخلايا الليمفية الفعالة للذَّات في الأعضاء الليمفية الأولية. بعد أن تكتسب الخلايا التائية والبائية مُستقبلاتها الخاصة، يتم القضاء على الخلايا التي تتفاعل مع الذات بعملية الموت الذَّاتي. أ. إذا ارتبطت بروتينات كروية مناعية مُتجاورة موجودة على سطح الخلية البائية النامية مع مُحدِّد ما على خلية حشوية في نُخاع العظم، فإنَّ هذه الخلايا البائية ستتعرض للموت المبرمج. يتمُّ إطلاق نسبة قليلة (10%) من الخلايا البائية التي لا تتعرف إلى مُحدِّدات خلايا نخاع العظم من نُخاع العظم. ب. إذا ارتبطت مُستقبلات الخلايا التائية النامية بقوة مع بروتينات مُعقَّد التوافق النسيجي المُرتبط بسلسلة ببتيدية ذاتية على الخلايا الشجرية داخل الغدة الزَّعترية، فإنَّ هذه الخلايا التائية ستتعرض للموت المبرمج. الخلايا التي لا تتعرف نهائيًّا إلى مُعقّدات التوافق النسيجي يتمُّ القضاء عليها أيضًا. نسبة قليلة فقط (2-5%) من الخلايا التائية النامية التي ترتبط مع بروتينات مُعقّدة التوافق النسيجي وببتيدياتها ارتباطًا غير قوي تبقى، ويتم إطلاقها من الغدة الزَّعترية. هذه الخلايا سوف ترتبط مع مُعقّدات التّطابق النسيجي المُرتبطة ببتيدات غريبة بقوة كبيرة.

الخاصة بالجسم الموجودة على سطوح مُعظم خلايا الجسم. وتُسمّى هذه البروتينات **بروتينات مُعقّد التوافق النسيجي Major histocompatibility complex**. وسيتم التَّحدث عنها بالتَّفصيل في الأجزاء اللاحقة من هذا الفصل.

خلال عملية الاختيار في الغدة الزَّعترية، تتعرض الخلايا التائية لخلايا زعترية عدة، وجميعها تحمل بروتينات مُعقَّد التوافق النَّسيجي الذاتية، ومُرتبط بها قطع ببتيدية ذاتية على سطوحها. إذا ارتبطت مستقبلات أي خلية تائية بقوة بأي من بروتينات معقد التوافق النَّسيجي الذاتية، فإنَّ هذه الخلية تُصبح متفاعلة ذاتيًّا، وتتعرض للموت المُبرمج (الشكل 51-8ب). في المقابل، إذا لم ترتبط مستقبلات الخلية التائية بأيٍّ من بروتينات معقد التوافق النَّسيجي إطلاقًا، فسيتم التَّخلص منها أيضًا. تنجح نحو 5% فقط من مولدات الخلايا التائية، التي تدخل إلى الغدة الزَّعترية، في هذا الانتقاء الصارم ذي المرحلتين، وتنجو من الموت المبرمج.

الأعضاء الليمفية الثانوية

إنَّ موقع هذه الأعضاء الليمفية الثانوية يُشجع ترشيح مولّدات الضِّد التي تدخل من أي جزء من جسم الإنسان. تدخل بكتيريا مُلتصقة بشوكة دخلت الجلد، مثلًا، إلى الليمف المُحيط بالأنسجة. والليمف في النِّهاية سيعود إلى مجرى الدَّم من خلال سلسلة من الأوعية الليمفية (الفصل الـ 49). وفي الطريق، يُرشَّح سائل الليمف في آلاف العُقد الليمفية، الموجودة بالقرب من الأوعية الليمفية (الشكل 51-7).

يصبح كثير من الخلايا البائية والتائية الناضجة الساذجة التي دخلت إلى العقد الليمفية بعد خروجها من الأعضاء الليمفية الأولية، أو خلايا الذاكرة الموجودة هنا، نشطًا عند مُقابلته لمولِّد الضِّد. الأجسام المُضادة المفرَزة عند تنشيط الخلايا البائية في العقد الليمفية، إضافة إلى النسل السلالي للخلايا البائية والتائية المنشَّطة، تغادر العقدة الليمفية، وتدخل مجرى الدَّم عند عودة الليمف إلى الدَّم بالقرب من القلب.

يُمكن أن تخرج الخلايا الليمفية التي استجابت لمولِّدات الضِّد في العقد الليمفية من الشُّعيرات الدَّموية التي تُغذي العقد الليمفية، وتدخل إلى أنسجة العُقد الليمفية. يُسبِّب هذا "انتفاخ العقد الليمفية" وهذا يُصاحب الالتهاب في بعض الأحيان، إذ يزداد حجم العقد الليمفية في المنطقة بسبب التَّدفق الكبير للخلايا الليمفية.

توجد بعض مولّدات الضِّد بشكل أساسي في الدَّم، أو في الدَّم والأنسجة معًا، ومثال ذلك، بكتيريا النايسيريا *Neisseria menningitidis*، التي تُسبِّب التهاب سحايا الدِّماغ القاتل (الفصل الـ 44). والاستجابة المناعية لمثل مولِّدات الضِّد هذه تحدث في **الطحال Spleen**.

يتفرع شريان الدَّم الذي يحمل الدَّم إلى الطحال هناك إلى شُريِّنات عدة. ويتمُّ التَّعرف إلى مولِّدات الضِّد التي تصل إلى أنسجة الطحال من قِبَل الخلايا البائية والتائية الموجودة في منطقة اللبِّ الأبيض من الطحال، وهي المناطق المحيطة بالشريِّنات. وقد تنشِّط الخلايا الليمفية في منطقة اللب الأبيض، كما يحدث في العقد الليمفية. الأجسام المُضادة وبعض الخلايا الليمفية التي نُشِّطت تخرج من الطحال عن طريق الوريد.

آخر الأعضاء الليمفية الثانوية المُهمة هي **الأنسجة الليمفية المُصاحبة للأنسجة المُخاطية Mucosal-associated lymphoid tissue** التي تشمل اللوزتين، والزائدة الدودية، وعددًا كبيرًا من الحويصلات الموجودة في الأنسجة الضامة تحت السطوح الغشائية المُخاطية. تتكون هذه الحويصلات من خلايا ليمفية، وبشكل رئيس خلايا بائية وبعض الخلايا التائية، وبعض الخلايا المبتلعة. أي مولِّد ضدٍّ يمرُّ من خلال الأغشية المُخاطية سيُقابِلُ الخلايا الليمفية حالًا في هذه الحويصلات، وسيتمُّ كبح أيِّ تقدُّم لمولِّدات الضِّد هذه عند هذه النقطة.

إن تمكنت المخلوقات الغازية من تجنُّب الدِّفاعات المناعية غير النَّوعية في السطوح المُخاطية والدِّفاعات النَّوعية للخلايا الليمفية في الأنسجة الليمفية المُصاحبة للأنسجة المُخاطية، فإنَّها ستواجه فرصة أُخرى للقضاء عليها عن طريق الاستجابات في الأعضاء الليمفية الثانوية.

تَطَوَّرَ شكلان من المناعة التَّكيُّفية

اعتُقِدَ مدة طويلة أن المناعة التَّكيُّفية التي تتضمن القدرة على التَّفريق بين الأشياء الغريبة والأشياء الذاتية تطورت ذات مرة عند الفقريات. إنَّ نوع المناعة التَّكيُّفية الذي سنتكلم عنه في هذا الفصل جاء من دراسة نوع من الأسماك الغضروفية (انظر الفصل الـ 35). نشأت هذه الفقريات منذ ما يقارب 450 مليون سنة.

لدى أسماك القرش والراي غدةٌ زعترية وطحال، وتمتلك أنسجة ليمفية مُصاحبة للأنسجة المُخاطية. تشن هذه الحيوانات استجابة مناعية خلوية من خلال خلايا تائية عليها مُستقبلات خلوية، واستجابة مناعية سائلة من خلال خلايا بائية تُفرز بروتينات كروية مناعية. لقد ظهر نخاع العظم، حيث تتطور خلايا الدَّم، أول مرة في البرمائيات، إلا أن دوره الدقيق يختلف من نوع حيوانات إلى آخر. وظهرت العقد الليمفية أولًا في الطيور التي يختلف جهازها المناعي قليلًا عن الثدييات.

وقد تمَّ أخيرًا اكتشاف شكلٍ آخر من المناعة التَّكيُّفية عند الأسماك عديمة الفكوك. هذا النِّظام لا يُوظف الخلايا التائية والبائية بمُستقبلاتها المميزة. بدلًا من ذلك، هناك خلية ليمفية لها مُستقبلات بروتينية مُؤلَّفة من تكرار متغير غني بالحمض الأميني ليوسين. ويبدو أنَّ هذه البروتينات لها وظيفة تُشبه وظيفة البروتينات الكروية المناعية، لكن بهندسة بروتينية مُختلفة تمامًا. إنَّ عدد مستقبلات البروتينات المُختلفة التي ينتجها هذا النِّظام يبدو مساويًا لعدد البروتينات الكروية المناعية المُحتملة. إنَّ توليد التنوع في النِّظامين يُظهر بعض التشابه حيث إنَّ مُستقبلات الخلايا الليمفية في الأسماك اللافكية أيضًا يُبْنى بإعادة ترتيب DNA. إنّ التركيبَ الوراثيَ للجيناتِ ذات العلاقة هنا، وآليةَ إعادةِ الترتيب غير معروفة حاليًّا.

من غير الواضح إن كان النِّظام الجديد لشكل المناعة التَّكيُّفية موجودًا عند أسلاف الحبليات جميعها، أو أنه نشأ في الخط التَّطوري الذي أدى لنشوء الأسماك اللافكية. ومع الأخذ في الحسبان الفروق بين النِّظامين، فمن المُرَجَّح أنَّهما يمثلان أحداثًا مُستقلة. إذا كان النوع الثاني من المناعة التَّكيُّفية موجودًا في أسلاف الحبليات جميعها، فإنَّ بعض الأثر قد يبقى موجودًا في الفقريات الحديثة، بما فيها الإنسان.

ينتج نخاع العظم أنواع خلايا الدَّم والصفائح الدموية جميعها. الخلايا الليمفية يجب أن تَكتسِبَ مُستقبلاتها الخاصة، وتمر بمرحلة اختيار للتفاعل الذاتي في الأعضاء الليمفية الأولية. تخرج هذه الخلايا الليمفية البالغة والساذجة إلى مجرى الدَّم لتصل إلى الأعضاء الليمفية الثانوية، حيث يتمُّ التقاط مولِّدات الضِّد، وحيث تتعرف الخلايا الليمفية إلى مولِّدات الضِّد الغريبة التي تجنبت الدِّفاعات المناعية اللانوعية، وتستجيب لها.

4-51 الخلايا التائية: المناعة الخلوية

تُوصف الخلايا التائية على أنَّها **خلايا سامة للخلايا Cytotoxic cells** أو **خلايا مساعدة Helper T cells**. ويُمكن تمييزها اعتمادًا على العلامات التي تحملها على سطحها. الخلايا التائية السامة لها بروتين يُسمّى CD8 على سطوحها، ما يجعلها خلايا $CD8^+$. أما الخلايا المُساعدة فلديها بروتين CD4 على سطحها، ما يجعلها خلايا $CD4^+$.

حتى يتم تنشيط كلٍّ من هذين النَّوعين من الخلايا التائية يجب أن تتعرَّف إلى قطع ببتيدية مُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النَّسيجي، لكن هذين النَّوعين من الخلايا يُمكن تمييزهما بـ: (أ) التَّعرُّف إلى طوائف مُختلفة من معقد التوافق النَّسيجي التي لها توزيع خلوي مُحدَّد. (ب) الأدوار المتباينة للخلايا التائية بعد أن تم تنشيطها.

تحمل بروتينات معقد التوافق النَّسيجي معلومات للتَّفريق بين الذَّات والغريب

كما ناقشنا سابقًا، تُظهر مُعظم خلايا الفقريات بروتينًا سكريًّا مُترجَمًا من شيفرة وراثية خاصة بمعقد التوافق النَّسيجي. في الإنسان، تُسمّى هذه البروتينات **مولِّدات ضدّ خلايا الدَّم البيضاء Human leukocyte antigens**، وهي تُتَرجَمُ إلى بروتينات متعددة الأشكال (لأنَّ هناك أليلات كثيرة). مثلًا، بروتينات مولِّدات ضد خلايا الدم البيضاء تُحدِّدها جينات ذات تغاير كبير جدًا، فهناك نحو 500 جين مُتغاير تمَّ تحديدها لبعض البروتينات. لهذا نادرًا ما تجد شخصين يحملان المجموعة نفسها من الجينات. لهذا، فإنَّ بروتينات مولِّدات ضد خلايا الدَّم البيضاء تختلف من شخص إلى آخر، مثل بصمات الأصابع.

تعمل بروتينات معقد التوافق النَّسيجي الموجودة على خلايا الأنسجة بوصفها علامات ذاتية تُمكِّن جهاز المناعة، وخاصة خلاياه التائية، من التَّعرُّف إلى هذه الخلايا على أنها تعود للذات (ليست غريبة)، وهذه هي القدرة على التَّمييز بين الذَّات والغريب.

هناك مجموعتان من بروتينات معقد التوافق النَّسيجي: **المجموعة الأولى Class I** موجودة على كلّ خليّة ذات نواة في الجسم. أما **المجموعة الثانية class II**، فهي موجودة فقط على الخلايا المشهرة **لمولِّد الضِّد Antigen – presenting cells** (إضافة إلى بروتينات المجموعة الأولى أيضًا)؛ هذه الخلايا تشمل الخلايا المبتلعة، والخلايا البائية، والخلايا الشجرية (الجدول 51-2). تستجيب الخلايا التائية السامة للسلاسل الببتيدية المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النَّسيجي-1، وتستجيب الخلايا التائية المُساعدة للسلاسل الببتيدية المُرتبطة ببروتينات معقَّد التوافق النَّسيجي-2.

في مُعظم الوقت، تكون السلاسلُ الببتيدية المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النَّسيجي مُشتقةً من بروتينات ذاتية من خلايا الشخص ذاته. لهذا السبب، كان من المهم انتقاء الخلايا التائية في أثناء وجودها في الغدّة الزَّعترية حتى يتمَّ التَّخلّص من تلك الخلايا التي ترتبط بقوة ببروتينات الذَّات المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النَّسيجي. بهذه الطريقة، فإنَّ الخلايا التائية يتمُّ تنشيطها –فقط– خارج الأعضاء الليمفية الأولية التي تطورت فيها، وهي تتنشَّط إذا اجتمعت بسلسلة ببتيدية لبروتين غريب على بروتينات معقد التوافق النَّسيجي- مثلاً، في حالة العدوى الفيروسية أو السرطان.

الجدول 51-2	تعرُّف الخلايا الليمفية إلى مولِّد الضِّد			
	تتعرف إلى المُحدِّدات الذائبة أو التي على شكل دقائق لمولِّد ضد مُعين.	تتعرف إلى الببتيدات المُرتبطة مع بروتينات مُعقَّد التوافق النَّسيجي الذَّاتي.	مجموعة مُعقَّد التوافق النَّسيجي التي تتعرف إليها.	نوع الخلايا التي يعبر بها عن مُعقَّد التوافق النَّسيجي الذي تم التعرف إليه.
الخلايا البائية	نعم	لا	لا شيء	لا ينطبق
الخلايا التائية المُساعدة ($CD4^+$)	لا	نعم	المجموعة – 2	الخلايا المُشهرة لمولِّد الضِّد: الخلايا الشجرية، والخلايا البائية، والخلايا المبتلعة الكبيرة.
الخلايا التائية السامة (القاتلة) ($CD8^+$)	لا	نعم	المجموعة - 1	كلّ الخلايا ذات الأنوية.

تقضي الخلايا التائيّة السامّة على الخلايا السرطانيّة والخلايا المُصابة بالفيروسات

إنَّ الخلايا التائية السامّة المُنشَّطة تتعرف إلى "الخلايا الذاتية المتحولة"، خاصةً تلك الخلايا التي أُصيبت بالفيروسات أو الخلايا السرطانيّة. تتعرَّف المُستقبلات الخاصة الموجودة على سطح الخلايا التائية السامة إلى السلاسل الببتيدية لمولِّدات الضِّد الذَّاتية المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النسيجي - 1. يتمُّ إنتاج السلاسل الببتيدية لمولِّدات الضِّد الذَّاتية داخل سيتوسول الخلية، ثُمَّ تُضخُّ عن طريق بروتينات نقل خاصة إلى داخل الشبكة الأندوبلازمية الخشنة، حيث تُصبح مُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النسيجي - 1. ثُمَّ تُكمل طريقها من خلال الغشاء البلازمي لِتَتَمَوْضَعَ على سطح الخلية.

قد يكون مولِّدُ الضِّد المنتج داخليًا "بروتينًا ذاتيًا"، أو قد يكون بروتينًا لفيروس تمَّ إنتاجه في الخلية، أو بروتينًا غير طبيعي أنتجته خليّة سرطانيّة. تستجيب الخلية التائية السامة فقط للسلاسل الببتيدية لهذه البروتينات غير العادية المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النَّسيجي- 1. يحدث تنشيط الخلايا التائية في الأعضاء الليمفية الثانوية، كما وضحنا سابقًا. في العقد الليمفية، مثلًا، تلتقي الخلايا التائية الخلايا المُشهرة لمولِّد الضِّد. على وجه خاص، تقوم الخلايا الشجرية عادة بتقديم مولِّدات الضِّد التي تُنشِّط الخلايا التائيّة السامّة.

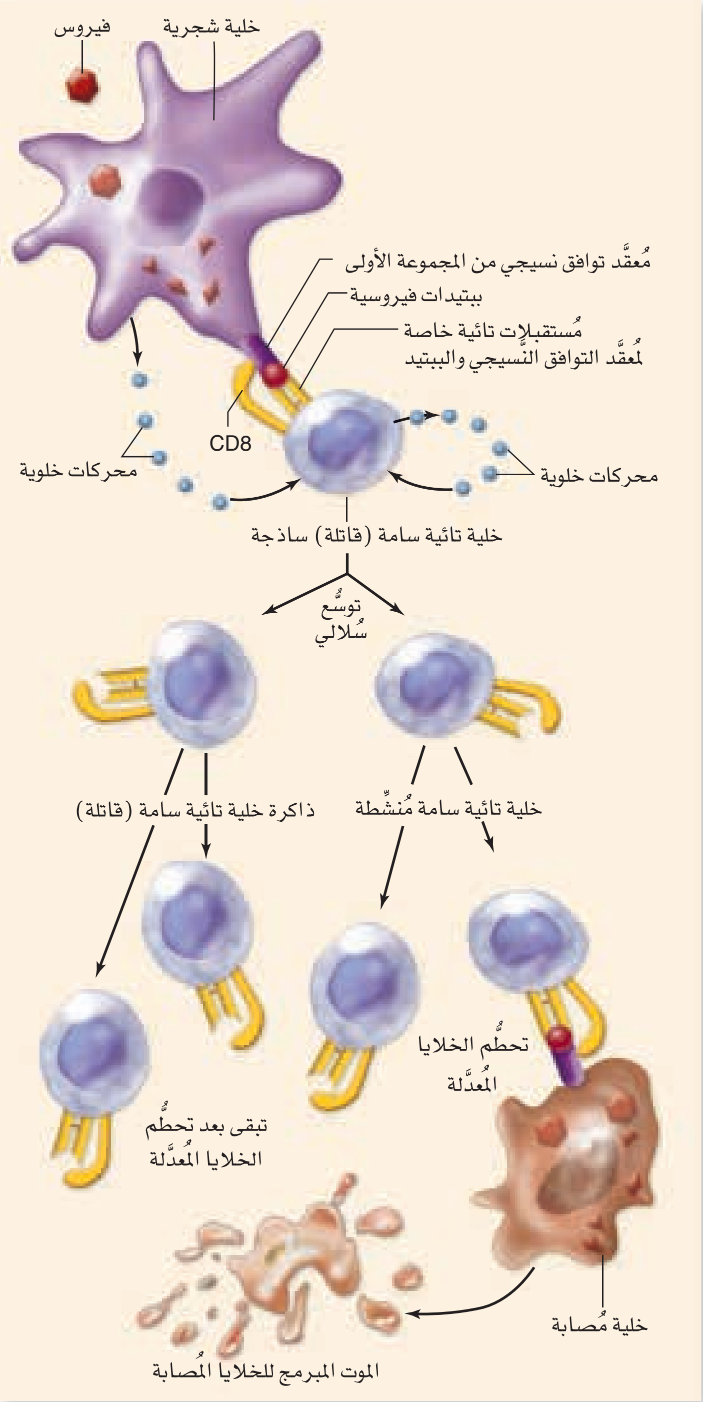
حيث إنَّ أنواع الفيروسات جميعها لا تستطيع أن تُصيب الخلايا الشجرية، فيجب على الخلايا الشجرية أن تبتلع الفيروسات أو الخلايا السرطانية، ومن ثمَّ، ومن خلال عملية تُسمّى الإشهار التَّقاطعي، تضع سلاسل ببتيدية من الخلية السرطانية أو من الفيروس مع بروتينات معقد التوافق النَّسيجي- 1. إنَّ ارتباط الخلايا التائية السامة من خلال ارتباط مُستقبلاتها الخاصة وبروتينات CD8 مع الخلية الشجرية يحثّ التَّوسع السلالي للخلايا التائية السامة، لإنتاج عدد كبير من الخلايا التائية السامة المنشَّطة وخلايا الذاكرة السامة (الشكل 51-9). بعد ذلك تجري الخلايا التائية السامة المُنشَّطة في الدَّم إلى مناطق الجسم جميعها، حيث ترتبط مع "الهدف" وهو أي خلية تظهر على سطحها سلاسل ببتيدية غريبة مُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النَّسيجي- 1 (الشكل 51-10).

يتمُّ حثّ الموت المُبرمج للخلية الهدف بطريقة تُشبه الآلية التي تستعملها القاتلات الطبيعية؛ فالخلية التائية السامة تُفرز بروتينات ثاقبة تعمل على إحداث ثقوب في غشاء الخلية المُصابة؛ وتدخل الأنزيمات الخاصة التي تُسبِّب بدورها الموت الخلوي للخلية الهدف.

تُفرز الخلايا التائية المُساعدة بروتيناتٍ لتوجيه الاستجابة المناعية

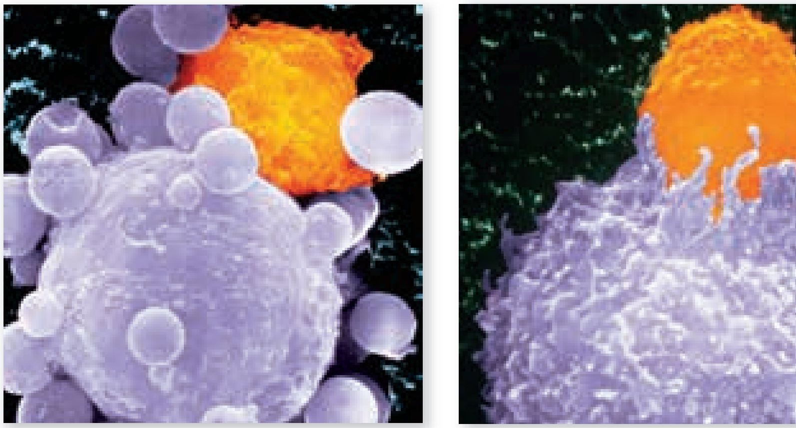
تُفرز الخلايا التائية المُساعدة بروتينات ذات وزن جزيئي خفيف تُسمّى **المحركات الخلوية Cytokines**. هناك أنواع عدة من المحركات الخلوية أصبحت معروفة، مُعظمها، وليس كلّها تُفرزها الخلايا التائية المُساعدة. ترتبط هذه المحركات الخلوية بمُستقبلات خاصة على أغشية كثير من الخلايا الأُخرى، وبشكل خاص، ولكن غير حصري، خلايا الجهاز المناعي. عند ارتباطها، تبدأ مسارات ترميز في هذه الخلايا لتنشيطها وحثها على التَّمايز.

لأن المحرّكات الخلوية ذات فعالية كبيرة جدًا، يتمُّ إفرازها عادةً بكميات قليلة جدًا، مَعَ عدد قليل من الاستثناءات، بحيث لا ترتبط إلا مع الخلايا المجاورة فقط. إن الإنترلوكين - 1 هو الاستثناء؛ لأنه ينتقل إلى أماكن بعيدة، ويصل إلى غدّة تحت المهاد لحثّ استجابة الحمّى. هناك أنواع من الخلايا التائية المُساعدة تُفرز محركاتٍ خلويةً خاصة لمُختلف مستقبلات الخلايا، لكن الخلايا التائية المُساعدة، والمحركات الخلوية التي تُفرزها لها الدَّور الأكبر في تحديد إن كانت الاستجابة المناعية ستكون خلوية أم سائلة.



الشكل 51-9

الخلايا التائية السامة (القاتلة) تحثّ الموت المبرمج لخلايا "الذات المُتغيرة". يتمُّ تنشيط الخلايا التائية السامة إذا تعرفت مُستقبلات خلايا تائية إلى ببتيدات غريبة مُرتبطة مع مُعقَّد التوافق النَّسيجي الذَّاتي- 1 على الخلايا الشجرية الموجودة داخل الأعضاء الليمفية الثانوية. ينتج عن هذا التنشيط نشوء سلالة من الخلايا السامة النشطة وخلايا الذاكرة. تحثّ السلالة الجديدة من الخلايا التائية السامة على الموت المبرمج لأي خلية (خارج نطاق الأعضاء الليمفية الثانوية) تُظهر على سطحها الببتيدات الغريبة المُرتبطة بمُعقَّد التوافق النسيجي - 1 نفسها. وهذه غالبًا خلايا تكون مُصابة بالفيروسات، أو أنها خلية سرطانية.



أ. ب.

الشكل 51-10

الخلايا التائية السامة (القاتلة) تقضي على الخلايا السرطانية. أ. خلية تائية سامة (باللّون البرتقالي) تُصادف خلية سرطانية (باللون الأرجواني). ب. تتعرَّف الخلية التائية إلى الخلية السرطانية "الذَّاتية المُتحولة"، فتحث عملية الموت المبرمج للخلية السرطانية.

تستجيب الخلايا التائية المساعدة لمولِّدات الضِّد الخارجية التي وصلت إلى خلية إشهار مولِّد الضِّد. تكتسب الخلايا المبتلِعة أو الخلية الشجرية مولدات الضِّد عن طريق الابتلاع أو الإدخال الخلوي، أما الخلايا البائية فعن طريق الابتلاع الخلوي المعتمد على المُستقبلات. عندما تدخل مولِّدات الضِّد هذه إلى الخلية، فإنَّها تتحطم بالأحماضة العالية للجسيم المبتلِع /الجسم الحالّ. ثم ترتبط سلاسل ببتيدية من مولِّد الضِّد هذا مع بروتينات معقد التوافق النَّسيجي - 2 في بعض الجُسيمات المبتلعة، ثم تُحمَّل هذه السلاسل الببتيدية وبروتينات معقد التوافق النَّسيجي - 2 المُرتبطة بها، ويتمُّ إظهارها على سطح الخلية المشهرة لمولِّد الضِّد. تُقابل الخلايا التائية المُساعدة هذه الخلايا المشهرة لمولِّد الضِّد داخل الأعضاء الليمفية الثانوية، وترتبط بها. يرتبط أيضًا البروتين CD4 للتائية أيضًا بمناطق خاصة من بروتينات معقد التوافق النَّسيجي - 2.

تُظهر الخلايا التائية المُساعِدة الساذجة بروتينًا يُسمّى CD28 الذي يجب أن يرتبط مع بروتين يسمى B7 إذا كانت الخلية التائية يجب أن تُنشَّط. يوجد البروتين B7 فقط على الخلايا المُشهرة لمولِّد الضِّد، ويكون تركيزه أكبر ما يُمكن عند الخلايا الشجرية. يضمن هذا المُتَطَلَّبُ أن الخلية التائية المُساعدة تنشَّط عند الحاجة فقط؛ وهذا التَّنظيم الدَّقيق ضروري بسبب الفاعلية الشديدة للمحركات الخلوية التي تُفرزها.

وكما هو الحال مع الخلايا التائية السامة، فإن الخلية التائية المُساعدة النَّشطة تنقسم لتُعطي سلالة من الخلايا التائية المساعدة بما فيها الخلايا الفاعلة وخلايا الذاكرة المُساعدة، وجميعها تمتلك مُستقبلات مولِّد ضد مُتشابهة. مُعظم الخلايا الفاعلة تُغادر العضوَ الليمفي، وتسير في مجرى الدَّم إلى سائر أنحاء الجسم.

الخلايا التائية هي المسؤولة عن رفض الأعضاء المنقولة

عندما تُقابل الخلايا التائية بروتينات معقد توافق نسيجي غير ذاتي (غريب) موجودة على خلايا الأنسجة المنقولة من شخص إلى آخر، مثل الكلى، فإنَّ مستقبلات مولِّدات الضِّد عند كثير من الخلايا التائية يُمكن أن ترتبط بروابط ضعيفة مع هذه المُعقدات. وهذا ببساطة حالة التفاعلية المتقاطعة. إنَّ شكل بروتينات معقد التوافق النَّسيجي غير الذَّاتي يُشبه بما يكفي بروتينات معقد التوافق النَّسيجي الذاتي المُرتبط مع السلاسل الببتيدية. النتيجة أنَّ الخلايا التائية ترتبط بخلايا الأنسجة الغريبة.

مع أنَّ التَّفاعل بين مستقبلات الخلايا التائية وببتيدات بروتينات معقد التوافق النَّسيجي ضعيفةٌ نسبيًّا إلا أنَّ ارتباطات كثيرة تحدث بين خلية تائية واحدة وخلية مزروعة واحدة بسبب الكثافة الكبيرة لبروتينات معقد التوافق النَّسيجي الموجودة على سطوح الخلايا. وهذا يُشجِّع تنشيط الخلايا التائية لمُهاجمة النَّسيج المزروع.

وبسبب الأساس الوراثي لبروتينات معقد التوافق النَّسيجي، كلما كان الأشخاص أقرب وراثيًّا، قلَّ تنوع بروتينات معقد التوافق النَّسيجي بينهما، وهذا يُعطي احتمالًا أكبر لأن يتحمل جسمُ أحدهم أنسجةً مزروعة من الآخر. نتيجة لذلك، يتم عادة الاستعانة بالأقرب للتبرع بالكلى لمريض قريب، ويُجرى فحص مُطابقة أنسجة لمعرفة مدى مُطابقة الأنسجة بين الشخصين.

تستعمل أدوية عدة لتثبيط جهاز المناعة وكبحه؛ كي لا يرفض الأعضاءَ المزروعةَ؛ ومُعظم الأشخاص الذين يُنقل لهم أعضاء من أشخاص أنسجتهم غير مُتطابقة يتناولون باستمرار بعض هذه الأدوية بقية حياتهم. من الأدوية الفعَّالة المعروفة في هذا المجال السيكلوسبورين الذي يمنع تنشيط الخلايا الليمفية.

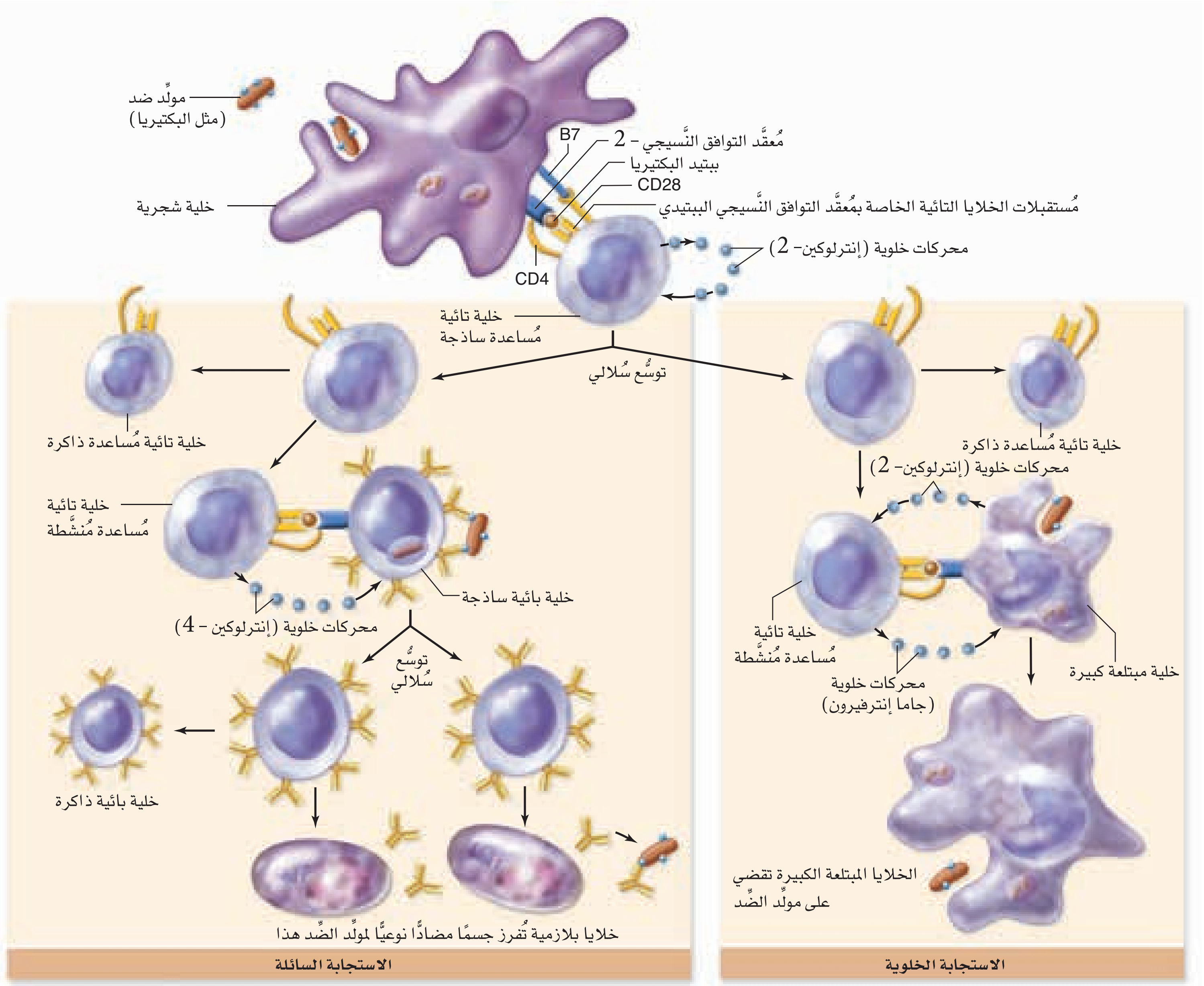
تُفرز أنواع عدة من الخلايا المناعية المحركات الخلوية (السيتوكاينات)

إضافة إلى الخلايا التائية المساعدة، هناك أنواع خلايا عدة أُخرى تفرز المحركات الخلوية، ولكن بنظام دقيق. فمثلًا، الخلايا المبتلِعة التي تُنشّط بابتلاع مولِّد الضِّد أو بارتباطها ببعض مكونات البكتيريا تُفرز محركات خلوية مثل الإنترلوكين- 2، الذي يُمكن أن يرتبط بالخلايا التائية المُساعدة لرفع مستوى نشاطها. وقد تُفرز الخلايا المبتلِعة أيضًا محركات خلوية أخرى، مثل عامل النَّخر السرطاني الذي يرتبط بالأوعية الدَّموية لحث توسعها محليًّا أو على نطاق واسع.

تستجيب الخلايا التائية لببتيدات من مولدات ضد غريبة ظاهرة على بروتينات معقد التوافق النَّسيجي. تحثّ الخلايا التائية السامة المُنشطة عملية الموت المبرمج لخلايا الذات المُتحولة، مثل الخلايا السرطانية، والخلايا المُصابة بالفيروسات، أما الخلايا التائية المُساعِدة فتُفرز محركاتٍ خلويةً تحثّ على الاستجابة المناعية الخلوية أو السائلة.

5-51 الخلايا البائية: المناعة السائلة وإنتاج الأجسام المُضادة

إنَّ مستقبلات الخلية البائية لمولِّدات الضِّد جزيئاتٌ كروية مناعية موجودة بوصفها بروتينًا مُتكاملًا على الغشاء البلازمي. كما ذكرنا سابقًا، تحمل كلّ خلية بائية نحو مئة ألف بروتين كروي مناعي مُتطابقة النَّوعية لمُحدِّد ما لمولِّد الضِّد. تُقابل الخلايا البائية الساذجة في الأعضاء الليمفية الثانوية مولِّدات الضِّد. عندما يرتبط جزيء البروتين الكروي المناعي على الخلية البائية مع مُحدِّد ما لمولد الضِّد، وتستقبل الخلية البائية إشارات أخرى ضرورية، خاصة المحركات الخلوية التي تُفرزها



الشكل 51 – 11

تُفرز الخلايا التائية المُساعدة محركات خلوية لحثّ استجابة المناعة الخلوية أو السائلة. تُنشَّط الخلايا التائية المُساعدة الساذجة أولًا عن طريق مُستقبلات خلايا تائية مُرتبطة مع ببتيدات غريبة ظاهرة على الخلايا الشجرية. ينتج عن هذا التَّنشيط توسُّع سلالة هذه الخلايا وتمايزها إلى خلايا ذاكرة، وخلايا تائية مُساعدة نشطة. تحثّ الخلايا التائية المُساعدة الاستجابة المناعية السائلة، عندما تُلاحظ مولِّد الضِّد نفسه ظاهرًا على الخلايا البائية. المحركات الخلوية مثل إنترلوكين-4 المفرز من الخلايا التَّائية المُساعدة تُنشِّط الخلايا البائية، منتجة خلايا ذاكرة، وخلايا بلازمية تُفرز الأجسام المُضادة ضد مولِّد الضد. الخلايا التَّائية المُساعدة تُفرز أيضًا جاما-إنترفيرون الذي يحثّ الخلايا ذات العلاقة بالاستجابة الخلوية، مثل الخلايا المبتلِعة الكبيرة كما ترى هنا. تُفرز المبتلِعة الكبيرة محركات خلوية أُخرى تحثّ الخلايا التائية المُساعدة.

الخلايا التائية المُساعدة، فإنَّ الخلية البائية تُصبح نشطة، وتبدأ في الانقسام والتَّحول إلى خلايا بلازمية وخلايا ذاكرة (الشكل 51-11).

كلّ خلية بائية بلازمية هي مصنع مُصغَّر لإنتاج الأجسام المُضادة ذات النَّوعية المُحدَّدة مثل الأجسام المُضادة التي تحملها الخلية البائية الأم على سطحها. تدخل هذه الأجسام المُضادة إلى سائل الليمف، ثم إلى مجرى الدم والسائل بين الخلوي، وترتبط بالمُحدِّدات الخاصة لمولِّد الضِّد أينما قابلته في الجسم. يُمكن أن يكون لمولِّد الضِّد الواحد أصناف عدة من المحددات. لهذا، فإنَّ خلية بائية مُختلفة تتعرف إلى مُحدِّد مُختلف لمولِّد الضِّد نفسه.

عندما تقوم البروتينات الكروية المناعية بتغليف مولِّد الضِّد، فإنَّ عمليات خلوية أُخرى يُمكن أن تُفعَّل للتَّخلص من مولِّد الضِّد. إنَّ المناعة لكوليرا الطيور التي لاحظها العالِمُ باستور في الدَّجاج نتجت عن مثل هذه الأجسام المُضادة، وللوجود المُستمر لسلالة الخلايا البائية التي أُنتجت.

يُظهر تركيب البروتينات الكروية المناعية (الأجسام المُضادة) مناطق متغيرة وأخرى ثابتة

يتكون كلّ جزيء كروي مناعي من سلسلتين قصيرتين مُتشابهتين تُسمَّيان **السلاسل الخفيفة Light chains** وسلسلتين ببتيديتين أطول يُطلَق عليهما **السلاسل**

الثقيلة **Heavy chains** (الشكل 51-12). ترتبط السلاسل الأربعة في الجزيء الكروي المناعي ببعضها بروابط كبريتية ثنائية تشكّل الحرف Y باللغة الإنجليزية (الشكل 51-12 أ). كلّ "ذراع" من الجزيء يُطلَق عليه منطقة Fab، في حين يسمّى "الجذع الرئيس" للجزيء المنطقة الثابتة F_c (الشكل 51-12 ب).

نوعية الأجسام المُضادة: المنطقة المُتغيرة

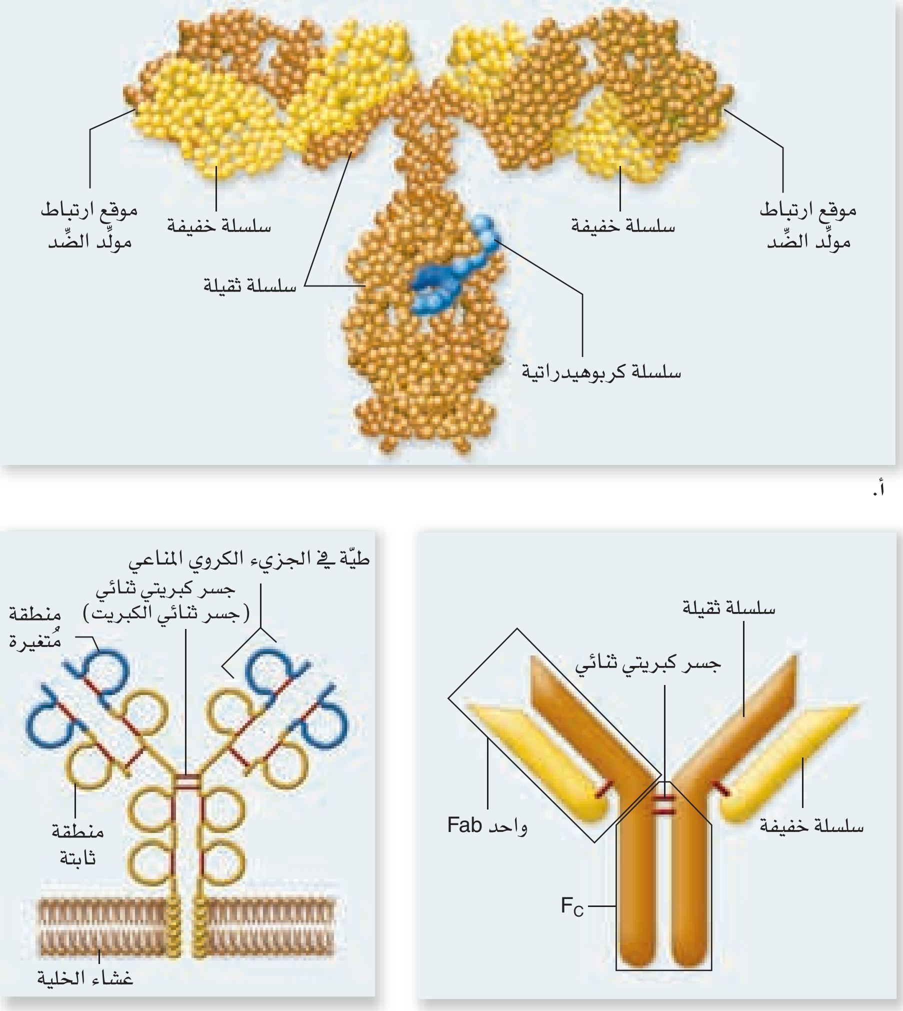
عند مقارنة ترتيب الأحماض الأمينية لبروتينات كروية عدة مناعية مُختلفة، ظهر أنَّ تخصّص أو تميُّزَ البروتين الكروي المناعي لمُحدِّد ما لمولِّد الضِّد يَكْمُنُ في ترتيبِ الأحماض الأمينية الطرفية في المنطقة المتغيرة. هذا النِّصف من المنطقة المتغيرة يحتوي تعاقبًا للأحماض الأمينية يختلف من بروتين كروي مناعي إلى آخر، لذلك أُطلق عليه **المنطقة المُتغيرة Variable region**. السلاسل الخفيفة والثقيلة في هذه المنطقة لها منطقة متغيرة.

إنَّ ترتيب باقي الأحماض الأمينية في الجزيء الكروي المناعي ثابتٌ نسبيًّا بين جزيء وآخر، لهذا يُطلَق على هذه المنطقة **المنطقة الثابتة Constant region** (الشكل 51-12جـ). السلاسل الخفيفة والثقيلة لها مناطق ثابتة. يُظْهِر التحليلُ الدقيق أنَّ للمنطقة الثابتة للسلسلة الخفيفة للجزيء الكروي المناعي ترتيبين مختلفين، أُطلق عليهما كابا (κ) ولامدا (λ)، ولهما تقريبًا الوظيفة نفسها. أما المنطقة الثابتة من السلسلة الثقيلة فتتألف من خمسة أنظمة مُختلفة في التَّرتيب، أُطلق عليها ميو (μ)، ودلتا (δ)، وجاما (γ)، وألفا (α)، وإبسلون (e). عندما يرتبط كلّ من هذه السلاسل الثقيلة الخمس مع أيّ من النوعين من السلاسل الخفيفة، ينشأ نوع معين من البروتينات الكروية المناعية، IgE، IgA، IgG، IgD، IgM على التوالي.

ارتباط الجسم مع مولّد الضّد

الأقسام المُتغيرة للسلاسل الثقيلة والخفيفة تتثنى معًا، وتُشكل ما يُشبه الشقّ، وهو **موقع ارتباط مولّد الضّد Antigen binding site** (الشكل 51-12). إنَّ حجم موقع ارتباط مولِّد الضِّد وشكله، والأحماض الأمينية التي تُغطي السطح، تُحدِّد نوعية كلّ بروتين كروي مناعي لمُحدِّد مولِّد الضِّد.

ولأنَّ كلَّ بروتين كرويّ مناعي مكوّن من نصفين متماثلين، فإنَّ كلَّ بروتين كرويّ مناعي يستطيع الارتباط مع مُحددين متماثلين، إما على مولِّد الضِّد نفسه، أو على مولِّدي ضدّ. تسمح هذه القدرة على الارتباط مع مُحدِّدين بتكوين مُعقدات الضد-مولِّد الضِّد (الشكل 51-13 أ).



الشكل 51-12

شكل الجزيء الكروي المناعي. أ. في هذا التَّمثيل الجزيئي للجزيء الكروي المناعي، كلّ حمض أميني في البروتين مُمثل بكرة صغيرة. يتألف الجزيء من سلسلتين ثقيلتين (اللَّون البني) وسلسلتين خفيفتين (اللَّون الأصفر). تلتف السلاسل الأربع على بعضها لتُغطي الشكل Y، بحيث تكون هناك منطقتان مُتماثلتان للتَّعرف إلى مولِّد الضِّد على ذراعي الشكل Y، أي منطقة Fab، ومنطقة الساق، أو منطقة F_c. منطقتا Fab مُرتبطتان بـ F_c عن طريق مفصل مرن. **ب.** رسم توضيحي وصفي للجزيء الكروي المناعي يُظهر السلاسل الثقيلة (البني) والسلاسل الخفيفة (الأصفر) كعصي. النصفان المُتشابهان للجزيء مُرتبطان بروابط كبريتية ثنائية (الأحمر) كما ترتبط السلسلة الخفيفة بالثقيلة لكلّ نصف. **جـ.** يظهر هنا الجزيء الكروي المناعي بوصفه بروتينًا غشائيًّا. هذا التقليد يُلقي الضوء على تركيب المجال للسلاسل الثقيلة والخفيفة. كلّ سلسلة مُرتبة على شكل مجالات مُتتالية، طول كلّ منها نحو 110 أحماض أمينية، وتتضمن ما يُسمّى طية الجزيء الكروي المناعي. مجالات الطّيّ هذه مُمثلة على شكل حلقات. الشكل الكروي لهذا المجال يتمُّ المُحافظة عليه بروابط كبريتية ثنائية (الأحمر). النهايات الأمينية لكلّ قطعة Fab هي قسم مُتغير (أزرق) وهي التي ترتبط بالمُحدِّد، أما باقي الجزء فهو القسم الثابت.

وظائف مجموعات الأجسام المُضادة: القسم الثابت

مع أن نوعية كلّ بروتين كروي مناعي يُحدِّدها القسم المتغير، إلا أنَّ وظيفة الجزيء الكروي المناعي تعتمد على مجموعته التي تحددها السلاسل الثقيلة للقسم الثابت، وخاصة منطقة (F_c) من القسم الثابت.

هناك خلايا عدّة لها مُستقبلات لمنطقة (F_c) ترتبط مع منطقة (F_c) لمجموعة خاصة من البروتينات الكروية المناعية. لهذا، عندما يرتبط البروتين الكروي المناعي بمولِّد ضدّ عن طريق منطقة الارتباط بمولِّد الضِّد، فإنّ خليةً أُخرى، كالخلية المبتلِعة، يُمكن أن تقترب من مولِّد الضِّد بالارتباط بمنطقة (F_c) للجزيء الكرويّ المناعيّ (الشكل 51-13جـ). يُمكن أن يُنشط هذا الارتباط بين معقد الجسم المضاد ومولِّد الضِّد بمستقبلات F_c، هذه الخلايا أيضًا. بهذه الطريقة، فإنّ بروتينًا كرويًّا مناعيًّا خاصًّا يُمكن أن يحثّ الارتباط غير النوعي للخلايا مع مولِّد الضِّد، ما ينتج عنه التَّخلص من مولِّد الضِّد.

المجموعات الخمس للبروتينات الكروية المناعية لها وظائف مُختلفة

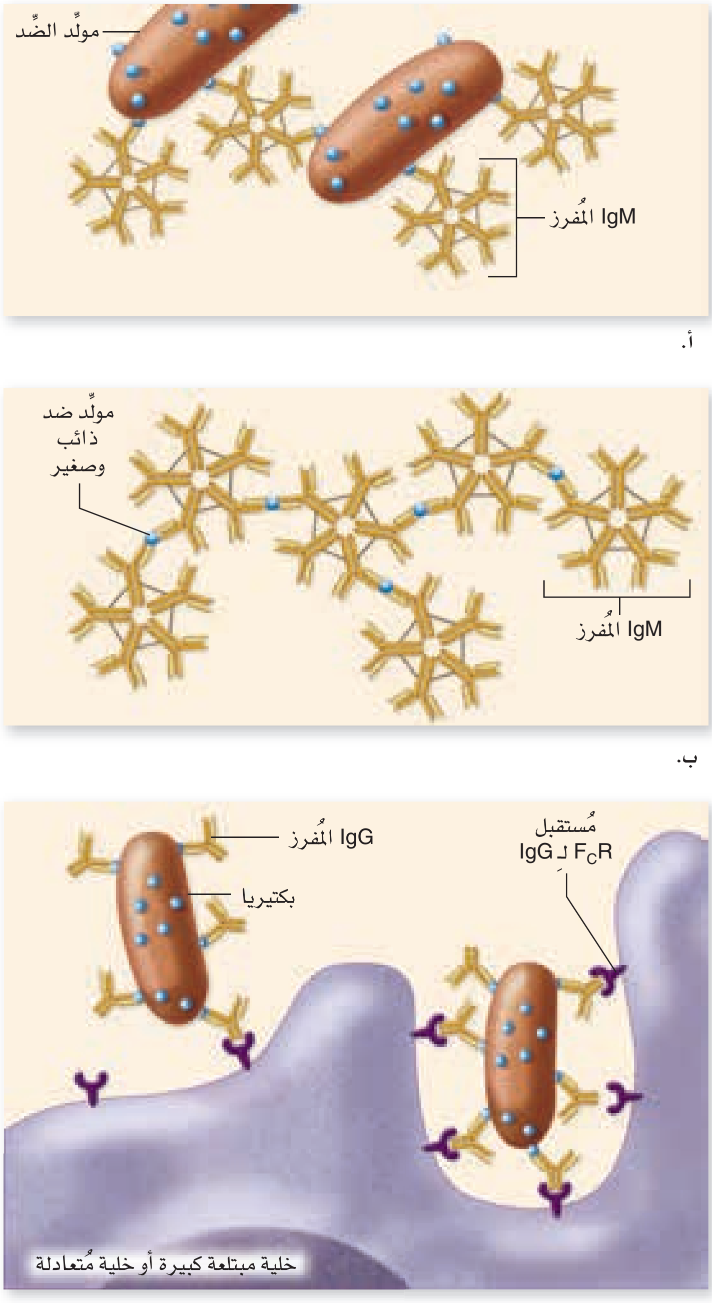
صُنِّفتِ المجموعاتُ الخمس من الأجسام المُضادة وفق ترتيب الأحماض الأمينية في القسم الثابت من السلاسل الثقيلة. لكلٍّ من هذه المجموعات الخمس طريقةٌ مُختلفة لحماية المخلوق. إنَّ صفات هذه المجموعات المُختلفة تم تلخيصها في الجدول (51-3) وسيتم شرحها فيما يأتي.

تذكّر أنَّ الأجسام المُضادة لا تقتل الأجسامَ المهاجمة مباشرة، لكنها، تتسبب في تحطيمها، والتَّخلص منها بالتأشير عليها لقتلها من قبل خلايا أُخرى غير مُتخصصة، أو من خلال تنشيط النظام المتمم.

يعمل **الجسم المُضاد IgM** بوصفه مستقبلًا على سطوح الخلايا البائية الساذجة جميعها، وهو أول نوع من الأجسام المُضادة يتم إفرازه خلال الاستجابة المناعية. ومع أنَّ الجسم المضاد IgM على غشاء الخلايا البائية على شكل أحادي، إلا أنَّه يتم إفرازه على شكل خماسي (مكوّن من خمس وحدات) ووزنها نحو 900,000 كيلو دالتون. إنَّ حجمها الكبير يحدد وجودها في الجهاز الدوري فقط، ولكن شكلها الخماسي يعني أنَّها فعالة جدًا في تفعيل تخثُّر مولِّدات الضِّد كبيرة الحجم (الشكل 51-13 أ) وترسيب مولِّدات الضِّد الذائبة (الشكل 51-13 ب). إنَّ ارتباط الجسم المُضاد IgM بمولِّد الضِّد يُنشِّط أيضًا بروتينات النظام المتمم التي يُسبِّب إطلاقها ارتباط بعض بروتينات المتمم بمنطقة F_c على جزيء IgM.

يوجد **الجسم المُضاد IgD** أيضًا مع الجسم المُضاد IgM، على سطح الخلايا التائية غير الناضجة الساذجة. يُمكن أن تُنشّط هذه البائيات بالارتباط العرضي بين جزيئين من IgD، مع أنَّه في الظروف العادية لا تُفرز هذه الخلايا هذه المجموعة من الأجسام المُضادة. عند تنشيط الخلايا البائية، يزول الجسم المُضاد IgD من على سطحها. ولا تزال الوظائف الأُخرى للضد IgD غير مفهومة جيدًا.

الجسم المُضاد IgG هو الجسم المُضاد الرئيس الموجود في الدَّم ومُعظم الأنسجة، ويشكل ما نسبته 75% من الأجسام المُضادة في بلازما الدَّم. إنه الجسم المُضاد الأكثر شيوعًا الذي تُنتجه الخلايا في الاستجابة المناعية الثانوية (عند التَّعرض لمولِّد الضِّد مرة ثانية). يُمكن أن يرتبط الجسم المُضاد IgG مع مولِّد الضِّد بكميات كبيرة، تجعل مولد الضدّ- الفيروس، أو البكتيريا، أو سموم البكتيريا- يبدو مشلولًا، أي إنه لا يستطيع الارتباط نهائيًّا مع العائل. للخلايا المبتلِعة والمُتعادلة مُستقبلات F_c ترتبط بالجسم المُضاد IgG المرتبط بمولِّد الضِّد، وبهذه الطريقة فإنَّ ارتباط IgG أو تغليفه لمولِّد الضِّد يُسرِّع عملية إزالة مولدات الضدّ بالبلعمة

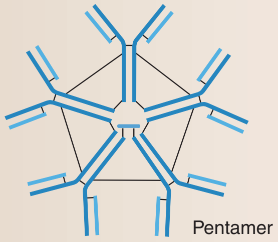
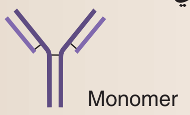
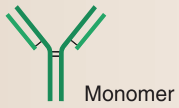
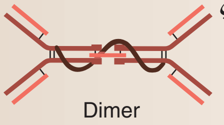
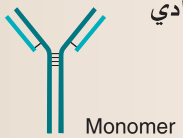


الشكل 51-13

ارتباط الجسم المُضاد بمولِّد الضِّد قد يُسبِّب التَّخثر، أو التَّرسيب، أو معادلة مولِّد الضِّد. أ. ارتباط الجسم المُضاد IgM المُفرز مع مولِّد ضد عضوي كبير يؤدي إلى تراكم مولِّد الضِّد أو تخثره. ب. ارتباط الجسم المُضاد IgM المُفرز بمولِّدات ضد صغيرة ذائبة يؤدي إلى ترسبها. ارتباط الجسم المُضاد المُفرز IgG، أيضًا يُخثِّر، ويرسب مولِّد الضِّد بسبب تركيزه الكبير، الذي يصل إلى 75% في البلازما. لكن IgG لا يرسب بكفاءة IgM نفسها؛ لأن الأخير خماسي الشكل. ج. الجسم المُضاد IgG المُفرز يُسبِّب مُعادلة، أو يغلف، مولِّد الضِّد، ويثبط عملية ارتباطه مع العائل. الخلايا المبتلعة الكبيرة والخلايا المُتعادلة التي تمتلك مُستقبلات F_c للجسم المُضاد IgG يُمكنها الارتباط بمُعقّد الجسم المُضاد - مولِّد الضِّد، ومن ثم ابتلاعه والتَّخلص منه.

(الشكل 51-13 جـ). الجسم المضاد IgG مهم في إعطاء المناعة السلبية للجنين؛ لأنه يستطيع الانتقال من الأم إلى الجنين عن طريق المشيمة. أخيرًا، يستطيع IgG أيضًا تنشيط بروتينات النظام المتمم، ولكن ليس بكفاءة الجسم المُضاد IgM، للتَّخلص من مُسببات المرض.

الجسم المضاد IgA هو الجسم المُضاد الرئيس في الإفرازات الخارجية، مثل اللعاب، والدموع، والمُخاط الذي يُبطن ممرات الجهاز الهضمي، وممرات الهواء في الجهاز التنفسي، والممرات البولية التناسلية. يؤدي الجسم المُضاد IgA دورًا رئيسًا في حماية هذه السطوح؛ وهو عادة يُفرز على شكل ثنائي (مكون من جزأين). تُفرز الخلايا الليمفية المُصاحبة للأنسجة المُخاطية، الواقعة تحت سطح المخاطية، الجسم المُضاد IgA الذي يخترق الخلايا الطلائية إلى الممرات؛ حيث يرتبط ويشل مولِّدات الضِّد. إضافة إلى ذلك، فإنَّ أي مُسبِّب للمرض يخترق السطوح المُخاطية سوف يرتبط بالجسم المُضاد IgA لأنَّ هناك خلايا تُفرزه في الجيوب تحت هذه السطوح. ويستطيع الجسم المُضاد IgA ؛ المُرتبط بمولِّد الضِّد أن يخترق بين الخلايا الطلائية إلى جوف الممرات، حاملًا معه مولِّد الضِّد المُسبِّب للمرض، الذي سيتمُّ التَّخلص منه بالاستجابة المناعية اللانوعية. يُعطي الجسم المُضاد IgA مناعة سلبية للطفل الرَّضيع؛ لأن الأم تُفرزه مع الحليب.

الجدول 51-3	المجموعات الخمس للبروتينات الكروية المناعية
المجموعة	**الوظيفة**
IgM خماسي 	أول جسم مضاد يتمُّ إفرازه خلال الاستجابة المناعية الأولية، تحفز التَّخثر والتَّرسيب وتنشط نظام البروتينات المُتممة.
IgD أُحادي 	يوجد فقط على سطوح الخلايا البائية؛ يعمل بوصفه مستقبلًا لمولِّد الضِّد.
Igg أحادي 	الجسم المُضاد الرئيس الذي يُفرز في الاستجابة المناعية الثانوية؛ يُعادل مولِّدات الضِّد، ويحث على ابتلاعها، ويُنشِّط نظام البروتينات المُتممة.
IgA ثُنائي 	الأكثر شيوعًا من الأجسام المضادة في إفرازات الجسم؛ توجد الخلايا البلازمية التي تُفرز هذا الجسم المُضاد بكثافة في الأنسجة الليمفية المُصاحبة للأنسجة المُخاطية.
IgE أُحادي 	يرتبط F_c بالخلايا الصارية والقاعدية؛ ارتباط المواد المُسبِّبة للحساسية مع المناطق المُتغيرة يحثّ إطلاق الوسائط الكيميائية، التي تحثّ تفاعلات الحساسية.

يوجد **الجسم المضاد IgE** بتركيز قليل في بلازما الدَّم. وعند إفرازه، يرتبط مُعظمه بالخلايا الصاريّة والخلايا القاعدية التي تتعرف إلى منطقة F_c من هذا الجسم المُضاد. وكما سيتَّضح لاحقًا، فإنَّ ارتباط بعض مولِّدات الضِّد غير الضارة مع جزيء IgE المُرتبط مع الخلايا الصاريّة، والخلايا القاعدية ينتُج عنه أعراض الحساسية، مثل سيلان الأنف، وحكة العينين، والحمّى. يتمُّ إفراز الجسم المُضاد IgE في العادة استجابة للعدوى بالديدان الطفيلية. في هذه الحالة، يرتبط الجسم المُضاد IgE المُفرَز مع المُحدِّد على الديدان، ثم تتم ملاحظته من قِبل مستقبلات F_c على الخلايا الحمضية. تقتل الخلايا الحمضية عادةً الديدان بإفراز أنزيمات هاضمة تدخل من خلال ثقوب صغيرة يتمُّ إحداثها في سطح الدودة.

يُعزى سبب تنوُّع البروتينات الكروية المناعية إلى إعادة ترتيب المادة الوراثية (DNA)

يستطيع جهاز المناعة في الفقريات أن يتعرف إلى أي جزيء غير ذاتي يُقدَّم إليه. ويُقدَّر أنَّ الخلايا البائية في الإنسان أو الفئران تستطيع إنتاج أنواع أجسام مضادة لها أكثر من 10^{10} موقع ارتباط مع مولِّد الضِّد. ومع أنَّ الشخص على الأغلب ليس لديه أجسام مضادة مُخصَّصة لمحددات مولِّدات الضِّد جميعها، إلا أنه من المُؤكد أنَّ الأجسام المُضادة ستتعرف إلى بعض المُحدِّدات، وهذا كلّ ما يلزم لإنتاج استجابة مناعية ذات فعالية.

كيف تمكَّنت الفقريات من إنتاج هذا التَّنوع الكبير من القدرة على التَّعرف إلى مولِّدات الضِّد؟

يَكْمنُ الجواب في المادة الوراثية غير العادية للأقسام المُتغيرة من الأجسام المُضادة. هذا القسم من كلّ سلسلة في الجزيء الكروي المناعي ليس مُرمَّزًا بشيفرة وراثية واحدة فقط على جزيء DNA ولكن يتمُّ تجميع الرَّمز الوراثي بدمج قطعتين أو ثلاث قطع منفصلة من جزيء DNA مع بعضها لصنع القسم المُتغير من الجسم المُضاد. تُسمّى هذه العملية إعادة **ترتيب المادة الوراثية DNA rearrangement** وهي تُشبه عملية العبور التي تحدث في الانقسام الخلوي الاختزالي (انظر الفصل الـ 11) مع فرقين رئيسين: إنَّ إعادة التَّرتيب تحدث بين موقعين جينيين على الكروموسوم نفسه، وإنَّ العملية محددة ونوعية للموقع.

تحدث إعادة ترتيب DNA عند تطور مولدات الخلايا البائية في نخاع العظم. بعد إعادة التَّرتيب تُنتج عملية النسخ RNA الرسول الذي تتمُّ ترجمته إلى سلاسل ثقيلة أو خفيفة للجزيء الكروي المناعي اعتمادًا على الموقع الجيني الذي تمَّ نسخه.

تحتوي الخلايا على نسختين متشابهتين من الكروموسوم، لكن إعادة ترتيب DNA تحدث لكلّ من السلاسل الثقيلة والخفيفة على أحد الكروموسومين فقط، بعملية تُسمّى الاستثناء الأليلي *Allelic exclusion*. لهذا، فإنَّ كلّ خلية بائية تنتج نوعًا واحدًا فقط من الجزيئات الكروية المناعية ذا نوعية مُعينة.

الأقسام المُتغيرة وإعادة ترتيب DNA

أظهرت دراسة تسلسل القواعد النيتروجينية للسلسلة الثقيلة للبروتين الكروي المناعي في الإنسان على الموقع الجيني لأشخاص كثيرين أنَّ الموقع الجيني يحتوي مجموعة متسلسلة من القطع عددها 50 قطعة، سُمّيت القطع *V segments*، متبوعة بمجموعة أُخرى مكونة من 30 قطعة أصغر سُمّيت القطع *D segments* وأخيرًا بمجموعة مكونة من 6 قطع صغيرة، سُميّت القطع *J segments*. كلّ قطع V متقاربة في الحجم لكن لكلٍّ منها تسلسل قواعد مُختلف. لهذا، فهي تُشفر مجموعة مُختلفة من الأحماض الأمينية، والوضع مُشابه بالنِّسبة إلى القطع D والقطع J.

إنَّ أول إعادة ترتيب للمادة الوراثية خلال تطور الخلية البائية هو حَدَثٌ مُحَددٌ ونوعيٌّ للموقع؛ حيث يجمع بين قطعة من D وأخرى من J (الشكل 51-14). إنَّ إعادة ترتيب القواعد بين هذين الموقعين على الكروموسوم نفسه ينتُج عنه حذف لقطعة

DNA التي تُباعد بين هذين الموقعين، وهذه القطعة المزالة تختفي في النهاية.

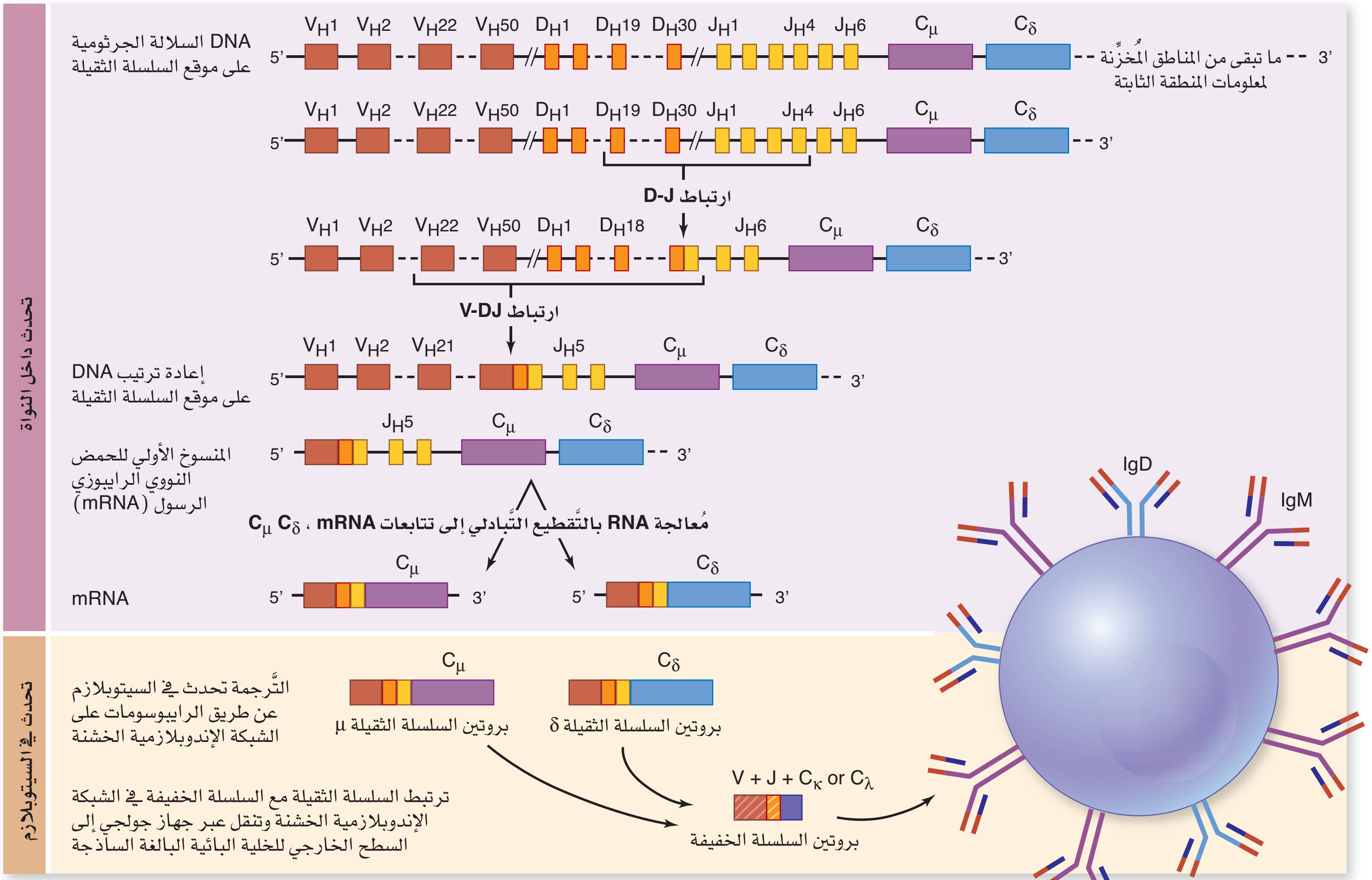
يتبع ذلك إعادة ترتيب محددة ونوعية لموقع ثانٍ يجمع بين قطعة من V مع القطعة المُعاد ترتيبها DJ، مع حذف قطع DNA التي تفصل بينها. ويُظهر أنَّ أي قطعة من كلّ من D، وV، وJ اختارتها الخلية هو حدث عشوائي تمامًا.

ولأن هناك تشكيلات عدة من D، وV، وJ يمكن تكوينها، فيُمكن أن نحسب الاحتمالات المُمكنة بنحو 9000 احتمال مُختلف لتكوين السلسلة الثقيلة للقسم المتغيّر من الجسم المُضاد. والوضع ذاته يحدث بالنِّسبة إلى السلسلة الخفيفة من القسم المتغير، باستثناء أنَّ كلّ سلسلة خفيفة مُتغيرة يشفرها قطعة من V وأخرى من J فقط.

هناك عمليات أُخرى تُسهم في زيادة تنوع القسم المُتغير من الجسم المُضاد. عندما ترتبط قطع DNA مع بعضها، فإنَّ قواعد نيتروجينية عدة يُمكن أن تُحذف أو تُضاف من أطراف كلّ قطعة، وهذا يتبعه غالبًا ارتباط غير دقيق لحد ما للقطع مع بعضها، ما ينتُج عنه تغييرُ مكان بداية قراءة الشيفرة الوراثية. وأخيرًا، فإنَّ الخلية البائية يُمكن أن ينتهي بها المطاف بإظهار أي سلسلة ثقيلة متغيرة، مع أي سلسلة خفيفة متغيرة خلال تطورها. ومع أخذ كلّ ذلك في الحسبان، فإننا يُمكن أن نحصل على 10^{10} احتمال مختلف لتشكيل القسم المُتغير من الجسم المُضاد.

النسخ والترجمة

بعد انتهاء إعادة ترتيب DNA الذي يشفر القسم المُتغير من الجسم المُضاد، يتم عمل نسخ mRNA غير ناضجة مع نهايات 5` تبدأ بالقطع المُتغيرة المعاد ترتيبها، وتنتهي بالقسم الثابت. بمعنى آخر، فإنَّ نسخ mRNA للسلاسل الثقيلة تبدأ من بداية القطع VDJ المُعاد ترتيبها، وتستمر خلال القطع التي تحمل الشيفرة (الإكسون) ميو وإبسلون اللتين تشفران القسم الثابت من الجسم المُضاد (الشكل 51-14).



الشكل 51-14

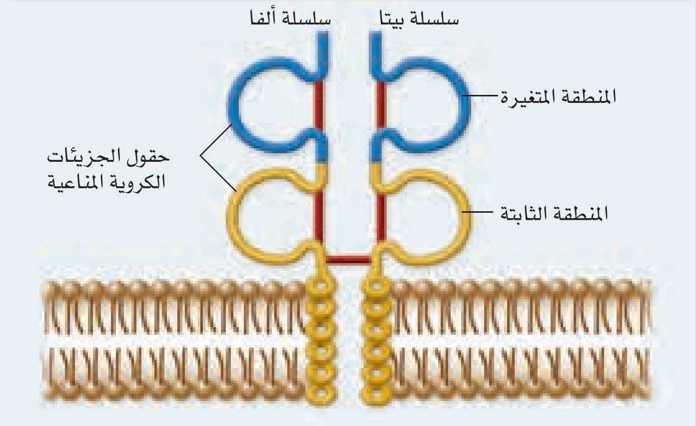
الجزيئات الكروية المناعية يُشفَّر لها بإعادة ترتيب قطع من DNA. الجزيء الكروي المناعي هو بروتين له شيفرة وراثية في قطع عدَّة من DNA: قطعة مُتغيرة (V)، وقطعة للتنوع (D)، وقطعة الوصل (J) والقسم الثابت. يتمُّ ربط هذه القطع بدقة متناهية لـ DNA المُعاد ترتيبه خلال عملية تطور الخلايا في نخاع العظم. تتضمن العملية أولًا ربط قطعة D بقطعة J، ثُمَّ تُضاف القطعة الثنائية DJ مع القطعة V. ستختار خلايا أُخرى قطعًا أُخرى من D، وV، وJ، ما يُسهم في تنوع الاستجابات المناعية النوعية. تبدأ نُسخ mRNA الأولية بالقطع VDJ المعاد ترتيبها، وتستمر حتى القسم الثابت من المنطقة المشفرة (إكسون). تُزال القطع الأخيرة الزائدة من J من خلال عملية إعادة تقطيع RNA الأولي، التي يتمُّ فيها جمع القسم المُتغير مع أي من السلاسل μ أو δ الثابتة. تترجم هذه المُستنسخات في الرايبوسومات على الشبكة الأندوبلازمية الخشنة لإنتاج السلاسل الببتيدية الثقيلة التي ترتبط مع السلاسل الخفيفة (والمشفرة بـ J، وV، وC) في الشبكة الأندوبلازمية الخشنة. تنتقل هذه البروتينات إلى سطح الخلية، ليتم عرض كلّ IgM (القسم الثابت μ) و IgD (القسم الثابت δ) على الخلية البائية البالغة الساذجة، وكلّ منهما له القسم المُتغيِّر نفسه، ولهذا فلهما التنوعية لمولِّد الضِّد نفسها.

الربط المتناوب لقطع RNA المُستنسَخة هذه يزيل أيّ قطع زائدة J بقيت مُرتبطة من ناحية 3 بالقطعة VDJ، وكذلك أيًّا من تراكيب μ، δ، فينتج عن ذلك نُسخ تحمل شيفرات كاملة للمنطقة المتغيرة نفسها مع μ أو δ للمنطقة الثابتة، على التوالي. ينتج عن الترجمة سلسلة ببتيدية ثقيلة δ أو μ، يُمكن أن ترتبط مع السلسلة الببتيدية للسلسلة الخفيفة في الشبكة الأندوبلازمية الخشنة. لهذا، فإنَّ الخلية البائية البالغة الساذجة يكون لديها كلّ من IgM و IgD على سطحها، وكلّ منهما عنده النوعية نفسها للارتباط بمولِّد الضِّد (الشكل 51-14).

مستقبلات الخلايا التائية

عند هذه النقطة، يجب أن نعود قليلًا لمستقبلات الخلايا التائية، ونتفحص وجه الشَّبه بينها وبين البروتينات الكروية المناعية على الخلايا البائية. إنَّ شكل مُستقبلات الخلايا التائية - جوهريًّا - يُشبه قطعة Fab واحدة من الجزيء الكروي المناعي (الشكل 51-15).

إنَّ بروتين مُستقبلات الخلايا التائية هو بروتين ثنائي (مكون من سلسلتين)، حيث يتكوّن 95% من هذا البروتين من سلسلتي ألفا وبيتا. النِّصف الطرفي الأميني للسلسلتين مجال مُتغير يرتبط ببروتينات معقد التوافق النَّسيجي وسلسلة ببتيدية، والنِّصف القريب من الغشاء هو المجال الثابت لكلّ سلسلة ببتيدية. يتكون الموقع الجيني للمنطقة المُتغيرة من مستقبلات الخلايا التائية على DNA من قطع عدة - D، وV وJ، أو فقط V و J - ترتبط بالأنزيم نفسه، وبطريقة مشابهة لجينات قطع الجزيء الكروي المناعي. يُعطي هذا التَّشابه في الشكل وترتيب DNA تنوعًا مُشابهًا لمُستقبلات الخلايا التائية كما هو الحال بالنِّسبة إلى الجزيء الكروي المناعي.



الشكل 51-15

يشبه شكل مستقبلات الخلايا التائية القسم Fab للجزيء الكروي المناعي. تتألف مُستقبلات الخلايا التائية من سلسلتين، هما: ألفا وبيتا عادة، مرتبطتين بروابط كبريتية ثنائية (أحمر)، وكلّ منهما مكونة من مجالين للجزيء الكروي المناعي، كما هي الحال في جزء Fab من الجزيء الكروي المُناعي. النهاية الطرفية الأمينية لكلّ مجال من كلّ سلسلة هو القسم المُتغير الذي يرتبط ببروتينات مُعقَّد التوافق النَّسيجي المُرتبط بالببتيد، والمجال القريب من الغشاء هو القسم الثابت. على عكس البروتينات الكروية المناعية، فإنَّ مُستقبلات الخلايا التائية لا يتمُّ إفرازها.

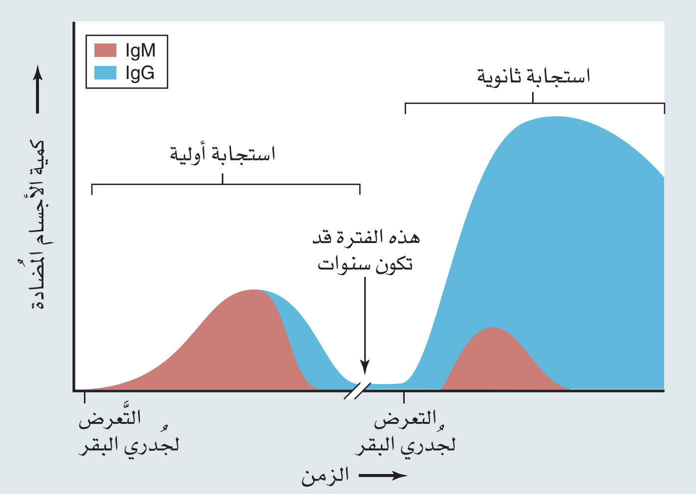
استقصاء

ماذا يُمكن أن تستنتج من الصفات العامة، وآلية تكوين البروتينات الكروية المناعية، ومُستقبلات الخلايا التائية فيما يتعلق بتطور الخلايا الليمفية البائية والتائية وهذه البروتينات؟

الاستجابة الثانوية لمولِّد ضد ما فعّالة أكثر من الاستجابة الأولية

عندما يدخل مولِّد ضد معين للجسم، فإنَّه يجب أن يُقابِل، بمحض المصادفة، خلية ليمفية ساذجة لديها مستقبلات مُناسبة لكي تُستثار الاستجابة المناعية. عندما يُهاجم مولِّد الضِّد الجسم للمرة الأولى فإنَّ عددًا قليلًا من الخلايا البائية أو التائية ذات مُستقبلات قادرة على التَّعرف إلى مُحدِّدات مولِّد الضِّد يكون موجودًا، وإذا كانت هناك خلايا مُصابة أو غير طبيعية، فإن ببتيدات غريبة ترتبط مع بروتينات معقد التوافق النَّسيجي الذاتية. لهذا، فإنَّه عند الالتقاء الأول تظهر عند الشخص أعراض المرض؛ لأن عددًا قليلًا من الخلايا تكون موجودة، وتستطيع أن تشن استجابة مناعية. ويحدث التَّوسع السلالي للخلايا البائية والتائية، ويتمُّ إفراز أجسام مضادة IgM (الشكل 51-16).

ولأنَّ هناك سلالة من خلايا ذاكرة عدة تطوَّرت عند الاستجابة المناعية الأولى، فإنَّه في المرة المقبلة عندما يدخل مولِّد الضِّد نفسه، الذي سبب المرض سابقًا، تقوم خلايا الذاكرة بسرعة بنشاط أسرع من الخلايا الساذجة، فتبدأ الاستجابة الثانية بسرعة أكبر، وتصل إلى مستوى مُرتفع بسرعة أكبر من المرة الأولى. ويحدث توسع سلاليّ مرة أخرى، ويُصاحب ذلك إفراز كميات كبيرة من الأجسام المُضادة التي تكون في العادة IgG، مع احتمال أنَّ يتم إفراز الجسم المُضاد IgA و IgE (الشكل 51-16). إنَّ مجموعة الجزيئات الكروية المناعية التي يتمُّ إفرازها يُحدِّده نوع المحرك الخلوي الذي تُفرزه خلايا الذاكرة التائية المساعدة، التي ترتبط بالخلايا البائية خلال الاستجابة المناعية الثانوية.



الشكل 51-16

تطور المناعة النَّشطة. إنَّ التَّلقيح لمرض الجُدري عند مرضى جِنَر حدث بسبب تلقيحهم بجُدري البقر الذي حثّ تطور أنسال من الخلايا الليمفية، بما فيها خلايا ذاكرة ذات مُستقبلات لا ترتبط مع فيروس جُدري البقر فقط، بل مع مولِّدات ضد الجُدري أيضًا. إنَّ التَّعرض الثاني يحثّ خلايا الذاكرة لتُفرز كميات كبيرة من الأجسام المُضادة ذات النوعية نفسها وبسرعة أكبر من الاستجابة الأولية. إنّ أول أجسام مُضادة يتمُّ إفرازها في الاستجابة المناعية الأولية هي IgM (الأحمر) على الرغم من أن IgG (الأزرق) يتمُّ إفرازه عند اقتراب نهاية الاستجابة المناعية الأولية. معظم الأجسام المضادة التي تُفرز خلال الاستجابة الثانوية هي IgG، مع أنَّه يُمكن إفراز IgE إذا تمَّ تشنيط الخلايا البائية في الأنسجة الليمفية الثانوية المُصابة للمخاطية، وفي بعض الحالات، يتم إفراز IgE كالحساسيّة.

من المُفيد للشخص أن يُنتج بروتينات كروية مناعية من مجموعات مُختلفة خلال الاستجابة المناعية؛ لأن لكلّ مجموعة وظيفة مُختلفة. عند التَّعرض الثَّاني لمولِّد الضِّد نفسه، وبينما يتمُّ تنشيط خلايا الذاكرة لتُفرز أنواعًا مناظرة غير IgM، فإنَّ خلايا بائية ساذجة أُخرى تتعرف إلى مولِّد الضِّد، وتُفرز IgM.

قد تبقى خلايا الذاكرة عقودًا عدة، وهذا يُفسر نُدرة عدوى الناس بالجُدَري مرة ثانية بعد أن يُصابوا به للمرة الأولى، أو بعد أن يتمَّ تحصينهم ضد هذا المرض. فيستحث اللقاح الاستجابة المناعية الأولية، فإن دخل مُسبِّب المرض الحقيقي لاحقًا، فستحدث استجابة مناعية ثانوية سريعة وقوية توقف العدوى قبل ظهور أعراض المرض. تمتلك الفيروسات التي تُسبِّب أمراض الطفولة مولِّدات ضد سطحية لا تتغير كثيرًا مع مرور الزمن لهذا يبقى الجسم المُضاد ذاته فعّالًا عقودًا عدة.

الأجسام المُضادة التي تُفرزها الخلايا البائية لها أقسام مُتغيرة تتعرَّف من خلالها إلى مولِّد الضِّد، وترتبط به. الأقسام المُتغيرة لها شيفرة وراثية من قطع عدَّة مُتباعدة من DNA، يتم تجميعها لاحقًا لتوفير تنوع كبير للتَّعرف إلى مولِّدات الضِّد المُختلفة. تتألف الأجسام المُضادة من خمس مجموعات، لكلّ نوع منطقة ثابتة تُحدِّد وظيفته. إنّ ارتباط الجسم المُضاد مع مولِّد ضد ما يُمكن أن يؤدي إلى التخلص من الأخير بطرق عدة مُختلفة. التَّطعيم الاصطناعي يُقدم مولِّد ضد ما للجسم ليحثّ استجابة مناعية أولية؛ وعندما يدخل مُسبِّب المرض الذي يحمل مولِّد الضِّد نفسه إلى الجسم، فإنَّ الاستجابة المناعية الثانوية تتخلص منه بسرعة.

6-51 المناعة الذَّاتية وفرط الحساسية

في بعض الأحيان، يُسبِّب جهاز المناعة المرض بدلًا من أن يشفي منه. فقد تحدث الاستجابات المناعية غير المناسبة لمولِّدات ضِّد ذاتية، وكذلك الاستجابة غير المُناسبة أو الاستجابة المبالغ فيها لمولِّد ضِّد غريب التي بدورها قد تُسبِّب الضرر للأنسجة.

في الوضع الطبيعي، لا يستجيب الجهاز المناعي للحيوان البالغ لأنسجة الحيوان ذاته. هذا القبول لخلايا الجسم ذاته يُعرف **بالتَّحمل المناعي Immunological tolerance**. إنَّ الجهاز المناعي للجنين يقوم بعملية التَّحمل ليفقدَه القدرة على الاستجابة لجزيئات الجسم ذاته، في حين يتقدم تطوره.

إننا نعرف أن الخلايا التائية والبائية النَّشطة ضد الجسم ذاته جميعها لا يحدث لها عملية موت مبرمج خلال عملية الاختيار داخل الأعضاء الليمفية الأولية. ومن المعلوم أن الأشخاص الطبيعيين لديهم خلايا ليمفية بالغة، قابلة لأن تنشِّط ضد الذَّات. لكن نشاط هذه الخلايا مُسَيْطَرٌ عليه، أو مَكبوح، بحيث إنَّها لا تستجيب لمولِّدات ضد الجسم التي تُقابلها. عندما يحدث خلل لهذه السيطرة أو التثبيط، فإنَّ الاستجابة السائلة أو الخلوية يُمكن أن تشنّ هجومًا ضد مولِّدات ضد الجسم نفسه، مُسببةً أمراضًا قد تكون قاتلة في بعض الأحيان.

إضافة إلى ذلك، فإنَّ الاستجابة المناعية لمولِّد ضد غريب قد تكون أكبر مما ينبغي للتَّخلص من مولِّد الضِّد، أو أنَّ الاستجابة قد تبدو غير مناسبة لمولِّد الضِّد. لهذا، فبدلًا من التَّخلص من مولِّد الضِّد باستجابة التهابية محلية، قد يحدث ضرر شامل للأنسجة، وفي بعض الأحيان قد تؤدي إلى الوفاة.

تنتج الأمراض المناعية الذاتية من هجوم مناعي على أنسجة الجسم نفسه

تنتج الأمراض المناعية الذاتية بسبب فشل التَّحمل المناعي. تصبح الخلايا التائية المتفاعلة ذاتيًّا نشطة، وتُنتج الخلايا البائية المتفاعلة ذاتيًّا الأجسام المُضادة، مُسببة التهابًا وضررًا للأنسجة. هناك أكثر من 40 مرضًا مناعيًا يشك في أنها أمراض مناعية ذاتية، وهي تصيب 5 – 7% من الناس. ولأسباب مجهولة، فإنَّ ثلثي المصابين بهذه الأمراض من النِّساء.

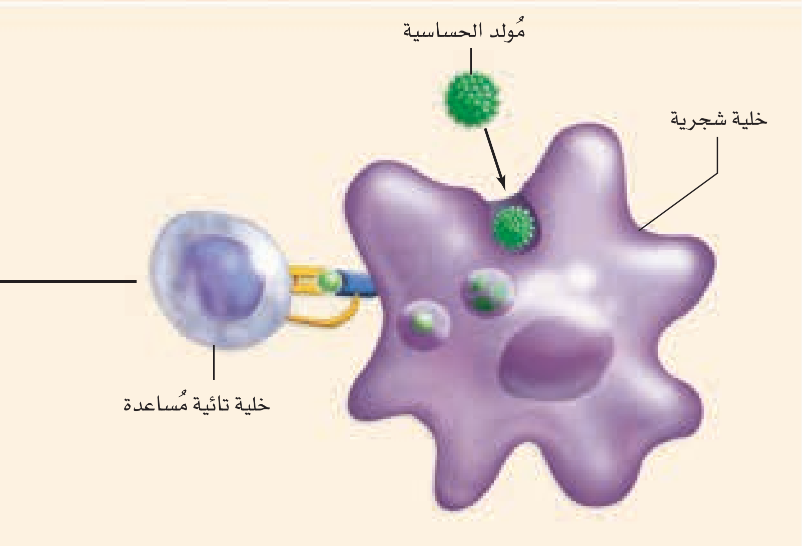
قد تحدث الأمراض المناعية الذاتية بآليات عدة. مثلًا، مولّدات الضِّد الذاتية قد تكون مخفية بشكل طبيعي عن جهاز المناعة؛ فإن تعرضت لاحقًا لجهاز المناعة، فإنَّه يتعرف إليها، ويُعاملها معاملة الغريب. يحدث هذا، مثلًا، عند وجود بروتين غريب مُحاصر بين حويصلات الغدة الدَّرقية، ويتعرض لجهاز المناعة، فيحثّ المناعة الذاتية التي تؤدي إلى تحطيم الغدة الدَّرقية (مرض هاشيموتو). وقد يحدث مثل ذلك في مرض التهاب العين الودّيّ بسبب مولّدات الضِّد التي تُطلقها العين.

ولأن الهجوم المناعي يستثير الالتهاب، الذي يُسبِّب بدوره تلف الأنسجة، فإنَّ جهاز المناعة يجب أن يُثبّط للتَّخفيف من أعرض الأمراض المناعية الذاتية. ويتمُّ التَّثبيط المناعي بشكل عام بأدوية الستيرويدات القشرية، ومضادات الالتهاب غير الستيرويدية، بما فيها الأسبرين.

الحساسية يسببها إفراز الجسم المُضاد IgE استجابة لمولِّدات الضِّد

الشكل الأكثر شيوعًا للحساسية يُدعى فرط الحساسية الآنية. وسببه فرط إفراز كميات كبيرة من الجسم المُضاد IgE استجابة لمولِّدات ضد، تُدعى مُحفزات الحساسية في هذا المجال. تشمل مُحفزات الحساسية التي تُثير الحساسية المُفرطة الآنية، بعض أنواع الطعام، وسموم الحشرات، والفطريات، وزغب الحيوانات، وحبوب اللقاح. أكثر أنواع الحساسية شيوعًا هو حمّى القشّ الموسميّة، التي تستحثها حبوب لقاح عشبة الخرقة (*Ambrosia spp.*)، أو غيرها من حبوب اللقاح. اكتسبت الحساسية صفة "الآنية" لأن الاستجابة للمُحفز تحدث خلال ثوانٍ أو دقائق.

التَّعرض أول مرة



في المرة الأولى أو حتى في المرات الأولى التي يتعرض فيها الشخص لمُحفزات الحساسية، يرتبط المُحفز بالخلايا البائية ويُنشطها، فتبدأ بإفراز بروتينات كروية مناعية خاصة بمُحفز الحساسية. تُفرز الخلايا التائية المُساعدة المُنشّطة محركات خلوية مثل الإنترلوكين - 4، الذي يرتبط بالخلايا البائية، فيملي بأن يكون نوع الأجسام المُضادة التي تفرزها هو IgE. إذ تتحول الخلايا البائية سريعًا من إفراز الجسم المُضاد IgG الأكثر شيوعًا إلى إفراز الجسم المُضاد IgE.

بخلاف IgG، فإنَّ الجسم المُضاد IgE يرتبط بسرعة بالخلايا، الصارية والقاعدية. عندما يتعرض الشخص لمحفِّز الحساسية نفسه مرة أخرى، فإنَّ المُحفز يرتبط بشكل خاص بالمناطق المكشوفة من الجسم المُضاد IgE المُلتصق بالخلايا الصارية والخلايا القاعدية، فيُحفِّز هذا الارتباط هذه الخلايا لتُفرز الهستامين، والبروستاجلاندين، ووسائط كيميائية أخرى، تُسبِّب أعراض الحساسية (الشكل 51-17).

في **فرط الحساسية الجهازية Systemic anaphylaxis**، يكون تفاعل الحساسية حادًّا وخطرًا جدًا على الحياة بسبب الاستجابة الالتهابية السريعة، وإفراز الوسائط الكيميائية. يشعر الشخص بهبوط حاد في ضغط الدَّم، وقد يُسبِّب انتفاخ لسان المزمار إغلاق القصبة الهوائية، ويُمكن أن يمنع تضيق فروع القصبة الهوائية خروج الهواء من الرئتين. يُسمى مجموع هذه التأثيرات **صدمة فرط الحساسية Anaphylactic shock**. وقد تؤدي إلى الوفاة خلال 20-30 دقيقة إذا لم يتم التَّدخل الطبي بسرعة.

لحسن الحظ، فإنَّ مُعظم الأشخاص المصابين بالحساسية يحدث لهم **فرط حساسية محلي Local anaphylaxis** فقط، مثل الحكّة المصاحبة للشرية، أو تضيُّق مجاري التنفس في الربو الخفيف. إن الإسهال الناتج عن استجابة لمسببات الحساسية في الطعام هو شكل آخر من فرط الحساسية المحلي.

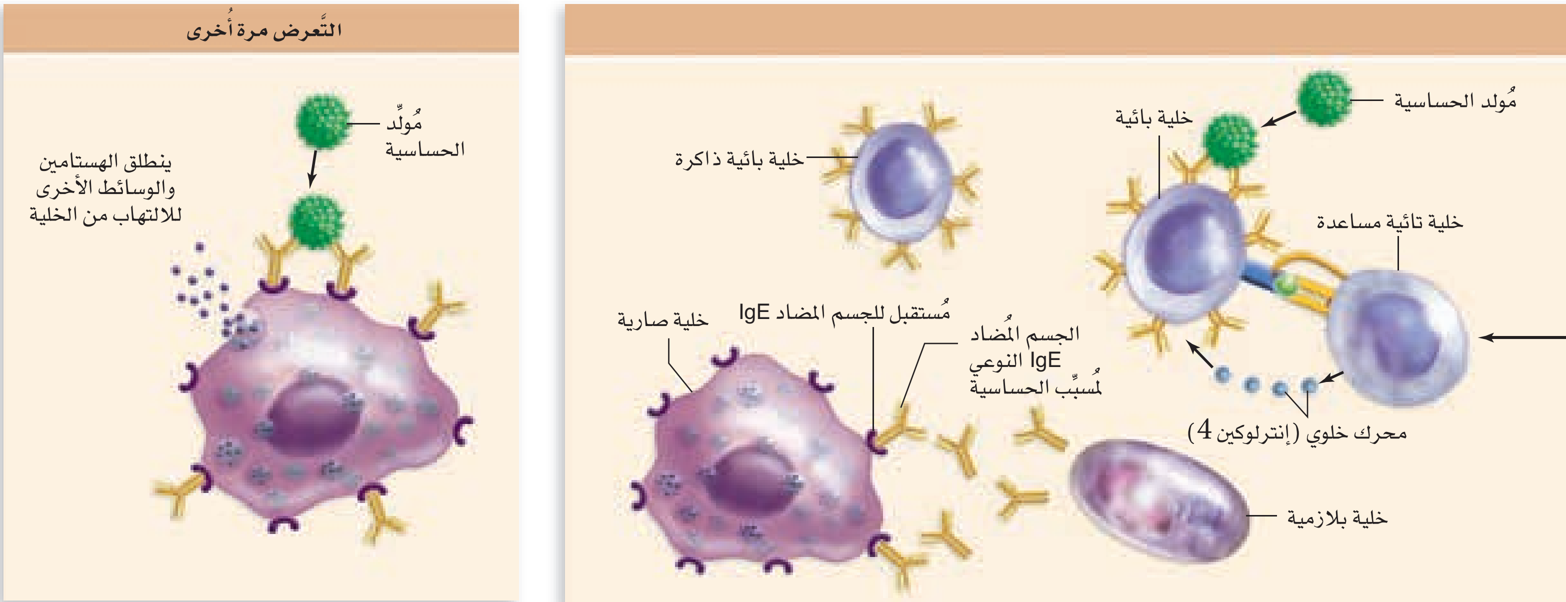
عادة، تُعالج الحساسية بإعطاء مضادات الهستامين التي تمنع الهستامين المُفرز من الخلايا الصارية الارتباط بمستقبلاتها. وحديثًا جدًا، تمَّ تطوير عقاقير تُعيق عملية تنشيط الخلايا الصارية والخلايا القاعدية، وبهذا تمنع إفراز وسائطها الكيميائية. مُعالجة التَّحسس هو بديل آخر؛ وهو يتكون من حقن أو جرعات، على أشهر عدة، من تراكيز مُتزايدة من مُحفز الحساسية الذي يُسبِّب الحساسية. في بعض الأشخاص، وخاصة أولئك الذين يُعانون حساسية التهاب الأنف (سيلان الأنف والعيون) أو الربو، فإنَّ هذه المعالجة يبدو أنها تُسبِّب تفضيلًا لإفراز IgG بدلًا من IgE، وتبدأ أعراض الحساسية في الاختفاء مع الوقت.

فرط الحساسية المُتأخرة تقوم به خلايا تائية مساعدة وخلايا مبتلِعة كبيرة

يُسبب فرط الحساسية المُتأخرة الذي تحدثه الخلايا التائية المُساعدة والمبتلِعة الكبيرة الأعراض خلال 48 ساعة بعد التَّعرض الثاني لمولِّد الضِّد. (التَّعرض الأول يُسبِّب استجابة بطيئة، كما تحدثنا سابقًا، وتكون دون ظهور أعراض). هناك نوع من فرط الحساسية المُتأخرة، وهو التهاب الجلد باللمس، تُسبِّبه مواد عدَّة، مثل سموم اللبلاب، ومادة النيكل في الجواهر، وبعض مساحيق التَّجميل. بعد لمس نبتة اللبلاب، ترتبط الزيوت التي تدخل إلى الجلد مع بروتينات الجلد، وتُسبِّب ظهور البروتين ليبدو غريبًا. تتطلَّب استجابة الحساسية المُفرطة المُتأخرة دخول مولِّد الضِّد إلى الجسم، ووصوله إلى الأعضاء الليمفية الثانوية، وبشكل عام إلى العقد

الشكل 51-17

استجابة الحساسية. عند التَّعرض الأول لمادة مُهيجة للتَّحسس، تُنشّط الخلايا البائية لتفرز الأجسام المُضادة من نوع IgE. تُوجد هذه الأجسام المُضادة بنسب ضئيلة جدًا في البلازما، لكنها ترتبط بسرعة بمستقبلات F_C للخلايا الصارية والقاعدية. عند التَّعرض الثاني للمادة المُهيجة للتَّحسس نفسها، ترتبط المادة بروابط عرضية مع المناطق المُتغيرة لاثنين من IgE متجاورين لهما النوعية نفسها للمُحدِّد على الخلايا الصارية أو الخلايا القاعدية. هذا يحثّ الخلايا لإطلاق مادة الهستامين، ووسائط التهابية أُخرى تُسبِّب أعراض الحساسية.



الليمفية، حيث يتم تنشيط الخلايا التائية المُساعدة. تبدأ الخلايا التائية النَّشطة بالدَّوران في الجسم، وعندما تُقابل خلايا مبتلعة هضمت مولِّد الضِّد، تبدأ بإفراز المحركات الخلوية التي تنشط الخلايا المبتلِعة. يحثّ هذا الخلايا المبتلِعة الكبيرة لإفراز محركات خلويــة أُخرى، وفي حالة اللبلاب السام، تظهر الحكة على الجلد. إن الوقت اللازم لتنشيط الخلايا التائية المساعدة، ومن ثم تنشيط الخلايا المبتلِعة الكبيرة هو سبب "التأخير" في الاستجابة ضد مولّدات الضِّد.

المناعة الذَّاتية، والحساسية (الحساسية المُفرطة الآنية)، والحساسية المفرطة المُتأخرة كلها أمثلة على استجابات مناعية غير مناسبة ومبالغ فيها. تنتُج الأمراض المناعية عند فقدان التَّحمل المناعي. يُصاحب الحساسية استجابة سريعة من الخلايا الصارية عند ارتباط مُحفزات الحساسية مع IgE على غشائها. الحساسية المُفرطة المُتأخرة لمُسببات المرض أو المُثيرات مثل اللبلاب السام تقودها خلايا تائية مساعدة والخلايا المبتلعة الكبيرة.

7-51 الأجسام المُضادة في تشخيص الأمراض ومعالجتها

يُوفر الجهاز المناعي في الفقريات مجالات عدَّة من التأثيرات على المُعالجة الطبية للأمراض. من الأمثلة على ذلك، سنناقش زمر الدَّم وتأثيرها في عمليات نقل الدَّم، واستخدام الأجسام المُضادة وحيدة السلالة للتشخيص والمعالجة.

تدلّ زمر الدَّم على مولّدات الضِّد الموجودة على سطوح خلايا الدَّم الحمراء للشخص

إنَّ زمرة دم شخص ما تُحددها بعض مولّدات الضِّد الموجودة على سطوح خلايا الدَّم الحمراء. مولّدات الضِّد هذه ذات أهمية طبية؛ لأنها يجب أن تتطابق بين دم المُتبرِّع ودم المُتلقّي خلال عمليات نقل الدَّم.

زمر الدَّم *ABO*

تعلمت في الفصل الـ 12 عن الأساس الوراثي لزمر الدَّم *ABO* عند الإنسان. للمراجعة، هناك أليلات ثلاثة محتملة في موقع جيني واحد، هي: I^A، أو I^B أو i. الأنزيم الذي ينتج من نسخ هذه الأليلات وترجمتها يُضيف أو لا يضيف جزيء سكر لبروتين موجود على غشاء خلايا الدَّم الحمراء. الأليل I^A يُضيف جلاكتوزأمين، والأليل I^B يُضيف جلاكتوز، أما الأليل i فلا يُضيف أيّ سكر. يُوجد عند كلّ شخص زوج من الأليلات، لهذا يمكن للشخص الذي دمه A أن يحمل ($I^A I^A$ أو $I^A i$)، أما الشخص الذي دمه B فيحمل ($I^B I^B$ أو $I^B i$)، والذي دمه AB يحمل ($I^A I^B$)، والذي دمه O يحمل (ii).

يعمل مُعقَّد البروتين والسكر الموجود على سطح خلايا الدَّم الحمراء بوصفه مولِّد ضد، وتختلف مولّدات الضِّد هذه باختلاف السكر الموجود (أو غير الموجود، كما في زمرة الدَّم O). يتحمل الجهاز المناعي للشخص خلايا الدَّم الحمراء الخاصة به وما عليها من مولِّدات ضد، ولكنه يصنع أجسامًا مضادة لمولِّدات الضِّد المُختلفة، ما يُسبِّب تخثر أو تحلل خلايا الدَّم الحمراء الغريبة. ويبدو أنَّ الجسم المُضاد IgM يتم صنعه استجابة لسكر موجود على بكتيريا مُتعايشة في الأمعاء، ويلاحظ اختلاف السكر الأحادي على خلايا الدَّم الحمراء. فلا يتم صنع أجسام مضادة للسكر الموجود على خلايا الدَّم الحمراء للشَّخص ذاته.

العامل الرايزيسي *Rh factor*

هناك مولِّد ضدّ آخر مُهم موجود على خلايا الدَّم الحمراء، وهو مولِّد ضد Rh أو العامل الرايزيسي. وكما شرحنا في (الفصل الـ 12)، فإنَّ هذا البروتين يكون موجودًا (موجب العامل الرايزيسي) أو غير موجود (سالب العامل الرايزيسي) على سطوح خلايا الدم الحمراء. والشخص الذي يكون سالب العامل الرايزيسي، وينقل له دم موجب العامل الرايزيسي يُنتج أجسامًا مضادة ضد العامل الرايزيسي الغريب على خلايا الدَّم الحمراء المُقدمة له.

تحدث مضاعفات أخرى عندما تحمل أم دمها سالب العامل الرايزيسي بجنين دمه موجب العامل الرايزيسي، إذ يؤدي ذلك إلى ما يُعرف بتحلُّل الدَّم عند حديثي الولادة (الفصل الـ 12). المولود الأول لا يتأثر، ولكن بعد ولادته، واختلاط دمه مع دم الأم، يتعرض جهاز المناعة عند الأم للعامل الرَّايزيسي الموجب، ويتكون لديها أجسام مضادة، وخلايا ذاكرة من الخلايا البائية ضد العامل الرايزيسي الموجب. إذا حدث تعرض لدم الجنين، عند حدوث الحمل الثاني، فإنَّ الأجسام المُضادة IgG، التي تُفرزها خلايا الذاكرة عند تنشيطها، يُمكن أن تعبر المشيمة، وتُسبِّب تحطُّم خلايا الدَّم الحمراء للجنين.

يُحدد نوع زمرة الدَّم بالتَّخثر

يتمُّ فحص زمرة الدَّم باستغلال الأجسام المُضادة IgM الجارية في الدَّم، التي يُفرزها الجسم ضد نوع الدَّم الغريب، وليس ضد زمرة الدَّم للشخص نفسه. إذا خُلط دم من زمرة A مع مصل من شخص دمه B أو O، فإنَّ الأجسام المُضادة ضد مولِّد الضِّد A في الدَّم تُسبِّب تخثر خلايا الدَّم A. وهذا لا يحدث لو خلطنا دم A مع مصل من دم A أو مصل من دم AB.

في المقابل، إذا أضفنا مصلًا من شخص دمه سالب للعامل الرايزيسي إلى خلايا دم حمراء، فإنَّ تخثرها يعني أنَّ هذه الخلايا موجبة للعامل الرايزيسي. وبذلك يكون هذا الدَّم غير مناسب لنقله للمريض الذي دمه سالب للعامل الرايزيسي.

قبل عملية نقل الدَّم، تمنع معرفة زمرة الدَّم تحطُّم خلايا دم المريض إذا كانت غير مطابقة للدَّم المنقول، كما سيوضَّح لاحقًا. تمَّ التَّعرف إلى أكثر من 20 نوعًا من زمر الدَّم، إضافة إلى زمر الدم ABO والعامل الرايزيسي؛ ولكن مُعظمها نادر الوجود، هناك أشخاص معرضون "لعدم تطابق" زمر الدَّم الأخرى مع دمهم؛ لهذا يحتاجون إلى تخزين بعض دمهم الخاص قبل إجراء العملية- وهذا يُسمّى بنقل الدم الذَّاتي *Autologous blood donation*.

تنتج تفاعلات نقل الدَّم من نقل دم غير مُطابق

قبل اكتشاف طرق معرفة زمرة الدَّم في بداية القرن العشرين، كان نقل الدَّم هو الملجأ الأخير بسبب خطر الموت الذي يحدث نتيجة لتفاعلات نقل الدَّم. يحدث تفاعل نقل الـدَّم الآنـي عندما يتلقى شخص دمًـا ذا زمـرة غير مطابقة. بشكل نموذجي، وخلال 6 – 8 ساعات منذ بدء عملية النَّقل، يلاحظ تحلُّل هائل لخلايا الدَّم المنقول. إن سبب هذا التَّحلل هو ارتباط الجسم المُضاد IgM مع مولِّد الضِّد الغريب على خلايا الدَّم المنقولة وتفعيل النظام المتمم. وينتُج عن ذلك تشكُّل معقد الهجوم الغشائي على خلايا الدَّم الحمراء، ويحدث خلل أُسموزي يؤدي إلى تحلُّل خلايا الدَّم الحمراء.

الهيموجلوبين الذي يتحرر من الخلايا يتحول إلى جزيء يُسمّى البيليروبين *Bilirubin*، وهو سام للخلايا، ويُسبِّب أضرارًا بالغة للأعضاء، وبشكل خاص الكليتين. والعلاج الرئيس في هذه الحالة هو إيقاف عملية نقل الدم مُباشرة، وإعطاء كميات كبيرة من السوائل داخل الأوردة "لغسل" البيليروبين من الجسم.

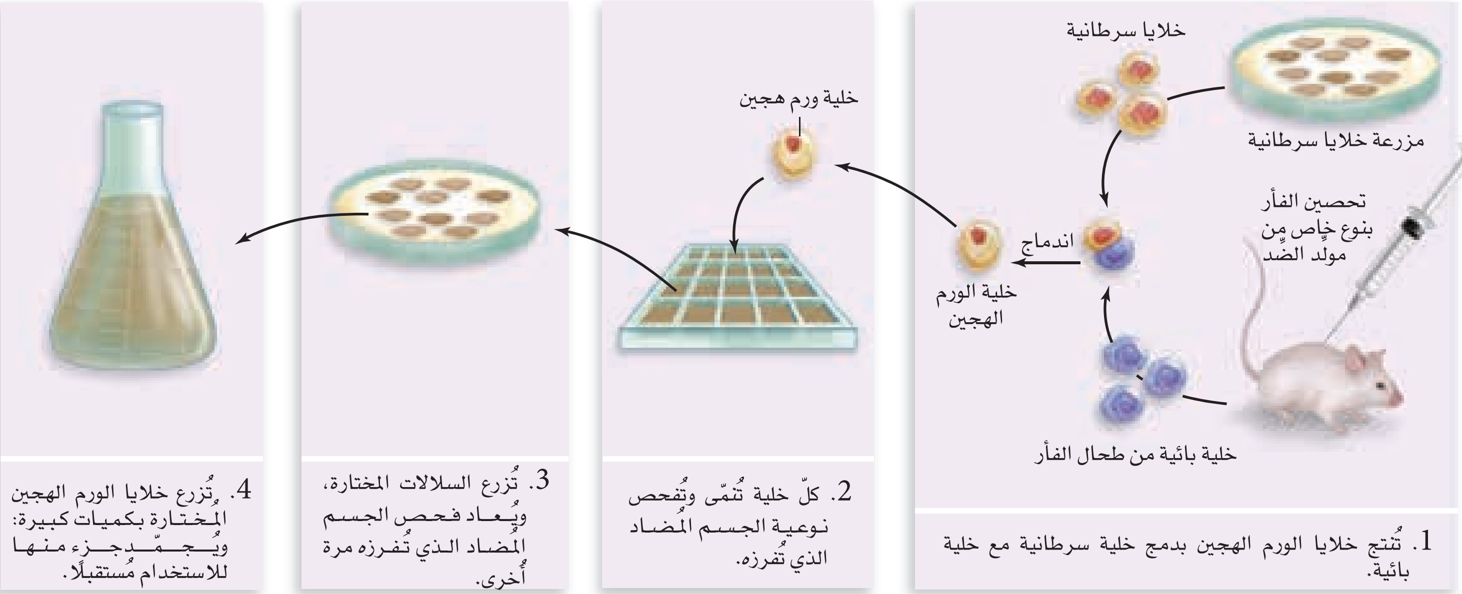
الأجسام المُضادة أحادية السلالة أداة ذات قيمة في التشخيص والعلاج

يمكن الحصول على الأجسام المضادة لمولد ضد معروف عن طريق العزل الكيميائي لمولد الضد، ومن ثم حقنه في حيوان مخبري (فقري). يسمح الحصول على الدم على فترات بعد الحقن مرات عدة بعزل الأجسام المضادة لمولد الضد هذا، الموجودة في مصل الدم. وحيث إن مولد الضد يمتلك أكثر من مُحدِّد مختلف، فإن الأجسام المضادة التي نحصل عليها بهذه الطريقة تُسمى أجسامًا مضادة متعددة السلالة *Polyclonal* حيث إنها تفرز من عدد من مستعمرات الخلايا اللمفية البائية التي تختص كلّ واحدة منها بمُحدِّد معين. إن طبيعة تعدد السلالة تقلل من حساسية هذه الأجسام المُضادة إلى المُحدِّدات، وهذا بدوره يؤدي إلى التفاعل العرضي مع المُحدِّدات المتشابهة الموجودة على مولدات الضدّ المختلفة.

الأجسام المُضادة وحيدة السلالة Monoclonal antibodies، على خلاف ذلك، تكون متخصصة في محدد واحد فقط. لتحضير الأجسام المُضادة وحيدة السلالة يُحقن الحيوان – الفأر عادة – مرات عدة بمولد الضد، وبعد فترة من الزمن يُقتل. تُجمع الخلايا اللمفية البائية الخاصة بالمحدد من الطحال بعد ذلك. هذه الخلايا ستموت بعد وقت قليل، إلاّ أن استخدام طريقة وصفت للمرة الأولى عام 1975 حيث يتم من خلالها دمج الخلايا اللمفية مع خلايا سرطانية نخاعية متعددة. بهذه الطريقة نحافظ على هذه الخلايا. تمتلك الخلايا السرطانية النخاعية المتعددة خصائص الخلايا البلازمية جميعها، إلاّ أنها غير قادرة على إفراز الأجسام المضادة، لكن لديها القدرة على الانقسام للأبد. يُسمى ناتج اندماج الخلايا اللمفية البائية مع الخلايا السرطانية النخاعية المتعددة **الهجين النُّسيلي Clonal hybrid** أو **الورم الهجين Hybridoma**. هذه الخلايا قادرة على الانقسام للأبد، وإفراز الأجسام المضادة المتماثلة وحيدة السلالة بكميات كبيرة (الشكل 51-18).

الأجسام المُضادة وحيدة السلالة والفحوص التشخيصية

سمح توافر كميات كبيرة من الأجسام المُضادة وحيدة السلالة النقية بتطوير اختبارات مخبرية طبية دقيقة. تستخدم بعضُ فحوصات الحمل، مثلًا، الأجسامَ المُضادة وحيدة السلالة المُنتجة ضد هرمون HCG (الذي يُفرز في بداية الحمل). ويستخدم الفحص حبيبات بلاستيكية صغيرة جدًا مُغطاة بالهرمون HCG. يتمُّ تعريض هذه الحبيبات إلى أجسام مضادة لـHCG وعينة من بول المرأة المراد فحصها. إذا كان الهرمون HCG موجودًا في البول، فإنه سيمنع الأجسام المُضادة من الارتباط بالحبيبات المغطاة بالهرمون، وسيمنع تخثرها، ما يعني وجود الحمل اعتمادًا على وجود الهرمون HCG في البول (الشكل 51-19).



الشكل 51–18

إنتاج الأجسام المُضادة وحيدة السلالة. لهذه الأجسام المُضادة نوعية واحدة تُنتجها خلايا "الورم الهجين". تنتُج هذه الخلايا من اندماج خلية بائية مُتخصِّصة لنوع مُحدَّد من مُحدِّدات مولِّد الضِّد مع خلية سرطانية ما يعطي خلية بائية سرطانية، لا تفرز الأجسام المُضادة، لكنها تُعطي الخلود لناتج الاندماج. بعد إنتاج الخلية المُهجنة تُختبر الأجسام المُضادة الناتجة عن كلّ خلية مُهجنة لرؤية ما إذا كانت تُنتج أجسامًا مضادة نوعية ضد مولد ضد المرغوب فيه. كلّ خلية ورم هجين مُختارة تُنمى، وتُزرع بكميات كبيرة لإنتاج الأجسام المُضادة، ويُمكن تجميدها للاستخدام فيما بعد.

الشكل 51–19

استخدام الأجسام المُضادة وحيدة السلالة للكشف عن مولِّد الضِّد. هناك فحوص طبية عدة، مثل فحص الحمل، تستخدم الأجسام المُضادة وحيدة السلالة. يُربط مولِّد ضد مُحدَّد بكريات دقيقة من البوليسترين، ويتمُّ مزجها مع العينة المُراد فحصها، ويُضاف كذلك جسم مضاد وحيد السلالة خاص بمولِّد الضِّد المُستخدم. إن لم يكن هناك مولِّدات ضد في العينة، فإنَّ الأجسام المُضادة سوف تُخثِّر الكريات الدقيقة. إذا كان هناك مولِّدات ضد في العينة، فإنها سوف ترتبط بالأجسام المُضادة، ولن يتم تخثُّر الكريات الدقيقة، وهذا يدل على وجود الحمل.

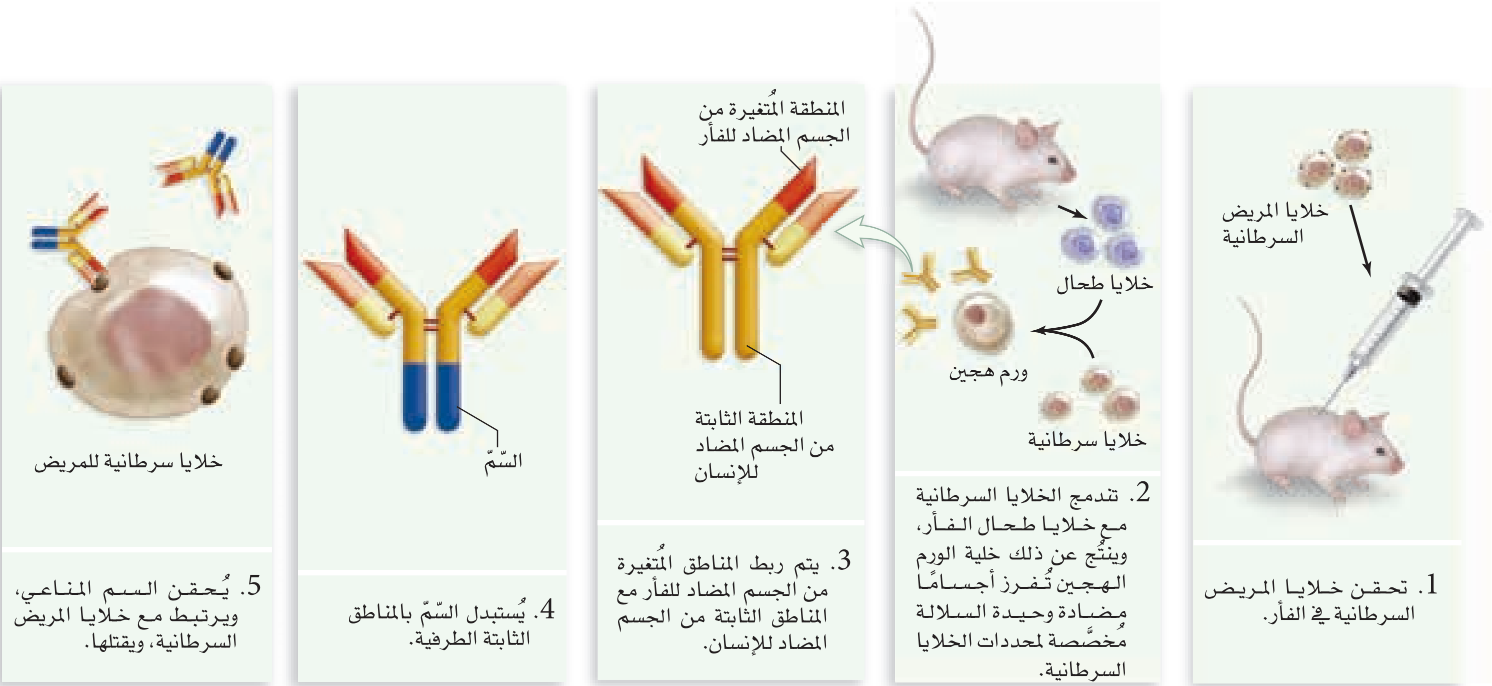
استقصاء

كيف يُمكن معرفة ما إذا كانت عينة البول تحوي كميات كبيرة من الهرمون HCG من خلال اختبار التَّخثُّر؟

مُتلازمة نقص المناعة المكتسبة (الإيدز). يتميز هذا المرض جزئيًّا بتحطُّم الخلايا التائية المُساعدة. يمكِن مُراقبة تطوّره بفحص فعالية خلايا الدَّم البيضاء للمريض عن طريق الأجسام المُضادة وحيدة السلالة ضد CD4، وهو مُؤشر موجود على سطوح الخلايا التائية المساعدة، وبذلك يُمكن الاستدلال على نقص أعداد هذه الخلايا.

الأجسام المُضادة وحيدة السلالة ومعالجة السرطان

يُوظف العلماء تقنيات عدَّة لقتل الخلايا السرطانية عند الأشخاص الذين تطور لديهم السرطان. من هذه التَّقنيات، إنتاج أجسام مضادة وحيدة السلالة خاصة للخلايا السرطانية المعزولة من المريض، وربط هذه الأجسام المُضادة بسُمٍّ، ثُمَّ حقن هذا **السم المناعي Immunotoxin** بالمريض. إنَّ الأقسام المُتغيرة



الشكل 51–20

إنتاج السموم المناعية. تُصنّع الأجسام المُضادة السامة لسرطان مُحدَّد عن طريق ربط القسم المُتغير من الجسم الكروي المناعي للفأر بجزء من القسم الثابت للجزء الكروي المناعي للإنسان، ومع سمّ مثبط لإنتاج البروتين. إن عدم وجود منطقة F_c كاملة يمنع الجسم المُضاد السام من الارتباط مع الخلايا غير المُستهدفة التي تمتلك مستقبلات F_c.

من الأجسام المُضادة توجه ارتباطها بالخلايا السرطانية فقط، ما يدخل السم المرتبط إلى الخلية السرطانية عن طريق الابتلاع المعتمد على المستقبل. فيقتل السمُّ الخليةَ السرطانية.

يتمُّ الحصول على الأجسام المُضادة ضد خلايا الإنسان السرطانية من نوع آخر، مثل الفأر، لكنها تستحث الاستجابة المناعية عند الشخص الذي صُمِّمت لمساعدته. من خلال تقنيات البيولوجيا الجزيئية، يُمكن تصميم السموم المناعية، بحيث يكون للجزيء الكروي المناعي للفأر أقسام متغيرة تتعرَّف إلى الخلايا السرطانية، وترتبط مع المناطق الثابتة للأجسام المُضادة في الإنسان. السّمُّ بدوره، يتم ربطه بالقسم الثابت من الجسم المُضاد في الإنسان (الشكل 51-20). ومن المُستبعد أن تحثّ هذه الأجسام المُضادة استجابة مناعية. إنَّ التَّجارب الطبية على مرضى سرطان مثل اللوكيميا والليمفوما أظهرت نتائج مُشجعة، وهناك تجارب يتمُّ تصميمها لتحسين فعالية هذه السموم المناعية وأمانها.

إنَّ وجود أجسام مضادة في مصل الدَّم مُختلفة عن زمرة الدَّم للشخص نفسه جعلت من عمليات نقل الدَّم مخاطرة، وأحيانًا قاتلة في الماضي. أدى تصنيف زمر الدَّم لتوفير الأمان خلال عمليات نقل الدَّم، وسمح بالمعالجة الفورية للأطفال ذوي العامل الرايزيسي الموجب المولودين لأمهات ذوات عامل رايزيسي سالب. تطوُّر تقنيات الورم الخلطي سمح بإنتاج كميات كبيرة من الأجسام المُضادة وحيدة السلالة لتُستخدم في تشخيص الأمراض، ومعالجة الأورام.

8-51 مُسببات المرض التي تتهرَّب من جهاز المناعة

حتى يُثبِّت مُسبِّب المرض نفسه في جسم العائل، فإنَّه يُسبِّب عدوى فعَّالة، بحيث يستطيع أن يتكاثر، ويجب على هذا المُسبِّب أن يتهرب أو يراوغ كلًّا من المناعة اللانوعية والنوعية لجهاز المناعة. هناك مُسببات مرض عدة يُمكنها أن تتلاعب بشكل مولّدات الضِّد على سطحها، بحيث لا يتم التَّعرف إليها. في هذه الحالة، فإنَّ الاستجابة المناعية تنتخب مسببات المرض المُتحولة، التي بقيت حية، واستمرت في التَّسبُّب في العدوى. هناك مُسببات مرض أخرى تستنبط، ببساطة، طرقًا للتَّهرب من التَّحطيم الخلوي. والعدوى بمُسبِّبات أخرى يُمكن أن تُسبِّب موت خلايا جهاز المناعة.

تُغيِّر كثير من مُسببات المرض مولّدات الضِّد السطحية لتفادي كشفها من قبل جهاز المناعة

قد يكون فيروس الإنفلونزا من أكبر الأمثلة عالميًّا على مخلوق أو فيروس يُغيِّر مولِّدات الضد السَّطحية الخاصة به؛ ولهذا يتفادى التَّعرف إليه من قبل جهاز المناعة، أو القضاء عليه. وبسبب قابلية هذا الفيروس للتَّغير، يُنصَح بالتَّحصين ضد الإنفلونزا سنويًّا.

البروتينان الموجودان على سطح غلاف فيروس الإنفلونزا، وكذلك على سطوح الخلايا المُصابة بهذا الفيروس هما هيماجلوتينين (HA) ونيورأمينيديز (NA). ولأنَّ هذا الفيروس يمتلك جزيء RNA بوصفه مادة وراثية، فإنَّه يتضاعف عن طريق أنزيمات RNA فيروسية تفتقر للقدرة على إعادة التَّدقيق والتَّصحيح. نتيجة لذلك، فإنَّ الطفرات تتراكم مع مرور الوقت، بما فيها الطفرات النُّقطية لجيني HA و NA. ويُسمّى هذا **انجراف مولِّد الضِّد Antigen drift**.

والأكثر درامية والأندر حدوثًا، هو أن تخضع بروتينات NA و HA **لتغير (تحول) مولِّد الضِّد Antigen shift**، وهو الظهور المُفاجئ لأنواع فرعية من فيروس الإنفلونزا يظهر فيها بروتين HA أو NA (أو كلاهما) بشكل مُختلف تمامًا. مثل هذا التَّغير يجعل الناس أكثر عرضة للعدوى. يعمل التَّحصين بمطاعيم جديدة يتمُّ تصنيعها كلّ سنة باستخدام سلالات حديثة من الفيروس، على تكوين مناعة لدى البشر قبل العدوى بهذه السلالات الجديدة من هذا الفيروس.

إن تحول مولِّد الضِّد، ونقصان المناعة، هما سبب الاهتمام "بإنفلونزا الطيور" حديثًا. هذا النوع الفرعي من الإنفلونزا الذي يُسبِّب الإنفلونزا للطيور، الذي يوصف بـ H5N1، هو نوع من إنفلونزا الطيور الذي لا يمتلك الإنسان مناعة ضدّه. ليس هناك دليل لغاية الآن، على أنَّ هناك أشخاصًا أصيبوا بالفيروس H5N1 إلا من خلال الاتصال بالطيور.

هناك كثير من مُسببات المرض يُمكنها أن تُغيِّر مولِّدات الضد السطحية لها، لتفادي التحطيم من قبل جهاز المناعة. ومثال آخر، كلّ سنة، هناك نحو مليون شخص، تحت سن الخامسة مُعظمهم من الأطفال الأفارقة، يموتون بسبب الملاريا. هذا المرض الذي تحدثنا عنه في (الفصل الـ 29)، يُسبِّبه الطُّفيل الأولي البلازموديوم *Plasmodium* الذي ينتقل عندما تلسع بعوضة الأنوفيليس *Anopheles* المُصابة الإنسان. لهذه البعوضة مراحل عدة في دورة حياتها تختفي عن جهاز المناعة بالتناوب داخل خلايا الكبد، وخلايا الدَّم الحمراء للمُصاب. إضافة إلى أنَّ هذا الطُّفيل يُمكنه تبديل بعض بروتيناته السطحية خلال بعض المراحل من حياته. إنَّ الاستخدام المُستمر لبعض الأدوية المُضادة للبلازموديوم أدى لنشوء سلالات مُقاومة لهذه الأدوية. والعمل جارٍ لتطوير مطاعيم تحثّ مناعة ذات فعالية لبعض مراحل حياة الطُّفيل، وتحثّ الجهاز المناعي للتَّخلص من البلازموديوم.

استقصاء

؟ لماذا استطعنا القضاء على فيروس الجُدري باستخدام المطاعيم، في حين لم نتمكن من القضاء على الإنفلونزا؟

تطورت عند البكتيريا آليات عدة للتَّهرب من الهجوم المناعي

السالمونيلا تايفيميوريوم *Salmonella typhimurium*، مُسبِّبٌ شائع للتَّسمم الغذائي، ويُمكنها التناوب بإظهار نوعين مُختلفين من بروتينات الأسواط؛ لأن الأجسام المُضادة المُصنعة لنوع منهما لا تستطيع التَّعرف إلى البروتين الآخر، ولهذا لا تستطيع حثّ عملية بلعمة البكتيريا.

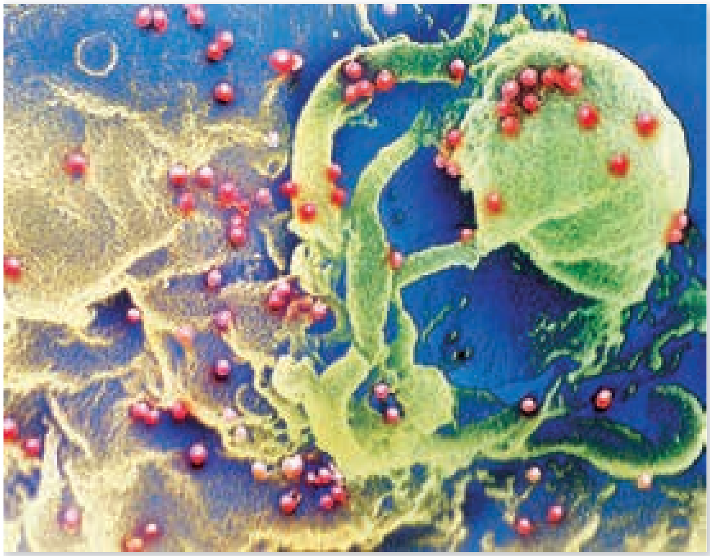
عندما تبتلع الخلايا المبتلِعة الكبيرة بكتيريا التَّدرُّن الرئوي *Mycobacterium tuberculosis*، فإنَّ هذه البكتيريا تُثبِّط اندماج الأجسام المبتلِعة مع الأجسام الحالة. لهذا، يُمكن لهذه البكتيريا أن تتكاثر بنجاح داخل الخلايا المبتلِعة الكبيرة.

هناك أنواع أُخرى من البكتيريا التي تستطيع اختراق السطوح المُخاطية مثل بكتيريا *Neisseria meningitides* أو *Neisseria gonorrhea*، ثم تُفرز أنزيمات هاضمة تحطِّم الأجسام المُضادة IgA التي تحمي السطوح المُخاطية. تمنع المحفظة الخارجية لسلالات شديدة العدوى من البكتيريا ارتباط البروتين C3b الذي يحثّ البلعمة، ما يُبطئ الاستجابة البلعمية. ولأنَّ البكتيريا تُوظف أيًّا من هذه الآليات لتنجو، فإنَّ الاستجابة المناعية تعمل بوصفها ضغطًا انتخابيًّا يُفضل تطور مثل هذه الآليات.

يقتل فيروس الإيدز الخلايا التائية المُساعدة ويثبط المناعة

من الآليات المُستخدمة لهزم جهاز مناعة الفقريات مُهاجمةُ الجهاز المناعي التَّكيُّفي ذاته. تؤدي الخلايا التائية المساعدة $CD4^+$ دورًا رئيسًا في نشاط الجهاز المناعي: فالمحركات الخلوية التي تُفرزها تُؤثر بشكل مُباشر وغير مُباشر في نشاط خلايا المناعة الأُخرى جميعها.

يشنّ فيروس مرض **نقص المناعة عند الإنسان HIV** و**Human immunodeficiency virus**، هجوما مُباشرًا على الخلايا التائية المُساعدة (الفصل الـ 27). فهو يرتبط مع بروتين CD4 الموجود على هذه الخلايا، ويُوظف هذه البروتينات لتفعيل دخول الفيروس داخل هذه الخلايا. (يُصيب الفيروس الخلايا وحيدة النوى أيضًا؛ لأنها تمتلك بروتين CD4 أيضًا). تموت الخلايا المُصابة بالفيروس HIV بعد أن تخرج الفيروسات التي تكاثرت بداخلها والتي بدورها تُصيب خلايا $CD4^+$ أخرى (الشكل 51-21). ومع مرور الوقت، يقلّ عدد الخلايا التائية المُساعدة عند الشخص المُصاب.



الشكل 51-21

HIV، الفيروس المُسبِّب للإيدز. الفيروسات المُنطلقة من خلايا تائية مساعدة $CD4^+$ تنتشر إلى الخلايا المساعدة المُجاورة، فتصيبها أيضًا. الفيروس الذي يظهر باللّون الأحمر في هذه الصورة المأخوذة عن طريق المجهر الإلكتروني الماسح، صغيرة جدًا؛ نحو 200 مليون فيروس يمكن أن تستقر في مساحة تساوي مساحة النقطة في آخر هذه الجملة.

يُعدّ الشخص مصابًا **بالإيدز AIDS** عندما تقل أعداد الخلايا التائية المُساعدة بشكل كبير، ما يُسبِّب زيادة العدوى بفعل مُسبِّبات المرض الانتهازية، والأمراض الأخرى.

تطور العدوى بفيروس *HIV*

يسيطر جهاز المناعة بشكل مبدئي على العدوى بفيروس HIV بإنتاج أجسام مضادة للفيروس، وبالقضاء على الخلايا المُصابة بالفيروس عن طريق الخلايا التائية السامة. يبقى مستوى فيروس HIV ثابتًا في الدَّم مدة من الوقت، ولا يحصل نقص كبير في أعداد الخلايا التائية المُساعدة.

عندما يتكاثر الفيروس في الخلايا التائية المُساعدة، فإنه يقتلها بسرعة، في حين تستمر بعض الخلايا الأخرى في الانقسام استجابة لمولِّد الضِّد. ولكن في النهاية، يقتل فيروس HIV عددًا من الخلايا التائية المُساعدة أكبر من العدد الذي يتولد من الانقسام. تُسبِّب بروتينات فيروس HIV أيضًا نقصًا في إشهار بروتينات معقد التوافق النَّسيجي1- على الخلايا المُصابة، بحيث يُصبح التَّعرف إلى هذه الخلايا وقتلها من قِبَل الخلايا التائية السامة قليلًا جدًا.

أخيرًا، ولأنَّ فيروس الإيدز من الفيروسات الرَّاجعة (انظر الفصل الـ 27)، فإنَّه يستطيع إدخال نفسه في المحتوى الوراثي للخلايا المُصابة، ويقوم بالاختباء هناك بشكل خفيّ. عندما تنقسم أيّ من هذه الخلايا، فإنَّ المادة الوراثية للفيروس تكون موجودة في الخلايا المُتولِّدة جميعها، ويُمكن لها أن تبدأ بإنتاج الفيروس في أي وقت.

إنَّ التَّأثير المُشترك لهذه الاستجابات للعدوى بفيروس الإيدز HIV هو هزيمة جهاز مناعة الإنسان. ودون حماية ضد العدوى، فإنَّ أي عدوى قد تكون قاتلة. والموت بسبب السرطان يُصبح محتملًا. في الواقع، تمَّ اكتشاف الإيدز بوصفه مرضًا عند موت رجال كثيرين يافعين "كانوا أصحاء" بسبب *Pneumocystis jiroveci* المسببة لذات الرئة، وهو مرض يُصيب الأشخاص المصابين بتثبيط المناعة، أو بسبب سرطان كابوسي يُعدّ من السرطانات النادرة.

الأثر الإنساني لفيروس الإيدز *HIV*

مع أنَّ **فيروس HIV** اكتشف أخيرًا، إلا أنَّ الإيدز يُعدّ حاليًّا من أخطر الأمراض في تاريخ الإنسان. يُقدَّر أنَّ هناك ما بين 35 و 42 مليون شخص يعيشون حاليًّا مع مرض الإيدز، والعدد الأكبر منهم يقطنون في المناطق شبه الصحراوية من إفريقيا (25 مليون شخص)، يتبع ذلك جنوب شرق آسيا (نحو 6.5 ملايين شخص).

في نهاية عام 2004، مات 514 ألف شخص تقريبًا بسبب الإيدز في الولايات المتحدة وحدها. إنَّ مُعدَّل الوفاة بالإيدز قريب من 100%. ولم يُسجل لغاية الآن أي شخص أُصيب بأعراض المرض، وبقي على قيد الحياة أكثر من سنوات عدة دون علاج. والمرض ليس شديد العدوى فقط؛ ولكنه ينتقل من شخص إلى آخر من خلال انتقال سوائل الجسم، وعلى وجه الخصوص الدَّم والسائل المنوي.

طوَّرت مُسببات المرض طرقًا عدّة استطاعت من خلالها تجنُّب أثر جهاز المناعة.

كثير من مُسبِّبات المرض، مثل فيروس الإنفلونزا، يُمكنها أن تُغيِّر المُحدِّدات على سطحها لتجنُّب التَّعرف إليها من قِبَل المناعة النوعية. هناك مُسبِّبات مرض أُخرى، مثل فيروس الإيدز، تُصيب الخلايا التائية المساعدة، وتدمرها، وببساطة تُسبِّب الشَّلل لجهاز المناعة.

مراجعة المفاهيم

1-51 الجلد: خط الدفاع المناعي الأول.

يُدافع الجلد عن الجسم بحاجز غير نفاذ تقريبًا مدعم بأسلحة كيميائية على سطحه.

- الزيوت وغدد العرق تعطي سطح الجلد حموضة 3 – 5 درجات، وهذه تُثبِّط نمو كثير من مُسبِّبات المرض من المخلوقات الدقيقة.
- يحوي العرق أيضًا أنزيمات الليسوزايم الهاضمة.
- الجلد مأوى لكثير من المخلوقات المُتعايشة، مثل البكتيريا غير الضّارة والفطريات التي تُنافس البكتيريا الضارة.
- تحتوي الخلايا الطلائية لكلّ من الأجهزة: الهضمي، والتنفسي، والبولي التناسلي خلايا تُفرز المُخاط الذي يُشكِّل مصيدة للأحياء الدَّقيقة.

2-51 المناعة اللانوعية: خط الدِّفاع المناعي الثاني

يُوظف الجسم مجموعة من الدِّفاعات الخلوية والكيميائية اللانوعية التي تستجيب لأي عدوى ميكروبية.

- ثلاثة أنواع من خلايا الدَّم البيضاء ذات علاقة بالمناعة اللانوعية، هي: المبتلِعة الكبيرة، والخلايا المتعادلة، والقاتلات الطبيعية (الشكل 51-2).
- القاتلات الطبيعية تقتل بعمل ثقوب صغيرة في غشاء الخلية الهدف عن طريق بروتينات ثاقبة، وبإفراز أنزيمات خارجية تدخل من الثقوب، وتحثّ الموت الخلوي المبرمج.
- تُوظف الاستجابة الالتهابية الهستامين الذي يزيد من تدفق الدَّم، ويزيد كذلك من نفاذية الشعيرات الدَّموية (الشكل 51-3).
- يؤدي الطور الحاد من الاستجابة إلى الحمى، التي تُساعد على نشاط البلعمة، وتعيق نموّ الميكروبات.
- تُحدث بروتينات النظام المتمم ثقوبًا في الخلايا الغازية، وتُغلف العامل المُمرض ببروتينات C_3b، وتؤشّر على الخلية للتَّحطيم (الشكل 51-4).
- يمنع الإنترفيرون العدوى الفيروسية بحثّ تحطُّم RNA.

3-51 الاستجابة المناعية النَّوعية: خط الدِّفاع المناعي الثالث

إن اشتغال جنَر بالجُدري، وباستور بكوليرا الطيور، أدى إلى فكرة أنه؛ إذا تعرَّض الشخص للمرض، فإنه لن يمرض إذا تعرض للمرض نفسه لاحقًا.

- تستثير مولّدات الضّد الاستجابة المناعية الخلوية (الشكل 51-5).
- لدى الخلايا الليمفية مُستقبلات على سطوحها يُمكنها أن تُميِّز مولدات الضّد، وتوجه الاستجابة المناعية النوعية (الشكل 51-6).
- عندما ترتبط خلية ليمفية ساذجة مع مولّد ضد غريب، فإنها تنقسم، وتعطي سلالة من الخلايا النَّشطة وخلايا الذاكرة (الاختيار السلالي).
- المناعة السائلة هي إنتاج بروتينات كروية مناعية من الخلايا البائية.
- تُوظِّف المناعة الخلوية الخلايا التائية التي تُنظِّم الاستجابة المناعية لخلايا أُخرى، أو تهاجم بشكل مُباشر.
- يُمكن أن تكون المناعة إيجابية، بسبب العدوى بعامل ممرض، أو سلبية، عن طريق الأجسام المُضادة من مصدر آخر تدخل الجسم.
- أصل الخلايا المناعية خلايا جذعية من نخاع العظم (الشكل 51-7).
- تشمل أعضاء جهاز المناعة الأعضاء الليمفية: الأولية، والثانوية (الشكل 51-8).
- تتعرف الخلايا البائية إلى أي مُحدِّد، أما الخلايا التائية فتتعرف إلى بروتينات مُعقد التوافق النسيجي المُرتبط بسلسلة ببتيدية.
- تُحطّم الخلايا الليمفية التي من المُحتمل أن ترتبط بمولّدات الضّد الذاتية قبل أن تنطلق إلى الأعضاء الليمفية الثانوية (الشكل 51-8).

4-51 الخلايا التائية: المناعة الخلوية

تتميز الخلايا التائية بعلامات على سطوحها، ولديها القدرة على التَّعرف إلى مؤشرات مُعقد التوافق النَّسيجي، ولها دور عند تنشيطها (الجدول 51-2).

- تتخلص الخلايا التائية السامة من الخلايا المُصابة، وتُفرز الخلايا التائية المُساعدة المحركات الخلوية.
- يتألف مُعقد التوافق النَّسيجي من بروتينات سكرية سطحية، ويُشفر لهذه البروتينات جينات مولّدات ضد خلايا الدَّم البيضاء عند الإنسان (HLA).
- بروتينات مُعقَّد التوافق النسيجي – 1 موجودة على كلّ خلية ذات نواة، أما بروتينات مُعقَّد التوافق النَّسيجي – 2 فتوجد على الخلايا المُشهرة لمولّدات الضّد فقط.
- تتعرف الخلايا التائية السامة إلى الخلايا المُصابة بالفيروسات والخلايا السرطانية، وتقضي على هذه الخلايا بطريقة مُشابهة لطريقة القاتلات الطبيعية (الشكل 51-9).
- تُفرز الخلايا التائية المُساعدة محركات خلوية استجابة لوجود مولد ضدٍّ غريب عن الجسم، وتحث كلًّا من الاستجابة المناعية الخلوية والسائلة.
- تستجيب الخلايا التائية المُساعدة لمولِّدات الضِّد الغريبة التي تقدمها الخلايا المُشهرة لمولِّدات الضِّد، أو الخلايا البائية.
- الخلايا التائية السامة والخلايا التائية المُساعدة تُنتج خلايا مستجيبة وأخرى ذاكرة.
- الخلايا التائية هي الخلايا الرئيسة التي توظف رفض الأعضاء المنقولة.

5-51 الخلايا البائية: المناعة السائلة وإنتاج الأجسام المُضادة

تبدأ المناعة السائلة عندما تبدأ الخلايا البائية الساذجة بمقابلة مولِّدات الضد داخل الأعضاء الليمفية الثانوية، وتنتهي بإنتاج البروتينات الكروية المناعية.

- تتنشَّط الخلايا البائية عند ارتباط الجزيء الكروي المناعي الذي على سطحها مع مُحدِّد ما لمولِّد الضِّد، واستقبال الإشارات اللازمة.
- الخلايا البائية المُنشَّطة تُعطي خلايا بلازمية، وخلايا ذاكرة.
- يتألف الجزيء الكروي المناعي من سلسلتين خفيفتين، وسلسلتين ثقيلتين أطول من عديد الببتيد (الشكل 51-12).
- إن موقع الارتباط بمولِّد الضِّد على الجسم المُضاد شقّ في منطقة Fab على الجزيء الكروي المناعي.
- يُمكن للأجسام المُضادة أن تُخثِّر، أو تُرسِّب، أو تشلّ مولّدات الضِّد (الشكل 51-13).
- لكلٍّ من المجموعات الخمس من الأجسام المُضادة وظيفة مُختلفة (الجدول 51-3).
- ينشأ تنوع البروتينات الكروية المناعية من إعادة ترتيب المادة الوراثية DNA (الشكل 51-14).
- تُشبه مُستقبلات الخلايا التائية منطقة Fab من الجزيء الكروي المناعي. وسبب تنوعها كذلك إعادة ترتيب المادة الوراثية DNA (الشكل 51-15).
- التَّعرض الثاني للعامل المُسبِّب للمرض ينتج منه استجابة مناعية أسرع وأقوى بسبب وجود خلايا الذاكرة (الشكل 51-16).

6-51 المناعة الذَّاتية وفرط الحساسية

قد يكون جهاز المناعة سبب المرض بسبب الاستجابات غير المُناسبة لمولِّدات ضد الذَّات، أو الاستجابة المناعية المبالغ فيها لمولِّدات الضِّد الغريبة.

- يُدعى قبول الخلايا الذَّاتية التَّحمل المناعي.
- المناعة الذاتية سببها فشل عملية التَّحمل المناعي.
- فرط الحساسية الآنية سببه إنتاج كميات كبيرة من الجسم المُضاد IgE. يحث ارتباط مُسبِّب الحساسية مع الجسم المُضاد IgE إفراز الهستامين (الشكل 51-17).
- فرط الحساسية استجابة حادة، سببها الالتهاب السريع، وإنتاج وسائط كيميائية.
- فرط الحساسية المُتأخرة تقوم به الخلايا التائية المُساعدة، والخلايا المبتلعة الكبيرة. وتظهر الأعراض بعد 48 ساعة تقريبًا من التَّعرض الثاني.

7-51 الأجسام المُضادة في تشخيص الأمراض ومعالجتها

تُستخدم الجزيئات المناعية لمعالجة الأمراض وتشخيصها.

- يُمكن استخدام مولِّدات الضِّد لمُطابقة مولِّدات ضد المتبرع مع مولدات ضد المريض عند زراعة الأنسجة.
- تُظهر الأجسام المُضادة وحيدة السلالة تخصصًا لمُحدِّد واحد فقط، ويُمكن استخدامها في كثير من الفحوصات، وفي عمل السموم المناعية.

8-51 مُسببات المرض التي تتهرب من جهاز المناعة

حتى تُسبِّب المرض، يجب على مُسببات المرض أن تتهرب من المناعة النوعية والمناعات اللانوعية.

- يُبدي عدد من مُسببات المرض انجراف مولِّد الضِّد، وتغيرًا بمولِّد الضِّد، فتُغير بذلك مولِّدات الضد السطحية لها لتجنُّب مُلاحظتها من قبل جهاز المناعة.
- طوَّرت بعض البكتيريا آليات لتجنُّب هجوم جهاز المناعة بتثبيط العمليات الخلوية الطبيعية.
- يقتل فيروس الإيدز HIV الخلايا التائية المُساعدة، ويُسبِّب تثبيط جهاز المناعة.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. بدأتَ وظيفة جديدة في مختبر أبحاث. وتُشير الإرشادات المخبرية إلى أن عليك فحص يديك من أيّ جرح في الجلد قبل البدء في التَّعامل مع العوامل المُعدية. السبب هو أن البشرة تمنع العدوى الميكروبية عن طريق:
   أ. جعل بيئة سطح الجلد حمضية.
   ب. إفراز أنزيم اللايسوزايم الذي يهاجم البكتيريا.
   ج. إفراز مُخاط لمحاصرة المخلوقات الدقيقة.
   د. كلّ ما ذكر.
2. الخلايا التي تستهدِف خلايا الجسم المُصابة بالفيروسات، وتقتلها هي:
   أ. المبتلعة الكبيرة. ب. القاتلات الطبيعية.
   ج. وحيدات النوى. د. المُتعادلة.
3. الأشكال الموجودة على الخلايا الغازية التي يتعرف إليها جهاز المناعة هي:
   أ. مولّدات الضِّد. ب. الإنترلوكين.
   ج. الأجسام المُضادة. د. الخلايا الليمفية.
4. الذي يعمل "بوصفه إشارات تحذيرية" لتنشيط جهاز المناعة بتنشيط الخلايا التائية المُساعدة هو:
   أ. الخلايا البائية. ب. الإنترلوكين - 1.
   ج. بروتينات النظام المتمم. د. الهستامين.
5. تُستدعى الخلايا التائية السامة بفعل:
   أ. وجود الهستامين. ب. وجود الإنترلوكين - 1.
   ج. وجود الإنترلوكين - 2. د. الإنترفيرون.
6. الاستجابة الأولية للميكروبات الغازية تتضمن ________، والاستجابة المناعية الثانوية تتضمن: ________
   أ. IgG / IgA. ب. IgM / IgE.
   ج. IgE / هستامين. د. IgM / IgG.
7. يستطيع جسمك أن يُميِّز بين ملايين مولّدات الضِّد المُختلفة عن طريق:
   أ. مئات عدة من جينات البروتينات الكروية المناعية يُمكن إعادة ترتيبها، أو يُمكن أن يحصل لها طفرات لتكوين ملايين من أنواع الأجسام المُضادة.
   ب. هناك ملايين عدة من جينات الأجسام المُضادة المُختلفة.
   ج. مئات عدة من جينات البروتينات الكروية المناعية يحصل لها تغيّر في مولِّد الضِّد.
   د. كلّ خلية بائية تمتلك مجموعة مُختلفة من جينات البروتينات الكروية المناعية، لهذا فإنَّ تحفيز خلية بائية مُختلفة يُنتج نوعًا مُختلفًا من الأجسام المُضادة.
8. إذا كانت زمرة دمك AB، فمن المتوقع أن:
   أ. يتخثر دمك من الأجسام المُضادة لمولِّد الضِّد A فقط.
   ب. يتخثر دمك من الأجسام المُضادة لمولِّد الضِّد B فقط.
   ج. يتخثر دمك من الأجسام المُضادة لمولدي الضِّد؛ A و B.
   د. لا يتخثر دمك من أي من الأجسام المُضادة لمولِّد الضِّد A أو B.
9. فيروس الإيدز HIV خطر جدًا؛ لأنه يهاجم:
   أ. الخلايا التي تحمل مستقبلات $CD4^+$.
   ب. الخلايا التائية المُساعدة.
   ج. 60-80% من الخلايا التائية التي تجري في الجسم.
   د. كل ما ذكر.
10. تُسمّى الأمراض التي لا يتعرف فيها جهاز المناعة إلى بروتينات مُعقد التوافق النَّسيجي الخاص به:
   أ. الحساسية. ب. أمراض المناعة الذاتية.
   ج. فرط الحساسية الآنية. د. فرط الحساسية المُتأخرة.
11. افترض أنك تعرضتَ لجرح من الورق وأنت تدرس. فإن الاستجابة التي ستحدث في آخر الأمر هي:
   أ. تفرز الخلايا المُتضررة الهستامين.
   ب. تدخل البكتيريا إلى الجرح.
   ج. يتم تنشيط الخلايا التائية المُساعدة.
   د. تبتلع الخلايا المبتلعة الكبيرة البكتيريا.
12. إذا أردت أن تُعالج الحساسية بالهندسة الوراثية للأجسام المضادة، بحيث تربط، وتشلّ الأجسام المُضادة المُسبِّبة للحساسية، فإنك ستستهدف:
   أ. IgG. ب. IgA.
   ج. IgE. د. IgD.
13. لسنا محصنين ضد فيروس الإنفلونزا؛ لأنها:
   أ. تهاجم الخلايا التائية المُساعدة فقط، وبذلك تثبط جهاز المناعة.
   ب. تغير بروتيناتها السطحية، وتتجنب أن يتم التَّعرف إليها.
   ج. في الواقع لا تستثير استجابة مناعية؛ لأن الإنفلونزا استجابة التهابية.
   د. صغيرة جدًا لتعمل بوصفها مولِّدات ضد.
14. لنفترض أنَّه تمَّ اكتشاف مرض جديد يثبط جهاز المناعة. فإن الذي يُوضِّح أنَّ المرض يؤثر بشكل خاص في الخلايا البائية، وليس الخلايا التائية المُساعدة، أو الخلايا التائية السامة، هو انخفاض:
   أ. مستوى إنتاج الإنترلوكين - 2. ب. مستوى إنتاج الإنترفيرون.
   ج. أعداد الخلايا البلازمية. د. مستوى إنتاج الإنترلوكين - 1.
15. إذا أردت تصميم خلية صناعية تحمل الدواء بشكل آمن إلى داخل الجسم، فإن الجزيء الذي عليك أن تقلده لتردع جهاز المناعة هو:
   أ. بروتينات مُعقَّد التوافق النَّسيجي- 1.
   ب. الإنترلوكين - 1.
   ج. مولِّد الضِّد.
   د. البروتينات المتممة.

أسئلة تحدٍّ

1. استلمتَ وظيفة في قسم تسويق مستحضرات التَّجميل في شركة. وبسبب المُنافسة، قام نائب المدير بالإعلان عن مرطب للجلد له تأثير مُنشِّط لجهاز المناعة. السائل مصنوع من إفرازات نباتية تعطي سوائل قلوية جدًا. اشرح كيف يُمكنك تسويق هذا المُنتج بوصفه منشطًا لجهاز المناعة.
2. قامت القطة التي تربيها بخدش بشرة صديقك. أصبح الجلد محمرًّا وحارًا ومؤلمًا عند لمسه، وصديقك يعتقد أنه التقط نوعًا من العدوى. لتفادي غضبه (لأنه لا يُحب القطط!)، تُحاول أن تخبره عن أنشطة جهاز المناعة اللانوعية. اشرح ماذا حدث لجلده بالضبط؟
3. يَدَّعي بعض الناس أنَّهم لا يُصابون بالرَّشح أبدًا. كيف يُمكنك أن تُوضِّح أنَّ سبب ذلك هو اختلاف المُستقبلات على سطوح خلاياهم الخاصة؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™

52 الفصل

الجهاز التناسلي
The Reproductive System

مقدّمة

تغريد الطيور في الربيع، وصوت الحشرات من الشبابيك، ونقيق الضفادع في المُستنقعات، وعواء الذِّئاب في الغابات المُتجمدة الشمالية، كلها أصوات تدل على فعل التطور الضروري، أي على التَّكاثر. هذه الأصوات المُميَّزة، إضافة إلى الألوان الزاهية لبعض الحيوانات، مثل الضفادع الذَّهبية الاستوائية المبينة في الصورة، تعمل على جذب رفيق التَّزاوج. عدد قليل من الموضوعات يفوق تفكيرنا اليومي في الجنس، وهناك القليل من الأمور تُعدّ أكثر إلحاحًا منه. يتناول هذا الفصل الجنس والتكاثر في الفقريات، ومن ضمنها الإنسان.

موجز المفاهيم

52-1 إستراتيجيات التَّكاثر عند الحيوان
- *طوّرت بعض الأنواع طرقًا مبتكرة للتَّكاثر.*
- *تحديد الجنس في الثدييات يحدث في الجنين.*

52-2 الإخصاب والتكوين الجنيني عند الفقريات
- *أدّى الإخصاب الدَّاخلي إلى ثلاث إستراتيجيات للتَّكوين الجنيني للإنسان.*
- *تمتلك مُعظم الأسماك والبرمائيات إخصابًا خارجيًا.*
- *تمتلك الزَّواحف والطيور إخصابًا داخليًا وتضع بيوضًا.*
- *غالبًا لا تضع الثدييات بيوضًا، ولكنها تلد صغارها.*

52-3 تركيب الجهاز التناسلي الذكري للإنسان ووظيفته
- *تَنتُج الحيوانات المنوية بالملايين.*
- *تُساعد الأعضاء الذكرية الجنسية المُلحقة على إيصال الحيوان المنوي.*
- *تُنظِّم الهرمونات الوظيفة التناسلية في الذكر.*

52-4 تركيب الجهاز التناسلي الأنثوي للإنسان ووظيفته
- *عادة، تنتُج بيضة واحدة في كل دورة شهرية.*
- *تستقبل الأعضاء الجنسية الأنثوية المُلحقة الحيوانات المنوية، وتُوفر الغذاء والحماية للجنين.*

52-5 موانع الحمل وعلاج العقم
- *تهدف موانع الحمل إلى منع الإخصاب أو الانغراس.*
- *يحدث العقم عند الذكور والإناث.*
- *تتطلّب معالجة العقم غالبًا تقنيات إخصاب مُساعدة.*

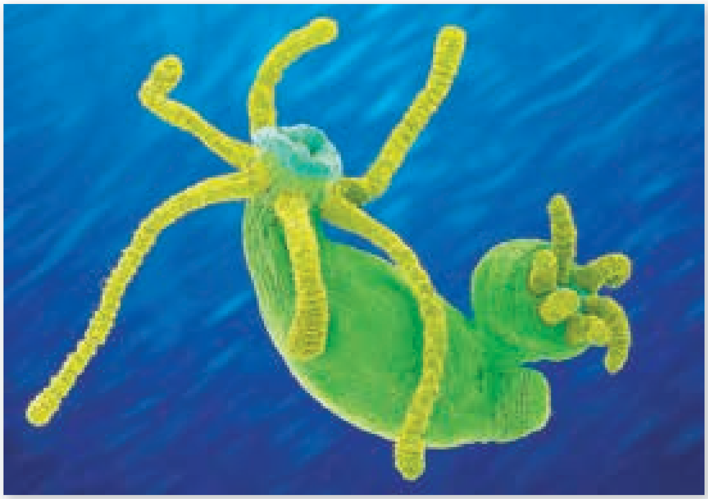
1-52 إستراتيجيات التَّكاثر عند الحيوان

تتكاثر مُعظم الحيوانات، ومن ضمنها الإنسان، تكاثرًا جنسيًّا. وكما ذُكر في الفصل الـ11 فإن التَّكاثر الجنسي يحتاج إلى نوع خاص من انقسام الخلية، هو الانقسام المُنصِّف، لإنتاج **جاميتات Gametes** أُحادية المجموعة الكروموسومية. هذه الجاميتات تشمل **الحيوانات المنوية Sperm والبويضات Eggs**، التي تتحد عن طريق الإخصاب لاستعادة العدد الثُّنائي من الكروموسومات. وتتطور البيضة المُلقَّحة ثُنائية المجموعة الكروموسومية، أو **الزَّيجوت Zygote**، بالانقسام المُتساوي إلى مخلوق جديد متعدد الخلايا.

البكتيريا، والبكتيريا القديمة، والطلائعيات، والحيوانات متعددة الخلايا التي تشمل اللواسع والزِّقيات، إضافة إلى الكثير من الحيوانات الأعقد تركيبًا، تتكاثر لا جنسيًّا. في **التَّكاثر اللاجنسي Asexual reproduction**، ينتُج عن طريق الانقسام المُتساوي خلايا مُتطابقة جينيًّا من خلية أم واحدة. في المخلوقات وحيدة الخلية، ينقسم الفرد، عن طريق **الانشطار Fission**، ليتكون قسمان، يتطور كل قسم إلى مخلوق مُنفصل، ولكنهما متطابقان. تتكاثر اللواسع **بالتَّبرعم Budding**، حيث ينفصل جزء من الجسم الأبوي عن الباقي، ثم يتمايز إلى مخلوق جديد (الشكل 52-1). يُمكن للمخلوق الناتج أن يصبح مستقلًّا، أو أن يبقى متصلًا بالجسم الأبوي، ليُشكِّل مُستعمرة.

طوّرت بعض الأنواع طرقًا مبتكرة للتَّكاثر

أحد أشكال التَّكاثر اللاجنسي، يدعى **التكاثر العذري Parthenogenesis**، وهو شائع في المفصليات. في هذا التَّكاثر، تُنتج الأنثى ذرية من بويضات غير مُلقَّحة. تتكاثر بعض الأنواع عذريًّا فقط (وكلها إناث)، وبعضها يتنقَّل بين التَّكاثر العذري والجنسي، مُنتجةً أفرادًا أُحادية المجموعة الكروموسومية، أو ثنائية المجموعة الكروموسومية، على التَّوالي. في نحل العسل مثلًا، تتزاوج ملكة النحل مرة واحدة، وتُخزِّن الحيوانات المنوية، وبعد ذلك تتحكَّم في إطلاق الحيوانات المنوية. إذا لم يُطلق أيّ حيوان منوي، فإنَّ البويضات تتطور عذريًا لتُعطي ذكورًا أحادية المجموعة الكروموسومية. أما إذا لُقِّحت البويضات بالحيوانات المنوية، فإنَّها تتطور لإعطاء العاملات، وهي إناث ثنائية المجموعة الكروموسومية. وإذا تعرَّضت البويضات الملقَّحة للهرمونات المُناسبة، فإنَّها تُنتج ملكة أخرى.



الشكل 52-1

التَّبرعم في اللاسعات. يتكاثر هذا الحيوان اللاسع لاجنسًّا عن طريق التَّبرعم. الحيوان الجديد نراه أقصى اليمين في الصورة.

أ.

ب.

الشكل 52-2

التَّخنُّث والأنثى أولًا. أ. سمكة الهاملت باس (الجنس *Hypoplectrus*) التي تعيش في أعماق البحار مُتخنِّثة، ذكر وأنثى في الوقت نفسه. خلال عملية تزاوج واحدة، قد تُغيِّر السمكة في دورها الجنسي أكثر من مرة حتى أربع مرات، بحيث تتلقَّح وتُلقِّح. هنا في الصورة، السمكة الذكر تدور حول رفيقتها الثابتة؛ لتلقيح البيوض السابحة إلى الأعلى. ب. السمكة ذات الرأس الأزرق، *Thalassoma bifasciatium*، هي أنثى أولًا، تتحوَّل الإناث فيها إلى ذكر. في الصورة، ذكر كبير، أو أنثى تحولت إلى ذكر، يُشاهد بين الإناث التي هي أصغر حجمًا.

عام 1958، لاحظ العالم الروسي داريفسكي أول حالة غير عادية في تكاثر الفقريات. حيثُ لاحظ أن مجموعات صغيرة من السحالي من الجنس *Lacerta* كانت كلها إناثًا، فاقترح هذا العالم أن السحالي تضع بويضات تبقى حية، حتى لو لم تلقَّح. أي إنَّها قادرة على التَّكاثر اللاجنسي في حالة غياب الحيوانات المنوية، بوصفه نوعًا من التَّكاثر العذري. وقد أشارت دراسات أخرى إلى أن التَّكاثر العذري يحدث في مجموعات أخرى من السحالي.

يُعرف نوع آخر من إستراتيجيات التَّكاثر **بالتَّخنُّث Hermaphroditism**، حيث توجد الخصيتان والمبايض في المخلوق نفسه؛ لذا فهو يستطيع إنتاج كل الحيوانات المنوية والبويضات (الشكل 52-2أ). فالديدان الشريطية تستطيع تلقيح نفسها، وهذه الطريقة مُفيدة؛ لأنَّه من الصعب على الدودة الشريطية أن تُقابل دودة شريطية أخرى. في حين تحتاج الكثير من الحيوانات الخناث إلى حيوان آخر للتَّكاثر. فمثلًا، تحتاج دودة الأرض إلى دودتين من أجل التَّزاوج، تعمل كل واحدة منها بوصفها ذكرًا وأنثى في أثناء عملية التَّزاوج، وكل واحدة تغادر الأخرى ببيوض مُخصَّبة.

بعض أسماك قيعان البحر خنثى. الكثير من الأسماك قادرة على تغيير جنسها، وتُسمّى هذه العملية التَّخنُّث التعاقبي *Sequential hermaphroditism*. من بين أسماك الشِّعاب المرجانية، مثلًا، يحدث النَّوعان: **الأنثى أولًا Protogyny** ("الأنثى أولًا"، عندما يتغير المخلوق من أنثى إلى ذكر) **والذكر أولًا Protandry** ("الذكر أولًا"، عندما يتغير المخلوق من ذكر إلى أنثى). في

الأسماك التي تمارس الأنثى أولًا (الشكل 52-2ب) يبدو أن تَغيُّر الجنس يحدث تحت السيطرة الاجتماعية. هذه الأسماك عادةً تعيش في مجموعات كبيرة، حيثُ يقتصر التَّكاثر الناجح على واحد، أو على عدد قليل من الذُّكور الضخمة المُسيطرة. إذا تمَّ إزالة هذه الذكور، تتحوَّل بعض الإناث الضخمة إلى ذكور مُسيطرة.

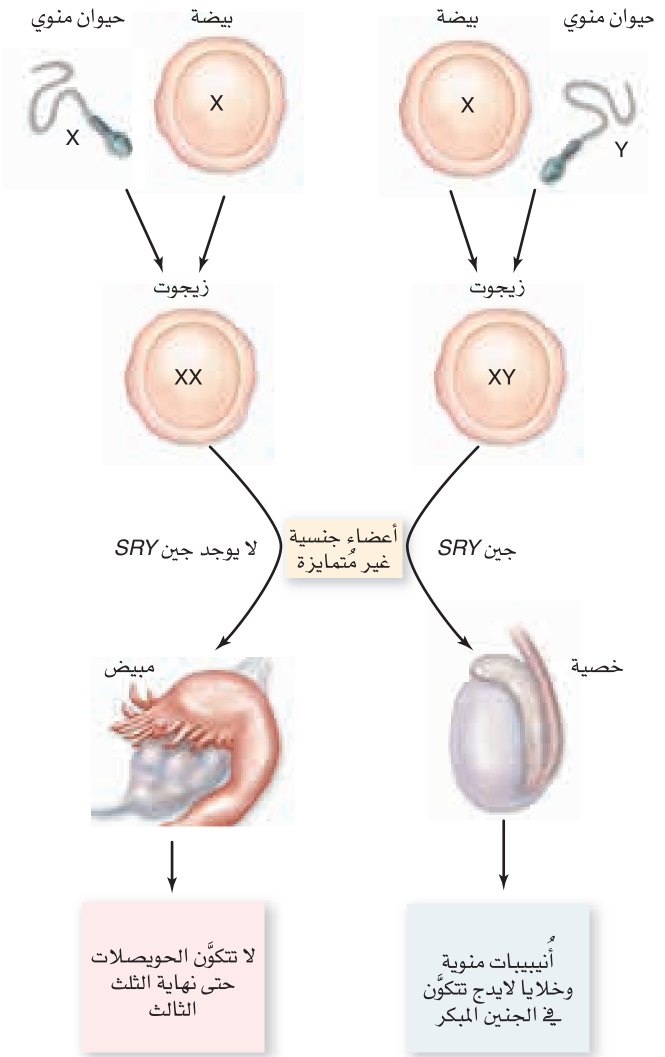
تحديد الجنس في الثدييات يحدث في الجنين

في الأسماك التي ذُكرت، وبعض أنواع الزَّواحف، تُحدِث التَّغيُّرات البيئية تغيُّرًا في جنس الحيوان. في الثدييات، يتحدَّد الجنس في أثناء التكوين الجنيني. تكون الأجهزة التناسلية للذَّكر والأنثى في الإنسان مُتشابهة في أول 40 يومًا من الحمل. وخلال هذا الوقت، تُهاجر الخلايا التي ستُعطي البويضات أو الحيوانات المنوية من كيس المح إلى الأعضاء التَّناسلية الجنينية التي لها القابلية أن تُصبح إما مبايض في الأنثى، أو خُصَى في الذَّكر (الشكل 52-3). لهذا السبب، يُقال: إن الأعضاء التَّناسلية الجنينية "غير مُتمايزة".

إذا كان الجنين ذكرًا، فإنَّه يحتوي على كروموسوم Y مع جين آخر يُحوِّل ناتجه الأعضاء التَّناسلية غير المُتمايزة إلى خُصَى. في الأنثى، التي تفتقد الكروموسوم Y، لا يكون الجين وناتجه من البروتينات موجودين، وعندها تتحوَّل الأعضاء التَّناسلية غير المُتمايزة إلى مبايض. من الجينات المهمة التي تشترك في عملية تحديد الجنس جين منطقة تحديد الجنس في الكروموسوم Y *SRY* (Sex determining region of the Y chromosome). هذا الجين محفوظ عبر تطور المجموعات المُختلفة من الفقريات.

عندما تتكون الخصيتان في الجنين، يُفرزان هرمون التستوسيترون وهرمونات أخرى تُحفِّز تكوين الأعضاء التناسلية الذَّكرية الخارجية والأعضاء التَّناسلية المُلحقة.

وإذا كان الجنين لا يحتوي على جين *SRY*، فإنّ ذلك سيؤدي إلى تكوين أعضاء تناسلية خارجية أنثوية وأعضاء مُلحقة. وبكلام آخر، فإنَّ أجنة الثدييات جميعها ستُصبح إناثًا إذا لم يوجد جين *SRY*.



الشكل 52-3

تحديد الجنس في الثدييات. المنطقة المحددة للجنس في الثدييات في الكروموسوم Y تُدعى *SRY*. تتكوَّن الخصيتان عندما يكون كروموسوم Y وجين *SRY* موجودين؛ أما في غيابهما فتتكوَّن المبايض.

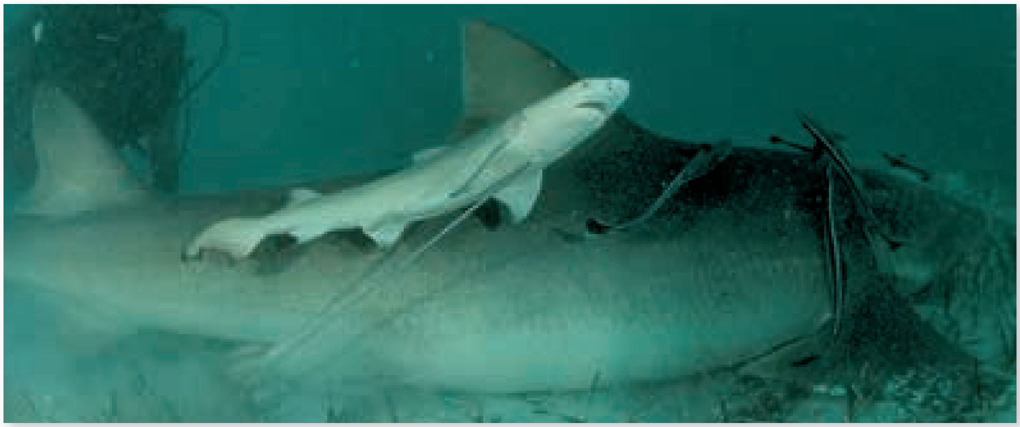
إنَّ التَّكاثر الجنسي هو الأكثر شيوعًا بين الحيوانات، ولكن الكثير من الحيوانات يتكاثر لاجنسيًّا بطرق منها الانشطار، والتَّبرعم، أو التَّكاثر العذري. يتضمن التَّكاثر الجنسي اتحاد جاميتات من أفراد مُختلفة من النوع نفسه، مع أن بعض الأنواع الخنثى تستطيع أن تُلقِّح نفسها.

2-52 الإخصاب والتكوين الجنيني عند الفقريات

نشأ التكاثر الجنسي للفقريات في المُحيط، أي قبل أن تستعمر الفقريات اليابسة. تضع الإناث في مُعظم الأسماك العظمية بيوضها بكميات كبيرة في مياه البحر. أما الذُّكور فتُطلق حيواناتها المنوية في مياه البحر التي تحتوي على البيوض، حيث يتمُّ اتحاد الجاميتات الحُرَّة. تدعى هذه العملية **الإخصابَ الخارجيَّ Extenal fertilizetron**.

وعلى الرغم من أن مياه البحرغير ضارة بالجاميتات، فإنها تساعد على تبعثر الجاميتات بسرعة، لذلك يجب على الذُّكور والإناث إطلاق الجاميتات في الوقت نفسه تقريبًا. ولهذا تُطلق أغلب الأسماك البحرية حيواناتها المنوية وبيوضها في فترات مُحدَّدة وواضحة وقصيرة. بعض الأسماك تتكاثر مرة في السَّنة، وبعضها أكثر من مرة. يحتوي المُحيط على أدلة فصلية تتَّبعها المُخلوقات بوصفها إشارات توحيد لوقت التَّكاثر، وإحدى أهم هذه الإشارات دورة القمر. فالقمر يقترب من الأرض مرَّة واحدة في الشَّهر، وعندها، تزداد قوة جذبه مُسبِّبةً ارتفاع الأمواج في المُحيط. تشعر الكثير من الأسماك البحرية بهذه التَّغيُّرات في الأمواج، وتربط تكاثرها وإطلاق جاميتاتها بالدَّورة القمرية.

عندما بدأت الفقريات في العيش على اليابسة، واجهت خطرًا جديدًا هو الجفاف، وهو مُشكلة شديدة التأثير في الجاميتات الصغيرة والحسَّاسة. على اليابسة، لا يُمكن إطلاق الجاميتات قُرب بعضها؛ لأنها سريعًا ما تجِّف، وتموت. لذلك، أدى الضغط الانتخابي الكثيف إلى تطور **الإخصاب الدَّاخلي Internal fertalization** في فقريات اليابسة (وكذلك في بعض الأسماك). هذه العملية تعني توصيل الجاميتات الذَّكرية مُباشرة إلى داخل الجهاز التَّكاثري الأنثوي. وبهذه الطريقة،



الشكل 52-4

أسماك ولودة تحمل صغارها الأحياء، والمُتحرّكة بداخل أجسامها. يُكمل الصغير تطوره داخل جسم الأم، ثم يُطلَق على شكل مخلوق صغير بالغ ومُستقل. في الصورة قرش ليموني وضع توًّا قرشًا صغيرًا، ما زال مُرتبطًا مع أمه بالحبل السُّري.

فإنَّ التَّلقيح يقع في بيئة غير جافة، حتى لو كانت الحيوانات البالغة تعيش على اليابسة بشكل كامل.

أدّى الإخصاب الدَّاخلي إلى ثلاث إستراتيجيات للتَّكوين الجنيني للإنسان

تمتلك الحيوانات التي تعيش على اليابسة ثلاث إستراتيجيات لتطور الجنين، هي: وضع البيوض، أو ولادة البيوض، أو الولادة.

1. **وضع البيوض Oviparity**: يحدث عند بعض الأسماك العظمية، ومُعظم الزواحف وبعض الأسماك الغضروفية، وبعض البرمائيات، والقليل من الثدييات، وكل الطيور. تقوم هذه المخلوقات بوضع بيوضها، بعد أن يكون تمَّ تخصيبها داخليًّا خارج جسم الأم لكي تُكمل تكوينها الجنيني.
2. **ولادة البيوض Ovoviviparity**: توجد عند بعض الأسماك العظمية (تضم السمكة المومس، والسمكة الفطساء، وسمك البعوض)، وبعض الأسماك الغضروفية، والكثير من الزَّواحف. حيث تبقى البيوض المُلقَّحة داخل الأم لتُكمل تكوينها الجنيني، ولكن الأجنة تحصل على غذائها من المُحّ الموجود في البيض. وبعد تطور المخلوق بشكل كامل تفقس البيوض، وتخرج الصِّغار خارج الأم.
3. **الولادة Viviparity**: تُوجد عند مُعظم الأسماك الغضروفية، وبعض البرمائيات، والقليل من الزَّواحف، وكلّ الثدييات تقريبًا. يتطور الصغير بشكل كامل داخل الأم، ويحصل على الغذاء من دمها عبر الحبل السُّريّ *Umbilical cord*، وليس عن طريق المُحّ (الشكل 52-4).

تمتلك معظم الأسماك والبرمائيات إخصابًا خارجيًّا

بخلاف الفقريات الأخرى، أغلب الأسماك والبرمائيات تتكاثر عن طريق الإخصاب الخارجي، على الرَّغم من أن الإخصاب الدَّاخلي يحدث في بعض مجموعات الأسماك.

الأسماك

التَّلقيح في مُعظم أنواع الأسماك العظمية خارجي، وتحتوي البيوض على كمية مُحّ كافية للإبقاء على حياة الجنين مدة قصيرة. ولكن يجب على الصِّغار بعد انتهاء مخزون المُحّ البحث عن غذائها من المياه المُحيطة بها. التكوين الجنيني سريع، والصِّغار التي تعيش تنضج بسرعة. ومع أن آلاف البيوض تُلقَّح في المرة الواحدة، إلا أن الكثير من الأفراد النَّاتجة تتعرض لعدوى ميكروبية، أو للافتراس، والقليل ينمو، ويصل سن النضج.

وبتضاد واضح مع الأسماك العظمية، يكون التَّلقيح في الأسماك الغضروفية داخليًّا، حيثُ يقوم الذَّكر بإدخال الحيوانات المنوية إلى الأنثى عبر زعنفة حوضية. ويكون التكوين الجنيني لصغار هذه الفقريات خارج الأم بشكل عام.

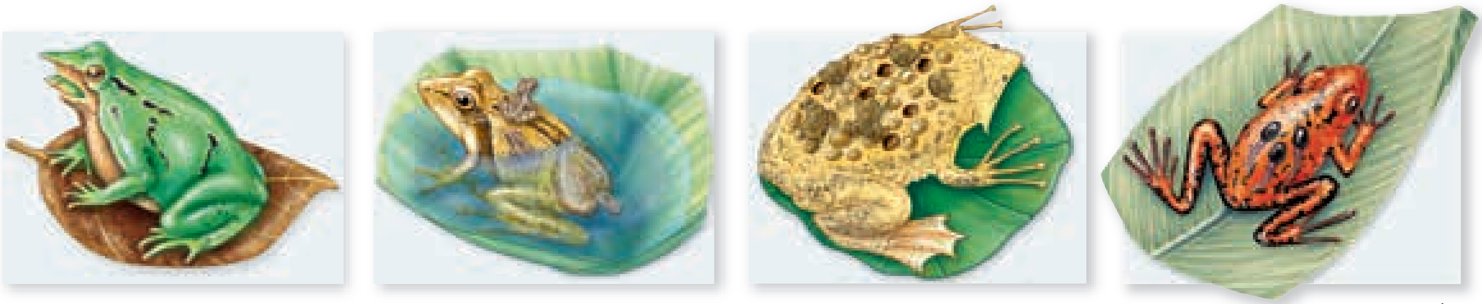
البرمائيات

دورة حياة البرمائيات لا تزال مُرتبطة بالماء. فالإخصاب خارجي في مُعظم البرمائيات، كما هو الحال في أغلب الأسماك العظمية. تُطلق الجاميتات من الذَّكر والأنثى من خلال فتحة المذرق أو المجمع. يقوم الذَّكر في الضفادع والعلجوم، بالإمساك بالأنثى، حيث يُطلق سائلًا مُحتويًا على الحيوانات المنوية نحو البيوض حال إطلاقها من الأنثى إلى الماء (الشكل 52-5).

على الرَّغم من أن بيوض مُعظم البرمائيات تتطور جنينيًّا في الماء، فإن هناك حالات استثنائية مثيرة للاهتمام (الشكل 52-6). ففي نوعين من الضفادع

الشكل 52-5

بيوض الضفدع تلقَّح خارجيًّا. عندما تتزاوج الضفادع، يُحفِّز إمساك الذكر للأنثى إطلاق كميات كبيرة من البيوض الناضجة، ويُطلق الذَّكر فوقها حيواناته المنوية.



أ. ب. ج. د.

الشكل 52–6

طرق مُختلفة لتطوُّر الصِّغار عند الضفادع. **أ.** ذكر ضفدع السَّهم السَّام، يحمل أبو ذنيبة على ظهره. **ب.** في ضفادع سورينام الأنثى، يتطوَّر الضفدع الصغير من بويضات موجودة في أكياس تفريخ على ظهر الإناث. **ج.** في الضفادع الكيسية الموجودة في أمريكا الجنوبية، تحمل الإناث اليرقات المُتطوِّرة في كيس على ظهرها. **د.** يتطوَّر أبو ذنيبة في ضفادع داروين إلى ضفادع صغيرة داخل كيس الصوت داخل الذَّكر، ويخرج عن طريق الفم.

مثلًا، تتطور البيوض في الأكياس الصوتية، وفي معدة الأبوين، وتخرج الضفادع الصغيرة من فم أبويها.

تنقسم دورة التكوين عند مُعظم البرمائيات إلى مراحل جنينية، ومراحل يرقية، ومرحلة البلوغ. يتطور الجنين داخل البيضة مُعتمدًا على المُحّ في غذائه. بعد فقس البيوض، تخرج اليرقة المائية، وغالبًا ما تدعى باسم (أبو ذنيبة)، الذي يسبح بحُرية، جامعًا الغذاء مدة من الوقت. تنمو بعض أنواع أبو ذنيبة في أسابيع قليلة من حجم لا يتجاوز رأس قلم رصاص لتصل إلى حجم السمكة الذَّهبية. وعندما تصل اليرقة حجمًا كافيًا، تدخل في مرحلة انتقالية، مرحلة التَّحول، التي ينتقل فيها المخلوق إلى مرحلة البالغ الذي يعيش على اليابسة.

تمتلك الزَّواحف والطيور إخصابًا داخليًا وتضع بيوضًا

مُعظم الزَّواحف، وكل الطيور بيوضة. بعد إخصاب البيوض داخل المخلوق، توضع خارج جسم الأم لتُكمل تطورها.

الزَّواحف

يستخدم الذَّكر في الزَّواحف، كما في الكثير من الفقريات التي تستخدم التَّلقيح الدَّاخلي، عضوًا أنبوبيًّا، هو القضيب، لإدخال الحيوانات المنوية إلى داخل الأنثى بعملية تُدعى الجماع (الشكل 52-7).

تضع أغلب الزَّواحف البَيوضة بيضها، ثُمَّ تهجره. وتكون هذه البيوض مُحاطة بقشرة جلدية تضاف إليها في أثناء مرورها بقناة البيض، ذلك الجزء من الجهاز التَّناسلي الأنثوي الذي يخرج من المبيض. في أنواع أخرى من الزَّواحف الولودة البيوضة، تتكوّن بيوض تتطور إلى أجنة داخل جسم الأم، والقليل من الزَّواحف ولودة.

الطيور

تُمارس كل الطيور الإخصاب الداخلي، مع أن مُعظم ذكور الطيور ينقصها القضيب، لكنه في مُعظم الطُّيور (مثل البجع، والوز، والنَّعام)، يتَّسع مذرق الذَّكر ليعمل قضيبًا.

وحال عبور البيضة قناة البيض، فإنَّ غُددًا تُفرز بروتين الألبيومين (بياض البيض) والقشرة الجيرية الصلبة التي تُميِّز بيوض الطيور عن بيوض الزَّواحف. وعلى الرَّغم من أن الزَّواحف من ذوات الدَّم البارد، فإنَّ الطيور من ذوات الدَّم الحار؛ لذلك، تحتضن الطيور بيوضها لتُبقيها دافئة (الشكل 52-8). الصَّغير الذي يفقس من بيوض مُعظم الطيور غير قادر على الحياة من دون مُساعدة؛ لأنَّ

الشكل 52–7

إيصال الحيوانات المنوية من الذَّكر إلى جسم الأنثى. السلاحف في الصورة هي أول الفقريات البرية التي طوَّرت هذا النوع من التَّكاثر الذي يدعى الجماع، والذي يُناسب بشكل كبير الحياة البرية.

الشكل 52–8

يحتضن البطريق ذو العرف بيوضه. هذان الزَّوجان في مرحلة التَّعشيش يتبادلان حراسة العش ضمن طقوس مترفة.

تكوينه الجنيني غير مُكتمل بعد. هذه الصغار تُربيها الآباء وتُغذّيها إلى أن تنمو نحو النضج تدريجيًّا.

إنَّ البيوض ذات القشرة في الطُّيور والزَّواحف تُعدّ من أهم طرق التَّأقلم للعيش على اليابسة. فكما ذُكر في الفصل الـ35، تدعى هذه البيوض البيوض الرهلية *Amniotic eggs* لأنَّ الأجنة تنمو داخل فراغ مملوء بسائل، ومُحاط بغشاء يُدعى الرهل *Amnion*. من الأغشية الجنينية المُحيطة هناك الكوريون *Chorion*، الذي يقع تحت القشرة مُباشرة، وكيس المُحّ *Yolk sac*، والممبار *Allantois*. إن هذه الأغشية الجنينية معًا، إضافة إلى القشرة تؤدي دورًا مُساعدًا بمُقاومة الجفاف، بحيث يُمكن وضع البيوض في أماكن جافة. وعلى العكس تمامًا، تحتوي بيوض الأسماك والبرمائيات غشاء جنينيًّا واحدًا، هو كيس المُحّ. لذا، يجب أن تُوضع البيوض في وسط مائي.

أما الثدييات الولودة، بما فيها الإنسان، فتمتلك أيضًا أغشية جنينية خارجية، كما سنوضح في الفصل المقبل.

غالبًا، لا تضع الثدييات بيوضًا ولكنها تلد صغارها

تتكاثر بعض الثدييات بشكل موسمي، أي تتكاثر مرة واحدة في السنة، في حين لثدييات أخرى دورات تكاثرية أكثر. تدخل إناث الثدييات الأخيرة، بشكل عام في دورات تكاثرية، في حين تبقى القدرات التَّكاثرية للذَّكر ثابتة.

دورات التَّكاثر في الأنثى

تتضمن الدَّورات التَّكاثرية في الأنثى إطلاق بيضة ناضجة من المبيض بعملية تُسمّى الإباضة *Ovulation*. مُعظم إناث الثدييات تكون "في وضع التَّهيُّج الجنسي"، أو مُتقبِّلةً للذُّكور من الناحية الجنسية وقت الإباضة. وتُسمّى الفترة التي تتقبَّل فيها الأنثى الذَّكر جنسيًّا **الشَّبق Estrus**، وتُسمّى دورة التكاثر هذه **دورة الشَّبق Estrus cycle**. تتواصل الدَّورات التَّكاثرية في الأنثى حتى تحمل.

في دورة الشَّبق لمُعظم الثدييات، تُسبِّب تغيُّرات في إفراز الهرمون المُحفِّز لتكوين الحويصلات (FSH) وهرمون مكوِّن الجسم الأصفر (LH) من الفُص الأمامي للغُدَّة النُّخامية، تغيُّرات في تطور خلية البيضة وفي إفراز هرمونات من المبايض (الفصل الـ46). يمتلك الإنسان والقرد **دورات طمثية Menstrual cycles** تُشبه دورة الشَّبق في الثدييات الأخرى في نمط إفراز الهرمونات وفي الإباضة، لكنَّها تختلف عن الثدييات الأخرى التي لها دورات شبقية بأنَّها تنزف عندما تنسلخ بطانة الرَّحم الدَّاخلية، وتُسمّى هذه العملية **الطَّمث Menstruation**، ويُمكن لهذه الثدييات ممارسة الجماع في أي وقت خلال هذه الدَّورة.

تختلف الأرانب والقطط عن مُعظم الثدييات الأخرى بأنَّها تحفيزية الإباضة؛ أي أنها تُنتج البويضات بالتَّحفيز. فبدلًا من أن تقوم بالإباضة بشكل دوري، تُنتج الإناث بويضات مُباشرة بعد الجماع فقط، بغض النَّظر عن نشاطها الجنسيّ. ويعود السبب في ذلك إلى التَّحفيز الانعكاسي لإنتاج الهرمون المكون للجسم الأصفر. ويجعل هذا بدوره الإناث شديدة الخصوبة.

وحيدة المسلك، الجرابيات، والمشيميات

أقل الثدييات تطورًا، أي **وحيدة المسلك Monotremes** (مثل منقار البط)، بَيوضة، مثل الزَّواحف التي تطورت عنها. تحتضن وحيدة المسلك صغارها داخل أعشاش (الشكل 52-9أ) أو داخل أكياس جرابية خاصة، ولكن الصِّغار التي تفقس تحصل على الحليب من غدد حليبية، وذلك بمصها لجلد الأم (بسبب عدم وجود حلمات). الثدييات الأخرى جميعها وَلودة، وهي تُقسَّم إلى مجموعتين أصغر بحسب كيفية إرضاعها صغارها.

الجرابيات Marsupials، مجموعة تشمل الأبوسوم والكنغر، تلد أجنة غير مُكتملة النمو. وتُكمل الصِّغار نموها داخل كيس (جراب) من جلد الأم، حيثُ تحصل على غذائها من حلمات الغُدد الحليبية (الشكل 52-9ب).

الثدييات المشيمية Placental mammals (الشكل 52-9جـ) تُبقي أطفالها داخل رحمها مدة طويلة من الزَّمن من أجل تطورها. تتغذى الأجنة عن طريق تركيب يُدعى المشيمة، التي تشتق من غشاء الكوريون وبطانة رحم الأم. وبسبب القُرب الشديد لأوعية دم الجنين وأوعية دم الأم في المشيمة، فإنَّ الجنين يحصل على غذائه عن طريق انتشار الغذاء من دم الأم إلى دمه. وستُناقش وظيفة المشيمة بالتَّفصيل في الفصل الـ53.

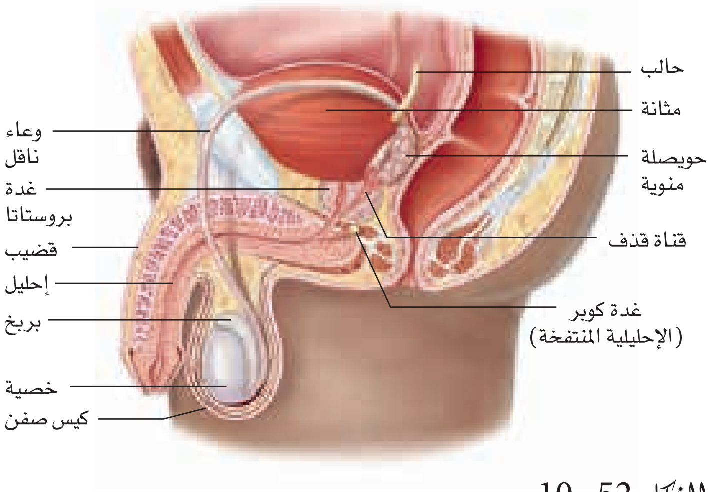
يحدث الإخصاب خارجيًّا في مُعظم الأسماك والبرمائيات، وداخليًّا في مُعظم الفقريات الأخرى. مُعظم الزَّواحف والطيور جميعها بَيوضة، حيثُ تضع البيوض الرهلية المحمية عن طريق الأغشية المُقاومة للجفاف. تُعدّ الطيور من ذوات الدَّم الحار، ولهذا يجب أن تُحافظ على بيوضها دافئة عن طريق الحضن. الغالبية العُظمى من الثدييات وَلودة. قد تتكاثر الثدييات موسميًّا، وتحدث دورة الشَّبق في مُعظم الثدييات، ودورة الطمث في الإنسان والقرود. يحدث الإخصاب فقط في أثناء هذه الدَّورات. تختلف وحيدة المسلك والجرابيات، والمشيميات في تفاصيل أماكن تطور الجنين.

أ. ب. جـ.

الشكل 52-9

التَّكاثر في الثدييات. أ. وحيدة المسلك، مثل منقار البط الموجود في الصورة، يضع بيضه في العش. ب. الكيسيات (الجرابيات)، مثل الكنغر، تلد أجنة صغيرة تُكمل تطورها الجنيني داخل كيس. جـ. في المشيميات، مثل هذه الغزالة، إذ يبقى الصغير داخل رحم الأم إلى فترة أطول من الوقت، ويولد مُتطوِّرًا بشكل أكبر.

3-52 تركيب الجهاز التَّناسلي الذَّكري للإنسان ووظيفته

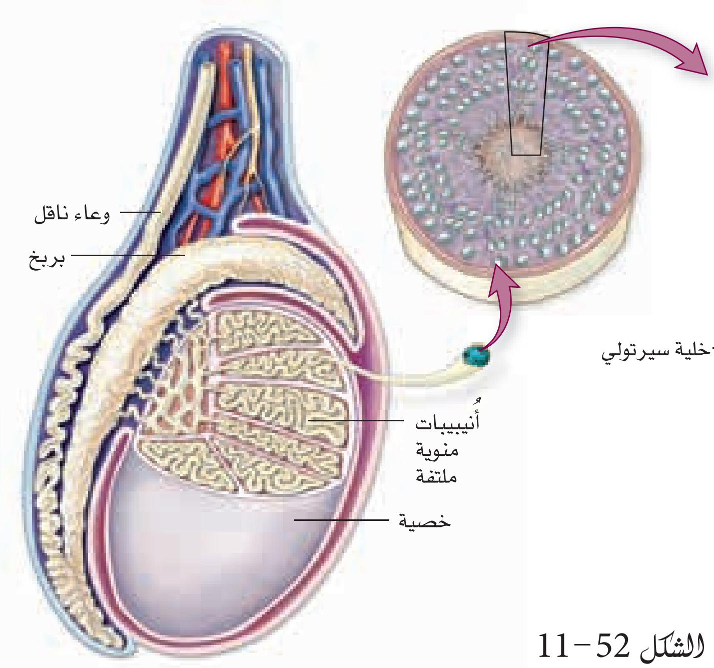


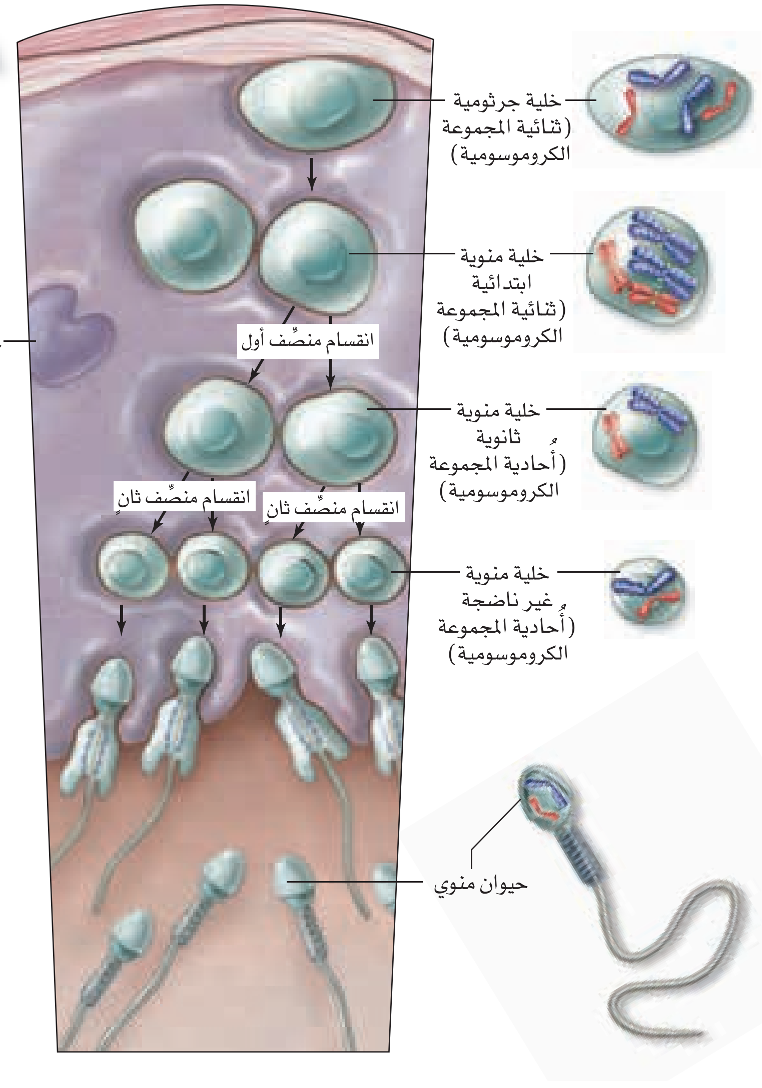
الشكل 52–10

تركيب الجهاز التَّناسلي الذكري في الإنسان. القضيب وكيس الصفن هما عضوا التناسل الخارجيان، الخصيتان هما الغُدد التَّناسلية، والأعضاء الأخرى هي أعضاء جنسية مُساعدة، تُساعد على إنتاج المني وقذفه.

تركيب الجهاز التَّناسلي في ذكر الإنسان، هو التَّركيب نفسه لكل ذكور الثدييات، وهو مُوضَّح في (الشكل 52-10). عند تكوُّن الخصيتين في جنين الإنسان، فإنَّها تُطوِّر **الأنيبيبات المنوية Seminiferous tubules**، وهي أماكن تصنيع الحيوانات المنوية، إذ يبدأ تكوين هذه الأنيبيبات بعد نحو 43 – 50 يومًا من الحمل. وبعد 9 – 10 أسابيع، تبدأ **خلايا لايدج Leydig cells** التي تقع في النَّسيج البيني حول الأنيبيبات المنوية بإفراز هرمون التستوستيرون (وهو أهم هرمون جنسي ذكري). يُحوِّل إفراز التستوستيرون خلال تكوين الجنين التَّراكيب غير المُتمايزة إلى الأعضاء التَّناسلية الذَّكرية الخارجية، القضيب *Penis* وكيس الصفن *Scrotum*، والأخير هو كيس يحوي بداخله الخصيتين. بغياب هرمون التستوستيرون، تتحوَّل هذه التَّراكيب إلى أعضاء تناسلية أنثوية خارجية. إن هرمون التستوستيرون مسؤول عن إظهار الصفات الذَّكرية الجنسية الثانويّة، مثل نمو اللّحية، وخشونة الصوت، ونمو شعر الجسم.

تكون كل خصية، عند الإنسان البالغ، مُكوَّنة أساسًا من أنيبيبات منوية شديدة الالتواء (الشكل 52-11، يسار). ومع أن الخصيتين تتكوَّنان داخل التَّجويف البطني، إلا أنَّهما تنزلان قبل مدة قصيرة من الولادة من خلال قناة تُدعى القناة الأُربية إلى داخل الصفن، الذي يُعلِّقها خارج البطن. يُحافظ الصفن على





الشكل 52–11

الخصية وتكوين الحيوانات المنوية. يحدث تكوين الحيوانات المنوية في الأنيبيبات المنوية، الظاهرة إلى اليسار. يُوضِّح التَّكبير التَّرتيب نصف القطري للانقسام المُنصِّف في الأنيبيب، ثمَّ عملية الانقسام المُنصِّف والتمايز لإنتاج الحيوانات المنوية. خلايا سيرتولي هي خلايا غير جرثومية موجودة داخل الأنيبيبات المنوية تُساعد على تكوين الحيوانات المنوية. تبدأ الأحداث من الجهة الخارجية للأُنيبيب المنوي، وتتقدم إلى الدَّاخل لإطلاق الحيوانات المنوية الناضجة في داخل الأنيبيب. يفصل الانقسام المُنصِّف الأول الكروموسومات المُتماثلة، ليُشكِّل خليتين منويتين ثانويتين، كلتاهما أُحادية المجموعة الكروموسومية. يفصل الانقسام المنصِّف الثاني الكروماتيدات الشقيقة لإعطاء أربع خلايا منوية غير ناضجة أُحادية المجموعة الكروموسومية، تتحوَّل جميعها إلى حيوانات منوية ناضجة.

الحيوانات المنوية بدرجة حرارة 34° س، وهي أقل من درجة حرارة الجسم الطبيعية (37° س). تُسهم درجة الحرارة المُنخفضة هذه بشكل ضروري في التطوُّر الطبيعي للحيوانات المنوية في الإنسان.

تنتُج الحيوانات المنوية بالملايين

جدار الأنيبيبات المنوية مُكوَّن من خلايا جرثومية *Germ cells* تُدعى الخلايا المنوية الأُمية أو **أمهات المني spermatogonia**، وخلايا داعمة تُدعى **خلايا سيرتولي Sertoli cells**. الخلايا الجرثومية الموجودة على السطح الخارجي للأنيبيبات المنوية هي خلايا ثُنائية المجموعة الكروموسومية، وهي الخلايا الوحيدة التي ستنقسم انقسامًا مُنصِّفًا لإعطاء الجاميتات (انظر الفصل الـ11)، في حين تكون الخلايا الجاميتية المُتطورة الموجودة في تجويف الأنيبيبات أحادية المجموعة الكروموسومية.

الانقسامات الخلوية المُؤدية إلى تكوين حيوانات منوية

تنقسم الخلية المنوية الأمية انقسامًا مُتساويًا لإعطاء خليتين: إحداهما تدخل في الانقسام المُنصِّف لإعطاء أربع خلايا تُصبح كل واحدة منها حيوانًا منويًّا، أما الخلية المُتبقية من الانقسام المُتساوي فتبقى خلية منوية أمية. بهذه الطريقة، لا تنفد الخلايا المنوية الأمية في الذَّكر. وهكذا ينتُج ما معدله 100 – 200 مليون حيوان منوي كل يوم في الذُّكور البالغة، ويُمكن أن يستمر الإنسان في إنتاج الحيوانات المنوية طوال فترة حياته.

تُدعى الخلايا المنوية التي تبدأ الانقسام المُنصِّف **الخلايا المنوية الابتدائية Primary spermatocyte**. تحتوي هذه الخلايا في الإنسان على 23 زوجًا من الكروموسومات المُتماثلة (المجموع 46 كروموسومًا)، كل كروموسوم تم نسخه، وأصبح مكوّنًا من كروماتيدين. في الانقسام المُنصِّف الأول، تنفصل الكروموسومات المُتماثلة، فتنتج خليتان تحملان نصف العدد الأصلي من الكروموسومات، وتُسمّيان الخلايا **المنوية الثانوية secondary spermatocytes**. وعلى الرغم من ذلك، ما زالت الكروموسومات يتكوَّن كل منها من كروماتيدين.

تبدأ الخلايا المنوية الثانوية بالانقسام المُنصِّف الثاني، حيث تنفصل الكروماتيدات، وينتُج عن ذلك خلايا أحادية المجموعة الكروموسومية، تُسمّى خلايا منوية **غير ناضجة Spermatids**. لهذا، يتمُّ إنتاج أربع خلايا منوية غير ناضجة من كل خلية منوية ابتدائية (الشكل 52-11، اليمين). تُكوِّن هذه الخلايا السابقة كلها النَّسيجَ الطلائيَّ المولد للأنيبيبات المنوية؛ لأنَّه "يولِّد" الجاميتات.

الأنسجة الدَّاعمة

إضافة إلى النَّسيج الطلائي المولِّد، يحتوي جدار الأنيبيب المنوي على خلايا أخرى مثل خلايا سيرتولي التي ذُكرت سابقًا. تحتضن هذه الخلايا الحيوانات المنوية المُتطورة، وتُغذيها، وتُفرز مواد ضرورية لتكوين الحيوانات المنوية. كذلك تُساعد على تحويل الخلايا المنوية غير النَّاضجة إلى **حيوانات منوية ناضجة (النطف sperm) Spermatozoa** عن طريق ابتلاع السيتوبلازم الزائد فيها.

تركيب الحيوان المنوي

الحيوان المنوي خلية بسيطة، تتكون من رأس، وجسم، وسوط (أو ذيل) (الشكل 52-12). يُحيط الرَّأس بنواة مضغوطة، وهو مُغطى بحويصلة تُسمى **الجسم القمي Acrosome**، مُشتق من أجسام جولجي. يحتوي الجسم القمي أنزيمات تُساعد على اختراق الحيوان المنوي للغُلُف المُحيطة بالبيضة. الجسم والذَّيل يُزوِّدان الحيوان المنوي بقوة دافعة: داخل الذيل يُوجد سوط، وداخل الجسم يُوجد مُريكز، يعمل بوصفه جسمًا قاعديًّا للسوط، وتوجد ميتوكندريا أيضًا، تولد الطاقة اللازمة لحركة السوط.

تُساعد الأعضاء الذَّكرية الجنسية المُلحقة على إيصال الحيوان المنوي

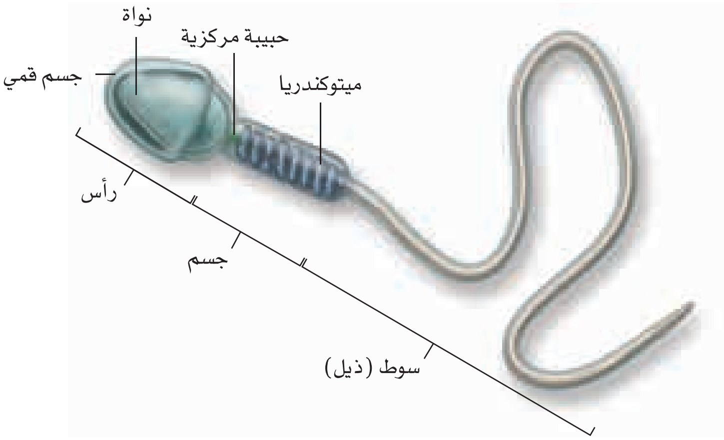
تدخل الحيوانات المنوية بعد إنتاجها في الأنيبيبات المنوية، في أنبوب طويل مُلتف يُدعى **البربخ Epididymis**. ويجب أن تبقى الحيوانات المنوية هناك 18 ساعة قبل أن تُصبح مُتحرِّكة. تنتقل الحيوانات المنوية من البربخ إلى أنبوب طويل آخر يُدعى **الوعاء النَّاقل Vas deferens**، الذي يعبر إلى تجويف البطن عن طريق القناة الأُربية.

إنتاج السائل المنوي

السائل المنوي خليط من سوائل وحيوانات منوية. يرتبط الوعاء النَّاقل من كل خصية مع واحدة من القنوات الخارجة من زوج من الغُدد تُدعى **الحويصلات المنوية Seminal vesicles** (انظر الشكل 52-10)، التي تُنتج سائلًا غنيًّا بالفركتوز، ويُشكِّل 60% من حجم السائل المنوي. من هذه النقطة، يستمر الوعاء النَّاقل بوصفه قناة قذف، ثم يدخل غدة البروستاتا عند قاعدة المثانة البولية.

في الإنسان، تكون **غدة البروستاتا Prostate gland** في حجم كرة الغولف، وهي ذات طبيعة إسفنجية، وهي تُسهم بأكثر من 30% من حجم السائل المنوي. في

أ.

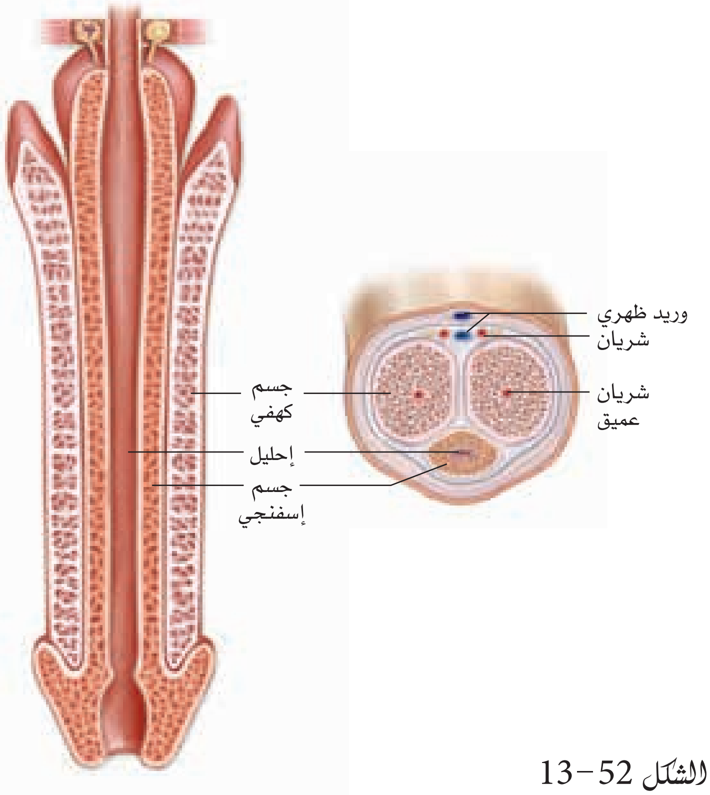


ب.

الشكل 52–12

الحيوانات المنوية في الإنسان. **أ.** صورة بالمجهر الإلكتروني الماسح لُوِّنت فيها الحيوانات المنوية باللَّون الأصفر. **ب.** رسم توضيحي للمُكوِّنات الرَّئيسة للحيوان المنوي.

غدة البروستاتا، تلتحم قناة القذف مع الإحليل القادم من المثانة البولية. ويعمل الإحليل على حمل السائل المنوي إلى خارج الجسم عبر نهاية القضيب. ويضيف زوج من الغدد في حجم حبة الحمَّص، هما **غدتا كوبر** (الغدد الإحليلية المنتفخة) **Bulbourethral glands**، 10% من الإفرازات إلى السائل المنوي، وتفرزان أيضًا سوائل تُبطِّن الإحليل، وتُرطِّب مقدمة القضيب، قبل الجماع.



الشكل 52–13

مقطع عرضي (اليمين) ومقطع طولي (اليسار) للقضيب. خلال الانتصاب، تمتلئ أنسجة الجسم الكهفي بالدَّم لزيادة حجم القضيب. الجسم الإسفنجي يمنع انضغاط الإحليل في أثناء الانتصاب.

تركيب القضيب والانتصاب

إضافة إلى الإحليل، يحتوي القضيب على عمودين من الأنسجة الانتصابية: العمود الأول يُدعى الجسم الكهفي، يقع على الجهة الظهرية، في حين يُدعى العمود الثاني، الجسم الإسفنجي، الذي يقع على الجانب البطني (الشكل 52-13). يحدث انتصاب القضيب بفعل خلايا عصبية موجودة في الجملة نظير الودية العائدة للجهاز العصبي الذَّاتي. تُطلق هذه الخلايا العصبية أكسيد النتريك (NO)، الذي يُسبِّب توسُّع شرايين القضيب. ينتفخ النسيج الانتصابي نتيجة امتلائه بالدَّم. هذا الضَّغط المُتزايد في النَّسيج الانتصابي يضغط على الأوردة، لهذا يندفع الدَّم إلى القضيب، ولكنه لا يستطيع الرُّجوع.

تمتلك بعض الثدييات، مثل الفظ، عظمة في القضيب تسهم في صلابة القضيب عند الانتصاب، في حين لا يملك الإنسان ذلك.

القذف *Ejaculation*

يحدث **القذف Ejaculation** نتيجة لاستمرار الانتصاب والتَّهيُّج، ويقذف القضيب من 2– 5 مللترات من السائل المنوي المحتوي على نحو 300 مليون حيوان منوي. يحتاج الإخصاب النَّاجح إلى عدد كبير من الحيوانات المنوية؛ لأنَّ الصعوبات التي يُواجهها الحيوان المنوي للوصول إلى البيضة كبيرة جدًا، ويجب أن يتلامس الجسم القمي لأكثر من حيوان منوي مع البويضة؛ لكي ينجح واحد منها في النَّفاذ إلى الدَّاخل (سوف يُناقش الإخصاب في الفصل الـ53). الذُّكور الذين يقذفون أقل من 20 مليون حيوان منوي يعدّون عقماء. وعلى الرَّغم من عددها العالي، إلا أنَّ الحيوانات المنوية لا تُشكِّل إلا 1% من السائل المنوي فقط.

تُنظِّم الهرمونات الوظيفة التَّناسلية في الذَّكر

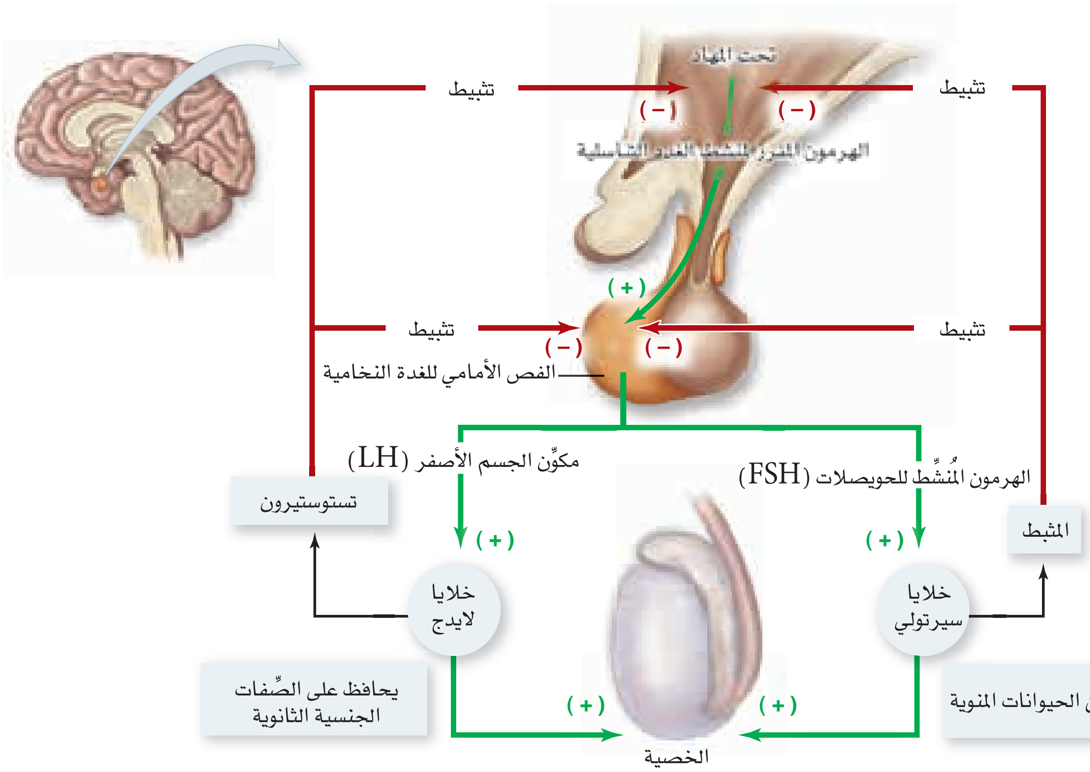
كما رأيت في (الفصل الـ46)، يُفرز الفصُّ الأمامي للغُدّة النُّخامية نوعين من الهرمونات المُحفِّزة للغدد التَّناسلية: الهرمون المُحفِّز للحويصلات (FSH) ومكوِّن الجسم الأصفر (LH). وعلى الرَّغم من تسمية هذه الهرمونات بحسب عملها في الأُنثى، فهي أيضًا ضرورية لتنظيم الوظائف الجنسية الذَّكرية (الجدول 52-1). في الذَّكر، يُحفِّز الهرمون المُحفِّز للحويصلات خلايا سيرتولي التي تُسهِّل بدورها تكوين الحيوانات المنوية، أما مكوِّن الجسم الأصفر فيُنشِّط خلايا ليدج لإفراز هرمون التستوستيرون.

الجدول 52-1	**الهرمونات التَّكاثرية في الثدييات**
الذَّكر	
الهرمون المُنشِّط للحويصلات	يُحفِّز تكوين الحيوانات المنوية عبر خلايا سيرتولي.
الهرمون مكون الجسم الأصفر	يُحفِّز إنتاج هرمون التستوستيرون عبر خلايا لايدج.
تستوستيرون	يُحفِّز تطور الصِّفات الجنسية الذَّكرية الثانوية وظهورها، والأعضاء الجنسية المُلحقة، وتكوين الحيوانات المنوية.
الأنثى	
الهرمون المُنشِّط للحويصلات	يُحفِّز تكوين الحويصلات المبيضية وإفراز هرمون إسترادايول.
الهرمون مُكون الجسم الأصفر	تحفيز الإباضة، وتحويل الحويصلة المبيضية إلى الجسم الأصفر، وإفراز إسترادايول وبروجستيرون من الجسم الأصفر.
إسترادايول (إستروجين)	يُحفِّز تطور الصِّفات الجنسية الثانوية في الأنثى وظهورها؛ التَّحفيز الشَّهري للرَّحم من أجل الحمل.
بروجستيرون	إكمال تحضير الرَّحم للحمل؛ يُساعد في الحفاظ على الصِّفات الجنسية الثانوية للأنثى.
أُكسيتوسين	يُحفِّز انقباض الرَّحم وخروج الحليب.
برولاكتين	يُحفِّز إنتاج الحليب.

يُطبق مبدأ التَّغذية الرَّاجعة المُثبِّطة للتَّحكم في إفراز الهرمون المُحفِّز للحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر (الشكل 52-14). إذ يُحفِّز هرمونٌ من تحت المهاد يُدعى مُفرِز منشط الغدد التناسلية GnRH الفص الأمامي للغُدّة النُّخامية لتطلق الهرمون المُحفِّز للحويصلات ومكون الجسم الأصفر. يُحفز الهرمون المُحفِّز للحويصلات خلايا سيرتولي على إنتاج هرمون بروتيني يُدعى المثبط Inhibin، يقوم بتثبيط إفراز المُحفِّز للحويصلات بشكل خاص. وبشكل مُشابه، فإنَّ هرمون مكون الجسم الأصفر يُحفِّز إنتاج التستوستيرون، الذي يُثبِّط بدوره إنتاج هرمون مكون الجسم الأصفر عن طريق التَّغذية الرَّاجعة المُثبِّطة، بشكل مُباشر على الفص الأمامي للغدة النخامية، أو بشكل غير مُباشر بتقليل إنتاج مُفرِز منشط الغدد التناسلية من تحت المهاد.

أهمية التَّغذية الرَّاجعة المُثبِّطة يُمكن توضيحها عند إزالة الخصيتين؛ فبغياب هرموني تستوستيرون والمثبط، يزيد إفراز المُحفِّز للحويصلات ومكون الجسم الأصفر من الغدة النُّخامية كثيرًا.

يُنتج الذَّكر البالغ حيوانات منوية بشكل مُستمر عن طريق الانقسام غير المُنصِّف للخلايا المولدة المُبطِّنة للأنيبيبات المنوية المُلتفة. يتكوَّن السائل المنوي من الحيوانات المنوية التي تنتُجها الخصية والسائل القادم من الحويصلات المنوية وغدَّة البروستاتا. يتحكَّم الهرمون المُحفز لتكوين الحويصلات وهرمون مكون الجسم الأصفر المفرزين من الفصّ الأمامي للغُدّة النُّخامية في إنتاج الحيوانات المنوية وإفراز تستوستيرون من الخصيتين.



الشكل 52-14

التَّفاعلات الهرمونية بين الخصيتين والفص الأمامي للغدَّة النُّخامية. يُفرز تحت المهاد الهرمون المفرز لمنشط الغدد التناسلية الذي يُحفِّز الفصّ الأمامي للغُدَّة النُّخامية على إنتاج هرموني مكوِّن الجسم الأصفر والهرمون المُنشِّط للحويصلات. يُحفِّز مكوِّن الجسم الأصفر خلايا لايدج لإنتاج هرمون تستوستيرون، الذي يشترك في تطوير الصِّفات الجنسية الثانوية، ويُحفِّز تكوين الحيوانات المنوية. يُحفِّز الهرمون المُنشِّط للحويصلات خلايا سيرتولي الموجودة في الأنيبيبات المنوية؛ لتسهيل تكوين الحيوانات المنوية. يُحفِّز الهرمون المُنشِّط للحويصلات كذلك خلايا سيرتولي لإفراز الهرمون المثبط. التستوستيرون والمثبط يُؤثِّران سلبيًّا عن طريق التَّغذية الرَّاجعة السالبة في إفراز هرموني مكوِّن الجسم الأصفر والمُنشِّط للحويصلات، على التَّوالي.

4-52 تركيب الجهاز التناسلي الأنثوي للإنسان ووظيفته

تراكيب الجهاز التَّناسلي الأنثوي مُوضَّحة في (الشكل 52-15). على عكس الخصيتين، تتكوَّن المبايض بشكل أبطأ قليلًا. فبغياب التستوستيرون، يُكوِّن جنين الأنثى **البَظر Clitoris والشَّفرتين الكبيرتين Labia majora** من التَّراكيب الجنينية نفسها التي تُنتج القضيب والصفن في الذَّكر. لذلك، يُمكن القول: إن البظر والقضيب، والشفرتين والصفن، تراكيب مُتماثلة. والبَظِر، مثل القضيب، يحتوي الجسم الكهفي، ولذلك يُمكن أن ينتصب.

تحتوي المبايض تراكيب مجهرية تُسمّى **حويصلات مبيضية Ovarian follicles**، وتحتوي كل واحدة منها على **خلية بيضة ابتدائية Primary oocyte** وخلايا أصغر تُدعى **الخلايا الحبيبية Granulosa cells**.

عند البلوغ، تبدأ هذه الخلايا الحبيبية في إفراز الهرمون الجنسي الرَّئيس، إستراداـيول (يُدعى أيضًا إستروجين)، الذي يُحفِّز البدء بالدَّورة الشهرية *Menarche* (دورة الطمث). يُنشِّط إستراداـيول ظهور الصِّفات الجنسية الثانوية في الأنثى، التي تشمل نمو الثديين وظهور شعر العانة. إضافة إلى ذلك، يقوم هرمون إستراداـيول مع هرمون ستيرويدي آخر، يُدعى بروجستيرون، بالإبقاء على الأعضاء الأنثوية المُلحقة، مثل قنوات فالوب، والرَّحم، والمهبل.

عادةً، تنتُج بيضة واحدة في كل دورة شهرية

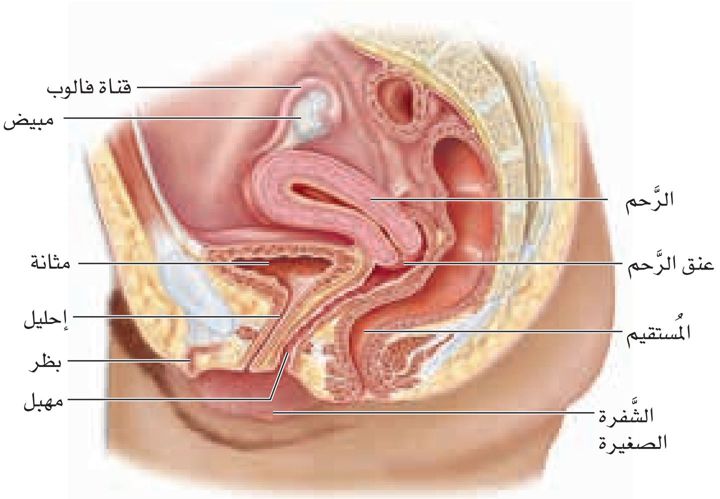
عند الولادة، تحتوي مبايض الأنثى نحو مليون حويصلة، تحتوي كل منها **بيضة ابتدائية Primary oocyte** تبدأ مُبكرًا في الانقسام المُنصِّف، ولكنها تتوقف عند الطور التمهيدي من الانقسام المُنصِّف الأول. وتنشط بعض الحويصلات المُحتوية على البيضة الابتدائية لتتطور خلال كلّ دورة شهرية. عند الإنسان، تستمر الدَّورة الشهرية شهرًا واحدًا (أو 28 يومًا تقريبًا في المعدل) ويُمكن

تقسيمها بحسب نشاط المبايض إلى طوري: الحويصلة والجسم الأصفر، ويفصل بينهما حدث الإباضة (الشكل 52-16).

الطور الحويصلي

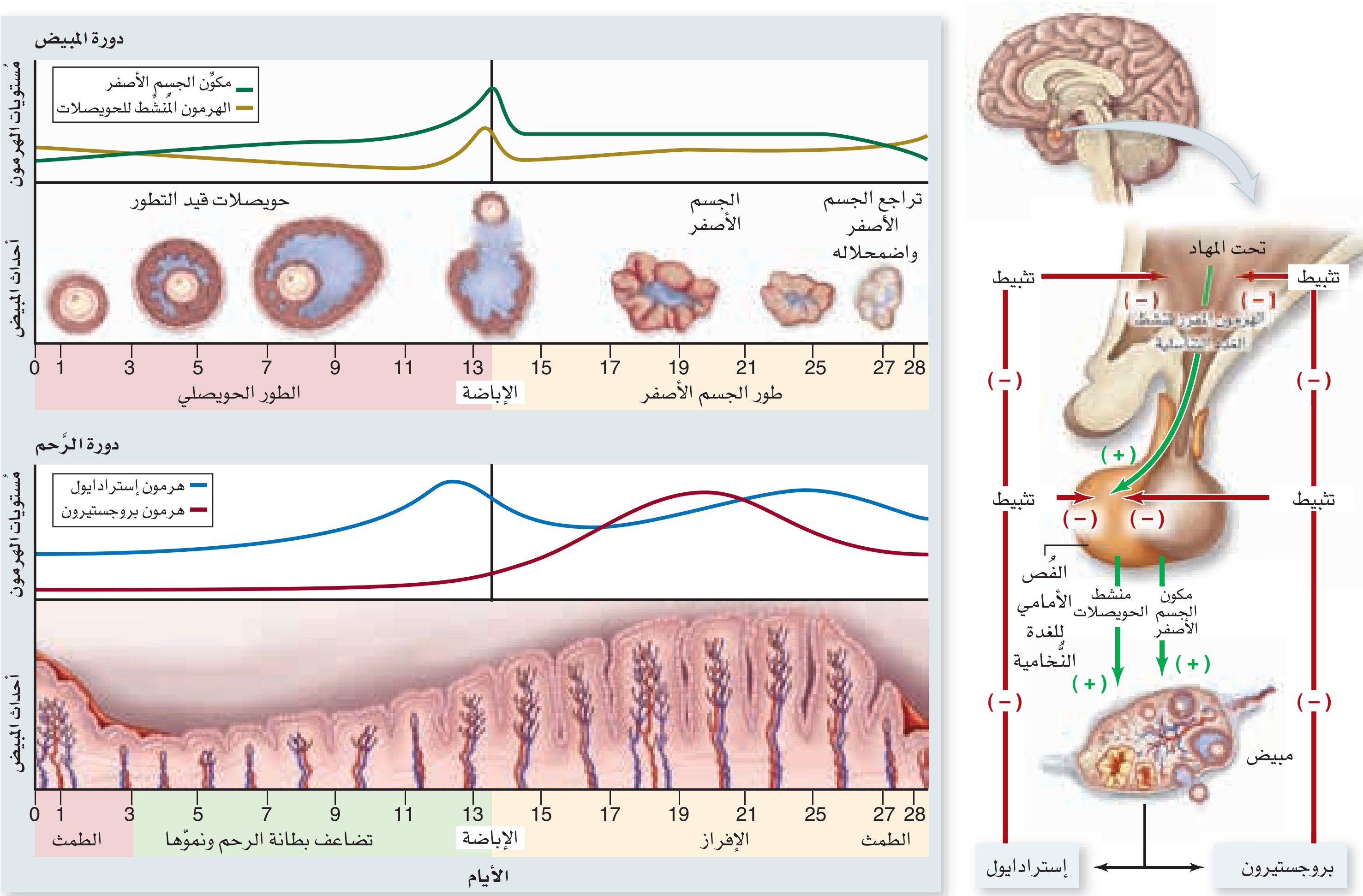
في أثناء **طور الحويصلة Follicular phase**، تُحفَّز حويصلات عدة في المبايض على النُّمو تحت تأثير FSH، لكن حويصلة واحدة تصل إلى حالة النُّضج الكامل، وتدعى **الحويصلة الثالثة Tertiary**، أو **حويصلة جراف Graafian follicle** بحلول موعد الإباضة. تُكوِّن هذه الحويصلة بروزًا ذا جدار رقيق على سطح المبيض. يُبطَّن الرَّحم بغشاء طلائي عمادي بسيط يُسمّى بطانة الرَّحم، وخلال طور الحويصلة، يُسبِّب هرمون إسترادايول نمو البطانة. ولهذا تدعى هذه المرحلة طور **التضاعف والنمو Proliferative phase** لبطانة الرَّحم (الشكل 52-16).

تُكمل خلية البيضة الابتدائية الانقسام المُنصِّف الأول داخل حويصلة جراف في أثناء طور الحويصلة. وبدلًا من إنتاج خليتين ابنتين متساويتي الحجم في هذا الانقسام، فإنَّها تُنتج خلية كبيرة، تُدعى **خلية البيضة الثانوية Secondary oocyte** (الشكل 52-17)، وخلية صغيرة ثانية، تُسمّى **الجسم القطبي Polar body**.



الشكل 52-15

تركيب الجهاز التَّناسلي الأنثوي في الإنسان. المبايض هي الغُدد التَّناسلية، وتستقبل قناة فالوب البويضات بعد الإباضة، والرَّحم مكان تطور الجنين إذا تمَّ تخصيب البيضة.



الشكل 52-16

دورة الطمث في الأنثى. إلى اليسار: مستويات الهرمونات في أثناء الدَّورة تتوافق مع الإباضة وتكوين بطانة الرَّحم. يُحفَّز نمو بطانة الرَّحم وزيادة سمكها عن طريق هرمون إسترادايول خلال طور تكوين بطانة الرَّحم ونموّها. إسترادايول وبروجستيرون يُحافظان على بطانة الرَّحم، ويُنظِّمانها خلال الطور الإفرازي. يسبب نقص مستوى هذين الهرمونين الطمث. إلى اليمين: يُنظَّم إنتاج إسترادايول وبروجستيرون من الفص الأمامي للغُدَّة النُّخامية بالتَّغذية الرَّاجعة السالبة.

ولذلك، تحصل خلية البيضة الثانوية على مُعظم السيتوبلازم من خلية البيضة الابتدائية (انقسام سيتوبلازمي غير متساوٍ)، وهذا يزيد من فرصة الجنين المبكر في العيش إذا حدث لها إخصاب. أما الجسم القطبي، من ناحية أخرى، فيتحلّل.

تبدأ خلية البيضة الثانوية في الانقسام المُنصِّف الثاني، ولكنها تتوقف عند الطور الاستوائي الثاني. تخرج خلية البيضة المتوقفة على هذا الوضع من المبيض عند الإباضة، ولا تُكمل الانقسام المُنصِّف الثاني إلا بعد الإخصاب في قناة فالوب.

الإباضة

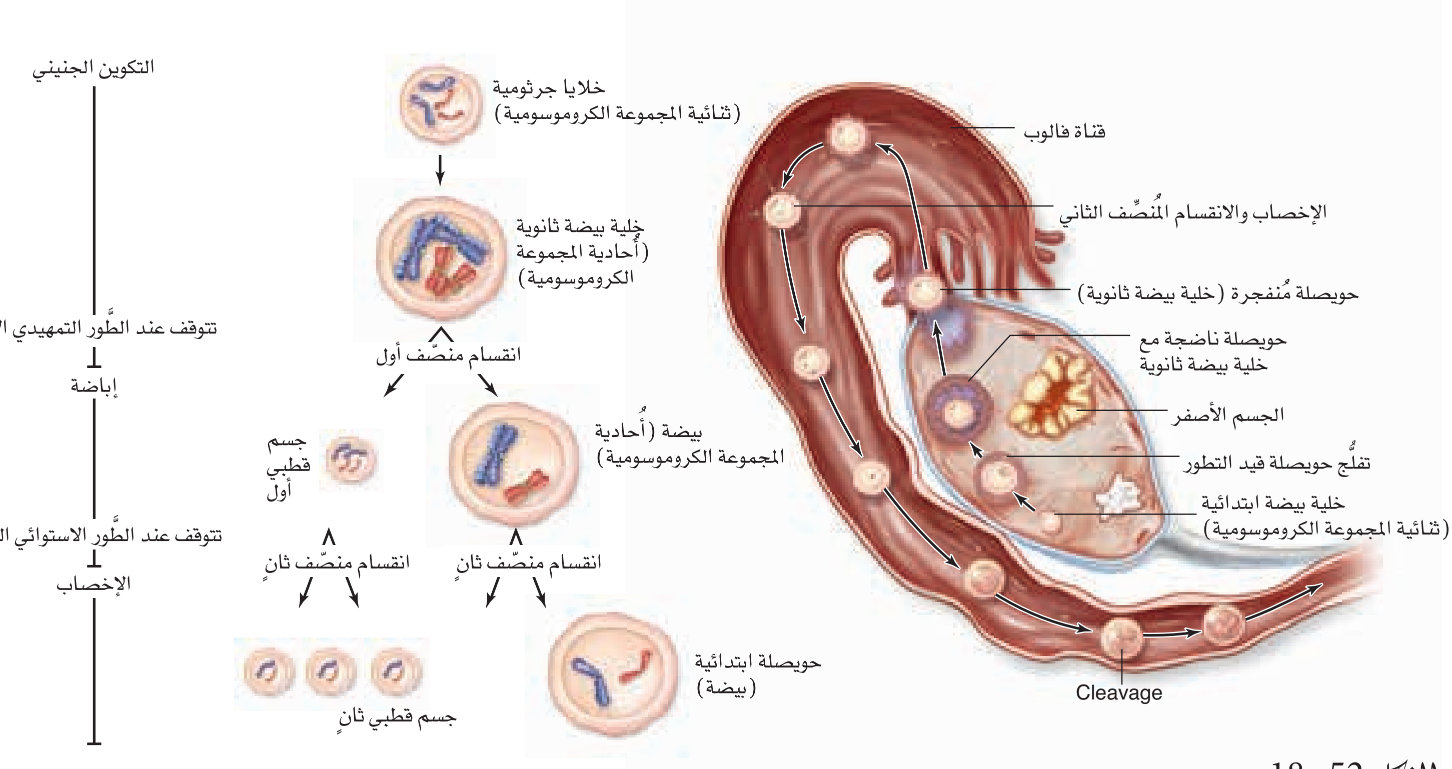
إنَّ ازدياد مستوى إستراداديول في الدَّم خلال الطور الحويصلي يُنشِّط الفص الأمامي للغُدّة النُّخامية لإفراز مكوِّن الجسم الأصفر في منتصف الدَّورة. هذا الإفراز المُفاجئ للهرمون يُسبِّب انفجار حويصلة جراف تامة التّطور عند عملية الإباضة، مُطلقةً بذلك خلية البيضة الثانوية.

تدخل هذه الخلية المتحررة تجويف البطن بالقرب من الأهداب، أو الزَّوائد الرِّيشية المُحيطة بفتحة قناة فالوب. تسحب الخلايا الطلائية المُهدَّبة المُبطِّنة لقناة فالوب البيضة، وتدفعها عبر القناة إلى الرَّحم.

تتحلَّل البيضة بعد يوم من الإباضة إذا لم يتم تلقيحها. أما إذا لُقِّحت، فإنَّها تُكمل الانقسام المُنصِّف الثاني مدفوعةً بتأثير التلقيح، مُكوِّنة بيضة كاملة النُّضج، وجسمًا قطبيًّا ثانيًا (الشكل 52-18). يُكوِّن التحام نواتي الحيوان المنوي والبيضة الزَّيجوت ثنائي المجموعة الكروموسومية. يحدث الإخصاب عادةً في الثُّلث العلوي لقناة فالوب، ويستغرق الزَّيجوت في الإنسان 3 أيام ليصل إلى الرَّحم، و2–3 أيام أخرى ليصل إلى بطانة الرحم، وينزرع فيها (الشكل 52-19).

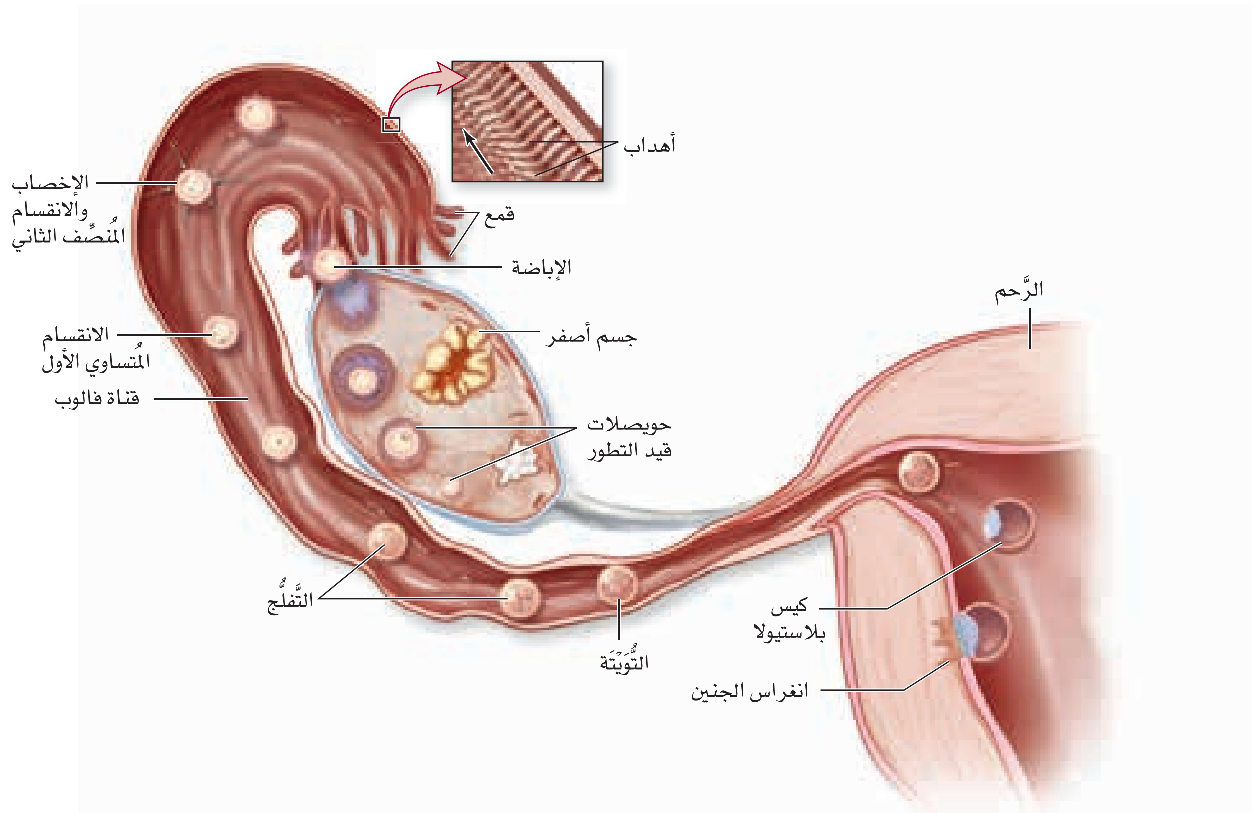
الشكل 52–17

حويصلة جراف ناضجة في مبيض قطة. لاحظ حلقة الخلايا الحبيبية التي تُحيط بخلية البيضة الثانوية. تبقى هذه الحلقة حول خلية البيضة عند الإباضة، وعلى الحيوان المنوي أن يشقّ طريقه عبر الحلقة ليصل إلى الغشاء البلازمي لخلية البيضة الثانوية.



الشكل 52–18

أحداث الانقسام المُنصِّف المصاحبة لتكوين البيضة في الإنسان. خلية البيضة الابتدائية هي ثُنائية المجموعة الكروموسومية. يُنتِج الانقسام المُنصِّف الأول الجسم القطبي وخلية البيضة الثانوية، التي تُطلق في أثناء الإباضة. خلية البيضة الثانوية لا تُكمل الانقسام المُنصِّف الثاني إلاّ بعد الإخصاب؛ وهذا الانقسام يُنتج جسمًا قطبيًّا ثانيًا وبيضة أحادية المجموعة الكروموسومية. يُنتِج اتحاد نواة البيضة أُحادية المجموعة الكروموسومية مع نواة الحيوان المنوي أُحادية المجموعة الكروموسومية الزَّيجوت ثُنائي المجموعة الكروموسومية.



الشكل 52-19

رحلة البيضة. تنتُج خلية البيضة الثانوية داخل حويصلة، وتُطلق عند الإباضة، ثم تنزلق عبر قناة فالوب عن طريق أمواج من الحركة الهدبية في جدران القناة. يُسافر الحيوان المنوي إلى أعلى المهبل، ويخترق خلية البيضة الثانوية، حيثُ تُكمل الخلية الانقسام المُنصِّف الثاني، ويحدث إخصاب البيضة الناتجة في قناة فالوب. ينقسم الزَّيجوت الناتج انقسامات مُتساوية داخل القناة، وعند وصوله الرَّحم، يكون على شكل كيس بلاستيولا. ينغرس الزَّيجوت في جدار الرَّحم، حيثُ يُكمل تطوُّره. (تمَّ تكبير البيضة والمراحل المُختلفة للتَّوضيح).

طور الجسم الأصفر

بعد الإباضة، يُكمل التَّحفيز بهرمون مكوِّن الجسم الأصفر نمو ما تبقى من حويصلة جراف لتشكل تركيبًا يُدعى **الجسم الأصفر Corpus luteum**. لهذا السبب، تُدعى هذه المرحلة **طور الجسم الأصفر Luteal phase**. يُفرز الجسم الأصفر إستراديول، وهرمون ستيرويدي آخر، يُدعى بروجستيرون. تعمل الكميات العالية من الهرمونين في الدَّم بوصفها تغذية راجعة مُثبِّطة سلبية على إنتاج هرموني محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر من الفصّ الأمامي للغُدَّة النُّخامية (الشكل 52-16). التَّأثير التَّثبيطي لهرمون محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر في طور الجسم الأصفر مُعاكس للتَّحفيز الذي يحدثه إستراديول على مكوِّن الجسم الأصفر في منتصف الدَّورة، والذي أدَّى إلى الإباضة. يعمل التأثير التثبيطي لإستراديول وبروجستيرون بعد الإباضة بوصفهما مانع حمل طبيعيًّا، إذ يمنعان تطور المزيد من الحويصلات وعملية الإباضة المُستمرة.

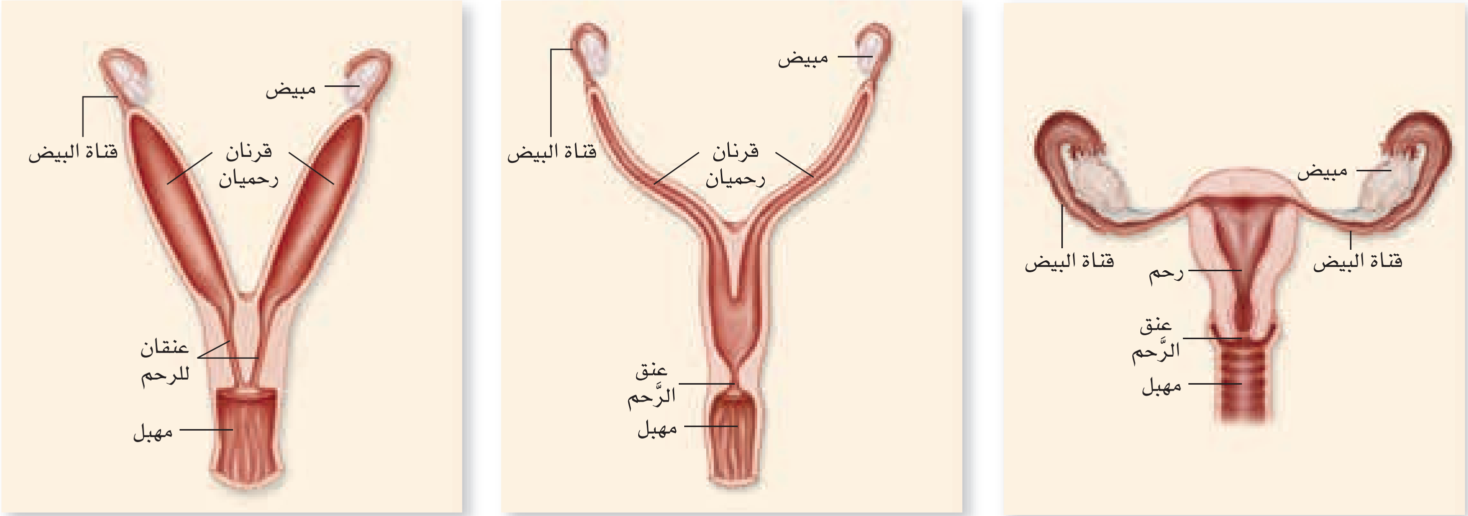
خلال طور الجسم الأصفر، يؤدي خليط إستراديول وبروجستيرون إلى جعل بطانة الرَّحم وعائية، وغُدِّية، وغنية بحبيبات الجلايكوجين. وبسبب المظهر والوظيفة الغُدِّية لبطانة الرَّحم، فإنَّ هذا الجزء من الدَّورة يُسمّى **الطور الإفرازي Secretory phase** لبطانة الرَّحم. وهذه التَّغيرات تُحضِّر الرَّحم لانغراس الجنين.

عند عدم حصول الإخصاب، يتحلَّل الجسم الأصفر بسبب انخفاض مستويات هرموني محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر، عند قرب نهاية طور الجسم الأصفر. يعمل إستراديول وبروجستيرون، الناتجان عن الجسم الأصفر، على تثبيط إفراز مكوِّن الجسم الأصفر، اللازم لبقائه. يُؤدي اختفاء الجسم الأصفر إلى انخفاض في مستويات إستراديول وبروجستيرون في الدم بنهاية طور الجسم الأصفر، ما يؤدي إلى انسلاخ بطانة الرَّحم بعملية يُرافقها نزيف. يشكل هذا ما يُعرف بالطَّمث، والجزء من الدورة الذي يقع فيه الطَّمث (النَّزيف) يُسمَّى **طور الطَّمث Menstrual phase** لبطانة الرحم.

إذا أُخصبت البيضة الخارجة من المبيض، فإنَّ عملية انحلال الجسم الأصفر والطمث الناتج عن ذلك لا يحدثان بسبب وجود الجنين الجديد. يحدث هذا بسبب إفراز الهرمون المُنشِّط للغدد التناسلية **الكوريوني البَشَري human chorionic gonadotropin (hCG)**، وهو هرمون شبيه بمكوِّن الجسم الأصفر ينتُج من الغشاء الكوريوني للجنين. بالمحافظة على وجود الجسم الأصفر، فإنَّ هرمون hCG يُحافظ على تركيز عالٍ من هرموني إستراديول وبروجستيرون اللّذين يمنعان الطَّمث، الذي ينهي الحمل. ولأنَّ هرمون hCG يأتي من الغشاء الكوريوني للجنيني، وليس من الأم، فإنه الهرمون الذي يتمُّ اختبار وجوده في فحص الحمل.

الثدييات ذات دورة الشَّبق

الطَّمث غير موجود في هذه الثدييات. وعلى الرغم من أنَّها تُكوِّن خلايا مُنسلخة بشكل دوري من بطانة الرَّحم، فإنها لا تنزف في هذه العملية. تقسم الدورة إلى أربع مراحل: قبل الشَّبق، والشبق، وبعد الشَّبق، وانتهاء الشبق، وهذه المراحل تُقابل مراحل نمو بطانة الرَّحم، ومُنتصف الدَّورة، والإفراز، والطَّمث التي تحدث في دورة الطَّمث.



أ. ب. ج.

الشكل 52–20

مُقارنة بين الأرحام في الثدييات. أ. الإنسان والرئيسيات الأخرى؛ **ب.** القطط والكلاب والأبقار؛ **ج.** الجرذان والفئران والأرانب.

تستقبل الأعضاء الجنسية الأنثوية المُلحقة الحيوانات المنوية وتُوفر الغذاء والحماية للجنين

تنقل **قنوات فالوب Fallopian tubes** (تُسمَّى أيضًا قنوات الرَّحم أو قنوات البيض) البويضات من المبايض إلى الرَّحم. **الرَّحم Uterus** في الإنسان عضو عضلي يُشبه شكل ثمرة الإجاص المقلوبة، وهو يضيق لإعطاء **عنق الرَّحم Cervix**، الذي يقود إلى **المَهْبل Vagina** (الشكل 52–22 أ).

يُغطّى مدخل المَهْبِل بغشاء يُسمّى غشاء البكارة *Hymen*. وهذا الغشاء يُمزَّق عند أول لقاء جنسي، ما يجعل هذا أول لقاء جنسي مؤلمًا.

خلال الإثارة الجنسية، تمتلئ الشفرتان الصغيرتان، والبَظر، والمَهْبِل كلها بالدَّم، مثل عملية الانتصاب عند الذَّكر. يحتوي البظر على نهايات عصبيه بكميات كبيرة، ولذلك فهو أكثر جزء حساس، وهو الأكثر إستجابة للتَّهيُّج الجنسي. خلال التَّهيج الجنسي، تُفرز غُدد تقع بجانب فتحة المَهْبِل تُسمّى غدد بارثولين، سائلاً يُرطِّب، ويُسهِّل عملية دخول القضيب. القذف من الذَّكر يُدخل الحيوانات المنوية التي تسبح بعيدًا عن المهبل لتصل إلى قناة فالوب لتلتقي مع خلية البيضة الثانوية ليتمَّ الإخصاب.

تمتلك بعض الثدييات الأخرى غير الرَّئيسيات أجهزة تكاثرية أنثوية أكثر تعقيدًا، حيث ينقسم جزء من الرَّحم ليُشكِّل "قرونًا" رحمية، كل منها يصل إلى قناة بيض (الشكل 52–20 ب، ج). القطط، والكلاب، والأبقار، مثلًا، لها عنق رحمي واحد، وقرنان رحميان يفصلهما جدار. الجِرابيّات، مثل الأبوسوم، فيها انفصال أكبر، لها قرنان رحميان مُنفصلان، بعنقين رحميين، ومهبلين. تمتلك ذكور الحيوانات الجِرابية قضيبًا على شكل شوكة يُمكن له أن يدخل كلا المهبلين في الوقت نفسه.

خلال كل دورة شهرية، تتكوَّن حويصلات مبيضية عدَّة تحت تأثير تحفيز هرمون محفِّز تكوين الحويصلات، متوجةً هذا بإباضة حويصلة واحدة تحت تأثير مكوِّن الجسم الأصفر. خلال طوري الحويصلة والجسم الأصفر، تُنشِّط هرمونات تفرزها المبايض تكوُّن بطانة الرَّحم، حيث يتمكَّن الجنين من الانغراس إذا حدث الإخصاب. تنطلق خلية البيضة الثانوية من المبيض عند الإباضة، وتُكمل الانقسام الثاني فقط إذا تمَّ إخصابها.

5-52 موانع الحمل وعلاج العُقم

في مُعظم الفقريات، يرتبط الجماع بالتَّكاثر فقط. الرُّدود الانعكاسية التي تحدث في الأنثى تُحدِّد التقبُّل الجنسي في فترات الدَّورة الجنسية، عندما تكون خصبة. في الإنسان وأنواع قليلة من القردة، تستطيع الأنثى تقبل الجنس في أي وقت من الدورة الجنسية، هذه القابلية المطولة لها وظيفة مهمة ثانية؛ إنها تقوّي الارتباط والعلاقة العاطفية بين الفردين.

الجماع جزء مُهم من حياة الإنسان العاطفية، ومع هذا ليس كل الأزواج لديهم الرغبة في الإنجاب في كل عملية جماع. خلال التاريخ، حاولت الشعوب والحضارات التَّحكم في التكاثر دون منع اللقاء الجنسي. وتُسمّى عمليات منع الحمل **تنظيم الحمل Birth control**. من ناحية فسيولوجية، لا يبدأ الحمل بعد الإخصاب، إنَّما بعد أسبوع من الانغراس النَّاجح. تُسمّى طرق تنظيم الحمل التي تعمل قبل الانغراس عادةً **منع الحمل Contraception**.

وعلى العكس، هناك أزواج يرغبون في الحمل، ولكنهم لأسباب عدة لا يحصلون على الحمل، هذه الحالة تُسمّى **العُقم Infertility**. وقد طُوِّرت تقنيات لمُساعدة مثل هؤلاء الأزواج للحصول على الأولاد.

تهدف موانع الحمل إلى منع الإخصاب أو الانغراس

تُتَّبع عادة طرق عدَّة، تختلف عن بعضها في الفعالية وفي درجة تقبُّلها من قبل الأزواج والأديان والثقافات المُختلفة، لمنع الحمل (الشكل 52-21 والجدول 52-2).

الامتناع عن الجماع

من أكثر الطرق اعتمادًا لمنع الحمل طريقة **الامتناع عن الجماع Abstinence**، أي عدم إقامة علاقات جنسية أبدًا. تُعدّ هذه الطريقة من أكثر الطُّرق نجاحًا بين طرق منع الحمل جميعها، ولكنها الأقل استعمالًا؛ لأنَّ الامتناع عن الجماع صعب، ولا يُمكن لأحد أن يتحمله. إن الدافع لعملية الجماع لا يُقاوم، ويحدث كثير من الحمل بسب عدم القدرة على التقيد بهذه الطريقة.

حجز الحيوانات المنوية

إذا لم يصل الحيوان المنوي إلى الرَّحم، فإنَّ الإخصاب لا يتم. أحد الطُّرق لمنع وصول الحيوان المنوي هو بإحاطة القضيب أو تغليفه بغشاء رقيق، هو **الواقي الذَّكري Condom**. بعض الذُّكور لا يُحبِّذون استعمال هذه الطريقة؛ لأنَّها تُقلِّل الإحساس بالمُتعة في أثناء الجماع. من ناحية المبدأ، هذه الطريقة سهلة التطبيق، ولا يمكن خرقها، لكنها من الناحية العملية ذات نسبة فشل تتراوح من 3-15% بسب الاستخدام الخاطئ للواقي الذكري، أو بسبب عيب في الواقي نفسه. وعلى الرغم من ذلك، فإنَّ هذه الطريقة من أكثر الطُّرق استعمالًا في الولايات المُتحدة لمنع الحمل. يستخدم الواقي الذكري كذلك لمنع انتقال الأمراض الجنسية مثل الإيدز. فأكثر من مليار واقٍ ذكري يباع في الولايات المُتحدة كل عام.

طريقة ثانية لمنع دخول الحيوان المنوي إلى الرّحم هي بوضع غطاء على عنق الرَّحم. الغطاء يُمكن أن يكون **غطاء عنق رحم Cervical cap** محكم الإغلاق، يُلبس أيامًا عدة، أو قبة مطَّاطية تُسمَّى **الحجاب الحاجز Diaphragm**، توضع قبل الجماع. وبسبب الاختلاف في أبعاد عنق الرحم يجب ملاءمة غطاء عنق الرحم أو الحجاب الحاجز، على أن يُستشارَ الطبيب أولًا. تبلغ نسبة فشل الحجاب الحاجز 4 – 25%، بينما نسبة فشل غطاء عنق رحم أقل من ذلك.

تحطيم الحيوانات المنوية

الطريقة الثالثة لمنع الحمل هي إزالة الحيوان المنوي بعد القذف. يتم ذلك بغسل المهبل بعد الجماع مُباشرة، قبل أن يدخل الحيوان المنوي إلى الرَّحم. هذه الطَّريقة تُسمّى **الدُّش المهبلي Douche**. طريقة الدُّش المهبلي طريقة صعبة؛ لأنَّها تتطلب الاندفاع نحو الحمام مُباشرة بعد القذف، ويلزمها غسل جيد للمهبل. ويمكن أن تزيد عملية الدُّش المهبلي، في الحقيقة، من فرصة الحمل؛ لأنَّها تدفع الحيوان المنوي أعلى المهبل نحو الرَّحم، ولهذا فإنَّ نسبة فشل هذه الطريقة 40%.

أ ب ج د

الشكل 52–21

أربع طرق شائعة لتنظيم النَّسل. أ. الواقي الذَّكري؛ **ب.** الحاجز والهلام القاتل للحيوانات المنوية؛ **ج.** أقراص منع الحمل؛ **د.** مدروكسي بروجستيرون.

الجدول 2-52	طرق تنظيم النَّسل			
الأداة	**طريقة العمل**	**نسبة الفشل***	**الإيجابيات**	**السلبيات**
أقراص موانع الحمل المتناولة عن طريق الفم	هرمونات (شبيهة بالبروجستيرون وحده أو مع هرمونات أخرى) تمنع الإباضة.	1 – 5، اعتمادًا على النوع	مُريحة؛ فعالة بشكل كبير؛ تُوفِّر بشكل كبير فوائد صحية ليست ذات علاقة بالحمل، مثل الحماية من سرطانات المبايض وبطانة الرَّحم.	يجب أن تُؤخذ بانتظام؛ تأثيرات جانبية طفيفة تمَّ التقليل منها في التَّراكيب الجديدة؛ لا تُعطى للنِّساء المعرضات لأخطار أمراض القلب (غالبًا المُدخِّنات فوق عمر 35 عامًا).
الواقي الذكري	غشاء رقيق للقضيب يجمع المني؛ "الواقي الأنثوي" عبارة عن غشاء يبطن جدار المهبل.	3 – 15	تستخدم بسهولة، فعالة، رخيصة، وتحمي من انتقال الأمراض الجنسية.	تحتاج إلى تعاون الذكر، يمكن أن تتلف في أثناء الاستخدام، أو عند تخزينها.
الحاجز	أغطية مطاطية ناعمة تُغطي مدخل الرَّحم؛ تمنع الحيوانات المنوية من الوصول إلى البيضة، تحمل قاتلات منوية.	4 – 25	لا تُوجد لها آثار جانبية خطرة؛ يُعتمد عليها إذا استخدمت بشكل صحيح؛ تُوفِّر حماية من انتقال الأمراض الجنسية وسرطان عنق الرَّحم.	تحتاج إلى الحذر عند تركيبها، تُسبِّب الانزعاج عند وضعها وإزالتها؛ يُمكن لها أن تنزلق في أثناء الجماع.
أدوات داخل الرحم	أداة بلاستيكية أو معدنية توضع في الرَّحم، تمنع الانغراس؛ بعضها يحتوي نحاسًا، وبعضها يُطلق هرمونات.	1 – 5	مريحة، فعالة؛ لا تُستبدل بشكل مُتكرِّر.	يُمكن أن تُسبِّب نزيفًا زائدًا في أثناء الطمث وألمًا؛ خطورة ثقبها، العدوى، طردها للخارج، أمراض والتهابات الحوض، والعقم؛ لا ينصح بها للإناث الراغبات في الحمل مستقبلًا، خطر في حالة الحمل.
غطاء عنق الرَّحم	حاجز صغير يُغطي عنق الرَّحم بإحكام، يمنع الحيوان المنوي من الوصول إلى البيضة، ويحمل قاتلات للحيوانات المنوية.	الاحتمالية شبيهة بالحاجز	لا توجد أعراض جانبية خطرة؛ فعالة؛ يمكن أن تبقى في مكانها بشكل أطول من الحاجز.	مشكلات في عمليات تركيبه وإدخاله؛ يأتي بأحجام مُحدَّدة.
الرَّغوة، والكريمات، والهلام، وتحاميل المهبل	قاتلات حيوانات منوية كيميائية تدخل داخل المهبل قبل الجماع؛ لتمنع الحيوان المنوي من الوصل إلى الرَّحم.	10 – 25	يُمكن أن يستخدمها أي فرد غير مُتحسِّس لها؛ تمنع من الإصابة ببعض الأمراض التي تنتقل جنسيًّا؛ لا يوجد آثار جانبية معروفة.	لا يُمكن الاعتماد عليها؛ أحيانًا غير فاعلة؛ يجب أن تُستخدم خلال 5 – 10 دقائق قبل كل جماع.
الكبسولات المزروعة	كبسولات تُزرع جراحيًّا تحت الجلد، وتُطلِق بشكل بطيء هرمونات توقف الإباضة.	0.03	آمنة جدًا، مريحة، وفعالة؛ تدوم فترة طويلة (5 سنوات)؛ لها فوائد صحية غير منع الحمل كتلك التي في أقراص منع الحمل.	دورة شهرية غير مُنتظمة، ويمكن أن تغيب؛ تحتاج إلى جراحة لوضعها وإزالتها؛ بعض الندب ممكن حدوثها.
حقن مادة مانعة للحمل مثل (Medroxyprogesterone; Depo – Provera)	حقن كل 3 أشهر لهرمون يتحرر بشكل بطيء، ويمنع الإباضة.	1	مريح وفعال جدًا؛ لا يوجد له آثار جانبية باستثناء حدوث نزيف الطمث الشديد أحيانًا.	بعض الدِّراسات على الحيوانات تقترح أنَّه يمكن أن يُسبِّب السرطان، على الرَّغم من أن الدِّراسات على الإنسان مُشجِّعة؛ حدوث نزيف طمثي شديد أحيانًا.

* نسبة الفشل عُبِّر عنها كحملٍ حدث لكل 100 مستخدم فعلي/ سنة

المصدر: النشرة الأمريكية للعقم والأمراض النسائية: موانع الحمل، كُتيب تثقيف المريض، عدد.AP005، واشنطن، د.س، 1990.

الطريقة البديلة هي إتلاف الحيوانات المنوية بعد دخولها المهبل باستخدام مواد قاتلة للحيوانات المنوية، أو الهلام، أو الرَّغوة. تُستخدم هذه المواد بعد الجماع مباشرة، ونسبة الفشل فيها 10 – 25%. ولكن استخدام هذه الطريقة مع طرق أخرى مثل الواقي الذكري، أو الحواجز تزيد من نسبة نجاح كل واحدة منفردة.

منع الإباضة

كان أكثر الطرق شيوعًا لمنع الحمل في الولايات المُتحدّة، منذ عام 1960، استخدام النساء **أقراص منع الحمل Birth control pills or Oral contraceptive**. تحتوي هذه الأقراص على هرمون شبيه بالبروجستيرون، وبعض الأحيان يُخلط هذا الهرمون مع الإستروجين. وكما وصف سابقًا، فإنَّ هذين الهرمونين يعملان عن طريق التَّغذية الرَّاجعة المُثبِّطة على تثبيط إفراز هرموني محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر خلال طور الجسم الأصفر من دورة الإباضة، وهذا يمنع من ثم تكوُّن الحويصلة والإباضة. كذلك تُسبِّب هذه الهرمونات بناء بطانة الرَّحم. الهرمونات في أقراص منع الحمل لها تأثير مشابه. ولأن هذه الأقراص تمنع الإباضة، فإنَّه لا توجد بويضات للإخصاب.

تأخذ المرأة هذه الأقراص مدة 3 أسابيع من بدء الدورة؛ وفي الأسبوع الرَّابع، تأخذ أقراصًا خالية من الهرمونات، فيسمح ذلك بانخفاض مستويات الهرمونات في الدَّم، ويحدث الطَّمث.

منع الحمل عن طريق الفم يُعدّ وسيلة مهمة وفعّالة لتنظيم النَّسل، ونسبة الفشل فيها 1 – 5%. وهناك نوع آخر من هذه الطريقة، يعتمد على زرع كبسولات تحتوي هرمونات تحت الجلد. هذه الكبسولات لها نسبة فشل أقل من 1%.

يستخدم عدد قليل من النساء الأقراص أو الكبسولات بسبب آثارها الجانبية غير المرغوب فيها، مثل تجلط الدم والغثيان. وقد تمَّ تقليل هذه الآثار بالأنواع الجديدة من الأقراص، التي تحتوي إستروجين أقل، وشبيهات أخرى بالبروجستيرون. فضلًا عن ذلك، هذه الأقراص الجديدة لها فوائد صحية، حيثُ إنَّها تُقلِّل من أخطار الإصابة بسرطان المبايض والرَّحم وأمراض القلب، وهشاشة العظام (في النِّساء المتقدمات في العمر). وعلى الرغم من ذلك، فإن هذه الأقراص تزيد من خطر الإصابة بسرطان الثدي وعنق الرَّحم.

تزداد الخطورة من استخدام أقراص منع الحمل عند النساء المدخِّنات، وتزداد أكثر عند المدخِّنات فوق سن 35. إن الشائع حاليًا بين النساء، هو أن فوائد الأقراص الصحية أكثر من أضرارها. وعلى الرغم من ذلك، يجب على الطبيب مساعدة كل امرأة في تحديد أضرار الأقراص المانعة للحمل ومنافعها.

منع انغراس الجنين

إنَّ إدخال **أداة داخل الرَّحم Intrauterine device (IUD)**، مثل اللَّولب أو أي أداة ذات شكل غير مُنتظم، يؤدي دورًا ناجعًا في منع الحمل؛ لأن التهيُّج الذي تحدثه يمنع الانغراس. نسبة فشل الوسائل داخل الرحمية هي من 1 – 5%. تعكس درجة فعاليتها العالية استعمالها بكثرة؛ حيث إنَّها يُمكن أن تُنسى، بعد إدخالها الرَّحم. يكمن عيب هذه الطريقة الشديد في أن ثلث النِّساء المُستخدمات لها يُعانين مغصًا وآلامًا، وفي بعض الأحيان يَتَعَرَّضْنَ إلى نزف من الرَّحم، ولهذا عليهن التخلص منها. وإن هناك خوفًا من احتمال عدوى الرَّحم عند استعمال هذه الطريقة.

طريقة أخرى لمنع انغراس الجنين هي باستخدام "قرص صباح ما بعد الجماع،" أو الخطة ب. يحتوي هذا القرص على إستروجين أكثر من حبوب منع الحمل بخمسين ضعفًا. وتعمل هذه الأقراص على منع تكوين الجنين أو كبح تطوره، بمنع الإخصاب، أو بمنع الانغراس. نسبة فشل هذه الطريقة 1 – 10%.

الكثير من النساء لا يستطعن أخذ هذه الكمية العالية من هرمون الإستروجين بسهولة بسبب تأثيراتها الجانبية الشديدة. ولا يُوصى باستخدام هذه الطَّريقة بانتظام، بل بوصفها طريقة طارئة لمنع الحمل.

التَّعقيم

التَّعقيم Sterilization طريقة يتمُّ فيها قطع جراحي لجزء من الأنابيب التي تنقُل الجاميتات من أعضاء التَّناسل (الشكل 52-22). هذه الطريقة فعّالة 100% تقريبًا لمنع الحملً. يُمكن إجراء التَّعقيم في الذكور أو الأناث، إذ إن هذا يمنع الحيوانات المنوية من الدخول إلى السائل المنوي في الذكور، ويمنع البيضة من الوصول إلى الرّحم عند الأناث.

في الرِّجال، يتمُّ التَّعقيم بإزالة جزء من الوعاء النَّاقل من كل خصية، ومن ثم ربطه. العملية مشابهة، عند النِّساء، وتسمى الربط الأنبوبي، وهي تتضمن قطع جزء من قناتي فالوب ثم ربط القناة بعد ذلك. في حالات نادرة جدًا، يحدث إعادة ربط الأنابيب المقطوعة مع بعضها، وهذا يعيد القدرة الإنجابية. هذا الأمر أكثر شيوعًا عند الذكور، إلاّ أنه يحدث عند الجنسين بمعدلات منخفضة جدًا، ما يُفسِّر عدم نجاح هذه العملية 100%.

يحدث العقم عند الذُّكور والإناث

يُعرَّف العقم Infertility بأنه عدم الحمل بعد 12 شهرًا من العلاقة الزَّوجية دون أي استخدام لموانع الحمل. يعود 40% من أسباب العقم إلى الرَّجل، و45% من الأسباب إلى المرأة و15% لأسباب غير معروفة (العقم لأسباب مجهولة). بناء على هذه الإحصائيات، وعلى الرغم من الدراسات الكثيرة، فمن الواضح أننا في حاجة إلى الكثير لنتعلمه عن العقم عند الإنسان.

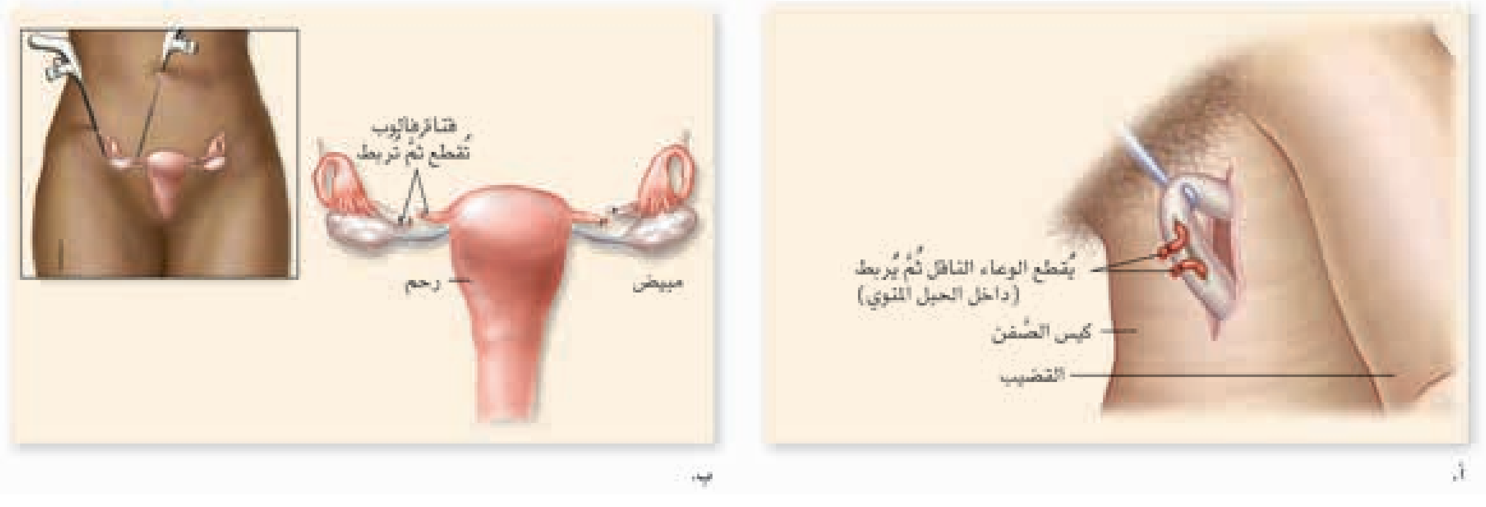
العقم عند الإناث

يحدث العقم عند الإناث بسبب حدوث فشل في أي مرحلة من إنتاج البيضة، إلى انغراس الزَّيجوت. إن أهم المشكلات تنشأ من فشل الإباضة، ومن حدوث بعض أنواع الانسداد الميكانيكي الذي يمنع الإخصاب أو الانغراس.

إن أهم مُسبِّب للعقم عالميًّا هو مرض الالتهاب الحوضي. يحدث هذا المرض بسبب عدوى بكتيرية بأنواع مُختلفة من البكتيريا تُسبب إغلاق قناة فالوب. يُسبِّب هذا منع مرور الحيوانات المنوية، وانتقال البيضة المُخصَّبة إلى الرَّحم.

إنَّ التهاب بطانة الرّحم، أو وجود نسيج بطانة رحم خارجي شاذ، يُسبِّب العقم بآلية تُشبه ما يحدث بمرض الالتهاب الحوضي. يستجيب الجسم لهذا النَّسيج الخارجي بإحاطته بنسيج ندبي يمنع نقل البويضات إلى الرَّحم.

من الأسباب الأخرى للعقم هو عمر الأنثى، أو انتهاء عمل المبيض المُبكِّر. تقل الخصوبة بشكل كبير مع تقدم العمر، ويزيد احتمال حدوث مشكلات وراثية بسبب عدم انفصال الكروموسومات (انظر الفصل الـ13). فإذا حصل أن توقفت الإناث



الشكل 52–22

تنظيم النَّسل من خلال التَّعقيم. أ. قطع الوعاء الناقل؛ (ب) ربط الأنابيب.

عن إنتاج البويضات قبل سن 40، فإن هذا يُعدّ تشخيصًا لمرض انتهاء عمل المبيض المُبكِّر.

إن عدم انتظام التَّحكم الهرموني في الإباضة الذي تمَّ الحديث عنه سابقًا هو سبب شائع للعقم عند الإناث. فانخفاض مستويات الهرمون المُفرز للهرمون المنشط للغدد التناسلية (GnRH) سوف يعمل على إيقاف الإباضة، وتدعى هذه الظروف قصور الغُدد التَّناسلية الناتج عن نقص مفرز منشط الغُدد التَّناسلية. يحدث هذا بسبب تلف في تحت المهاد أو الغُدَّة النُّخامية، أو بأي مرض يُمكن أن يُؤثِّر في المُستويات الطبيعية لهرمونات تحت المهاد. فمثلًا، السُّكري، أو أمراض الغُدَّة الدَّرقية، أو زيادة إنتاج الأندروجينات من الغدة الكظرية تُؤثِّر كلها في التَّغذية الرَّاجعة الهرمونية لتحت المهاد، ويمكن أن تُسبِّب خللًا في وظيفة تحت المهاد الطبيعية، وهذا يؤدي بدوره إلى نقص مستويات الهرمون المُفرز للهرمون المنشط للغدد التناسلية، ويؤدي إلى العُقم.

يحدث الخلل الهرموني أيضًا في طور الجسم الأصفر. إن انخفاض مستويات هرمون بروجستيرون خلال طور الجسم الأصفر يُقلِّل من سُمك جدار الرَّحم. يجعل هذا عملية الانغراس – من ثم – غير ممكنة، أو يجعل الرحم غير قادر على استقبال الجنين بشكل مُناسب، فيحدث الإجهاض التلقائي.

العقم عند الذُّكور

يعود سبب العقم عند الرجل إلى انخفاض عدد الحيوانات المنوية وحيويتها، وحركتها في المقذوف. يعود هذا إلى عوامل عدة تتراوح من العدوى البكتيرية إلى خلل الهرمونات. إن تحليل مشكلات الذكور أسهل؛ وذلك لسهولة جمع السائل المنوي. يحلَّل السائل المنوي من ناحية عدد الحيوانات المنوية، وحركتها، وحيويتها، وشكلها.

قد يعود سبب العقم عند الرِّجال إلى رد الفعل المناعي الذَّاتي تجاه الحيوانات المنوية، ما يُؤدي إلى خسارة الحيوانات المنوية، إضافة إلى إصابة الغُدد المسؤولة عن إنتاج السائل المنوي. قد يُسبِّب تلف الوعاء الناقل والأنيبيبات المنوية العُقم أيضًا. ويُمكن أن يشكل أي خلل في عملية نضج الحيوانات المنوية سببًا مُحتملًا للعُقم.

ومع كل هذه الأسباب، فإن 5% من الرِّجال يُعانون العُقم مجهول الأسباب، الذي يُمكن تعليله بالأسباب الوراثية، حيث إن الأعداد المتأثرة تبدو متماثلة في العالم كله على الرغم من اختلاف البيئة. وفي دراسات على ذبابة الفاكهة، تبيَّن وجود أكثر من 1500 جين مسؤول عن العُقم في الذُّكور، والعمل جارٍ للكشف عن وجود جينات مشابهة في المحتوى الجيني للإنسان.

تتطلب معالجة العقم غالبًا تقنيات إخصاب مُساعدة

هناك طريقتان مُحتملتان لعلاج العقم: العلاج بالهرمونات، والعلاج باستخدام **تقنيات مُساعدة على الإخصاب Assisted reproductive technologies**. إن أعداد طرق الإخصاب المُساعدة وأنواعها كثيرة وفي ازدياد.

المعالجة بالهرمونات

في العقم الذي سببه خلل في المبايض، العلاج المُتَّبع هو ذلك الذي يُؤدي إلى رفع مستويات هرمون محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر في آن معًا في أثناء الدِّورة الشهرية العادية. وبسب التعقيد في التحكم الهرموني للدورة الشهرية، فمن غير المستغرب أن المعالجة الهرمونية يمكن أن تحدث بأكثر من طريقة. أكثر دواء مُستعمل في هذه الحالة هو كلوميفين Clomiphine، الذي يعمل مثِّبطًا تنافسيًّا لمُستقبلات الإستروجين. هذا يُؤثر من ثم في الدَّورة الرَّاجعة السالبة المُتحكِّمة في إنتاج إسترادايول من المبايض، ما يُؤدي إلى رفع مستويات هرمون محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر. إذا لم تنجح هذه الطريقة، تحقن الهرمونات المنشطة للمبيض لتحفيز عملية الإباضة.

تقنيات الإخصاب المُساعدة

من أبسط التقنيات المُساعدة على الإخصاب استعمال الإخصاب الاصطناعي، وهي عملية إدخال الحيوان المنوي إلى الجهاز التَّناسلي الأنثوي بشكل اصطناعي. هذه الطريقة مُستخدمة لتكاثر الحيوانات، وقد استُخدمت أيضًا في الإنسان. جرى التوسع في استخدام هذه الطريقة في حالات العقم التي يتم بها حقن كل من الحيوان المنوي والبيضة اصطناعيًّا بتقنية نقل الجاميتات داخل أنبوب فالوب *Gametic intrafallopian transfer (GIFT)*.

أن ولادة أول "طفل أنابيب" عام 1978 كانت بداية عصر جديد من طرق الإخصاب المُساعدة. لم يتصور الأوائل ممن عملوا على هذه الطريقة النجاح الذي سوف تحققه. في هذه الطريقة، يتم الإخصاب خارج الرَّحم أو داخل أنابيب الاختبار *In vitro fertilization (IVF)* ثم يُنقل الجنين *Embryo transfer* إلى الرَّحم. وإذا لم يتمكن الحيوان المنوي من إخصاب البيضة بنجاح في أنابيب الاختبار، فإنَّ الحيوان المنوي يُحقن داخل البيضة بعملية تُسمّى التطعيم المجهري للبيضة بالحيوانات المنوية *Intracytoplasmic sperm injection (ICST)*.

تُعدّ الولادات المُتعدِّدة من مساوئ هذه الطُّرق. يعود هذا التَّعدُّد في الأجنة إلى أن أكثر من جنين يُنقل إلى الرَّحم لضمان نجاح انغراس واحد منها ونموه. ومع فهمنا لعملية التكوين الجنيني للإنسان أكثر، أصبح بإمكاننا مراقبة التطور المبكر للأجنة لانتقاء الأجنة "الأفضل" فقط، ومن ثم نقلها، وبذلك نُقلِّل من عدد الأجنة المنقولة ونحِدّ من مُشكلة تعدُّد الولادات (أكثر من جنين).

يمكن تجميد حيوانات منوية، وبويضات، وحتى أجنة بشرية للتقليل من استخدام طرق التدخل المباشر في الأم مثل عدد مرات جمع البويضات. لقد تم الحصول على مواليد باستخدام حيوانات منوية، وبويضات، وأجنة مجمدة. تسمح هذه العملية بأخذ (نقل) جنين واحد وتجميد بقية الأجنة التي تمَّ إنتاجهم عن طريق الإخصاب داخل الأنابيب. فإذا لم تنجح عملية انغراس الجنين الأول، فإنَّ جنينًا آخر يُمكن إذابته ونقله فيما بعد.

يُمكن منع الحمل بطرق عدة. تشمل هذه الطرق: الامتناع عن الجماع، وحواجز الحمل، والمنع الهرموني، وعمليات التَّعقيم. يُمكن مُعالجة العقم عن طريق الهرمونات المحفزة للإباضة، أو عن طريق التقنيات المُساعدة على التكاثر. تشمل هذه التَّقنيات الإخصاب داخل الأنابيب، وحقن الحيوان المنوي داخل سيتوبلازم البيضة.

مراجعة المفاهيم

52-1 إستراتيجيات التَّكاثر عند الحيوان

على الرَّغم من أن مُعظم الحيوانات تتكاثر جنسيًّا، فإن هذه ليست الطريقة الوحيدة للتَّكاثر.

- يتطلب التَّكاثر الجنسي إنتاج جاميتات أحادية المجموعة الكروموسومية –بيضة وحيوان منوي– عن طريق الانقسام المُنصف، التي تتحد بعملية الإخصاب لإعطاء زيجوت ثنائي المجموعة الكروموسومية.
- يُنتج التَّكاثر اللاجنسي نسلًا له جينات الخلية الأبوية نفسها.
- تتكاثر البكتيريا وحيدة الخلية بالانشطار، وتتكاثر اللاسعات بالتَّبرعم، حيث ينفصل فيها جزء لينمو إلى مخلوق جديد مطابق.
- في التكاثر العُذري، تُنتج الأم أنسالًا من بيضة غير مُلقَّحة. التَّكاثر العُذري شائع في المفصليات وبعض جماعات السحالي الصغيرة.
- يُعدّ التَّخنث طريقةً من طرق التَّكاثر اللاجنسي، حيث إن المبايض والخُصى توجد في المخلوق نفسه، ولكن ليس من الضروري أن تُلقِّح نفسها.
- يُمكن أن يكون التَّخنُّث في الوقت نفسه أو بشكل مُتعاقب.
- في بعض الحيوانات، يتم تحديد الجنس بتحكُّم من البيئة، ولكن في الإنسان يتم التحكم فيه جينيًّا.
- إذا كان الجنين يحتوي على Y كروموسوم، الذي يحمل جين SRY، فإنَّ الجنين يتطور إلى ذكر، والجنين الذي لا يحتوي على هذا الجين، يتطور إلى أنثى (الشكل 52-3).

52-2 الإخصاب والتكوين الجنيني في الفقريات

الإخصاب الدَّاخلي شائع على اليابسة بسبب تهديد الجفاف، لكن الإخصاب الخارجي شائع في المخلوقات المائية.

- يؤدي الإخصاب الدَّاخلي إلى وجود ثلاثة أشكال من التكوين الجنيني، هي: وضع البيوض، أو ولادة البيوض، أو الولادة.
- تتكاثر مُعظم الأسماك، وكذلك البرمائيات عن طريق الإخصاب الخارجي، أما الزَّواحف والطيور فتستخدم الإخصاب الدَّاخلي، وهي بَيوضة.
- تتطور أجنة الزَّواحف والطيور داخل تجويف مليء بالسائل، ومحاط بالرهل وأغشية جنينية خارجية أخرى، وتعمل القشرة على منع الجفاف.
- الثدييات وَلودة، وتتكاثر في أوقات مُختلفة من السنة.
- مُعظم الثدييات لها دورة شبق، لكن الرئيسيات لديها دورة شهرية (دورة طمث).
- تُقسَّم الثدييات إلى ثلاثة أصناف بحسب تكاثرها: وحيدة المسلك، والجرابيات (الكيسيات)، والمشيميات.

52-3 تركيب الجهاز التَّناسلي الذكري للإنسان ووظيفته

يبدأ الجهاز التَّناسلي في الذكر بإنتاج هرمون تستوستيرون والحيوانات المنوية، وينتهي بعملية قذف المني (الشكل 52-10).

- تنتُج الحيوانات المنوية أُحادية المجموعة الكروموسومية بالانقسام المُنصف للخلايا المنوية الأميّة بمُساعدة خلايا سيرتولي (الشكل 52-11).
- تتكون الحيوانات المنوية من ثلاثة أجزاء، هي: الرأس مع الجسم القمي، والجسم الذي يحتوي ميتوكندريا، وذيل سوطي.
- تُكمل الحيوانات المنوية تطورها داخل البربخ قبل أن تنتقل عبر الوعاء النَّاقل.
- المني خليط مُعقَّد يحتوي على الحيوانات المنوية وسوائل تُفرَز من الحويصلات المنوية، وغدة البروستاتا، والغدد الإحليلية المنتفخة.
- ينتُج هرمون تستوستيرون من خلايا لايدج، وهو مسؤول عن ظهور الصفات الجنسية الثانوية في الذَّكر، وعن إنتاج الحيوانات المنوية أيضًا.
- يحتوي القضيب على الإحليل لنقل الحيوانات المنوية والبول أيضًا، ويحتوي أيضًا على عمودين من الأنسجة المنتصبة (الجسم الكهفي والجسم الأسفنجي)، وأوعية دموية، وأعصاب (الشكل 52-13).
- القذف هو إخراج المني من القضيب عن طريق انقباض العضلات الملساء في الوعاء الناقل والإحليل.
- وظيفة الجهاز التناسلي في الذكر يتحكم فيها الهرمونات وحلقات التَّغذية الراجعة (الشكل 52-14، والجدول 52-1).

52-4 تركيب الجهاز التناسلي الأنثوي للإنسان ووظيفته

الجهاز التناسلي في الأنثى أكثر تعقيدًا منه في الذكر، وتنتُج البويضات بشكل أبطأ (الشكل 52-15).

- إذا لم يكن هرمون تستوستيرون موجودًا، فإنَّ الجنين يُكوِّن البظر والشفرتين، اللذين لهما الأصل الجنيني نفسه ومناظرين لأعضاء الجنس الذكرية.
- عند الولادة، تحتوي المبايض على ملايين الحويصلات المبيضية، وكل واحدة تحتوي على خلية بيضة، وخلايا حبيبية تُفرز الإستروجين.
- يُنشِّط هرمون محفِّز تكوين الحويصلات تطور الحويصلات، التي تُنتج هرمون الإستروجين، في حين يُحفِّز هرمون مكوِّن الجسم الأصفر الإباضة، وتكوين الجسم الأصفر، ويُنتج هرمون البروجستيرون والمزيد من الإستروجين. وهذان الهرمونان مهمان لتطوُّر بطانة الرَّحم وبقائها (الشكل 52-16).
- تتضمن دورة الطمث التنسيق بين الدورتين؛ المبيضية والرَّحمية.
- تتكوَّن الدورة الشهرية من ثلاثة أطوار، هي: الحويصلة، والإباضة، والجسم الأصفر.
- تتكون الدورة الرَّحمية من ثلاثة أطوار تُقابل الدَّورة المبيضية (الشهرية)؛ الطمث، وتكوين بطانة الرَّحم، والإفراز.
- تتوقف خلية البيضة الابتدائية عند الانقسام المنصف الأول، وستُكمل خلية واحدة فقط الانقسام المُنصف الأول كل شهر. تبدأ الخلية الناتجة التي تُدعى خلية بيضة ثانوية الانقسام المُنصف الثاني، ثم تتوقف إلى أن تُخصَّب البيضة (الشكل 52-18).
- خلية البيضة الثانوية تُطلَق من حويصلة جراف في أثناء الإباضة، وتندفع عبر القمع نحو قناة فالوب، ثم إلى الرَّحم.
- إذا لُقِّحت هذه الخلية، فإنَّ الزيجوت يُغادر قناة فالوب، ويُكوِّن كيس البلاستولا الذي ينغرس في جدار الرَّحم.
- في حالة عدم الإخصاب والانغراس، ينخفض إنتاج الهرمونات، ما يُسبِّب انسلاخ بطانة الرَّحم المُتكوِّنة خلال عملية الطمث.
- إذا حدث الانغراس، يكوِّن الجنين في الإنسان هرمون منشط الغدد التناسلية الكوريوني البشري، الذي يُبقي على الجسم الأصفر، ويمنع الطمث حتى تتكوَّن المشيمة.
- قد تمتلك الأنثى أعضاء مُلحقة لاستقبال الحيوانات المنوية، وذات أهمية في الاستجابة الجنسية (الشكل 52-20).

52-5 موانع الحمل وعلاج العُقم

على الرَّغم من أن اللقاء الجنسي مهم في عملية الارتباط بين الشريكين، لكن لا يرغب الأزواج جميعهم في الحمل في كل مرة يحدث فيها الجماع. وهناك أزواج آخرون، يرغبون في الإنجاب ولكنهم لا يستطيعون (الجدول 52-2).

- يُمكن منع الحمل بطرق عدة: عدم الجماع أو إقامة علاقات جنسية، ومنع الحيوانات المنوية من الوصول إلى البيضة، وتحطيم الحيوانات المنوية بعد القذف، ومنع الإباضة أو انغراس الجنين، والتَّعقيم.
- يتراوح العُقم في الأنثى بين الفشل في إنتاج البويضات إلى الفشل في انغراس الزيجوت. تشمل الأسباب عدم الاتزان الهرموني، أو عدم الإباضة، أو انسداد قنوات فالوب، أو تقدم العمر.
- يعود العُقم في الذكر عادةً لانخفاض عدد الحيوانات المنوية، وحركتها، وحيويتها، وعدم الاتزان الهرموني، وتلف الأوعية الناقلة أو الأُنيبيبات المنوية.
- يمكن أن يستخدم العلاج الهرموني وعدد كبير من التقنيات المُساعدة على التكاثر لعلاج العُقم في كثير من الحالات.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. إذا اكتشفت مخلوقًا جديدًا يعيش في مياه بركة على ساحلك المُفضل. ثُمَّ انفصلت إحدى زوائد هذا المخلوق عنه، ونمت بصورة تدريجية لتُكوّن مخلوقًا جديدًا مطابقًا للمخلوق الأول. فهذا مثال على:
   أ. التَّكاثر الجنسي. ب. الانشطار.
   ج. التَّبرعم. د. التَّكاثر العُذري.
2. إذا قررت أن المخلوق الذي اكتشفته في السؤال الأول يستخدم التَّكاثر العُذري، فإنك ستعرف أيضًا عن هذا المخلوق أنه:
   أ. يتكاثر لاجنسيًّا.
   ب. وجميع أفراده إناث.
   ج. وكل فرد من جنسه يتطور من بيضة غير مُلقَّحة.
   د. جميع ما ذُكِر صحيح.
3. يختلف التَّخنُّث المُتعاقب عن التَّخنُّث العام في أنَّ التَّخنُّث المُتعاقب:
   أ. يحتوي على التَّراكيب التَّناسلية لكلا الجنسين.
   ب. قد يُغيِّر جنسه نتيجة للتَّنبيه (الحث) المُجتمعي.
   ج. يُغيِّر نوعه عند النُّضج.
   د. يبدأ ذكرًا ثُمَّ يتحول إلى أنثى.
4. المصطلح الذي يصف أول مرحلة لك بوصفك مخلوقًا ثنائي المجموعة الكروموسومية هو:
   أ. حيوان منوي. ب. بيضة.
   ج. جاميت. د. زيجوت.
5. واحدة من المجموعات الآتية من الثدييات لا تُنتج فيهاالأم الحليب لتُغذي صغارها:
   أ. وحيدة المسلك. ب. الكيسيات.
   ج. المشيميات. د. جميعها تُنتج الحليب.
6. الفرق الأكبر بين دورة الشبق ودورة الطمث هو:
   أ. تحدث الاستجابة الجنسية فقط حول فترة الإباضة في دورة الشبق، ولكنها تحدث في أي وقت في دورة الطمث (الدَّورة الشهرية).
   ب. تحدث دورات الشبق في الزَّواحف، لكن دورة الطمث تحدث في الثدييات.
   ج. تحدَّد دورة الشبق بهرمون محفِّز تكوين الحويصلات، في حين تحدّد دورة الطمث بمكوِّن الجسم الأصفر.
   د. دورات الشبق تحدث شهريًّا، أما دورات الطمث فتحدث بشكل مُتقطِّع.
7. مكان تكوين الحيوانات المنوية هو:
   أ. البروستاتا.
   ب. الغدد الإحليلية المنتفخة (غدة كوبر).
   ج. الإحليل.
   د. الأنيبيبات المنوية.
8. الفرق المهم بين تكوين الحيوانات المنوية وتكوين البويضات هو:
   أ. تكوين الحيوانات المنوية يحتاج إلى الانقسام المُنصِّف، أما تكوين البويضات فيحتاج إلى انقسام متساوٍ.
   ب. تكوين الحيوانات المنوية مُستمر، في حين تكوين البويضات متغير.
   ج. تكوين الحيوانات المنوية يُنتج جاميتات أقل لكل خلية سلفية (أصلية) مقارنة مع تكوين البويضات.
   د. كل ما ذُكر.
9. هرمونا محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر ينتُجان من:
   أ. المبايض. ب. الخصيتين.
   ج. الفص الأمامي للغدة النُّخامية. د. الغدة الكظرية.
10. يحتاج تكوين الجاميتات إلى اكتمال الانقسام المُنصَّف الثاني. يحدث هذا في الأنثى:
    أ. خلال التكوين الجنيني. ب. عند بداية البلوغ.
    ج. بعد الإخصاب. د. بعد الانغراس.
11. الطفرات التي تُؤثِّر في البروتينات في الجسم القمي تُعيق وظيفة:
    أ. الإخصاب. ب. الحركة.
    ج. الانقسام المُنصِّف. د. إنتاج المني.
12. في الإنسان، يحدث الإخصاب في ________، وانغراس الزَّيجوت يحدث في ________.
    أ. الأنيبيبات المنوية، الرَّحم. ب. المهبل، قناة البيض.
    ج. قناة البيض، الرَّحم. د. الإحليل، الرَّحم.
13. العُقم:
    أ. يحدث عند الإناث فقط.
    ب. مرتبط بالإباضة دائمًا.
    ج. لم يُعرف أنه يمكن أن يكون بسبب الأمراض والإصابات المنقولة جنسيًّا.
    د. كل هذه العبارات غير صحيحة.
14. تتكاثر الحيوانات التي تضع البيوض عن طريق:
    أ. تلد صغارًا قادرةً على العيش وحدها.
    ب. تُنتج بيوضًا تلقح في الدَّاخل، وتتطور في الخارج.
    ج. تُنتج بيوضًا تُخصب خارجيًّا.
    د. تحتضن البيوض في الدَّاخل حيث تتطور الأجنة.
15. توجد الخصيتان في كيس الصفن في الذكر بسبب:
    أ. الحرارة المُثلى لتكوين الحيوانات المنوية؛ أقل من درجة حرارة الجسم الطبيعية.
    ب. الحرارة المُثلى لإنتاج الحيوانات المنوية؛ أعلى من درجة حرارة الجسم الطبيعية.
    ج. عدم وجود سعة كافية في الحوض لتحتوي الخصيتين.
    د. سهولة إخراج الحيوانات المنوية خلال القذف.

أسئلة تحدٍّ

1. افترض أن جين *SRY* حدثت فيه طفرة، بحيث لا يتمكن الجنين الذَّكري من إنتاج البروتينات الوظيفية من هذا الجين. ما أنواع التَّغيُّرات التي تتوقع حدوثها في الجنين؟
2. في اعتقادك، لماذا تستخدم مُعظم البرمائيات والأسماك الإخصاب الخارجي، في حين تعتمد السحالي، والطيور، والثدييات على الإخصاب الدَّاخلي؟
3. كيف تتشابه وظائف هرمون محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر في الذكر والأنثى في الثدييات؟ وكيف تختلف؟
4. أنت مُهتم بتطوير موانع للحمل تسدُّ مُستقبلات هرمون محفز الغدد التناسلية الكوريوني البشري. هل ستعمل هذه الموانع؟ لماذا ستعمل أو لا تعمل؟
5. لماذا تكون المخلوقات التي تتكاثر عُذريًّا جميعها إناثًا؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. للتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™

الفصل 53

التكوين الجنينيّ في الحَيَوانات
Animal Development

مقدّمة

يعتمد **التَّكاثر الجنسي** في الحيوانات جميعها، إلا القليل منها، على اتحاد جاميتات أحادية المجموعة الكروموسومية لتكوين خليّة ثنائية المجموعة الكروموسومية تُسمّى **الزَّيجوت Zygote**. يتطوّر هذا الزَّيجوت خلال سلسلة انقسام خلايا وتمايزها لينتج مخلوقًا متعدد الخلايا، يتكوّن من أنسجة وأعضاء مُختلفة، كما تُبيِّن الصورة. في أثناء ذلك، تنتحي مجموعة من الخلايا الجنسية المُكونة **للخط الجرثومي Germ line** جانبًا لتُمكِّن المخلوق من التَّكاثر جنسيًّا عند البلوغ. في هذا الفصل، سنركز على المراحل التي تمر بها الحيوانات السيلومية جميعها خلال التكوين الجنيني: الإخصاب، والتَّفلُّج، ومرحلة تكوين الجاسترولا، ومرحلة تكوين الأعضاء (الجدول 53-1). إن التكوين الجنيني عملية ديناميكية، حدودها وفواصلها غير واضحة إلى حد ما ومصطنعة. وعلى الرغم من وجود فروق في تفاصيل هذه المراحل، فإن جينات التكوين الجنيني، والطرق الخلوية تبقى محفوظة بشكل كبير، منتجة تراكيب مُتشابهة في المخلوقات المُختلفة.

موجز المفاهيم

53-1 الإخصاب
- *يجب أن يخترق الحيوان المنوي الغشاء البلازمي للبيضة حتى يحصل التحام الأغشية الخلوية.*
- *يُحفِّز التحام الأغشية البيضة.*
- *يُعيد اندماج الأنوية حالة ثنائية المجموعة الكروموسومية.*

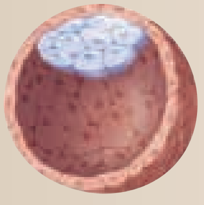
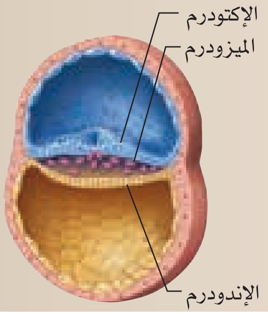
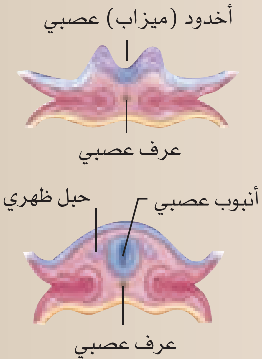
53-2 عملية التَّفلُّج ومرحلة البلاستيولة
- *البلاستيولة كرةٌ مجوفة من الخلايا.*
- *أنماط التَّفلُّج متنوعة جدًا ومُختلفة.*
- *الفلجات قد تلتزم بسبل التكوين الجنيني أولا تلتزم.*

53-3 عملية تكوين الجاسترولا
- *تُنتج عملية تكوين الجاسترولا ثلاث طبقات جرثومية.*
- *تختلف أنماط تكوين الجاسترولا أيضًا باختلاف كمية المُحّ.*
- *الأغشية الجنينية الخارجية هي تكيُّف للحياة على اليابسة.*

53-4 تكوين الأعضاء
- *تؤدي تغيُّرات في التَّعبير الجيني إلى التَّحديد الخلوي.*
- *التكوين الجنيني لأجهزة منتقاة في ذبابة الفاكهة يُوضِّح تكوُّن الأعضاء.*
- *في الفقريات، تبدأ عملية تكوين الأعضاء بتكوين الجهاز العصبي والقطع الجسمية.*
- *تتمايز خلايا العرف العصبي المُهاجرة إلى أنواع عدة من الخلايا.*
- *مشتقات خلايا العرف العصبي مهمة في تطوّر الفقريات.*

53-5 تكوُّن المحاور في الفقريات
- *يُحدِّد مُنظِّم سبيمان المحور الظهري – البطني.*
- *المُحدِّدات الظهرية التي تشفرها الأم تُحفِّز إشارات Wnt.*
- *تُثبِّط جزيئات ترميز من مُنظِّم سبيمان التكوين الجنيني البطني.*
- *يُشير الدليل إلى أنَّ المُنظمات موجودة في كلّ الفقريات.*
- *التَّحفيز يُمكن أن يكون أوليًّا أو ثانويًّا.*

53-6 التكوين الجنيني في الإنسان
- *في الثلث الأول من الحمل، يدخل الزيجوت في مراحل تطور وتمايز سريعة.*
- *في الثلث الثاني، يتطور تركيب الجسم الأساسي أكثر.*
- *في الثلث الثالث، تنضج الأعضاء الجنينية لدرجة يُمكن للجنين فيها العيش خارج الرَّحم.*
- *تُؤدي تغيُّرات حرجة في الهرمونات إلى الولادة.*
- *حضانة المواليد صفة مُميِّزة للثدييات.*
- *يستمر تطور الجنين في الإنسان بعد الولادة بسنوات عدة.*

الجدول 1-53	مراحل التكوين الجنيني (باستخدام الثّدييّات على سبيل المثال)	
الإخصاب	التحام جاميت ذكري أُحادي المجموعة الكروموسومية وآخر أنثوي لتكوين زيجوت ثنائي المجموعة الكروموسومية.	
التَّفلُّج	ينقسم الزيجوت سريعًا إلى خلايا عدة دون زيادة في الحجم العام. في الكثير من الحيوانات، تُؤثر هذه الانقسامات في التَّطور المستقبلي؛ لأنَّ الخلايا المُختلفة تستقبل بروتينات مختلفة من سيتوبلازم الخلية، ومن ثم، مُحدِّدات سيتوبلازمية مُختلفة. ينتهي التَّفلُّج بتكوين البلاستيولة (في الثدييات تُدعى الكيس البلاستيولي)، التي تختلف في التَّركيب بين أجنّة الحيوانات.	
تكوين الجاسترولا	تتحرك خلايا الجنين، مكونة ثلاث طبقات جرثومية ابتدائية: الإكتودرم، والميزودرم، والإندودرم.	
تكوين الأعضاء	تتفاعل الخلايا من الطبقات الجرثومية الثلاث مع بعضها لإنتاج أعضاء الجسم. في الفقريات، تبدأ عملية تكوين الأعضاء بظهور الحبل الظهري، والحبل العصبي المجوف بعملية تُسمّى تكوين الجهاز العصبي.	

1-53 الإخصاب

تبدأ الخطوة الأولى في الحيوانات التي تتكاثر جنسيًّا جميعها باتحاد الجاميتات الذكرية والأنثوية معًا، وتسمى هذه العملية الإخصاب. كما درستَ في الفصل السابق، يكون الإخصاب خارجيًّا في الحيوانات المائية. ولكنّه، يكون داخليًّا في حيوانات اليابسة ليُوفِّر بيئة رطبة للجاميتات.

أحد التَّحديات الفيزيائية للتَّكاثر الجنسي هو جمع الجاميتات معًا. وقد نشأت طرق كثيرة لتشجيع مثل هذا اللقاء. فمثلًا، تُطلق مُعظم اللافقريات المائية مئات الملايين من البيوض والحيوانات المنوية في المُحيط المائي عند الإباضة؛ في حين تستخدم حيوانات أُخرى التَّوقيت القمري لإطلاق الجاميتات معًا. وتلجأ حيوانات عدة تستعمل التَّلقيح الدَّاخلي إلى الغزل بين الذكر والأنثى (انظر الفصل الـ 54). يتكون الإخصاب من ثلاث مراحل، هي: اختراق الحيوان المنوي والتحام الأغشية، وتحفيز البيضة، والتحام الأنوية.

يجب أن يخترق الحيوان المنوي الغشاء البلازمي للبيضة حتى يحصل التحام الأغشية الخلوية

يبدأ التكوين الجنيني بالتحام الأغشية البلازمية للحيوان المنوي والبيضة. لكن البيضة غير المُلقَّحة تُظهر تحدِّيًا لهذه المرحلة، حيث إنَّها مُحاطة بواحد أو أكثر من غُلُف الحماية. هذه الغُلُف تشمل **الكوريون Chorion** في بيوض الحشرات، **والطبقة الهلامية Jelly layer والغلاف المُحّي Vitelline envelope** في قنفذ البحر وبيضة الضفدع، **والمنطقة الشفافة Zone pellucida** في بيوض الثدييات. بيوض الثدييات غالبًا ما تكون مُحاطة بطبقة من الخلايا الدَّاعمة المُحبَّبَة (الشكل 53-1). لهذا، يُعدّ التَّحدي الأول في عملية الإخصاب هو في اختراق الحيوان المنوي هذه الطبقات ليصل إلى الغشاء البلازمي للبيضة.

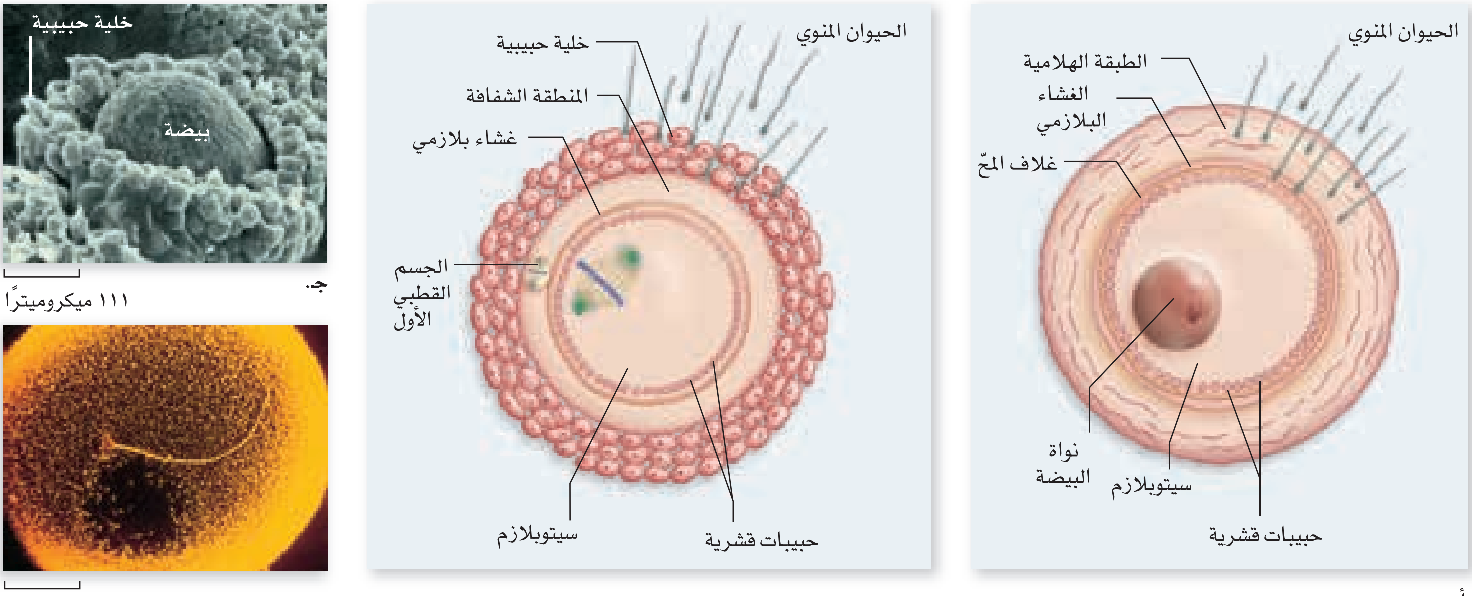
توجد عضية تُشبه الكيس تُدعى **الجسم القمّي (الطرفي) Acrosome** تقع بين الغشاء البلازمي والنواة في رأس الحيوان المنوي. يحوي هذا الجسم القمي أنزيمات هاضمة، تُطلق بعملية الإخراج الخلوي حال وصول الحيوان المنوي إكتودرم البيضة. تُحدث هذه الأنزيمات ثقبًا في طبقات الحماية، فتمكِّن الحيوان المنوي من شق طريق في الغشاء البلازمي للبيضة، ومن ثَمَّ الدخول.

في الحيوان المنوي لقنفذ البحر، تتجمَّع أُحاديات بروتين الأكتين لإعطاء خيوط الهيكل الخلوي تحت الغشاء البلازمي للحيوان المنوي، فتشكل زائدة ضيقة وطويلة تُسمّى **زائدة الجسم القمّي Acrosomal process**. تمتد زائدة الجسم القمّي عبر الغلاف المحّي نحو الغشاء البلازمي للبيضة، فتمر من خلالها نواة الحيوان المنوي لتدخل البيضة.

لا تتكوَّن زائدة الجسم القمّي في الفئران، وإنما يعبر رأس الحيوان المنوي كاملًا خلال المنطقة الشفافة المُحيطة بالبيضة، ثم يصل إليها، حيث يسمح التحام أغشية الحيوان المنوي والبيضة لنواة الحيوان المنوي بالمرور مُباشرة لسيتوبلازم البيضة. في أنواع عدة من الحيوانات، ينتفخ سيتوبلازم البيضة خارجًا عند منطقة التحام الأغشية حتى يبتلع رأس الحيوان المنوي (الشكل 53-2).

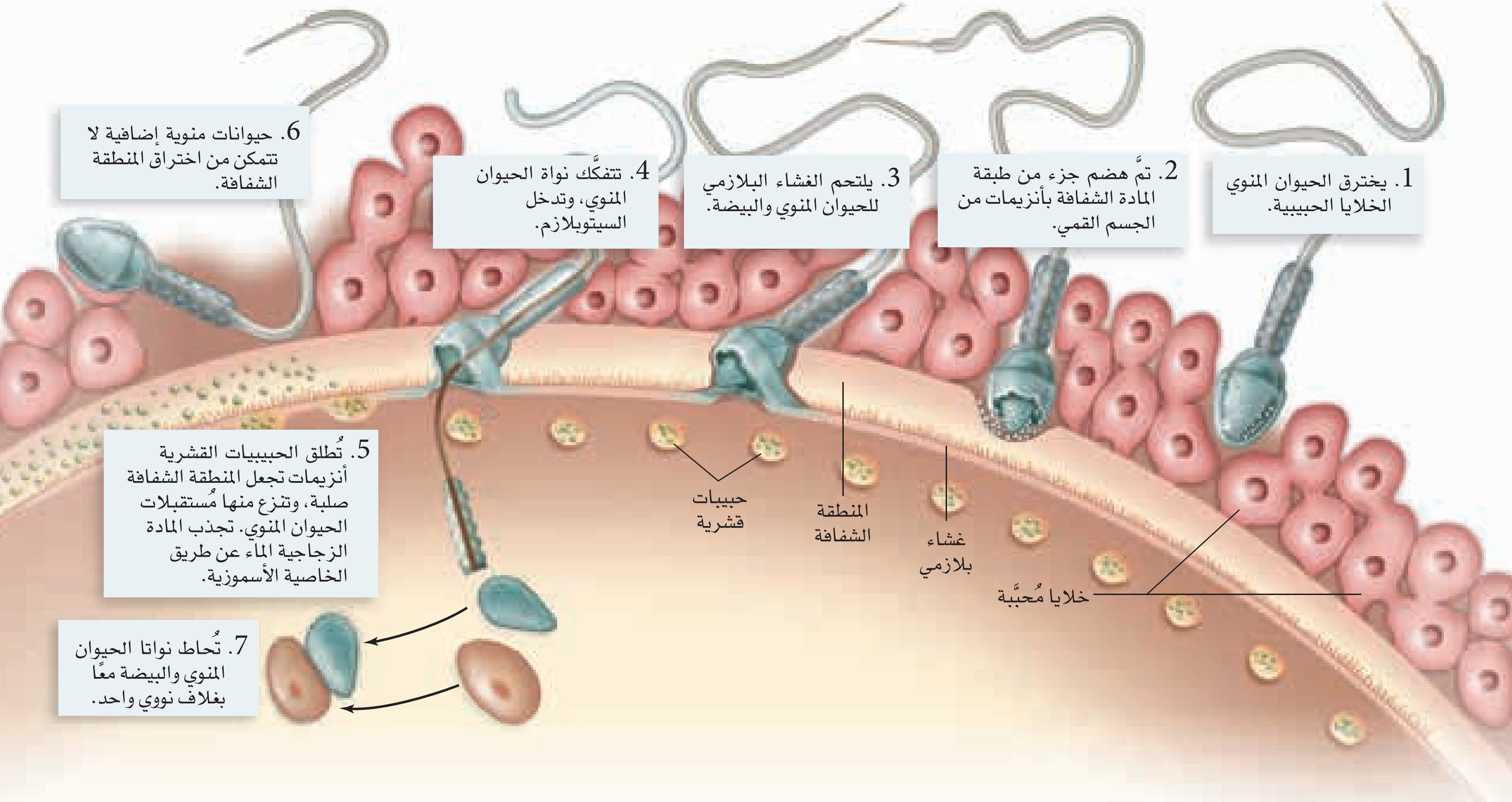
يُحفِّز التحام الأغشية البيضة

بعد الإباضة، تبقى البيضة في حالة سكون حتى يحدث الالتحام بين غشاءي الحيوان المنوي والبيضة، ما يُحفِّز البيضة على استعادة النَّشاط الأيضي. في أغلب أنواع الحيوانات، تحدث زيادة سريعة جدًا لمُستويات أيونات الكالسيوم الحر داخل البيضة مباشرة بعد ملامسة الحيوان المنوي الغشاء البلازمي للبيضة.



الشكل 53–1

خلايا تكاثرية حيوانية. أ. تركيب بيضة قنفذ البحر عند الإخصاب. الأحجام النِّسبية للحيوان المنوي والبيضة مبيَّنة في الرسم. ب. الحيوان المنوي للثّدييّات يجب أن يخترق طبقة الخلايا الحبيبية، ثم طبقة من البروتينات السكرية تُسمّى المنطقة الشفافة قبل أن يصل إلى غشاء البيضة. صورة باستخدام المجهر الإلكتروني الماسح تُظهر ج. بيضة إنسان مُحاطة بخلايا حبيبية عدة ود. حيوانًا منويًّا بشريًّا على بيضة.



الشكل 53–2

اختراق الحيوان المنوي والالتحام. يجب أن يخترق الحيوان المنوي الطبقات الخارجية حول البيضة قبل أن يلتحم الغشاء البلازمي للحيوان المنوي والبيضة. يُؤدي الالتحام إلى تحفيز البيضة، ويقود إلى أحداث مُتتابعة تمنع تعدُّد النُّطف.

هذا الازدياد سببه تحرُّر أيونات الكالسيوم، من العُضيّات الغشائية داخل البيضة، ابتداءً بنقطة دخول الحيوان المنوي إليها واتجاهًا إلى الدَّاخل.

لقد لاحظ العلماء هذه الموجة من أيونات الكالسيوم عند تعبئة بيضة غير مُخصبة مسبقًا بصبغة تُشعّ عندما ترتبط بأيونات الكالسيوم الحرة، ومن ثم تلقيحها (الشكل 53-3). تعمل أيونات الكالسيوم المُتحررة بوصفها رسلًا ثانوية في السيتوبلازم الخاص بالبيضة، مُحفِّزة مجموعة من التَّغيرات في نشاط البروتينات. تُسمّى مجموعة الأحداث والتَّغيُّرات التي تحدث بعد التحام الأغشية **تحفيز البيضة Egg activation**.

منع عمليات إخصاب إضافية

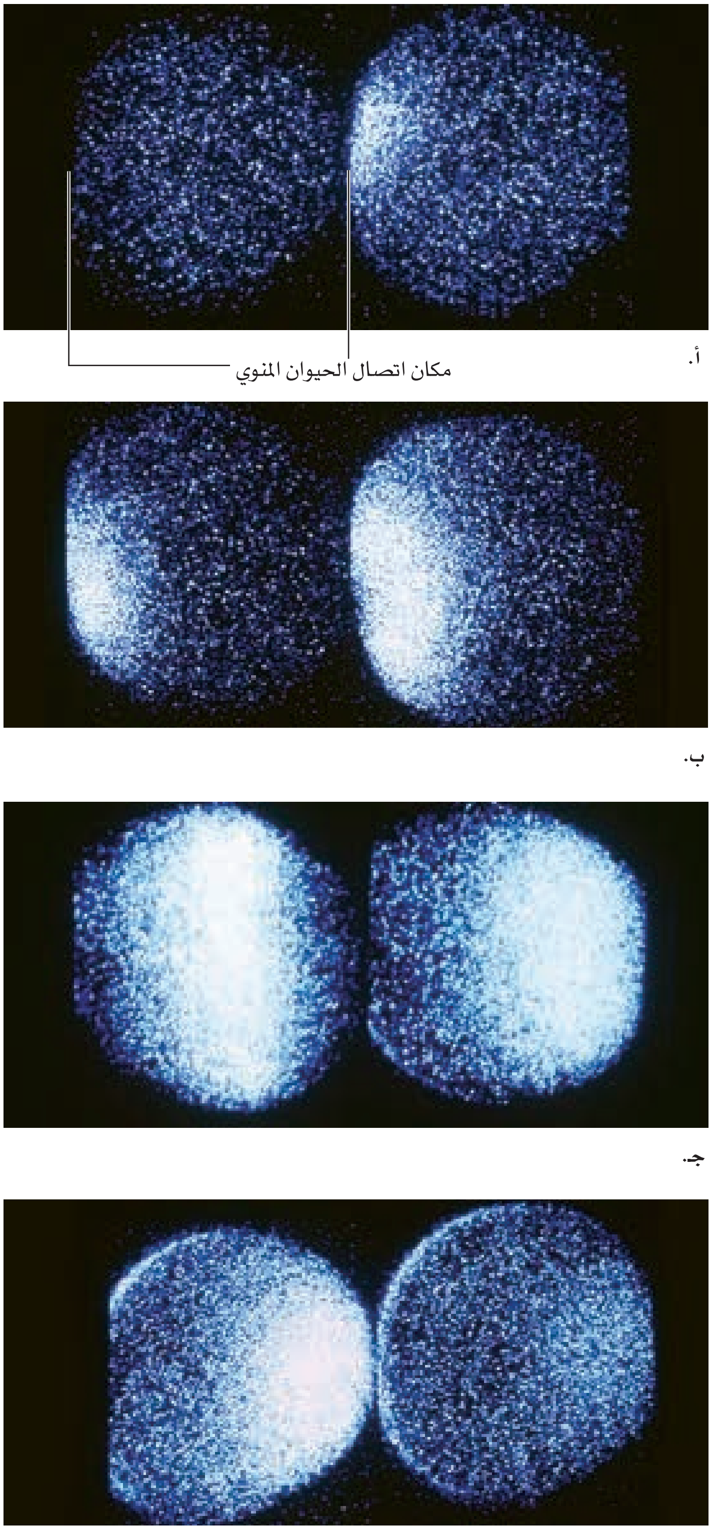
بسبب إطلاق عدد كبير من الحيوانات المنوية عند وضع البيوض أو القذف، يُمكن لأكثر من حيوان منوي أن يصل، ويحاول تلقيح بيضة واحدة. الإخصاب المُتعدِّد يُنتج زيجوتًا يحتوي على ثلاث مجموعات أو أكثر من الكروموسومات، وهي حالة تُعرف بحالة تعدُّد الكروموسومات. هذه الحالة مرفوضة في التكوين الجنيني في الحيوان، على الرّغم من أنها موجودة أكثر في عالم النبات. ولهذا، تكون الاستجابة المُبكِّرة لالتحام الحيوان المنوي بالبيضة في حيوانات عدة بمنع التحام حيوانات منوية إضافية، وبكلمات أُخرى، منع حدوث حالة تعدُّدية النُّطف *Polyspermy*.

في قنفذ البحر، يؤدي التصاق غشاء الحيوان المنوي الأول إلى تغير سريع في الكمون الغشائي للبيضة، وهذا يمنع حيوانات منوية أُخرى من الالتحام بالغشاء البلازمي لها. وقد بيَّنت تجارب أهمية هذا الحدث؛ حيث لُقِّحت بيوض قنافذ البحر داخل مياه بحر اصطناعية، ذات تركيز منخفض لأيونات الصوديوم. والمعلوم أنّ تغيُّرًا في الكمون الغشائي يعود في الأغلب إلى دخول أيونات الصوديوم إلى داخل الخلية، لهذا فإنَّ التلقيح داخل مياه ذات تركيز مُنخفض لأيونات الصوديوم يمنع التَّغيُّر في الكمون الغشائي. تكون حالة تعدُّد النُّطف في هذه الظروف شائعة أكثر مما هي عليه في ماء البحر العادي.

تستعمل حيوانات أُخرى طرقًا إضافية تُغيِّر فيها تركيب الأغلفة الخارجية للبيضة، ما يمنع أي حيوان منوي آخر من اختراق هذه الأغلفة. في قنافذ البحر والثدييات، توجد حويصلات مُتخصِّصة، تُسمّى **الحُبيبات القشرية Cortical granules**، مُباشرة تحت الغشاء البلازمي للبيضة. تُطلِق هذه الحبيبات مُحتوياتها بعملية الإخراج الخلوي في الفراغ بين الغشاء البلازمي والغلاف المُحِّي، أو بين الغشاء البلازمي والمنطقة الشفافة، على التوالي. في كلتا الحالتين، تنزع أنزيمات الحبيبات القشرية مُستقبلات الحيوانات المنوية عن الغلاف الخارجي للبيضة.

أخيرًا، في بعض أنواع قنافذ البحر يتمُّ "سلخ" الأغلفة المُحّية عن سطح الخلية عن طريق التَّأثير المُشترك للأنزيمات المُختلفة للحبيبات القشرية وإطلاق المادة الزجاجية (هيالين). تقوم الأنزيمات بهضم الرَّوابط بين الغلاف المُحّي والغشاء البلازمي؛ لكي تسمح بالانفصال. المادة الزجاجية *Hyalin* هي جزيئات كبيرة غنية بالسكر تجذب الماء بالخاصية الأسموزية إلى داخل الفراغ الموجود بين الغلاف المحّيّ وسطح الخلية، وبهذا يتم فصلهما عن بعضهما. لا تستطيع حيوانات منوية إضافية اختراق المنطقة، بين الغلاف المُحّيّ المتصلب والمرتفع، الذي يُدعى الآن **غلاف الإخصاب Fertilization envelope**.

هناك حيوانات أُخرى عدة لا تستعمل أيّ طريقة لمنع دخول حيوانات منوية إضافية إلى البيضة. تقوم هذه المخلوقات بتحطيم أنوية الحيوانات المنوية كلها وتكسيرها، ما عدا نواة واحدة، أو تخرجها لاحقًا من البيضة لمنع حالة تعدُّد الكروموسومات.



الشكل 53-3

تنطلق أيونات الكالسيوم في موجة عبر بويضتين لقنفذ البحر بعد الالتقاء بالحيوان المنوي. النقاط البيضاء المضيئة هي جزيئات صبغة تُشِعّ عند ارتباطها بأيونات الكالسيوم. موجة أيونات الكالسيوم تتحرك من اليسار إلى اليمين في هاتين البيضتين (أ-د). البيضة التي على اليمين لُقِّحت قبل ثوانٍ قليلة من البيضة التي على اليسار. تستمر الموجة مدّة 30 ثانية تقريبًا قبل أن تغمر عرض البيضة كاملًا.

خلية بيضة ابتدائية
- الديدان الأسطوانية (*Ascaris*)
- الديدان متعددة الأشواك (*Myzostoma*)
- الديدان المحارية (*Nereis*)
- المحار (*Spisula*)

الطور الاستوائي الأول للانقسام المُنصِّف
- الديدان الخرطومية (*Cerebratulus*)
- الديدان متعددة الأشواك (*Chaetopterus*)
- الرخويات (*Dentalium*)
- الحشرات
- نجم البحر

الطور الاستوائي الثاني للانقسام المُنصِّف
- السهيم (*Branchiostoma*)
- البرمائيات
- الثّدييّات
- الأسماك

إكمال الانقسام المُنصِّف
- اللاسعات
- قنفذ البحر

الشكل 53-4

مرحلة نضج البيضة عند ارتباط الحيوان المنوي في حيوانات مُختارة.

تأثيرات أخرى لاختراق الحيوان المنوي البيضة

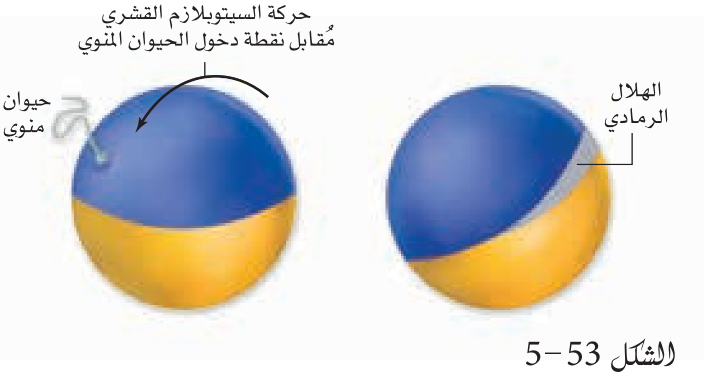
إضافة إلى التَّأثيرات السطحية التي سبق ذكرها، فإنَّ اختراق الحيوان المنوي قد يؤدي إلى حدوث ثلاثة تغييرات في البيضة: أولًا، في كثير من الحيوانات، لا تكون نواة البيضة غير المُلقَّحة أُحادية المجموعة الكروموسومية تمامًا؛ لأنها لم تُكمل الانقسام المنصف قبل الإباضة (الشكل 53-4). يُؤدي التحام غشاء الحيوان المنوي إلى تحفيز بيوض هذه الحيوانات لإكمال الانقسام المُنصِّف. ففي الثدييات، ينتُج من هذه العملية بيضةٌ كبيرة وحيدة، ذات نواة أُحادية المجموعة الكروموسومية، مع جسم قطبي واحد أو أكثر تحوي الأنوية الأخرى (راجع الفصل الـ 52).

ثانيًا، يُحفِّز اختراق الحيوان المنوي في حيوانات كثيرة حركة سيتوبلازم البيضة. في (الفصل الـ 19)، ناقشنا موضوع إعادة ترتيب السيتوبلازم في البيوض المُخصَّبة حديثًا للحيوانات الزقية، الذي يُؤدي إلى إنتاج مواضع غير مُتناظرة من حبيبات صبغة تُحدِّد التَّطور الجيني للعضلات. في أجنَّة البرمائيات، تشكل نقطة دخول الحيوان المنوي البيضة نقطة تبدأ عندها حركة السيتوبلازم في البيضة، حيث ينشأ عن هذه الحركة التَّماثل الثنائي الجانبي للحيوان.

في بعض الضفادع، مثلًا، يُسبِّب اختراق الحيوان المنوي دوران الغطاء الصبغي الخارجي لسيتوبلازم البيضة في اتجاه نقطة دخول الحيوان المنوي، كاشفًا الهلال الرمادي للسيتوبلازم الدَّاخلي مقابل نقطة دخول الحيوان المنوي (الشكل 53-5). يُحدِّد موقع الهلال الرمادي اتجاه أول انقسام خلوي. فالخط المرسوم بين نقطة دخول الحيوان المنوي والهلال الرمادي يقسم الحيوان الكامل مستقبلًا إلى نصفين: أيمن وأيسر.

ثالثًا، يتميز التَّحفيز بارتفاع حاد في تصنيع البروتين وزيادة في الأنشطة الأيضية بشكل عام. وقد وضَّحت التَّجارب زيادة إنتاج البروتين باستخدام جزيئات الحمض النووي الريبوزي الرسول الموجودة بكثرة في سيتوبلازم البيضة عند عملية تكوينها.

في بعض الحيوانات، يُمكن أن تُنشَّط البيضة بشكل اصطناعي دون اختراق الحيوان المنوي لها، عن طريق ثقب غشاء البيضة. تتطور البيضة التي تُنشَّط بهذه الطريقة جنينيًّا بطريقة عذرية (دون تلقيح). بعض البرمائيات، والأسماك، والزَّواحف تعتمد بشكل كامل على التَّكاثر العذري، وقد سبق ذِكرُ هذا الموضوع في الفصل الـ 52.



الشكل 53-5

تكوين الهلال الرمادي في بيوض الضفادع. يتكوَّن الهلال الرمادي على الجهة المُقابلة لنقطة دخول الحيوان المنوي.

يُعيد اندماج الأنوية حالة ثنائية المجموعة الكروموسومية

في المرحلة الثالثة والأخيرة من التلقيح، تتحد نواتا الحيوان المنوي والبيضة أحاديتا المجموعة الكروموسومية معًا لتكوين النواة ثنائية المجموعة الكروموسومية للزيجوت. تحتاج هذه العملية إلى هجرة النواتين نحو بعضهما عبر أشعة من الأنيبيبات الدَّقيقة الرفيعة. يقوم المُريكز الذي يدخل البيضة مع نواة الحيوان المنوي بتنظيم شبكة الأُنيبيبات الدَّقيقة، التي تُصنع من بروتين توبيولين المخزون في سيتوبلازم البيضة.

يتبع اختراق الحيوان المنوي عبر الطبقات الخارجية، والتحام غشاء الحيوان المنوي، وغشاء البيضة ظهور أحداث من التَّطورات المُعقَّدة. تشمل هذه التَّطورات الجنينية تنشيط البيضة، ومنع تعدُّد النُّطف، وإعادة ترتيب السيتوبلازم. يُمنَع تعدُّد النطف عن طريق تغيير استقطاب الغشاء، وتعديل سطح البيضة. آخر مرحلة من الإخصاب هي التحام أنوية الحيوان المنوي والبيضة لإنتاج زيجوت ثنائي المجموعة الكروموسومية.

2-53 عملية التَّفلُّج ومرحلة البلاستيولة

يتبع مرحلة الإخصاب المرحلة الأساسية، وهي الانقسام السريع للزَّيجوت التي تكوِّن عددًا أكبر وأكبر من الخلايا الصغيرة (انظر الجدول 53-1). تُسمّى هذه المرحلة، عملية **التَّفلُّج Cleavage**، ولا يرافق هذه المرحلة زيادة في الحجم الكلي للجنين. كلّ خلية من كتلة الخلايا المُتماسكة تُسمّى **الفلجة** (القطعة) **Blastomere**. في الكثير من الحيوانات، يُسمّى طرفا أو نهايتا البيضة والجنين الناتج لاحقًا **القطب الحيواني Animal pole** و**القطب الخضري Vegetal pole**. بشكل عام، تُكوِّن فلجات القطب الحيواني الأنسجة الخارجية للجسم، في حين تُكوِّن فلجات القطب الغذائي الأغشية الدَّاخلية.

البلاستيولة كرة مجوّفة من الخلايا

في أجنة كثير من الحيوانات، تصبح الفلجات الخارجية في هذه الكرة من الخلايا التي تكوَّنت خلال التَّفلُّج مرتبطة مع بعضها بمفاصل محكمة، حيث تحيط أحزمة من البروتين بالخلية، وتربطها مع جارتها بقوة (انظر الفصل الـ 9). تعمل هذه المفاصل المحكمة بوصفها سدادًا محكمًا يعزل كتلة الخلايا الدَّاخلية عن الوسط المُحيط.

يتبع ذلك أن تبدأ الخلايا في داخل الكتلة بضخّ أيونات الصوديوم من السيتوبلازم إلى الفراغ بين الخلايا. يجعل هذا التدرُّج الأسموزي الناتج الماء يدخل إلى مركز الجنين، ما يزيد حجم الفراغ بين الخلايا. تتجمع الفراغات لتكون فراغًا واحدًا كبيرًا داخل الجنين. تُسمّى الكرة المُجوَّفة الناتجة عن الخلايا **بلاستيولة Blastula** (أو **الكيس البلاستيولي Blastocyst** في الثدييات)، أما الفراغ المملوء بسائل داخل البلاستيولة فيُسمّى تجويف **البلاستيولة Blastocoel** (ارجع إلى الجدول 53-1).

أنماط التَّفلُّج متنوعة جدًا ومُختلفة

انقسامات التَّفلُّج سريعة جدًا في مُعظم الأنـواع، ويُقدِّم الفصل الـ 19 مُلخَّصًا بمجموعة البروتينات التي تتحكم في دورة حياة الخلية في أجنّة الحيوانات. أنماط التَّفلُّج مُتنوعة، وهناك طرق عدة لتقسيم السيتوبلازم في بيضة عند التفلج بقدر ما هناك قبائل في المملكة الحيوانية! لكن، ومع ذلك، نستطيع الوصول إلى التعميم:

الكمية النسبية للمُحّ المُغذي في البيضة هي الصفة المُميِّزة التي تُؤثِّر في نمط التَّفلُّج في جنين الحيوان (الشكل 53-6). والفقريات تمتلك طرقًا مُختلفة للتَّكاثر تتضمن أنماطًا مُختلفة من استعمال المحّ.

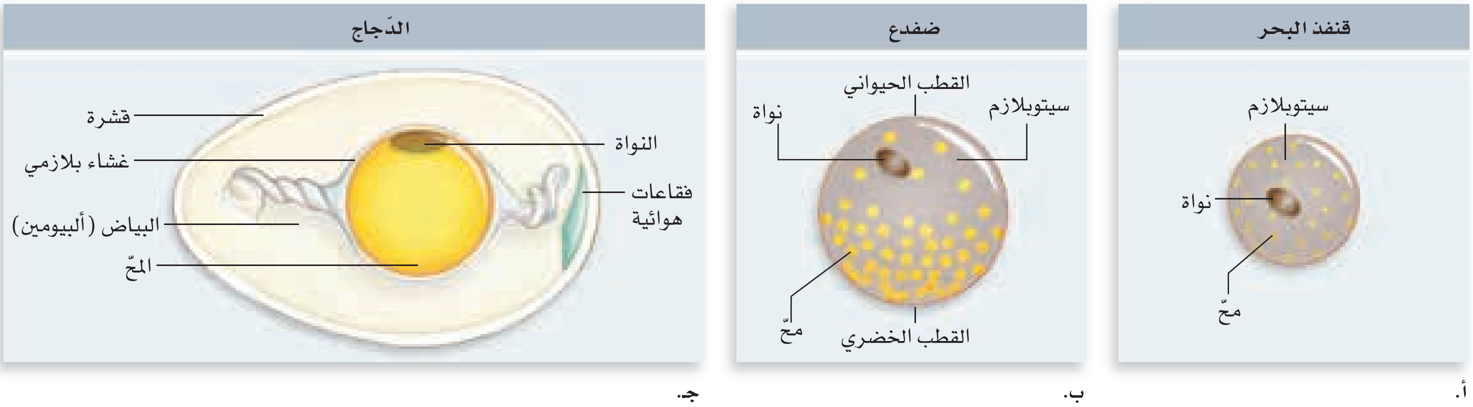
التَّفلُّج في الحشرات

تمتلك الحشرات بيوضًا غنية بالمحّ، وفي الفصل الـ 19 ناقشنا موضوع أدمة البلاستيولة المُدمجة في الحشرات، حيث تحدث انقسامات مُتساوية عدة للنواة دون انقسام للسيتوبلازم. وبسبب عدم وجود أغشية تفصل أنوية الجنين المُبكر في الحشرات، فإن تدرجًا من بروتينات قابلة للانتشار، تسمى **بروتينات محددة للشكل (مورفوجينات) Morphogens**، يحدث داخل سيتوبلازم البيضة، وله القدرة على التأثير بشكل مُباشر في نشاط الأنوية الجنينية، ومن ثم على نمط تكوين الجنين المُبكر. تُهاجر هذه الأنوية لأطراف البيضة، حيث تتكون حولها أغشية خلوية. تحتوي **أدمة البلاستيولة الخلوية Cellular blastoderm** الناتجة في الحشرة على طبقة واحدة من الخلايا تحيط بكتلة مُحٍّ مركزية (الشكل 19-12 والجدول 53-2).

التَّفلُّج في البيوض التي تحتوي كمية متوسطة أو قليلة من المُح

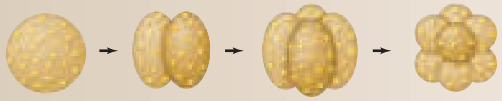
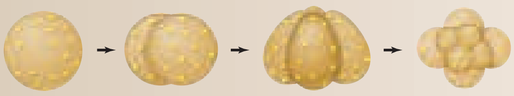
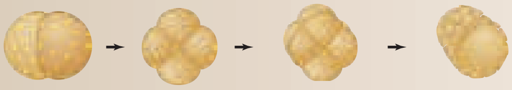
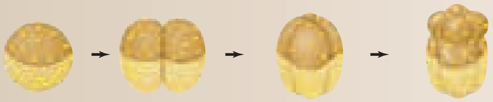
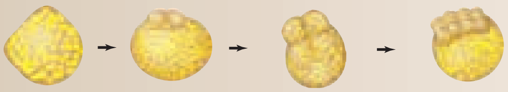
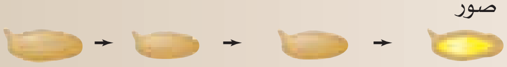
يحدث التَّفلُّج في هذه البيوض، خلال البيضة كاملة، ويسمى **التَّفلُّج كامل الانشطار Holoblastic cleavage** (الشكل 53-7). هذا النَّمط من التَّفلُّج تتميز به اللافقريات مثل الرَّخويات، والديدان الحلقية، وشوكيات الجلد، والزقيات إضافة إلى البرمائيات والثدييات (سيتم وصفها قريبًا).

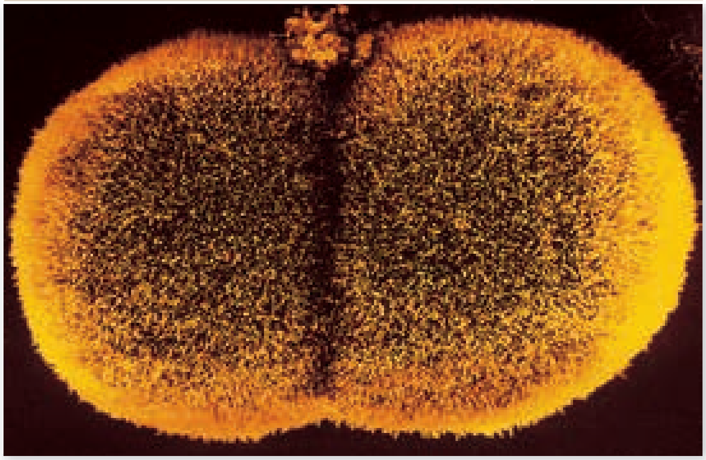
في قنافذ البحر، يؤدي هذا التَّفلُّج كامل الانشطار إلى تكوين بلاستيولة متماثلة تتكون من طبقة واحدة من الخلايا تقريبًا لها الحجم نفسه تُحيط بالتَّجويف البلاستيولي الكروي. على العكس من هذا، تحتوي بيوض البرمائيات كمية أكثر من المُحّ في السيتوبلازم في منطقة نصف الكرة الخضري عنه في نصف الكرة الحيواني. ولأنَّ انقسام المنطقة الغنية بالمُحّ أبطأ من المناطق التي فيها محّ قليل، فإن أخدود التَّفلُّج الأفقي مُزاح أكثر إلى جهة القطب الحيواني (الشكل 53-8أ).



الشكل 53-6

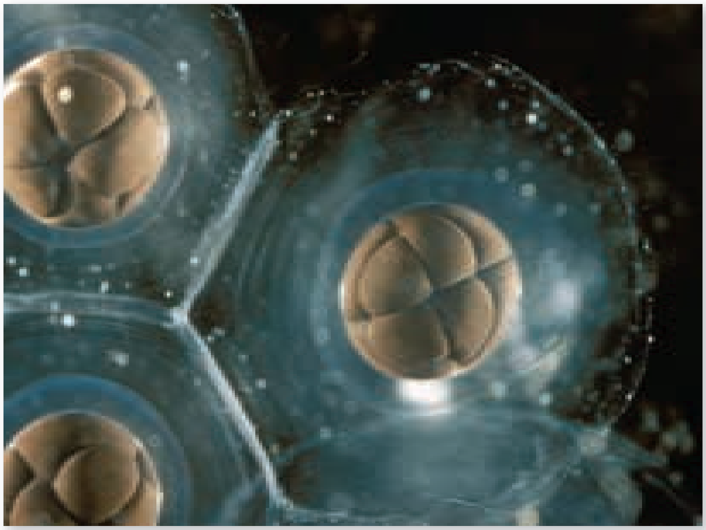
توزيع المحّ في ثلاثة أنواع في البيوض. أ. في بيضة قنفذ البحر، كمية قليلة من المحّ تتوزّع بشكل متساوٍ، ونواة في المركز. **ب.** في بيضة الضفدع، هناك محّ أكثر، وتكون النواة مُزاحة نحو أحد الأقطاب. **ج.** بيضة الطيور مُعقَّدة، لها نواة موجودة في قرص من السيتوبلازم موجود فوق كتلة كبيرة، ومركزية من المُحّ.

الجدول 53-2	الأنماط الرئيسة للتَّفلُّج في أجنّة الحيوانات
التَّفلُّج كامل الانشطار	
بيوض مُتساوية المحّ (تتوزع جزيئات المُحّ بشكل متساوٍ ومتباعد)	
التَّفلُّج القطري شوكيات الجلد	
التَّفلُّج الحلزوني الديدان الحلقية الرخويات الديدان المفلطحة	
التَّفلُّج الدَّوراني الثّدييّات الديدان الأسطوانية	
بيوض متوسطة المحّ (محّ متوسط قريب من القطب الخضري)	
تفلُّج قطري مزاح البرمائيات	
التَّفلُّج جزئي الانشطار	
بيوض كاملة المُحّ (محّ كثيف يتوزع على الخلية كلِّها)	
تفلُّج قرصي الأسماك الزَّواحف الطّيور	
بيوض مركزية المحّ (المحّ في مركز البيضة)	
التَّفلُّج المُدمج مُعظم الحشرات	صور 

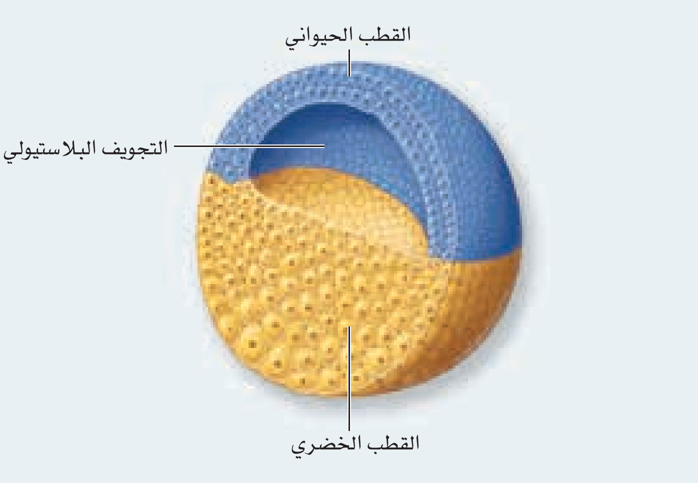


الشكل 53–7

التَّفلُّج كامل الانشطار. في هذا النوع من التَّفلُّج الذي تتصف به البيوض قليلة المُحّ يحدث انقسام خلوي كامل، أي على طول الخلية.



أ.



ب.

الشكل 53–8

التَّفلُّج في الضفادع وتكوين البلاستيولة. أ. تنقسم الخلايا الأقرب في هذه الصورة (القريبة من القطب الحيواني) أسرع من الخلايا القريبة من القطب الخضري (أسفل خلايا القطب الحيواني). **ب.** مقطع عرضي في بلاستيولة الضفدع، مُبينًا التَّجويف البلاستيولي، وخلايا كبيرة مملوءة بالمحّ على القطب الخضري، وخلايا صغيرة مع كمية محّ قليلة عند القطب الحيواني.

وعليه، فإنَّ التَّفلُّج الكامل في بيضة الضفدع يعطي بلاستيولة غير متماثلة، حيث الفراغ البلاستيولي مُزاح إلى جهة. تتكون البلاستيولة من خلايا كبيرة تحوي الكثير من المحّ على القطب الخضري، وخلايا صغيرة وأكثر عددًا تحوي القليل من المحّ على القطب الحيواني (الشكل 53-8 ب).

التَّفلُّج في البيوض التي تحتوي كمية كبيرة من المُحّ

تتكوَّن بيوض الزواحف، والطيور، وبعض الأسماك من المُحّ بشكل كامل تقريبًا، مع كمية قليلة من السيتوبلازم الرائق المُتموضع في قطب واحد يُسمّى **القرص البلاستيولي Blastodisc**. ويكون التَّفلُّج في هذه البيوض محصورًا في القرص البلاستيولي فقط، فالمحّ هنا ليس إلا كتلة خاملة. يُسمّى هذا النوع من التَّفلُّج

تَفلُّج جزئي الانشطار Meroblastic cleavage (الشكل 53-9). لا يكون الجنين الناتج عن عملية التَّفلُّج هذه دائريًّا، وإنما يكون على شكل قبعة رقيقة تجلس على المُحّ.

التَّفلُّج في الثدييات

تحتوي بيوض الثدييات على كمية قليلة من المُحّ؛ ولكن مراحل التكوين الجنيني بها كثير من التشابهات مع أقربائها من الطيور والزَّواحف.

وبسبب عدم عرقلة المُحّ لعملية التَّفلُّج في بيوض الثدييات، فإنَّ التَّفلُّج يُعدّ كامل الانشطار، مُنتجًا **الكيس البلاستيولي Blastocyst**، الذي يتكون من طبقة واحدة من الخلايا تُحيط بفراغ مملوء بسائل يُسمّى التَّجويف البلاستيولي. وتوجد **كتلة الخلايا الداخلية Inner cell mass** في قطب واحد من التَّجويف البلاستيولي (الشكل 53-10). تُشبه كتلة الخلايا الدَّاخلية القرص البلاستيولي في الزَّواحف والطيور، وهي تنقسم لإعطاء الجنين.

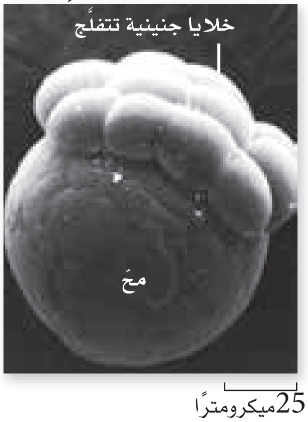
تُسمّى الإكتودرم من الخلايا **الطبقة السطحية الغذائية Trophoblast**، وهي شبيهة بالخلايا التي تكوّن الأغشية التي تبطّن القشرة الخارجية القاسية لبيضة الزواحف. لقد تغيرت هذه الخلايا في أثناء تطور الثدييات لتقوم بوظيفة مختلفة: إذ يدخل جزء من الطبقة الغذائية بطانة رَحم الأم (الطبقة الطلائية للرَّحم) حيث يُسهم في تكوين **المشيمة Placenta**، أي العضو الذي يسمح بالتبادل بين الجنين ودم الأم. سوف نُناقش المشيمة بوضوح لاحقًا.

الأنماط الرئيسة للتَّفلُّج في أجنة الحيوانات مُلخَّصة في الجدول 53-2.

الفلجات قد تلتزم بسبل التكوين الجنيني أو لا تلتزم

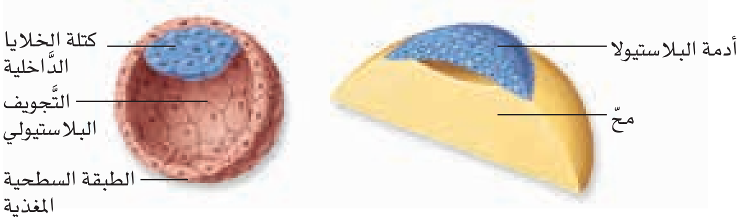
تظهر الأجنة في أثناء التَّفلُّج من الخارج، مثل كرة بسيطة، أو قرص من الخلايا المُتشابهة. وهذا المظهر يبدو خادعًا في الكثير من الحيوانات؛ فمثلًا، أدى الانفصال غير المُتساوي للمُحدِّدات السيتوبلازمية في فلجات مُعيَّنة في أجنة الزقيات الذي وصف في (الفصل الـ 19)، إلى أن تسلك الخلايا سُبُلًا مُختلفة للتكوين الجنيني. وفي التجارب التي تمَّ فيها تدمير أو إزالة هذه الخلايا المُلتزمة، نتجت أجنة فاقدة للأنسجة التي كان من المُمكن أن تُنتجها هذه الخلايا المُلتزمة.

على العكس من هذا، فالثدييات التي تملك تطورًا جنينيًّا منظمًا بشكل عالٍ، لديها



الشكل 53-9

التَّفلُّج جزئي الانشطار. في هذا النَّوع من التَّفلُّج ينقسم جزء من البيضة بنشاط لتكوين كتلة من الخلايا، ويحدث مثل هذا التَّفلُّج في البيوض كثيرة المُحّ.



الشكل 53-10

أجنة الثَّدييّات والطّيور هي أكثر تشابهًا مما يظهر. بلاستيولة الثدييات (يسار)، تُدعى الكيس البلاستيولي مُكونة من كرة من الخلايا هي الخلايا السطحية المغذية تحيط بتجويف يُعرف بالتَّجويف البلاستيولي، وكتلة خلايا داخلية. بلاستيولة الطيور (يمين) تتكون من قبعة من الخلايا، هي القرص البلاستيولي، الذي يجلس على كتلة كبيرة من المُحّ. يُعطي القرص البلاستيولي طبقة علوية وأخرى سفلية بينهما تجويف بلاستيولا مضغوط.

فلجات لا يبدو أنها تلتزم بمصير مُعيَّن أو مُحدَّد. فمثلًا، إذا أُزيلت فلجة واحدة من جنين إنسان في مرحلة ثماني الفلجات (كما يحصل في عملية التَّشخيص الجيني قبل زرع الجنين في الرَّحم)، فإنَّ الفلجات السبع المُتبقية "تُنظِّم" نفسها، وتتطور جنينيًّا لإعطاء مخلوق كامل إذا زرعت في رحم امرأة. وبشكل مماثل، إذا تمَّ فصل الجنين إلى نصفين (بشكل طبيعي أو اصطناعي) تُنتج التوائم المُتماثلة. وعلى هذا يظهر أنَّ وراثة مُحدِّدات جينية من الأم ليس له دور مهم في التكوين الجنيني، وأنَّ تركيب الجسم يُحدِّده بشكل أساسي اتصال الخلايا مع بعضها.

المراحل الأولى لحدوث التنميط في التكوين الجنيني تتم قبل عملية انغراس الجنين في الرَّحم الذي يقود إلى تكوين الكيس البلاستيولي. ففي مرحلة ثماني الفلجات عند مُعظم الثدييات، ينبسط السطح الخارجي للفلجات نحو بعضها في عملية تُسمّى **التَّراص Compaction**، التي تُؤدي إلى استقطاب الفلجات. الفلجات المُستقطبة بعد ذلك تدخل في انقسام خلوي غير مُتماثل. وقد أظهرت دراسات باستخدام الخلايا المزروعة أنَّ الخلايا داخل الجنين تُصبح غالبًا كتلة الخلايا الدَّاخلية للكيس البلاستيولي، في حين تُعطي الخلايا الخارجية عادة خلايا الطبقة السطحية الغذائية.

أنماط التَّفلُّج بكمية المحّ وتوزيعه في البيضة. البيوض التي تحتوي كمية قليلة من المُحّ تتفلَّج بشكل كامل (تفلُّج كامل الانشطار) أما البيوض التي تحتوي كمية كبيرة من المُحّ فلا تتمكن من التَّفلُّج الكامل (تفلُّج جزئي الانشطار).

3-53 عملية تكوين الجاسترولا

في تسلسل مُعقَّد من التَّغيُّرات في شكل الخلية وحركتها، تُرتِّب خلايا البلاستيولة نفسها لتُشكِّل خطة الجسم الأساسية للجنين. تُسمَّى هذه العملية **تكوين الجاسترولا (التبطُّن) Gastrulation**، حيث تتشكّل ثلاث طبقات جرثومية أولية، وتُحوِّل البلاستيولة إلى جنين مُتماثل جانبيًّا يحتوي على سلف معي مركزي، ومحاور أمامية -خلفية وظهرية- بطنية واضحة.

الجدول 53-3	مصاير الطبقات الجرثومية الثلاثة في أثناء التكوين الجنيني في الفقريات
الإكتودرم	بشرة الجلد، الجهاز العصبي، أعضاء الإحساس.
الميزودرم	الهيكل، العضلات، الأوعية الدموية، القلب، الدم، أعضاء التَّكاثر، الكلية، أدمة الجلد.
الإندودرم	بطانة الجهاز الهضمي والتَّنفسي، الكبد، البنكرياس، الغدة الزعترية، الغدة الدرقية.

تنتج عملية تكوين الجاسترولا ثلاث طبقات جرثومية

ينجم عن عملية تكوين الجاسترولا ثلاث طبقات **بدائية جرثومية Germ layers**: الأدَمة الخارجية (إكتودرم)، والأدَمة الداخلية (إندودرم)، والأدَمة الوسطى (ميزودرم). للخلايا في كلّ طبقة مصير في التَّكوين الجنيني مختلف عن باقي الطبقات. **فخلايا الإندودرم (إندودرم) Endoderm** تتحرك، وتُشكِّل أنبوبًا يُسمّى المَعْي البدائي؛ الذي ينشأ عنه بطانة المَعْي ومشتقات المَعْي (مثل البنكرياس، والرئتين، والكبد، ...إلخ). والخلايا التي تبقى في الخارج هي **الإكتودرم (إكتودرم) Ectoderm**، ومُشتقاتها التي تشمل البشرة والجهاز العصبي. أما الخلايا التي تتحرك في الفراغ بين الإندودرم والأدمة الخارجية فتُسمّى **الميزودرم (ميزودرم) Mesoderm**؛ وهي تُعطي الحبل الظهري، والعظام، والأوعية الدَّموية، والأنسجة الضامة، والعضلات، والأعضاء الدَّاخلية مثل الكليتين، والغُدد التناسلية (الجدول 53-3).

تتحرك الخلايا في أثناء تكوين الجاسترولا باستخدام تغيرات عدّة في شكل الخلية. بعض الخلايا تستخدم امتدادات عريضة مملوءة بالآكتين، تُعرف بالأقدام الصفائحية *Lamellipodia*، حيث تزحف فوق الخلايا المُجاورة. تُطلق خلايا أُخرى زوائد ضيقة تُدعى الأقدام الخيطية *Filopodia*، تستخدمها "للمس" الخلايا الأخرى أو السطح الخارجي لها. عند الوصول إلى اتصال مقبول ومُرضٍ بين الخلايا، تنقبض الأقدام الخيطية الكاذبة لتدفع الخلية نحو الأمام. إن انقباض حُزم خيوط الآكتين مسؤول عن الكثير من هذه التَّغيُّرات في أشكال الخلايا. فالخلايا التي ترتبط معًا بقوة عن طريق روابط خلوية أو بروتينات رابطة بين الخلايا، سوف تتحرك معًا بوصفها صفائح خلوية.

في الأجنة قليلة المحّ ومجوفة البلاستيولة، **تنغمد Invaginate** صفيحة الخلايا الموجودة في القطب الخضري نحو الداخل لتُكوِّن أنبوب المَعْي البدائي. في الأجنّة ذات المُحّ الكثير، وحيث يكون من الصعب تحرك هذه الخلايا **تلتف Involute** صفائح من خلايا أصغر لولبيًّا إلى الدَّاخل فوق السطوح القاعدية للخلايا الخارجية. تنفصل خلايا أخرى بعيدًا عن الصفائح الخلوية، وتُهاجر بشكل خلايا مفردة خلال عملية تُسمّى **الدُّخول Ingression**.

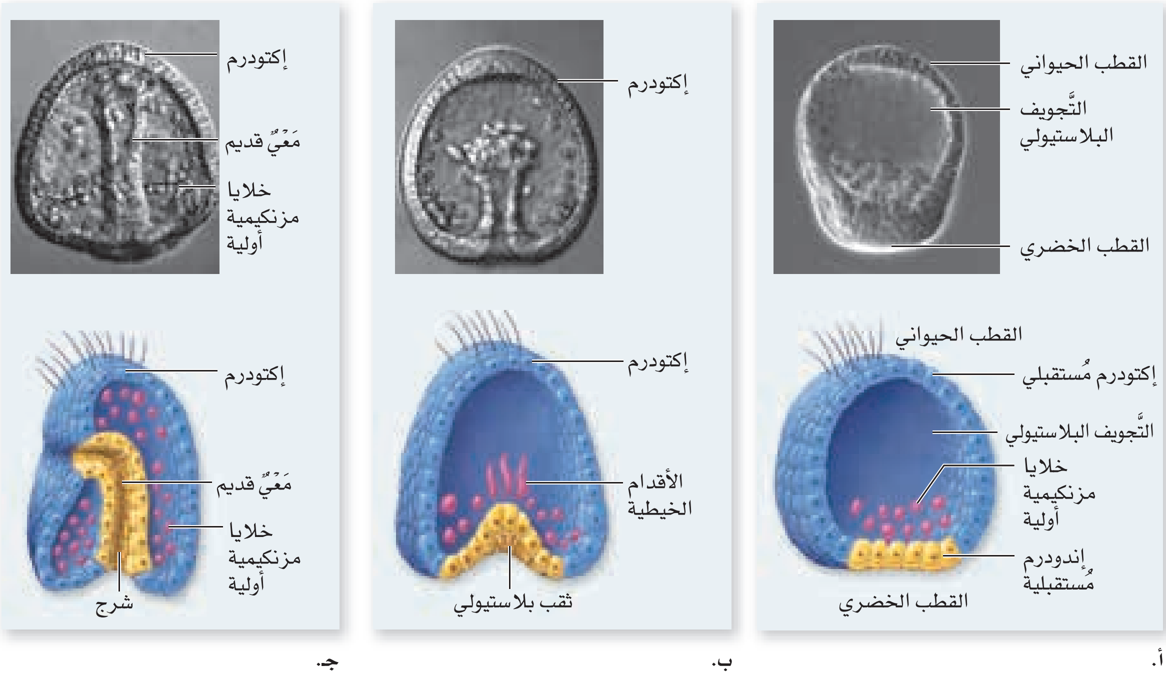
تبدأ عملية تكوين الجاسترولا في الطيور والثدييات بعملية تُدعى انفصال الصفائح **Delamination**، حيث تنفصل صفيحة واحدة من الخلايا إلى صفيحتين. تمتلك كلّ خلية مُهاجرة بروتينات سكرية مُتخصِّصة على سطحها، وتلتصق بجزيئات مُحدَّدة موجودة على سطوح الخلايا الأخرى، أو داخل الحشوة خارج الخلوية. هذه التَّغيُّرات في التلاصق بين الخلايا، كما وُصف في (الفصل الـ 19)، هي أحداث أساسية في عملية تكوين الجاسترولا. إن بروتين فايبرونكتن، وهو من بروتينات الحشوة خارج الخلية ومُستقبلات المتكامل (إنتجرين) المُقابلة في الخلايا، جزيئات مُهمة في عملية تكوين الجاسترولا في حيوانات كثيرة.

تختلف أنماط تكوين الجاسترولا أيضًا باختلاف كمية المحّ

كما في عملية التَّفلُّج، فإنَّ كمية المحّ تؤثر في أنواع حركات الخلايا التي تحدث في هذه العملية. وهنا، سندرس تكوين الجاسترولا في أربعة أنواع نموذجية من الأجنّة تحتوي كميات مُتباينة من المُحّ.

تكوين الجاسترولا في قنفذ البحر

شوكيات الجلد مثل قنفذ البحر تتطور من بيضة قليلة المُحّ، وتُشكِّل بلاستيولة مجوفة، مُتماثلة الخلايا. يبدأ تكوين الجاسترولا عندما تبدأ الخلايا الموجودة في القطب الخضري بتغيير أشكالها لتكون **الصفيحة الخضرية Vegetal plate** المُنبسطة. مثالًا لعملية الدُّخول، تنفصل تحت مجموعة من الخلايا في هذه الصفيحة عن جدار البلاستيولة، وتتحرك داخل فجوة التَّجويف البلاستيولي. تشكل تحت المجموعة هذه الخلايا **الميزنكيمية الأولية Primary mesenchyme cells** التي تُشكل فيما بعد الميزودرم، وتستخدم الأقدام الخيطية للهجرة داخل التَّجويف البلاستيولي (الشكل 53-11). وفي النِّهاية، تتموضع هذه الخلايا في الزوايا الجانبية من التَّجويف البلاستيولي، حيث تُكوِّن هيكل اليرقة.



الشكل 53-11

عملية تكوين الجاسترولا في قنفذ البحر. أ. يبدأ تكوين الجاسترولا بتكوين الصفيحة الخضرية ودخول الخلايا المزنكيمية الأولية (الميزودرم مُستقبلًا) إلى داخل التَّجويف البلاستيولي. ب. يتكون الإندودرم بعد ذلك من انبعاج باقي خلايا الصفيحة الخضرية، وامتداد الأنبوب الخلوي لإنتاج المعي الابتدائي. جـ. الخلايا التي تبقى على السطح تُكوِّن الإكتودرم.

بعد ذلك، تنبعج الخلايا الباقية في الصفيحة الخضرية داخل التَّجويف البلاستيولي لتُكوِّن الإندودرم، مُشكلة تركيبًا يُشبه كرة التِّنس المُنبعجة. أخيرًا، تتصل الخلايا المُتحركة للدَّاخل على شكل أنبوب بالجهة المُقابلة من الجاسترولا، فتتوقف عن الحركة. يُسمّى هذا التَّركيب المُجوَّف الناتج عن هذا الانغماد **المَعْيَ القديم Archenteron** وهو سلف للقناة الهضمية مُستقبلًا. تُسمّى فتحة هذا المَعْي، أي الشرج لاحقًا، **الثقب البلاستيولي Blastopore**. وستتكوَّن فتحة ثانية في مكان التصاق المَعْي مع الجاسترولا في الجهة المُقابلة، لتُكوِّن الفم لاحقًا (الشكل 53-11). الحيوانات التي يتكوَّن فيها الشرج أولًا، ثُمَّ الفم تُسمّى ثانوية الفم *Deuterostomes*، كما مرَّ معنا في (الفصل الـ 32).

عملية تكوين الجاسترولا في الضفادع

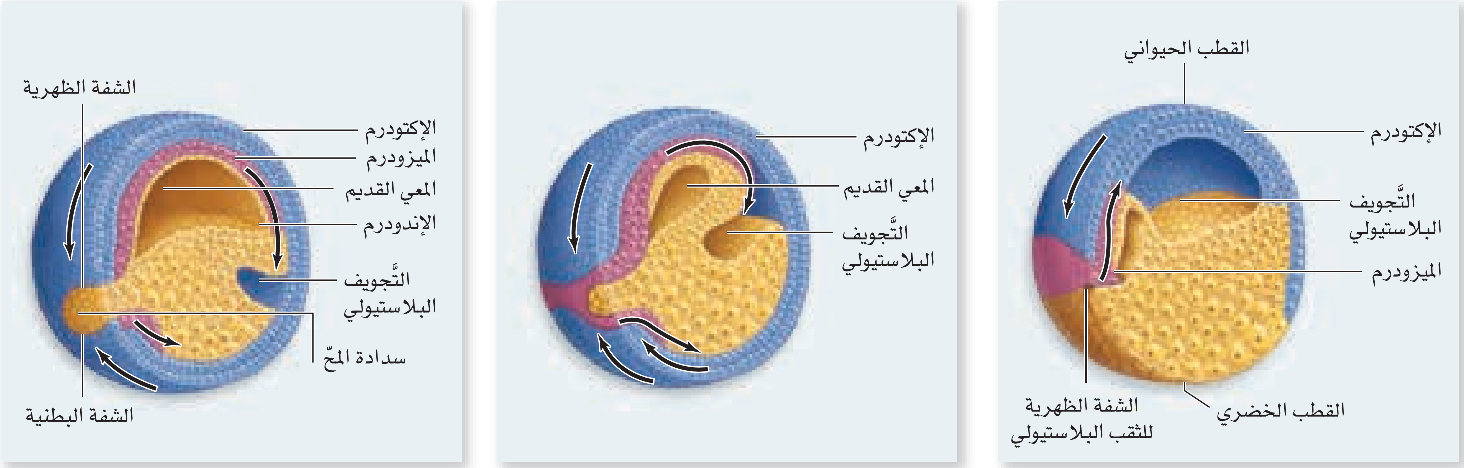
تحتوي البلاستيولة في البرمائيات على محّ غير مُتماثل التوزيع، والخلايا المملوءة بالمُحّ في القطب الخضري أقل عددًا، ولكنها أكبر حجمًا من الخلايا الخالية من المُحّ في القطب الحيواني. وعلى هذا، تكون عملية تكوين الجاسترولا أكثر تعقيدًا عما هي في قنفذ البحر. في الضفادع، تنبعج طبقة الخلايا السطحية أولًا إلى الدَّاخل مكونة شقًّا صغيرًا هلالي الشكل، ويبدأ هذا الشقّ بتكوين ثقب البلاستيولة. يتبع ذلك، تحرُّك خلايا القطب الحيواني بشكل لولبي نحو الدَّاخل فوق الشفة الظهرية للثُّقب البلاستيولي (الشكل 53-12 أ)، التي تتكون في المكان نفسه الذي تكوّن فيه الهلال الرَّمادي للبيضة الملقحة (الشكل 53-5).

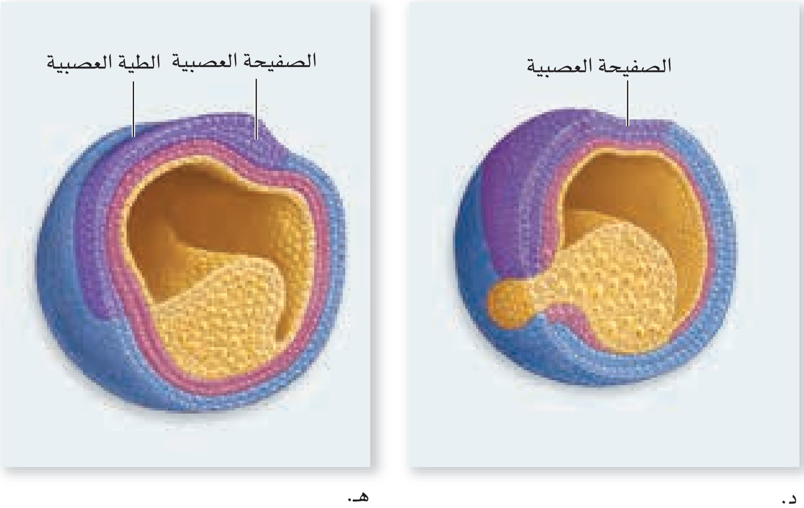
أخيرًا، تضغط طبقة الخلايا المتحركة لولبيًّا على السطح الدَّاخلي للجهة المُقابلة في الجنين، مُزيلة الفراغ البلاستيولي ومُنتجة المَعْي القديم والثقب البلاستيولي. في هذه الحالة، يكون الثقب البلاستيولي مملوءًا بخلايا المُحّ، فتتكوّن **السدادة المُحيَّة Yolk plug** (الشكل 53-12 ب، جـ). تُعطي طبقة الخلايا الخارجية الناتجة عن هذه الحركة الإكتودرم، وتشكل الطبقة التي في الدَّاخل الإندودرم. أما الخلايا التي تتحرك لولبيًّا فوق الشفتين الظهرية والبطنية (شِفتي ثقب البلاستيولة المفصولتين يفصل بالسدادة المُحيَّة) فتُهاجر بين الإكتودرم والإندودرم لتُشكِّل طبقة جرثومية ثالثة تُدعى الميزودرم (الشكل 53-12 جـ - هـ).

عملية تكوين الجاسترولا في الطيور

في نهاية عملية التَّفلُّج في الطيور أو الزَّواحف، يكون الجنين المُتطور عبارة عن قبعة صغيرة من الخلايا تُسمّى **أدَمَة البلاستيولا Blastoderm**، التي تجلس فوق كرة كبيرة من المحّ (الشكل 53-13أ). ونتيجة لذلك، فإنَّ عملية تكوين الجاسترولا تكتمل بطريقة مُختلفة.

في الطيور، تنفصل أولًا خلايا أدمة البلاستيولا إلى طبقتين، وتتكون فجوة التجويف البلاستيولي بين الطبقتين (الشكل 53-13ب). تُعطي الطبقة السفلية، العميقة من أدمة البلاستيولا ثنائية الطبقات الأنسجة خارج الجنينية فقط (كما سنُوضِّح لاحقًا)، في حين تشتق الخلايا الخاصة بالجنين من طبقة الخلايا العلوية لأدمة البلاستيولا. وعلى هذا، فإنَّ الطبقة العلوية لأدمة البلاستيولا تُعطي الطبقات الجرثومية الثلاث.





الشكل 53-12

تكوين الجاسترولا في الضفدع. **أ.** تتحرك طبقة من الخلايا من القطب الحيواني نحو القطب الخضري، حتى تدخل خلال الشفة الظهرية من الثقب البلاستيولي. **ب.** تدخل خلايا من منطقة الشفة الظهرية بشكل لولبي إلى الفراغ الداخلي، أو التَّجويف البلاستيولي، وهي من ثم تضغط على الجدار البعيد. وتظهر الطبقات الثلاث (الإكتودرم، والميزودرم، والإندودرم) بشكل واضح. تظهر الإكتودرم باللون الأزرق، والميزودرم باللون الأحمر، والإندودرم باللون الأصفر. **جـ.** تُكوِّن حركة الخلايا إلى الدَّاخل تجويفًا جديدًا يُعرف بالمَعْي القديم ليحل مكان التَّجويف البلاستيولي. **د.** تبدأ مرحلة تكوين الأعضاء عندما يبدأ تكوين الصفيحة العصبية من الإكتودرم لتبدأ مرحلة تكوين الجهاز العصبي. **هـ.** يتكون الأخدود العصبي من الصفيحة العصبية، ومن ثَمَّ يتكون الأنبوب العصبي. الخلايا العصبية من الإكتودرم تظهر باللون الأرجواني.

تبدأ بعض الخلايا السطحية في التَّحرُّك نحو خط الوسط، حيث تنفصل عن صفيحة الخلايا السطحية، وتدخل إلى الداخل، التَّجويف البلاستيولي. ويتكوَّن أخدود (شقّ) على طول خط الوسط مُظهرًا ومُعلِّمًا مكان هذا الدُّخول (الشكل 53-13 جـ). يدعى هذا الأخدود المناظر لثقب بلاستيولا متطاول **الخطّ البدائيّ Primitive streak**. تُهاجر بعض الخلايا عبر الخط البدائي، وتعبر التَّجويف البلاستيولي لتأخذ مكان الخلايا في الطبقة السفلى، وتُسمَّى هذه الخلايا المُهاجرة الإندودرم. تُهاجر خلايا أُخرى عبر الخط البدائي جانبيًّا إلى المنطقة الوسطى لتُشكِّل الميزودرم. أما الخلايا المُتبقية على السطح، التي لا تدخل الخط البدائي فتُشكِّل الإكتودرم.

عملية تكوين الجاسترولا في الثدييات

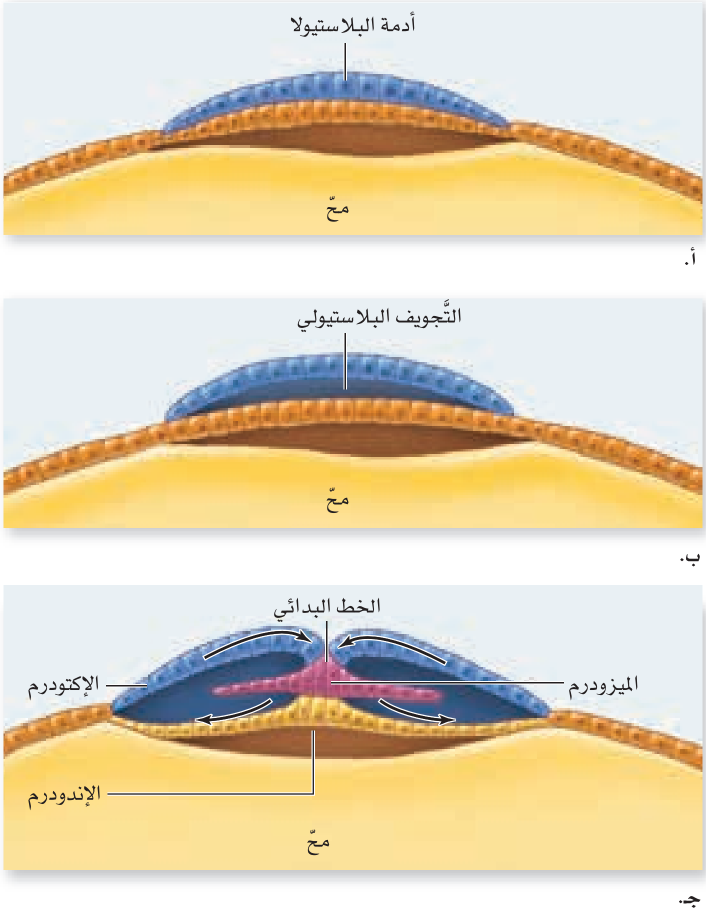
عملية تكوين الجاسترولا في الثدييات شبيهة إلى حدّ ما لما هي عليه في الطّيور. في كلا النوعين، يتطور الجنين من مجموعة مُنبسطة من الخلايا، أدمة البلاستيولا في الطيور، أو كتلة الخلايا الدَّاخلية في الثدييات. وعلى الرَّغم من انبساط خلايا الطبقة الأولية في الطيور الناتج عن ضغطها على كتلة المحّ، فإن خلايا الكتلة الداخلية في الثدييات تنبسط على الرَّغم من غياب المحّ.

في الثدييات، يجعل وجود المشيمة المحّ غير ضروري؛ حيثُ يبدأ الجنين في الحصول على غذائه من الأم حال حدوث الانغراس في جدار الرحم. وتستمر عملية تكوين الجاسترولا، وكأنها تجلس على كرة من المُحّ.

يتكون الخط البدائي، في الثدييات، وتُعطي حركة الخلايا داخله الطبقات الجرثومية الأولية، تمامًا كما في الطيور (الشكل 53-14). وبشكل مُشابه، فإنَّ أجنة الثدييات تُكوِّن المُحّ "المفقود" بتكوين كيس المحّ من الخلايا خارج الجنينية التي تُهاجر بعيدًا عن الطبقة السفلى لأدمة البلاستيولا، وتُبطِّن تجويف الفراغ البلاستيولي.

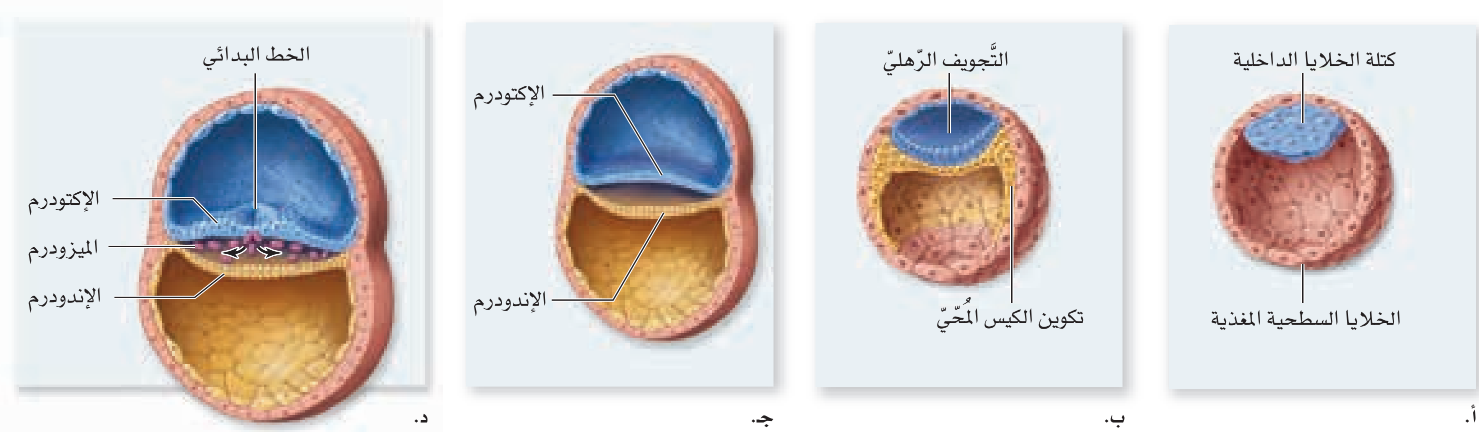
الأغشية الجنينية الخارجية هي تكيّف للحياة على اليابسة

نوعًا من أنواع التَّكيُّف للحياة البرية، تتطور أجنّة الزواحف، والطّيور، والثدييّات داخل **غشاء الرّهل Amniotic membrane or amnion** (الفصل الـ 35). هذا الغشاء وأغشية أخرى كثيرة تتكون من الخلايا الجنينية، لكنها تقع خارج جسم الجنين. لهذا السبب، فإنها تُسمّى **الأغشية الجنينية الخارجية Extra embryonic membranes**، وهي تشمل الرّهل، والكوريون، وكيس المحّ، والممبار.



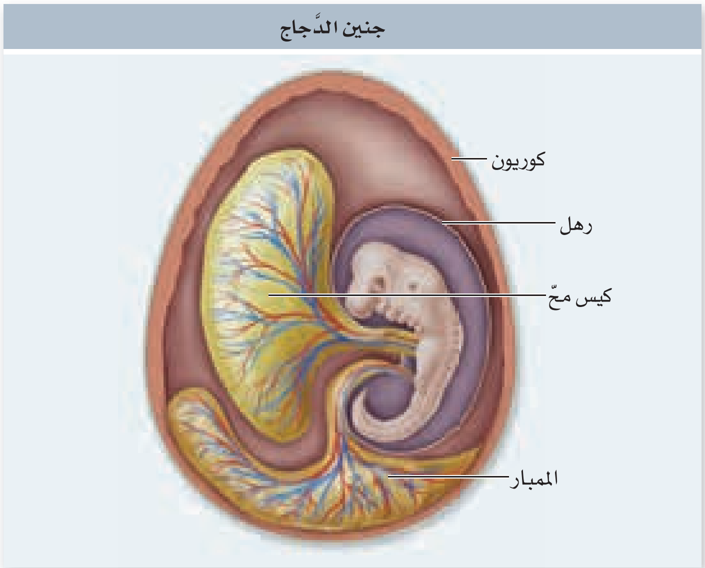
الشكل 53-13

تكوين الجاسترولا في الطيور. أ. تتكون البلاستيولة من قرص من الخلايا يجلس أعلى كتلة كبيرة من المحّ. **ب.** يستمر تكوين الجاسترولا بانفصال أدمة البلاستيولا إلى طبقتين. تُشتق الطبقات الجرثومية الثلاث كلّها من الطبقة العُليا لأدمة البلاستيولا. **جـ.** تُعطي الخلايا التي تُهاجر عبر الخط البدائي إلى داخل الجنين الميزودرم أو الإندودرم المُستقبلي. الخلايا التي تتبقى في الطبقة العلوية تُعطي الإكتودرم.

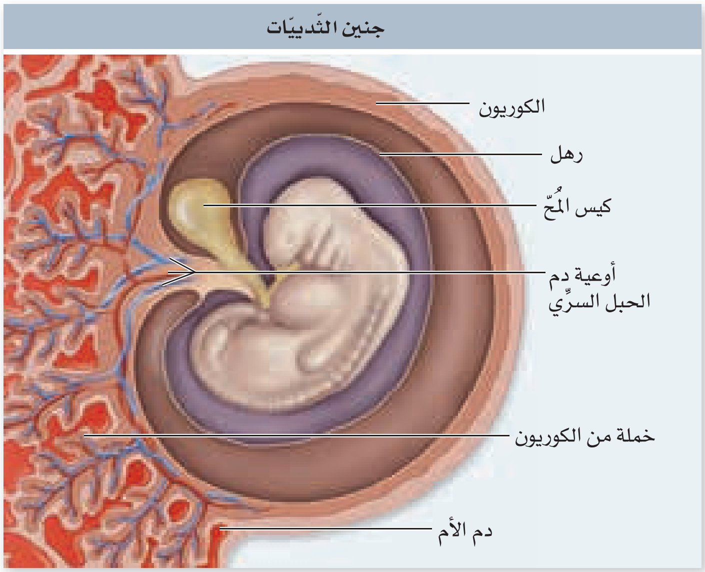


الشكل 53-14

تكوين الجاسترولا في الثّدييّات. أ. مقطع عرضي من التَّجويف البلاستيولي عند نهاية التّفلُّج. **ب.** يتكون التَّجويف الرّهلي بين كتلة الخلايا الدَّاخلية وقطب الجنين. في الوقت نفسه، تتسطح كتلة الخلايا الداخلية، وتنفصل إلى طبقتين تُعطيان الإكتودرم والإندودرم. **ب. وجـ.** تُهاجر خلايا الطبقة السفلية لتُبطن التَّجويف البلاستيولي لتُكوِّن كيس المُحّ. **د.** الخط البدائي يُكوِّن الإكتودرم، والخلايا التي ستُكوِّن الميزودرم تُهاجر إلى الدَّاخل، بالطريقة نفسها لتكوين الجاسترولا في الطيور.



أ.



ب.

الشكل 53–15

الأغشية المُحيطة بالجنين خارجيًّا. الأغشية المُحيطة بالجنين خارجيًّا في (أ) جنين الدَّجاج و (ب) جنين الثّدييّات يتشابهان في بعض الصفات. ولكن في جنين الدَّجاج، يستمر نمو الممبار، ويلتحم مع الكوريون تحت قشرة البيضة مُباشرة، حتى يقوم بعملية تبادل الغازات. أما جنين الثّدييّات، فيُسهم الممبار في تكوين الأوعية الدَّموية للحبل السُّري الذي يتشكَّل.

في الطّيور، ينشأ الرّهل والكوريون من التواءين ينموان ليُحيطا بالجنين بشكل كامل (الشكل 53-15أ). الرّهل هو الغشاء الدَّاخلي الذي يُحيط بالجنين، ويُعلِّقه خلال السائل الرّهلي *Amniotic fluid*، مُقلِّدًا بهذا البيئة المائية لأجنّة الأسماك والبرمائيات. أما الكوريون فيقع بجانب قشرة البيضة، وينفصل عن الأغشية الأخرى بتجويف يُسمّى السيلوم الجنيني الإضافي *Extraembryonic coelom*.

يؤدي **كيس المحّ Yolk sac** دورًا جوهريًّا في تغذية أجنّة الطّيور والزواحف؛ وهو موجود في الثدييات أيضًا، إلا أنه لا دور له في تغذية الجنين. ينشأ **غشاء الممبار Allantois** بوصفه كيسًا خارجًا من المَعْي، ويعمل بوصفه خازنًا لحمض البوليك الذي يُفرز مع البول في الطيور. خلال التكوين الجنيني، يتمدَّد غشاء الممبار في الطيور ليُشكِّل في النهاية كيسًا يتّحد مع طبقة الكوريون الخارجية، تحت قشرة البيضة مباشرة. يشكِّل التحام غشاءي الممبار والكوريون وحدة وظيفية تُدعى غشاء الكوريون الممباري. يقوم هذا الغشاء بتقريب الأوعية الدَّموية للجنين، الموجودة في غشاء الممبار من قشرة البيضة المُثقَّبة من أجل تبادل الغازات. وعليه، يُعدّ غشاء الكوريون الممباري الغشاء التَّنفسي لجنين الطّيور.

في الثدييات، تنغرس خلايا الطبقة السّطحية المغذية الموجودة في الكيس البلاستيولي في جدار الرَّحم لتُصبح غشاء الكوريون (الشكل 53-15ب). ويُسهم ذلك الجزء من الكوريون المُتصل مع جدار الرحم في تكوين المشيمة. يتكوَّن الجزء الآخر من المشيمة من نسيج مُتحوِّر من رحم الأم، كما سنوضح لاحقًا. يُسهم الممبار في الثدييات في تكوين الأوعية الدَّموية التي سينشأ عنها الحبل السري، لكي يصل دم الجنين إلى المشيمة، حيث يتمّ تبادل الغازات.

تُعطي عملية تكوين الجاسترولا ثلاث طبقات جرثومية تنشأ عنها أنسجة الجسم جميعها. في قنافذ البحر، تتطلب عملية تكوين الجاسترولا تكوين الإندودرم بانبعاج البلاستيولة، وتتكوَّن خلايا الميزودرم من خلايا سطحية أُخرى. في الفقريات التي تحتوي بيوضها على كمية متوسطة إلى كبيرة من المُح، عملية تكوين الجاسترولا ناتجة عن حركة الخلايا السطحية خلال ثقب البلاستيولة أو الخط البدائي، على التوالي. إن عملية تكوين الجاسترولا في الثدييات شبيهة بمثيلتها في الطّيور. تشمل الأغشية الجنينية الخارجية في الحيوانات الرّهلية (مثل الزواحف، والطّيور، والثدييّات) كيس المُحّ، والرّهل، والكوريون، والممبار.

4-53 تكوين الأعضاء

تؤسس عملية تكوين الجاسترولا خطة الجسم الأساسية، وتصنع ثلاث طبقات جرثومية أولية لأجنّة الحيوان. وهذا يهيئ لمرحلة **تكوين الأعضاء Organogenesis** –تكوين الأعضاء في أماكنها الصحيحة– التي تحدث نتيجة لتفاعل الخلايا ضمن الطبقات الجرثومية الثلاث وبينها. لهذا، فإنَّ مرحلة تكوين الأعضاء تتبع بسرعة تكوين الجاسترولا مُباشرة، وفي بعض الحيوانات، حتى قبل انتهاء مرحلة الجاسترولا. تتحوَّل الأنسجة، خلال مراحل التكوين الجنيني المُتتابعة إلى أعضاء، وتتخذ فيها الأجنّة شكلها الخاص والفريد (انظر الجدول 53-1).

تُؤدي تغيُّرات في التَّعبير الجيني إلى التَّحديد الخلوي

تحوي الخلايا في جسم الحيوان جميعها، ما عدا القليل جدًا من الخلايا المُتخصِّصة التي فقدت أنويتها، طاقم المعلومات الوراثية نفسه. وعلى الرَّغم من أنَّ الخلايا جميعها متماثلة وراثيًا، فإنَّ الحيوان البالغ يحوي عشرات إلى مئات أنواع الخلايا المُختلفة، ويُظهر كلّ نوع منها معلومات وراثية خاصة من المجموع العام للمعلومات الوراثية في المخلوق. لم تفقد الخلايا الأخرى المعلومات الوراثية، وإنَّما فقدت القدرة على التَّعبير عنها جينيًّا. والسؤال هو: ما العوامل التي تُحدِّد الجينات التي يُراد إظهار صفاتها في خلية مُعيَّنة؟

يُحدِّد موقع الخلية في الجنين مصيرها إلى حدّ كبير. لهذا، فإنَّ تغيير موقع الخلية يُمكن أن يُغيِّر مصيرها، كما ذكرنا في (الفصل الـ 19). ولكن هذا صحيح إلى حد ما في التكوين الجنيني للخلية. في مرحلة ما، يُصبح مصير الخلية ثابتًا ومُحدَّدًا، في عملية تُسمَّى **التَّحديد الخلوي Cell determination**.

يُمكن لمصير الخلية أن يُؤسَّس بوراثة مُحدِّدات سيتوبلازمية أو تفاعل الخلايا المُتجاورة مع بعضها. تُسمّى العملية التي تقوم بها خلية أو مجموعة من الخلايا بتوجيه خلايا مُجاورة لسلوك مصير مُحدَّد **التَّحفيز Induction**. فإذا وضع حاجز غير مُثقَّب، مثل ورق السيلوفان، بين النَّسيج المُحفَّز والنَّسيج المُستقبل، فإنَّ عملية التَّحفيز لا تحدث. وعلى عكس ذلك، فالغشاء المُثقَّب، الذي يسمح بمرور البروتينات من خلاله، يسمح بحدوث عملية التَّحفيز.

في مثل هذه التَّجارب، استنتج الباحثون أنَّ الخلايا المُحفِّزة تُفرز جزيئات ترميز بين الخلايا المُتجاورة قادرة على تغيير التَّعبير الجيني في الخلايا الهدف. وسوف تتعلم المزيد عن أصل التَّحفيز الجنيني في مكان لاحق في هذا الفصل.

التكوين الجنيني لأجهزة مُنتقاة في ذبابة الفاكهة يُوضِّح تكوّن الأعضاء

في (الفصل الـ 19)، لاحظتَ أنَّ صُنع تراكيز مُختلفة من بروتين محدِّد للشكل يُؤدي إلى اختلاف في تحديد مصير خلايا على طول المحور الأمامي- الخلفي، والمحور الظهري –البطني. يُشكِّل هذان المحوران جهاز تحكُّم لتحديد مواقع أنسجة وأعضاء داخل جنين ذبابة الفاكهة. في هذا الجزء، سنتعرف إلى التكوين الجنيني لثلاثة أعضاء مُختلفة، هي: الغدد اللعابية، والقلب، والقصبة الهوائية في الجهاز التنفسي.

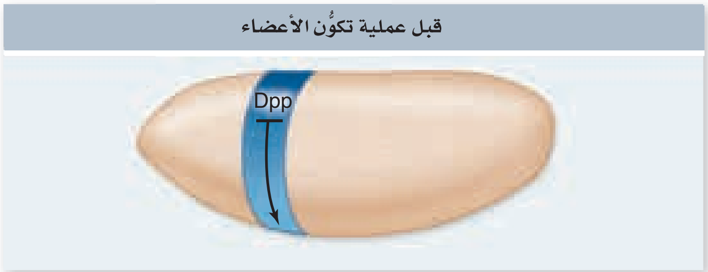
التكوين الجنيني للغدد اللعابية

يرقة ذبابة الفاكهة نهمة، وتلتهم الطعام باستمرار، لذلك تمتلك غددًا لعابية نشطة جدًا. تنشأ خلايا الغدد اللعابية الابتدائية من انبعاج أنبوبي بسيط من خلايا الإكتودرم على السطح البطني من قطعة الرَّأس الثالثة.

تتطوَّر الغدد اللعابية جنينيًّا فقط من شريط أمامي من الخلايا التي تعبر عن الجين المسمى مشط الجنس المختزل *sex combs reduced (scr)*. إذ لا تظهر الغدد اللعابية في الأجنّة التي لا يوجد لديها جين (*scr*)، وقد أظهرت التجارب أنَّ توسيع التعبير عن جين (*scr*) على طول المحور الأمامي- الخلفي يُؤدي إلى تكوين خلايا ابتدائية للغدد اللعابية إضافية على طول الجنين.

يُعدّ الجين (*scr*) واحدًا من الجينات المثلية من مُعقّد قرون الاستشعار القدمية Antennapedia، حيث إنَّه مسؤول عن عوامل الاستنساخ التي ترتبط بالمادة الوراثية DNA لتقوم بعملية تنظيم التَّعبير الجنيني (الفصل الـ 19). إنَّ أحد أهداف جين (*scr*) هو جين رأس الشوكة *fork head (fkh)*، الذي يمتلك مكانًا في منطقة المُحفِّز يرتبط به ناتج جين (*scr*). يُعدّ جين *fkh* ضروريًّا لعملية تطور الخلايا الإفرازية إلى خلايا لعابية، حيث إنَّه المسؤول عن إنتاج عامل استنساخ مهم في توجيه جينات الغدة اللعابية للتعبير عن نفسها. لهذا، يُمكن القول: إنَّ جين (*scr*) يُحفز تعبير *fkh* في المنطقة الأمامية لتكوين الغدة اللعابية.

يُحـدِّد التَّأثيـر المثبـط للبروتيـن، Decapentaplegic (Dpp) (يترجم حرفيًّا "شـلـل الخمس عَشْرة" لأنه مسؤول عـن تكوين خمس عَشْرَة صفيحة افتراضية وغيابـه يسبـب شلل إنتاجها)، الـذي يُعبّر عنه في منطقة الظهـر، المكان البطني للغدد اللعابية. إن تنشيط التَّفاعلات المسؤول عنها بروتين Dpp يُثبِّط تكوُّن الغدد اللعابيـة فـي الخلايا المُجـاورة. وهذا يجعل تطـور الغدد اللعابيـة محصورًا فقط فـي منطقة الخلايا الخاصـة الموجودة في الطبقة الجرثومية الخارجية (الشكل 53-16). فـي الأجنّـة التـي حدث بها طفـرات في جيـن Dpp أو أي بروتين يدخل في التفاعلات المسؤول عنها هذا البروتين، ظهرت الغدد اللعابية على كامل الطبقة الجرثومية الخارجية للقطعة الثالثة، وليس فقط في البقعة البطنية منها.



أ.

ب.

الشكل 53-16

تكوُّن الغدَّة اللعابية في ذبابة الفاكهة. تُحدّد خلايا الغدة اللعابية المُستقبلية بتقاطع المحاور الأمامية – الخلفية، والظهرية – البطنية. أ. قبل عملية تكوّن الأعضاء، يتمُّ التَّعبير عن جين مشط الجنس المختزل *sex combs reduced (scr)* في الخلايا الأمامية (المنطقة المُظلَّلة بالأزرق). في الوقت نفسه، يُفرز بروتين شلل الخمس عَشْرَة (Dpp) من الخلايا على الجانب الظهري من الجنين، ليُشكِّل تدرُّجًا في الاتجاه الظهري البطني. يُحدِّد Dpp مصير الخلايا الظهرية، ويمنع تكوُّن الغدة اللعابية. ب. خلال عملية تكوُّن الأعضاء، تتطور الغدد اللعابية في المناطق التي يعبر فيها عن جين *Scr* ولكن لا يوجد هناك Dpp. تبدأ الغدة اللعابية في التَّكوُّن بالجهة البطنية على شكل انبعاج للطبقة الجرثومية الخارجية على جانبي القطعة الرأسية الثالثة (الشِّفة).

التكوين الجنيني للقلب

ينشأ القلب من الميزودرم في كلّ الحيوانات، وهو أول عضو يعمل وظيفيًّا في أثناء التكوين الجنيني. الوعاء الدموي الظهري هو نظير القلب في ذبابة الفاكهة. يتم التعبير عن الجين *tinman* المحتوي على الصندوق الذاتي في الميزودرم المكون للقلب المستقبلي، وفي الوعاء الدموي الظهري، ونشاطه مطلوب من أجل تطوّر القلب والوعاء الدموي الظهري في ذبابة الفاكهة (الشكل 53-17).

يعتمد التكوين الجنيني للوعاء الدموي على عاملي استنساخ هما: (T-box, GATA). ومن أجل إلقاء الضوء على المحافظة التطورية، وجد العلماء عائلات جينية شبيهة بكلّ من جينات ذبابة الفاكهة الثلاثة السابقة في الفقريات. فضلًا على ذلك، تؤدي أعضاء هذه العائلات الجينية دورًا مهمًّا في تطور القلب.

لا تتضمن هذه المحافظة التطورية تركيب هذه الجينات فقط، بل وظيفتها أيضًا. فقد وجد العلماء أيضًا أن تطور الميزودرم القلبي يعتمد على التأثير التحفيزي للطبقات الجرثومية المجاورة في كلٍّ من حشرة ذبابة الفاكهة والفقريات. في الفقريات، ينشأ القلب إلى الداخل، وعلى هذا، فإن الإشارات التحفيزية تأتي من الإندودرم الواقع تحتها. في ذبابة الفاكهة، يتكون الوعاء الدَّموي الظهري في موقع سطحي أكثر، وعليه يكون هناك تأثير تحفيزي لإشارات قادمة من الإكتودرم.

وعلى الرَّغم من اختلاف المصادر، فإن إشارات الترميز التي تُنظِّم التَّعبير عن هذه الأنواع الثلاثة المُختلفة من عوامل الاستنساخ تم الحفاظ عليها بين ذبابة الفاكهة والفقريات. ومع الأخذ في الحسبان أهمية القلب وتشابه وظيفته في المخلوقات الحية فإنَّه، ليس من المستغرب أن تقوم عائلات جينية متماثلة بتحويل الطبقة الجرثومية الوسطى إلى قلب في ذبابة الفاكهة والفقريات.

أ.

ب.

الشكل 53–17

عملية تكوين القلب يتمُّ التَّحكم بها جينيًا في ذبابة الفاكهة. جين يُدعى *tinman*، مسؤول عن تكوين الوعاء الدَّموي الظهري (شبيه القلب). **أ.** اللون البني للصبغة يظهر التَّعبير الجيني لجين *tinman* في الأجنّة الطبيعية التي يتطور عندها الوعاء الظهري على طول مركز الجنين. **ب.** غياب الوعاء الدَّموي الظهري في الأجنّة التي حدث بها طفرة في الجين *tinman*.

استقصاء

لماذا تعتقد أن علماء الوراثة سموا هذا الجين *tinman*؟

التكوين الجنيني للقصبات الهوائية: تشكيل التَّفرعات

كما درست في (الفصلين الـ 34 و 49)، تتبادل الحشرات الغازات عن طريق جهاز أنابيب رفيعة ومتفرعة يُسمّى **القصبات الهوائية Tracheae**. تُعدّ عملية التَّفرع المُتكرِّر للأنابيب الطلائية البسيطة التي تُؤدي إلى تكوين الجهاز القصبي مثالًا على **التَّشكيل التَّفرعي Branching morphogenesis**.

تؤدي طفرة في جين عدم التفرع *branchless* في ذبابة الفاكهة إلى ظهور نظام قصبات هوائية ضئيل. هذا الجين مسؤول عن إنتاج عوامل **تُدعى عوامل نمو الخلايا المولِّدة للألياف Fibroblast Growth Factors (FGF)**، التي ترتبط إلى مستقبل مفسفر تايروسين (انظر الفصل الـ 9) من أجل تحفيز تضاعف الخلايا الهدف. وفي مثال آخر مثير على المحافظة التطورية، وُجِدَ أن FGF شبيه بناتج جين عدم التفرع *branchless* في الثدييات مطلوب لتكوين ممرات الحويصلات الهوائية في رئاتها.

يُفرِزُ FGF، في كلّ من الحشرات والثدييات، من خلايا مزنكيمية مجاورة للأنبوب الطلائي. ويرتبط FGF بعد ذلك مع مستقبلاته على غشاء الخلايا الطلائية مُحفِّزًا إياها لتنقسم، وتنمو خارجًا، لتكوين برعم أنبوب جديد.

في الفقريات، تبدأ عملية تكوين الأعضاء بتكوين الجهاز العصبيّ والقطع الجسميّة

تبدأ عملية تكوين الأعضاء في الفقريات بتكوين صفتين شكليتين لا توجدان إلا في الحبليات: **الحبل الظهري Notochord والحبل العصبي الظهري Dorsal nerve cord** (انظر الفصل الـ 35). وتعرف عملية التكوين الجنيني للحبل العصبي الظهري بتكوين **الجهاز العصبيّ أو التعصبن Neurulation**.

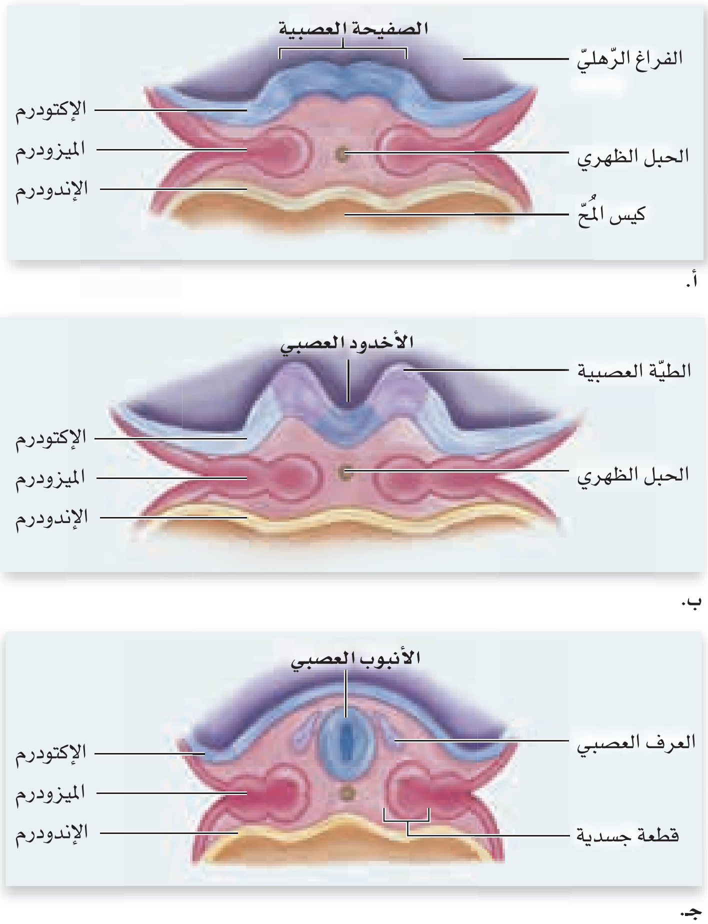
تكوين الأنبوب العصبيّ

يتكون الحبل الظهري من الميزودرم، ويبدو واضحًا بعد الجاسترولا تمامًا. وهو أول قضيب مرن موجود في الخط الوسطي الظهري في أجنّة الفقريات كلّها. وعلى الرَّغم من أنَّ وظيفة الحبل الظهري هي الدِّعامة، فإنه يُستبدل به العمود الفقري في الحبليات لاحقًا. بعد تكوُّن الحبل الظهري، تبدأ خلايا في الجهة الظهرية للإكتودرم موجودة فوق الحبل الظهري في التَّغلظ لإعطاء **الصفيحة العصبية**.

تغلُّظ الخلايا ينتج عن استطالة خلايا موجودة في الجهة الظهرية للإكتودرم. تأخذ هذه الخلايا بعد ذلك شكل إسفين (وتد) نتيجة لانقباض خيوط الأكتين فيها. هذا التَّغيُّر في الشكل يجعل النَّسيج العصبي يلتفّ مُعطيًا **الأخدود العصبي Neural groove** الذي يمتد على طول المحور الطولي للجنين. بعد ذلك، تتحرك نهايتا الأخدود العصبي نحو بعضهما وتلتحمان، لتكوين أسطوانة مُجوَّفة تُدعى **الأنبوب العصبي Neural tube** (الشكل 53-18). في النِّهاية، ينفصل الأنبوب العصبي عن الإكتودرم لينتهي به المطاف تحت سطح ظهر الجنين. بعد ذلك، تقع تأثيرات معقد الجين *Hox* (ارجع إلى الفصل الـ 19) على الأنبوب العصبي حال تمايزه إلى نخاع شوكي ودماغ.

تكوين الفلقات الجسدية

في حين يتكون الأنبوب العصبي من الإكتودرم يبدأ تكوّن بناء الجسم الأساسي



الشكل 53–18

تكوين الأنبوب العصبي في الثدييات. أ. تتكوَّن الصفيحة العصبية من الإكتودرم فوق الحبل الظهري. **ب.** تنطوي خلايا الصفيحة العصبية لتكوين الأخدود العصبي. **جـ.** يُغلق الأخدود العصبي لتكوين الأنبوب العصبي الذي سيُصبح الدِّماغ والنُّخاع الشوكي فيما بعد عند إغلاق الأنبوب العصبي، وتتمايز بعض الخلايا من الحافة الظهرية للأنبوب العصبي لإعطاء العرف العصبي، وهو خلايا مُهاجرة مسؤولة عن تراكيب مُتنوعة خاصة بالفقريات.

عن طريق الميزودرم. تبدأ صفائح خلايا من الميزودرم على كلتا جهتي الحبل الظهري بالانفصال على شكل سلسلة من المناطق الدائرية تدعى **الفلقات الجسدية Somitomeres**. تنفصل هذه الفلقات الجسدية بعد ذلك إلى **قطع جسمية Somites** مُنفصلة (انظر الشكل 53-18). لا يظهر الميزودرم في منطقة الرأس بوصفه فلقة جسدية واضحة، إلا أنه يبقى على شكل فلقات جسدية، لتُكوِّن العضلات الهيكلية للوجه، والفكين، والحلق.

تبدأ القطع الجسمية في التَّكوُّن على شكل موجة أمامية خلفية، وعلى فترات مُنتظمة يَسْهُلُ تحديدُ وقتها، مثلًا باستخدام صبغات حيوية، تُصبغ الخلايا دون قتلها، حيث تُصبغ القطع الجسمية عند تكوُّنها في جنين الدَّجاج. تقوم الخلايا الموجودة على الأطراف في الميزودرم السابق لتكوّن القطع بإعطاء أوامر للخلايا الدَّاخلية للتَّكثُّف، ولتنفصل على شكل قطع جسمية عند أوقات محددة (مثلًا، كلّ 90 دقيقة في جنين الدّجاج). هذا "التوقيت" يبدو أنَّه مُنظَّم عن طريق إشارات ترميز تحدث عند التصاق الخلايا مع جاراتها من خلايا.

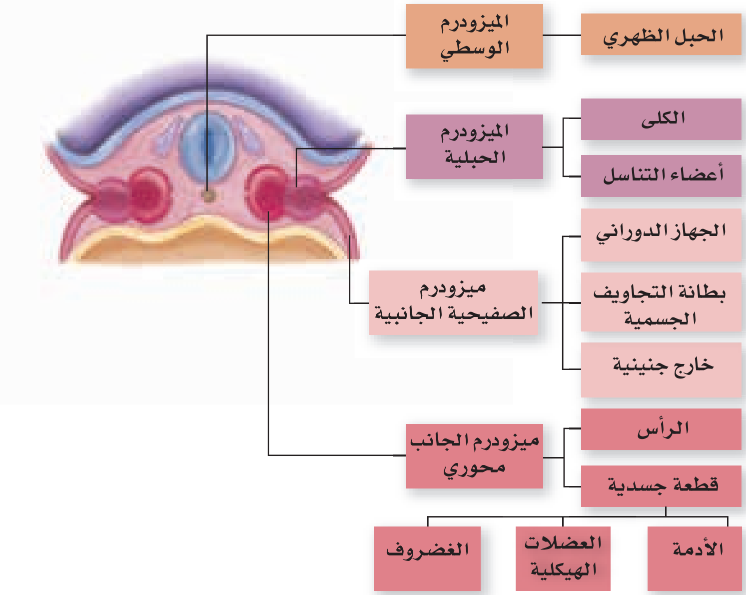
الفلقات الجسدية نفسها تراكيبُ جنينية مؤقتة، إذ سُرعان ما تتحول بعد تكوينها مُباشرة، لإعطاء العضلات الهيكلية، والهيكل العظمي، والأنسجة الضامة. إن عدد الفلقات الجسدية المُتكوِّنة في الجنين خاص لكلّ نوع من الحيوانات؛ فمثلًا، يكوِّن الدّجاج 50 فلقة جسدية، في حين تُكوِّن بعض أنواع الأفاعي 400 فلقة جسدية تقريبًا.

تنشأ بعض الأعضاء، مثل الكلى، والغدة الكظرية، والأعضاء التناسلية، من شريط الميزودرم الممتد على جانبي الفلقات الجسدية. ما يتبقى من خلايا الميزودرم في الجهة البطنية، يتحرك نحو الإندودرم، ويُحيط بها بشكل كامل. وبسبب هذا التَّحرُّك، فإنَّ الميزودرم ينفصل إلى طبقتين: خارجية ترتبط بجدار الجسم الداخلي، وأخرى ترتبط بالجدار الخارجي للمعي. يقع بين الطبقتين ما يُدعى **السيلوم Coelom** (راجع الفصل الـ 32) ويُصبح السيلوم فيما بعد تجويف الجسم في المخلوق البالغ. ويُبيِّن (الشكل 53-19) مُخرجات الميزودرم في الأجنّة الرّهلية.

تتمايز خلايا العرف العصبي المُهاجرة إلى أنواع عدة من الخلايا

تحدث عملية تكوين الجهاز العصبي (التَّعصبن) في الحبليات جميعها، وهذه العملية تحدث في السهيم، وهو حيوان حبلي لافقري، بشكل مشابه لما يحدث في الإنسان. لكن عملية التَّعصبن في الفقريات يُرافقها أحداث أخرى إضافية. فقبل أن تلتحم نهايتا الأخدود العصبي لتكوين الأنبوب العصبي، ينفصل تجمُّع صغير من الخلايا عن الطرفين (النّهايتين) لإعطاء **العُرف العصبي Neural crest**- بين السطح العلوي للأنبوب العصبي وسطح الإكتودرم (الشكل 53-18 جـ).

مثالًا لحركة الخلايا المكثفة خلال التكوين الجنيني في الحيوانات، تُهاجر خلايا العرف العصبي بعيدًا عن الأنبوب العصبي لتحتل مناطق عدة من جسم الجنين المُتطور. إن ظهور العرف العصبي كان من الأحداث المهمة في تطوّر الفقريات، حيث تتطوّر خلايا العرف العصبي بعد أن تصل إلى مكانها النهائي إلى تراكيب مميزة في جسم الفقري.



الشكل 53–19

مُشتقات الميزودرم في الطّيور والثّدييّات.

يعتمد تمايز خلايا العرف العصبي على مسارها في أثناء هجرتها وموقعها النِّهائي. تُهاجر خلايا العرف بسلوك طريق واحدة من ثلاث طرق في الجنين. فخلايا العرف القحفية (في الرأس) تُهاجر إلى الرأس والعنق؛ أما خلايا العرف العصبية الجذعية فتُهاجر بإحدى طريقتين مُختلفتين (ستذكر بعد قليل). كلّ مجموعة من خلايا العرف العصبي تُعطي أنواعًا متنوعة من الخلايا.

هجرة خلايا العرف العصبي القحفية

تُسهم خلايا العُرف العصبي في الرأس في تكوين الأنسجة الهيكلية والرابطة في الوجه والجمجمة، و تتمايز لإعطاء الخلايا الدبقية في الجهاز العصبي، والخلايا الصبغية. لقد أدت هجرة خلايا العرف العصبي في الرأس إلى زيادة تعقيد رؤوس الفقريات وتنوعها.

هناك موجتان تُهاجر بهما خلايا العرف العُصبي في الرأس: الموجة الأولى تنتج التراكيب الظهرية والبطنية، والأخرى تنتج تراكيب ظهرية فقط، وتُكوِّن إلى حد بسيط الغضروف والعظم. وقد أظهرت تجارب نقل الأنسجة أنَّ القدرة التطورية الكامنة للموجتين من الخلايا متماثلة، إلا أنَّ اختلاف مصير الخلايا في الموجتين يعود إلى البيئة التي تعيشها الخلايا المهاجرة.

خلايا العرف العصبي الجذعية: المسار البطني

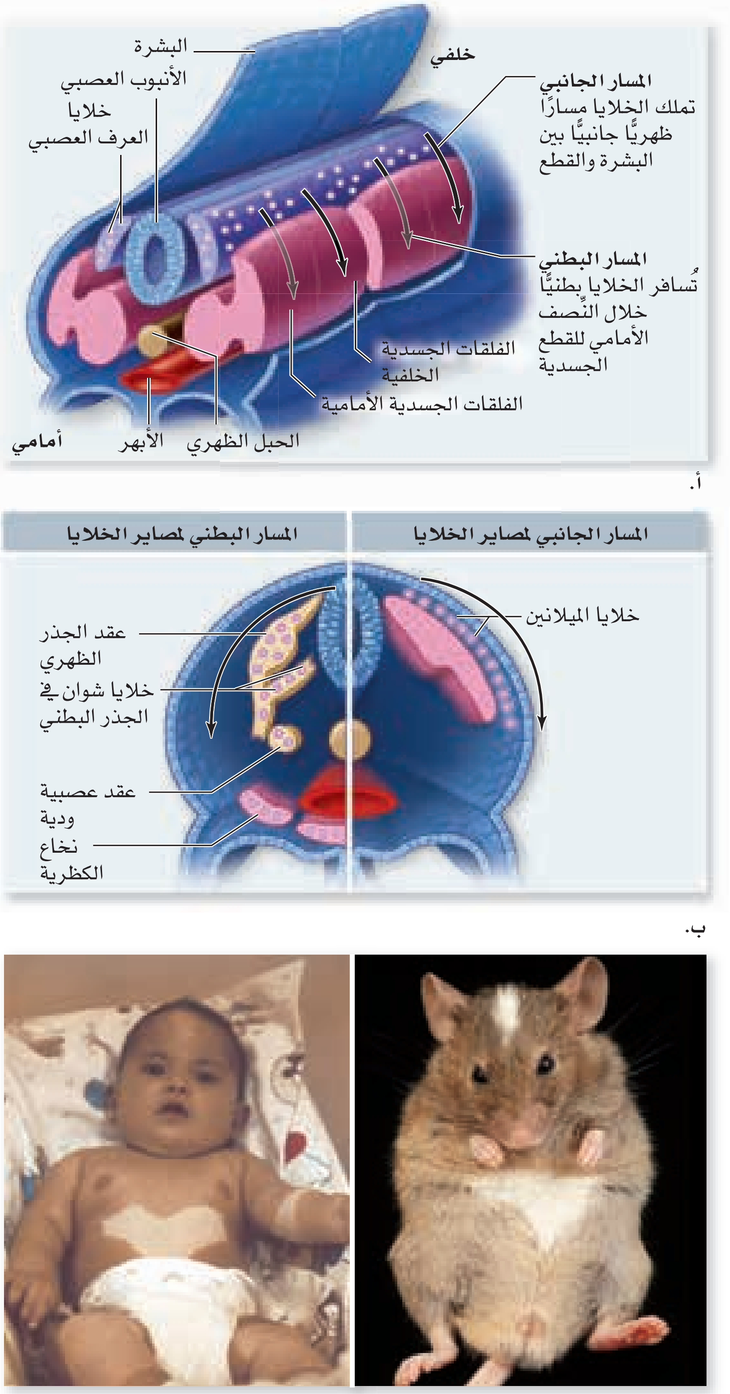
خلايا العرف العصبية الموجودة في الموقع الخلفي لها مصير تطوري مُختلف، يعتمد على مسار هجرتها. تمر خلايا العرف العصبي الجذعية الأولى المهاجرة من الأنبوب العصبي خلال النِّصف الأمامي لكل قطعة جسدية مُجاورة إلى المواقع البطنية (الشكل 53-20).

يُشكِّل بعض هذه الخلايا العصبونات الحسية في العقدة العصبية للجذر الظهري، التي تُطلق زوائدها لتربط محيط الجسم مع الحبل الشوكي (راجع الفصل الـ 44). تتخصص خلايا أخرى كخلايا شوان، التي تعزل الألياف العصبية لتسهيل نقل السيالات عبر الأعصاب الطرفية. وتُشكِّل خلايا أخرى أعصاب العقد الذاتية، التي تُنظِّم عمل الأعضاء الدَّاخلية والخلايا الغُدية في نُخاع الغدة الكظرية (الشكل 53-20ب). التَّشابه الكيميائي بين هرمون إبينفرين والناقل العصبي نورإبينفرين، الذي تُفرزه العصبونات الودية في الجهاز العصبي الذاتي، قد يكون سببه أنَّ كلًّا من نخاع الغدة الكظرية والعصبونات الودية مُشتق من العُرف العصبي.

خلايا العرف العصبي الجذعية: المسار الجانبي

المجموعة الثانية من خلايا العرف العصبي الجذعية تهاجر من الأنبوب العصبي إلى الفراغ تحت سطح الإكتودرم، فتحتل الفراغ حول جسم الجنين كاملًا. هناك، تتمايز الخلايا إلى خلايا الصبغية في الجلد (الشكل 53-20 أ،ب). إذ تؤدي طفرة في الجينات التي تُؤثر في حياة هذه الخلايا وهجرتها إلى ظهور بقع بيضاء على السطوح البطنية من الجلد، إضافة إلى مشكلات داخلية في الأنسجة الأخرى المشتقة من خلايا العرف العصبي (الشكل 53-20 جـ).

وبسبب تأثير مسار هجرة خلايا العرف العصبي في مصيرها، فإنَّ دراسات وأبحاثًا أجريت للتَّعرُّف إلى الجزيئات التي تتحكم في مسار هجرة مثل هذه الخلايا. ويُعتقد أن جزيئات الالتصاق على سطح الخلايا، وفي الحشوة خارج



الشكل 53-20

مسارات هجرة خلايا العرف العصبي الجذعي ومصايرها. أ. أول موجة من خلايا العرف العصبي الجذعية تُهاجر بطنيًّا عبر النِّصف الأمامي لكلّ قطعة جسدية، في المقابل، تُغادر الموجة الثانية من خلال العرف العصبي الجذعية ظهريًّا، وتُهاجر في الفراغ بين البشرة والقطع. **ب.** تتمايز الخلايا المُهاجرة بطنيًّا إلى أنواع مُختلفة من الخلايا المُتخصِّصة، في حين تتمايز خلايا العرف العصبي التي تُهاجر جانبيًّا لإعطاء خلايا الميلانين الموجودة في الجلد. **جـ.** تؤدي طفرة في الجينات المسؤولة عن وجود خلايا العرف العصبي وبقائها في الثدييات جميعها إلى بقع بيضاء في بطن ومقدمة الرأس لأطفال البشر والفئران! كلّ فرد غير متماثل الجينات لهذه الطفرة، ولهذا فهو يمتلك نصف عوامل البقاء فقط، مقارنة مع الأفراد غير المُصابين.

الخلية تؤدي دورًا مهمًّا في هذا الأمر. فمثلًا، بروتين كادهرين N-cadherin موجود على سطح خلايا العرف العصبي، وتساعد قلة إنتاجه على انفصال هذه الخلايا من الأنبوب العصبي. وبعد مغادرتها الأنبوب العصبي، تظهر على سطح خلايا العرف العصبي مُستقبلات المتكامل Integrin، فتُساعدها على التَّعرف إلى مسارها الذي سوف تُهاجر فيه.

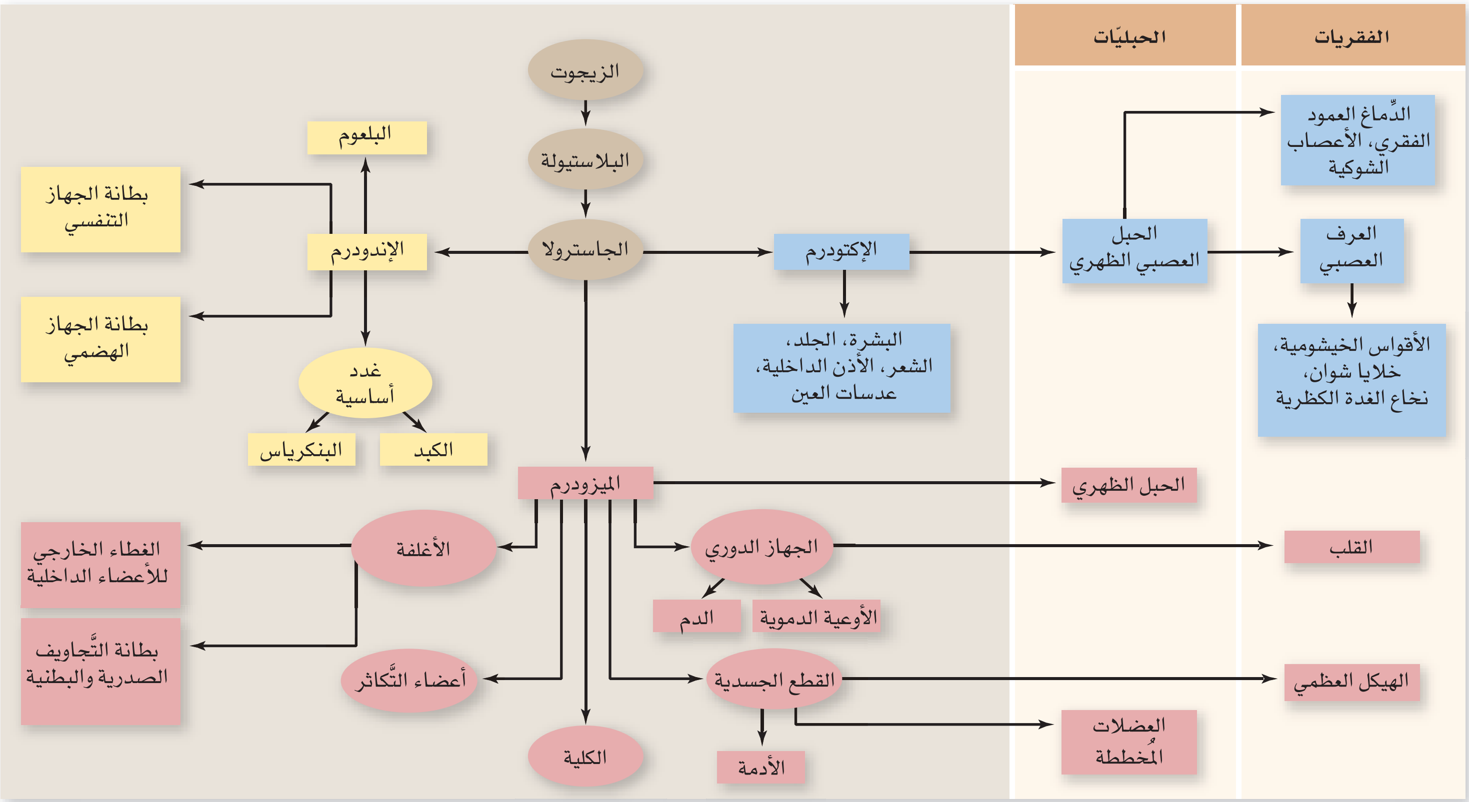
مُشتقات خلايا العرف العصبي مُهمة في تطور الفقريات

الحبليات البدائية، مثل السهيم، هي مخلوقات تتغذى عن طريق ترشيح الغذاء، باستخدام الحركة والضرب السريع للأهداب، من أجل جذب الماء إلى الفم، الذي يخرج بدوره عن طريق الفتحات الموجودة في البلعوم. تطورت هذه الفتحات إلى حُجر خيشومية في الفقريات، حيث سمح هذا التَّركيب بتبادل الغازات بشكل أكبر. لهذا، يُعدّ تطور الحُجر الخيشومية حدثًا مهمًّا في الانتقال من التَّغذية التَّرشيحية إلى الافتراس، الذي يحتاج إلى مُعدَّل أيض عالٍ.

في أثناء تطور الحُجر الخيشومية، تُشكِّل بعض خلايا العرف العصبي الرأسية حواجز غضروفية بين الشقوق البلعومية الجنينية. خلايا عرفية أخرى تُحفِّز جزءًا من الطبقة الجرثومية الوسطى لتُشكِّل العضلات على طول الغضروف، وتشكل خلايا عرف عصبي رأسية أخرى أيضًا الأعصاب التي تحمل السّيالات العصبيّة بين الجهاز العصبي المركزي وهذه العضلات.

كثير من التَّكيُّفات الفريدة للفقريات التي ساعدتها على عيشها في بيئات مُختلفة تتضمن تراكيب نشأت من خلايا العرف العصبي. فقد أصبحت الفقريات مفترسات ذات سرعة عالية في السباحة، ومعدلات أيض عالية. سمح هذا التَّسارع في الأيض بزيادة مستوى النَّشاط مُقارنة مع ما كان قائمًا بين الحبليات البدائية. ومن التَّغيرات التَّطورية الأخرى التي ارتبطت مع مشتقات خلايا العرف العصبي القدرة على تحديد الفريسة الأفضل، والتَّوجه مكانيًّا بشكل أفضل لالتقاط الفريسة والاستجابة السريعة إلى المعلومات الحسّية. إنَّ تطور خلايا العرف العصبي والتَّراكيب المُشتقة منها كانت خطوات مهمة في تطور الفقريات (الشكل 53-21).

التَّحكُّم الجيني في عملية تكوين الأعضاء في الفقريات واللافقريات يعتمد على عائلات من جزيئات إشارات الترميز الخلوية وعوامل الاستنساخ. يستعمل التَّحكُّم في تطور القلب جنينيًّا في ذبابة الفاكهة، والثدييات، البروتينات نفسها. عملية تكوين الجهاز العصبي (التعصبن) تُكوِّن الجهاز العصبي الأساسي في الفقريات. تنشأ خلايا العُرف العصبي، من الأنبوب العصبي، وتُهاجر إلى أماكن مُختلفة لتُكوِّن أنواعًا من الخلايا المُتنوعة. يُؤدي العُرف العصبي إلى تكوين وظهور أعضاء وتراكيب عدّة تبعًا لحياة الحيوان الفقري وتأقلمه مع الوسط.



الشكل 53-21

الأنسجة الأساسية المُشتقة من الطبقات الجرثومية في الحيوان. تُعطي الطبقات الجرثومية الثلاث التي تتكوَّن خلال عملية تكوين الجاسترولا الأعضاء والأنسجة التي في الجسم كلّها، ولكن خلايا العرف العصبي التي تتكوَّن من الإكتودرم تُعطي تراكيب موجودة في الفقريات، مثل الأقواس الخيشومية وعظام الوجه والجمجمة.

5-53 تكوّن المحاور في الفقريات

في التكوين الجنيني للحيوانات، يُحدِّد موقع الخلايا النسبي في طبقات جرثومية مُعيَّنة، وإلى حد كبير، الأعضاء التي ستنشأ عن هذه الخلايا. لقد لاحظت في ذبابة الفاكهة أنَّ نشوء تدرج في تركيز بروتين محدد الشكل داخل أدمة البلاستيولا المُدمجة، أدى إلى بناء محاور أمامية -خلفية وظهرية- بطنية في الجنين. معقد جين *Hox* في الفقريات يعمل بطريقة مماثلة للجينات الذاتية التي تحدد مواقع الأعضاء في المحور الأمامي- الخلفي في ذبابة الفاكهة. ولكن كيف يتمُّ اختيار مصير الخلية على طول المحور الصدري- البطني في أجنة الفقريات؟ بصيغة أخرى، كيف "تعرف" خلايا الإكتودرم الصدرية أنها فوق حبل ظهري مُشتق من الميزودرم، وعلى هذا تُعطي الأنبوب العصبي؟ حلّ مثل هذا السؤال كان من أهم إنجازات علم الأجنة التَّجريبي.

يُحدِّد مُنظِّم سبيمان المحور الظهري–البطني

حلّ عالم الأحياء الألماني الشهير هانز سبيمان وطالبه هيلد مانجولد لُغْزَ المحاور في بداية القرن العشرين. عادة، تُعطي الخلايا المُشتقة من الشفة الظهرية للثقب البلاستيولي في جنين ضفدع في مرحلة الجاسترولا الحبل الظهري. أزال سبيمان ومانجولد خلايا من الشفة الظهرية لجنين، وزرعاها في مكان مُختلف في جنين آخر (الشكل 53–22). وقد زُرعت هذه الخلايا في المكان الذي سوف يُعطي البطن في المُستقبل. لقد وجدا أنَّ بعض الأجنّة أعطت حبلين ظهريين: واحد طبيعي ظهري والآخر على طول البطن. فضلًا على ذلك، تكوَّنت مجموعة كاملة من التراكيب المحورية الظهرية (مثل الحبل الظهري، والأنبوب العصبي، والقطع الجسدية) في الجهة البطنية في معظم هذه الأجنّة.

وعند استخدام بلاستيولات عدة متبرعة ومضيفة مختلفة جينيًّا، تمكّن العالمان من إظهار أنَّ الحبل الظهريّ الثاني الذي نتج عن زراعة خلايا الشفة الظهرية يحتوي خلايا مضيفة، وأخرى مزروعة. وهكذا، فإنَّ الخلايا المزروعة من الشفة الظهرية عملت **بوصفها مُنظِّمات Organizer**، تُحفِّز الخلايا التي يُفترض أن تُعطي بشكل طبيعي تراكيب الجلد والبطن لتُكوِّن تراكيب المحور الظهري. فخلايا البطن يجب أن تحتوي بشكل واضح على معلومات جينية لبرنامج التطور المحوري الجنيني الظهري، إلاّ أنها لا تعبر عنها في أثناء التطورالعادي؛ بل إن إشارات من الخلايا المزروعة من الشفة الظهرية جعلتها تفعل ذلك.

كيف يعمل المُنظِّم؟

المُنظِّم مجموعة من الخلايا تُفرز جزيئات إشارة قابلة للانتشار، تُرسل معلومات تحديد المكان إلى الخلايا المُجاورة. كما شاهدنا في السابق، يمتلك المُنظِّم تأثيرًا قويًّا في التكوين الجنيني للأنسجة المُحيطة. تعمل هذه الإشارات بوصفها مرشدًا يخبر الخلايا المُحيطة ببعدها أو قربها من المُنظِّم. كلما اقتربت الخلية أكثر من المُنظِّم، زاد تركيز جزيئات الإشارة (محدد الشكل) (مُوضَّح في الشكل 53–23). تُعدّ جزيئات الإشارة ومحددات الشكل القابلة للانتشار التي تفرزها جزءًا من طريقة واسعة الانتشار لتحديد المسافات النِّسبية، ومصاير الخلايا في أثناء التكوين الجنيني للفقريات.

عمل محددات الشكل

يُمكن دراسة عمل محدِّد الشكل باستخدام أجزاء معزولة من البلاستيولة. تُقَسَّمُ البلاستيولة إلى شطرين: الشطر الحيواني (الغطاء الحيواني) والشطر الخضري (الغطاء الخضري). إذا أُزيلت الأغطية الحيوانية من بلاستيولة الضفدع، وزُرعت وحدها، فإنَّها سوف تُكوِّن خلايا البشرة المُشتقة من الإكتودرم فقط. ويحدث الشيء نفسه إذا زُرعت الأغطية الخضرية، إذ إنَّها ستُشكِّل خلايا الإندودرم فقط. ولكن إذا زُرعت الأغطية الحيوانية مع الأغطية الخضرية، فإنَّ الأغطية الحيوانية ستُشكِّل تراكيب الميزودرم.

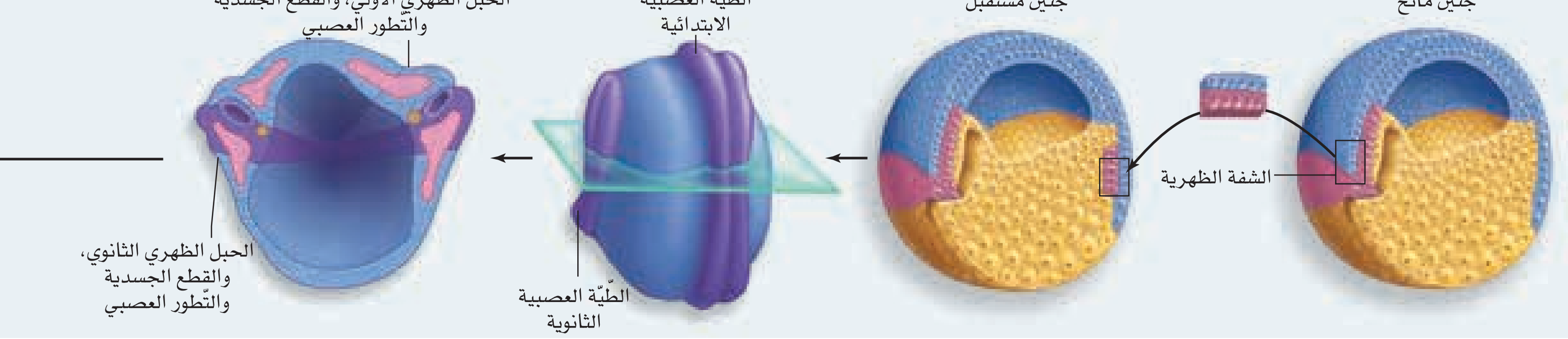
لم يتم التَّعرف إلى الجزيئات المسؤولة عن هذا التَّحفيز بشكل كامل. لكن يمكن أن يتدخل في ذلك أعضاء من عائلة عامل النموّ المحول بيتا Transforming growth factor beta (TGF-B). تشمل هذه العائلة آكتيفن activin وبروتينات *Xenopus* nodal-related proteins (Xnrs) (الجينات المنتجة لها تحدد التناظر اليميني- الشمالي). تتراوح الأدلة على التأثير التَّحفيزي لها بين التأثير غير المُباشر: توقيت ونمط التعبير يتماشيان مع النَّسيج المُحفِّز، إلى تنضيب هذه البروتينات من الأجنة المُتطورة باستخدام محاليل مُتخصِّصة تثبط التَّعبير الجيني.

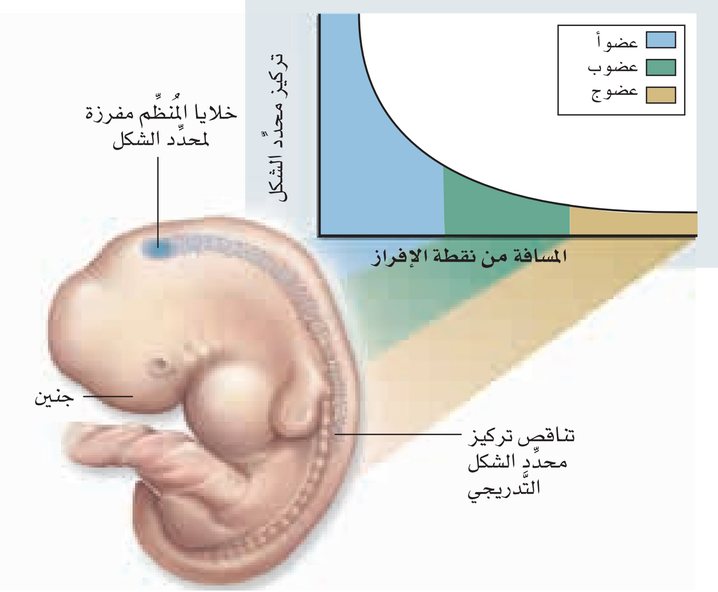
منشأ المُنظِّم

بقيت مُشكلة كيف تُصبح الشفة الظهرية للثقب البلاستيولي منظم سبيمان، وكيف تكتسب قدرتها على تحديد مصير الخلية على طول المحور البطني- الظهري

الشكل 53–22

تجربة سبيمان ومانجولد لزراعة الشفة الظهرية. حفَّز نسيج من الشفة الظهرية من جنين معطٍ تكوين محور ثانٍ من منطقة البطن المُستقبلي، لجنين مُستقبل ثانٍ.





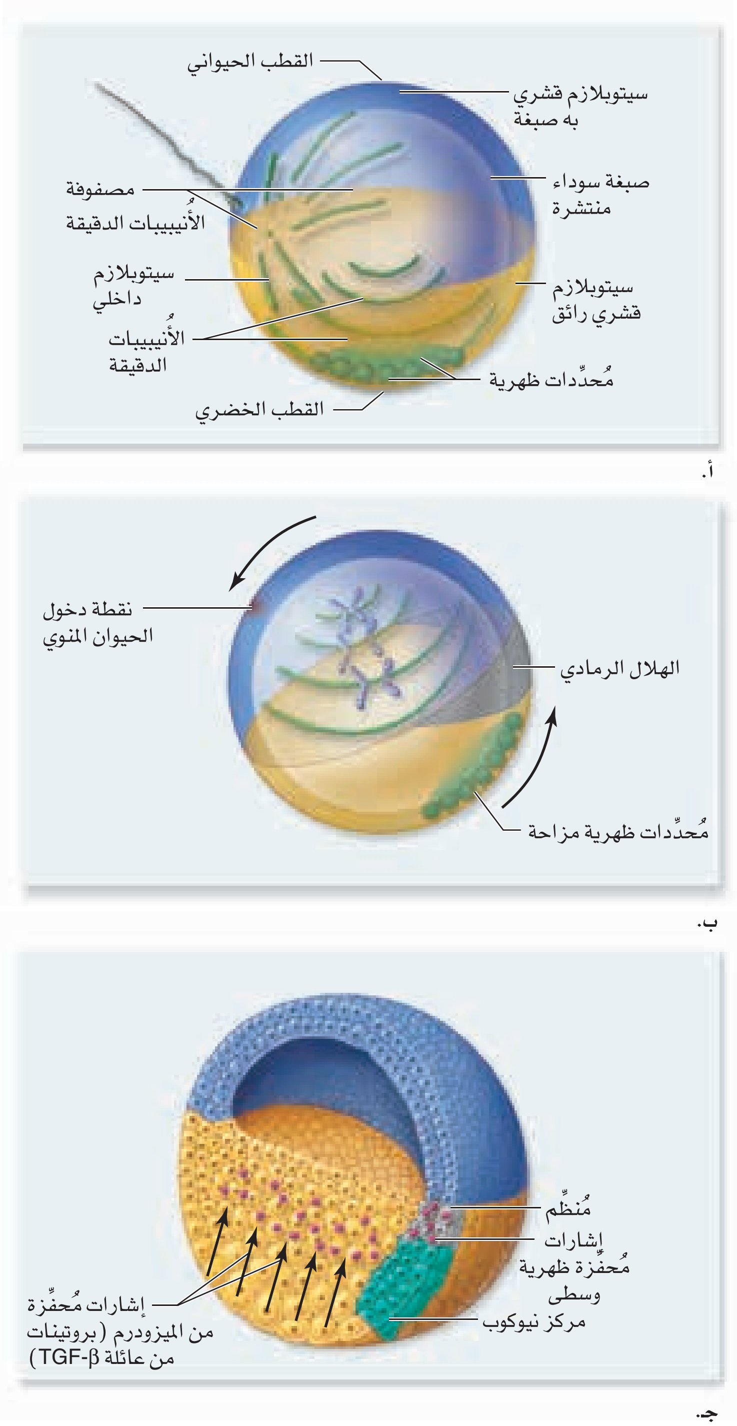
الشكل 53–23

ينشئ المُنظِّم تدرجًا في تركيز محدِّد الشكل. في أثناء انتشار محدِّد الشكل من منطقة المُنظِّم، يصبح أقل تركيزًا. التَّراكيز المُختلفة من محدِّد الشكل تحفِّز تكوين أعضاء مختلفة.

قائمة. في الضفادع، كما هو في ذبابة الفاكهة، تبدأ هذه العملية خلال عملية تكوين البيضة في الأم. في ذلك الوقت، تُصنع مُحدِّدات ظهرية تشفرها الأم، وتوضع داخل البيضة المُتطورة، وتتراكم إحداها في القطب الخضري للبيضة غير المُلقَّحة. عند الإخصاب، تُسبِّب إعادة ترتيب السيتوبلازم انتقال هذه المُحدِّدات إلى الجانب الظهري المُستقبلي في البيضة.

أولًا، تتكوَّن إشارة عند نقطة دخول الحيوان المنوي، فتبدأ تكوين مصفوفة الأُنيبيبات الدَّقيقة، التي تُمكِّن كلًّا من الغشاء البلازمي للبيضة والسيتوبلازم القشري الذي يليه من الدوران حول سطح السيتوبلازم الأعمق. هذا الدَّوران ينقل المُحدِّدات الظهرية التي تشفرها الأم إلى الجهة المُقابلة من نقطة دخول الحيوان المنوي في البيضة (الشكل 53-24 أ، ب). في بعض الضفادع، يتشكل الهلال الرمادي مُقابل نقطة دخول الحيوان المنوي، كما ذُكر سابقًا، وهذا الهلال يُحدِّد المكان المُستقبلي للشِّفة الظهرية.

تستقبل الخلايا المُتكونة في هذه المنطقة خلال عملية التَّفلُّج (وتُدعى مركز نيوكوب Nieuwkoop center نسبة إلى العالِم الذي درسها) المُحدِّدات



الشكل 53–24

تكوين مُنظِّم سبيمان. أ. مُحدِّدات ظهرية موجودة على القطب الخضري لبيضة ضفدع غير مُلقَّحة. عند الإخصاب، تتكون مصفوفة من الأنيبيبات الدَّقيقة عند منطقة دخول الحيوان المنوي. تُنظِّم هذه الأنيبيباتُ أُنيبيباتٍ دقيقةً متوازيةً لتُبطِّن النِّصف الخضري للبيضة بين القشرة والسيتوبلازم. **ب.** يمتطي السيتوبلازم القشري والمُحدِّدات الظهرية هذه الأنيبيبات الدَّقيقة المُتوازية، لتنتقل إلى منطقة مقابلة لنقطة دخول الحيوان المنوي. **ج.** الخلايا التي ترثُ هذه المُحدِّدات الظهرية المُنقولة تكوِّن مركز نيوكوب، الذي يُطلق جزيئات إشارة قابلة للانتشار، وهذه الجزيئات تُحوِّل خلايا تعلوها موجودة في المنطقة الحدودية الظهرية إلى منظم. يتكون المنظم في منطقة الهلال الرمادي، الذي نراه بعد إعادة ترتيب السيتوبلازم عند الإخصاب.

الظهرية التي تحركت خلال الدَّوران القشري. تُسبِّب المُحدِّدات الظهرية تغيُّرًا في التَّعبير الجيني في هذه الخلايا، مُنتجة جزيء إشارة يحفز الخلايا فوقها لتتحول إلى الشفة الظهرية للثقب البلاستيولي (الشكل 53-24 جـ).

المُحددات الظهرية التي تشفرها الأم تُحفِّز إشارات Wnt

تقترح التَّجارب التي أُجريت في السنوات العشر الأخيرة أنَّ المُحدِّدات الظهرية التي تشفرها الأم في الضفدع *Xenopus* هي حمض نووي ريبوزي رسول لبروتينات تعمل على **مسار ترميز Wnt** داخل الخلية. إن جينات *Wnt* مسؤولة عن عائلة من بروتينات الإشارة الخلوية التي تُؤثِّر في التكوين الجنيني لعدد من التراكيب في كلٍّ من الفقريات واللافقريات. يُؤدي تشغيل مسار Wnt في الخلايا الخضرية الظهرية من مركز نيوكوب، إلى تنشيط عامل استنساخ يدخل بدوره النواة ليُنشِّط التعبير عن جينات ضرورية لتحديد المُنظِّم.

تُثبِّط جزيئات ترميز من مُنظم سبيمان التكوين الجنيني البطني

استغرق الأمر عقودًا للوصول إلى هوية الجزيئات التي تصنعها خلايا مُنظم سبيمان ووظيفتها، التي تُحدِّد مصاير خلية الميزودرم الظهرية في الضفادع. وكان الكشف المُفاجئ باستخدام تجارب حديثة أن خلايا الشفة الظهرية لا تحفّز التكوين الجنيني الظهري مُباشرة. بل إن التكوين الجنيني للميزودرم الظهري ناتج عن تثبيط التكوين الجنيني البطني.

يُفرز بروتين يُدعى **بروتين مشكل العظم Bone Morphogenetic protein 4 (BMP4)** في كلّ خلايا المنطقة الحافية (الميزودرم المستقبلي) في جنين الضفدع. فالخلايا التي تملك مستقبلات لبروتين BMP4 لها القدرة على إعطاء مُشتقات الميزودرم. ويتحدَّد مصير خلايا الميزودرم بكمية المُستقبلات التي ترتبط مع بروتين BMP4: كلما زاد عدد جزيئات BMP4 المُرتبطة زاد تحفيز الميزودرم إلى مصيرها.

يكون دور المنظم بإنتاج جزيئات تثبيطية يُمكن لها أن ترتبط مع BMP4 وتمنعها من الارتباط مع المستقبلات، وتُدعى هذه الجزيئات مضادات BMP4. لقد تمَّ التَّعرف إلى نحو 13 جزيئًا موجودًا في مُنظِّم سبيمان، ووظيفتها على ما يبدو أنها مضادات BMP4. تضم هذه بروتينات نوجين Noggin، وكوردوين Chordin، والدِكوبف Dickkopf، وسيريبرس Cerebrus. يدخل نوجين و BMP4 أيضًا في تكوين المفاصل في أصابع القدم واليد، ولهذا فإنَّ البشر الذين يملكون طفرة نقية لبروتين نوجين يمتلكون مفاصل ملتحمة.

وعلى هذا، فإنَّ اختلاف كميات الجزيئات المُثبطة التي تنبعث من مُنظم سبيمان تُؤدي إلى انخفاض في مستوى وظيفة BMP4 في الاتجاه البطني -إلى- الظهري. ترتبط أبعد الخلايا عن المُنظم مع أعلى مستويات BMP4 وتتمايز إلى تراكيب الميزودرم البطني مثل الدَّم والأنسجة الضامة. ترتبط الخلايا التي تقع على منتصف الطريق من المُنظِّم مع كمية متوسطة من BMP4، وتتمايز إلى ميزوديرم متوسط الكمية، ويُكوِّن أعضاء مثل الكلى والأعضاء التناسلية. أما عند مستويات عالية من المُضادات، فإنَّ ارتباط BMP4 يُثبَّط بشكل كامل في المُنظِّم نفسه. وعلى هذا، فإنَّ هذه الخلايا تتبنى أكثر المصاير الظهرية للميزودرم، معطية بذلك القطع الجسدية. يمتد أثر المُنظِّم إلى الإكتودرم؛ لأن تثبيط BMP4 في الإكتودرم يُؤدي إلى تكوين النَّسيج العصبي بدلًا من البشرة (الشكل 53-25).

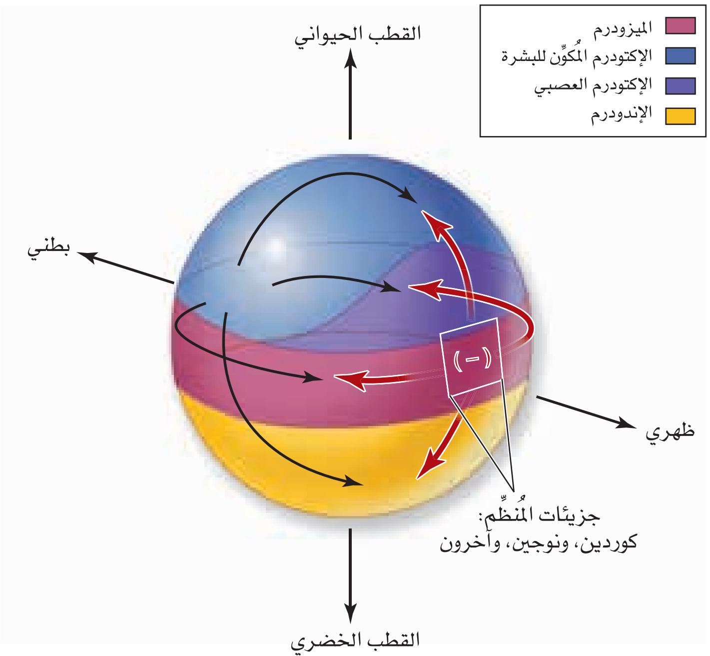
يُشير الدليل إلى أنَّ المُنظِّمات موجودة في كل الفقريات

هناك مجموعة من الخلايا في الدّجاج تقع على حدّ الخطّ البدائي، وتُسمّى **عقدة هِنسِن Hensen's node** وتعمل بشكل مُشابه لعمل الشفة الظهرية للثقب البلاستيولي: فعقدة هنسن تُحفِّز تكوين محور ثانٍ عند زراعتها في منطقة أخرى من جنين الدَّجاج. وقد أثبتت دراسات حديثة أنَّ عقدة هنسن تؤدي دورًا شبيهًا بمُنظِّم سبيمان، إذ تُفرز جزيئات تُثبِّط التكوين الجنيني البطني. تُشبه هذه الجزيئات ما هو موجود في جنين الضفدع. ومرة أخرى، تُوضِّح هذه التَّجارب المحافظة التَّطورية لجينات مُعيَّنة في تطور الحيوان.

إضافة إلى هذا، تعمل إشارات من الحبل الظهري على تشكيل الأنبوب العصبي. يُفرز الحبل الظهري جزيئات إشارة تُدعى القنفذ الصوتي Sonic hedgehog (Shh)، التي تُشبه جزيء hedgehog في ذبابة الفاكهة. يؤدي الترميز بجزيئات Shh دورًا في تحديد مصير خلية بطنية بتأثيرات مُعتمدة على الجرعة شبيهة بتلك الموصوفة في بروتينات عائلة TGF-B التي سبق ذكرها. بهذه الطريقة، فإنَّ التَّحفيز عن طريق الحبل الظهري يجعل العُقد الجسدية تعطي الفقرات، والأضلاع، والعضلات، والجلد اعتمادًا على مستويات Shh الذي تتعرض له الخلايا.

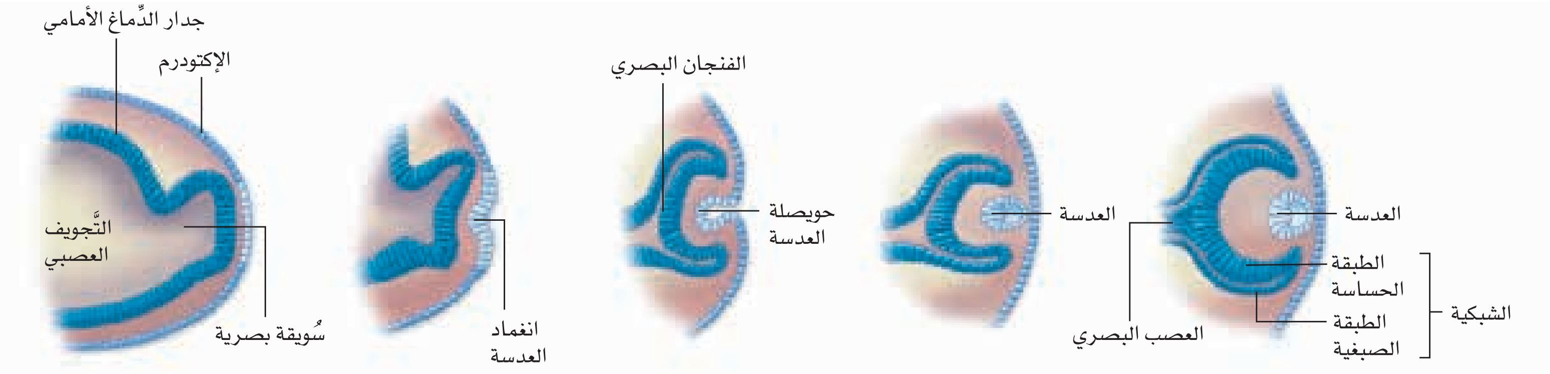
التَّحفيز يُمكن أن يكون أوليًّا أو ثانويًّا

عملية التَّحفيز التي اكتشفها سبيمان تبدو نمطًا أساسيًّا للتكوين الجنيني عند الفقريات. التَّحفيز بين الطبقات الجرثومية الثلاث: الإكتودرم، والميزودرم،



الشكل 53-25

وظيفة مُنظِّم سبيمان. المُنظِّم عبارة عن بيئة مناسبة لجزيئات ترتبط مع بروتينات BMP4 وتُنظِّم عملها. هذه البروتينات هي محدِّدة شكل تُحدِّد مصاير خلايا الطبقة المتوسطة البطنية، عندما تكون بتراكيز عالية.



الشكل 53–26

التكوين الجنيني لعين الفقريات بالتَّحفيز. ينمو امتداد من السويقة البصرية حتى يُلامس سطح الإكتودرم، حيث يُحفِّز مقطعًا من الإكتودرم لينفصل، ويُكوِّن العدسة. تنشأ تراكيب أُخرى للعين من السُّويقة البصرية، حيث تقوم خلايا العدسة بالتَّبادل بتحفيز تكوين المُستقبلات الضوئية في الفنجان البصري.

والإندودرم- يُشار إليه **بالتَّحفيز الأولي Primary induction**. إن عمليةَ التمايز التي تُكوِّن الجهاز العصبي المركزي في أثناء مرحلة تكوين الجهاز العصبي بتفاعل بين الجهة الظهرية للإكتودرم والجهة الظهرية للميزودرم الذي ينتج عنه الأنبوب العصبي، مثالٌ على التَّحفيز الأولي.

أما التَّحفيز الذي يحدث بين أنسجة تمَّ تحديد تطورها بحسب مسار تطور جنيني مُعيَّن فيُسمى **التَّحفيز الثانوي Secondary induction**. التكوين الجنيني لعدسة العين مثال على التَّحفيز الثانوي. في الفقريات، تتطور العين بوصفها امتدادًا للدِّماغ الأمامي، إذ تنمو سويقة خارجًا حتى تتلامس تقريبًا مع طبقة خارجية سطحية (الشكل 53-26). عند نقطة فوق السويقة النامية مُباشرة، تنفصل طبقة من الإكتودرم السطحية، مكونةً عدسة شفافة. يحتاج تكوين العدسة من الإكتودرم السطحية إلى تحفيز من الإكتودرم العصبي الذي يقع تحته مُباشرة.

كان هذا واضحًا بتجارب الزراعة التي قام بها سبيمان. فعندما تبدأ السويقات البصرية للعينين في البروز من الدِّماغ وقبل تكوين العدسة، كانت تُنزع واحدة من السويقات البازغة، وتُزرع مباشرة تحت طبقة خارجية سطحية في المنطقة التي سوف تتطور طبيعيًّا إلى بشرة الجلد (كالموجودة في البطن مثلًا). عند حصول هذه العملية، تتكون العدسة في خلايا إكتودرم البطن في المنطقة التي زُرعت فيها السويقة. تتكون هذه العدسة بسبب إشارات التحفيز التي تُرسلها السويقة الموجودة أسفلها مباشرة.

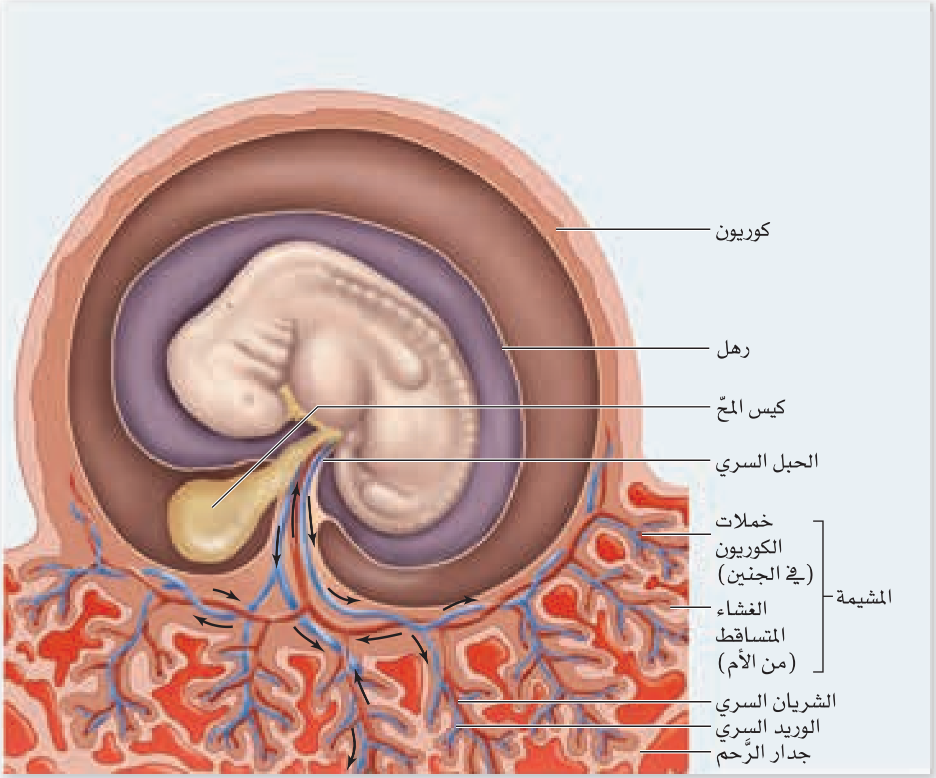
الشفة الظهرية للثقب البلاستيولي، وعقدة هِنْسِن في أجنّة الحيوانات الرَّهلية تؤديان دورين مُتماثلين في عملية تكوُّن المحاور في الفقريات. عن طريق تثبيط جزيئات BMP4، يحفز المُنظِّم الإكتودرم ليكوِّن النسيج العصبي والطبقة المتوسطة، لتُكوِّن الميزودرم الظهري. يؤدي الحبل الظهري دورًا في إظهار الأنبوب العصبي والقطع الجسدية بوجود جزيئات Shh. يُؤدي التَّحفيز الأولي بين الطبقات الجرثومية إلى تكوين الجهاز العصبي في الفقريات، في حين يعمل التَّحفيز الثانوي على تكوين تراكيب، مثل عدسة العين.

6-53 التكوين الجنيني في الإنسان

يستمر تطور الجنين في الإنسان من الإخصاب إلى الولادة 266 يومًا، أو تسعة أشهر. تُقسَّم هذه المدة إلى ثلاث فترات تسمى **أثلاثًا Trimesters**. وقد قمنا بوصف تطور الجنين، كما يحدث في كلّ ثلث. وقد لخصنا لاحقًا، الولادة (الوضع)، ورعاية المولود، وتطور ما بعد الولادة للمواليد.

في الثلث الأول من الحمل، يدخل الزَّيجوت في مراحل تطوّر وتمايز سريعة

يمرُّ الجنين، بعد 30 ساعة من الإخصاب، بالتَّفلُّج الأول، ويحدث التَّفلُّج الثاني بعد 30 ساعة أخرى. يصل الجنين الرحم، بعد 6-7 أيام من الإخصاب، حيث يكون قد تميَّز إلى كيس بلاستيولي. كما ذكرنا سابقًا، يتكون الكيس البلاستيولي



أ.

ب.

الشكل 53–27

تركيب المشيمة. أ. تحتوي المشيمة على مكوّن للجنين، هو الخملات الكوريونية، ومكوّن من الأم، هو الغشاء المتساقط. يدخل الدَّم غير المحمّل بالأكسجين للجنين القادم من الشرايين السرية (الشرايين الجنينية) (تظهر باللون الأزرق) المشيمة، حيث يلتقط الأكسجين والغذاء من دم الأم. ثم يعود الدَّم المحمل بالأكسجين في الوريد السري (يظهر باللون الأحمر) إلى الجنين. **ب.** لاحظ أنَّ الجنين وعمره 7 أسابيع مُحاط بالكيس الرهلي المملوء بالسائل.

من كتلة خلايا داخلية سوف تُكوِّن جسم الجنين فيما بعد، وتحيط بها طبقة من الخلايا السطحية المغذية (انظر الشكل 53-10).

تخترق الخلايا السطحية المغذية بطانة الرحم في عملية تُدعى **الانغراس Implantation**. وينمو الكيس البلاستيولي بسرعة مُحفِّزًا تكوين الرّهل والكوريون.

التكوين الجنيني في الشهر الأول

خلال الأسبوع الأول بعد الإخصاب، يشترك الكوريون قيد التكون، وأنسجة بطانة الرحم في الأم في تكوين المشيمة (الشكل 53-27). داخل المشيمة، يقترب دم كلّ من الأم والجنين بشكل كبير إلا أنهما لا يختلطان. تقوم المشيمة بتبادل الغازات، وإيصال الغذاء إلى الجنين، وإزالة سمّيّة بعض المركبات التي قد تدخل الدورة الدموية الجنينية، وتؤدي المشيمة دورًا في إفراز بعض الهرمونات. لا تتمكن المشيمة من منع بعض المواد، مثل الكحول، والمخدرات، والمضادات الحيوية، من الدُّخول إلى الجنين.

أحد الهرمونات التي تُفرزها المشيمة يُدعى هرمون مُنشِّط الغدد التناسلية الكوريوني البشري (hCG)، وقد نُوقش في (الفصل الـ 52). يُفرز هذا الهرمون الخلايا السطحية المغذية حتى قبل أن تتحول إلى كوريون، وهو الهرمون الذي يكشف عنه في فحص الحمل. يعمل هرمون hCG على إدامة الجسم الأصفر في الأم. الجسم الأصفر بدوره يُفرز هرمون إسترادايول وهرمون بروجستيرون، وهما يمنعان الطمث والإباضة اللاحقة.

تحدث عملية تكوين الجاسترولا بعد أسبوعين من الإخصاب، وتتكون الطبقات الجرثومية الثلاث. تحدث عملية تكوين الجهاز العصبي في الأسبوع الثالث. وتتكون أول قطعة جسدية، ويتكون من هذه القطعة العضلات والفقرات، والأنسجة الضامة. تظهر في نهاية الأسبوع الثالث، أكثر من 12 قطعة جسدية، وتظهر الأوعية الدموية والأمعاء. عند هذه النقطة، يكون طول الجنين 2 ملم تقريبًا.

يبدأ تكوين الأعضاء في الأسبوع الرابع (الشكل 53-28 أ). إذ تتكون العينان، ويكوّن القلب الأنبوبي الحجيرات الأربع للقلب، ويبدأ بالنبض المُنسق، كما سيصنع

أ.

ب.

ج.

د.

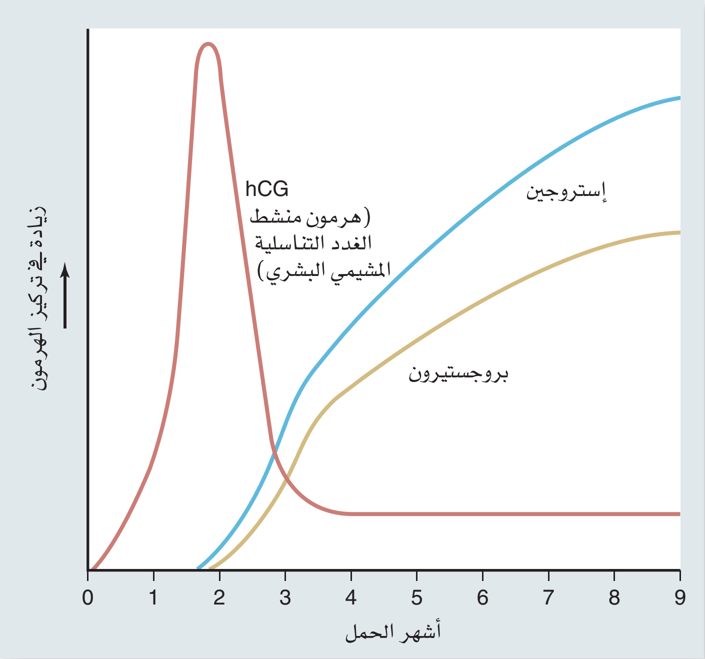
الشكل 53−28

التكوين الجنيني في الإنسان. أ. 4 أسابيع، (ب) 7 أسابيع، (ج) 3 أشهر، و (د) 4 أشهر.

في بقية عمر المخلوق. ينبض القلب 70 نبضة في الدقيقة، و 2.5 مليار مرة خلال فترة عمر مقدارها 70 سنة. في نهاية الأسبوع الرابع، يصبح أكثر من 30 زوجًا من القطع الجسدية واضحًا، وتبدأ براعم اليد والقدم في التَّكوُّن. ويصبح طول الجنين 5 ملم. على الرَّغم من أنَّ أحداث التكوين الجنيني أصبحت مُتقدمة، فإن نساء كثيرات لا يكنَّ مُدركات بأنَّهن حوامل عند هذه المرحلة. تحدث مُعظم حالات الإجهاض التلقائي كثيرًا في أثناء هذه الفترة بسبب خلل أو علّة في الجنين.

الشهر الثاني

تستمر عملية تكوين الأعضاء خلال الشهر الثاني (الشكل 53-28 ب). تأخذ الأطراف شكلها الذي تكون عليه في الإنسان البالغ. الذراعان، والرِّجْلان، والركبتان، والأظافر، والأصابع كلّها تظهر، ويظهر أيضًا ذيل عظمي صغير، ما يذكرنا بماضينا التطوري، وتلتحم عظام الذيل لتكوين العصعص فيما بعد.



الشكل 53-29

إفراز الهرمونات من المشيمة. تُفرز المشيمة هرمون منشط الغدد التناسلية المشيمي البشري (hCG)، الذي يصل أعلى مستوى له خلال الشهر الثاني من الحمل، ثم يتراجع تركيزه بعد ذلك. بعد خمسة أسابيع، تُفرز المشيمة كميات مُتزايدة من إستروجين وبرجستيرون.

استقصاء

إن التراكيز المرتفعة لهرمونات إسترادايول وبروجستيرون التي تفرز من المشيمة تمنع الإباضة وتكوين جنين جديد خلال الحمل. ما التأثير المتوقع لهذه التراكيز المرتفعة في غياب الحمل؟

تبدأ أهم الأعضاء في الظهور داخل البطن، مثل الكبد، والبنكرياس، والمرارة. في نهاية الشهر الثاني، يُصبح طول الجنين 25 ملمترًا، ووزنه 1 جرام تقريبًا، ويبدو الجنين إنسانًا واضح المعالم. في الأسبوع التاسع، يتميَّز انتقال الجنين من **غير مُخلَّق Embryo** إلى **مُخلَّق Fetus**. في هذا الوقت، تكون الأعضاء الأساسية في الجسم جميعها موجودة وفي مكانها المُناسب.

الشهر الثالث

يظهر الجهاز العصبي، وتبدأ اليدان والرِّجلان في الحركة (الشكل 53-28 جـ). ويبدأ الجنين في إظهار تعابير الوجه، ويظهر الجنين أفعالًا مُنعكسة بدائية مثل المصّ والرّكل.

بعد نحو عشرة أسابيع، ينخفض إفراز هرمون hCG من المشيمة، ولهذا تبدأ المشيمة في الاضمحلال. ومع هذا، لا يوجد طمث؛ لأنَّ المشيمة تبدأ بإفراز إستراداول وبروجستيرون بذاتها (الشكل 53-29).

تُكمل المستويات المرتفعة لهذين الهرمونين في الدَّم عند الحمل تثبيط هرموني المُنشِّط للحويصلات (FSH) والمُنشِّط للجسم الأصفر (LH)، ما يُؤدي إلى منع الإباضة. ويحافظ هذان الهرمونان أيضًا على الرحم ويهيئانه للطلق والولادة، ويُحفِّزان تطور الغدد الحليبية لإنتاج الحليب بعد الولادة.

في الثلث الثاني، يتطور تركيب الجسم الأساسي أكثر

تكبر العظام خلال الشهر الرابع (الشكل 53-28 د)، وفي نهاية الشهر، تشعر الأم بضربات الجنين. في نهاية الشهر الخامس، يُمكن سماع نبضات قلب الجنين من خلال سماعة الطبيب، ويُمكن رؤيتها على شاشة جهاز التصوير الصوتي الجنيني في بداية الأسبوع العاشر.

في الشهر السادس، تبدأ الأذن في النمو؛ وفي نهايته، يُصبح وزن الجنين نحو 600 جم تقريبًا، وطوله نحو 300 ملمتر. إنَّ مُعظم نمو قبل الولادة لا يزال قادمًا على الطريق، فالجنين لا يستطيع العيش خارج الرَّحم دون تدخلات طبية خاصة.

في الثلث الثالث، تنضج الأعضاء الجنينية لدرجة يُمكن للجنين فيها العيش خارج الرحم

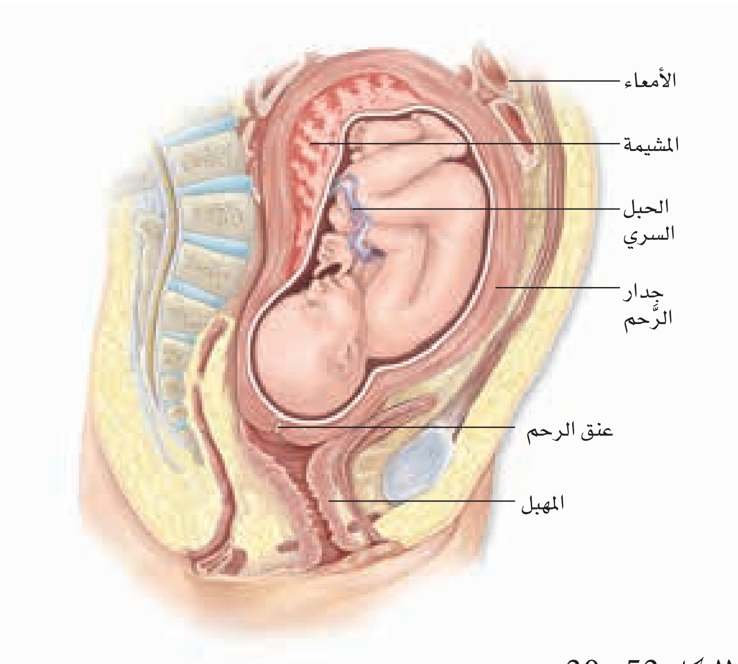
تكون هذه الفترة فترة نموّ ونضج للأعضاء بشكل تام. إذ يتضاعف وزن الجنين مرات عدة، علمًا بأن هذه الزيادة لن تكون الوحيدة التي تحدث. تتشكَّل مُعظم الأعصاب المهمة في الدِّماغ، والكثير من العصبونات (الخلايا العصبية) الجديدة في هذه الفترة. النمو العصبي بعيد عن الاكتمال عند حدوث الولادة. وإذا قدّر للجنين البقاء في الرحم لغاية اكتمال النمو العصبي، فسينمو لحجم كبير تصعب معه الولادة الآمنة من خلال الحوض. ولهذا، فإنَّ المولود يولد حالما تكون احتمالية عيشه خارج الرحم عالية، ويستمر نموّ دماغه، وتُنتج خلايا عصبية جديدة حتى بعد الولادة بأشهر.

تُؤدي تغيُّرات حرجة في الهرمونات إلى الولادة

في بعض الثدييات، يُحفِّز تغيير مستويات الهرمونات في الجنين المتطور عملية الولادة. عند أجنة هذه الثدييات، تُفرز طبقة إضافية من الخلايا موجودة في قشرة الغدة الكظرية، هرمونات قشرية ستيرويدية تقوم بتحفيز الرحم على إنتاج بروستاجلاندين الذي يُحفِّز عضلات الرحم الملساء بالانقباض بقوة.

لا تمتلك الغدد الكظرية في أجنة الإنسان هذه الكتلة من الخلايا، لذلك فإنَّ الولادة في الإنسان لا تبدأ بهذه الطريقة. يُطلق رحم الأم بروستاجلاندين بسبب ارتفاع مستويات إستراديول من المشيمة. يُشجِّع إستراديول الرَّحم أيضًا على تصنيع كميات أكثر من مستقبلات أُكسيتوسين، بحيث يُصبح الرَّحم أكثر استجابة لهرمون أُكسيتوسين بشكل مُتزايد.

يبدأ البروستاجلاندين انقباضات الرحم، ولكن تغذية راجعة حسية من الرَّحم تُحفِّز إنتاج أكسيتوسين من الفصّ الخلفي للغدة النُّخامية. ويعمل كلٌّ من بروستاجلاندين وأكسيتوسين على تحفيز انقباضات الرَّحم، دافعةً الجنين إلى الأسفل (الشكل 53-30). وتقوم تغذية راجعة إيجابية بتسريع انقباضات الرَّحم ما يُؤدي إلى الطلق. في البداية، تحدث انقباضات عدة في الرحم في الساعة، ولكن العدد يزداد إلى انقباضة في كل 2-3 دقائق. في النهاية، تقذف انقباضات قوية مصحوبة مع دفع الأم الإرادي الجنين إلى الخارج ليصبح مولودًا حديث الولادة *Neonate*.



الشكل 53-30

وضع الجنين قبل الولادة مباشرة. يُغيِّر الجنين الموجود في الرحم من تشريح الأم بشكل كبير. تُرفع المعدة والأمعاء بعيدًا إلى الأعلى، مع عدم شعور بالرَّاحة نتيجة لضغط الجنين على أسفل الظهر. في الولادة الطبيعية، يخرج الجنين من عنق الرَّحم الذي يجب أن يتوسع بشكل كبير ليسمح للجنين بالمرور.

بعد الولادة، تقذف انقباضات مستمرة للرحم المشيمة والأغشية المرافقة لها، التي تُسمّى معًا الخلاصة *Afterbirth*. ولا يزال الحبل السري مربوطًا مع الطفل، حيث يقوم الطبيب أو القابلة بربط الحبل وقطعه لتحرير المولود. يمنع تجلُّط الدَّم وانقباضات عضلات الحبل نزف الدَّم الشديد.

حضانة المواليد صفة مُميِّزة للثدييات

يحدث إنتاج الحليب، أو **الإدرار Lactation**، في حويصلات الغدد الحليبية عندما يتمُّ تحفيزها من القسم الأمامي للغدد النخامية بإفراز هرمون البرولاكتين. يسير الحليب المُنتج من الحويصلات عبر قنوات، ومن ثمَّ إلى حلمات الرِّضاعة.

خلال الحمل، تُشجِّع المستويات العالية من بروجسترون تكوين الحويصلات الحليبية، في حين تشجّع المستويات العالية من إستراديول تكوين القنوات الحوصلية. ولكن، هرمون إستراديول يُثبِّط تأثيرات البرولاكتين على الغدد الحليبية، ويثبط هذا الهرمون إنتاج البرولاكتين عن طريق تشجيع إنتاج الهرمون المثبط للبرولاكتين من تحت المهاد. لذلك، تتهيأ الغدد الحليبية في أثناء الحمل، ولكنها لا تنتج حليبًا.

بعد التخلص من المشيمة عقب الولادة، تنخفض مستويات إستراديول وبروجستيرون بسرعة في دم الأم. يُؤدي هذا الانخفاض إلى السماح للجزء الأمامي للغدّة النخامية بإفراز هرمون برولاكتين الذي يقوم بتحفيز الحويصلات الحليبية على إنتاج الحليب. تُحفِّز إشارات حسية مُرتبطة بعملية مصّ الطفل للحليب (الرضاعة) الجزء الخلفي للغدّة النخامية على إفراز أكسيتوسين الذي ينشط العضلات الملساء حول حويصلات الحليب، فتنقبض، وتدفع الحليب من حلمات الرِّضاعة. يُعرف هذا المسار بمنعكس إدرار الحليب *Milk let-down reflex*، وهو موجود في ثدييات أخرى. يسبب إفراز أكسيتوسين خلال الإرضاع انقباض عضلات الرحم، مثلما يحدث خلال الولادة. ويُساعد هذا الرَّحم ليعود إلى وضعه الطبيعي قبل الولادة.

يُسمّى أول حليب يُنتج بعد الولادة **اللبأ Colostrum**، وهو سائل مصفر مُغَذٍّ وغني بأجسام مضادة من الأم. تبدأ صناعة الحليب بعد 3 أيام من الولادة. أمهات كثيرات يرضعن سنة أو أكثر. وعندما يتوقفن عن الإرضاع، فإنَّ الحليب يتراكم في الأثداء مُحفِّزًا الدِّماغ على التوقف عن إنتاج البرولاكتين، ويتوقف بذلك إنتاج الحليب.

يستمر تطور الجنين في الإنسان بعد الولادة سنوات عدة

يستمر نمو المواليد بسرعة بعد الولادة، حيث يزداد وزنهم ويتضاعف بعد شهرين. ولأنَّ الأعضاء تنمو بنسب مُختلفة، وتتوقف عن النمو في أوقات مُختلفة، فإنَّ النِّسب الجسمية للوليد تختلف عما هي في البالغ. فالرَّأس، مثلًا أكبر في المواليد الجدد، ولكنه ينمو بعد الولادة بشكل بطيء مقارنة ببقية أجزاء الجسم. يُدعى مثل هذا النمو الذي تنمو فيه المُكونات بمعدلات مُختلفة **النمو مُختلف الأقيسة Allometric growth**.

الشكل 53-31

النُّمو مُختلف الأقيسة. ينمو الفك في صغير الشمبانزي بسرعة أكبر من باقي الرَّأس. ولهذا، يكون شكل رأس الشمبانزي البالغ مُختلفًا عن شكل رأس وليد الإنسان، ينمو الفك بمُعدَّل قريب من بقية الرأس، ولهذا يكون شكل الرأس، في البالغ شبيهًا بما هو عند المواليد الجُدد.

في مُعظم الثدييات، يُعدّ نموّ الدِّماغ ظاهرة جنينية (تحدث في مرحلة تكون الجنين). في قرود الشمبانزي مثلًا، ينمو الدِّماغ والعظام المُحيطة به المُكوِّنة للجمجمة قليلًا بعد الولادة، في حين يستمر نمو عظام الفك. لهذا، يختلف رأس قرد الشمبانزي البالغ عن شكل رأس الشمبانزي الجنين (الشكل 53-31). في جنين الإنسان، بالمُقارنة، ينمو الدِّماغ والقحف المُحيط بالدِّماغ، وعظام الفك بالمُعدَّل نفسه. لهذا، لا تتغير نسب الفك إلى القحف بعد الولادة. ولذا، يبدو شكل رأس الإنسان البالغ والجنين متماثلين.

إنَّ حقيقة استمرار نمو الدِّماغ لدى الإنسان بعد الولادة ببضع سنوات يُشير إلى أهمية التَّغذية، وإلى أهمية أمان البيئة في تلك المرحلة، من أجل تطور القدرة الكامنة لذكاء الشخص.

تبدأ المراحل الحرجة من التكوين الجنيني عند الإنسان مُبكرًا بعد الحمل، وخلال الثلث الأول من الحمل؛ أما الأشهر الستة اللاحقة من الحمل فتُعدّ فترة نمو ونضج بشكل أساسي. نمو الدماغ لم يكتمل بعد على الرغم من ذلك في نهاية الثلث الثالث من الحمل، ويجب أن يكتمل نمو الدِّماغ بعد الولادة. تُبقي هرمونات في دم الأم على البيئة المُغذِّية للرَّحم واللازمة لنمو الجنين؛ تُحفِّز تغيُّرات في إفرازات ومستويات الهرمونات الولادة والإرضاع.

مراجعة المفاهيم

53-1 الإخصاب

أول مرحلة في المخلوقات التي تتكاثر جنسيًّا كلّها هي الإخصاب- اتحاد الجاميتين الذكري والأنثوي (الجدول 53-1).

- يحدث الإخصاب على ثلاث مراحل، هي: اختراق الحيوان المنوي والتحام الأغشية، وتنشيط البيضة، والتحام النويات.
- لكي يقوم الحيوان المنوي بتلقيح بيضة، يجب عليه أن يخترق الطبقات الخارجية ليصل إلى الغشاء البلازمي (الشكل 53-1).
- يحتوي الجسم القمي على أنزيمات هاضمة تُمكّن الحيوان المنوي من عبور الطبقات الخارجية نحو البيضة.
- التحام الغشاء البلازمي في كلٍّ من البيضة والحيوان المنوي يسمح لنواة الحيوان المنوي بالعبور مباشرة إلى سيتوبلازم البيضة.
- التحام الأغشية البلازمية يُطلِقُ عملية تحفيز البيضة عبر إطلاق الكالسيوم الذي يُحفِّز تغيُّرات في البيضة (الشكل 53-2).
- منع تعدُّد النُّطف يشمل تغيُّرات في الكمون الغشائي، وتعديل الغلاف الخارجي للبيضة.
- اختراق الحيوان المنوي له تأثيرات أُخرى في البيضة: يكتمل الانقسام المنصف؛ وتحدث إعادة ترتيب السيتوبلازم، ويتصنَّع البروتين (الشكل 53-4، و53-5).
- ينتهي الإخصاب عند اتحاد نواة حيوان منوي أحادي المجموعة الكروموسومية مع نواة بيضة أحادية المجموعة الكروموسومية.

53-2 عملية التَّفلُّج ومرحلة البلاستيولة

المرحلة الثانية في التكوين الجنيني الحيواني هي الانقسامات السريعة في الزيجوت لإنتاج كمية كبيرة من خلايا صغيرة.

- التَّفلُّج سلسلة دورية من الانقسامات الخلوية التي لا تزيد من حجم الجنين، وإنما تُنتج خلايا أصغر تُدعى الفلجات.
- تكون الفلجات الخارجية مرتبطة مع بعضها بروابط قوية، وتؤدي عملية ضخ أيونات الصوديوم إلى الفراغات داخل الخلايا إلى تكوين تدرُّج أسموزي، يجلب الماء ويُكوِّن كرة من الخلايا تُدعى البلاستيولة.
- أنماط التَّفلُّج متنوعة، وتتأثّر بكمية المُحّ (الجدول 53-2).
- عملية التَّفلُّج في الثدييات كاملة الانشطار، ولكن الكيس البلاستيولي المجوف يحوي كتلة خلوية داخلية شبيهة بالقرص البلاستيولي الموجود في الزَّواحف والطّيور (الشكل 53-10).
- الفلجات قد تلتزم بمسارها التَّطوري أو لا تلتزم.

53-3 عملية تكوين الجاسترولا

تُؤسِّس عملية تكوين الجاسترولا لخطة الجسم الأساسية، وهي تُكوِّن الطبقات الجرثومية الثلاث في جنين الحيوان.

- تُشكِّل الجاسترولا الطبقات الجرثومية الثلاث: الإندودرم، والإكتودرم، والميزودرم (الجدول 53-3).
- تتحرك الخلايا خلال عملية تكوين الجاسترولا باستخدام طرق متنوعة لتغيير الشكل، كالانبعاج، أو حركات أُخرى مثل الحركة اللولبية، والإدخال، وانفصال الصفائح.
- تعتمد حركة الخلايا خلال مرحلة تكوين الجاسترولا على كمية المُحّ أيضًا.
- في الخلايا قليلة المُحّ، يبدأ تكوين الجاسترولا في الحركة اللولبية للخلايا من الصفيحة الخضرية المنبسطة لتكوين المَعْي البدائي.
- في الضفادع، تُهاجر طبقة من الخلايا نحو القطب الخضري، ومن ثَمَّ تتحرك لولبيًّا لتُحيط بالمُحّ عبر الشِّفة الظهرية للثُّقب البلاستيولي (الشكل 53-12).
- في الطّيور، تنفصل أدمة البلاستيولة لتكوين التجويف البلاستيولي، وتُهاجر خلايا سطحية عبر الخط الابتدائي (الشكل 53-13).
- تكوين الجاسترولا في الثدييات شبيه بما عند الطيور (الشكل 53-14).
- كعملية تأقلم للحياة البرية، تكون الأنواع الرهلية أغشية عدة خارج الجنين: الكيس المُحّي، والرّهل والكوريون، والممبار، الذي يُغذِّي الجنين، ويحميه (الشكل 53-15).

53-4 تكوين الأعضاء

يتمُّ في هذه المرحلة تكوين الأعضاء في مكانها المُناسب بتفاعل الخلايا ضمن الطبقات الجرثومية الثلاث أو بينها.

- إلى حد كبير، يُحدِّد موقع الخلية في الجنين مصيرها، في عملية تُسمّى التَّحديد الخلوي.
- يُمكن التأسيس لمصير الخلية بوراثة مُحدِّدات سيتوبلازمية من الأم، وعن طريق تفاعل للخلايا، يُسمّى الحثّ. (الأشكال 53-16، و53-17).
- في الفقريات، يبدأ تكوين الأعضاء بعملية تكوين الجهاز العصبي، وتكوين القطع الجسدية (الأشكال 53-18 – 53-20).
- مشتقات خلايا العرف العصبي مهمة في تطور الفقريات، وأدى وجودها إلى كثير من الأدوار البيئية (الشكل 53-21).

53-5 تكون المحاور في الفقريات

حدَّد علم الأجنَّة التَّجريبيّ كيفية اختيار مصير الخلية في المحور الظهري- البطني.

- يتحدَّد المحور الظهري- البطني عن طريق مُنظِّم سبيمان. المنظمات هي مجموعة من الخلايا التي تنتج تدرُّجًا من جزيئات الإشارات القابلة للانتشار، والتي تنقل معلومات موقعية إلى الخلايا الأخرى (الأشكال 53-23 و53-24).
- يبدأ تكوين المحور بمُحدِّدات ظهرية تشفرها الأم، وهي ربما تكون حمضًا نوويًّا ريبوزيًّا رسولًا، الذي يُنقل 180° بعيدًا عن نقطة دخول الحيوان المنوي.
- محدِّدات الشكل جزيئات قد تكون مُثبِّطة، أو مُحفِّزة للتكوين الجنيني على طول مسار مُعيَّن. ويقوم مُنظِّم سبيمان بتحفيز تكوين الجانب الظهري بمنع تطور الجانب البطني (الشكل 53-25).
- التَّحفيز الأولي يحدث بين الطبقات الجرثومية الثلاث، والتَّحفيز الثانوي بين أنسجة تمَّ تحديد مصيرها.

53-6 التكوين الجنيني في الإنسان

يستمر التكوين الجنيني في الإنسان 266 يومًا، ويُقسَّم إلى ثلاث مراحل، كلُّ مرحلة 3 شهور تُسمّى الأثلاث.

- تهضم الخلايا السطحية المغذية جدار الرَّحم، وتنغرز فيه.
- في فترة الثلث الأول من الحمل، يعايش الزَّيجوت أحداثًا سريعة من التَّطور والتَّمايز.
- يكوّن غشاء الكوريون، وأنسجة من بطانة الرَّحم المشيمة خلال الأسبوع الثاني (الشكل 53-27).
- تحدث عملية تكوين الجاسترولا في الأسبوع الثاني، وفي الأسبوع الثالث تحدث عمليتا تكوين الجهاز العصبي وتكوين القطع الجسدية، وتظهر الأوعية الدَّموية.
- يبدأ تكوين الأعضاء في الأسبوع الرابع، إذ يبدأ الذراعان والرِّجلان في الظهور.
- في الشهر الثاني، يستمر تكوين الأعضاء، فتتكون الأطراف، والأصابع، والذيل.
- يتميز الأسبوع الثامن بانتقال الجنين من مرحلة الجنين غير المُخلَّق إلى مرحلة الجنين المُخلَّق، عندما تأخذ الأعضاء كلّها مكانها في الجسم.
- يتكون الجهاز العصبي في الشهر الثالث.
- في الثلث الثاني من الحمل يستمر النمو، ويتطور شكل الجسم أكثر.
- الثلث الثالث هو فترة النمو، تنضج فيه أعضاء الجنين، ويُصبح قادرًا على العيش خارج الرَّحم.
- تبدأ الولادة بإفرازات قشرية ستيرويدية من الجزء القشري من الغدة الكظرية التي تُحفِّز إنتاج البروستاجلاندين، الذي يُسبِّب انقباضات الرَّحم.
- تتطلب حضانة الطفل انعكاسات عصبية هرمونية، تُسبِّب إنتاج الأكسيتوسين وإفراز الحليب.
- يستمر التكوين الجنيني حتى بعد الولادة، حيث تنمو الأعضاء بسرعات مُختلفة، وهو ما يُدعى النُّمو مُختلف الأقيسة (الشكل 53-31).

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. رزقت ابنة عم لك بتوءم. وقد أخبرتك بأنَّ التوءم نتج عن تلقيح حيوانين منويين لبيضة واحدة. ستجيبها:
   أ. نعم، صحيح؛ هذه أكثر طرق تكوين التوائم شيوعًا.
   ب. غير صحيح؛ لأنه لا يمكن لحيوانين منويين أن يُلقِّحا بيضة واحدة؛ لأنَّ حيوانًا منويًا واحدًا يعبر عنق الرحم.
   ج. غير صحيح؛ لأنَّ الحبيبات القشرية تمنع اختراق أكثر من حيوان منوي للبيضة.
   د. غير صحيح؛ لأنَّ البيضة غير المُلقحة تنقسم تلقائيًا، وتنمو دون إخصاب.
2. قبل الإخصاب بقليل، تكمل بيضة الثدييات الانقسام المنصف الثاني، هذه الجملة:
   أ. صحيحة؛ لأنَّ الانقسام المنصف الثاني يكتمل حتى قبل الإخصاب.
   ب. غير صحيحة؛ لأنَّ البيوض لا تنقسم عن طريق الانقسام المُنصف؛ فهي تَنتج من استنساخ خلايا جرثومية أحادية المجموعة الكروموسومية.
   ج. غير صحيحة؛ لأنَّ البيوض لا تكمل الانقسام المنصف الثاني إلا بعد الإخصاب.
   د. غير صحيحة؛ لأنَّ بيوض الثدييات لا تُطلق الجسم القطبي الثاني، إلا بعد دخول الحيوان المنوي البيضة.
3. يحدث مباشرة بعد الإخصاب:
   أ. تنشيط البيضة. ب. منع تعدُّد النُّطف.
   ج. تغيُّرات سيتوبلازمية. د. كل ما ذكر.
4. واحد مما يأتي يحدث إذا ضرب شعاع من الأشعة الكهرومغناطيسية الفلجات التي على القطب الحيواني:
   أ. تحدث طفرة أو تغيُّر في البشرة أو الجلد.
   ب. تغيُّر في مواقع الأعضاء، بحيث يحدث توجيه مقلوب (يسار/ يمين) لها عبر محور الجسم الطولي.
   ج. خروج الجهاز العصبي خارج الجسم.
   د. فشل في تكوين الجهاز التَّكاثري.
5. الذي يؤدي دورًا كبيرًا في تحديد كيفية حدوث انقسام السيتوبلازم في أثناء التَّفلُّج هو:
   أ. عدد الكروموسومات. ب. كمية المُحّ.
   ج. مكان القطب الخضري. د. جنس الجنين.
6. تُعدّ عملية تكوين الجاسترولا حدثًا مهمًّا في عملية التكوين الجنيني؛ لأن هذه العملية:
   أ. تُحوِّل الكرة المجوفة من الخلايا إلى تركيب ثنائي التَّماثل جانبيًّا.
   ب. تُؤدي إلى تكوين جهاز هضمي بدائي.
   ج. تجعل البلاستيولة تُكوِّن المحور الظهري- البطني.
   د. كل ما ذكر.
7. عملية تكوين الجاسترولا في الثدييات شبيهة بعملية الجاسترولا في:
   أ. السحلية.
   ب. السمك.
   ج. النِّسر.
   د. لا تُشبه أي مخلوق؛ إنما هي خاصة بالثدييات.
8. القطع الجسدية:
   أ. تبدأ بالتَّكوُّن عند منطقة الذيل من الجنين، ثم تنتقل كموجة إلى الأمام.
   ب. مُشتقة من الإندودرم.
   ج. تطور جنيني لإعطاء نوع من الأنسجة لكل قطعة جسدية.
   د. تختلف في العدد من مخلوق إلى آخر.
9. العملية التي تقع في النِّهاية هي:
   أ. التَّفلُّج. ب. تكوين الجهاز العصبي.
   ج. تكوين الجاسترولا. د. الإخصاب.
10. واحدٌ مما يأتي يصلح أن يكون مُحفِّزًا ثانويًّا:
    أ. تكوين العدسة في العين بسبب تحفيزها من الإكتودرم العصبي.
    ب. التَّمايز خلال تكوين الجهاز العصبي بسبب الإكتودرم الظهري والإندودرم.
    ج. أ و ب.
    د. لا شيء مما ذكر.
11. تعتقد عمتك أنَّ الجنين يُحفِّز بدء عملية ولادته. أنت تجيبها:
    أ. لا؛ لأنَّ عملية الولادة لها علاقة بالقمر ومراحله.
    ب. لا؛ الأم هي المسؤولة عن الولادة.
    ج. نعم؛ وزن الطفل يُحدِّد البدء في الولادة.
    د. نعم؛ تغيرات في مستويات هرمونية عند الجنين تُحدِّد البدء في الولادة.
12. المرحلة التي يُؤثر فيها تناول الكحول أو المخدرات في التكوين الجنيني للجهاز العصبي هي:
    أ. قبل الانغراس. ب. الثلث الأول من الحمل.
    ج. الثلث الثاني من الحمل. د. الثلث الثالث من الحمل.
13. يتأثر تكوين المحاور في أجنة الحيوانات الرهلية بطفرة في:
    أ. الشِّفة الظهرية للثقب البلاستيولي. ب. الخط الابتدائي.
    ج. أ + ب. د. لا شيء مما ذكر.
14. يُمكن لخلية معينة أن تعرف فيما إذا كانت ستكون جلدًا أو نسيجًا عضليًّا عن طريق:
    أ. مستويات جزيئات القنفذ الصوتي Sonic hedgehog التي تتعرض لها الخلية.
    ب. حجم الخلايا المُجاورة.
    ج. عدد الكروموسومات في نواتها.
    د. عمر الجنين عندما تتمايز الخلية.

أسئلة تحدٍّ

1. افترض أنك اكتشفت نوعًا جديدًا من المخلوقات لم يُدرَس التكوين الجنيني فيه. كيف يمكنك معرفة المرحلة التي يتمُّ فيها تحديد مصير الخلية؟
2. نظرتَ، وأنتَ تدرس لترى قطَّك المدلل يتصرف بشكل سخيف. استخدم هذه اللحظة بوصفها لحظة للتعلم، قارن بين جينات الصندوق الذاتي في هذا القط وذبابة الفاكهة التي يطاردها.
3. لماذا لا تدخل المرأة في الدورة الشهرية، وهي حامل؟
4. تمكن سبيمان ومانجولد من توضيح أنَّ بعض الخلايا تعمل بوصفها "مُنظِّمات" في أثناء التكوين الجنيني. ما نوع الخلايا التي استعملاها؟ كيف توصلا إلى أنَّ هذه الخلايا تعمل بوصفها مُنظمات؟

ARIS™
هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 54

علم الأحياء السّلوكيّ
Behavioral Biology

مقدّمة

تتفاعل المخلوقات الحية مع بيئاتها بطرق عدّة. لفهم مثل هذه التّفاعلات، نحن في حاجة إلى تقدير القوى الداخلية التي تصوغ طريقة سلوك الحيوان، وكذلك تقدير نواحي البيئة الخارجية التي تُؤثِّر في المخلوق. في هذا الفصل، سنستكشف الآليات التي تُحدِّد سلوك الحيوان، وسنفحص حقل علم البيئة السّلوكيّ الذي يبحث كيف صاغ الانتخاب الطبيعي السُّلوك خلال الزَّمن التَّطوري.

موجز المفاهيم

1-54 مقاربات دراسة السُّلوك
- *مُكوِّنا السُّلوك هما: سببه المباشر وأصله التَّطوري.*
- *السُّلوك الغريزي لا يتطلَّب تعلُّمًا.*

2-54 علم وراثة السُّلوك
- *يُمكن اختيار الجرذان بشكل اصطناعي من حيث مقدرتها على التَّعلُّم.*
- *أظهرت دراسات التوائم في الإنسان تشابهات غير معتمدة على البيئة.*
- *يبدو أن بعض السُّلوك يتحكَّم فيها جين واحد.*

3-54 التَّعلُّم
- *يحدث التَّعود عندما تستجيب المخلوقات بشكل أقل للمُنبِّه مع الوقت.*
- *يربط التَّعلُّم الارتباطي بين المُنبِّه والاستجابة.*

4-54 تطور السُّلوك
- *تؤثِّر تفاعلات الآباء مع الأبناء في الإدراك والسُّلوك.*
- *ربما تتفاعل الفطرة (الغريزة) والتَّعلُّم في أثناء تطور السُّلوك.*

5-54 الإدراك (التّعرّف العقلي) عند الحيوان

6-54 سلوك تحديد الاتجاه والهجرة
- *غالبًا ما تتطلَّب الهجرة جماعات تنتقل مسافات شاسعة.*
- *يجب أن تمتلك الحيوانات المُهاجرة القُدرة على تحديد الاتجاه وعلى الملاحة.*

7-54 اتصال الحيوان
- *يعتمد التَّكاثر النَّاجح على الإشارات والاستجابات المناسبة.*
- *يُسهِّل الاتصال عيش المجموعة.*
- *تختلف الإشارات في درجة تخصُّصها.*

8-54 علم البيئة السّلوكيّ
- *يُمكن أن يُؤثِّر سلوك جمع الغذاء بشكل مُباشر في تلاؤم الفرد.*
- *يُؤمِّن سلوك تحديد المنطقة المصادر (سلوك الإقليم الخاص).*

9-54 إستراتيجيات التَّكاثر والانتخاب الجنسي
- *يحدث الانتخاب التكاثري بطرق عدّة.*
- *تعكس أنظمة التَّزاوج تكيُّفات للنَّجاح التَّكاثري.*

10-54 الإيثار وحياة الجماعة
- *ربما تُفسِّر التبادلية بعض الإيثار.*
- *يقترح انتخاب النسب إيجابية وراثية مُباشرة للإيثار.*

11-54 نشوء الأنظمة الاجتماعية
- *تتضمَّن مُجتمعات الحشرات أفرادًا متخصصين لأداء مهام مُختلفة.*
- *توجد مُجتمعات الفقريات على أشكال وتراكيب عدَّة.*

1-54 مقاربات دراسة السُّلوك

يُمكن تعريف **السّلوك Behavior** بأنَّه الطَّريقة التي يستجيب فيها الحيوان لمُنبهات في بيئته. ربما يكون المُنبِّه بسيطًا مثل اكتشاف وجود الغذاء في البيئة. بهذا المعنى، "تتصرَّف" البكتيريا بالتَّحرُّك نحو تركيز السُّكر الأعلى في الوسط المُحيط بها. هذا التَّصرُّف بسيط جدًا ومُناسب لحياة البكتيريا، ويفسح المجال لهذه المخلوقات للعيش والتّكاثر.

مع نشوء الحيوانات، فإنَّها احتلت أماكن مُختلفة، وواجهت مشكلات مُتنوعة أثَّرت في حياتها وتكاثرها. وقد أصبح جهازها العصبي وسلوكها أكثر تعقيدًا بشكل مُتلازم. يستقبل جهازها العصبي المعلومات، ويُعالجها، ويُحفِّز استجابات حركية تكيُّفية، نراها أنماطًا للسُّلوك.

مُكوّنا السُّلوك هما: سببه المُباشر وأصله التَّطوري

يُمكن أن نتحدث عن سلوك الحيوان بطريقتين مُختلفتين: في الأولى، ربما نسأل كيف يتم ذلك كلُّه- أي، كيف توفر حواس الحيوان، أو شبكاته العصبية، أو حالته الدَّاخلية أساسًا فسيولوجيًّا للسُّلوك. "كيفية" السُّلوك هو السؤال عن المُسبِّب القريب *Proximate causation*. لتحليل السبب القريب للسُّلوك، ربما نقيس مُستوى الهرمونات، أو نُسجِّل نشاط السَّيال العصبي في الخليّة العصبية في الحيوان. فمثلًا، قد يُغرِّد ذكر العصفور المُغرِّد خلال موسم التَّكاثر بسبب ارتفاع مُستوى هرمون الجنس الذّكري التستوستيرون، الذي يرتبط بمُستقبلات في الدِّماغ مُحفِّزًا سلوك التَّغريد؛ هذا التَّفسير يُمكن أن يصف السبب القريب لتغريد الطائر الذَّكر.

لماذا نشأ السُّلوك - أي بحث قيمته التكيفية- هو سؤال يهتم بالمُسبِّب النِّهائي *Ultimate causation*. لدراسة السبب النِّهائي للسُّلوك، نُحاول تحديد كيف أثَّر السُّلوك في بقاء الحيوان أو نجاحه التَّكاثري. يُغرِّد ذكر الطائر لصد ذكور أخرى عن منطقته ولجذب أنثى ليتكاثر معها، وهذا هو التَّفسير النِّهائي أو التَّطوري، لتغريد الذَّكر.

إنَّ لدراسة السُّلوك تاريخًا طويلًا من التَّناقض. أحد مصادر التَّناقض هو السُّؤال فيما إذا كان مُحدِّد السُّلوك هو جينات الفرد أكثر من خبرته وتجربته. بكلمات أخرى، هل سبب السُّلوك الطَّبيعة (الغريزة) أم التربية (الخبرة)؟ في الماضي، كان هذا السُّؤال يُعدُّ افتراضًا يحتمل إجابة بإما/ أو، ولكننا الآن نعلم أنَّ كلًّا من الغريزة والخبرة يؤديان دورًا مهمًّا، وغالبًا ما يتفاعلان بطرق مُعقدة لإنتاج السُّلوك النِّهائي.

السلوك الغريزي لا يتطلَّب تعلّمًا

ركَّز البحث المُبكر في مجال سلوك الحيوان على أنماط سلوكية تملكها دائمًا أعضاء نوع مُعين استجابة لمُنبه مُعين؛ أي إنَّها، تبدو **سلوكًا فطريًا**، **أو غريزيًّا Innate, behaviors**. ولأنَّ السُّلوك نمطيٌّ يظهر بالطريقة نفسها في أفراد مختلفين من النوع نفسه، فإنّ هؤلاء الباحثين الأوائل يُشدِّدون على أنَّه يجب أن يعتمد على مسارات محددة مُسبقًا في الجهاز العصبي. فبحسب وجهة نظرهم، تُنظم هذه المسارات بناء على مُخطَّطات وراثية تجعل الحيوانات تُظهر بشكل أساسي السُّلوك نفسه منذ أول مرة يظهر خلال حياتها.

يعتمد هؤلاء الباحثون بآرائهم على سلوكات مثل سلوك استرجاع البيضة عند الإوز. تحتضن الإوزة بيوضها داخل عشّ. فإنْ لاحظت الإوزة أنَّ بيضة قذفت خارج العُش، فإنَّها تمدُّ رقبتها نحو البيضة، وتنهض، وتُدحرج البيضة نحو العُشّ بحركة جانبية من رقبتها في حين تحضن البيضة تحت منقارها (الشكل 54-1). حتى إن أُزيلت البيضة في أثناء استرجاعها، فإنَّ الإوزة تُكمل السُّلوك، وكأنَّه يقودها برنامج انطلق بالمشهد الأولي للبيضة خارج العُشّ.

يُحفِّز سلوك استرجاع البيضة **مُنبِّه إشارة Sign stimulus**، وهو ظهور بيضة خارج العُش، ويُوفِّر مُكوِّن من مكونات الجهاز العصبي للإوزة **آلية إطلاق الغريزة Innate releasing mechanism**، أي التَّعليمات العصبية للبرنامج الحركي، أو **نمط الفعل الثابت Fixed action pattern**، المسؤول عن استرجاع البيضة. بالتَّعميم أكثر، إنَّ مُنبِّه الإشارة هو إشارة في البيئة تُحفِّز سلوكًا، في حين أن آلية إطلاق الغريزة هي آلية رصد تكشف الإشارة، ويكون نمط الفعل الثابت فعلًا نمطيًّا.

أحد الجوانب المُثيرة للاهتمام في مُنبهات الإشارة هو أنَّها غالبًا غير مُحددة بدقة؛ في بعض الأحيان، يُمكن لأهداف كثيرة مُتنوعة أن تُحفِّز نمط فعل ثابت واحد. فمثلًا، تحاول الإوزة دحرجة كرات قاعدة، وحتى علب المشروبات الغازية وتعيدها إلى أعشاشها. وفضلًا عن ذلك، فحالما تُصبح هذه الأشياء في العُشّ، فإنَّ الإوزة تُميِّز بأنَّها ليست بيوضًا، وتقوم بإخراجها!

مثال شبيه يُوفِّره ذَكَرُ سمك أبو شوكة. فخلال موسم التَّزاوج، تُطوِّر الذُّكور ألوانًا حمراء فاتحة على جانبيها من جهة البطن. تتفاعل الذكور المحددة لمنطقتها بشكل عدائي عند اقتراب ذكور أخرى، مُؤديةً عرضًا عدائيًّا، بل تُهاجم. وعندما لاحظ الباحث نيكو تنبرجن ذكر سمكة أبو شوكة في حوض ماء في المُختبر

الشكل 54-1

استجابة دحرجة البيضة الغريزية في الإوز. تمثل سلسلة الحركات التي تستعملها الإوزة لاستعادة بيضة نمط فعل ثابت. عندما تكتشف مُنبِّه إشارة (في هذه الحالة، بيضة خارج العش)، تقوم الإوزة بمجموعة الحركات كاملة: فهي تمدُّ رأسها نحو البيضة، وتُدحرج البيضة نحو العش بحركة جانبية عن طريق رقبتها، في حين تحضن البيضة تحت منقارها.

الشكل 54–2

مُنبِّه إشارة في سمكة أبو شوكة. ذكور سمك أبو شوكة إقليمية جدًا، وتُدافع بشدة عن إقليمها ضد الذُّكور الأخرى. تمتلك الذُّكور الإقليمية بطونًا حمراء؛ لذلك، فهو اللَّون الذي يُحفِّز سلوك العدوانية. في دراسات مِخبرية (يُعرض فيها للأسماك عادة نموذج واحد فقط في المرة الواحدة)، يُحدِّد وجود الشَّريط الأحمر ما إذا كان الذَّكر سوف يتفاعل بعدوانية.

يتصرف بشكل عدائي عند مرور عربة بريد حمراء بجانب الشُّباك، أدرك الباحث أنَّ اللَّون الأحمر هو مُنبِّه الإشارة (الشكل 54–2). وقد أوضحت تجارب لاحقة أنَّ الذُّكور تستجيب لنماذج عدة لا تشبه السمك طالما أنها تمتلك شريطًا أحمر. وقد فاز تنبرجن بجائزة نوبل عام 1973 في الطِّب أو الفسيولوجيا لعمله هذا.

جرت متابعة هذه الظاهرة خطوة إضافية بدراسة ما يُسمَّى **المُنبهات فوق العادية Supernormal stimuli**. فإذا أعطي الحيوان الخيار بين مُنبهي إشارة: أحدهما حجمه طبيعي، والآخر حجمه أكبر بكثير، فإنَّ كثيرًا من الحيوانات تستجيب للإشارة الأكبر. وعلى هذا، إذا أُعطيت الإوزة الخيار بين بيضة إوزة طبيعية، وأخرى بحجم كرة الطائرة، فإنَّها سوف تُحاول دحرجة البيضة الأكبر نحو العُش.

ليس من الواضح سبب وجود المُنبهات فوق العادية. إن ما يجب أن يبقى في البال، على كلِّ حال، هو أنَّه في كثير من الحالات، لا توجد المُنبهات فوق العادية في الطَّبيعة. وبذلك، ربما يفضل الإوز بيضًا بحجم كرة طائرة، ولكنَّه لا يُصادف بيضًا بذلك الحجم أبدًا. ربما تطور الإوز ليستجيب للأجسام الأكبر لكي يهتم بالبيض، لا بالحجارة الدَّائرية، الأصغر حجمًا. وبسبب هذا، ربما حابى الانتخاب الطبيعي تطور تفضيل الأجسام الأكبر. هذه الاستجابة العامة ربما أدَّت إلى نتائج غير مُتوقعة في التجارب، ولكنَّها في الغالب لن تُؤدي إلى سلوك ذي خلل تكيُّفي في الطبيعة.

أكد البحث المُبكر في سلوك الحيوان السلوكات الغريزية التي تنتُج من مسارات محددة مسبقًا في الجهاز العصبي، ولذلك فهي على الأغلب مسيطر عليها وراثيًّا.

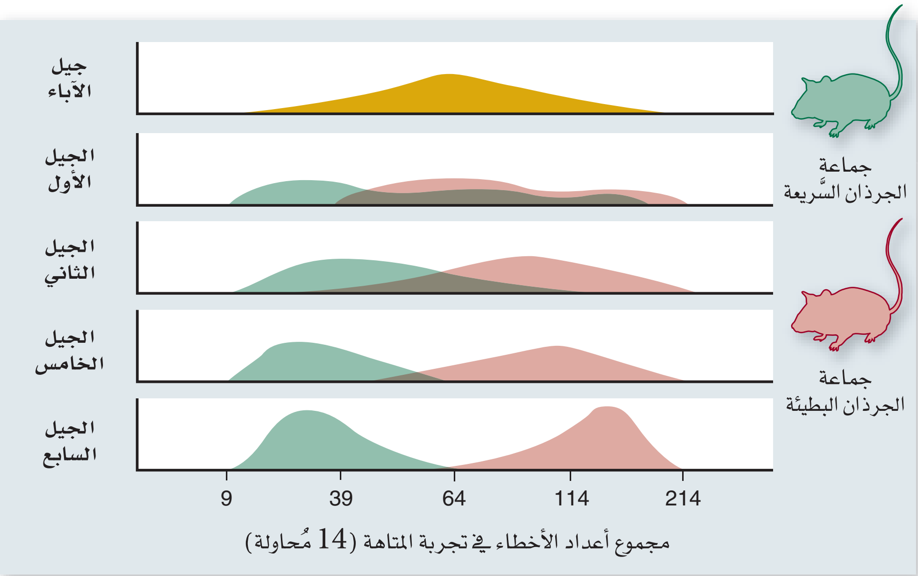
2-54 علم وراثة السُّلوك

تتعلَّق دراسة علم وراثة السُّلوك بمُكونات السُّلوك التي هي وراثية، تحكمها الجينات، وتنتقل من جيل إلى الجيل الذي يليه. وتُشير بيانات متعددة مُتنوعة، من الانتخاب الاصطناعي إلى علم الوراثة الجُزيئية الحديث، إلى أنَّ الاختلافات السُّلوكية بين الأفراد غالبًا ما تعود إلى اختلافات وراثية.

يُمكن اختيار الجرذان بشكل اصطناعي من حيث مقدرتها على التَّعلُّم

في تجربة مشهورة أجريت في أربعينيات القرن الماضي، دُرست مقدرة الجرذان على أن تجد طريقها في متاهة مُكوَّنة من أزقَّة عدَّة مُغلقة ولها فتحة واحدة، حيث تنتظرها جائزة من الطعام. تعلَّمت بعض الجرذان بسرعة أن تعبر المتاهة نحو الغذاء، مرتكبة القليل من المحاولات غير الصحيحة، لكن بعض الجرذان الأخرى أخذت فترة أطول للوصول إلى الطريق الصَّحيح.

قام الباحثون بتكثير الجرذان سريعة التَّعلُّم مع بعضها لإنشاء مُستعمرة "ذكية المتاهة"، وكثَّروا الفئران بطيئة التَّعلُّم لإنتاج مُستعمرة "غبية المتاهة". ثُمَّ تمَّ فحص الأبناء الناتجة في كلِّ مُستعمرة على سرعة تعلُّمها على المتاهة. لقد تعلَّم أبناء الجرذان ذكية المتاهة بصورة أسرع حتى من آبائها، وتعلَّم أبناء الجرذان غبية المتاهة بصورة أبطأ حتى من آبائها. تكرار مثل هذا الاختيار أجيالًا عدة أدَّى إلى نوعين من الجرذان مُختلفين جدًا في المقدرة على تعلُّم المتاهة (الشكل 54-3).



الشكل 54-3

وراثة التَّعلُّم. الجرذان الأسرع (تلك التي ترتكب أقل الأخطاء) في جماعة الآباء استُعملت لتأسيس إحدى الجماعات (الأخضر)، والجرذان الأبطأ لتأسيس الجماعة الأخرى (الأحمر). في الأجيال اللاحقة، استُعملت الطريقة نفسها لاختيار الجرذان السَّريعة (الأخضر) والبطيئة (الأحمر).

من الواضح، أنَّ المقدرة على تعلُّم المتاهة كان وراثيًّا إلى حد ما. إضافة إلى هذا، بدت هذه الجينات مُتخصِّصة لهذا السُّلوك؛ لأنَّ مجموعتي الجرذان لم تختلفا في مقدرتهما على أداء مهام سلوكية أخرى، مثل جريان متاهة أخرى مُختلفة تمامًا. لقد أوضح هذا البحث كيف يُمكن لدراسة واحدة بيان أنَّ للسُّلوك مكوِّنًا وراثيًّا.

أظهرت دراسات التَّوائم في الإنسان تشابهات غير معتمدة على البيئة

يُمكن رؤية دور الوراثة في الإنسان بمُقارنة سلوك التَّوائم المُتطابقة (الصنوية). التَّوائم المُتطابقة، كما يُظهر الاسم، مُتطابقة وراثيًّا، وأغلب مجموعات التَّوائم المُتطابقة نمت في البيئة نفسها، لذلك، لا يمكن أن نُحدِّد ما إذا كانت التَّشابهات في السُّلوك سببها التَّشابه الوراثي، أم من خبرات بيئية تشاركت بها في أثناء نموها (جدل الوراثة ضد البيئة التقليدي). في بعض الحالات، على كلّ حال، انفصل فيها التوءمان عن بعضهما، وتربى كلّ واحد عند عائلة مُختلفة.

أظهرت دراسة حديثة لخمسين مجموعة من هذه التَّوائم تشابهات عدة في الشَّخصية، والمزاج، وحتى في أنشطة أوقات الفراغ، على الرَّغم من أنَّ التَّوائم تربَّت في بيئات شديدة التباين. تُشير هذه التَّشابهات إلى أنَّ الوراثة تؤدي دورًا في تحديد السُّلوك، حتى في الإنسان، على الرَّغم من أنَّ الأهمية النِّسبية للوراثة مُقابل البيئة ما زالت قيد النِّقاش السَّاخن.

يبدو أن بعض السلوكات يتحكم فيها جين واحد

تقترح دراسات تعلُّم المتاهة والتَّوائم المُتطابقة أنَّ الجينات تؤدي دورًا في السُّلوك، ولكن بحثًا حديثًا وفَّر تفاصيل وفيرة جدًا عن الأساس الوراثي للسُّلوك. ارتبطت طفرات عدة، في كلّ من ذبابة الفاكهة *Drosophila* والفئران، بعيوب سلوكية مُحدَّدة.

في ذبابة الفاكهة، مثلًا، الأفراد التي تمتلك أليلات بديلة لجين واحد تختلف بشكل كبير في سلوك تغذيتها، عندما تكون يرقة: اليرقة التي بها أحد الأليلات تتحرَّك بشدة حالما تتغذَّى، ولكن الأفراد ذات الأليل البديل تكون قليلة الحركة. وهناك تنوع واسع من الطَّفرات في جينات أخرى معروفة الآن في ذبابة الفاكهة يُمكن لها أن تُؤثر في كلّ ناحية من سلوك المغازلة تقريبًا.

لقد دُرست الطُّرق التي تُؤثر بها الاختلافات الوراثية في السُّلوك مدة طويلة في جينات الفأر. فمثلًا، بعض الفئران التي بها طفرة معينة تُعاني مشكلة تذكُّر معلومات تعلَّمتها قبل يومين عن مكان الأشياء. يظهر هذا الفرق لأنَّ الفئران ذات الطَّفرة لا تُنتج أنزيمًا اسمه المفسفر المعتمد على كالسيوم وكالموديولين α-calcium- calmodulin-dependent kinase II، الذي يؤدي دورًا مُهمًّا في عمل قرن آمون، وهي منطقة في الدِّماغ لها دور في التَّعلُّم المكاني (ذُكر في الفصل الـ 46).

لقد سمحت البيولوجيا الجُزيئية الحديثة وطُرقها بدراسة دور الوراثة في السُّلوك بدقة أعلى. فمثلًا، ذكور الفئران المُهندسة وراثيًّا لتفقد القدرة على تكوين أكسيد النتريك، وهو ناقل عصبي في الدِّماغ، ظهر لديها سلوك عدواني مُتزايد.

حدث اكتشاف رائع عام 1996، عندما اكتشف العلماء جينًا جديدًا، *fosB*، الذي على ما يبدو يُحدِّد إن كانت إناث الفئران تُربي صغارها بطرق مُعيَّنة. الإناث التي لديها كلا الأليلين في جين *fosB* مُعطلان تتحرَّى مبدئيًّا صغارها حديثي الولادة، ثُمَّ تتجاهلهم، بعكس الإناث الطَّبيعيات اللواتي يُظهرن سلوك العناية والحماية (الشكل 54-4).

ينتج هذا الإهمال على ما يبدو عن تفاعل تسلسلي. عندما تتحرَّى الأمهات صغارها الجُدد ابتداءً، فإنَّ معلومات قادمة من حواس السَّمع، والشَّم، واللَّمس تنتقل إلى تحت المهاد، حيث تنشط أليلات الجين *fosB*، فتُنتج بروتينًا مُحدَّدًا، يُنشِّط بدوره

أنزيمات وجينات أخرى تُؤثِّر في الدَّائرة العصبية داخل تحت المهاد. تجعل هذه التَّعديلات داخل دماغ الأنثى تستجيب كأم نحو صغارها. وعلى العكس، في الأمهات اللاتي تنقصها أليلات *fosB*، يتوقف هذا التَّفاعل في منتصف الطَّريق. لا تُنشَّط أي بروتينات، ولا يتمُّ إبراق الدَّائرة العصبية، ولا ينتُج سلوك الأمومة.

الشكل 54–4

خلل وراثي في عناية الأم. أ. في الفئران، تعتني الأمهات الطبيعيات بنسلها عناية جيدة جدًا، كاسترجاعهم عندما يتحركون بعيدًا، والربوض عليهم. **ب.** أمهات بأليل *fosB* المُطفَّر لا تُؤدي مثل هذه السلوكات، بل تترك جراءها مكشوفة.

ج. كمية الوقت الذي لوحظت فيه إناث الفئران تربض بحالة إرضاع.

د. نسبة الجراء التي تمَّ استرجاعها عندما حُرِّكت بشكل تجريبي.

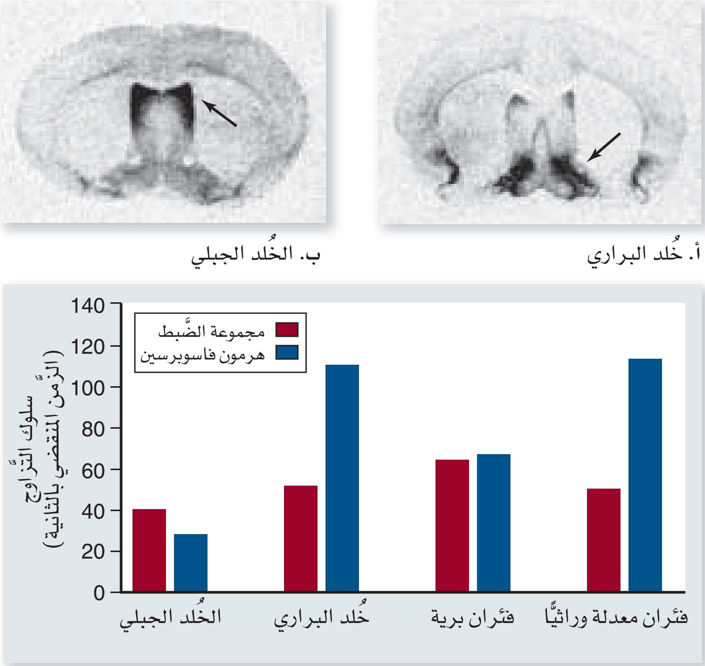
استقصاء

لماذا يُؤدي نقص أليلات fosB إلى عدم انتباه الأم؟

مثال مُدهش آخر للأساس الوراثي للسُّلوك يتعلق بنوعي قوارض في أمريكا الشَّمالية: خُلد البراري والخلد الجبلي. يختلف هذان النوعان القريبان من بعضها في سلوكهما الاجتماعي: إذ ترتبط ذكور خُلد البراري وإناثه بزواج أحادي، ويعملان معًا لتنشئة صغارهما، في حين يتزاوج ذكور الخلد الجبلي وإناثه، ويذهب كلّ منهما في طريق مُنفصل.

تمَّت دراسة الفروق بين هذين النَّوعين بشكل مُكثَّف. تُؤدي عملية التَّزاوج إلى إطلاق ببتيدات عصبية تُدعى فاسوبريسن وأُكسيتوسين في كلا نوعي الخُلد (كذلك في الكثير من أنواع الثدييات). تختلف استجابة الخُلد لهذين الببتيدين، بشكل شديد، فحقن أي منهما في خُلد البراري يُؤدي إلى ازدواج الذكور والإناث، حتى دون جماع. وعلى العكس، فحقن مادة كيميائية تُثبِّط عمل هذين الببتيدين العصبيين تجعل خُلد البراري لا يزدوج بعد الجماع. في المقابل، لا يتأثر الخُلد الجبلي بأيٍّ من هذه العمليات.

يُعزى سبب هذه الاستجابات المُختلفة إلى اختلافات بين الأنواع في تركيب الدِّماغ (الشكل 54–5). يمتلك خُلد البراري كثيرًا من مُستقبلات هذه الببتيدات في مكان مُحدَّد من الدِّماغ، هو النواة المتكئة، حيث تُشارك هذه المستقبلات على ما يبدو في إظهار سلوك الارتباط. وعلى العكس، توجد كمية قليلة من المُستقبلات موجودة في المنطقة نفسها من دماغ الخُلد الجبلي. وقد وجد، في تجارب مخبرية



الشكل 54–5

الأساس الوراثي لسلوك الارتباط في نوعين من القوارض. أ. و **ب.** خُلد البراري (*Microtus ochrogaster*) والخُلد الجبلي (*M. montanus*) يختلفان في توزيع نوع من أنواع مُستقبلات الفاسوبريسين Vasopressin في الدِّماغ. **ج.** فئران مُعدَّلة وراثيًّا أعدت من نسخة جينات المُستقبل الخاصة بخُلد البراري تستجيب لحقن الفاسوبريسين بإظهارها مُستويات أعلى من سلوك الازدواج للتكاثر في مُحاولات مدتها 5 دقائق مُقارنةً باستجابتها لحقن ضابط التَّجربة. في المقابل، لا تُظهر الفئران البرية الطبيعية أيًّا من هذه السلوكات.

على خُلد البراري، أن إغلاق مثل هذه المُستقبلات يُؤدي إلى منع الارتباط، في حين يُؤدي تنشيطها إلى سلوك الارتباط.

وقد تمَّ الكشف حديثًا عن الأساس الوراثي لهذه الاختلافات. فقد تعرَّف العلماءُ الجينَ المسؤولَ عن صناعة مُستقبلات الببتيدات، واكتشفوا وجود اختلافات في تركيب DNA بين النَّوعين. ولاختبار فرضية أنَّ هذا الاختلاف الوراثي هو المسؤول عن الاختلاف في السُّلوك، أعدَّ العلماء فأرًا مُعدَّلًا وراثيًّا يحمل نسخة من جين خُلد البراري. وبشكل مطابق للتوقعات، أظهر الفأر المُعدَّل وراثيًّا - عندما حقن بفاسوبريسن - سلوكًا تزاوجيًّا شبيهًا إلى حدٍّ كبير بسلوك خُلد البراري، أمّا الفأر الطبيعي فلم يظهر أي استجابة (انظر الشكل 54-5).

يدعم الأساس الوراثي للسُّلوك تجارب انتخاب اصطناعية، ودراسات على التَّوائم المُتطابقة، ودراسات على سلوك الحيوانات ذات الطَّفرة الوراثية. أدَّت تطوُّرات حديثة في مجال البيولوجيا الجُزيئية إلى اكتشاف جينات مُحدَّدة تتحكَّم في السُّلوك.

3-54 التَّعلُّم

كثير من الأنماط الوراثية التي يُظهرها الحيوان ليست ناتجة عن الغريزة وحدها. ففي حالات عدَّة، يُعدِّل الحيوان سلوكه بناء على خبرات سابقة، وهي عملية تُسمَّى **التَّعلُّم Learning**. تمَّ دراسة دور التَّعلُّم بدايةً بشكل مكثف على القوارض في المُختبرات، لكن الباحثين الآن يستقصون عمليات التَّعلُّم وقدراته على عدد واسع من المخلوقات.

يحدث التَّعود عندما تستجيب المخلوقات بشكل أقل للمُنبِّه مع الوقت

أبسط أنواع التَّعلُّم لا يحتاج من الحيوان إلى أن يربط بين مُنبهين أو مُنبه واستجابة. شكل من أشكال التَّعلُّم غير الارتباطي *Nonassociative learning* هو **التَّعود Habituation**، الذي يُمكن تعريفه بتناقُص الاستجابة لمُنبه مُتكرِّر ليس له عواقب سلبية أو إيجابية. في كثير من الحالات، يُثير المنبه استجابة قوية للمرة الأولى، لكن قوة الاستجابة تقل بالتَّدريج مع التَّعرض المُتكرر.

فمثلًا، ترى الطُّيور الصغيرة أجسامًا عدَّة تتحرَّك حولها. في البداية، تستجيب بأنّ تربض للأسفل، وتبقى في حالة سكون. بعض الأجسام، مثل الأوراق الساقطة أو بعض الأفراد من نوعها نفسه تطير قريبًا، وتُشاهد بكثرة، وليس لها أيّ تأثير سلبي أو إيجابي في الصغار. مع الوقت، قد تعتاد الطُّيور الصَّغيرة على مثل هذه المُنبهات، فتتوقف عن الاستجابة. لذلك، يُمكن اعتبار التَّعود على أنَّه تعلم عدم الاستجابة إلى مُنبه.

إنَّ من المُهم أن تكون هناك قُدرة للحيوان على أن يتجاهل المُنبهات غير المُهمة خصوصًا، وهو يُواجه مجموعة كبيرة عن المُنبهات في بيئته المُعقَّدة؛ إنَّ الحيوانات التي لا تقوم بعمل هذا تفشل في التَّركيز على الأنشطة المُهمة، مثل إيجاد الطَّعام، وتجنُّب المُفترسات، وربما ستترك نسلًا قليلًا في الجيل المقبل.

يربط التَّعلُّم الارتباطي بين المُنبه والاستجابة

التغيُّر في السُّلوك الذي يتعلَّق بالربط بين مُنبهين، أو بين مُنبه واستجابة، يُدعى **التَّعلُّم الارتباطي Associative learning** (الشكل 54-6). يتعدَّل السُّلوك، أو يُصبح شرطيًّا *Conditioned*، من خلال الارتباط. يُعدّ هذا الشَّكل من التَّعلُّم أكثر تعقيدًا من التَّعود. هناك نوعان رئيسان من التَّعلُّم الارتباطي هما: الارتباط التقليدي والارتباط الفاعل، وهما يختلفان في طريقة تكوين الارتباط.

الارتباط التقليدي

في **الارتباط التقليدي Classical conditioning**، يجعل العرض المُزدوج لنوعين مُختلفين من المُنبهات الحيوان يُشكِّل ارتباطًا بين المُنبهين. الارتباط التقليدي يُدعى أيضًا **تكيفًا أو ارتباط بافلوف Pavlovian conditioning**، نسبة لعالم النَّفس الروسي إيفان بافلوف، الذي كان أول من وصفه.

قدَّم بافلوف لحمًا مطحونًا، وهو مُنبِّه غير شرطي *Unconditioned stimulus*، إلى كلب، فلاحظ أنَّ الكلب يستجيب بإسالة اللُّعاب، وهذه استجابة غير شرطية *Unconditioned response*. إذا تمَّ تقديم مُنبِّه ليس له علاقة، مثل قرع جرس، بشكل مُتكرِّر في الوقت نفسه مع اللَّحم المطحون، فإنَّ الكلب سيسيل لعابه سريعًا استجابة لقرع الجرس وحده. لقد تعلم الكلب الربط بين المُنبِّه الذي ليس له علاقة، أي قرع جرس، ومؤثر تقديم اللَّحم المطحون. إنَّ استجابته لمُنبِّه الصوت، عندئذ، ستكون شرطية، ويُدعى صوت الجرس المُنبِّه الشرطي *Conditioned stimulus*.

الارتباط الفاعل

في **الارتباط الفاعل Operant conditioning**، يتعلم الحيوان أن يربط استجابة سلوكية مع المُكافأة أو العقاب. درس عالم النَّفس الأمريكي ب. ف. سكِنَر تعلُّم الارتباط الفاعل في الجرذان عن طريق وضعها في جهاز يُدعى "صندوق سكنر". حالما يبدأ الجرذ باستكشاف الصندوق، فإنَّه يضغط مفتاحًا بطريق المصادفة، مُسببًا تدفق بعض الغذاء. في البداية، يتجاهل الجرذ المفتاح، ويأكل الغذاء، ويستمر في الحركة. على كلّ حال، يتعلَّم الجرذ بسرعة أن يربط بين الضَّغط على المفتاح (استجابة سلوكية) والحصول على الغذاء (الجائزة التعزيز). وعندما يكون جائعًا، فإنَّه يقضي مُعظم وقته في الضَّغط على المفتاح. هذا النَّوع من التَّعلُّم عن طريق التَّجربة والخطأ مُهم جدًا عند مُعظم الفقريات.

اعتاد علماء النَّفس المُقارن على الاعتقاد أنَّ أي مُنبهين يُمكن أن يرتبطا معًا عن طريق الارتباط التقليدي، وأنَّ الحيوانات يُمكنها أن تتكيَّف لأداء أيّ سلوك

يمكن تعلمه استجابة لأي مُنبِّه عن طريق الارتباط الفاعل. وكما سترى في النِّقاش الآتي، هذه النَّظرة قد تغيَّرت، إذ يعتقد الباحثون اليوم، أنَّ الغريزة تقود التَّعلُّم عن طريق تحديد نوع المعلومات التي يُمكن تعلُّمها عن طريق الارتباط.

الغريزة (الفطرة) والتَّعلُّم

من الواضح الآن أنَّ بعض الحيوانات تمتلك ميلًا فطريًّا نحو تكوين ارتباطات مُعينة. فمثلًا، إذا أُعطي الجرذ طعامًا على هيئة حبيبات وفي الوقت نفسه تعرَّض إلى الأشعة السِّينية (التي تُسبِّب لاحقًا الغثيان)، فإنَّ الجرذ يتذكَّر مذاق الغذاء، ولكن ليس حجم حبيباته، وفي المُستقبل سوف يتجنَّب الغذاء بذلك المذاق، ولكنَّه سوف يأكل بسهولة حبيبات بالحجم نفسه إن كان لها مذاق مُختلف.

بالطريقة نفسها، يُمكن للحمام أن يتعلَّم ربط الغذاء مع الألوان، ولكن ليس مع الأصوات. على العكس من ذلك، يستطيع الحمام الربط بين الخطر والأصوات، وليس الألوان.

هذه الأمثلة على الاستعداد التَّعلُّمي تُظهر أنَّ ما يُمكن للحيوان أن يتعلمه يتأثر بيولوجيًّا، أي إنَّ التَّعلُّم مُمكن فقط ضمن حدود وضعتها الغريزة. وقد تطوَّرت البرامج الفطرية؛ لأنَّها تُؤكد الاستجابات الارتباطية. في الطبيعة، الطَّعام السَّام لجرذ يُحتمل أن يكون له مذاق مُعين؛ ولهذا، من التكيف أن تربط المذاق مع شعور المرض الذي يُمكن أن يتطور بعد ساعات. البذور التي تأكلها حمامة قد يكون لها لون مُعين تراه الحمامة، ولكنها لا تعطي صوتًا يُمكن للحمامة أن تسمعه.

إنَّ بيئة الحيوان هي المفتاح لفهم قدراته الذِّهنية. بعض أنواع الطُّيور، مثل كاسر الجوز، يتغذَّى على البذور. عندما تكون البذور مُتوافرة، تقوم هذه الطُّيور بخزن البذور في مخابئ تحت الأرض؛ كي تتغذَّى عليها خلال الشِّتاء. الآلاف من المخابئ يُمكن دفنها، ومن ثَمَّ استرجاعها لاحقًا، وأحيانًا بعد أكثر من تسعة أشهر. بعضنا قد يتوقع أن يكون للطُّيور ذاكرة مكانية خارقة، وهذا ما تمَّ فعلًا التحقق منه (الشكل 54-7). فالطُّيور خازنة البذور الأخرى، تمتلك قرن آمون، وهو مركز خزن الذَّاكرة في الدِّماغ، كبير بشكل غير طبيعي.

الشكل 54-7

يمتلك طائر كسارة الجوز ذاكرة غير عادية. يُمكن لطائر كسارة الجوز *Nucifraga columbiana* أن يتذكَّر مواقع أكثر من 2000 مخبأ بذور بعد أشهر من إخفائها. بعد إجراء التَّجارب، توصَّل العلماء إلى أنَّ الطيور تستخدم خصائص في الموقع، وأهدافًا مُحيطة أخرى بوصفها مراجع مكانية لحفظ مواقع المخابئ.

التَّعود شكل بسيط من التَّعلُّم لا يتطلب الرَّبط بين المُنبهات والاستجابات. على العكس، التَّعلُّم الارتباطي (الارتباط التقليدي، والارتباط الفاعل) يتطلَّب تكوين ربط بين مُنبهين أو بين سلوك واستجابة.

أ. ب. جـ.

الشكل 54-6

تعلُّم ما هو قابل للأكل. التَّعلُّم الارتباطي له علاقة بتفاعلات المُفترس والفريسة. أ. عرضت على ضفدع بسيط نحلةٌ طنَّانة بوصفها طعامًا. ب. لُسع الضفدع، و (جـ) ومن ثم تجنَّب أكل النَّحل الطنَّان أو أي حشرة أخرى لها ألوان سوداء وصفراء. لقد ربط الضِّفدع بين مظهر الحشرة والألم، فعدَّل سلوكه.

4-54 تطوُّر السُّلوك

يُميِّز علماء أحياء السُّلوك الآن أنَّ للسُّلوك مُكوِّنات وراثية وتعلُّمية. وقد ناقشنا في هذا الفصل حتى الآن تأثير الجينات والتَّعلُّم مُنفصلين. ولكن كما سوف تُلاحظ، فإنَّ هذين العاملين يتداخلان خلال التَّطور لتشكيل السُّلوك.

تُؤثر تفاعلات الآباء مع الأبناء في الإدراك والسُّلوك

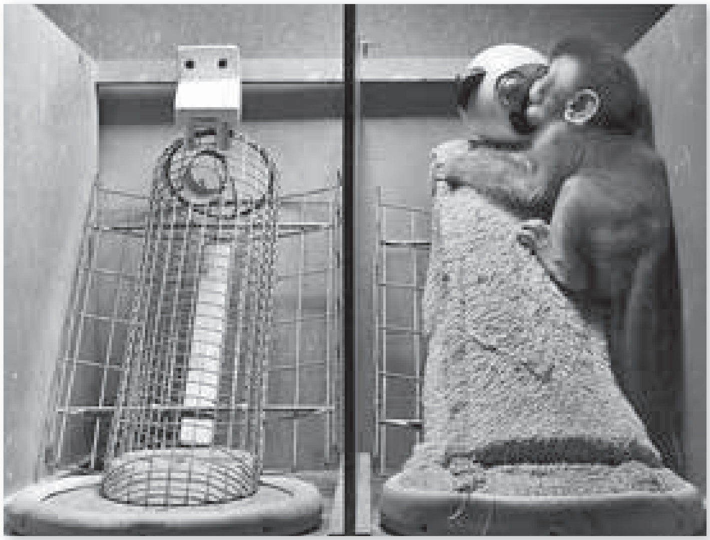
حالما ينضج الحيوان، فإنَّه قد يُكوِّن ارتباطات سلوكية مع أفراد آخرين، أو يُطوِّر خيارات أخرى تُؤثِّر في سلوكه لاحقًا في الحياة. هذه العملية تُدعى **الانطباع** أو **الدَّمغ Imprinting**، وتُعدّ أحيانًا نوعًا من التَّعلُّم.

في انطباع البنوة *Filial imprinting*، تتكوَّن ارتباطات اجتماعية بين الآباء والأبناء. فمثلًا، تبدأ صغار الطُّيور لبعض الأنواع في اللَّحاق بأمها بعد ساعات قليلة من الفقس، وتُسبِّب استجابة اللَّحاق هذه تكوين رابطة بين الأم والصغير. على كلّ حال، التَّعرض الأولي لصغار الطُّيور يُحدِّد كيفية تكوُّن هذا الانطباع. لقد ظنَّ عالم السُّلوك الألماني كونراد لورينز أنَّ الإوزة سوف تتبع أول جسم تراه بعد الفقس، وتُوجِّه سلوكها الاجتماعي نحو ذلك الجسم. ربَّى لورينز إوزًا من البيض، وعندما عرض نفسه بوصفه نموذجًا للانطباع، عاملته الصِّغار كما لو أنَّه أحد أبويها، تلحق به بإطاعة تامة (الشكل 54-8). يكون نجاح الانطباع أعلى ما يُمكن في فترة حرجة (تقريبًا بعد 13-16 ساعة من الفقس عند الإوز).

أوضحت دراسات عدَّة أنَّ التَّفاعلَ الاجتماعيَّ الذي يحصل بين الآباء والأبناء مهمٌ للتطوُّر الطبيعي في السُّلوك. فقد أعطى عالم النفس هاري هارلو قرودًا رايزيسية رضيعة ويتيمة الفرصة لإقامة علاقات اجتماعية مع "والدتين" بديلتين: إحداهما مصنوعة من ثياب ناعمة تُغطي إطارًا من الأسلاك، والأخرى مصنوعة من الأسلاك فقط (الشكل 54-9). وقد اختارت القرود الرَّضيعة أن تقضي وقتها مع الأم ذات الثياب، حتى إنْ كانت الأم من الأسلاك هي وحدها التي قدَّمت الغذاء، ما يشير إلى أنَّ اتصال القماش والملمس، وليس التَّزويد بالغذاء، ربما يكون من بين الخصائص الأساسية في الأم التي تُشجِّع الرَّضيع على الارتباط الاجتماعي. وقد أظهرت دراسات أخرى أنَّه إذا حُرم رضيع القرد من الاتصال الاجتماعي الطَّبيعي، فإنَّ تطوره يختل، وأن الزِّيادة في درجة الحرمان تُؤدي إلى زيادة الخلل في السُّلوك الاجتماعي خلال مرحلة الطُّفولة والبلوغ. وتُشير دراسات على الأيتام الرَّضيعة من البشر تمت بشكل مُشابه إلى الحاجة إلى "شكل أم" للنُّمو الطَّبيعي والتَّطور النفسي.

الشَّكل 54-8

أبٌ غير محتمل. تتبع صغارُ الإوز المُتحمِّسة العالِمَ كونراد لورينز كما لو أنَّه أبوها. إنَّه الهدف الأول الذي رأوه بعد أن فُقسوا، واستعملوه نموذجًا للانطباع أو للدَّمغ. فاز لورينز بجائزة نوبل عام 1973 للطِّب أو الفسيولوجيا لعمله هذا.



الشَّكل 54-9

مُحاولات الاختيار عند القرود الرَّضيعة. إذا أُعطي الخيار بين إطار معدني يزوِّدها بالطَّعام، وإطار مُشابه غُطِّي بالثياب، ووضع عليه رأس قرد، فإنَّ القرود الرايزيسية اليتيمة تختار الشَّكل الشبيه بالقرد على الشَّكل الذي زوَّدها بالغذاء.

أظهر بحث حديث الحاجة البيولوجية إلى المنبه الذي يحدث خلال تفاعل الأب والابن خلال بداية الحياة. تلعق إناث الجرذان صغارها بعد الولادة، وهذا المُنبِّه يُثبِّط إطلاق مادة كيميائية تُشبه الهرمون يُمكن لها أن تُثبِّط النُّمو الطبيعي. تمتلك الصغار التي تستقبل تنبيه اللَّمس الطَّبيعي أيضًا مُستقبلات دماغية أكثر للهرمونات السكرية القشرية، وخلايا عصبية أطول عمرًا، وأكثر تحمُّلًا للضَّغط النَّفسي. وأطفال البشر الخداج الذين يتمُّ تدليكهم يكسبون الوزن بسرعة. تُشير هذه الدِّراسات إلى أنَّ الحاجة إلى تفاعل اجتماعي طبيعي تستقر في الدِّماغ، وأنَّ اللَّمس ونواحيَ أخرى من الاتصال بين الآباء والأبناء مُهمة للتَّطور الفيزيائي والسّلوكيّ.

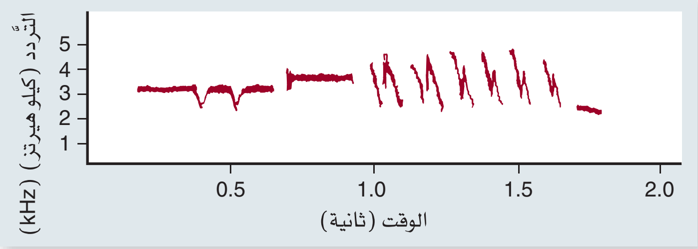
الانطباعُ الجنسيُّ Sexual imprinting عمليةٌ يتعلَّم فيها الفرد توجيه سلوكه الجنسي نحو أفراد من النَّوع نفسه. وقد أظهرت **دراسات التَّبني الهجين Cross-fostering**، التي تتمّ فيها تنشئة أفراد نوع مُعين من قبل أبوين من نوع آخر أنَّ هذا النَّوع من الانطباع يحدث أيضًا مُبكرًا في الحياة. في أغلب أنواعِ الطُّيور، أظهرت الدِّراسات أنَّ الطائر المُتبنى سوف يُحاول التزاوج مع أفراد من النَّوع المُتبني عندما ينضج جنسيًّا.

ربما تتفاعل الفطرة (الغريزة) والتَّعلُّم في أثناء تطور السُّلوك

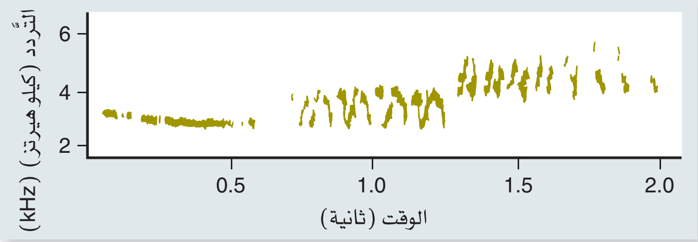
يُطلق ذَكَرُ عصفور الدُّوري ذو التَّاج الأبيض البالغ تغريدة غزل مُتخصِّصة في النَّوع في أثناء فصل التَّزاوج. تكتسب ذكور الطُّيور الشَّابة التَّغريدة عن طريق خليط من الفطرة والتَّعلُّم.

في إحدى التَّجارب، ربَّى الباحثون ذكور طيور في حاضنات عازلة للصَّوت، ومُجهزة بسمّاعات ومُكبِّرات صوت. بهذه الطَّريقة، كان الباحثون يتحكَّمون فيما يسمعه الطائر في أثناء نضجه، وسجلوا التَّغريد الذي يُطلقه، وهو بالغ. عصافير الدُّوري ذو التَّاج الأبيض التي لم تسمع أي تغريد، أو التي سمعت تغريدًا لنوع آخر، هو الدُّوري المُغرِّد، غرَّدت كبالغ ألحانًا ضعيفة (الشكل 54-10). ولكن الطُّيور التي سمعت تغريدًا للنوع نفسه، أو التي سمعت ألحانًا من كلٍّ من الدُّوري ذي التَّاج الأبيض والدُّوري المُغرد، غرَّدت بشكل مُتطور جدًا، ألحانًا للدُّوري ذي التَّاج الأبيض، عندما أصبحت بالغة.

تقترح هذه النتائج أنَّ هذه الطُّيور تمتلك **قالبًا وراثيًا Genetic template**، أو برنامجًا غريزيًّا، يقودها لتعلُّم التَّغريدة المُناسبة. خلال مرحلة حرجة في التَّطور، يتقبَّل القالب التَّغريدة المُناسبة بوصفها نموذجًا. لذا، يعتمد اكتساب التَّغريدة على التَّعلُّم، ولكن تغريدة النَّوع الصحيحة هي التي يُمكن تعلُّمها؛ إنَّ القالب الوراثي للتَّعلُّم اختياري.



أ.



ب.

الشكل 54-10

تطوُّر التَّغريد في الطُّيور. أ. التسجيلات الصوتية لتغريدات أصدرتها ذكور عصفور الدوري ذي التاج الأبيض (*Zonotrichia leucophrys*) التي تعرَّضت لتغريد أفراد من نوعها نفسه خلال التَّطور الجنيني كانت مُختلفة عن (ب) تلك التي أصدرتها ذكور عصفور دوري لم تتعرَّض لتغريد خلال التَّربية. يُشير هذا الاختلاف إلى أنَّ البرنامج الوراثي نفسه غير كافٍ لإصدار تغريد طبيعي.

الشكل 54-11

مُتطفِّلات الحضانة. تضع طيور الوقواق بيوضها في أعشاش أنواع أخرى من الطيور. ولأنَّ صغار الوقواق (الكبير على اليمين) ربَّتها أنواع أخرى (مثل طائر جُشْنَة المرج، الطائر الأصغر على اليسار)، فإنها لم تحصل على فرصة لتعلُّم تغريد الوقواق؛ إنَّ تغريدَ الوقواق الذي سوف يُغرِّده لاحقًا غريزيٌّ.

ولكن التَّعلُّم يؤدي دورًا بارزًا أيضًا. إذا أُصيب عصفور دوري شاب أبيض التَّاج بالصمَّم بعد أن سمع صوت تغريد أبناء نوعه خلال الفترة الحرجة، فإنَّه سوف يغرد ألحانًا ضعيفةً عند بلوغه. ولهذا، يجب أن "يستمع" العصفور لنفسه، وهو يُغرِّد، ويُطابق بين ما سمعه والنَّموذج الذي قبله قالبه.

وعلى الرَّغم من أنَّ هذا التَّفسير لتطوُّر التَّغريد بقيَ دون مُنافسة سنوات عدة، فإن بحثًا جديدًا أظهر أنَّ العصفور الدُّوري أبيض التَّاج يُمكن أن يتعلَّم تغريد نوع آخر في ظروف مُعينة. فإذا وُضع ذكر حسون التُّوت حيًّا في قفص بجانب ذكر دوري صغير، فإنَّ ذكر الدُّوري الصَّغير سيتعلَّم تغريد عصفور الحسون. يُشير هذا الاكتشاف إلى أنَّ المُنبهات الاجتماعية – في هذه الحالة، مقدرته على رؤية طائر آخر- ربما تكون أكثر تأثيرًا، من التَّغريد المُسجل على أشرطة تسجيل، في تعديل البرنامج الفطري الذي يُوجِّه تطوُّر التَّغريد.

لا تمتلك ذكور بعض أنواع الطُّيور أي فرصة لأن تسمع تغريد أبناء نوعها. في مثل هذه الحالة، يبدو أنَّ الذُّكور "يعرفون" تغريد أبناء جنسهم بشكل فطري. فمثلًا، طيور الوقواق هي مُتطفِّلات حضانة؛ تضع الإناث بيوضها في عش نوع آخر من الطُّيور، والصِّغار التي تفقس تربيها آباء بالتَّبني (الشكل 54-11). عندما تبلغ طيور الوقواق، فإنَّها تُغرِّد لحن أبناء نوعها لا تغريد آبائها بالتَّبني. ولأنَّ الذُّكور مُتطفلات الحضانة تسمع على الأغلب تغريد الأنواع المُضيفة خلال النُّمو، فإنَّ من التكيف بالنِّسبة إليها أن تتجاهل مثل هذه المُنبهات "غير الصحيحة". إنها لا تسمع تغريد أي ذكور بالغة من أبناء نوعها، لهذا لا تُوجد نماذج تغريد صحيحة مُتوافرة. في هذه الأنواع، أنتج الانتخاب الطَّبيعي تغريدًا موجّهًا وراثيًّا بشكل كامل.

إنَّ التَّفاعلات التي تحدث خلال مراحل حرجة من التَّطور مُهمة جدًا لتَّطور السُّلوك الطَّبيعي. يؤدي الاتصال الجسدي دورًا مُهمًّا في النمو، وفي تطوُّر الرَّاحة النَّفسية.

5-54 الإدراك (التعرف العقلي) عند الحيوان

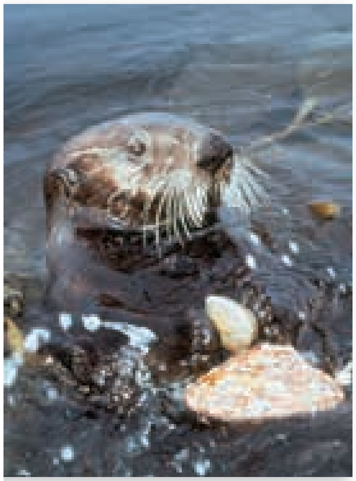
إنَّ الدَّرجة التي "يُفكِّر" بها الحيوان ما زالت قيد النِّقاش المُكثَّف. الكثير منا لاحظ سلوك قِط أو كلب أليف جعلنا نعتقد أنَّ للحيوان نوعًا من قُدرة التَّفكير أو من الاستنتاج. منذ عقود عدة، على كلّ حال، رفض دارسو سلوك الحيوان بشدَّة فكرة أنَّ الحيوانات من غير البشر يُمكن لها أن تُفكر. وفي الحقيقة، أوضح عالم السُّلوك لويد مورجان في أواخر القرن التاسع عشر أنَّ أحدنا يجب عدم افتراضه سلوكًا ما يُمثل التَّفكير الواعي، إن كان هناك أي تفسير آخر يحول دون افتراض الوعي. إن المقاربة السَّائدة كانت أن تُعامل الحيوانات وكأنَّها استجابات للبيئة من خلال سلوكات فطرية ومن خلال تعلُّم بسيط، فطري ومُبرمج.

في السنوات الحديثة، جرى إعطاء اهتمام واسع لموضوع إدراك الحيوان. وكان السُّؤال الأساسي: هل تُظهر الحيوانات **سلوكًا تعرفيًا إدراكيًا Cognitive behavior** – أي، هل تقوم بمُعالجة المعلومات، وتستجيب بطريقة تُظهر التَّفكير (الشكل 54-12)؟

ما أنواع السُّلوك التي يُمكن أن تُظهر الإدراك؟ هناك حالات عدَّة تُظهر القُدرات الإدراكية:

- بعض الطُّيور في المناطق المدنية في منتصف القرن العشرين، حيث كان توزيع الحليب على البيوت شائعًا، تعلَّمت أن تنزع أغطية القصدير عن زجاجات الحليب غير المُتجانس لتصل إلى القشدة التي تحتها؛ وقد تعلَّمت طيور أُخرى هذا السُّلوك عن طريق المُلاحظة.
- تعلَّم قرد المكاكا الياباني أن يغسل الرَّمل عن البطاطا، وأن يغسل الحبوب بالماء؛ لإزالة الرَّمل عنها.

أ.



ب.

الشكل 54–12

تفكير الحيوان. أ. هذا الشمبانزي ينزع الأوراق من على غصن شجرة، وسيستعمله مجسًّا لعش النَّمل الأبيض. هذا السُّلوك يُظهر بشدة أنَّ الشَّمبانزي يُخطط بوعي للأمام، مع معرفة تامة لما ينوي أن يفعل. **ب.** ثعلب البحر هذا يستعمل صخرة بوصفها "سندانًا" لكسر محارة ليفتحها. ربما يبقي ثعلب البحر صخرة مفضلة لديه مدة طويلة من الوقت، وكأنَّ لديه فكرة واضحة لاستعماله المُستقبلي للصَّخرة. سلوكات مثل هذه تدلُّ على أنَّ الحيوانات لديها قدرات إدراكية.

الشكل 54–13

حلّ مشكلة من قِبَل شمبانزي. لم يستطع الشمبانزي أن يحصل على الموز بالقفز، فبدأ يُصمِّم حلًّا.

- لوحظت قرود الشَّمبانزي، وهي تسحب الأوراق من فرع الشَّجرة، ثُمَّ تدسّ الفرع داخل مدخل عشّ النَّمل الأبيض؛ وعندما يتسلَّق النَّمل الأبيض الفرع، كان الشَّمبانزي ينزع الفرع، ويأكل النَّمل الأبيض.

اختبرت تجارب قليلة قُدرة الحيوانات من غير البشر على التَّفكير. تقترح بعض هذه الدِّراسات أنَّ الحيوانات ربما تُعطي وبشكل مُتعمَّد معلومات غير صحيحة. حاليًّا، يُحاول الباحثون تحديد ما إذا كانت بعض الرَّئيسيات تخدع غيرها لكي تُؤثر في سلوك أعضاء آخرين في القطيع. وتوجد روايات تُشابه الخيال على ما يبدو تدعم فكرة أنَّ الخداع يحدث في بعض أنواع الرَّئيسيات من غير الإنسان، مثل قرد البابون والشَّمبانزي، ولكن كان من الصَّعب تصميم تجارب حقلية لفحص مثل هذه الفكرة. الكثير من هذا النوع من البحث على إدراك الحيوان هو في بدايته، ولكن من المُؤكد أنَّه يتزايد، وأنَّه سيثير جدلًا. على أي حال، ليس هناك ما نكسبه بالإنكار الجازم لاحتمالية وعي الحيوان.

بعض السلوكات، كتلك التي تتعلَّق بحل المشكلات بالتَّحديد، صعبة التَّفسير بأي طريقة غير أنَّها تنتُج عن نوع من العمليات العقلية (الذهنية). فمثلًا، في سلسلة من التَّجارب الكلاسيكية أُجرِيت عام 1920، تُرك شمبانزي في غرفة مع موز مُعلَّق في سقف يصعب الوصول إليه. كان في الغرفة أيضًا صناديق عدَّة، كلها على أرض الغرفة. بعد مُحاولات عدَّة فاشلة للقفز للإمساك بالموز، نظر الشَّمبانزي فجأةً إلى الصَّناديق، وبسرعة بدأ بتحريكها تحت الموز، مُرتِّبًا الواحد فوق الآخر، ثُمَّ تسلَّق للأعلى للحصول على جائزته (الشكل 54-13).

توصَّلت دراسات حديثة إلى أنَّ حيوانات أُخرى غير الرَّئيسيات تُظهر أيضًا دليلًا على الإدراك. ولطالما عُدَّ الغُراب الأسود أكثر الطُّيور ذكاءً. وقد أعطت تجربة حديثة باستعمال غربان ربَّتها أيدي البشر، وعاشت في قفص كبير في الهواء الطَّلق، دليلًا على القُدرة على التَّفكير. وُضعت قطعةٌ من اللَّحم في نهاية حبل عُلِّق على غُصن شجرة في الصُّندوق. أحبَّت الطُّيور أكل اللَّحم، ولكنَّها لم تشاهد حبلًا من قبل، ولم تنجح في الحصول على اللَّحم. بعد ساعات عدَّة، كانت تنظر الطُّيور خلالها إلى اللَّحم بشكل دوري دون أن تعمل شيئًا آخر، طار أحد الطيور نحو الغُصن، فهبط عليه، وأمسك الحبل بمنقاره، وسحبه إلى الأعلى، ووضع الحبل

تحت رجله. ثمّ دنا إلى الأسفل، وأمسك قطعة أخرى من الحبل، مُكرِّرًا هذا الفعل مرة بعد مرة، مُقرِّبًا اللَّحم أكثر في كلّ مرة (الشكل 54-14). أخيرًا، أوصل الغُراب اللَّحم إليه، وأمسكه. وقد حلّ ثلاثة من أصل خمسة غربان مُشكلة الوصول إلى اللَّحم. لقد واجه الغُراب مُشكلةً جديدة، فطوَّر لها حلًّا.

الشَّكل 54–14

حل المُشكلة عند الغُراب الأسود. مُواجهًا مُشكلة لم يتعرَّض لها من قبل، فكَّر الغُراب كيف يصل إلى اللَّحم في نهاية الخيط، وذلك بتكرار سحب الخيط إلى الأعلى قليلًا، ثُمَّ وضع رجله عليه.

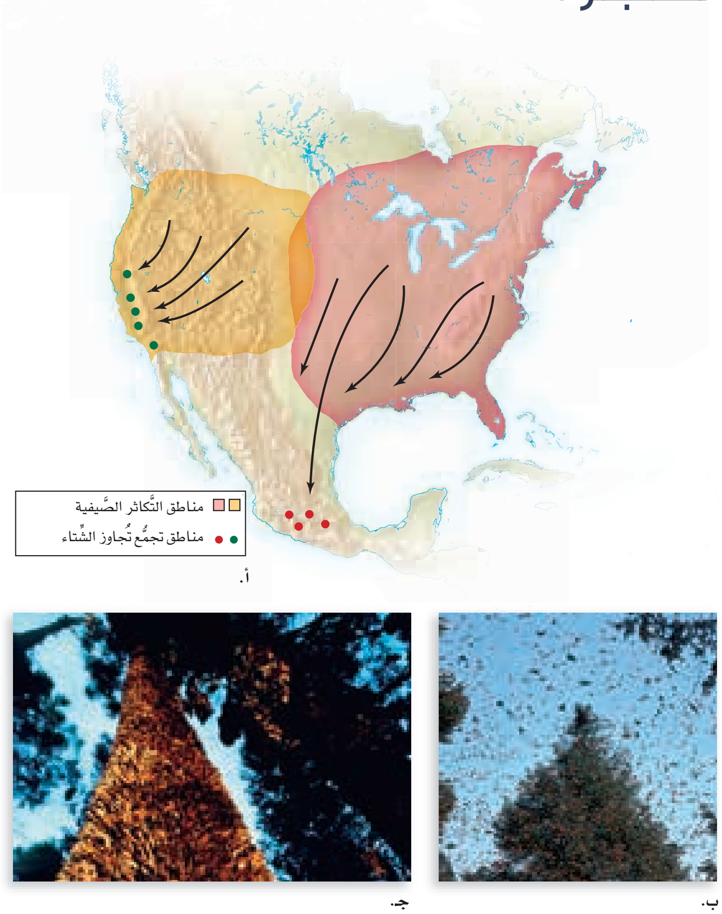
البحث في السُّلوك الإدراكي للحيوانات في بدايته، ولكن بعض الأمثلة تُمثّل أدلة قوية.

6-54 سلوك تحديد الاتجاه والهجرة

تنشغل بعض الحيوانات بكثير من الحركات التي يبدو أنها مُوجَّهة نحو هدف ما. فهي قد تُسافر، مثلًا، نحو العُش أو منه، أو نحو تجمُّع مائي. لكي تنجز هذا، يجب أن تُوجِّه نفسها من خلال اتِّباع مُنبِّهات في البيئة، بعملية تُسمَّى **تحديد الاتجاه أو التَّوجُّه Orientation**. الحيوانات ذات غريزة الوطن، مثل الحمام، تُميِّز أدلة بيئية مُعقَّدةً لتعود إلى وطنها، وغالبًا من مسافات بعيدة.

يسمى التَّحرُّك نحو مُنبِّه أو بعيدًا عنه **الانتحاء Taxis**. إنّ انجذابَ الحشرات الطَّائرة نحو الضوء خارج المنازل مثالٌ على الانتحاء الضوئي الإيجابي. وتمتلك الحشرات التي تتجنَّب الضوء، مثل الصرصور الشَّائع، انتحاءً ضوئيًّا سلبيًّا. يُمكن أن تُستعمل مُنبِّهات أُخرى بوصفها تلميحات للتَّوجُّه. فمثلًا، تُوجِّه أسماك السَّلمون المُرقَّط نفسها في الجدول لكي تسير عكس التيار.

لا تتطلَّب الاستجابات جميعها توجُّهًا مُحدَّدًا، على كلّ حال. فبعض الحيوانات تُصبح أكثر أو أقل نشاطًا فقط عندما تزداد شدة المُنبِّه؛ مثل هذه الاستجابات تُسمّى **التَّنشُّط Kineses**.



الشَّكل 54–15

هجرة الفراشات الملكية (*Danaus plexippus*). أ. فراشات ملكية من غربي أمريكا الشَّمالية تتجاوز الشِّتاء في مناطق ذات مُناخ مُعتدل على طول ساحل المُحيط الهادي. تلك التي من شرقي الولايات المُتحدة وجنوبي كندا تُهاجر إلى المكسيك، وهي رحلة تتجاوز 3.000 كم. ب. فراشات ملكية تصل غابات تَنوب نائية، حيثُ أماكن تُجاوُز الشتاء في المكسيك، فهناك (ج) تُكوِّن تجمُّعات على جذوع الأشجار.

غالبًا ما تتطلب الهجرة جماعات تنتقل مسافات شاسعة

التَّحرُّكات طويلة المدى، في اتجاهين تُدعى **الهجرات Migrations**. كلّ خريف، تُهاجر طيور البط، والإوز، وطيور أخرى إلى الجنوب عبر خطوط طيران من كندا عبر الولايات المُتحدة، مُتجهةً بعيدًا نحو أمريكا الجنوبية، فقط لكي تعود ثانية كلّ ربيع.

ويُهاجر الفراش الملكي أيضًا كلّ خريف من وسط أمريكا الشَّمالية وشرقها نحو مناطق عدَّة صغيرة، ومُنفصلة جُغرافيًّا، من الغابات المخروطية في جبال وسط المكسيك (الشكل 54-15). كلّ أغسطس، تبدأ الفراشات في الطَّيران في اتجاه الجنوب إلى مناطق تجاوز الشتاء. عند نهاية الشِّتاء، تبدأ الفراشات في العودة طائرة إلى مساحات التَّكاثر الصَّيفية. ما هو مُثير عن هجرة هذه الفراشات، على كلّ حال، أنَّه قد يتكون جيلان إلى خمسة أجيال، عندما تُهاجر الفراشات إلى الشَّمال. إن الفراشات التي تُهاجر في الخريف نحو أراضٍ تجاوز الشِّتاء المُحدَّدة بدقة في المكسيك لم تكن قد زارت هذه الأماكن من قبل.

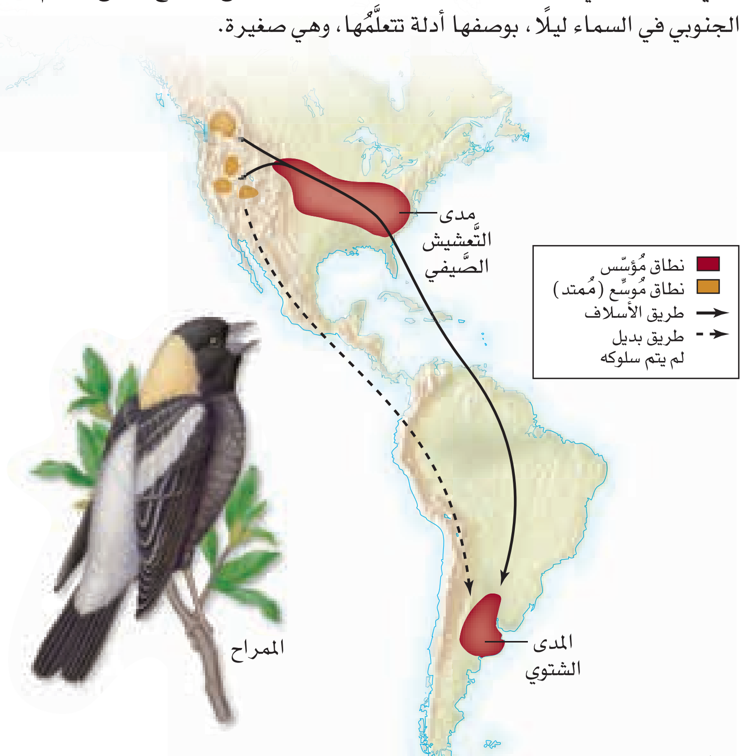
لقد أظهر التمديد الحديث للمدى الجغرافي من قِبَل بعض الطُّيور المُهاجرة كيف أنَّ أنماط الهجرة تتغيَّر. عندما تؤسَّس مُستعمرات من طيور الممراح في غربي

الولايات المتحدة، بعيدًا عن أماكنها الطبيعية في وسط الغرب وفي الشّرق، فإنَّها لا تُهاجر مُباشرة إلى أماكنها الشَّتوية في أمريكا الجنوبية. بدلًا من ذلك، تُهاجر شرقًا، حيث أماكن أسلافها، ثُمَّ جنوبًا عبر خط الطَّيران الأصلي (الشكل 54-16). بدلًا من تغيير نمط الهجرة الأصلي، ببساطة أضافت قطعة جديدة. يستمر العلماء في دراسة طيور الممراح الغربية ليعرفوا فيما إذا كان سينشأ مع الوقت خط هجرة فعَّال أكثر، أم أنَّ الطُّيور سوف تتَّبع دائمًا مسار أسلافها.

يجب أن تمتلك الحيوانات المُهاجرة القُدرة على تحديد الاتجاه وعلى الملاحة

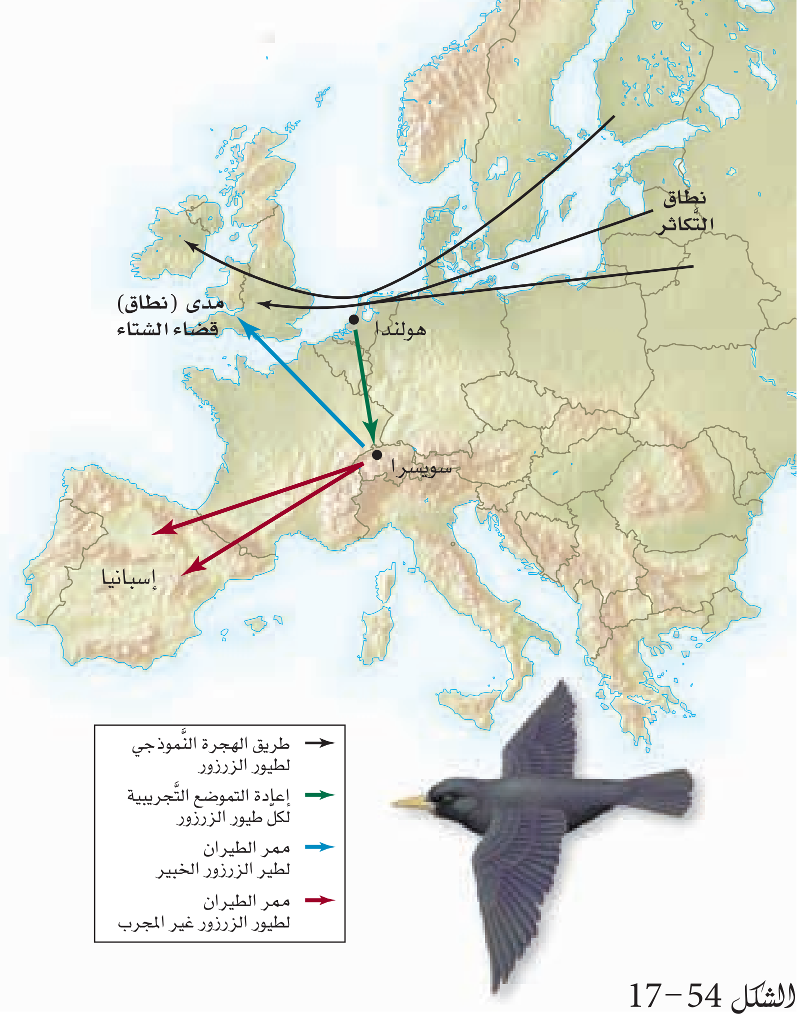
درس علماء الأحياء الهجرة باهتمام شديد، ونملك الآن فهمًا جيدًا عن كيفية الوصول إلى هذه القُدرات الملاحية. من المُهم أن نفهم الفرق بين تحديد الاتجاه، أي القُدرة على اتِّباع مسلك، **والملاحة Navigation**، أي القُدرة على وضع مسلك أو تعديله، ثُمَّ اتِّباعه. الأول شبيه باستخدام بوصلة، والآخر شبيه باستعمال البوصلة بالتَّوازي مع الخريطة. أوضحت التجارب على طيور الزرزور أن الطُّيور قليلة الخبرة تهاجر عن طريق تحديد الاتجاه، ولكن الطيور الأكبر سنًّا التي هاجرت سابقًا تستخدم الملاحة الحقيقية (الشكل 54-17).

تقوم الطُّيور وبعض الثديات بالملاحة عن طريق النَّظر إلى الشَّمس والنُّجوم. عصفور الدَّرس النِّيلي، الذي يطير خلال النَّهار، ويستعمل الشَّمس دليلًا له، يُعوِّض عن حركة الشَّمس في السماء مع تقدم النَّهار بالرُّجوع إلى النَّجم الشَّمالي، الذي لا يتحرك في السَّماء. تستعمل طيور الدَّرس أيضًا مواقع الأبراج وموقع النَّجم الجنوبي في السماء ليلًا، بوصفها أدلة تتعلَّمُها، وهي صغيرة.



الشكل 54-16

طيور في أثناء الحركة. اتسع نطاق قضاء الصَّيف للممراح (*Dolichonyx oryzivorus*) حديثًا إلى أقصى الغرب للولايات المُتحدَّة عن النِّطاق المُؤسّس أصلًا في الغرب الأوسط. عندما تُهاجر الطُّيور في هذه الجماعات المُؤسسة حديثًا إلى أمريكا الجنوبية في الشِّتاء، فإنها لا تطير مُباشرة إلى نطاق قضاء الشِّتاء؛ بدلًا من ذلك، تطير إلى الغرب الأوسط، ثمَّ تستعمل طريق طيران الأسلاف، ذاهبة أبعد بكثير مما لو أنَّها طارت مُباشرة إلى مناطق قضاء الشِّتاء الخاصة بها.



الشكل 54-17

سلوك الهجرة عند الزرزور (*Sturnus vulgaris*). القُدرات الملاحية للطُّيور غير الخبيرة تختلف عن تلك التي للبالغين الذَّين قاموا برحلة هجرة من قبل. تمَّ الإمساك بطيور الزرزور في هولندا، في مُنتصف الطريق على طول مسار هجرتها الكاملة من أراضي التكاثر في بحر البلطيق نحو أراضي قضاء الشِّتاء في الجُزُر البريطانية؛ نُقلت هذه الطُّيور إلى سويسرا، حيث أُطلقت هناك. الطيور الأكبر والأكثر خبرة عوَّضت عن هذا التَّغيير، وطارت نحو مناطق قضاء الشِّتاء الطبيعية (السَّهم الأزرق). أما الطُّيور الصغيرة غير الخبيرة، فاستمرت في الطَّيران في الاتجاه نفسه، بمسار قادها إلى إسبانيا (الأسهم الحمراء). هذه المشاهد تُشير إلى أنَّ الطُّيور غير الخبيرة طارت عن طريق تحديد الاتجاه، في حين تعلَّمت الطُّيور الخبيرة الملاحة الحقيقية.

يمتلك كثير من الطُّيور المُهاجرة أيضًا المقدرة على الكشف عن المجال المغناطيسي للأرض، وأن تُوجِّه نفسها بالنِّسبة إليه. ففي قفص داخلي مُغلق، سوف تُحاول الطُّيور أن تتحرَّك في الاتجاه الجغرافي الصَّحيح، حتى مع عدم وجود أدلة خارجية واضحة. من ناحية أخرى، يؤدي وضع مغناطيس قريب من القفص إلى تغيير الاتجاه الذي تُحاول الطُّيور التَّحرك نحوه. وقد وجد الباحثون ماغنيتايت، وهو خام حديد مُمغنط، في رؤوس بعض الطُّيور، ولكنهم لم يجدوا المُستقبلات الحسِّية التي تُوظِّفها الطُّيور للكشف عن المجال المغناطيسي.

إنَّ أول هجرة للطَّائر تقودها على ما يبدو الغريزة عن طريق كلّ من دلائل من الإجرام السَّماوية (تطير الطُّيور غالبًا ليلًا) والمجال المغناطيسي للأرض. وعندما تمَّ مُعالجة الدَّليلين في المُختبر لإعطاء اتجاهات مُتضاربة، كانت المعلومات المُتوافرة من النُّجوم على ما يبدو تطغى على المعلومات المغناطيسية. على كلّ حال، أشارت دراسات حديثة إلى أنَّ الأدلة من الأجرام السماوية تُحدِّد

الاتجاه العام للهجرة، في حين تُحدِّد الأدلة المغناطيسية طريق الهجرة الخاص (ربما التفاف ما يجب أن يقوم به الطائر في مُنتصف الطَّريق).

نعرف القليل نسبيًّا عن كيفية قيام الحيوانات المُهاجرة الأخرى بالملاحة. على سبيل المثال، تُهاجر سلاحف البحر الخضراء (*Chelonia maydas*) من البرازيل في مُنتصف الطريق عبر المُحيط الأطلسي إلى جزيرة أسكنزيون، حيث تضع الإناث بيوضها. كيف تجد هذه الحيوانات هذه الجزيرة الصَّغيرة في مُنتصف المُحيط، التي لم تَرَها ربما مُنذ 30 عامًا؟ كيف يُمكن للصِّغار التي تفقس على الجزيرة أن تعرف كيف تجد طريقها إلى البرازيل؟ لاتزال الإجابات عند الباحثين قليلة عن هذه الأسئلة.

تُهاجر كثير من الحيوانات بطرق يُمكن التَّنبؤ بها، وتقوم بالملاحة بالنَّظر إلى الشَّمس والنُّجوم، وفي بعض الحالات عن طريق تحديد المجالات المغناطيسية.

7-54 اتصال الحيوان

الاتصال بين أفراد من النَّوع نفسه، وكذلك بين نوعين، يُمكن أن يؤدي دورًا مُهمًّا في سلوكات عدَّة. كثير من الأبحاث في سلوك الحيوان مُكرَّسة لتحليل طبيعة إشارات الاتصال، وتحديد كيف تُدركها الحواس، والتَّعرُّف إلى أدوارها البيئية وأصولها التَّطورية. إنَّ الاتصال مُهم جدًا بالتَّحديد في التَّكاثر والتَّفاعلات الاجتماعية في الجماعات. يُمكن للاتصال أن يأخذ أشكالًا عدَّة، تشمل إشارات بصرية، وسمعية، وكيميائية.

يعتمد التَّكاثر النَّاجح على الإشارات والاستجابات المُناسبة

تمييز النَّوع

خلال الغَزَل، تُنتج الحيوانات إشارات للاتصال مع رفيقها المُحتمل ومع أعضاء آخرين من نوعها نفسه. تحدث **سلسلة المُنبِّه- الاستجابة Stimulus-response chain** أحيانًا، وفيها يُطلق سلوك فرد واحد بدوره سلوكًا في فردٍ آخر (الشكل 54-18).

تكون إشارات الغَزَل غالبًا خاصة بالنَّوع الواحد، بحيث يقصر الاتصال على أعضاء من النَّوع نفسه، ما يجعلها تؤدي دورًا مهمًّا في العزل التَّكاثري (ذُكر في الفصل الـ 22). تُعدّ ومضات اليراعات المُضيئة (وهي خنافس في الحقيقة) مثالًا على الإشارة الخاصة بالنَّوع. حيث تُميِّز الإناث الذُّكور من النوع نفسه عن طريق نمط ومضاته (الشكل 54-19)، وتُميِّز الذُّكور الإناث من النَّوع نفسه بومضات الاستجابة لديها. هذه السِّلسلة من الاستجابات المُتبادلة تُوفِّر "فحصًا" مُستمرًّا للهوية النَّوعية للرُّفقاء المُحتملين.

الاتصال بعيد المدى

تتوسَّط الإشارات الكيميائية التَّفاعلات بين الذُّكور والإناث. تؤدي **الفرمونات Pheromones**، وهي رسائل كيميائية تُستعمل للاتصال بين الأفراد من النوع نفسه، دورًا في الانجذاب الجنسي، من بين الوظائف الأخرى، في الكثير من

الشكل 54-18

سلسلة المُنبِّه - الاستجابة. يتضمَّن غَزل سمك أبو شوكة تتابُعًا من السلوكات تُؤدي إلى إخصاب البيوض.

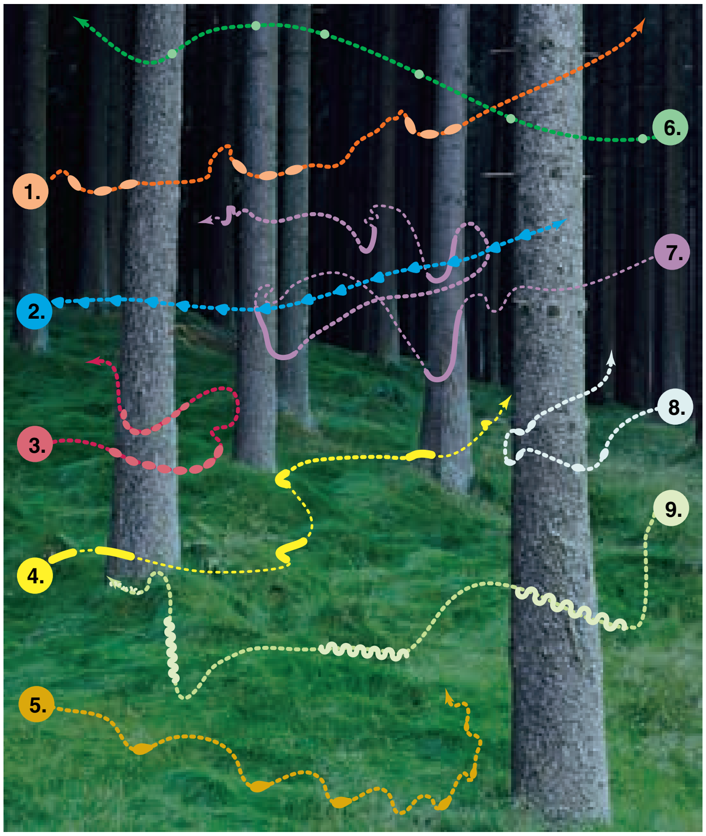
الحيوانات. إناث فراشات الحرير (*Bombyx mori*) تُنتج فرمونًا جنسيًّا يُدعى بومبيكول *Bombykol* من غُدَّة مُرتبطة بالجهاز التَّناسلي. أظهرت دراسات عصبية فسيولوجية أنَّ قرون الاستشعار في الذَّكر تحتوي على مُستقبلات خاصة بالفرمون بومبيكول. هذه المُستقبلات عالية الحساسية؛ ففي بعض أنواع الفراشات، تستطيع الذُّكور الكشف عن تراكيز قليلة جدًا من بومبيكول، وأن تجد الإناث من بعد 7 كم تقريبًا.

تُنتج كثير من الحشرات، والبرمائيات، والطُّيور إشارات صوتية خاصة بالنَّوع لجذب الرُّفقاء. تُنادي ذكور الضفدع الأمريكي الكبير عن طريق ملء الهواء وتفريغه من أكياسها الصوتية الموجودة تحت فكها السُّفلي. تستطيع الإناث تمييز نداء ذكر من النَّوع نفسه من نداء ضفادع أخرى موجودة في الموقع نفسه، وتقوم بعملية النِّداء في الوقت نفسه. وكما ذكرنا سابقًا، تُغرِّد ذكور الطُّيور للإعلان عن وجودها ولجذب الإناث. ففي كثير من الأنواع، يُوضِّح التَّنوع في تغريد الذُّكور هوية الذَّكر بشكل فردي في الجماعة. في هذه الأنواع، يكون التَّغريد خاصًّا بالفرد وأيضًا خاص بالنَّوع.

سلوكات الغَزَل هي العامل الرئيس في الانتخاب الجنسي الذي سنبحثه في مكان لاحق في الفصل.

يُسهِّل الاتصال عيش المجموعة

كثير من الحشرات، والأسماك، والطُّيور، والثدييات تعيش في مجموعات اجتماعية، حيث تتَّصل أعضاء المجموعة ناقلة المعلومات فيما بينها. فمثلًا، بعض



الشَّكل 54-19

الألعاب النَّارية لليراع المضيء. عروض الإضاءة الحيوية لهذه الخنافس المصباحية هي خاصة بالنَّوع، وتخدم في آليات سلوكية للغَزَل التَّكاثري. كلّ رقم يُمثِّل نمط الوميض لذكور نوعٍ مُختلف.

الأفراد في المُجتمعات الثديية يعملون "حراسًا". وعند ظهور المُفترس، يُعطي الحُرَّاس صوت إنذار، فتستجيب أعضاء المجموعة بالبحث عن ملجأ (الشكل 54-20). الحشرات الاجتماعية مثل النَّمل ونحل العسل تُطلق فرمونات إنذار تُحفِّز سلوك العداء. النَّمل يضع أيضًا فرمونات على الأرض بين العُش ومصدر الغذاء لتدلّ الأعضاء الآخرين في المُستعمرة عليه. ويمتلك نحل العسل لغة رقص مُعقَّدة جدًا تدلّ زملاءه في خليّة النَّحل إلى المصادر الغنية بالرَّحيق.

لغة الرَّقص عند نحل العسل

يعيش نحل العسل الأوروبي في خلايا تتكون من 30.000 إلى 40.000 فرد يتكامل سلوكها في مُستعمرة مُعقَّدة. تطير النَّحلات العاملات ربما أميالًا بعيدًا عن الْخليّة، جامعةً الرَّحيق وحبوب اللِّقاح من أنواع كثيرة من النباتات، ومُتنقلة بين أنواع النباتات على أساس مُحتوى الطَّاقة في غذائها.

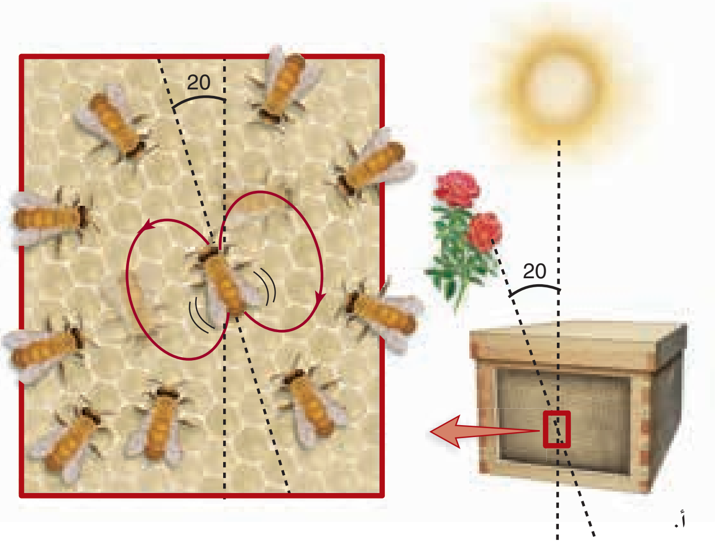
تميل مصادر الغذاء الذي يبحث عنه النَّحل إلى الوجود في قطع أراضٍ صغيرة، تحتوي كلّ قطعة على كمية غذاء أكبر مما تقدر نحلة صغيرة على نقله إلى الْخليّة. وتستطيع المُستعمرة أن تستغل مصادر قطعة الأرض؛ لأنَّها تتَّبع سلوك النَّحل الكشَّاف الذي يُحدِّد قطع الأراضي، ثم يُخبر رفاقه في الْخليّة بمكانها عن طريق لغة الرَّقص. عبر سنوات طويلة، استطاع الحائز على جائزة نوبل كارل فون فريتش (الذي حصل على جائزة نوبل عام 1973 في مجال الفسيولوجيا والطِّب بالمُشاركة مع تنبرجن ولورينز) أن يكتشف تفاصيل نظام الاتصال هذا.

بعد عودة النَّحلة الكشافة النَّاجحة إلى الْخليّة، تقوم بأداء سلوك رائع يُسمَّى رقصة الاهتزاز *Waggle dance* على قرص عسل عمودي (الشكل 54-21). يُشابه مسار النَّحلة خلال الرَّقصة العدد 8 الإنجليزي. في الجزء المُستقيم من المسار، تُذبذب النحلة بطنها أو تهزُّه في حين تُصدر انفجارات من الصوت. ربما تتوقف النَّحلة بشكل دوري لإعطاء زميلاتها في الْخليّة عينة من الرَّحيق الذي حملته عائدة إلى الْخليّة في داخل حوصلتها. في أثناء رقصها، تتابعها عن كثب نحلات أُخر، تظهر سريعًا كجامعات للطَّعام في مصدر الطَّعام الجديد.

لقد أعلن فون فريتش وزميلاه أنَّ النَّحلات الأُخر تستعمل معلومات من رقصة الاهتزاز لتحديد مصدر الغذاء. وبحسب تفسيرهم، تُحدِّد النَّحلة الكشافة اتجاه

الشَّكل 54-20

نداء الإنذار عند كلب البراري (*Cynomys ludovicianus*) عندما يُشاهد كلب البراري مُفترسًا، يقف على رجليه الخلفيتين، ويُطلق نداء إنذار، ما يجعل كلاب البراري الأخرى تعود مُسرعةً إلى جحورها.



أ.

ب.

الشكل 54–21

رقصة الاهتزاز لنحل العسل (*Apis mellifera*). أ. تُمثل النَّحلة الرَّاقصة المسافة بين مصدر الغذاء، والعش، والشمس كزاوية بين الجزء المُستقيم للرَّقصة والعمود القائم. يُوجد الغذاء بزاوية 20^o على يمين الشَّمس، والجزء المُستقيم لرقصة النَّحلة على الْخليّة هو 20^o على يمين العمود. **ب.** نحلة كشافة ترقص على قرص العسل في الْخليّة.

مصدر الغذاء بإظهار الزَّاوية بين مصدر الغذاء، والْخليّة، والشَّمس كانحراف عن عمود الجزء المُستقيم من الرَّقصة التي أُديت على جدار الْخليّة (أي، إذا تحركت النَّحلة بشكل مُستقيم، فإن مصدر الغذاء سيكون في اتجاه الشَّمس، ولكن إن كان الغذاء بزاوية 30^o نسبة إلى موقع الشمس، فسوف تتحرَّك إلى الأعلى بزاوية 30^o عن العمودي) (الشكل 54-21أ). أما المسافة إلى الغذاء فيُشار إليها بمُدَّة (زمن) الرَّقصة.

تحدَّى أيدريان ونر، عالم من جامعة كاليفورنيا، تفسير فريتش. أكَّد ونر بالدَّليل أنَّ رائحة الأزهار هي أهم دليل يقود النَّحل للوصول إلى مصدر الغذاء الجديد. ودار جدلٌ حادّ عندما نشرت مجموعتا العالمين أبحاثًا تدعم موقفيهما.

مثل هذا الجدل قد يكون مُفيدًا جدًا؛ لأنَّه يُولِّد تجارب خلاقة. في الحالة هذه، تمَّ حل "جدل لغة الرَّقص" (في أذهان مُعظم العلماء) في مُنتصف 1970 بالبحث المُبدع لجيمس ل. جولد. صمَّم جولد تجربة خدع فيها أعضاء الْخليّة، حيثُ أساءت تقدير الاتجاهات التي أعطتها إياها النَّحلة الكشَّافة عن طريق الرَّقص. ونتيجةً لهذا، تمكَّن جولد من التَّحكُّم في الاتجاه الذي يسلكه أعضاء الْخليّة إن كانت تستعمل الإشارات البصرية. أما إن كان النَّحل يستعمل الرَّائحة دليلًا، فإنه سوف يظهر في مكان الطعام على الرغم من هذا، ولكنها ظهرت تمامًا، حيث تنبأ جولد. هذه النَّتيجة أكدَّت صحة أفكار فون فريتش.

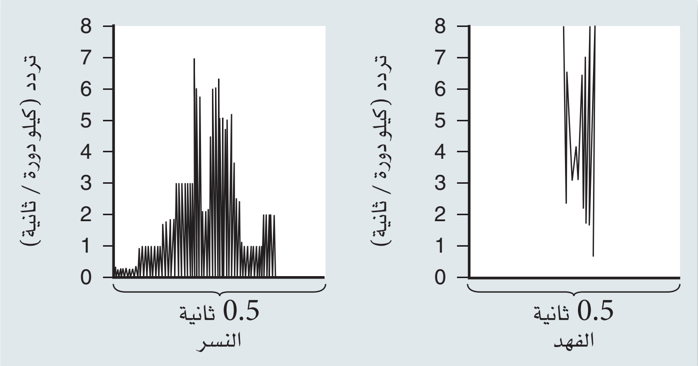
توسَّع الباحثون حديثًا في دراسة لغة رقص النَّحل ببناء نحل آلي يُمكن التَّحكم في رقصه بشكل كامل. بُرمجت رقصاته عن طريق جهاز الحاسوب، وطابقت بشكل تام رقص عسل النَّحل الطبيعي- حتى إنَّ النحل الآلي توقف لإعطاء العسل. سمح النَّحل الآلي للعلماء بأن يُحدِّدوا بدقة أي دليل يقود نحل العسل الى مصادر غذائه.

لغة الرَّئيسيات

بعض الرَّئيسيات تمتلك "مُفردات" تسمح للأفراد بالتَّحدُّث عن شخصية مُفترسات مُعينة. أصوات مُختلفةٌ لقرود الفَرْفَت الإفريقية، مثلًا، تُشير إلى النُّسور، والنُّمور، والأفاعي (الشكل 54-22). قرود الشَّمبانزي والغوريلا يُمكن أن تتعلَّم التَّمييز بين عدد كبير من الرُّموز، وتستعملها لإيصال مفاهيم مجردة، وليست مادية.

لقد بدا أنَّ تعقيد لغة الإنسان في البداية يتحدَّى التَّفسير البيولوجي، ولكن الفحص عن قُرب أظهر أنَّ الاختلافات في الحقيقة سطحية – فكل اللُّغات تشترك في تشابهات عدَّة بنائية أساسية. إن ثلاثة آلاف لغة تقريبًا مأخوذة من المجموعة المُكوَّنة من 40 صوتًا ساكنًا نفسها (تستعمل اللُّغة الإنجليزية 24 صوتًا منها)، وإنَّ أي إنسان يستطيع تعلُّمها. ويعتقد الباحثون أنَّ التَّشابهات هذه تعكس الطَّريقة التي يتعامل بها دماغنا مع المعلومات المُجردة، وهي صفة مُحدَّدة وراثيًّا لكلّ البشر.

أ.



ب.

الشكل 54–22

لغة الرَّئيسيات. قرود الفرفت *Cercopithecus aethiops* تُطلق نداءات إنذار مُختلفة (أ) عندما تُشاهد أعضاء القبيلة نسرًا، أو فهدًا، أو أفعى. **ب.** يُحفِّز كل نداء مُميز سلوك هروب مُختلفًا وتكيُّفيًّا.

وعلى الرَّغم من أنَّ اللُّغة هي القناة الأولية التي يتَّصل بها الإنسان، يُمكن للرَّائحة والإشارات غير الشَّفهية (مثل "لغة الجسد") أن تنقل المعلومات أيضًا. على كلّ حال، من الصعب تحديد الأهمية النِّسبية لقنوات الاتصال الأخرى هذه في الإنسان.

تختلف الإشارات في درجة تخصُّصها

تُوفِّر الإشارات المُختلفة مستويات مُختلفة من المعلومات عن المُرسل. يرتبط **مستوى التَّخصص والنوعية Level of specificity** بوظيفة الإشارة. فكثير من إشارات الغَزَل مُتخصِّصة على مُستوى النَّوع لمُساعدة الحيوانات على تجنُّب ارتكاب أخطاء في التَّزاوج يُمكن أن تنتج أفرادًا غير أحياء أو تضيع الجُهد التَّكاثري.

ولكن لا تمتلك الإشارات جميعها مثل هذا النَّوع من التَّخصُّص؛ فكثير من الثدييات تُميِّز حدود مناطقها بفرمونات مُكونةً من خليط من المواد الكيميائية، تُشير إلى هوية الفرد. يُمكن لأفراد النَّوع نفسه اكتشاف هذه الإشارة الكيميائية، وتكتشفها حيوانات أخرى عدة، فتعلم بوجود الحيوان المعلِّم. إشارات أخرى، مثل نداءات الإنذار للطُّيور، مجهولة، ولا تنقل أي معلومات عن هوية المُرسل. ربما تسمح هذه الإشارات بالإخبار عن وجود مُفترس لأنواع عدة من الطُّيور.

يؤدي الاتصال دورًا بالعلاقات بين الأنواع، وقد ذُكرت بالتَّفصيل في (الفصل الـ 56). إنَّ السَّمكة المُصابة بطفيليات تتخذ وضعية مُعيَّنة بوجود "سمكة مُنظِّفة" تُشير إلى أنَّها جاهزة للتَّنظيف (الشكل 54-23). وفي المجال نفسه، تُرسل بعض الحيوانات إشارات إلى المُفترسات. الغزال ذو الذَّيل الأبيض، مثلًا، يرفع ذيله لإظهار اللَّون الأبيض الواضح لجوانبه السُّفلية في أثناء هربه بعيدًا عن مُفترس. من المُفترض لهذه الإشارات "المُعيقة للمُطاردة" أن تُشير إلى المُفترس بأنَّه تمَّت مُشاهدته، وأنَّه لا جدوى من إضاعة الوقت في الإمساك به.

تخدم اتصالات الحيوانات أهدافًا عدَّة، وهي تُرسل بطُرق عدَّة.

تتطلَّب دراسة اتصال الحيوانات تحليل درجة نوعية الإشارة، ومُحتوى المعلومات فيها، والطُّرق المُستعملة في إنتاجها واستقبالها.

الشَّكل 54 – 23

السَّمكة المُنظِّفة. يدخل هذا الأخفس "محطَّة" السَّمك المُنظِّف، ويتَّخذ وضعية تسمح للسَّمك المُنظِّف بأن يدخل الفم والخياشيم، ويتغذَّى على الطُّفيليات المُلتصقة.

8-54 علم البيئة السّلوكيّ

قسَّم نيكو تنبرجن البحث في السُّلوك إلى دراسة تطور السُّلوك، وأساسه الفسيولوجي، ووظيفته، وأهميته التَّطورية. كان تنبرجن رائدًا في دراسة أحد أنواع التَّحليل التَّطوري، وهو دراسة **القيمة البقائية Survival value** للسُّلوك. أي، كيف يسمح سلوك الحيوان في بقائه حيًّا أو بقاء نسله حيًّا؟

في أحد الأمثلة، لاحظ تنبرجن أنَّه بعد فقس صغار النَّورس، يُزيل الأبوان قشر البيض من العُش. لفهم هذا السُّلوك، موّه بيض دجاج عن طريق طليه ليُصبح شبيهًا بالخلفية الطَّبيعية، حيث يُمكن أن يضع النَّورس بيوضه، ووزعها في المكان، حيث يضع النَّورس أعشاشه (الشكل 54-24). وضع قشر بيض مكسور بجانب بعض البيض، وضبطًا للتَّجربة، ترك بعض البيض المُموَّه دون قشور.

لاحظ تنبرجن أن البيوض وجدت بسهولة من قبل الغربان المفترسة. وحيث إنّ الغربان تستخدم داخل القشرة الأبيض اللون دليلًا، فقد استطاعت التهام بيوض مموهة أكثر كانت بقرب قشور البيض. توصَّل تنبرجن إلى أنَّ سلوك إزالة قشور البيض تكيُّفي: أي إنَّه يُقلِّل الافتراس، ويزيد بذلك فرصة بقاء النَّسل حيًّا.

يُعزى الفضل لتنبرجن في أنَّه أحد مُؤسسي **علم البيئة السّلوكيّ Behavioral ecology**، أي دراسة كيف يصقل الانتخاب الطَّبيعي السُّلوك. يدرس هذا الفرع من علم البيئة **الأهمية التكيفية Adaptive significance** للسُّلوك، أو كيف يُمكن للسُّلوك أن يزيد البقاء والتَّكاثر. ويُركِّز البحث الراهن في علم البيئة السّلوكيّ على كيفية مساهمة السُّلوك في نجاح تكاثُر الحيوان، أو تلاؤمه. وكما شاهدنا في الجزء 54-2، فإن الاختلافات في السُّلوك بين الأفراد غالبًا ما يكون سببها وراثيًّا. ولهذا، يمتلك الانتخاب الطبيعي الذي يعمل على السُّلوك القُدرة على إحداث تغيُّر تطوري.

بنـاءً على هذا، يهتم حقل علم البيئة السّلوكيّ بسؤالين: الأول، هل السُّلوك تكيُّفي؟ علـى الرَّغم مـن أنَّه مـن المُغري الافتراض أنَّ السُّلـوك الذي يصدر عـن أفراد يُمثِّـل إلى حدٍّ ما استجابة تكيُّفية للبيئة، فإنّ هـذا ليس هو الحال بالضرورة. فكما شاهدت في (الفصل الـ 20)، يُمكن للصِّفات أن تظهر لأسباب عدَّة غير الانتخاب الطبيعـي، مثل الانجراف الوراثي، وتدفُّق الجينات، أو النتائج المُرتبطة بالانتخاب الطَّبيعي على صفات أخرى. فضلًا على هذا، ربما ظهرت صفات في جماعة؛ لأنَّها تطـوَّرت بوصفها تكيُّفات في الماضي، ولكنَّها لـم تَعُدْ ذات فائدة. هذه الاحتمالات تحتمل الصِّحة للصِّفات السُّلوكية بالقدر نفسه، كما هي لأي نوع آخر من الصِّفات. وإذا كانت صفة ما تكيُّفية، فإنَّ السُّؤال الآتي: كيف تكون تكيُّفية؟ على الرَّغم من أنَّ المعيار هو النجاح التَّكاثري، فإن علماء البيئة السّلوكيّ مُهتمون بمعرفة كيف

الشكل 54–24

القيمة التَّكيفية لألوان البيضة. الفائز بجائزة نوبل سنة 1973 في مجال الفسيولوجيا أو الطِّب، نيكو تنبرجن، طلى بيض دجاجة ليُشابه التَّمويه البني المُرقش (المُنقَّط) لبيوض النَّورس. استُعملت البيوض لاختبار فرضية أنَّ البيوض المُموهة صعبة الاكتشاف على المُفترسات، وبهذا تزيد من فرصة بقاء الصِّغار.

يُمكن أن تُؤدي الصِّفة إلى نجاح تكاثري أكبر. هل يزيد السُّلوك تناول الطَّاقة، ومن ثم يزيد عدد النَّسل النَّاتج؟ هل يزيد من نجاح التَّزاوج؟ هل يُقلِّل من فرصة الافتراس؟ إنَّ عمل علماء البيئة السّلوكيّ هو في تحديد تأثير الصِّفة السُّلوكية – مثلًا، فعالية جمع الغذاء – على كلّ واحدة من هذه الأنشطة، ومن ثمَّ في اكتشاف ما إن كانت الزِّيادة ستُترجم إلى زيادة في التَّلاؤم.

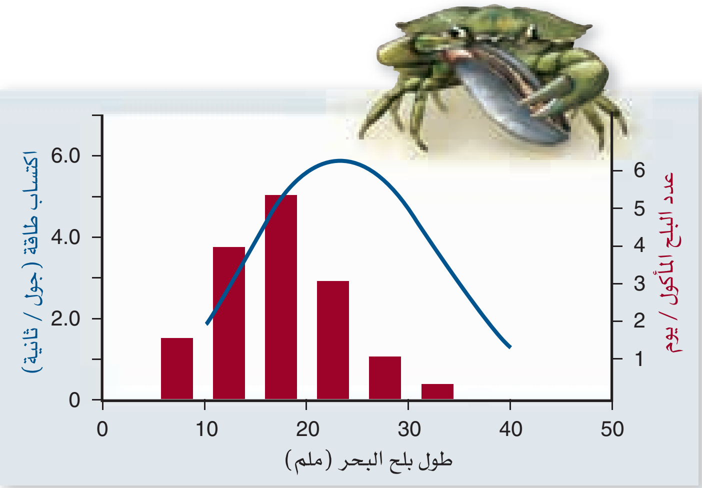
يُمكن أن يُؤثِّر سلوك جمع الغذاء بشكل مُباشر في تلاؤم الفرد

أفضل الطُّرق لتقديم علم البيئة السّلوكيّ هو بدراسة أحد السلوكات المعروفة بالتَّفصيل. وعلى الرَّغم من أنَّ سلوكات عدَّة يُمكن اختيارها، إلا أنَّنا سنُركِّز على سلوك جمع الغذاء.

في كثير من الحيوانات، يأتي الغذاء بأحجام مُختلفة. الأغذية الكبيرة ربما تحتوي على كمية أكبر من الطَّاقة، إلا أنَّها صعبة المنال وقليلة الوجود. إضافة إلى هذا، ربما تجمع الحيوانات بعض أنواع الطَّعام الأبعد في الوجود من أنواع أخرى. يتطلَّب الأمر من هذه الحيوانات الجامعة للغذاء مُقايضة بين مُحتوى الغذاء من الطَّاقة، وتكلفة الحصول عليه. إن مقدار الطَّاقة الصَّافية المُكتسبة (بالكالوري أو بالجول) من التَّغذي على فريسة من كلّ حجم هو ببساطة مُحتوى الطَّاقة في الفريسة مطروحًا منه تكلفة الطَّاقة اللازمة لمُطاردة الفريسة والإمساك بها. بحسب **نظرية جمع الغذاء الأمثل Optimal foraging theory**، يُفضِّل الانتخاب الطبيعي الأفراد الذين يملكون سلوك جمع الغذاء الأكثر فعالية من حيث الطَّاقة. بعبارة أخرى، تميل الحيوانات إلى أكل الفريسة التي تزيد، للحد الأقصى، طاقة الحيوان الصافية المأخوذة لكلّ وحدة زمن استخدمت في جمع غذاء.

أوضحت كثير من الدِّراسات أنَّ جامعي الغذاء يُفضِّلون استهلاك الفريسة التي ترفع إلى الحدِّ الأقصى عائد الطَّاقة عندها. سرطانات الشاطئ، مثلًا، تميل إلى التَّغذي بشكل مبدئي على بلح البحر مُتوسط الحجم، الذي يُوفِّر أقصى عائد طاقة؛ بلح البحر الأكبر حجمًا يُعطي طاقة أكبر، ولكنَّه يستلزم كمية كبيرة جدًا من الطَّاقة لفتحه عن طريق الكسر (الشكل 54-25).

إنَّ مسار جمع الغذاء الأمثل هذا يضع افتراضين: الأول، أنَّ الانتخاب الطبيعي سوف يُفضِّل السُّلوك الذي يجعل الحصول على الطَّاقة أقصى ما يُمكن، فقط إن أدَّت زيادة تخزين الطَّاقة إلى زيادة في النَّجاح التَّكاثري. ففي كلّ من سناجب الأرض الكولومبية، وحسون حمار الوحش الموجودة في الأسر، كانت هناك علاقة مُباشرة بين عائد الطَّاقة الصَّافي، وعدد أفراد النَّسل التي يُربيها؛ وبالطريقة نفسها، يرتبط النَّجاح التَّكاثري للعناكب غازلة الدَّوائر بكمية الغذاء الذي تُمسك به.



الشكل 54–25

الغذاء الأمثل. يختار سلطعون الشاطئ غذاءً من فريسة ذات مكسب طاقة عالٍ. يُظهر المُنحنى مكسب الطَّاقة الصَّافي (يُساوي الطَّاقة المُكتسبة مطروحًا منها الطَّاقة المصروفة) المشتق من التَّغذي على بلح بحر مُختلف الأحجام. يمثل كلّ عمود عدد بلح البحر من كلّ حجم في غذاء سلطعون الشاطئ. يتغذَّى سلطعون الشاطئ على بلح البحر الذي يُزوِّده بالطَّاقة الأكثر.

استقصاء ؟

ما العوامل المسؤولة عن الاختلاف البسيط بين طول الفريسة الأقصى نسبةً إلى الطُّول الأمثل لمكسب الطاقة الأقصى؟

على كلّ حال، تحتاج الحيوانات إلى حاجات أخرى غير الطَّاقة، وفي بعض الأحيان تتضارب هذه الحاجات. حاجة واحدة واضحة هي تجنُّب المُفترسات: فالسُّلوك الذي يزيد مدخول الطَّاقة إلى الحد الأقصى غالبًا هو ليس الذي يُقلِّل من خطر الافتراس. في هذه الحالة، السُّلوك الذي يزيد من تلاؤم الحيوان إلى الحد الأقصى ربما في الأغلب يعكس مُقايضة بين الحصول على أغلب الطَّاقة، مع أقل مُجازفة بأنْ يتعرَّض للافتراس. وبشكل لا يدعو إلى الدَّهشة، أظهرت دراسات عدَّة أنَّ تنوعًا واسعًا من الحيوانات تُغيِّر سلوك جمع الغذاء الخاص بها- بأنْ تُصبح أقل نشاطًا، ممضيةً وقتًا أكثر في مُراقبة المُفترسات، أو البقاء قريبة من المخبأ- عندما تكون المُفترسات موجودة.

ثمة حاجة أُخرى، هي إيجاد الرَّفيق في التَّزاوج: الكثير من الأنواع مثلًا، تُقلِّل مُعدَّلات تغذيتها بشكل كبير لتُحسِّن مقدرتها على جذب الإناث وحمايتها.

حتى خلال سلوك جمع الغذاء نفسه، يجب عمل مُقايضات؛ لأنَّ زيادة الطَّاقة إلى الحدِّ الأقصى ليس الهدف الوحيد لجمع الغذاء؛ هناك مواد غذائية مُعيَّنة تحتاج إليها أيضًا. يتغذَّى حيوان الموظ، مثلًا، على أعشاب مائية قليلة الطَّاقة من أجل الحصول على كمية مناسبة من الكالسيوم.

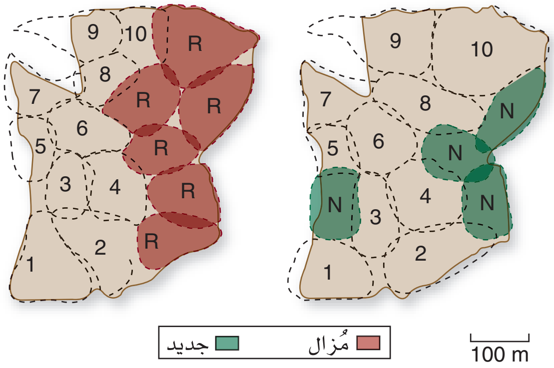
الافتراض الثاني لنظرية جمع الغذاء الأمثل هو أنَّ السُّلوك الأمثل نشأ من الانتخاب الطَّبيعي. كما ذكرنا في فصول سابقة، يُمكن للانتخاب الطَّبيعي أن يُؤدي إلى تغيُّر تطوري عندما تكون الاختلافات بين الأفراد ذات أساس وراثي. تبحث دراسات قليلة فيما إذا كان سبب الفروق في مقدرة الفرد على جعل مدخول الطَّاقة أقصى ما يُمكن هو الاختلافات الوراثية. لقد وجدت إحدى هذه الدِّراسات أنَّ إناث حسون حمار الوحش التي كانت بشكل مُحدَّد ناجحة في جعل مدخول الطَّاقة أقصى ما يُمكن، كانت تمتلك بالطريقة نفسها نسلًا ناجحًا. ولأنَّ صغار الطُّيور نُزعت عن أمهاتها قبل أن تكون قادرة على مُغادرة العُش، فقد أظهر هذا التَّشابه أنَّ سلوك جمع الغذاء ذلك قد يكون له مُكوِّن غريزي كبير.

إنَّ الاختلاف في سلوك جمع الغذاء بين الأفراد ربما يكون له أيضًا ارتباط مع العمر. فطائر الجنك أصفر العينين *Junco phaeontus* (طائر صغير يعيش في أمريكا الشمالية) قليل التَّجربة، مثلًا، لم يتعلَّم بعد كيف يتعامل مع أجزاء فريسة كبيرة بشكل فعَّال. لذلك، تكون تكاليف الطَّاقة من أكل مثل هذه الفريسة أعلى من فوائدها، ولهذا تُركِّز مثل هذه الطُّيور على فريسة أصغر. وعندما تُصبح الطُّيور أكبر عمرًا، وأكثر خبرة فقط تتعلَّم قتل مثل هذه الفريسة ببساطة، وتدخلها بعد ذلك في قائمة غذائها.

يُؤمِّن سلوك تحديد المنطقة المصادر (سلوك الإقليم الخاص)

تتحرَّك الحيوانات في الأغلب في منطقة واسعة، تسمى **نطاق البيت Home range**، خلال مسار نشاطها اليومي. في كثير من أنواع الحيوانات، يتداخل نطاق البيت لأفراد عدة في الزَّمان أو في المكان، ولكن كلّ فرد يُدافع عن جزء من نطاق بيته بشكل حصري. يُسمَّى هذا السُّلوك **الإقليمية (سلوك الإقليم الخاص) Territoriality** (الشكل 54-26).

إن الجانب الحرج للسُّلوك الإقليمي هو الدِّفاع ضد الاعتداء من قِبَل أفراد آخرين. تُحمى الأقاليم الخاصة عن طريق الإعلان أن المنطقة مأهولة، وعن طريق العدوانية الواضحة. يُغرِّد الطائر من على مكانه الخاص داخل الإقليم الخاص لمنع الاستيلاء عليه من قِبَل طائر بالجوار. إن لم يتم طرد الدَّخيل عن طريق التَّغريد، فربما يُهاجم مالك الإقليم الخاص، محاولًا طرد الدخيل بعيدًا. لكن الدِّفاع عن الإقليم الخاص له تكلفته. إنَّ التغريد مكلف من حيث الطَّاقة، ولكن يُمكن أن تؤدي



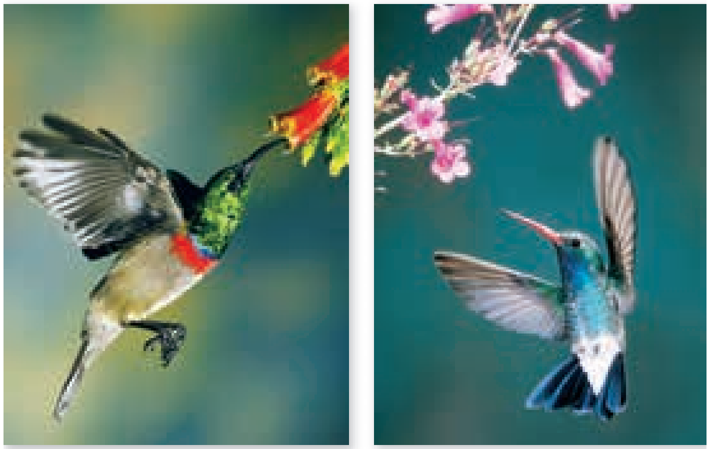
الشَّكل 54-26

الصِّراع على المكان. يتمُّ تعديل حجم الإقليم في الطُّيور بحسب عدد المُتنافسين. عندما أُزيلت ستة أزواج من العصافير الكبرى (*Parus major*) من أقاليمها (مُشار إليها بـ R في الشَّكل الذي على اليسار)، احتلَّت أقاليمُها من قبل طيور أخرى في المنطقة ومن قبل أربعة أزواج جديدة (مُشار إليها بـ N في الشَّكل الذي على اليمين). الأعداد تُقابل الطُّيور الموجودة قبل التجربة وبعدها.

الهجمات إلى الجراح. إضافة إلى ذلك، يُمكن أن يُؤدي الإعلان عن طريق التَّغريد أو الاستعراض الصَّوتي إلى كشف موقع الطائر بالنِّسبة إلى المُفترس.

لماذا يتحمَّل الحيوان تكاليف الدِّفاع عن الإقليم الخاص؟ إنَّ المدخل الاقتصادي يُمكن أن يكون مُفيدًا في تفسير هذا السُّؤال. وعلى الرَّغم من وجود تكاليف لحماية منطقة خاصة، فهناك مكاسب أيضًا؛ ربما تأخذ هذه المكاسب شكل زيادة في مدخول الغذاء، والوصول الحصري لرُفقاء التَّزاوج، أو الحصول على ملجأ من المُفترسات.

إن الدراسات على الطُّيور التي تتغذَّى على الرَّحيق مثل الطائر الطَّنان، وطائر الشَّمس تقدم لنا الأمثلة (الشكل 54-27). يستفيد الطَّائر من حصوله على

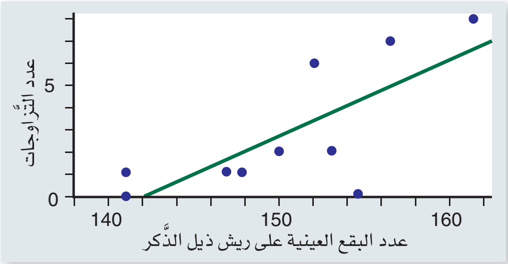


الشَّكل 54-27

فائدة الإقليمية. طيور الشَّمس (على اليسار)، التي توجد في إفريقيا، وتُشبه من النَّاحية البيئية طيور الطَّنان في العالم الجديد (على اليمين)، تحمي مصدر غذائها بمُهاجمة طيور الشَّمس الأخرى التي تقترب من الأزهار الموجودة في إقليمها.

أ.

ب.



ج.

الشكل 54-28

نواتج الانتخاب الجنسي. جذب الشُّركاء عن طريق ريش طويل أمر شائع في أنواع الطيور، مثل (أ) طائر فردوس الهويد الإفريقي، *Vidua paradisaea*، و (ب) الطّاووس، *Pavo cristatus*، الذي يُظهر ثنائية جنسية واضحة جدًا. جـ. إناث الطّاووس تُفضِّل الذّكر الذي يمتلك العدد الأكبر من البُقع على ريش ذيله.

استقصاء

لماذا تُفضِّل الإناث ذكورًا ببقع أكثر؟

الاستعمال الحصري لقطعة أرض من الزُّهور؛ لأنَّه يتمكَّن من جمع الرَّحيق الذي تُنتجه الأزهار بفعالية. للإبقاء على الاستعمال الحصري، على كلّ حال، يجب أن يقوم الطّائر بالدِّفاع عن قطعة الأرض. إنَّ منافع الاستعمال الحصري تُرجَّح على تكاليف الدِّفاع في ظروف مُعيَّنة فقط.

عصافير الشَّمس، مثلًا، تصرف 3000 سعر في كلّ ساعة تُطارد المُتطفلين على الإقليم الخاص بها. وفيما إذا كانت مكاسب الدِّفاع عن المنطقة سوف تتجاوز هذه التَّكاليف يعتمد على كمية الرَّحيق في الأزهار، وعلى الفاعلية التي يُمكن للطّائر أن يجمعه بها. عندما تكون الأزهار شحيحة جدًا، أو تكون مُستويات الرَّحيق مُنخفضة جدًا، ربما لا يكسب الطّائر جامع الرَّحيق كمية طاقة كافية لمُوازنة الطّاقة المُستعملة في الدِّفاع. في مثل هذا الظرف، ليس من المُفيد أن تُكوِّن إقليمًا. بطريقة مُشابهة، عندما تكون الأزهار وفيرة جدًا، يُمكن للطّائر أن يُلاقي حاجاته اليومية من الطّاقة دون أن يُظهر السُّلوك الإقليمي، ويضيف تكاليف الدِّفاع. لذلك من وجهة نظر الطّاقة، الدِّفاع عن مصادر متوافرة لا يساوي أيضًا التَّكلفة. لهذا، تحدث الإقليمية فقط عند مُستويات مُتوسطة من توافر الأزهار وإنتاج الرَّحيق، وعندما تكون مكاسب الدِّفاع تفوق التَّكاليف.

في كثير من الأنواع، يكون الوصول الحصري للإناث عاملًا مُؤثِّرًا في تحديد حجم الإقليم للذُّكور أكثر من توافر الطَّعام. ففي بعض السَّحالي، مثلًا، تُحافظ الذُّكور على مناطق شاسعة خلال موسم التَّكاثر. هذه المناطق، التي تشمل مناطق عدَّة إناث، أكبر مما تحتاج إليه لتوفير غذاء كافٍ. وفي فصل عدم التزاوج، يحدث العكس، إذ يتقلَّص حجم منطقة الذَّكر بشكل كبير، ويقل حجم منطقة السُّلوك العدواني.

علم البيئة السّلوكيّ هو دراسة كيف يصقل الانتخاب الطّبيعي السُّلوك.

ربما يُفضِّل الانتخاب الطبيعي نشوء سلوكات جمع الغذاء التي ترفع كمية الطّاقة المُكتسبة في وحدة زمن جمع الغذاء إلى الحدّ الأقصى. الحيوانات التي تكتسب الطّاقة بفعالية خلال جمع الغذاء، ربما تزيد من تلاؤمها، ولكن اعتبارات أخرى، مثل تجنُّب المُفترسات، هي مُهمة أيضًا في تحديد النَّجاح التَّكاثري.

يُمكن استعمال المسار الاقتصادي لتفسير تطور سلوكات وبيئاتها، مثل الإقليمية. يفترض هذا المسار أنَّ الحيوانات التي تكسب طاقة من سلوك ما أكثر مما تصرف سوف تمتلك إيجابية في البقاء والتَّكاثر.

9-54 إستراتيجيات التَّكاثر والانتخاب الجنسي

خلال فصل التَّكاثر، تضع الحيوانات، "قرارات" عدَّة مهمة تتعلَّق باختيار الرُّفقاء في التَّزاوج، كم من الرُّفقاء ستمتلك، وكم من الزَّمن والطّاقة تُكرِّس لتربية أنسالها؟ تُشكِّل هذه القرارات جوانب **إستراتيجية التَّكاثر Reproductive strategy** للحيوان، أو مجموعة السلوكات التي يفترض أنَّها نشأت لرفع النَّجاح التَّكاثري إلى الحد الأقصى.

نشأت إستراتيجيات التَّكاثر بشكل جُزئي استجابةً لتكاليف الطّاقة المصروفة للتَّكاثر. وظهرت أيضًا بوصفها استجابات لطريقة التَّوزيع المكاني لمصادر الغذاء في البيئة، ومواقع الأعشاش، وأفراد الجنس الآخر.

غالبًا ما يملك الجنسان إستراتيجيات تكاثرية مُختلفة

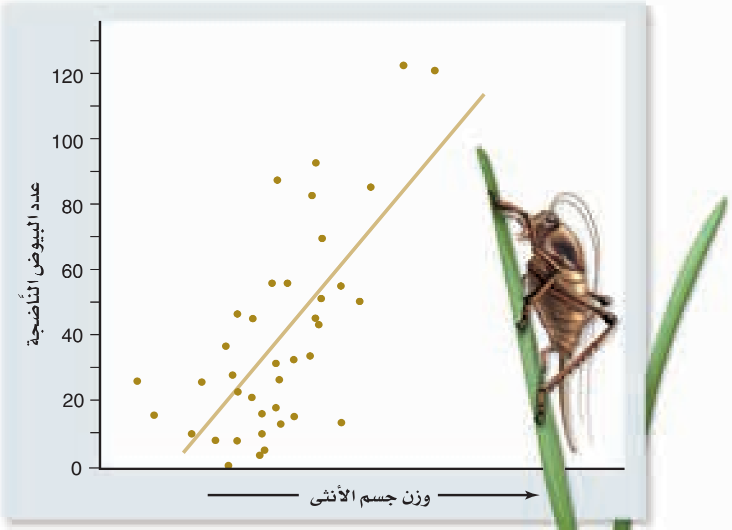
يختلف الذَّكر والأنثى غالبًا في إستراتيجيات التَّكاثر. كان داروين أول من لاحظ أنَّ الإناث لا تتزاوج ببساطة مع أول ذكر تُقابله، وبدلًا من ذلك تُقيِّم نوعية الذَّكر، وبعد ذلك تُقرِّر ما إذا كانت ترغب في التَّزاوج معه أم لا. تُفضِّل إناث الطّاووس التَّزاوج مع الذُّكور التي تمتلك بقعًا أكثر على ريش ذيلها الطّويل (الشكل 54-28 ب، ج). وبشكل مُشابه، تُفضِّل إناث الضّفادع التَّزاوج مع الذُّكور ذات النِّداءات الأكثر تعقيدًا. يُدعى هذا السُّلوك **اختيار الرَّفيق Mate choice**، وقد وُصف في الكثير من أنواع اللافقريات والفقريات.

ترتبط الذُّكور بعملية اختيار الرَّفيق بشكل أقل شيوعًا من الإناث. لماذا يحدث هذا؟ كثير من الاختلافات في إستراتيجيات التَّكاثر بين الجنسين يُمكن فهمها بمُقارنة مُساهمة الآباء من الذُّكور والإناث. يُشير مفهوم **استثمار الآباء Parental investment** إلى مُساهمة كلّ جنس في إظهار النَّسل وتربيته؛ وهو، من حيثُ الأثر، مقياس الطَّاقة المصروفة من الذُّكور والإناث في كلّ مرحلة تكاثرية.

لقد أظهرت دراسات عدَّة أنَّ الإناث بشكل عام لها استثمار آباء أعلى. أحد الأسباب أنَّ البيوض أكبر من الحيوان المنوي بكثير، 195,000 مرة أكبر في الإنسان؛ تحتوي البيضة على البروتينات والدهون في المُحّ ومواد غذائية أخرى للجنين المُتطوِّر، ولكن الحيوان المنوي ليس إلا حزمة DNA صغيرة مُتحرِّكة. في بعض المجموعات من الحيوانات، تكون الإناث مسؤولة عن الحمل والإرضاع، وهي وظائف تكاثرية مُكلفة لا يقوم بها غيرها.

إن نتيجة مثل هذا التَّبايُن الكبير في الاستثمار التَّكاثري هو أنَّ الجنسين يُواجهان ضغوط انتخاب مُختلفة جدًا. ولأنَّ أي حدث تكاثري وحيد هو نسبيًّا رخيص بالنِّسبة إلى الذُّكور، فإنهم يزيدون من تلاؤمهم بالتَّزاوج مع أكبر عدد مُمكن من الإناث. ملاءمة الذَّكر نادرًا ما تحددها كمية الحيوانات المنوية التي يُمكن إنتاجها. وعلى العكس، كلّ حدث تكاثري للإناث مُكلف بشكل كبير، وكمية البيوض التي يُمكن إنتاجها عادةً تُحدِّد النَّجاح التَّكاثري. لهذا السبب، يكون لدى الأنثى حافز على الاختيار، مُحاولةً اختيار الذَّكر الذي يُمكن أن يُوفِّر أكبر فائدة لنسلها.

تصلُح هذه الاستنتاجات فقط عندما يكون الاستثمار التَّكاثري للأنثى أعلى بكثير مما عند الذكور. في الأنواع التي يقوم فيها كلا الأبوين بالرِّعاية، ربما تُسهم الذُّكور بتكلفة رعاية الصِّغار نفسها؛ وفي هذه الحالة، يجب أن يكون اختيار الشَّريك مُتساويًا بين الجنسين.



الشَّكل 54–29

إيجابيات اختيار الشَّريك الذَّكر. تختار ذكور صراصير المورمون (*Anabrus simplex*) الإناث الأثقل للتَّزاوج، والإناث الأثقل تحمل بيوضًا أكثر. ولهذا، يزيد اختيار الذَّكر من التلاؤم.

استقصاء

ما الفائدة التي تحصل عليها الإناث عندما تتزاوج مع ذكور كبيرة الحجم؟ فسِّر هذا السلوك؟

في بعض الأحيان، يكون استثمار الذَّكر أكثر من الأنثى. فمثلًا، تنقُل ذكور صراصير المورمون في أثناء الجماع رزمة مُحتوية على البروتين (تُسمّى حاملة الحيوانات المنوية) إلى الأنثى. إن نحو 30% من جسم الذَّكر مُكوَّن من حاملة الحيوانات المنوية التي تُزوِّد الأنثى بالغذاء، وتُساعدها على نمو بيوضها. وكما قد نتوقع في هذه الحالة، تتنافس الإناث مع بعضها للوصول إلى الذُّكور. وفي الحقيقة، تكون الذُّكور اختيارية بشكل تام، وتُفضِّل الإناث الأثقل وزنًا. إنَّ الإيجابية الاختيارية في هذه الإستراتيجية نتجت لأنَّ الإناث الأثقل وزنًا تحتوي بيوضًا أكثر؛ لهذا، تختار الذكور الإناث الأكبر، التي تمتلك عددًا أكبر من الأنسال (الشكل 54-29).

تقوم الذُّكور بالعناية بالبيوض والصِّغار النَّامية في الكثير من الأنواع، ويشمل ذلك فرس البحر، وكثيرًا من الطُّيور وأنواع الحشرات. في هذه الأنواع، كما في صراصير المورمون، تكون الذُّكور محطَّ اختيار، والإناث يجب أن تتنافس من أجل الرُّفقاء.

إنَّ الاستثمار الأبوي يُفسِّر السبب في أن يكون أحد الجنسين محطّ اختيار أكثر من الآخر. في الجُزء الآتي سوف نستعرض العوامل التي تُسهم في اختيار الرَّفيق.

يحدث الانتخاب التكاثري بطرق عدّة

كما ذكرنا في (الفصل الـ 20)، إنَّ النَّجاح التَّكاثري للفرد يتحدَّد بعوامل عدّة، هي: مُدَّة حياة الفرد، وعدد مرات تزاوجه، وعدد الأنسال التي يُنتجها في التَّزاوج الواحد، العامل الثاني من هذه العوامل، أي التَّنافس على فُرَص التَّزاوج، يُسمَّى **الانتخاب الجنسي Sexual selection**. بعض النَّاس يعدّون أنَّ الانتخاب الجنسي مُنفصل عن الانتخاب الطبيعي. في حين يعدّه آخرون جزءًا من الانتخاب الطبيعي، وهو عامل آخر من عوامل كثيرة تُؤثِّر في تلاؤم المخلوق الحي.

يتضمَّن الانتخاب الجنسي كلًّا من **الانتخاب الجنسي الداخلي Intrasexual selection**، أو التَّداخلات بين أفراد من الجنس نفسه ("القُدرة على هزم ذكور آخرين في معركة"، كما قال داروين)، **والانتخاب الجنسي البيني Intersexual selection**، الذي يُعَدُّ اسمًا آخر لاختيار الرَّفيق ("قوة الجمال"). يُؤدي الانتخاب الجنسي إلى ظهور تراكيب تُستعمل لمُصارعة ذكور آخرين، مثل قرون الغزال وقرون الكبش، وكذلك الزينة المُستخدمة في "إقناع" أعضاء الجنس المُقابل للتَّزاوج، مثل ذيل طويل الرِّيش، والرِّيش الزَّاهي (انظر الشكل 54-28 أ، ب). تُسمَّى هذه الصِّفات الصِّفات الجنسية الثانوية *secondary sexual characteristics*.

الانتخاب الجنسي الدَّاخلي

في كثير من الأنواع، يتنافس أفراد الجنس الواحد – عادةً الذُّكور– مع بعضهم على فرصة للتَّزاوج. هذه المُنافسة ربما تتم على ملكية منطقة تُقيم فيها إناث، أو على الوصول المُباشر للإناث نفسها. يُمكن ضرب مثال على الحالة الثانية باستعمال أنواع عدَّة، مثل الوعل الإفريقي (*Aepyceros melampus*)، حيث تُسافر الإناث بمجموعات كبيرة مع ذكر واحد يُمكنه أن يتزاوج بشكل حصري مع هذه الإناث. يُقاتل الذَّكر بشدَّة للدِّفاع عن هذا الوصول السَّهل ضد ذكور آخرين.

في أنظمة التَّزاوج كهذه، ترتبط ذكور قليلة في تزاوجات عدَّة جامحة، في حين لا تتمكّن أغلب الذُّكور من التَّزاوج بتاتًا. في الفقمة الفيل، تتحكَّم الذُّكور في مناطق على شواطئ التَّزاوج، وتقوم بعض الذُّكور المُهيمنة بمُعظم عمليات التَّزاوج (الشكل 54-30). فعلى شاطئ واحد، مثلًا، تُلقِّح 8 ذكور 348 أنثى، في حين تتزاوج الذُّكور المُتبقية، بشكل نادر، أو لا تتكاثر أبدًا.

لهذا السبب، يُفضِّل الانتخاب بقوة أي صفة تُظهر قُدرة أكبر على هزم ذكور آخرين. في الكثير من الحالات، تُهيمن الذُّكور الكبيرة على الصَّغيرة. ولهذا السبب، تكون

الشكل 54–30

دفاع الذَّكر عن الزَّواج المُتعدِّد في الفقمة الشَّمالية (*Mirounga angustirostris*). يُقاتل ذكور الفقمة بعضهم بعضًا لحيازة الأقاليم. الذُّكور الأضخم فقط هي التي تحتفظ بالأقاليم التي تحتوي على كثير من الإناث.

الذُّكور أكبر من الإناث في كثير من الأنواع الإقليمية لسبب بسيط هو أنَّ الذُّكور الكبيرة هي الوحيدة التي تتزاوج. تُسمَّى مثل هذه الفروق بين الجنسين **ازدواج الهيئة الجنسي Sexual dimorphism**. في أنواع أخرى، ظهرت تراكيب تُساعد على القتال، في الذُّكور، مثل القرون، والأنياب، والأسنان القاطعة الكبيرة. هذه الصِّفات غالبًا ما تكون مُزدوجة الهيئة الجنسية، وربما تكون هذه الصِّفات قد نشأت بسبب الإيجابية التي تُوفِّرها في الصِّراعات الجنسية الدَّاخلية.

يحدث بعض التَّنافس أحيانًا ليس بين الذُّكور أنفسها، بل بين حيواناتها المنوية، بظاهرة تُسمَّى **تنافس الحيوانات المنوية Sperm competition**. في الأنواع التي تتزاوج إناثها مع ذكور عدَّة، ظهرت صفات عدَّة لزيادة نجاح الحيوان المنوي إلى الحد الأقصى: تكون الخصيتان كبيرتين، وتُنتجان كميات كثيرة من الحيوانات المنوية في التَّزاوج الواحد، والحيوانات المنوية نفسها تكون أكبر، وتسبح بسرعة أكبر مهيئة فرصة تلقيح البويضة.

الانتخاب الجنسي البيني

كما ذكرنا في الجُزء السَّابق، ترتبط كثير من الأنواع في اختيار الرَّفيق بدلًا من التَّزاوج العشوائي. عادةً، جنس المخلوق الذي يمتلك استثمارًا أبويًّا أكبر هو الذي يتمُّ اختياره، وفي كثير من الأنواع، ككثير من الطُّيور والثَّدييات، الأنثى هي التي تختار. نشأت في ذكور هذه الأنواع خصائص عدَّة ثانوية، مثل الألوان الزَّاهية، والتَّغريدات العالية والمُعقَّدة، أو سلوكات عرض مُحدَّدة.

المكاسب المُباشرة لاختيار الشَّريك (الرَّفيق)

في بعض الأحيان، يكون اختيار الشَّريك واضحًا. في كثير من أنواع الطُّيور والثدييات، وبعض أنواع حيوانات أخرى، تُساعد الذُّكور على تربية النَّسل. في هذه الحالات، سوف تكسب الإناث باختيارها الذَّكر الذي يُوفِّر أفضل عناية، فكلما كان الأب أفضل، تكون احتمالية تربية أنسال لها أكبر.

في أنواع أخرى، لا تشارك الذُّكور في تربية الصِّغار، وإنَّما تُحافظ على المناطق التي تحتوي على الغذاء، ومواقع التَّعشيش، وتوفر ملجأ من المُفترس. في مثل هذه الأنواع، الإناث التي تختار ذكورًا في مناطق أفضل سوف ترفع نجاحها التَّكاثري إلى الحد الأقصى.

المكاسب غير المُباشرة لاختيار الشَّريك

في كثير من الأنواع، على كلّ حال، لا تُوفِّر الذُّكور للإناث مكاسب مُباشرة من أي نوع. في مثل هذه الحالات، ليس من المُلاحظ بشكل واضح ماذا ستكسب الأنثى من كونها "محطّ اختيار". إضافة إلى هذا، ماذا ستكون المكاسب المُحتملة من اختيار ذكر بذيل طويل أو يمتلك تغريدًا مُعقَّدًا؟

اقتُرحت نظريات عدَّة لتفسير نشوء مثل هذه الأفضليات. أحد الأفكار أنَّ الإناث تختار الذَّكر الأكثر صحة أو الأكبر. الذُّكور الأكبر، مثلًا، ربما تمتلك القُدرة على العيش مدة أطول، وتكتسب كمية كبيرة من الغذاء، وتقاوم الطُّفيليات والأمراض. في أنواع أخرى، ربما تُشير صفات أخرى غير الحجم إلى حالة الذكر. في أسماك الزِّينة الفطساء، وبعض الطُّيور، يعكس لون الذَّكر الزَّاهي نوعية غذائه وصحته العامة. وربما تكسب الإناث فائدتين من تزاوجها مع ذكور أكثر صحة: أولًا، الذُّكور الأكثر صحة يكون احتمال حملها للأمراض أقل، فلا تنتقل للأنثى خلال التَّزاوج. وثانيًا، مدى نجاح الذُّكور في العيش الطَّويل والازدهار هو ناتج عن المُحتوى الوراثي، لذلك تتأكَّد الأنثى من حصول أنسالها على جينات جيدة من الذكور.

أُجريت دراسات تجريبية عدَّة على الأسماك والفراش لاختبار ما إذا كان اختيار الأنثى للشَّريك يُؤدي إلى نجاح تكاثري. في هذه التَّجارب، سُمح للإناث من إحدى المجموعات باختيار الذُّكور، في حين تزاوجت الذُّكور بشكل عشوائي مع مجموعة مُختلفة من الإناث. كان نسل الإناث التي اختارت شريكها أكثر عدوانية، وعاش بشكل أفضل من نسل الإناث التي لم تختر، وهذا يعني أنَّ الإناث اختارت ذكورًا بمُحتوى وراثي أفضل.

أسهم تعديل على النَّظرية في نقلها خطوة واحدة للأمام. في بعض الأحيان، تختار الإناث شُركاء ذوي صفات تبدو مُضرة بالبقاء (انظر الشكل 54-28). الذَّيل الطَّويل للطَّاووس مُعيق للطَّيران، ويجعل الذُّكور أكثر عُرضةً للمُفترسات. لماذا تُفضِّل الإناث ذكورًا بمثل هذه الصِّفات؟ تنص **فرضية الإعاقة Handicap hypothesis** على أنَّ الشُّركاء المُتفوقين وراثيًّا فقط يستطيعون العيش بوجود مثل هذه الإعاقة. فباختيار ذكر بإعاقة أكبر، تضمن الأنثى أنَّ نسلها سوف يحصل على هذه النَّوعية من الجينات. بالطَّبع، سوف ترثّ أنسال الذَّكر أيضًا جينات الإعاقة. ولهذا السبب، ما زال علماء التطور يشكُّون في صحة هذه الفرضية.

الشكل 54–31

نداء ذكور ضفدع تنجارا (*Physalaemus pustulosus*). تُفضِّل ضفادع إناث أنواع مُختلفة من الجنس *Physalaemus* ذكورًا تتضمَّن الصوت "chuck" في ندائها. على الرغم من أن ذكور ضفادع تنجارا فقط تُصدر مثل هذه النِّداءات.

فرضيات بديلة عن تطور اختيار الشَّريك يبدو أنَّ مظاهر غزل أخرى نشأت من ميل سابق لجهاز الإحساس في الأنثى نحو نوع مُعيَّن من المُنبهات. فمثلًا، ربما تكون الإناث أفضل في التقاط ألوان مُحدَّدة أو أصوات مُحدَّدة على ذبذبة مُعيَّنة. يتضمن هذا **الاستغلال الحسِّي Sensory exploitation** تطور إشارة التقاط في الذُّكور "تستغل" الانحيازات الموجودة في الأصل، فمثلًا، إن كانت الإناث مُتمرِّسة بشكل مُعيَّن على كشف الأجسام الحمراء، فإنَّ الألوان الحمراء سوف تنشأ غالبًا في الذُّكور.

مثال آخر، خذ الأصوات في ضفدع التِّنجارا (الشكل 54-31). على عكس الأنواع القريبة، تُصدر الذُّكور انفجارًا صغيرًا لصوت تناغُمي، يُدعى "chuck"، في نهاية نداءاتها. اقترح بحث حديث أنَّه ليس فقط إناث هذا النَّوع تنجذب بشكل مُحدَّد لنداء من هذا النَّوع، ولكن أيضًا إناث من أنواع أخرى قريبة، مع أنَّ ذكور هذه الأنواع لا تُطلق الصوت نفسه "chuck". إن سبب نشوء مثل هذا التَّفضيل ما زال غير معلوم، ولكن ذكر ضفدع تنجارا يستغل هذا بشكل واضح.

اقتُرحت تعديلات كبيرة على فرضيات أخرى لتفسير نشوء تفضيل التَّزاوج. كثير من هذه الفرضيات يُمكن أن يكون صحيحًا في بعض الظُّروف، ولكن كلها على ما يبدو غير قادرة على تفسير التَّعديلات كلها في سلوك التَّزاوج في حيوانات العالم. تشكل هذه منطقة بحث نابض بالحياة، وتظهر اكتشافات جديدة بشكل مُنتظم.

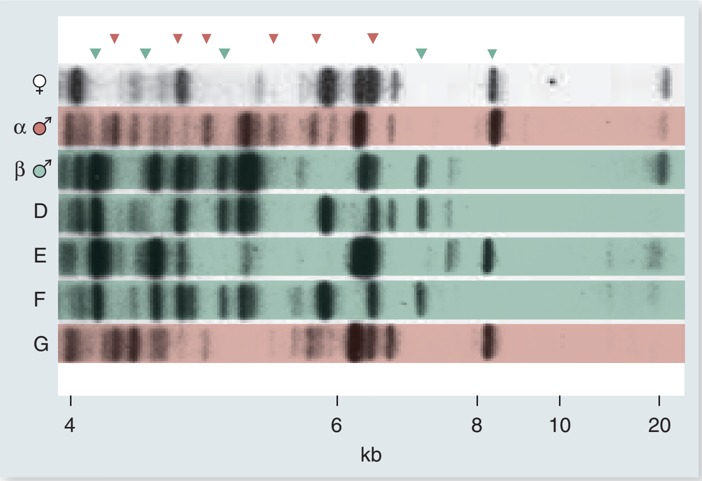
تعكس أنظمة التَّزاوج تكيُّفات للنَّجاح التَّكاثري

نشأت إستراتيجيات التَّكاثر للحيوان بشكل جُزئي استجابة لتكاليف الطَّاقة للتَّكاثر ولطريقة توزيع مصادر الغذاء، ومناطق الأعشاش، وأفراد الجنس الآخر في البيئة.

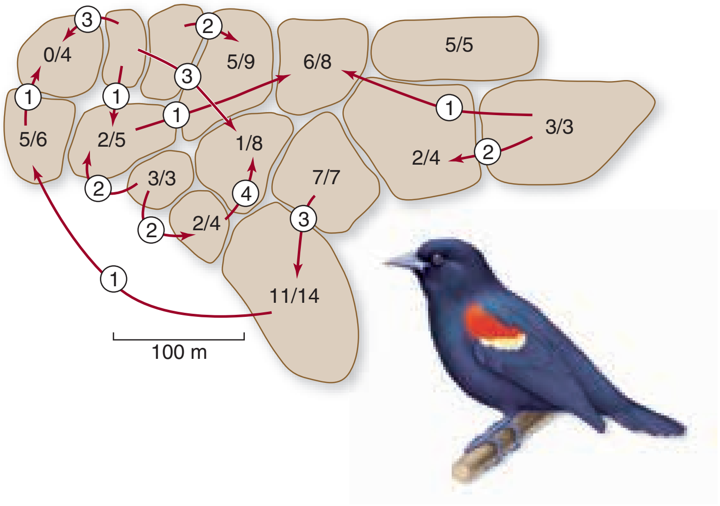
يختلف عدد الأفراد التي يتزاوج معها الحيوان خلال موسم التَّزاوج ضمن المملكة الحيوانية. تشمل **أنظمة التَّزاوج Mating systems** الزَّواج الأُحادي *Monogamy* (ذكر واحد يتزاوج مع أُنثى واحدة)، تعدد الإناث *polygyny* (ذكر واحد يتزاوج مع أكثر من أنثى واحدة؛ انظر الشكل 54-30)، وتعدُّد الذُّكور *Polyandry* (أنثى واحدة تتزاوج من أكثر من ذكر واحد). نشأت أنظمة التَّزاوج، مثل عملية اختيار الشريك؛ لتزيد من التلاؤم التَّكاثري إلى الحد الأقصى.

أظهرت كثير من الأبحاث أنَّ أنظمة التَّزاوج تأثَّرت بشكل قوي بالبيئة. ربما يُدافع الذَّكر عن إقليم، مثلًا، يحتضن مواقع الأعشاش، أو مصادر الغذاء الكافية لأكثر من أنثى واحدة. فإذا اختلفت الأقاليم في نوعية المصادر وكميتها، فإنَّ تلاؤم الأنثى يُصبح أقصى ما يُمكن إن تزاوجت مع ذكر يمتلك إقليمًا عالي النَّوعية. مثل هذا الذَّكر، قد يكون له شريكة أصلًا، ولكن لا يزال مفيدًا أكثر للأنثى أن تتزاوج مع هذا الذَّكر بالمقارنة مع ذكر لم يتزاوج لأنَّه يمتلك إقليمًا قليل النَّوعية. في هذه الحالة، سيُفضِّل الانتخاب الطَّبيعي الزَّواج المُتعدِّد.

أنظمة التَّزاوج تحدِّدها أيضًا حاجات النَّسل. إن كان وجود الأبوين ضروريًّا من أجل تربية النَّسل بنجاح، فإنَّ الزَّواج الأحادي ربما يكون مُفضَّلًا. بشكل عام، تسود هذه الحالة في الطُّيور، حيث يكون فيها أكثر من 90% من الأنواع أُحادية التَّزاوج. ربما يبقى الذَّكر مع رفيقته ويُوفِّران الرِّعاية للنَّسل، أو يهجر رفيقته ليبحث عن أُخريات؛ كلتا الإستراتيجيتين ربما تزيدان من ملاءمة الذَّكر. إنَّ الإستراتيجية التي سيُفضِّلها الانتخاب الطَّبيعي تعتمد على الحاجة ليساعد الذَّكر في التَّغذية أو في الدِّفاع عن النَّسل. في بعض الأنواع، يكون النَّسل **مُتأخر النُّضج Altricial** أي يحتاج إلى عناية طويلة ومُكثَّفة. في هذه الأنواع، تقلُّ الحاجة إلى العناية من قِبَل الأبوين من ميل الذَّكر لهجر شريكته والبحث عن تزاوجات أخرى. في الأنواع، حيث تكون الصِّغار **مُبكرة النُّضج Precocial** (تحتاج إلى القليل من رعاية الأبوين)، ربما تكون الذُّكور مُتعدِّدة التَّزاوج.



أ.



ب.

الشكل 54-32

دراسة الأبوة. أ. هلام يُبيِّن فحص البصمة الوراثية DNA من طائر الشحرور (*Prunella modularis*). تُبيِّن الأشرطة قطعًا من DNA مُختلفة الطُّول. الكتاكيت الأربعة (D–G) كانوا في عش الأنثى. بمُقارنة الأشرطة الظاهرة في الذَّكرين والأنثى، يُمكن أن نحكم أي ذكر هو والد الكتاكيت. تُشير المُثلثات إلى الأشرطة المُميِّزة للذَّكر الأول، ولكن ليس الذَّكر الثاني. في هذه الحالة، الذَّكر β هو والد لثلاثة (D، E، F، ولكن ليس لـ G) من أربعة كتاكيت. **ب.** نتائج دراسة البصمة الوراثية DNA للطُّيور السَّوداء ذات الجناح الأحمر (*Agelaius phoeniceus*). تُشير الكسور إلى نسب الأبناء لآباء يوجد العُشّ في إقليمهم. وتُشير الأسهم إلى عدد الأبناء الذين آباؤهم ذكور من خارج كلّ إقليم. أعشاش بعض الأقاليم لم يتم أخذ عينات منها.

وعلى الرَّغم من أنَّ الزَّواج المُتعدِّد سائد أكثر، إلا أنَّ أنظمة تعدُّد الذُّكور- زواج أنثى واحدة مع أكثر من ذكر واحد- معروفة في أنواع مُختلفة من الحيوانات. فمثلًا، تهتم ذكور طيور الطيطوي المُنقَّطة (*Actitus maculeria*)، بكل الحضانة والأبوة، وتتزاوج الإناث، وتترك البيوض مع ذكرين أو أكثر.

عمليات التَّلقيح خارج- الزَّوجين

في السَّنوات القريبة، استطاع الباحثون الكشف عن كثير من النَّواحي غير المُتوقعة في تزاوج الحيوانات. بعض هذه الاكتشافات نتجت عن تطبيق تقنيات جديدة، في حين نتجت الاكتشافات الأخرى عن دراسات حقلية مُكثَّفة ومُفصَّلة.

يصف (الفصل الـ 15) كيفية استخدام تقنية البصمة الوراثية DNA في التعرف إلى عينات الدَّم. استعمال شائع آخر لهذه التَّقنية هو في تحديد الأبوة. باستعمال تقنية البصمة الوراثية DNA، يُمكن لعلماء البيئة السّلوكيّ أن يُحدِّدوا بدقة كمية النَّجاح التَّكاثري في الأفراد الذُّكور، ثُمَّ يقيّموا كم كانت إستراتيجيتهم التَّكاثرية بالتَّحديد ناجحة (الشكل 54-32 أ).

في دراسة كلاسيكية على طائر الشَّحرور ذي الأجنحة الحمراء (الشكل 54-32 ب)، توصَّل الباحثون إلى أنَّ نصف الأعشاش احتوت على صغير واحد على الأقل نتج عن تلقيح ذكر ليس صاحب المنطقة؛ بشكل عام، 20% من النَّسل كان ناتجًا عن **عمليات التَّلقيح خارج-الأبوين Extra-pair copulations (EPCs)**.

بيَّنت دراسات كهذه أنَّ التَّلقيح خارج-الأبوين مُنتشر في عالم الطُّيور أكثر من المُتوقع. حتى في بعض الأنواع التي كان يُعتقد أنَّها أُحادية التَّزاوج على أساس المُراقبات السُّلوكية، وجدت حالات تمَّ تلقيحها من ذكر غير شريك الأنثى، وكانت الحالات عالية بشكل مدهش.

ما الإيجابية التَّطورية للتَّلقيح خارج-الأبوين؟ بالنِّسبة إلى الذُّكور، الإجابة كانت واضحة؛ زيادة النَّجاح التَّكاثري. بالنِّسبة إلى الإناث، الإجابة أقل وضوحًا؛ لأنَّه في مُعظم الحالات لا ينتُج عنه ازدياد في أعداد النَّسل. أحد الاحتمالات هي أنَّ الإناث تميل للتَّزاوج مع أفراد متفوقين وراثيًّا حتى لو أنَّها قد تزاوجت مع ذكر مُسبقًا، وبهذا تُحسِّن الجينات المُنتقلة إلى نسلها. احتمالية أخرى هي أنَّ الإناث تزيد من كمية المُساعدة التي تحصل عليها في تربية الأبناء. هذا بالضَّبط ما يحصل في الطَّائر الإنجليزي الشَّائع، الدَّنوك. تتزاوج الإناث ليس فقط مع صاحب المنطقة، ولكن أيضًا مع ذكور ثانويين تتسكَّع حول حافة المنطقة. إذا تزاوجت أنثى مع هؤلاء الثانويين عددًا كافيًا من المرات، فإنهم سيساعدون على تربية صغارها؛ لاعتقادهم أنَّهم ربما يكونون آباء لبعض هذه الصِّغار.

إستراتيجيات التَّزاوج المُتبادل

أدَّى الانتخاب الطبيعي لنُشوء طرق عدَّة لزيادة النَّجاح التَّكاثري. فمثلًا، في كثير من أنواع الأسماك، هناك صنفان وراثيان من الذُّكور: المجموعة الأولى كبيرة تُدافع عن المناطق للحصول على التَّزاوجات. والمجموعة الثانية أصغر تتَّبع إستراتيجية مُختلفة تمامًا. هذه الذُّكور لا تمتلك إقليمًا، ولكنها تتسكَّع على حافة أقاليم الذُّكور الكبيرة. عند انتهاء غزل الذَّكر، وعندما تقوم الأنثى بوضع بيوضها، ويقوم الذَّكر المُهيمن بوضع حيواناته المنوية، يتدخل الذَّكر الأصغر، فيُطلق حيواناته المنوية في الماء، مُخصِّبًا بعض البيوض. إن كانت هذه الإستراتيجية ناجحة، فإنَّ الانتخاب الطبيعي سيُفضل نشوء الإستراتيجيات التَّكاثرية لهذين الذَّكرين المُختلفين.

لوحظت أنماط مُشابهة في مخلوقات حية أخرى. في بعض خنافس الرَّوث، تمتلك الذُّكور المُهيمنة قرونًا كبيرة تستعملها لحماية الغُرف التي تُقيم بها الإناث، في حين لا تمتلك الذُّكور الأصغر وراثيًّا أي قرون. بدلًا من ذلك، تشق الذُّكور الأصغر أنفاقًا جانبية، وتُحاول التَّزاوج مع الأنثى داخل غرفتها. في مُتساويات الأرجل، هناك ثلاثة أصناف للأحجام الوراثية. الذُّكور مُتوسطة الحجم تعبر إلى الإناث، وتدخل منطقة الذَّكر الكبير بهذه الطَّريقة؛ أما الصِّنف الأصغر فهو صغير جدًا، ويستطيع أن يتسلَّل تمامًا دون أن يتمَّ اكتشافه.

هذه فقط نظرة خاطفة على تنوع غني في أنظمة التَّزاوج التي تطورت. المُهم في الموضوع: إذا كانت هناك طريقة لزيادة النَّجاح التَّكاثري، فإنَّ الانتخاب الطَّبيعي سوف يُفضِّل نُشوءها.

تُحدِّد نسبة الاستثمار الأبوي للجنسين الإستراتيجيات التَّكاثرية. يميل الجنس الذي يستثمر أكثر لأن يكون محطَّ نظر بالنِّسبة إلى اختيار الشَّريك.

في بعض الأنواع، يتنافس أفراد الجنس الواحد مع بعضهم بعضًا للوصول إلى أفراد الجنس الآخر. في أنواع أخرى يختار أعضاء الجنس الأول أعضاء الجنس الآخر الذين سيتزاوجون معهم. هناك كثير من العوامل المُختلفة التي ربما تُؤثِّر في تطور اختيار الجنس.

10-54 الإيثار وحياة الجماعة

يحدث **الإيثار Altruism** -وهو أداء فعل يُفيد فردًا آخر على حساب الفاعل- في أشكال عدَّة في عالم الحيوان. في كثير من أنواع الطُّيور، مثلًا، يُساعد الأبوين في تربية صغارهما طيورٌ أخرى، ولذلك يُدعون "المُساعدون في العُش" في أنواع من الثدييات والطُّيور، تُعطي الأفراد التي تتكشف المُفترس نداء إنذار، مُحذِّرةً أفراد مجموعتها الآخرين، حتى لو أنَّ مثل هذا الفعل قد يجلب انتباه المُفترس نحو المنادي. أخيرًا، قد تسمح اللبوءات المرضع لكلّ الجراء في القطيع برضاعة الحليب، ويشمل هذا جراء إناث أخريات.

لقد حيَّر وجود الإيثار علماء الأحياء التَّطوري. إن كان الإيثار يفرض تكلفة على الفرد، كيف يُمكن للانتخاب الطبيعي أن يُفضِّل أليل الإيثار؟ يُمكن للمرء أن يتوقع أنَّ مثل هذه الأليلات تكون سلبية، وأنَّ تكرارها في مستودع الجينات يجب أن يتناقص مع الوقت.

وُضعت تفسيرات عدَّة لتفسير نشوء الإيثار. أحد الاقتراحات التي نسمعها على الأغلب في البرامج الوثائقية على التِّلفاز هو أنَّ مثل هذه الصِّفات تنشأ لمصلحة الأنواع. المُشكلة في مثل هذه التَّفسيرات هي أنَّ الانتخاب الطَّبيعي يعمل على أفراد داخل الأنواع، وليس على الأنواع نفسها. لذلك، لن يُفضل الانتخاب الطبيعي الأليلات التي تقود الفرد ليتصرف بطرق تُفيد آخرين فقط على حساب الفرد نفسه؛ من المحتمل نشوء صفات مُؤذية للنوع ككل، طالما هي مفيدة للفرد.

في بعض الأحيان، يُمكن للانتخاب أن يعمل على مجموعات من الأفراد، ولكن مثل هذا **انتخاب للمجموعة Group selection** نادر. فمثلًا، إذا نشأ أليل أكل اللُّحوم داخل الجماعة، فإنَّ الأفراد بهذا الأليل سوف تُحابى لأنَّها سوف تجد أكلًا أكثر لتأكله؛ من ناحية أخرى، ربما تأكل المجموعة نفسها في النِّهاية إلى

درجة الانقراض، وسيُنزع الأليل من النوع. لهذا، فالانتخاب بين المجموعات سوف يُؤدي إلى تناقُص في تكرار الأليل في النَّوع، حتى لو أنَّ الانتخاب داخل مجموعة مُعيَّنة فضَّل ذلك الأليل. وعلى الرَّغم من أنَّ اختيار المجموعة مُمكن الحدوث، فإنّ الظروف اللازمة نادرة التوافر في الطَّبيعة. في أغلب الأحيان، وبناء على هذا، لا يُفسِّر تعبير "مصلحة المجموعة" نشوء صفات الإيثار.

هناك احتمال آخر؛ أن تصرُّفات الإيثار الظَّاهرية ليست إيثارًا مُطلقًا. مثلًا، المُساعدون في العُش غالبًا صغار في العُمر، ويكسبون تجربة أبوية غنية بمُساعدة أبوين مُنتجين، ما يُعطيهم إيجابية عند تزاوجهم. زيادة على ذلك، بالتَّجوال في منطقة ما، قد ترثّ مثل هذه الأفراد هذه المنطقة عند موت الأبوين المُنتجين. بشكل مُشابه، ربما تُفيد نداءات التَّحذير في الحقيقة مُطلقي النداء بجعل الحيوانات الأُخرى تشعر بالفزع. فعن طريق إشاعة البلبلة، ربما يتمكَّن مُطلق النِّداء من التَّسلل دون أن يُكتشف. لقد أظهرت دراسات حقلية مُفصَّلة حديثة أنَّ بعض التَّصرُّفات إيثارية حقيقية، في حين أن بعضها الآخر ليس كذلك.

ربما تُفسّر التبادلية بعض الإيثار

يقترح أحد تفسيرات الإيثار أنَّ الأفراد ربما يُشكِّلون "شراكات" يحدث فيها تبادُلات منفعة لأفعال إيثارية؛ لأنَّها تُفيد كلا المُشاركين. في نشوء مثل هذا **الإيثار المُتبادل Reciprocal altruism**، يتمُّ التَّمييز ضد "المُخادعين" (غير متبادلي المنفعة) وتُمنع عنهم المُساعدة المُستقبلية. بحسب هذه الفرضية، إذا كان عمل الإيثار غير مُكلف نسبيًّا، فالمكسب القليل الذي يصل للمُخادع بكونه غير مُتبادل المنفعة تتفوق عليه التَّكلفة المُتوقعة من عدم الحصول على المعونة المُستقبلية. في هذه الظُّروف، يجب إزالة سلوك الخداع بالانتخاب.

تُعشش الوطاويط مصاصة الدِّماء في الأشجار المُجوَّفة، والكهوف، والمناجم، على شكل مجموعات من 8 إلى 12 فردًا (الشكل 54-33). ولأنَّ مثل هذه الوطاويط لها مُعدَّل أيض عالٍ، وربما تموت الأفراد إن لم تحصل على غذاء، تمتص الوطاويط التي تجد عائلًا كمية كبيرة من الدِّماء، لذلك لا يُكلِّف التَّخلي عن كمية صغيرة من الدَّم لشريك العُش لحمايته من الموت جوعًا كمية كبيرة من الطَّاقة للمُتبرع. تُشارك الوطاويط مصاصة الدِّماء الدَّم مع مُتبادل سابق. وإذا فشل فرد في إعطاء دم إلى وطواط تلقَّى منه دمًا في السَّابق، فإنَّه سوف يُستثنى من مُشاركة الدم مستقبلًا.

يقترح انتخاب النَّسَب Kin selection إيجابية وراثية مُباشرة للإيثار

أكثر التَّفسيرات أهمية لأصل الإيثار قدَّمه وليام د. هاميلتون سنة 1964. إنَّ أفضل تقدمة له هي باقتباس مُلاحظة عابرة وضعها عالم وراثة الجماعات ج. ب. س هالدين في حانة سنة 1932. لقد قال هالدين: إنه سيتخلى عن حياته طوعًا لشقيقين أو ثمانية أبناء عم من الدَّرجة الأولى.

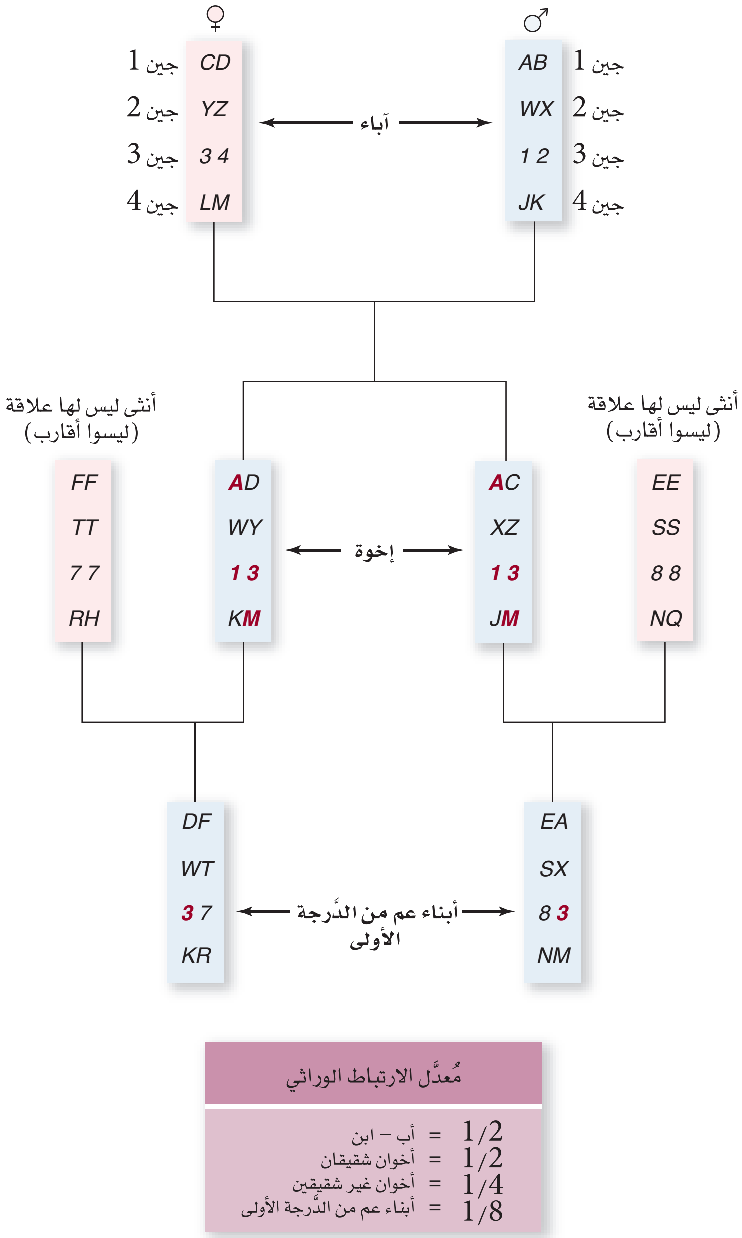
من النَّاحية التَّطورية، فإنَّ كلام هالدين هذا له معنى؛ لأنَّ مقابل كلّ أليل حصل عليه هالدين من أبويه، فإنَّه قد حصل كلّ واحد من إخوانه على 50% فُرصة للحصول على الأليل نفسه (الشكل 54-34). وبسبب هذا، من المُتوقع إحصائيًّا أنَّ اثنين من أشقَّائه سوف ينقلان خليطًا مُعينًا من أليلات هالدين إلى الجيل اللاحق بالكمية نفسها التي يُمكن أن ينقلها هالدين ذاته. وبطريقة مماثلة، يُمكن لهالدين وأحد أبناء عمه من الدَّرجة الأولى أن يشتركا في ثُمن أليلاتهم (انظر الشكل 54-34). آباؤهم، وهم أشقاء، يُمكن لكلّ منهم أن يُشترك في نصف أليلاته، وكلّ واحد من أبنائهم يُمكن أن يحصل على نصف هذه الأليلات، ومن هذه يُمكن أن يكون نصفها بالمُعدَّل مُشتركًا: $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{8}$ لهذا، فإنّ ثمانية أبناء عم من الدَّرجة الأولى يُمكنهم نقل هذه الأليلات إلى الجيل المقبل بالكمية نفسها التي يُمكن أن ينقلها هالدين نفسه. لاحظ هاميلتون وجهة نظر هالدين بوضوح: سوف يُفضِّل الانتخاب الطبيعي أي إستراتيجية يُمكنها أن تزيد التَّدفق الصَّافي لأليلات فرد ما إلى الجيل المقبل.

أوضح هاميلتون أنَّه بتوجيه المُساعدة نحو الأقارب القريبين وراثيًّا، ربما يزيد الإيثار من النَّجاح التَّكاثري للأقارب لدرجة تكفي للتَّعويض عن التَّقليص من تلاؤمه هو. ولأنَّ سلوك الإيثار يزيد من انتقال الأليلات في الأقارب، فإنَّه سيتمُّ تفضيل الإيثار من قِبَل الانتخاب الطَّبيعي. يُدعى الانتخاب الذي يُحابي الإيثار المُوجَّه نحو الأقارب **انتخاب النِّسب Kin selection**. وعلى الرَّغم من أنَّ السلوكات التي يتمُّ تفضيلها تعاونيةً، فإنَّ الجينات حقيقة "تتصرف بأنانية"، لأنَّها تُشجِّع المخلوق الحي على دعم نُسخ لها في أفراد آخرين. بكلمات أخرى، إن كان للفرد أليلًا سائدًا بسبب الإيثار، فإنَّ أي فعل يزيد من تكرار هذا الأليل في الأجيال المقبلة سوف يُفضَّل، حتى لو كان هذا الفعل مُؤذيًا للفرد الذي يقوم به.

يتنبأ نموذج انتخاب النِّسب لهاميلتون أن الإيثار غالبًا ما يكون موجهًا نحو الأقارب من الدَّرجة الأولى. وكلما زادت درجة القرابة بين فردين، كان المردود الوراثي المُتوقع أكبر. تُعرف هذه العلاقة **بقاعدة هاميلتون Hamilton's rule**، وهي تنصُّ على أنَّ الأفعال الإيثارية يتمُّ تفضيلها عندما تكون $rb>c$. في هذا التَّعبير، تكون b مكاسب الفعل الإيثاري، و c تكاليف الفعل الإيثاري، في حين تكون r مُعامل الارتباط، أي نسبة الأليلات التي يتشارك فيها فردان من أصل مُشترك. فمثلًا، يُمكن أن يحصل فرد على طفل واحد أقل ($c = 1$) إذا سمحت مثل هذه الأفعال لأخيه نصف الشَّقيق، الذي يُشارك بربع جيناته ($r = 0.25$)، أن يحصل على خمسة أبناء إضافيين أو أكثر من النَّسل ($b=5$).

الشكل 54-33

الحقيقة أغرب من الخيال. الإيثار التَّبادلي في الوطاويط مصاصة الدِّماء (*Desmodus rotundus*). تتغذَّى الوطاويط مصاصة الدِّماء على دماء الثدييات الكبيرة، ولكنها لا تتحوَّل إلى بشر، ولا تعيش في أكفان. تعيش مصاصة الدِّماء في مجموعات تتشارك وجبات الدَّم. وهي تتذكر من هي الوطاويط التي زوَّدتها بدم في الماضي، وعلى الأغلب تتشارك مع تلك الوطاويط التي شاركتها في السَّابق.



الشكل 54–34

مثال افتراضي للعلاقات الوراثية. بالمُعدَّل، يتشارك الأشقاء بنصف أليلاتهم. في المقابل، أبناء العم يتشاركون بثُمن أليلاتهم بالمُعدَّل. كلّ حرف ورقم يُمثِّل أليلًا مُختلفًا.

أمثلة على انتخاب النِّسب

تعرف أمثلة عدَّة على انتخاب النِّسب من عالم الحيوان. فمثلًا، تُطلق سناجب بلدنج الأرضية (*Spermophilus belding*) نداءات عندما ترى مُفترسًا مثل القيوط والغرير. مثل هذه المُفترسات ربما تُهاجم السِّنجاب مُطلق النِّداء، لذلك فإنَّ إطلاق الإشارة يعرِّض مُطلق الإشارة للخطر.

تتكوَّن الوحدة الاجتماعية لمُستعمرة السِّنجاب الأرضي من أنثى وبناتها، وأخواتها، وعماتها، وبنات الأخت. عندما تنضج الذُّكور، تنتشر مسافات بعيدة عن المكان الذي ولدت فيه، لذلك تكون الذُّكور البالغة في المُستعمرة غير مُرتبطة وراثيًّا بالإناث. عن طريق وضع علامات على كلّ سناجب المُستعمرة باستعمال نمط صبغ على فرائها وبتسجيل الأفراد التي أطلقت نداءات جميعهم، والظُّروف الاجتماعية لندائها، وجد الباحثون أنَّ الإناث التي لها أقارب يعيشون بالقرب منها كانت أكثر احتمالًا لإطلاق الإنذارات من السَّناجب التي ليس لها أنسباء قريبون. تميل الذُّكور للنِّداء بشكل أقل شيوعًا، كما هو مُتوقع؛ لأنَّها غير مُرتبطة مع مُعظم أعضاء المُستعمرة.

يأتي مثال آخر على انتخاب النِّسب من طائر يُدعى آكل النَّحل أبيض المُقدمة، الذي يعيش على طول الأنهر في إفريقيا على شكل مُستعمرات من 100 إلى 200 طائر (الشكل 54-35). على عكس سناجب الأرض، يبقى الذَّكر عادة في المُستعمرة التي ولد فيها، وتتفرَّق الإناث للانضمام إلى مُستعمرات جديدة. لا تُربي مُعظم طيور آكل النَّحل صغارها، ولكنها تُساعد الآخرين على ذلك. مُعظم المُساعدين من الطُّيور الشابة، ولكن الطُّيور الأكبر عمرًا التي فشلت مُحاولات تعشيشها يُمكنها أن تُساعد أيضًا. إن وجود مُساعد واحد، بالمُعدَّل، يُضاعف عدد الصِّغار التي تبقى على قيد الحياة. هناك دليلان يدعمان فكرة أنَّ انتخاب النِّسب مُهم جدًا في تحديد سلوك المُساعدة في هذا النَّوع: الأول، المُساعدون عادةً هم من الذُّكور الذين يرتبطون في العادة مع طيور أخرى في المُستعمرة، وهم ليسوا إناثًا، التي تكون في العادة ليست مُرتبطة. والثاني، عندما تمتلك الطُّيور الاختيار لمُساعدة آباء مختلفين، فإنَّها تختار آباءها الأكثر ارتباطًا بها بصورة ثابتة تقريبًا.

الشكل 54–35

انتخاب النِّسب في آكل النَّحل ذي المُقدمة البيضاء *Merops bullockoides*. آكل النَّحل طيور مُتميِّزة من آكلات الحشرات تعيش في إفريقيا في مُستعمرات كبيرة. يُساعد آكل النَّحل غالبًا الآخرين على تربية أبنائهم؛ يختار المُساعدون عادةً أقارب مقربين لمُساعدتهم.

فردية- زوجية المجموعة الكروموسومية والنُّشوء الاجتماعي في غشائيات الأجنحة

لعلَّ من أشهر التَّطبيقات لنظرية انتخاب النِّسب كان في الحشرات الاجتماعية. تتكوَّن خليّة نحل العسل من ملكة واحدة، وهي الوحيدة التي تضع البيوض، وقرابة 50,000 من نسلها، كلُّهم تقريبًا عاملات بمبايض لا تعمل (الشكل 54-36). إضافة إلى هذا التَّوزيع التَّكاثري للعمل، يمتلك نحل العسل تعاونية في العناية بالحضنة من البيوض وتداخل الأجيال، بحيث تعيش الملكات بجانب نسلها. هذه هي علامات **النِّظام الاجتماعي الحقيقي Eusocial system**.

كان الأصل التطوري للاجتماعية الحقيقية لُغزًا مدة طويلة. كيف يُمكن للانتخاب الطَّبيعي أن يُفضِّل نشوء عاملات عقائم لا تُعطي أي نسل؟ فسَّر هاميلتون نشوء الاجتماعية الحقيقية في غشائيات الأجنحة (النَّحل، واليعاسيب، والنَّمل) بنموذجه انتخاب النِّسب. في هذه الحشرات، تكون الذُّكور فردية المجموعة الكروموسومية، في حين تكون الإناث زوجية المجموعة الكروموسومية. هذا النِّظام غير الطبيعي في تحديد الجنس، الذي يُدعى فردية- زوجية المجموعة الكروموسومية، يُؤدي إلى وضع غير طبيعي. إذا تلقَّحت الأنثى من ذكر واحد، فإنَّ الأنسال جميعها سترث الأليلات نفسها من أبيها (لأنَّه فردي المجموعة الكروموسومية، ولا يملك إلا نسخة واحدة من كلّ أليل). هذه الأنسال الإناث ستشترك فيما بينها، بالمُعدَّل، بنصف الأليلات التي تحصل عليها من الملكة. وعلى هذا، فإنَّ كلّ أنثى ستشترك، بالمُعدَّل، بـ 75% من أليلاتها مع شقيقاتها (للتَّأكد من هذا، استعمل (الشَّكل 54-34)، مرة أخرى، ولكن اجعل الأب يحصل على نسخة واحدة من كلّ جين).

في المقابل، إن حصلت أنثى من النسل على نسل خاص بنفسها، فإنَّها سوف تتشارك بنصف أليلاتها فقط مع هذا النَّسل (النِّصف الآخر سيأتي من أبيهن). وهكذا، بسبب هذا التَّرابط الوراثي القريب، فإنَّ العاملات تنقل من أليلاتها الخاصة أكثر بتخلِّيها عن قدرتها على التَّكاثر لمُساعدة أمها على تربية شقيقاتها اللَّواتي سيُصبح بعضهن ملكات، ويبدأن مُستعمرة أخرى، ويتكاثرن.

بهذه الطريقة، فإنَّ نظام فردية-زوجية المجموعة الكروموسومية ربما وضع مرحلة نشوء الاجتماعية الحقيقية في غشائيات الأجنحة، وفي الحقيقة، نشأت مثل هذه الأنظمة 12 مرة مُنفصلة أو أكثر في غشائيات الأجنحة. مع ذلك، هناك عجز واحد في هذه النَّظرية، وهو أنَّ الأنظمة الاجتماعية الحقيقية نشأت في كثير من المجموعات الأخرى، بما في ذلك حشرات التُّربة (الثربس)، ونمل الخشب، وجرذان الخُلد العاري. وعلى الرَّغم من أنَّ حشرات التُّربة فردية-زوجية المجموعات الكروموسومية، فإنَّ كلًّا من نمل الخشب وجرذان الخُلد ليست كذلك. وعلى هذا، على الرغم من أنَّ فردية-زوجية عدد الكروموسومات سهَّلت نشوء الاجتماعية الحقيقية، إلا أنَّها ليست مُتطلبًا سابقًا ضروريًا.

الشَّكل 54-36

توزيع العمل التَّكاثري في نحل العسل. الملكة (تظهر هنا بنقطة حمراء مطلية على صدرها) هي واضعة البيض الوحيدة. بناتها عاملات عقائم.

هناك عوامل عدَّة يُمكن أن تكون مسؤولة عن نشوء سلوكات الإيثار. يستفيد الأفراد إذا كانت الأفعال الإيثارية مُتبادلة. يُفسِّر انتخاب النِّسب كيف أنَّ أليلات الإيثار يُمكن أن تزداد في التَّكرار إن وجِّهت أفعال الإيثار نحو الأقارب. إنَّ انتخاب النِّسب قوة فعَّالة تحابي، في بعض الأحيان، نشوء الإيثار وحتى نشوء الأنظمة الاجتماعية المُعقَّدة.

11-54 نشوء الأنظمة الاجتماعية

إنَّ المخلوقات الحية متنوعة مثل بدائيات النوى، واللاسعات، والحشرات، والأسماك، والطُّيور، والكلاب، والأسود، والحيتان، والشمبانزي، توجد على شكل مجموعات اجتماعية. ولكي نشمل الظَّواهر الاجتماعية المُتنوعة جميعها، يُمكننا تعريف **المجتمع Society** بشكل واسع بأنَّه مجموعة من المخلوقات الحية من النَّوع نفسه التي تكون مُنظَّمة بشكل تعاوني.

لماذا تخلَّت أفراد في بعض الأنواع عن الحياة الانفرادية لتُصبح أعضاء في مجموعة؟ رأينا قبل قليل أحد التَّفسيرات، وهو انتخاب النِّسب: ربما تكون المجموعات مُكوَّنة من أقارب شديدي القرابة. في حالات أخرى، ربما ينتفع الأفراد من الحياة الاجتماعية بشكل مُباشر. فمثلًا، الطَّائر الذي ينضم إلى سرب من الطُّيور ربما يحصل على حماية أكبر من المُفترسات. وكلما زاد حجم السِّرب، تناقصت أخطار الافتراس؛ لأنَّ هناك أفرادًا أكثر يمسحون البيئة بحثًا عن المُفترسين (الشكل 54-37).

عضو سرب الطُّيور ربما يزيد من نجاحه في التَّغذية إذا تمكَّن من الحصول على معلومات من أعضاء آخرين في السِّرب عن موقع مصادر غذاء جديدة، وغنية.

عند بعض المُفترسات، الصَّيد على شكل مجموعات يُمكنه أن يزيد من النَّجاح، ويسمح للمجموعة بأن تُمسك فريسة أكبر من أن يصطادها فرد واحد.

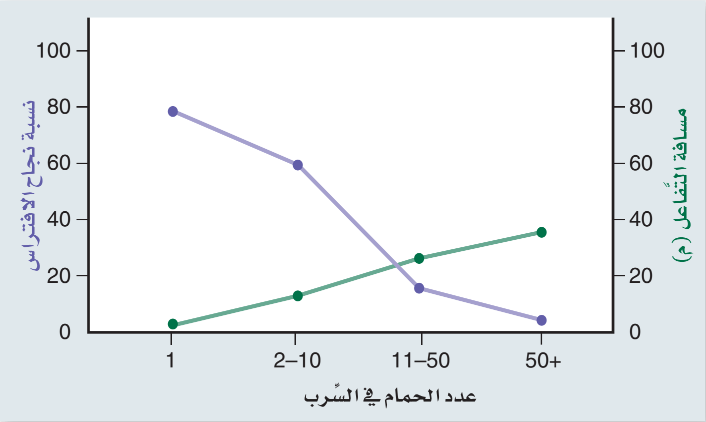
تتضمَّن مُجتمعات الحشرات أفرادًا مُتخصِّصين لأداء مهام مُختلفة

في الحشرات، نشأت التَّخصُّصية بشكل رئيس في رتبتين: رتبة غشائية الأجنحة (النَّمل، والنَّحل، واليعاسيب) ورتبة مُتساوية الأجنحة (النَّمل الأبيض)، على الرغم من أنَّ القليل من مجموعات الحشرات تتضمَّن أنواعًا اجتماعية. كما ذكرنا سابقًا، طوَّر عدد من أنواع الحشرات أنظمة اجتماعية حقيقية. مُستعمرات الحشرات الاجتماعية هذه مُكوَّنة من طبقات اجتماعية (أو فرق) **Castes** مُختلفة، وهي مجموعات من الأفراد تختلف في الحجم والشَّكل، وتُؤدي واجبات مُختلفة، بوصفها عاملات وجنودًا (الشكل 54-38).

نحل العسل

تُحافظ الملكة، في نحل العسل، على سيطرتها على الْخليّة بإفراز فرمون يُسمَّى "مادة الملكة"، ويُثبِّط تطور مبايض الإناث الأُخر، مُحوِّلةً إياهن إلى عاملات عقائم. تُنتَج ذكور النَّحل من أجل التَّزاوج فقط. عندما تنمو المُستعمرة بشكل أكبر في الرَّبيع، لا تتسلّم بعض الأعضاء كمية كافية من مادة الملكة، وتبدأ في التَّحوُّل إلى ملكات، وتبدأ المُستعمرة في الاستعداد لتكوين مُستعمرة أخرى.

تصنع العاملات غُرف ملكات عدَّة جديدة، وتبدأ ملكات جديدة في التَّطور فيها. تبحث العاملات الكشَّافة عن مكان عُش جديد، وتُبلِّغ عن مكانه للمُستعمرة. ثمَّ تتحرَّك الملكة القديمة مع سرب من العاملات إلى الموقع الجديد. فيما تبقى من المُستعمرة، تظهر ملكة جديدة، تقتل الملكات المُحتملات الأُخريات، وتطير خارجًا من أجل التَّزاوج، ثمَّ تعود لتبدأ حكم الْخليّة.



الشكل 54-37

سلوك الأسراب يُقلّل الافتراس. عندما يكون هناك أفراد من الحمام أكثر في السِّرب، يُمكنها أن تكتشف الصُّقور على مسافات أكبر، ما يعطي وقتًا أكبر للحمام لكي يهرب. ولذلك، كلما زاد عدد الحمام في السِّرب أصبحت الصقور أقل نجاحًا في الإمساك بالحمام.

؟ استقصاء

هل يؤثر عيش الحمام في أسراب في الوقت اللازم للبحث عن الطعام؟

النَّمل قاطع–الأوراق

يُوفِّر النَّمل قاطع–الأوراق مثالًا مُدهشًا لنموذج مُميَّز للحياة الاجتماعية للحشرات. يعيش النَّمل قاطع–الأوراق في مُستعمرات تحتوي على ملايين من الأفراد تقريبًا، تزرع محاصيل الفطريات تحت الأرض. أعشاشها التي تُشبه الكومة هي "مدن" تحت الأرض تُغطِّي أكثر من 100م^2، بمئات المداخل والغُرف التي يصل عمقها إلى 5م تحت الأرض. تشير دراسات جُزيئية حديثة إلى أنَّ هذا النَّمل كان يزرع الفطريات منذ أكثر من 5 ملايين سنة.

الشكل 54-38

الطَّبقات الاجتماعية عند النَّمل. النَّمل قاطع الأوراق أعضاء في طبقات اجتماعية مُختلفة. النَّمل الكبير يحمل الأوراق نحو العُش، في حين يحمي النَّمل الأصغر العاملات من الهجوم.

إن توزيع العمل بين النَّمل العاملات مُرتبط بحجمها. كلّ يوم، تُسافر العاملات عبر قوافل من العُش إلى شجرة أو شجيرة، فتُقطِّع الأوراق إلى قطع صغيرة، وتحمل القطع عائدة إلى العُش (انظر الشكل 54-38). تقوم عاملات صغيرات بمضغ قطع الأوراق لتصبح على شكل نشارة، تنثره على شكل سجادة في غرفة الفطريات تحت الأرض. لا، بل إنَّ العاملات الصَّغيرة تغرس خيوط الفطريات في النشارة؛ سريعًا ما تنمو حديقة فخمة من الفطريات.

في حين تزيل العاملات الأخريات أنواع الفطريات غير المرغوبة، تقوم الحاضنات بحمل يرقات العُش إلى أماكن مُختارة في الحديقة، حيث تتغذَّى اليرقات. بعض هذه اليرقات تنمو إلى ملكات مُنتجات ستنتشر من العُش الأصلي، وتبدأ في تكوين مُستعمرات جديدة، مُكرِّرة الدَّورة.

توجد مُجتمعات الفقريات على أشكال وتراكيب عدَّة

على عكس مُجتمعات الحشرات راقية البناء والتَّكامُل وأشكال الإيثار الفريدة، فإنَّ مجموعات الفقريات الاجتماعية عادةً ما تكون أقل تنظيمًا وتماسُكًا. قد يبدو هذا تناقضًا، حيث إنَّ الفقريات التي تمتلك أدمغةً كبيرة وقادرة على سلوكات أكثر تعقيدًا أقل إيثارًا بشكل عام من الحشرات. على كلّ حال، في بعض أنظمة الفقريات، تمتلك الأفراد كلًّا من التَّبادلية والإيثار المُنتخب على أساس النَّسب. تُظهر مجتمعات الفقريات بشكل عام أيضًا صراعًا وعدوانيةً بين أفراد المجموعة أكثر من مُجتمعات الحشرات. يتركَّز الصِّراع في مُجتمعات الفقريات بشكل عام حول الحصول على الغذاء وشريك التَّزاوج.

تمتلك مُجتمعات الفقريات، مثل مُجتمعات الحشرات، أنواعًا مُحدَّدة من التَّنظيم. كلّ مجموعة اجتماعية من الفقريات تمتلك حجمًا مُعيَّنًا ثابتًا في الأفراد، وعددًا من الإناث والذُّكور المتزاوجين، ونوعًا من نظام التَّزاوج. عرَف علماء البيئة السّلوكيّ أنَّ طريقة تنظيم المجموعة تتأثَّر غالبًا بعوامل بيئية مثل نوع الغذاء والافتراس. فمثلًا، تأخذ حيوانات النمس جولات في مُراقبة المُفترسات في حين تقوم الأعضاء الأُخرى في المجموعة بجمع الغذاء (الشكل 54-39).

طيور الحائك الإفريقية، التي تُكوِّن أعشاشًا من الحشائش، تعطي مثالًا مُمتازًا على العلاقة بين البيئة والتَّنظيم الاجتماعي. يُمكن تقسيمها إلى 90 نوعًا منها تقريبًا بحسب المجموعة الاجتماعية التي تُكوِّنها. إحدى مجموعات الأنواع تعيش في الغابة وتبني أعشاشًا مُفردةً، مُموهة. الذُّكور والإناث أُحادية التَّزاوج؛ وتجمع غذاء من الحشرات لإطعام صغارها. المجموعة الثانية من الأنواع تُعشش في مُستعمرات في أشجار في السَّافانا، وهي مُتعدِّدة التَّزاوج، وتتغذَّى على شكل أسراب على البذور.

عادات التَّغذية والتَّعشيش لهاتين المُجموعتين مُرتبطتان بأنظمة التَّزاوج الخاصة بهما. في الغابة، من الصَّعب إيجاد الحشرات، ويجب على الوالدين التَّعاون لإطعام الصِّغار. لا تلفت الأعشاش المُموهة انتباه المُفترسين إلى الصِّغار. في السَّافانا المفتوحة، بناء عُش مُموه ليس خيارًا. ولكن، تحمي طيور الحائك التي تعيش في السَّافانا صغارها من المُفترسات بالتَّعشيش في الأشجار، التي ليست متوافرة بكثرة. هذا النَّقص في أماكن التَّعشيش الآمنة يعني أنَّ الطُّيور يجب أن تُعشِّش معًا على شكل مُستعمرات. إنَّ البذور مُتوافرة، والأنثى يُمكنها أن تحصل على كلّ الطَّعام الذي يلزم لتربية أبنائها دون مُساعدة الذَّكر. أمّا الذَّكر المُتحرِّر من تربية الأبناء فيقضي وقته في التَّزاوج مع أكثر من أنثى؛ نظام الزَّواج المُتعدِّد.

أحد الاستثناءات للقاعدة العامة التي تقول: إنّ مُجتمعات الفقريات ليست مُنظَّمة مثل تلك في الحشرات هي جرذ الخُلد العاري (*Heterocephalus glaber*)، وهو قارض صغير، غير مُغطًّى بالشَّعر، يعيش في إفريقيا الشَّرقية الدُّنيا. بخلاف الأنواع الأخرى من جرذان الخُلد، التي تعيش وحدها، أو في مجموعات عائلية صغيرة، تُكوِّن جرذان الخُلد العارية مُستعمرات كبيرة تحت الأرض مع نظام أنفاق طويل المدى، ومنطقة تعشيش مركزية. ليس من المُستغرب أن تحتوي المُستعمرة على 80 فردًا.

تتغذَّى جرذان الخُلد العارية على الأبصال، والجذور، والدَّرنات التي تجدها عن طريق شق الأنفاق المُستمر. كما في مجتمعات الحشرات الاجتماعية، هناك توزيع للعمل بين أعضاء المُستعمرة، فبعض جرذان الخُلد مسؤولة عن شق الأنفاق، في حين يُؤدي الآخرون واجبات مُختلفة، بناء على حجم أجسامهم. إذ تقوم جرذان الخُلد الكبيرة بالدِّفاع وشق الأنفاق.

تمتلك مُستعمرات جرذان الخُلد العاري توزيعًا للعمل التَّكاثري شبيهًا بذلك المُرتبط مع الحشرات حقيقة النِّظام الاجتماعي. التَّكاثر كلُّه تقوم به أنثى واحدة، أو "ملكة"، لها رفيق ذكر أو اثنان. العُمَّال مكونون من الجنسين، ويُحافظون على نظافة الأنفاق وترتيبها، ويجمعون الطَّعام.

الشكل 54-39

جمع الغذاء وتجنُّب المُفترسات. حارس من النمس عند تأديته الواجب. النمس *Suricata suricata*، هو نوع من حيوان النِّمس راقٍ اجتماعيًا، ويعيش في الرِّمال شبه الجافة في صحراء كالهاري في جنوب إفريقيا. يأخذ النمس دوره ليعمل مُراقبًا للمُفترسات. عند يقظته، يُمكن لباقي أعضاء المجموعة أن يُركِّزوا انتباههم على جمع الغذاء.

تمتلك الحشرات حقيقة النِّظام الاجتماعي تركيبًا اجتماعيًا مُتقدِّمًا يشمل توزيع العمل التَّكاثري، وهناك عُمَّال بمهام مُختلفة. يتميَّز السُّلوك الاجتماعي في الفقريات غالبًا بالإيثار المُنتخب عن طريق النَّسب. يتضمن سلوك الإيثار التَّكاثر التَّعاوني في الطُّيور، ونداء الإنذار في الثدييات.

مراجعة المفاهيم

54-1 مقاربات دراسة السُّلوك

يُعرَّف السُّلوك بأنَّه الطَّريقة التي يستجيب بها الحيوان لمُنبِّه في بيئته.

- المُسبِّب القريب: "كيفية" السُّلوك، يدرس السَّبب المُباشر للسُّلوك.
- المُسبِّب النهائي: "سبب" السُّلوك، يدرس الأهمية التَّطورية وكيف يُؤثِّر في البقاء والتَّكاثر.
- السُّلوك الغريزي: استجابة إلى مُنبِّه بيئي لا يتطلَّب تعلُّمًا.

54-2 علم الوراثة السّلوكيّ

علم الوراثة السّلوكيّ يتعلَّق بمُكونات السُّلوك التي تحكمها الجينات التي تُورّث.

54-3 التَّعلُّم

التَّعلُّم: عمليةٌ يُعدَّل فيها السُّلوك نتيجة لخبرة سابقة.

- التَّعود: شكل من أشكال التَّعلُّم غير الارتباطي، يُعرَّف بأنَّه تناقُص في الاستجابة لمُنبهات مُتكرِّرة غير مهمة.
- التَّعلُّمُ الارتباطيُّ: تغيُّرٌ في السُّلوك بسبب ارتباط بين مُنبهين، أو بين سلوك واستجابة.
- الارتباط التقليدي، ويُدعى أيضًا تكيُّف بافلوف، يحدث عندما يرتبط مُنبهان مع بعضهما.
- يحدث التكيف الفعَّال عندما يربط الحيوان السُّلوك مع مُكافأة أو عقاب.

54-4 تطور السُّلوك

للسُّلوك مُكوِّنات وراثية وتعلمية.

- الانطباع أو الدَّمغ شكل من أشكال التَّعلُّم يقوم فيه الحيوان الصَّغير بتكوين رابطة اجتماعية مع أفراد آخرين، أو بتطوير خيارات ستُؤثِّر في السُّلوك لاحقًا في الحياة.
- ربما تمتلك الحيوانات قالبًا وراثيًّا غريزيًّا يتحكَّم في التَّعلُّم في أثناء تطور السُّلوك.

54-5 الإدراك (التعرف العقلي) عند الحيوان

قد تمتلك بعض الحيوانات سلوكًا إدراكيًّا، أي إنَّها تستطيع أن تحل المشكلات.

54-6 سلوك تحديد الاتجاه والهجرة

ترتبط بعض الحيوانات بحركات ظاهرة ومُوجَّهة لهدف.

- تحديدُ الاتجاه: آليةٌ تتحرَّك عن طريقها الحيوانات بأنّ تتعقَّب مُنبهات بيئية.
- الهجراتُ: تحرُّكاتٌ للحيواناتِ طويلة المدى، في اتجاهين باستخدام تحديد الاتجاه أو الملاحة (أو كليهما).
- عند الطُّيور، تُحدِّد أدلة سماوية اتجاه الهجرة، في حين تُحدِّد أدلّة مغناطيسية طريق الهجرة المُحدَّد.
- تُهاجر الحيوانات غير المُجرِّبة عن طريق تحديد الاتجاه، وتُهاجر الحيوانات المُجرِّبة عن طريق الملاحة.

54-7 اتصال الحيوان

إنَّ الاتصال بين الأنواع مُهم جدًا في بعض السلوكات.

- يعتمد التَّكاثر النَّاجح على تبادُل مُتقدِّم للإشارات والاستجابات المُناسبة.
- تكون إشارات الغَزَل عادةً من نوع إلى آخر، وتقصر الاتصال على أفراد النَّوع الواحد.
- يشمل الاتصال على عروض بصرية، وأصوات، وإشارات كهربائية، وفرمونات.
- يُشجِّع الاتصال بين أفراد النوع نفسه على حياة المجموعة.

54-8 علم البيئة السّلوكيّ

علم البيئة السّلوكيّ: دراسة كيف يُؤثِّر الانتخاب الطبيعي في السُّلوك الذي يزيد من البقاء والتَّكاثر.

- يُحابي الانتخاب الطبيعي إستراتيجيات جمع الغذاء الأمثل، حيث يكون الحصول على الطَّاقة (التَّكلفة) أقل ما يُمكن، ويكون النَّجاح التَّكاثري (المنفعة) أقصى ما يُمكن.
- بعض الحيوانات إقليمية. الدِّفاع الإقليمي له تكاليفه، والإقليمية ربما تقع فقط عندما تفوق المنافع التَّكاليف.

54-9 إستراتيجيات التَّكاثر والانتخاب الجنسي

الإستراتيجياتُ التَّكاثريةُ: مجموعةٌ من السلوكات ترفع النَّجاح التَّكاثري إلى الحد الأقصى. وتشمل اختيار الشَّريك، وعدد الشُّركاء المطلوبين، والاستثمار الأبوي في العناية بالنَّسل.

- الإستراتيجياتُ التَّكاثريةُ: استجاباتٌ للتَّوزيع المكاني لمصادر الغذاء، وأماكن الأعشاش، وأفراد الجنس الآخر.
- يُؤثِّر الاستثمار الأبوي النِّسبي للجنسين في إستراتيجيات التَّكاثر.
- يتطلَّب الانتخاب الجنسي الدَّاخلي أفرادًا من الجنس نفسه لفرصة التَّزاوج. يُعَدُّ تنافس الحيوانات المنوية شكلًا من الانتخاب الجنسي الدَّاخلي.
- يُشير الانتخاب الجنسي البيني إلى اختيار الشُّركاء من الجنس المُقابل.
- الفوائد المُباشرة لاختيار الشَّريك تُشير إلى مزايا، مثل: نوعية الإقليم، أو درجة العناية الأبوية التي تختلف بين الشُّركاء المُحتملين.
- تشمل الفوائد غير المُباشرة لاختيار الشَّريك عوامل، مثل النَّوعية الوراثية للشَّريك، التي يُمكن أن تورّث، مُنتجةً نسلًا ذا نوعية أعلى.
- أنظمة التَّزاوج تشمل التَّزاوج الأحادي، وتعدد الإناث، وتعدُّد الذُّكور، وتتأثر بالبيئة، وتُحدِّدها حاجات النَّسل.

54-10 الإيثار وحياة الجماعة

يُشير الإيثار إلى عمل فرد يُفيد تلاؤم فرد آخر، أو أفراد آخرين.

- قد لا تكون الأفعال الإيثارية إيثارية كما تبدو؛ لأنَّ المُساعدين يستفيدون بتعلُّم تجارب قيِّمة، ويرثون الأقاليم، أو يزيدون من قُدرتهم على الهروب من مُفترس.
- يزيد انتخاب النّسب النَّجاح التَّكاثري للأقارب، ويرفع تكرار الأليلات المُشتركة بالنّسب.
- تنُصّ قاعدة هاميلتون على أنَّ الأفعال الإيثارية يتمُّ محاباتها عندما يكون حاصل ضرب فوائد الإيثار في مُعامل الارتباط أكبر من تكاليف الفعل الإيثاري.

54-11 نشوء الأنظمة الاجتماعية

النِّظامُ الاجتماعيُّ مجموعةٌ من المخلوقاتِ من النَّوع نفسه تكون مُنظمَّة بطريقة تعاونية.

- يستفيد الأفراد من الحياة الاجتماعية، وتزداد الفائدة مع ازدياد عدد المخلوقات.
- تتكوَّن الحشرات الاجتماعية من طبقات اجتماعية عدَّة، لكلّ منها مهام مُتخصِّصة.
- الأنظمة الاجتماعية للفقريات أقل تنظيمًا، وتتأثَّر بتوافر الغذاء والافتراس.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. مُنبِّه إشارة، آلية مُطلقة للغريزة، نمط فعل ثابت، ومُنبِّه فوق عادي:
   أ. هي آليات مُرتبطة مع سلوكات تمَّ تعلُّمها.
   ب. هي مُكونات سلوكية غريزية.
   ج. تتضمَّن سلوكات لا يُمكن تفسيرها على أساس المُسبِّب النِّهائي.
   د. تتضمَّن سلوكات لا تخضع للانتخاب الطبيعي.
2. في التكيف الفعَّال:
   أ. يتعلَّم الحيوان أنَّ سلوكًا مُعيَّنًا يُؤدي إلى جائزة أو عقاب.
   ب. يربط الحيوان بين مُنبِّه غير شرطي مع استجابة شرطية.
   ج. يكون التَّعلُّم غير مُهم.
   د. يكون التَّعود مطلوبًا للاستجابة المُناسبة.
3. من دراسة تطور التَّغريد في العصفور الدُّوري ظهر أنَّ:
   أ. اكتساب التَّغريد الخاص بالنَّوع غريزيّ.
   ب. هناك مكونين لهذا السُّلوك: قالب وراثي وتعلُّم.
   ج. اكتسابَ التَّغريد مثالٌ على التَّعلُّم الارتباطي.
   د. كلّ ما ذُكر صحيح.
4. الفرق بين اتباع مجموعة من تعليمات القيادة أعطاك إياها أحدهم على الطَّريق (مثل "... خذ اليمين عند الضوء المقبل، تجاوز أربعة أحياء، وانعطف نحو اليسار...") واستعمال خريطة لإيجاد وجهتك مثل الفرق بين:
   أ. الملاحة وتحديد الاتجاه، على التَّوالي.
   ب. التَّعلُّم والهجرة، على التَّوالي.
   ج. تحديد الاتجاه والملاحة، على التَّوالي.
   د. هو سبب عدم امتلاك الطيور القُدرة على تحديد الاتجاه.
5. أحد أهم الاختلافات بين الإشارة في أثناء الغزل ووضع علامات منطقة سيادة هو:
   أ. أنَّ الأول دائمًا خاص بالنَّوع.
   ب. أنَّ الثاني دائمًا خاص بالنَّوع.
   ج. كلاهما دائمًا يتضمَّن سلسلة من المُنبه والاستجابة.
   د. الأول دائمًا يبدأ بالذَّكر.
6. يفترض علم البيئة السّلوكيّ أنّ:
   أ. الصِّفات السُّلوكية جميعها غريزية.
   ب. التَّعلُّم هو السُّلوك المُحدِّد السَّائد.
   ج. الصِّفات السُّلوكية تخضع للانتخاب الطبيعي.
   د. الصِّفات السُّلوكية لا تؤثِّر في التَّلاؤم.
7. بحسب نظرية جمع الغذاء الأمثل:
   أ. يُقلِّل الأفراد إلى الحد الأدنى الطَّاقة المتناولة لكلّ وحدة زمن.
   ب. مُحتوى الطَّاقة للمادة الغذائية هو المُحدِّد الوحيد لاختيار جامع الغذاء للغذاء.
   ج. فترة جمع الغذاء هي المُحدِّد الوحيد لاختيار جامع الغذاء للغذاء.
   د. ربما يكون الغذاء الأعلى في الطَّاقة أقل أهمية من الغذاء الأقل طاقة إذا كان يأخذ وقتًا أطول لجمع الغذاء الأكبر.
8. نشأ ريش الذَّيل الزاهي في ذكر الطاووس؛ لأنَّه:
   أ. يُشجِّع النَّجاح التَّكاثري.
   ب. يُشجِّع بقاء الذُّكور.
   ج. يُقلِّل البقاء والنَّجاح التَّكاثري.
   د. لا شيء مما ذُكر.
9. من وجهة نظر الإناث، التَّلقيح خارج-الزَّوجين:
   أ. سلبي دائمًا.
   ب. يقدم دائمًا منافع غير مُباشرة من الجينات الجيدة.
   ج. ربما يكون مفيدًا إذا كانت المنفعة المُكتسبة من شريك التَّلقيح خارج-الزَّوجين أكثر من التَّكلفة.
   د. يُمكن حدوثه إن كان ذكر التَّلقيح خارج-الزَّوجين يمتلك صفة "إعاقة".
10. في نظام فردية-زوجية المجموعة الكروموسومية لتحديد الجنس، تكون الذُّكور:
    أ. أحادية المجموعة الكروموسية.
    ب. ثنائية المجموعة الكروموسية.
    ج. عقيمة.
    د. ليست موجودة؛ لأنَّ النحل يوجد على شكل جماعات أحادية الجنس.
11. وَفق انتخاب النِّسب، إنقاذ حياة ____________ سوف يكون له التأثير الأقل في زيادة تلاؤمك التَّام.
    أ. أمك. ب. أخيك.
    ج. أخت زوجتك. د. ابنة أخيك.
12. الإيثار:
    أ. مُمكن فقط مع التَّبادلية.
    ب. مُمكن فقط مع انتخاب النِّسب.
    ج. لا يُمكن تفسيره إذا علمت كيفية عملِ الانتخاب الطبيعي.
    د. سوف يحدث فقط عندما تكون فائدة التَّلاؤم من عمل ما أكبر من تكلفة التَّلاؤم.

أسئلة تحدٍّ

1. عُد إلى (الشَّكل 54-25). البيانات عن حجم بلح البحر التي أكلتها سرطانات الشاطئ تقترح أنَّها تأكل أحجامًا أصغر من المُتوقع استنادًا إلى نموذج جمع الغذاء الأمثل. اقترح فرضية للسَّبب، وصِف تجربة لاختبار فرضيتك.
2. عُد إلى (الشَّكل 54-26). أُزيلت ستة أزواج من الطُّيور، وأُدخلت أربعة أزواج. من أين جاء الزوجان الجديدان؟ إضافة إلى ذلك، لقد تبين أن كثيرًا من الطيور التي لم تُزل وسّعت من إقليمها الخاص، أما الزوجان الجديدان اللذان أُدخلا فكانت أقاليمهما في النهاية أصغر مقارنة مع الزوجين القديمين (اللذين أزيلا). وضح سبب حدوث ذلك.
3. عُد إلى (الشكل 54-28). تُفضِّل إناث الطَّاووس التَّزاوج مع ذكور تمتلك بُقعًا أكثر على ريش ذيلها (أي، ريش ذيل أطول). كان مُقترحًا أنَّه كلما كان ريش الذَّيل أطول أصبح طيران الذَّكر أصعب. إحدى الفرضيات المُحتملة لتفسير مثل هذه الخيارات بالنِّسبة إلى الأنثى، هو أنَّ الذُّكور بريش ذيل أطول تُعاني إعاقة أكثر خطورة، ولأنَّها استطاعت النجاة مع ذلك، فإنَّ ذلك يعكس "حيويتها". اقترحْ بعض الدِّراسات التي تسمح لك بفحص هذه الفرضية. يجب أن يشمل وصفك نوع الصِّفات الوراثية التي عليك فحصها، ولماذا؟
4. يُعرَّف العمل الإيثاري بأنَّه السّلوك الذي يُفيد فردًا آخر على حساب الفرد الذي يقوم بالعمل. هناك نظريتان حول كيفية تفسير نشوء مثل هذا السُّلوك: التَّبادلية وانتخاب النِّسب. في سياق الانتخاب الطَّبيعي، هل الفعل الإيثاري "مُكلف" على الفرد الذي يُؤدِّيه؟
5. ما النتائج المُحتملة لتطور فريسة على مُفترس ما، مثل ربط الضِّفدع للألوان الصفراء والسوداء مع ألم لسعة نحلة؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع .www.ravenbiology.com لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 55

علم بيئة الجماعات

Population Ecology

مقدّمة

علم البيئة، دراسة كيفية ارتباط المخلوقات الحية بعضها مع بعض، وكيفية ارتباطها مع بيئاتها، جزء مُعقَّد ورائع من علم الأحياء له تأثيرات مُهمة في كل واحد منّا. في أثناء استكشاف المبادئ البيئية، سوف ندرس أولًا كيف تستجيب المخلوقات الحية للبيئة غير الحية التي توجد فيها، وكيف تؤثر هذه الاستجابات في خصائص الجماعات، مؤكِّدين ديناميكية الجماعة. في الفصل الـ 56، سنُناقش مُجتمعات الأنواع المُتعايشة والتَّفاعلات التي تحدث بينها. وأمّا في الفصول اللاحقة، فسنُناقش عمل الأنظمة البيئية كلها والغلاف الحيوي، مُنتهين إلى دراسة المشكلات التي تواجه كوكبنا والأنواع المُرافقة لنا.

موجز المفاهيم

1-55 التَّحدي البيئي

- المخلوقات الحية قادرة على الاستجابة للتَّغيُّرات البيئية التي تحدث خلال فترة حياتها.
- يؤدي الانتخاب الطَّبيعي إلى تكيُّف تطوري للظُّروف البيئية.

2-55 الجماعات: مجموعات من نوع واحدٍ في مكان واحد

- يطلق على التوزيع الجغرافي للجماعة النطاق (المدى).
- تخضع النِّطاقات للتوسّع والتضيّق.
- تمتلك الأفراد في الجماعات أنماطَ تباعد مُختلفة.
- تتكون فوق الجماعة من جماعات مُختلفة، ويُمكنها أن تتبادل الأعضاء.

3-55 ديموغرافية الجماعة وديناميكيتها

- نسبة الجنس وزمن الجيل يؤثِّران في مُعدَّلات نمو الجماعة.
- يتحدَّد التَّركيب العمري بأعداد الأفراد في المجموعات العمرية المُختلفة.
- جداول الحياة تُظهر احتمالية البقاء والتَّكاثر خلال فترة حياة العُصبة.
- توضِّح مُنحنيات علامات البقاء كيفية تغير احتمالية البقاء مع تقدم العمر.

4-55 تاريخ الحياة وتكلفة التَّكاثر

- يهدف الاستثمار لكل فرد من النسل إلى زيادة التلاؤم إلى الحد الأقصى.
- تُمثِّل الأحداث التَّكاثرية لكل فترة عمرية مقايضة إضافية.
- العمر عند أول تكاثر يرتبط مع فترة الحياة.

5-55 نمو الجماعة والحدود البيئية

- ينطبق نموذج النمو الأُسي على الجماعات التي ليس لها حدود نمو.
- نموذج النمو المنطقي (اللوجستي) ينطبق على جماعات تقترب من قدرة الحمل الخاصة بها.

6-55 العوامل التي تُنظِّم الجماعات

- تحدث التَّأثيرات المُعتمدة على الكثافة، عندما يتأثر كلّ من التَّكاثر والبقاء بحجم الجماعة.
- تشمل التَّأثيرات غير المُعتمدة على الكثافة الاضطرابات البيئية والكوارث.
- دورات الجماعة ربما تعكس تفاعلات مُعقدة.
- توافر المصادر يؤثر في تكيُّفات تاريخ الحياة.

7-55 نمو الجماعة البشرية

- نمت الجماعات البشرية بشكل أُسي.
- تُظهر أهرام الجماعة نزعات الولادة والوفاة.
- نمو البشرية المُستقبلي مشكوك فيه.
- تَناقُص مُعدَّل نمو الجماعة.
- الاستهلاك في العالم المُتطور ضاعل المصادر أكثر.

1-55 التَّحدي البيئي

تُحدِّد طبيعة البيئة الفيزيائية بمقدار كبير أي المخلوقات يمكن أن تعيش في مُناخ أو منطقة مُعينة. تشمل العناصر المُهمة في البيئة مايأتي:

درجة الحرارة Temperature. تكيَّفت مُعظم المخلوقات الحية للعيش ضمن نطاق درجات حرارة ضيق نسبيًّا، وسوف تموت إن زادت أو نقصت درجات الحرارة. ففصل النُّمو للنَّبات على سبيل المثال يتأثَّر كثيرًا بدرجة الحرارة.

الماء Water. تحتاج كلّ المخلوقات الحية إلى الماء. يكون الماء على اليابسة، شحيحًا في الأغلب، لذلك فإنَّ أنماط هطل الأمطار له تأثير أساسي في الحياة.

أشعة الشمس Sunlight. يعتمد النِّظام البيئي كله تقريبًا على الطَّاقة المُلتقطة عن طريق التَّمثيل الضوئي؛ إذ يؤثر توافر أشعة الشمس في كمية الحياة التي يدعمها النِّظام البيئي، خاصةً تحت السطح في المُجتمعات البحرية.

التربة Soil. القوام الفيزيائي، ودرجة الحموضة، والمُكونات المعدنية للتربة تُحدِّد بشكل شديد غالبًا نموَّ النَّبات، خاصةً توافر النيتروجين والفوسفور.

الفرد الذي يواجه تغيرًا بيئيًّا ربما يحافظ على "حالة ثبات" للبيئة الدَّاخلية، وهي حالة تُعرف بالاستتباب أو **الاتزان الداخلي Homeostasis**. تستخدم حيوانات عدة، ونباتات آليات فسيولوجية، أو شكلية، أو سلوكية للإبقاء على الاتزان. تستعمل حشرة الخنفساء في (الشكل 55-1) آلية سلوكية لتتغلَّب على التَّغيُّرات الشديدة في توافر الماء. تُعرَّف حيوانات ونباتات أُخرى بأنها **مُتكيِّفة Conformers** لأنها تتكيَّف مع البيئة التي تعيش فيها، فأجسامها تكيَّفت لدرجة الحرارة، والملوحة، ونواحٍ فيزيائية أُخرى في محيطها.

يُمكن رؤية الاستجابات للتَّغيُّر البيئي على المدى القريب والبعيد. على المدى القريب، أي الفترات الزَّمنية من دقائق قليلة وحتى كامل فترة حياة المخلوق الحي، تمتلك المخلوقات طرقًا مُختلفة للتَّغلُّب على التغيّر البيئي. على المدى الأطول، يمكن للانتخاب الطَّبيعي أن يعمل لجعل الجماعة أكثر تكيُّفًا مع البيئة.

الشكل 55-1

مواجهة تحدِّي الحصول على الرُّطوبة. على تلال الرِّمال الجافة لصحراء ناميبيا في جنوب غرب إفريقيا، الخنفساء جامعة الضباب *Onymacris unguicularis* تجمع الرُّطوبة من الضباب عن طريق رفع بطنها إلى أعلى عند قمة تلة لتجمع الماء المُتكاثف؛ يتكاثف الماء على شكل قُطيرات تسيل إلى الأسفل نحو فم الخنفساء.

الجدول 55-1	التَّغيُّرات الفسيولوجية على ارتفاعات عالية
زيادة في مُعدَّل التَّنفس.	
زيادة في إنتاج خلايا الدَّم الحمراء، رافعًا كمية الهيموجلوبين في الدَّم.	
تناقُص قدرة الارتباط الخاصة بالهيموجلوبين، زيادة في المُعدَّل الذي يُفرَّغ فيه الأكسجين إلى الأنسجة.	
زيادة كثافة الميتوكندريا، والشُّعيرات الدَّموية، وصبغة الميوجلوبين في العضلات.	

المخلوقات الحية قادرة على الاستجابة للتَّغيُّرات البيئية التي تحدث خلال فترة حياتها

خلال اليوم، أو الفصل، أو فترة الحياة، يجب أن يتغلَّب المخلوق على كثير من ظروف الحياة. تفعل المخلوقات ذلك من خلال قُدرات فسيولوجية، وشكلية، وسلوكية تمتلكها. هذه القُدرات هي نواتج انتخاب طبيعي يعمل على خلفية بيئية مُحدَّدة عبر الوقت، وذلك يفسر لماذا قد لا يستمر في الحياة المخلوق الفرد إذا انتقل إلى بيئة مُختلفة.

الاستجابات الفسيولوجية

كثير من المخلوقات قادر على التَّكيُّف مع التَّغيُّر البيئي بإنجاز تعديلات فسيولوجية. على سبيل المثال، أنت تتعرق عندما يكون الجو حارًّا، لزيادة فقدان الحرارة بالتبخر، وبهذا يتم منع السخونة الزائدة. بالطريقة نفسها، ربما يتعرض الناس الذين يزورون المناطق العالية مبدئيًّا لمرض المرتفعات- الذي تشمل أعراضه اضطرابًا في دقات القلب، ودوارًا، وتعبًا، وصداعًا، واضطراب الذّهن، وفي حالات جدّية تجمُّع السوائل في الرئتين- بسبب الضَّغط الجوي المُنخفض، وما يتبعه من نقص توافر الهواء. بعد أيام عدَّة، عادة ما يشعر الناس أنفسهم بحالٍ أحسن، لأنَّ كثيرًا من التَّغيُّرات الفسيولوجية زادت من توصيل الأكسجين لأنسجة أجسامهم (جدول 55-1).

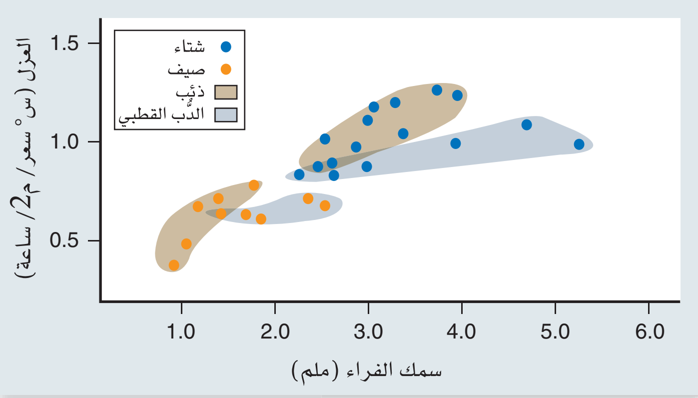
تتجنب بعض الحشرات التجمُّد في الشتاء بإضافة جليسرول "مضاد للتَّجمد" في دمائها، وتقاوم حشرات أُخرى التجمُّد بتحويل كمية كبيرة من مخازن الجلايكوجين إلى كحولات تحمي أغشية خلاياها من تلف التَّجمد.

القُدرات الشَّكلية (المورفولوجية)

الحيوانات التي تُحافظ على درجة حرارة داخلية ثابتة (ذوات الدم الحار) في البيئة الباردة تمتلك تكيُّفات تُقلِّل فقدان الطاقة. على سبيل المثال، الكثير من الحيوانات تُكوِّن فراءً سميكًا خلال الشتاء، يقوم فراؤها بالعزل الحراري للإبقاء على حرارة الجسم. بشكل عام، كلما كان الفراء أسمك، كان العزل الحراري أكبر (الشكل 55-2). ولذلك، فإنَّ فرو الثَّعلب أَسْمكُ بثلاث مرات تقريبًا في الشتاء منه في الصيف، ويعزل أكثر من مرتين تقريبًا.

الاستجابات السُّلوكية

تتعامل الكثير من الحيوانات مع التَّغيُّرات البيئية بالتَّحرك من بقعة في البيئة إلى بقعة أُخرى مُتجنِّبة المناطق غير المُلائمة. تستطيع السحلية الاستوائية في (الشكل 55-3) أن تُبقي درجة حرارة جسمها مُنتظمة تقريبًا في البيئة المفتوحة



الشكل 55-2

التكيفات الشَّكلية. سُمك الفراء في ثدييات أمريكا الشمالية له تأثير مهم في درجة العزل التي يقدِّمها الفراء.

بالاستلقاء في رُقَع تقع عليها أشعة الشمس، ومن ثَمَّ تتراجع في الظِّل عندما تصبح ساخنةً بدرجة كافية. على العكس من ذلك، في الغابات الظَّليلة، لا تمتلك السحلية نفسها الفرصة لتنظيم درجة حرارة جسمها من خلال طرق سلوكية. لذلك، فهي تُصبِّح مُتكيِّفة وتتكيف مع درجة الحرارة المُحيطة.

التكيفات السلوكية يمكن أن تكون مُتطرفة. فضفادع الطِّين ذوات الرِّجل المجرفة (الجنس *Scaphiophus*)، التي تعيش في صحارى أمريكا الشمالية، يمكن أن تدفن نفسها مترًا تحت السطح تقريبًا. وتبقى هناك مدة قد تصل إلى 9 أشهر كل عام، تنخفض مُعدَّلات أَيْضِها بشكل كبير، حيث تعيش على مخزون الدُّهن. وعندما يصبح الجوُّ رطبًا، باردًا مرة أخرى، تخرج وتتكاثر. تنضج ضفادع الطِّين الشابة بسرعة، وتدفن نفسها تحت الأرض.

يؤدّي الانتخاب الطبيعي إلى تكيّف تطوري للظروف البيئيَّة

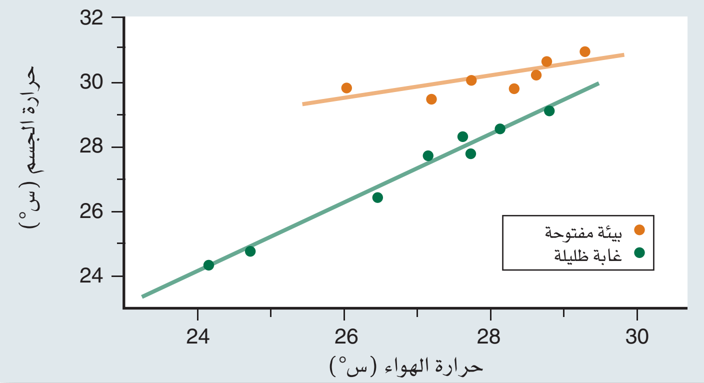
قُدرة الفرد على تعديل فسيولوجيته، أو شكله، أو سلوكه هو ذاته تكيّف تطوّريّ، أي نتاج الانتخاب الطَّبيعي. يُمكن أيضًا أن تكشف نواتج الانتخاب الطبيعي بمُقارنة الأنواع القريبة جدًا من بعضها التي تعيش في بيئات مُختلفة. في مثل تلك الحالات، تكون الأنواع قد طوَّرت تكيّفات أخّاذة للبيئة المحدَّدة التي تعيش بها.

على سبيل المثال، الحيوانات التي تعيش في مُناخات مُختلفة تُظهر اختلافاتٍ عدة. الثدييات من مُناخات باردة تميل إلى أن يكون لها آذان وأطراف قصيرة –وهي ظاهرة تُدعى قاعدة ألن *Allen's rule*– التي تُقلّل مساحة السطح الذي يفقد الحيوان من خلاله الحرارة. السحالي التي تعيش في مُناخات مختلفة تمتلك تكيفات فسيولوجية للتلاؤم مع الحياة على درجات حرارة مختلفة. سحالي الصحراء لا تتأثر بدرجات الحرارة العالية التي يمكنها أن تقتل سحلية من شمال أوروبا، ولكن السحالي الشمالية قادرة على الرَّكض، والإمساك بالفريسة، وهضم الغذاء على درجات حرارة أبرد لا تتمكن عندها سحالي الصحراء من الحركة.

تمتلك كثير من الأنواع أيضًا تكيّفات للعيش في مناطق شحيحة المياه. الكل يعرف عن الجمل وحيوانات الصحراء الأُخرى التي يُمكنها أن تبقى أزمانًا طويلة دون أن تشرب الماء. مثال آخر للتكيّف مع الصحراء يمكن مشاهدته في الضفادع. مُعظم الضفادع تمتلك جلودًا رطبةً يمكن من خلالها نفاذ الماء بسهولة. مثل هذه الحيوانات لا يمكنها أن تعيش في مُناخات جافة؛ لأنها سوف تعاني الجفاف، وتموت. على كل حال، حلت بعض الضفادع هذه المشكلة بتقليل سرعة فقدان الماء لحدٍّ منخفض جدًا. أحد الأنواع، على سبيل المثال، يُفرز مادة شمعية من غدد مُتخصِّصة تعزل الجلد، وتُقلِّل مُعدَّلات فقدان الماء بـ 95%.

يمكن دراسة التكيف لبيئات مُختلفة أيضًا بطريقة تجريبية. على سبيل المثال، عندما زُرعت سلالات من بكتيريا *E. coli* على درجات حرارة عالية (42° س)، فإنَّ السرعة التي تستهلك عندها المصادر تحسنَّت خلال الوقت. بعد 2,000 جيل، زادت مثل هذه المقدرة 30% أكثر عمّا كانت عليه عند بداية التَّجربة. ما زالت الآلية التي زادت بها فعالية استخدام المصادر غير معلومة ومركزًا عليها في الأبحاث الحالية.

تستخدم المخلوقات الحية آليات فسيولوجية، وشكلية، وسلوكية مختلفةً للتكيف مع التَّغيُّرات البيئية. طوَّرت الأنواع، مع الزمن، تكيفات للعيش في البيئات المُختلفة.



الشكل 55-3

التكيفات السُّلوكية. في المناطق المفتوحة، سحلية عُرف الدِّيك في بورتوريكو (*Anolis cristatellus*) تُحافظ على درجة حرارة ثابتة نسبيًّا بالبحث عن الشمس والتَّشمُّس في رُقَع من أشعة الشمس؛ وينتج عن هذا، أنها تستطيع المحافظة على درجة حرارة عالية نسبيًّا حتى بعد أن يبرد الهواء. على العكس، في الغابات الظَّليلة هذا السُّلوك غير مُمكن، وتتكيَّف درجة حرارة الجسم إلى ذلك الوسط المُحيط.

استقصاء

؟

عندما تسنح الفرصة، تُنظِّم السَّحالي درجة حرارة جسمها لتُحافظ على درجة حرارة مُثلى لأداء الوظائف الفسيولوجية. هل السَّحالي في المناطق المفتوحة تمتلك سلوكات هروب مُختلفة عن السَّحالي في الغابة الظَّليلة؟

2-55 الجماعات: مجموعات من نوع واحد في مكان واحد

تعيش المخلوقات الحية أعضاء في **جماعات Populations**، أي مجموعات من الأفراد تعيش معًا في مكان وزمان واحد. فيما تبقى من هذا الفصل، سوف ندرس خصائص الجماعات، مُركِّزين على العناصر التي تُؤثر فيما إذا كانت الجماعة ستنمو أم ستنكمش وبأي مُعدَّل. سيكون التَّركيز في تساؤلنا على النمو الانفجاري لجماعة البشر في العالم خلال العقود الماضية.

يمكن تعريف التَّعبير جماعة بشكل أضيق أو أوسع. هذه المرونة تسمح لنا بالتَّحدُّث بتعابير مُشابهة عن جماعة البشر في العالم، أو جماعة الطلائعيات في أمعاء النمل الأبيض أو جماعة الغزلان التي تعيش في الغابة. في بعض الأحيان، يكون حدود تعريف الجماعة واضحًا، مثل حافة بحيرة جبلية مُنعزلة لسمك السلمون، وفي بعض الأحيان تكون غير واضحة، كَتَحرُّكِ أفراد الغزلان بسهولةٍ جيئةً وذهابًا بين غابتين يفصلهما حقل ذرة.

هناك ثلاث خصائص لبيئة الجماعة على جانب من الأهمية: نِطاق (مدى) الجماعة المساحة التي توجد عليها الجماعة، ونمط توزيع الجماعة ضمن ذلك النِّطاق، وكيف تتغير الجماعة في الحجم خلال وقت معين.

يُطلق على التَّوزيع الجغرافي للجماعة النِّطاق (المدى)

لا توجد جماعة تعيش في مناطق العالم كلها، حتى البشر. مُعظم الأنواع، حقيقةً، تمتلك نطاقات جغرافية مُحدَّدة نسبيًّا، ونطاق بعض الأنواع ضئيل. على سبيل المثال، سمكة ثقب الشيطان تعيش في ينبوع واحد في جنوب نيفادا (الشكل 55-4)، وحشرة سوكورو متساوية الأرجل (*Thermosphaeroma thermophilus*) تعيش في ينبوع واحد في نيومكسيكو. على الطَّرف الآخر، بعض الأنواع عالية التَّوزيع، الدولفين العادي (*Dolphinus delphis*)، على سبيل المثال، يعيش في مُحيطات العالم جميعها.

كما ذكرنا سابقًا، يجب أن تكون المخلوقات مُتكيفةً مع البيئة التي توجد فيها. الدّببة القُطبية مُتكيفة بشكل خاص للعيش في برودة المنطقة القطبية، ولكنك لن تجدها في الغابة المطرية الاستوائية. تعيش بعض بدائيات النوى في المياه الساخنة لينابيع يلوستون القريبة من الغليان، ولكنها لا توجد في مياه الجداول الباردة المُجاورة. لكل جماعة احتياجاتها الخاصة- درجة حرارة، ورطوبة، وأنواع مُعينة من الغذاء، ومجموعة من العوامل الأُخرى- التي تُحدِّد أماكن تعايشها وتكاثرها، والأمكنة التي لا تستطيع العيش فيها. إضافة إلى ذلك، ففي الأماكن التي يمكن أن تكون مناسبة، توجد المُفترسات، أو المُنافسات، أو الطفيليات التي ربما تمنع الجماعة من احتلال مساحة مُعينة، وهو موضوع سوف نتحدث عنه في (الفصل الـ 56).

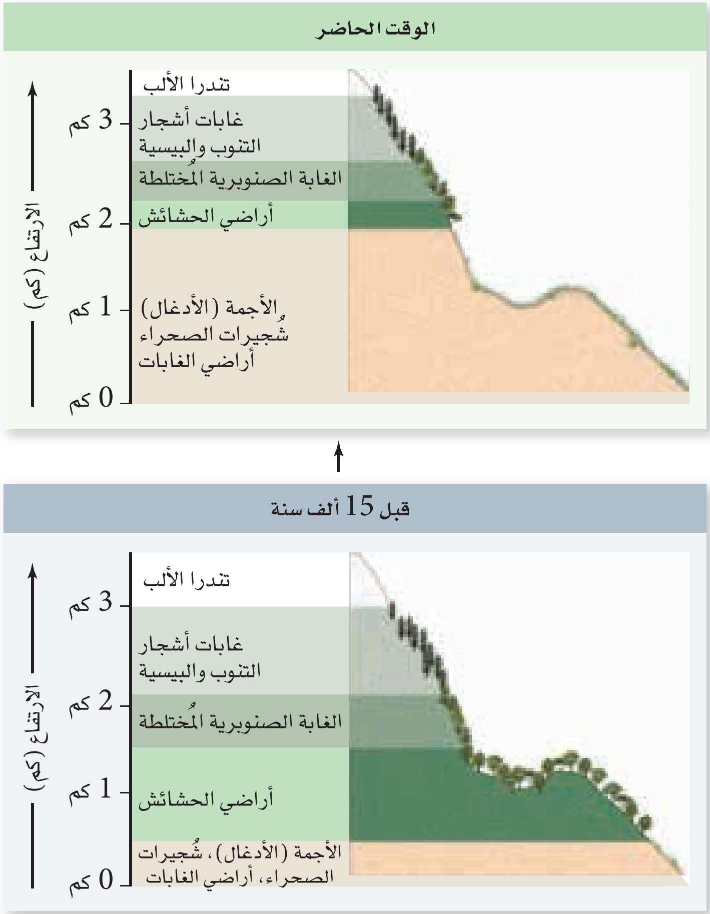
الشكل 55-4

سمكة ثقب الشيطان (*Cyprinodon diabolis*). تمتلك هذه السمكة نطاقًا أصغر من أي نوع من الفقريات في العالم.

تخضع النِّطاقات للتوسّع والتضيّق

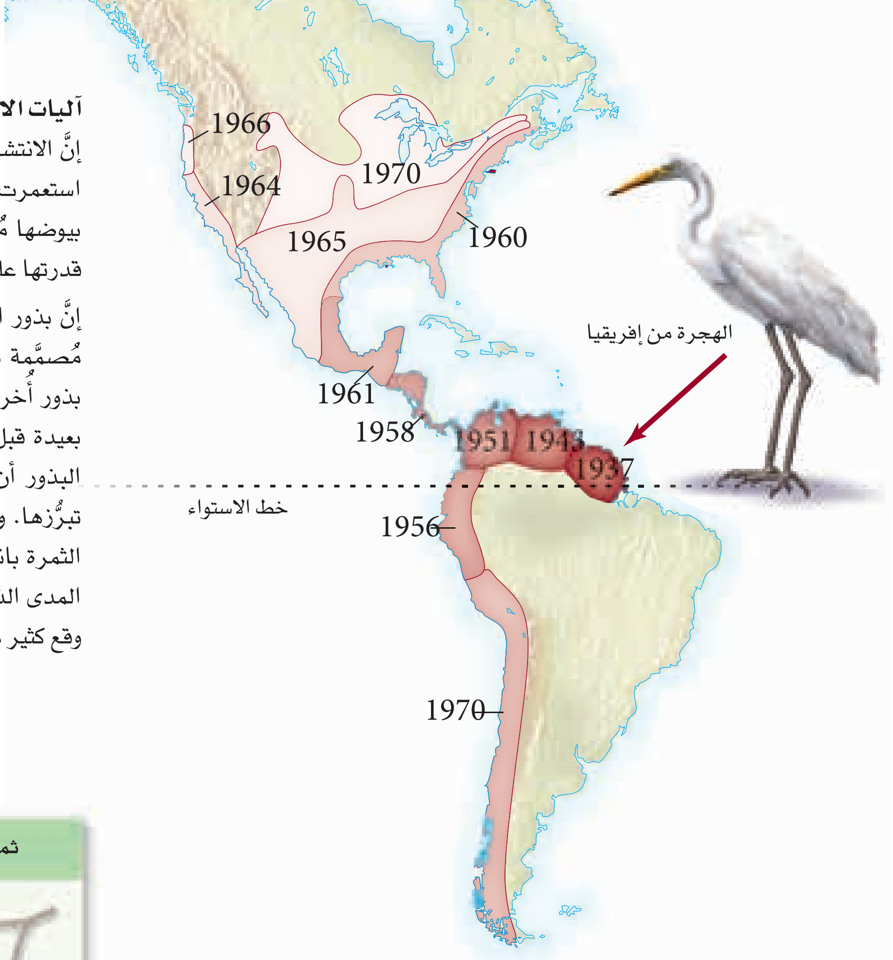
نطاقـات الجماعة ليست ساكنة، ولكنها تتغير خلال الوقت. هذه التغيُّرات تحدث لسببيـن. في بعض الحـالات، تتغير البيئـة، فبتراجع الأنهـار الجليدية في نهاية العصـر الجليدي الأخير قبل10,000 سنة تقريبًا، توسَّعت كثير من جماعات نباتـات وحيوانـات أمريـكا الشماليـة شمالًا. فـي الوقـت نفسه، كلمـا أصبحت المُناخـات أكثـر دفئًـا، واجهت الأنواع إزاحة فـي الارتفاع الذي يمكـن أن تعيش عليـه (الشـكل55-5).

إضافة إلى هذا، يُمكن للجماعات أن تُوسِّع نطاقاتها عندما تُصبح قادرة على التَّغلب على بيئة غير مُلائمة كي تستوطن مساحات مُلائمة، لم تصل إليها من قبل. على سبيل المثال بلشون الماشية الأبيض المُستوطن في إفريقيا، في وقت ما في



الشكل 55-5

إزاحة الارتفاع في التوزيع بحسب الارتفاعات للأشجار على جبال جنوب غرب أمريكا الشمالية. خلال الفترة الجليدية، أي قبل 15 ألف سنة، كانت الظروف أبرد مما هي عليه الآن. عندما أصبح المُناخ أدفأ، غيَّرت أنواع الأشجار التي تحتاج إلى درجات حرارة أبرد نطاقها إلى الأعلى في الارتفاع؛ حتى تعيش في ظروف مُناخية متكيفة معها.



الشكل 55-6

توسُّع نطاق بلشون الماشية (*Bubulcus ibis*). بلشون الماشية- سُمِّيَ كذلك لأنه يتبع الماشية والحيوانات ذات الحافر الأُخرى، مُلتقطًا أيّ حشرات أو فقريات صغيرة تثيرها الماشية- وصل أولًا أمريكا الجنوبية في أواخر 1800. منذ 1930، تمَّ توثيق تمدُّد نطاق هذا النّوع بشكل جيد، عندما انتقل شمالًا إلى أغلب أمريكا الشمالية، وجنوبًا على طول الجانب الغربي للأنديز إلى القرب من الحافة الجنوبية لأمريكا الجنوبية.

أواخر 1800، ظهرت هذه الطيور في شمال أمريكا الجنوبية، قاطعةً 3,500 كم تقريبًا عبر الأطلسي، ربما بمساعدة الرِّياح القوية. منذ ذلك الوقت، وسَّعت بشكل ثابت نطاقها، ويمكن الآن أن توجد في مُعظم الولايات المُتحدة (الشكل 55-6).

تأثير البشر

بتغيير البيئة، سَمَحَ البشر لبعض الأنواع، مثل القيوط، بتوسيع نطاقاتها، وبالتحرك إلى مساحات لم توجد فيها من قبل. وأكثر من ذلك، عمل البشر بوصفهم وسيلة انتشار لكثير من الأنواع. بعض هذه الأنواع كانت ناجحة بشكل كبير، كما سنُناقش في (الفصل الـ59). على سبيل المثال، تم إدخال 100 طائر زرزور إلى مدينة نيويورك سنة 1896 بمحاولة غير مُنظَّمة لتجميع كل أنواع الطيور التي ذكرها شكسبير. انتشرت جماعتها بشكل ثابت، حتى إنه مع حلول 1980، انتقلت عبر الولايات المُتحدّة جميعها. يمكن إعطاء أمثلة عن نباتات وحيوانات لا حصر لها، وتزداد القائمة كل سنة. ولسوء الحظ، فإن نجاح مثل هذه الأنواع الدَّخيلة يتمُّ على حساب الأنواع الأصيلة.

آليات الانتشار

إنَّ الانتشار إلى مساحات جديدة يمكن أن يحدث بطرق عدّة. كأحد الأمثلة، لقد استعمرت السحالي جزرًا عدّة بعيدة، ربما بسبب طفو أو انجراف الأفراد أو بيوضها مُحمَّلة على النباتات. توجد الوطاويط على الجزر البعيدة غالبًا، بسبب قدرتها على الطيران إليها. وقد تكون هي الثدييات الوحيدة على هذه الجزر.

إنَّ بذور النباتات مُصمَّمة للانتشار بطرق عدَّة (الشكل 55-7). بعض البذور مُصمَّمة بطريقة الدِّيناميكا الهوائية لتقذفها الرِّياح إلى مسافات بعيدة. تمتلك بذور أُخرى تراكيب تلتصق بفراء أو ريش الحيوانات، ولذلك تُحمل إلى مسافات بعيدة قبل أن تسقط على الأرض. بذور أُخرى مُحاطةٌ بثمار لُبيَّة، ويُمكن لهذه البذور أن تعبر الجهاز الهضمي للثدييات أو الطيور، ومن ثم تنمو، حيث يتم تبرُّزها. وأخيرًا، يتمُّ دفع بذور نبات الهدال (*Arceuthobium*) بقوة من قاعدة الثمرة بانطلاق انفجاري. وعلى الرَّغم من أنَّ احتمالَ وقوع أحداث الانتشار بعيد المدى الذي يؤدي إلى تأسيس جماعة جديدة قليلٌ، فإنه خلال ملايين السنوات، وقع كثير من مثل هذه الانتشارات.

الشكل 55-7

بعض كثير من تكيفات البذور. طوَّرت البذور عددًا من الطُّرق المُختلفة التي سهَّلت انتشارها من النَّبات الأُم. بعض البذور يُمكنها أن تنتقل مسافات بعيدة جدًا عن طريق الرِّياح، في حين تُنقَل البُذور المُحاطة بثمار ملتصقة أو لحمية عن طريق الحيوانات.

تمتلك الأفراد في الجماعات أنماط تباعد مُختلفة

إن الطريقة التي يتوزع فيها أفراد الجماعة هي ميزة أخرى لتركيب الجماعة. فلربما تتوزع بطريقة عشوائية، أو مُتناسقة، أو تكتُّلية (الشكل 55-8أ).

التَّوزيع العشوائي

يحدث التَّوزيع العشوائي للأفراد في داخل المجموعات عندما لا تتفاعل مع بعضها بقوة، وعندما لا تتأثر بالنَّواحي غير المُنتظمة من بيئتها. إنَّ التَّوزيعات العشوائية غير شائعة في الطبيعة. بعض أنواع الأشجار، على كل حال، تمتلك على ما يبدو توزيعات عشوائية في الغابات المطرية البنميَّة (الشكل 55-8ب).

التَّوزيع المُتناسق (المنتظم)

ربما يحدُث التَّوزيع المُتناسق للأفراد داخل المجموعات، ولكنه لا يحدث دائمًا، بسبب التَّنافس على المصادر. يُمكن الوصول إلى هذا التَّوزيع، على كل حال، بطرق عدة

في الحيوانات، يحصل التَّوزيع المُتناسق غالبًا عن طريق تفاعلات سلوكية، كما ذكرنا في (الفصل الـ 54). في كثير من الأنواع، تُدافع أفراد من جنس واحد أو من جنسين عن منطقتها ضد أفراد تمَّ استبعادهم عنها. هذه المناطق تزوِّد المالك بالوصول الحصري إلى المصادر مثل الغذاء، والماء، وإخفاء الهاربين، أو الشريك، وتميل إلى توزيع الأفراد بشكل متساوٍ عبر الموقع. حتى في الأنواع التي ليس لها مناطق، تُحافظ الأفراد غالبًا على مساحات تُدافع عنها، فلا تسمح لحيوانات أُخرى بالدُّخول إليها.

التَّوزيع المُتناسق شائع بين النباتات أيضًا، بسبب التَّنافس على المصادر. الأفراد المُتقاربة من بعضها ستتنافس على الضوء المُتوافر، أو الغذاء، أو الماء. هذه التنافسات قد تكون مُباشرة، كأن يلقي نبات ظله على نبات آخر، أو غير مُباشرة، كأن يتنافس نباتان باستخلاص الغذاء أو الماء من مساحة مُشتركة. إضافة إلى هذا، بعض النباتات، مثل شُجيرات الكريوسوت، تُفرز مواد كيميائية في التُّربة المُحيطة تكون سامة لأفراد آخرين من النوع نفسه. في كل الحالات هذه، فقط النباتات التي تتباعد عن بعضها بشكل كافٍ هي التي تستطيع العيش معًا، ما يؤدي إلى توزيع مُنتظم.

التَّوزيع التَّكتُّلي

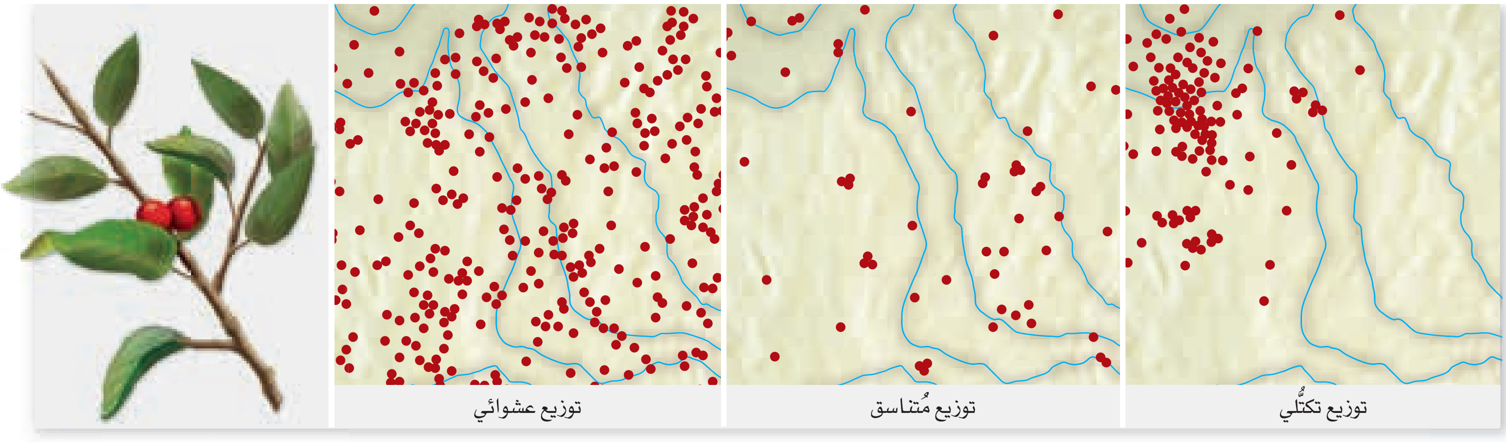
تتجمع الأفراد على شكل مجموعات أو كتل بسبب التَّوزيع غير المُتساوي للمصادر في بيئاتها الحالية. إنَّ التَّوزيعات التَّكتُّلية شائعة في الطبيعة؛ لأنَّ الحيوانات، والنباتات، والمخلوقات الدَّقيقة المُنفردة تميل إلى العيش في مناطق مُعرَّفة بنوع التُّربة، والرُّطوبة أو نواحٍ أُخرى من البيئة التي تكيفَّت معها بشكل حسن.

تقود التَّفاعلات الاجتماعية أيضًا إلى توزيعاتٍ تكتُّلية. فكثير من الأنواع تعيش، وتتنقل في مجموعات كبيرة، تندرج عليها أسماء عدة (على سبيل المثال، قطيع، أو سرب، أو جماعة). يُمكن لهذه التَّجمعات أن توفر كثيرًا من الإيجابيات، مثل زيادة الانتباه والحماية من المُفترسات، وتقليل تكلفة طاقة التَّحرك خلال الماء والهواء، وتسهيل التَّعرُّف إلى كل أفراد المجموعة.

على نطاق أوسع، تتوزع المجموعات بكثافة عالية في داخل نطاقها، وبكثافة أقل في الاتجاه نحو الحواف. تنتج مثل هذه الأنماط غالبًا بسبب الطريقة التي تتغير فيها البيئة في المساحات المُختلفة.

تكون الجماعات أفضل تكيفًا للظُّروف الموجودة في داخل نطاق توزيعها. وعندما تتغير الظُّروف، تصبح الأفراد أسوأ تكيفًا، ولذلك تقل الكثافات. في النهاية، يصل الأفراد إلى النُّقطة التي لا يستطيعون بعدها المُقاومة أو العيش أبدًا؛ وهذا ما يُميِّز حواف نطاق الجماعة.

أ.



ب. *Chamguava schippii* *Coccoloba coronata* *Brosimum alicastrum*

الشكل 55-8

توزيع الجماعة. الأنماط المُختلفة من التَّوزيع تُظهرها (أ) توزيعات مُختلفة لمُستعمرات البكتيريا و(ب) ثلاثة أنواع مُختلفة لأشجار من المكان نفسه في بنما.

المصدر: البيانات من اليزابيث لوسوس، مركز علم الغابات الاستوائية، معهد سميثسون للأبحاث الاستوائية.

تتكون فوق الجماعة من جماعات مُحددة مختلفة ويمكنها أن تتبادل الأعضاء

توجد الأنواع غالبًا على شكل شبكة من الجماعات المُختلفة تتفاعل مع بعضها عن طريق تبادُل الأفراد. مثل هذه الشبكة، تُدعى **فوق الجماعات Metapopulations**، توجد في مساحات تكون فيها البيئة المُناسبة مُوزَّعة على شكل رُقَع مُنفصلة بامتداداتٍ من بيئة غير مناسبة.

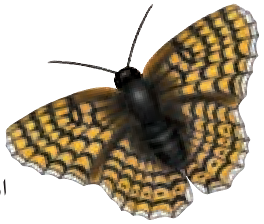
الانتشار واحتلال البيئة

الدَّرجة التي تتفاعل فيها الجماعات داخل فوق الجماعة تعتمد على كمية الانتشار؛ هذا التَّفاعل في الأغلب غير مُتناظر؛ الجماعات المُتزايدة في الحجم تميل إلى إطلاق كثير من الأفراد المُنتشرة، في حين تميل الجماعات ذات المستويات الأقل إلى استقبال مهاجرين أكثر مما تُطلق. إضافة إلى ذلك، تميل الجماعات المُنعزلة نسبيًّا إلى استقبال القليل من القادمين نسبيًّا.

لا يُمكن أن تُحتل كلُّ البيئات المُناسبة داخل مساحة فوق الجماعة في أي وقت، لأسباب عدة. ربما تنقرض بعض الجماعات المُنفردة بسبب مرض وبائي، أو حرائق مأساوية أو فقدان التَّنوع الوراثي نتيجة لوصول الجماعة إلى عنق الزجاجة (راجع الفصل الـ59). على كل حال، الانتشار من مجموعات أُخرى ربما يعيد استعمار مثل تلك المناطق في النهاية. في بعض الحالات، عدد البيئات المُحتلة في فوق الجماعة ربما يُمثِّل اتِّزانًا يكون فيه مُعدَّلُ انقراض جماعات موجودة متوازنًا مع معدَّل استعمار بيئات فارغة.

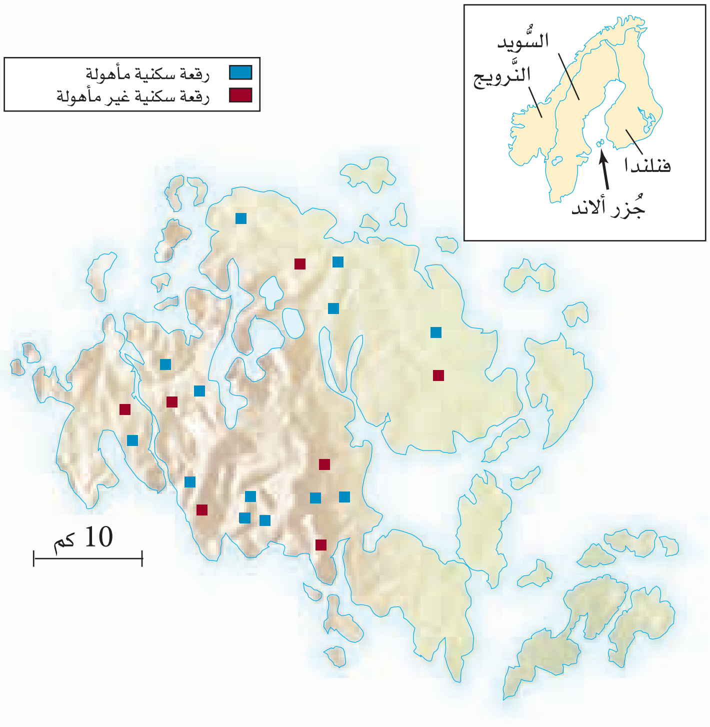
فوق الجماعات المصدر – والمهبط

ربما يمتلك نوع ما تركيب فوق الجماعة في مناطق تكون فيها بعض البيئات مناسبة للإبقاء على جماعة مدة طويلة، ولكن بعضها الآخر لا يكون كذلك. في هذه الأوضاع، التي تُسمَّى **فوق الجماعات المصدر – والمهبط Source-sink metapopulations**، تُرسل الجماعات في البيئات الأفضل (المصادر) باستمرار أفرادًا مُنتشرة تدعم الجماعات في البيئات الأفقر (المهابط). بغياب مثل هذا التَّعويض المُستمر، يمكن أن يُصبح نمو البيئات المهابط سلبيًّا، وقد يؤول مصيرها إلى الانقراض.



تـمَّ دراسة فـوق الجماعـات للفراشات بالتَّحديـد بشكل مُكثَّـف. في إحـدى الدِّراسات، أخـذ الباحثون عينات من فراشة جلانفيل Glanville في 1600 مرج أخضر في جنوب غرب فنلندا (الشكل 55-9). بالمُعدَّل، تنقرض 200 جماعة كل عـام، ولكن 114 مَرْجًا فارغًا يتمُّ استعمارها. تزيد عوامـل مُتنوعة على ما يبدو من فرصة انقراض جماعة، ويشمل هذا صِغَر حجم الجماعة، وانعزالها عن مصدر المُهاجرين، وقِلَّة توافر المصادر (كما هو مُشار إليه بعدد الأزهار في المَرْج)، ونقص التَّنوع الوراثي في الجماعة.

عزا الباحثون سبب زيادة عدد الانقراضات بشكل أكبر من عدد الاستعمار إلى صرامة فصول الصّيف الجافة. ولأن أيًّا من الجماعات لم يكن كبيرًا بشكل كافٍ ليعيش وحده، فإنَّ استمرار عيش الأنواع يحتاج على ما يبدو إلى وجود مُستمر لشبكة فوق الجماعات، حيثُ يتمُّ فيها تكوين جماعات جديدة بشكل مُستمر، ويتمُّ تزويد الجماعات الموجودة بمهاجرين. لهذا، فإنَّ الطَّقس السَّيئ ربما يقضي على الأنواع، على الأقل في هذا الجزء من النِّطاق الخاص به.



الشكل 55-9

فوق جماعات الفراشات. توجد فراشة جرانفيل (*Melitaea cinxia*) في فوق جماعات في جنوب غربي فنلندا على جُزر آلاند. لا يوجد أي جماعات كبيرة بالحجم الكافي، بحيث تعيش وحدها فترات طويلة، ولكن الهجرة المُستمرة للأفراد من جماعات أُخرى تسمح بالبقاء. إضافة إلى هذا، يؤدي تكوُّن الجماعات الجديدة المُستمر إلى معادلة انقراض الجماعات المُؤسَّسة أصلًا، على الرَّغم من أنَّ الانقراضات في السنوات الحديثة زادت على الاستعمارات.

حيث توجد فوق الجماعات، يُمكن أن تمتلك مضمونين مُهمَّين لنِطاق النَّوع: الأول من خلال الاستعمار المُستمر للرُّقع الفارغة، تمنع فوق الجماعات الانقراض طويل الأمد. إن لم يكن هناك مثل هذا الانتشار، فإنَّ كلّ جماعة ربما تهلك في النِّهاية، ما يؤدي إلى اختفاء النَّوع من المساحة كلّها. زيادةً على هذا، في فوق الجماعات من النَّوع مصدر–مهبط، قد يحتل النَّوع مساحة أكبر مما يحتاج إليه، شاملًا المساحات على الحواف، التي لا يمكنها دعم الجماعة دون تزويد مُتواصل للمُهاجرين. لهذه الأسباب، فإنَّ دراسة فوق الجماعات أصبحت مُهمةً جدًا في بيولوجيا المُحافظة، حيث أصبحت البيئات الطبيعية مُقطَّعة بشكل مُتزايد.

الجماعة: مجموعة من الأفراد من النَّوع نفسه تعيش معًا في مساحة ما. النِّطاق، أو المساحة التي تحتلُّها الجماعة، يتغيَّر مع الوقت.

يُمكن أن يكون توزُّع الأفراد في جماعة ما عشوائيًّا، أو مُتناسقًا، أو تكتُّليًّا، وهذا يتحدَّد بشكل جزئي بتوافر المصادر.

قد يوجد الأفراد على شكل جماعات ضعيفة التَّرابط فيما بينها، تُدعى فوق الجماعات.

3-55 ديموغرافية الجماعة وديناميكيتها

تتأثر ديناميكية الجماعة – كيف تتغير عبر الزمن– بعوامل عدة. أحد العوامل المُهمة هو التَّوزيع العمري للأفراد، أي نسبة الأفراد البالغين، واليافعين، والصغار.

الديموغرافيا Demography: الدِّراسة الكمية للجماعات. يمكن دراسة كيفية تغيُّر حجم الجماعة خلال الزَّمن على مستويين: كُلِّي وجُزئي. على المُستوى الأشمل، يُمكننا دراسة الجماعة ككل كي نُحدِّد ما إذا كانت تتزايد، أم تتناقص، أم تبقى ثابتة. ببساطة، تنمو الجماعات إذا زاد عدد المواليد على عدد الوفيات، وتتناقص إذا كان عدد الوفيات يزيد على عدد المواليد. يكون فهم مثل هذه الثوابت غالبًا أسهل، على كل حال، إن جزَّأنا الجماعة إلى وحدات أصغر مُكونة من أفراد من العمر نفسه (على سبيل المثال، أعمارهم سنة واحدة) ودرسنا العوامل التي تؤثر في مُعدَّلات الولادة ومُعدَّلات الوفاة لكل وحدة بشكل مُنفصل.

نسبة الجنس وزمن الجيل يُؤثران في مُعدَّلات نمو الجماعة

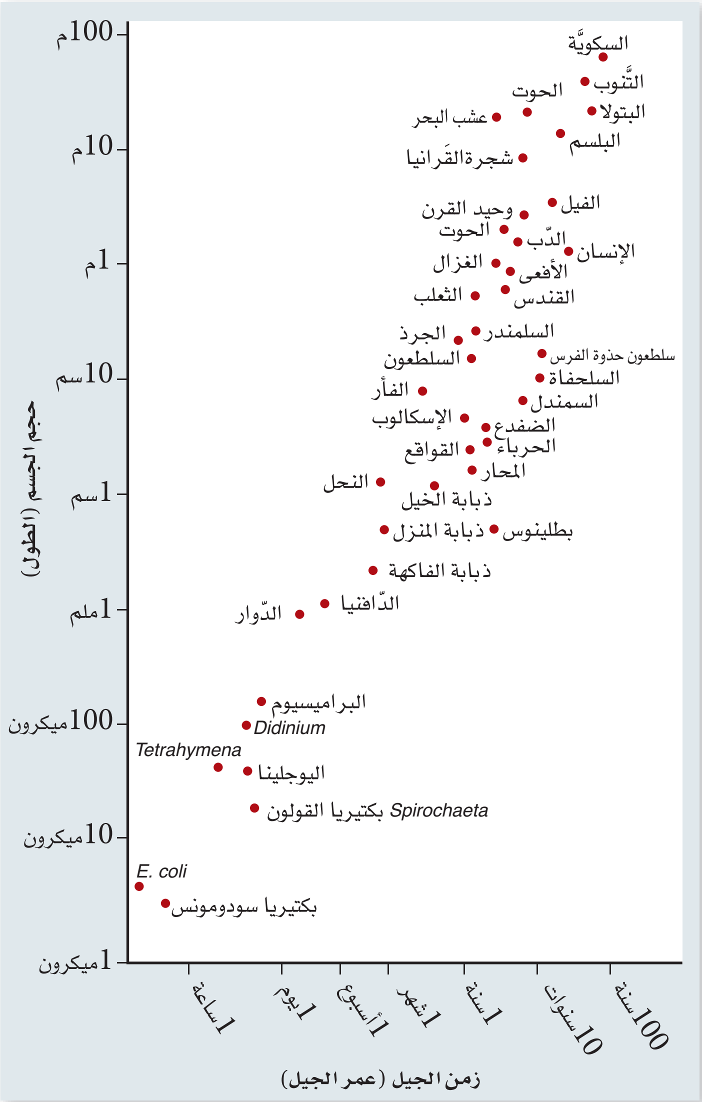
يُمكن أن يتأثر نمو الجماعة **بنسبة الجنس Sex ratio** للجماعة. عادة ما يرتبط عدد الولادات في جماعة بشكل مُباشر مع عدد الإناث؛ وربما لا ترتبط الولادات بشكل قوي مع أعداد الذُّكور في الأنواع التي يتزاوج فيها ذكر واحد مع إناث كثيرات. في أنواع كثيرة، يتنافس الذُّكور لفرصة التَّزاوج مع الإناث، كما تعلمت في الفصل السابق؛ ولهذا، نجد أن القليل من الذُّكور له كثير من التَّزاوجات، وكثير من الذكور لا يتزاوجون أبدًا. في مثل هذه الأنواع، لا تؤثِّر نسبة الجنس المُنحازة للإناث في مُعدَّلات النُّمو؛ إنَّ الانخفاض في عدد الذُّكور سيغير ببساطة هويات الذُّكور المُتزاوجة دون أن يُقلِّل من عدد الولادات. على العكس، بين الأنواع أُحادية التَّزاوج، ربما يكون للأزواج روابط تكاثرية طويلة الأمد، وانخفاض أعداد الذكور هنا ربما يُمكنه أن يُقلِّل بشكل مُباشر أعداد الولادات.

زمن الجيل Generation time: مُعدَّل الفترة الزمنية بين ولادة الفرد وولادة نسله. ويُمكنه أيضًا أن يؤثر في مُعدَّلات نمو الجماعة. تختلف الأنواع في زمن الجيل لها. يمكن لاختلاف حجم الجسم أن يُفسِّر الكثير من هذا التَّنوع، تمر الفئران بـ 100 جيل تقريبًا مقارنة مع مرور الفيل بجيل واحد (الشكل 55-10). ولكن لا يعني الحجم الصغير دائمًا زمن جيل قصير. فسمندل الماء، على سبيل المثال، أصغر من الفئران، ولكنه يملك زمن جيل أطول بشكل واضح.

مع تساوي الأشياء الأخرى جميعها، يمكن للجماعات ذات زمن الجيل القصير أن تزيد في الحجم بشكل أسرع من الجماعات ذات الأعمار الأطول. وبشكل مُعاكس، ولأنَّ زمن الجيل وفترة الحياة في العادة مُرتبطان بشكل قوي، فإنّ الجماعات ذات أزمان الجيل القصيرة ربما يُمكنها أيضًا أن تتضاءل في الحجم بسرعة أكبر، إذا تناقص مُعدَّل الولادة بشكل مُفاجئ.

يتحدَّد التَّركيب العمري بأعداد الأفراد في المجموعات العمرية المُختلفة

يُطْلَقُ على مجموعة من الأفراد في العمر نفسه **العصبة Cohort**. في مُعظم الأنواع تختلف احتمالية أنَّ فردًا ما سوف يتكاثر أو يموت خلال فترة حياته. ولهذا السبب وداخل الجماعة، لكل عصبة مُعدَّل ولادة خاص بها، أو **خصوبة Fecundity**، وتُعرَّف بأنها عدد النَّسل النَّاتج في زمن قياسي (على سبيل المثال، كل عام)، ومُعدَّل وفاة أو **فنائية Mortality**، وهو عدد الأفراد الذين يموتون خلال تلك الفترة.



الشكل 55-10

العلاقة بين حجم الجسم وزمن الجيل. بشكل عام، تمتلك المخلوقات الأكبر أزمان جيل أطول، على الرَّغم من وجود حالات استثنائية.

استقصاء

إذا أصبحت المصادر أكثر وفرة، هل تتوقع زيادةً في حجم الجماعة للأنواع الصغيرة أم الكبيرة بشكل سريع؟

عدد الأفراد النِّسبي في كل عصبة يُبيِّن **التَّركيب العمري Age structure** للجماعة. ولأنَّ العُصَب المُختلفة تمتلك خصوبة ومُعدَّلات فنائية مُختلفة، فإنَّ التَّركيب العمري له تأثير حساس في مُعدَّل نمو الجماعة. إنَّ الجماعات ذات نسبة الأفراد الصغار الكبيرة على سبيل المثال، تميل إلى النُّمو بسرعة؛ لأنَّ نسبة مُتزايدة من أفرادها قابلة للتَّكاثر. الجماعات البشرية في كثير من الدُّول النامية هي مثال على ذلك، كما سنُناقش لاحقًا في هذا الفصل. على العكس، إن كانت النِّسبة الكبيرة من الجماعة هي نسبيًّا كبيرة في العمر، فإنَّ الجماعات ربما تتناقص. هذه الظاهرة تُمثِّلها الآن اليابان وبعض الدُّول في أوروبا.

الجدول 55-2	جدول حياة العصبة للعشب *Poa annua*، مكونة من 843 نبتة صغيرة						
العمر (في فترة 3 – أشهر)	عدد الأحياء عند بداية زمن الفترة	نسبة العُصبة الحية عند بداية زمن الفترة (البقائية)	الوفيات خلال زمن الفترة	مُعدَّل الفناء خلال زمن الفترة	البذور المُنتجة خلال زمن الفترة	البذور المُنتجة لكل فرد ناجٍ (الخصوبة)	البذور المُنتجة لكل عضو في العصبة (الخصوبة×البقائية)
0	843	1.000	121	0.143	0	0.00	0.00
1	722	0.857	159	0.271	303	0.42	0.36
2	527	0.625	211	0.400	622	1.18	0.74
3	316	0.375	172	0.544	430	1.36	0.51
4	144	0.171	90	0.626	210	1.46	0.25
5	54	0.064	39	0.722	60	1.11	0.07
6	15	0.018	12	0.800	30	2.00	0.04
7	3	0.004	3	1.000	10	3.33	0.01
8	0	0.000	.		المجموع=1665		المجموع=1.98

جداول الحياة تُظهر احتمالية البقاء والتَّكاثر خلال فترة حياة العُصبة

لتقييم كيفية تغير الجماعات في الطبيعة، يستخدم علماء البيئة **جدولَ الحياة Life table**، الذي يُجدولُ مصير العُصبة من الولادة حتى الموت، مُظهرًا عدد الأنسال النَّاتجين، وعدد الأفراد الذين يموتون كلّ عام. الجدول 55-2 يُظهر مثالًا تحليليًّا لجدول حياة من دراسة لعشب المرج *Poa annua*. تتبّعت هذه الدِّراسة مصير 843 فردًا خلال زمن، مُظهِرةً بالرَّسم عدد المُتبقين في كلّ فترة، وعدد الأنسال التي يُنتجها كلُّ مُتبقٍّ.

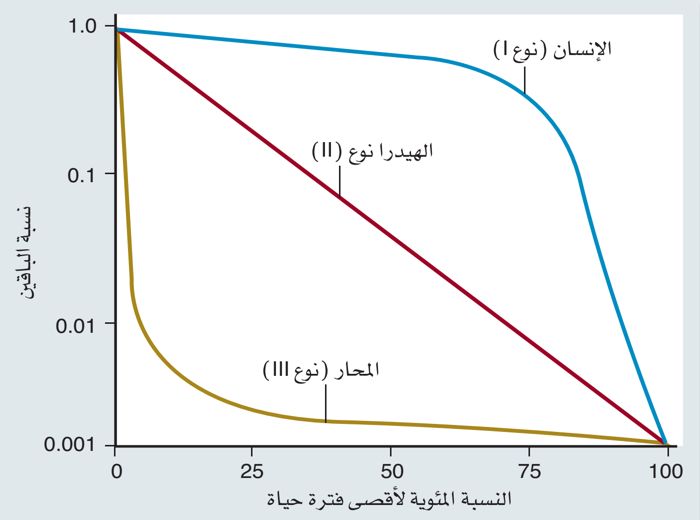
في (الجدول 55-2)، يُشير العمود الأول إلى عمر العُصبة (أي، عدد فترات الثلاثة أشهر من بداية الدِّراسة). ويُشير العمودان الثاني والثالث إلى عدد النَّاجين ونسبة العُصبة الأصلية التي بقيت حية عند بداية تلك الفترة. العمود الخامس يُمثِّل **مُعدَّل الفناء Mortality rate**، ونسبة الأفراد التي بدأت الفترة وهي حية، ولكن ماتت في نهايتها. ويشير العمود السابع إلى مُعدَّل عدد البذور التي يُنتجها كلّ فرد ناجٍ في تلك الفترة، في حين يظهر العمود الأخير عدد البذور المُنتجة نسبة إلى حجم العُصبة الأصلي.

يُمكن تعلُّم الكثير من دراسة جداول الحياة. في حالة *P. annua*، نُلاحظ أنَّ كلاًّ من احتمال الموت وعدد النَّسل المُنتج لكل فرد ناجٍ يزيد بثبات مع العمر. بإضافة الأرقام في العمود الأخير، نحصل على مجموع أعداد الأنسال التي أنتجها الأفراد في العُصبة الابتدائية. هذا الرَّقم هو 2 تقريبًا، وهذا يعني أنَّ لكل عضو أصلي في العُصبة، في المُعدَّل فردين جديدين تمَّ إنتاجهما. العدد 1.0 سيكون رقم كسر التَّعادُل، أي النُّقطة التي تكون عندها الجماعة لا تنمو، ولا تنكمش. في هذه الحالة، تنمو الجماعة بُسرعة على ما يبدو.

في أغلب الحالات، يكون تحليل جدول الحياة أكثر تعقيدًا من هذا. أولًا، فيما عدا المخلوقات ذات فترات الحياة القصيرة، من الصَّعب تتبُّع مصير العُصبة حتى موت آخر فرد. المسار البديل هو بناء دراسة مَقْطَعِيَّة، واختبار مصير العُصَب من أعمار مُختلفة في فترة واحدة. إضافة إلى هذا، فإن وجود عوامل كثيرة- مثل تكاثُر الأنسال قبل أن تموت كلّ أعضاء العُصبة الأم- يُعقِّد تفسير ما إذا كانت المُجتمعات تنمو أم تنكمش.

تُوضِّح مُنحنيات علامات البقاء كيفية تغير احتمالية البقاء مع تقدم العمر

تسمى نسبة الجماعة الأصلية التي تعيش إلى عمر معين **البقائية Survivorship** الخاصة بها. بعض نواحي التَّعبير عن التَّوزيع العمري للمجموعات يتم من خلال مُنحنيات البقائية. ويوضح (الشَّكل 55-11) أمثلة على مُنحنيات بقائية مُختلفة. يُنتج المحار أعدادًا كبيرة من النَّسل، القليل منها فقط يعيش ليتكاثر. لكن، حالما تستقر، وتنمو إلى أفراد يُمكنها أن تتكاثر، فإنَّ مُعدَّل فنائها سيقلّ جدًا (مُنحنى البقائية من النَّوع III). لاحظ أنَّ في مثل هذا النَّوع من المُنحنيات، ترتبط البقائية والفنائية بشكل عكسي. ولهذا، فالتَّناقُص السَّريع في نسبة المحار المُتبقي يُشير إلى أنَّ القليل من الأفراد ناجون، مُنتجًا بذلك مُعدَّل فناء عاليًا. على العكس، الخط المُستوى عند الأعمار الكبيرة يُشير إلى بقائية عالية وفنائية مُنخفضة.



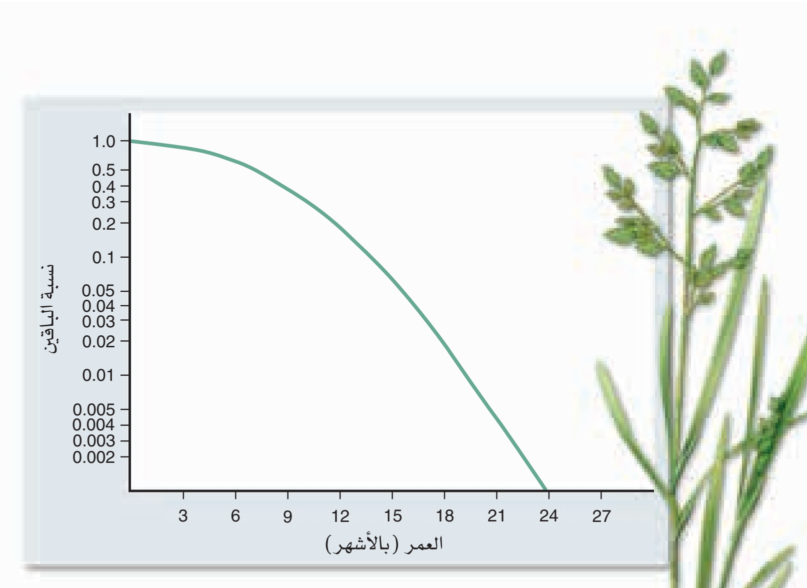
الشَّكل 55-11

مُنحنيات البقائية. اصطلاحًا، البقاء (المحور العمودي) مرسوم على محور لوغاريتمي. يمتلك الإنسان دورة حياة من نوع I، والهيدرا (حيوان قريب من هلام البحر) نوع II، والمحار نوع III.

في الهيدرا، وهي حيوانات قريبة من هلام البحر، هناك الاحتمالية نفسها لأن تموت عند أي عمر، والنتيجة مُنحنى بقائية مستقيم (نوع II).

وأخيرًا، فإن مُعدَّلات الفنائية في الإنسان، كما في الحيوانات الأُخرى وفي الطَّلائعيات، ترتفع بشكل حاد في أواخر الحياة (مُنحنى البقائية من النَّوع I).

بالطَّبع، هذه التَّوصيفات هي فقط تعميمات، وكثير من المخلوقات تُظهر أنماطًا أكثر تعقيدًا. فاختبار البيانات لـ *P. annua*، على سبيل المثال، يُظهر أنها أقرب ما يُمكن إلى مُنحنى البقائية من النَّوع II (الشكل 55-12).



الشكل 55-12

مُنحنى البقائية لعُصبة من عشب المرج *Poa annua*. بعد أشهر عدة من العمر تزداد الفنائية بمُعدَّل ثابت خلال الزَّمن.

مُعدَّل نمو الجماعة هو دالة حساسة لتركيبها العمري. التَّركيب العمري للجماعة والكيفية التي تختلف فيها الفنائية ومُعدَّلات الولادة بين العُصَب العمرية المُختلفة يُحدِّد ما إذا كانت الجماعة ستزيد أم تقل في الحجم.

استقصاء

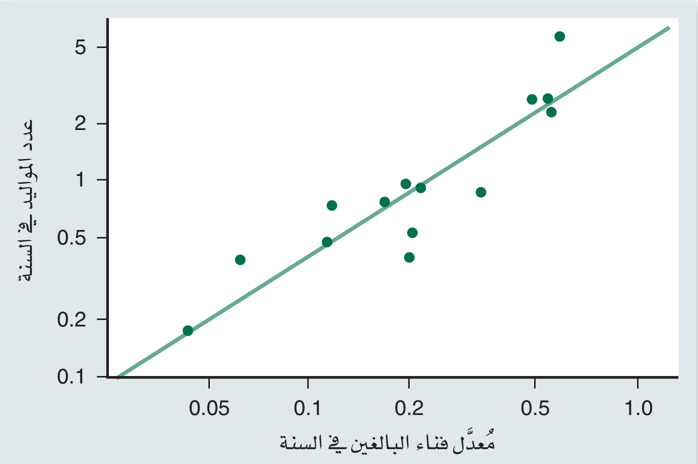
افترض أنَّك أردت إبقاء عشب المرج في غرفتك بوصفه نباتًا منزليًا. افترض، أيضًا، أنَّك أردت شراء نبات مُنفرد يمكنه العيش لأطول فترة مُمكنة. أي عمر نبات ستشتري؟ كيف يُمكن لشكل مُنحنى البقائية أن يؤثر في إجابتك؟

4-55 تاريخ الحياة وتكلفة التَّكاثر

يُحابي الانتخاب الطَّبيعي الصفات التي تزيد أعداد الأنسال النَّاجية المُتبقية في الجيل القادم إلى حد أقصى. العاملان المؤثران في هذه الكميَّة هما: مُدَّة حياة الفرد، وعدد المواليد كل سنة.

لماذا لا يتكاثر كل فرد مُباشرة بعد أن يُولد، ويُنتج عائلات كثيرة من الأنسال، ويعتني بهم بشكل مُكثَّف، ويؤدي هذه الوظائف بشكل مُتكرِّر عبر حياة طويلة، ويفوق الآخرين تنافسيًّا، ويهرب من المُفترسات، ويُمسك الغذاء بسهولة؟ الإجابة هي أنَّه لا يوجد مخلوق واحد يستطيع أداء كلّ هذا. ببساطة، بسبب عدم وجود مصادر كافية مُتوافرة. وبناءً على هذا، تقسم المخلوقات المصادر، إما للتَّكاثر الحالي، أو لزيادة إمكانيتها للبقاء والتَّكاثر في فترات حياة متقدمة.

دورة حياة المخلوق الكاملة تُكوِّن **تاريخ حياته Life history**. كل تواريخ الحياة تتضمَّن تبادُلات مُهمَّة. وحيث إنَّ المصادر محدودة، فإن التغيُّر الذي يزيد من التَّكاثر ربما يُقلِّل كلًّا من البقائية والتَّكاثر المُستقبلي. أحد الأمثلة على ذلك، شجرة التَّنوب التي تُنتِج مخاريط أكثر تزيد من نجاحها التَّكاثري الحالي، ولكنها تنمو أيضًا ببطء أكثر. ولأنَّ عدد المخاريط المُنتَجة يدلّ على حجم الشجرة، فإن هذا النُّمو المنخفض سيُقلِّل عدد المخاريط التي يُمكنها إنتاجها في المُستقبل. وبشكل مُشابه، تمتلك الطُّيور التي تمتلك أنسالًا أكثر كلّ عام احتمالية أكبر للموت



الشكل 55-13

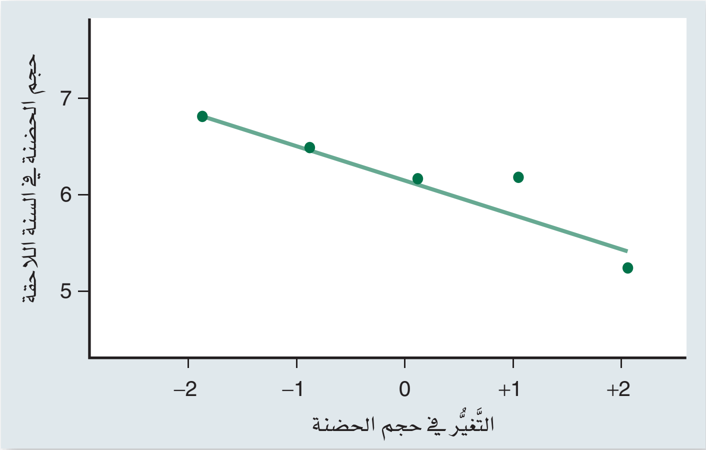
الإنتاجية لها ثمن. بيانات من أنواع عدّة من الطُّيور تُشير إلى أنَّ الخُصوبة المُتزايدة في الطُّيور ترتبط بالفنائية العالية، تتراوح من القَطْرَس (الأقل) إلى الدّوري (الأعلى). الطُّيور التي تُربي أنسالًا أكثر كلّ عام لديها احتمالية أكبر للموت خلال ذلك العام.

خـلال تلك السـنة، أو تُنتج حضنـات بيض أصغـر فـي السَّـنة اللاحقة (الشكل 55-13). وبشكل مُعاكس، الأفراد التي تُؤخر التَّكاثر ربما تنمو بصورة أسرع وأكبر، مُحسّنة التَّكاثر المُستقبلي.

فـي إحدى التَّجارُب الرَّائعة، بدَّل الباحثون عدد البيوض في أعشاش طائر مُلتقِط الذُّباب المُطوق (الشكل 55-14). الطُّيور التي تمتلك حضنة بيض (عدد البيوض المُنتجة في فترة تكاثُر واحدة) تمَّ تقليلها، صرفت طاقة أقل في تربية صغارها، ولذلك كانت قادرةً على أن تضع بيوضًا أكثر في السنة التي بعدها، أما تلك التي أُعطيت بيوضًا أكثر، فعملت بجدّ أكثر، ومن ثم وضعت بيوضًا أقل في السنة التي بعدها. أشار علماء البيئة إلى تناقُص الجهد التَّكاثري المُستقبلي بسبب جهود التكاثر الحالية؛ فأسموه **تكلفة التَّكاثر Cost of reproduction**.

سيُفضِّل الانتخاب الطَّبيعي تاريخ الحياة الذي يزيد من نجاح فترة الحياة إلى الحد الأقصى. وعندما تكون تكلفة التَّكاثر قليلة، يجب أن يُنتِج الأفراد أنسالاً كثيرة أقصى ما تستطيع؛ لأنَّ التَّكلفة قليلة. وقد تكون التَّكاليف قليلة عندما تتوافر المصادر، وقد تكون قليلةً نسبيًّا عندما تكون مُعدَّلات الفناء الكلية عالية. في الحالة الأخيرة، قد لا يستطيع الأفراد البقاء لفصل التَّكاثر المقبل على كل حال، لذلك فالتَّأثير المُتزايد لزيادة الجهود التَّكاثرية ربما يكون له تأثير بسيط في الباقين المُستقبليين.

وبشكل بديل، وعندما تكون تكاليف التَّكاثر عالية، ربما يرتفع النَّجاح التَّكاثري لفترة العمر إلى الحد الأقصى عن طريق تحويل التَّكاثر الحالي أو تقليله إلى الحد الأدنى لتحسين مُعدَّلات النُّمو والبقاء. قد تحصل مثل هذه الحالة عندما تُؤثِّر تكاليف التَّكاثر بشكل واضح في قُدرة الفرد على البقاء، أو تُقلِّل عدد النَّسل الذي يُمكن أن يُنتجه في المُستقبل.



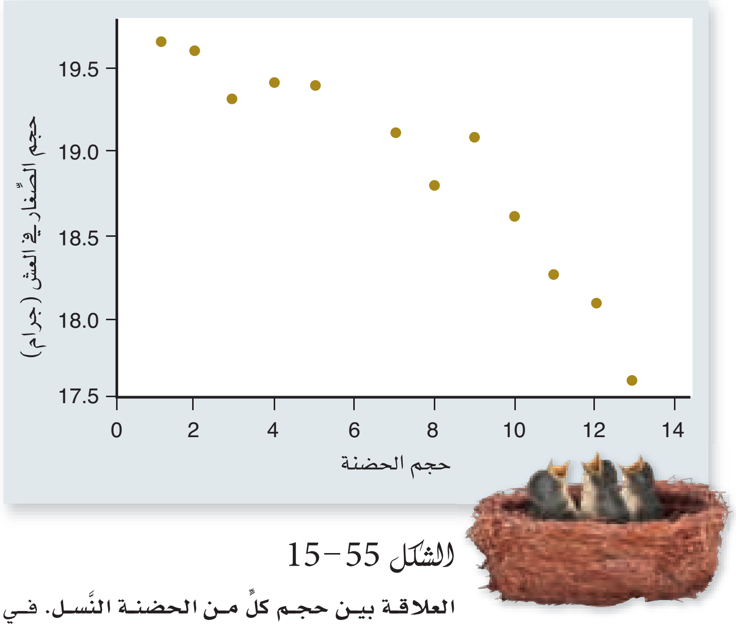
الشَّكل 55−14

الأحداث التَّكاثرية خلال فترة الحياة. إضافة البيوض إلى الأعشاش الخاصة بطيور صائد الحشرات المُطوق (*Ficedula albicollis*)، والتي تزيد جهود التَّكاثر للأنثى التي تُربي الصِّغار، تقلل حجم الحضنة في السنة اللاحقة؛ وإزالة البيض من العشّ يزيد حجم الحضنة في السنة اللاحقة. هذه التجربة تُوضِّح التَّبادل بين جهد التَّكاثر الحالي والنَّجاح التَّكاثري المُستقبلي.

يهدف الاستثمار لكل فرد من النسل إلى زيادة التلاؤم إلى الحد الأقصى

على حسب الانتخاب الطبيعي، لا يكون عدد النَّسل المُنتَج بمثل أهمية كم هو عدد الأفراد الذين يعيشون ليتكاثروا من هذا النَّسل نفسه. وبافتراض أنَّ كمية الطَّاقة التي يتمُّ استثمارها في النَّسل محدودة، فمن اللازم وجود حالة اتزان بين عدد أفراد النَّسل النَّاتج وحجم كلّ فرد (الشكل 55-15). هذا التَّبادُل تمَّ توضيحه بشكل تجريبي في السحلية ذات البُقع الجانبية، التي تضع، في المُعدَّل بين أربع إلى خمس بيوض في المرَّة الواحدة. عندما أُزيلت بعض البيوض جراحيًّا مُبكرًا في الدَّورة التَّناسلية، أعطت الأنثى بيضة إلى ثلاث بيوض فقط، ولكنَّها زوَّدت كلّ بيضة بكميات أكبر من المُحّ، مُنتجةً بيوضًا، ومن ثمَّ صغارًا، أكبر بكثير من الطَّبيعي (الشكل 55-16). وبشكل بديل، عندما أزيل المُحّ من البيوض، أوضح العلماء أنه يُمكن إنتاج صغار أقلّ حجمًا.

في السحلية ذات البُقع الجانبية وأنواع أُخرى عدة، يُؤثِّر حجم النَّسل بشكل دقيق في إمكانيات بقائها- النَّسل الأكبر حجمًا يمتلك فرصة أكبر للبقاء. إن إنتاج



الشَّكل 55−15

العلاقـة بيـن حجـم كلٍّ مـن الحضنـة والنَّسـل. فـي العصافيـر مـن النـوع *Parus major*، يتناسـب حجـم الصِّغـار في العش عكسيًّا مع عـدد البيوض الموضوعة. كلما زاد عدد الأفواه التي تحتاج إلى غذاء، قلَّت قُدرة الآباء على تزويد أي منها.

؟ استقصاء

هل يُفضِّل الانتخاب الطَّبيعي إنتاج صغار صغيرة الحجم كثيرة، أم قليلة كبيرة؟

الشكل 55–16

التَّنوع في حجم صغار السحالي ذات البُقع الجانبية (*Uta stansburiana*) عن طريق التلاعب التَّجريبي. في الحضنات التي أُزيلت منها بعض البيوض المُتطورة جراحيًّا، كانت الأنسال المُتبقية أكبر (في الوسط) من السحالي المُنتجة من حضنات ضابطة سُمِحَ لجميع أنسالها بالنُّمو (إلى اليمين). وفي تجارب أُزيل فيها بعض المُحّ من البيوض، فقست سحالي أصغر (إلى اليسار).

أنسال عدة بفُرص قليلة للبقاء ربما لا تكون أفضل إستراتيجية، لكن إنتاج نسل واحد، قوي فوق العادة أيضًا، لن يزيد عدد الأنسال الناجية إلى الحد الأقصى. ولكن، الحالة الوسط، التي ينتُج فيها أنسال عدَّة كبيرة بشكل مقبول، يجب أن تزيد عدد الأنسال النَّاجية.

تُمثِّل الأحداث التَّكاثرية لكل فترة عمرية مقايضة إضافية

إنَّ التبادُل بين العمر والخصوبة يؤدي دورًا أساسيًّا في كثير من تواريخ الحياة. تُركِّز النباتات الحوليّة ومُعظم الحشرات كلّ مصادرها التَّكاثرية على حدث كبير وحيد، ومن ثمَّ تموت. هذا التكيّف في تاريخ الحياة يُدعى **الإنجابية الأُحادية Semelparity**. المخلوقات التي تُنتج أنسالًا مرات عدَّة خلال فصول عدة تمتلك تاريخ حياة يُدعى **الإنجابية المُتكرِّرة Iteroparity**.

يجب أن تتجنب الأنـواع التي تتكاثر سنويًّا تجميع نفسها بشكل زائد في أي حدث واحد تكاثري حتى تتمكن من البقاء والتَّكاثر في المُستقبل. الإنجابية الأُحادية، أو تكاثر "الضَّربة الكبيرة"، يوجد في العادة في الأنواع قصيرة العمر، التي تملك احتمالية قليلة للبقاء بين الحضنة والأُخرى، مثل النَّباتات التي تعيش في المُناخات الصعبة. تُفضِّل الإنجابية الأُحادية عندما تجلب الخصوبة تكلفة تكاثرية عالية، مثل سِباحة سمك السلمون الهادئ عكس تيار النهر إلى مناطق وضع البيوض. في هذه الأنواع، بدلًا من استثمار بعض المصادر في رهان غير مُتوقع للبقاء لفصل التَّكاثر المقبل، تضع الأفراد كلّ مصادرها في حدث تكاثري واحد.

العمر عند أول تكاثر يرتبط معَ فترة الحياة

من بين الثدييات وكثير من الحيوانات الأُخرى، تُؤجِّل الأنواع الأطول عمرًا تكاثُرها فترة أطول من الأنواع قصيرة العمر، بالنِّسبة إلى فترة الحياة المُتوقعة. تتمثل إيجابية تأخير التَّكاثر في أنَّ اليافعين يكتسبون خبرة قبل صرف تكاليف عالية للتَّكاثر. في الحيوانات طويلة العمر، تفوق هذه الميزة الإيجابية الطَّاقة التي تُستثمر في البقاء والنمو فضلًا على التَّكاثر.

في المقابل، في الحيوانات قصيرة العمر، الوقت مهم؛ لهذا، فإنَّ التَّكاثُر السريع أكثر أهمية من تدريب اليافع، ويميل التَّكاثر إلى الحدوث مُبكرًا.

تكيفات تاريخ الحياة تتضمَّن تبادُلًا بين تكلفة التَّكاثر والاستثمار في البقاء. الأنواع المُختلفة للحيوانات والنباتات تُوظِّف طُرُقًا مُختلفة تمامًا.

5-55 نمو الجماعة والحدود البيئية

غالبًا، تبقى الجماعات عند حجم ثابت نسبيًّا، بغض النَّظر عن عدد الأنسال التي وُلدت. وكما رأيت في فصول سابقة من هذا الكتاب، استند داروين في نظريته عن الانتخاب الطبيعي بشكل جزئي إلى مثل هذا التَّناقض الظاهر. يحدث الانتخاب الطبيعي بسبب السيطرة على التَّكاثر، حيث تنتج بعض الأفراد أنسالًا ناجية أقل من أفراد آخرين. لفهم الجماعات، علينا أن نأخذ في الحسبان كيفية تكاثرها والعوامل التي تَحُدّ من نموّ الجماعة في الطبيعة.

ينطبق نموذج النمو الأُسي على الجماعات التي ليس لها حدود نموّ

يُعرَّف مُعدَّل زيادة الجماعة، r، بأنَّه الفرق بين مُعدَّل الولادة b، ومُعدَّل الفناء d، مُصحَّحًا لحركة الأفراد داخل الجماعة أو خارجها (e)، مُعدَّل الحركة إلى خارج المساحة؛ i، مُعدَّل الحركة إلى داخل المساحة). وعلى هذا،

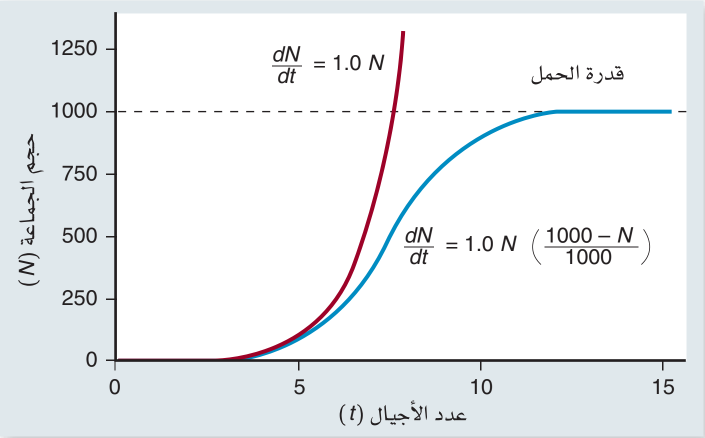
$$r = (b - d) + (i - e)$$

يُمكن أن يكون لحركة الأفراد تأثير رئيس في مُعدَّلات نمو الجماعة. وعلى سبيل المثال، فالزِّيادة في الجماعة البشرية في الولايات المُتحدة خلال العقود الأخيرة من القرن العشرين كانت بسبب الهجرة على الأغلب.

النموذج الأبسط لنمو الجماعة يفترض أنَّ الجماعة تنمو دون حدود على مُعدلها الأقصى، وأنَّ مُعدَّلات الهجرة إلى الجماعة ومنها مُتساوية أيضًا. هذا المُعدَّل، يُسمّى **الجهد الحيوي Biotic potential**، وهو المُعدَّل الذي ستزيد عنده جماعةٌ من نوع مُعيَّن عندما لا تكون هناك حدود موضوعة على مُعدَّل نُموها. رياضيًّا، يُحدد هذا بالمُعادلة الآتية:

$$\frac{dN}{dt} = r_i N$$

حيثُ N عدد الأفراد في الجماعة، و dN/dt مُعدَّل التَّغيُّر في أعدادها خلال الزمن، و r_i المُعدَّل الدَّاخلي للزِّيادة الطبيعية في الجماعة– أو المقدرة الذَّاتية للنُّمو.



الشكل 55–17

نموذجان لنمو الجماعة. يُظهر الخط الأحمر نموذج النمو الأسّيّ لجماعة لها $r=1.0$. ويوضّح الخط الأزرق نموذج النمو اللوجستي في مجموعة لها $r=1.0$ و $K=1000$ فرد. في البداية، يتسارع النمو اللوجستي بشكل أسي؛ وعندما تُصبح المصادر محدودة، يزداد مُعدَّل الوفاة، ويتباطأ النمو. يتوقف النمو عندما يتساوى مُعدَّلا الوفاة والولادة. تعتمد في النهاية قدرة الحمل (K) على المصادر المُتوافرة في البيئة.

الجهد الحيوي لأي جماعة أُسيٍّ (الخط الأحمر في الشكل 55-17). وحتى عندما تكون الزيادة في المُعدَّل ثابتة، يتسارع عدد الأفراد الحقيقي بسرعة حالما ينمو حجم الجماعة. إن نتيجة النُّموّ الأُسّيّ دون رقابة هو انفجار الجماعة.

يضع زوج واحد من ذباب المنزل 120 بيضة في كل جيل، ويُمكنه وضع 5 تريليونات سلف في السَّنة. في عشر سنوات، ستُكوِّن أسلافهم سِربًا يُغطي سطح الكرة الأرضية بارتفاع 2م! عمليًّا، مثل هذا النمط من النموّ غير المُقيَّد يسود فترات قصيرة فقط، عادةً عندما يصل المخلوق بيئة جديدة بمصادر وفيرة. تشمل الأمثلة الطبيعية الهندباء البرية التي وصلت إلى الحقول والمروج في أمريكا الشمالية من أوروبا للمرة الأولى؛ وتستعمر الطحالب بركة حديثة الإنشاء؛ أو دخول قطط جزيرة فيها كثير من الطيور، ولكن ليس فيها مُفترسات سابقًا.

قُدرة الحمل

لا يهمّ كم تنمو الجماعات بسرعة، إذ إنَّها تصل في النِّهاية إلى حد يفرضه نقص في عوامل بيئية مهمة، مثل الحيِّز، والضَّوء، والماء، أو الغذاء. إنَّ الجماعة ربما تصل في النِّهاية إلى حالة اتزان عند حجم مُعين، يُدعى قُدرة الحمل للمكان المُعين حيث تعيش. يُرمز إلى قدرة الحمل **Carrying capacity**، بـ **K**، هو العدد الأقصى من الأفراد الذي تستطيع البيئة دعمه.

نموذج النُّمو المنطقي (اللوجستي) ينطبق على جماعات تقترب من قدرة الحمل الخاصة بها

عندما تقترب جماعة من قُدرة الحمل الخاص بها، فإنَّ مُعدَّل نُموها ينخفض بشدة؛ لأنَّ مصادر أقل تبقى لكل فرد جديد كي يستخدمها. يمكن مقاربة مُنحنى النُّموّ لمثل تلك الجماعة، التي يُقيِّدُها عامل أو أكثر في البيئة، بمعادلة النُّمو اللوجستي الآتية:

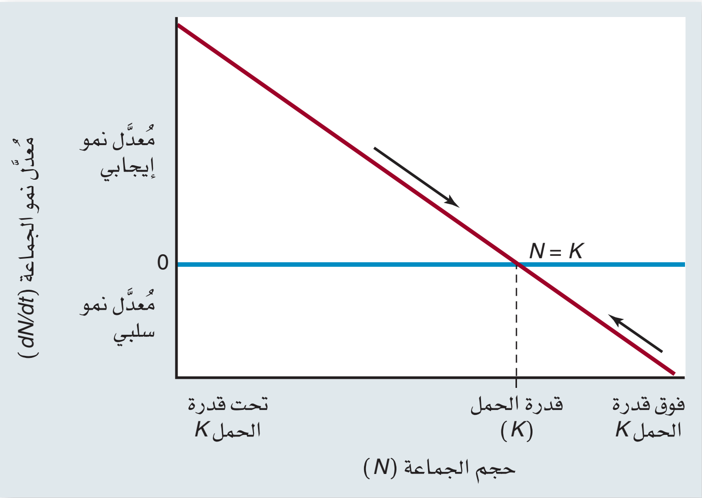
$$\frac{dN}{dt} = rN\left(\frac{K-N}{K}\right)$$

في هذا النُّموذج لنموّ الجماعة، مُعدَّل نموّ الجماعة (dN/dt) يُساوي المُعدَّل الدَّاخليّ لنموّها الطَّبيعي (r مضروبًا في N، عدد الأفراد الموجودين في أي وقت)، مُعدّلة لكمية المصادر المُتوافرة. يحدث التَّعديل بضرب rN في ذلك الكسر من K، قُدرة الحمل التي مازالت غير مُستخدمة $[(K-N)/K]$. كلما زادت N، يُصبح الكسر من المصادر الذي تُضرب فيه r أصغر فأصغر، ويتناقص مُعدَّل الزِّيادة في الجماعة.

باستخدام الرَّسم البياني، إذا رسمت العلاقة بين N و t (الزمن)، تحصل على **مُنحنى نموّ سيني Sigmoidal growth curve** مميز لكثير من الجماعات الحيوية. يُسمّى المُنحنى "السيني" لأنَّ له منحنى مزدوجًا مثل حرف S بالإنجليزية. عندما يستقر حجم الجماعة عند قُدرة الحمل، يتباطأ مُعدَّل نُموها، ليتوقف في النهاية (الخط الأزرق في الشَّكل 55-17).

حسابيًّا، حالما تؤول N إلى K، يبدأ مُعدَّل نموّ الجماعة (dN/dt) في التباطؤ، فيصل إلى قيمة صفر عندما $N=K$ (الشكل 55-18). وبالعكس، إذا تجاوز حجم الجماعة قُدرة الحمل، فسوف تُصبح $K-N$ سالبة، وستُواجه الجماعة مُعدَّل نُمو سلبيًّا. بعد ذلك عندما يتناقص حجم الجماعة في اتجاه قُدرة الحمل، يتناقص مقدار مُعدَّل هذا النُّمو السلبي حتى يصل إلى صفر عندما $N=K$.

لاحظ أنَّ الجماعة سوف تميل إلى التَّحرك نحو قُدرة الحمل بغض النَّظر عما إذا كانت في البداية فوقه أم تحته. لهذا السبب، يميل النُّمو اللوجستي إلى إعادة الجماعة إلى الحجم نفسه. في هذه الحالة، تُعدّ مثل تلك الجماعات في حالة اتزان؛ لأنَّ من المُتوقع أن توجد على قُدرة الحمل أو قريبًا منها في أغلب الأوقات.



الشكل 55–18

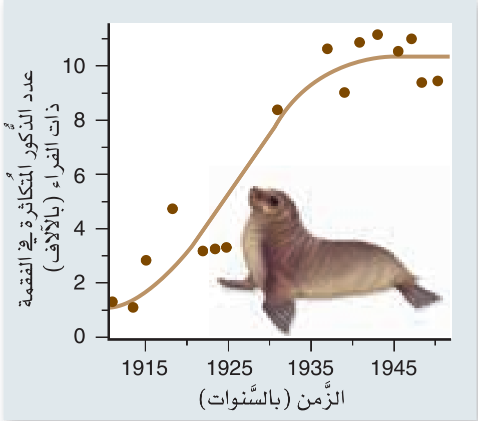
العلاقة بين مُعدَّل نمو الجماعة وحجمها. الجماعات البعيدة عن قُدرة الحمل (K) ستمتلك مُعدَّلات نمو عالية – موجبة. إن كانت الجماعة تحت قدرة الحمل K، وسلبية إن كانت فوق قدرة الحمل K. عندما تصل الجماعة إلى قدرة الحمل K، يصل مُعدَّل النمو إلى صفر.

استقصاء ؟

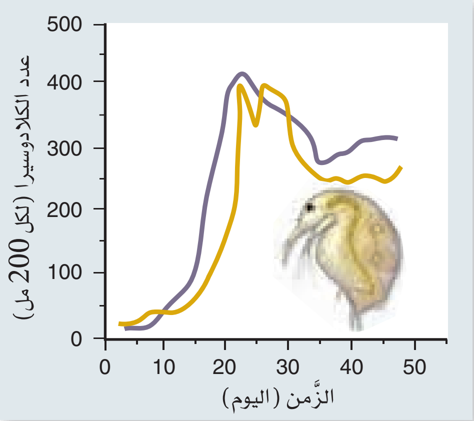
لماذا يلتقي مُعدَّل النمو عند الصفر؟

الشكل 55-19

يمتلك كثير من الجماعات نموًّا لوجستيًّا. أ. جماعة فقمة الفراء (*Callorbinus ursinus*) على جزيرة سانت بول، ألاسكا.
ب. جماعتان مخبريتان من كلادوسيرا *Bosmina longirostris*. لاحظ أنَّ الجماعات في البداية تجاوزت قُدرة الحمل قبل تناقُصها إلى حجم تمَّ بعد ذلك الحفاظ عليه.



أ.



ب.

في الكثير من الحالات، تُظهر الجماعات الحقيقة نزعات تُطابق مُنحنى النُّمو اللوجستي. ليس هذا صحيحًا في المُختبر فقط، ولكن أيضًا في الجماعات الطبيعية (الشكل 55-19أ). في بعض الحالات، على كل حال، يكون التلاؤم غير تام (الشكل 55-19ب)، وكما سنرى بعد قليل، فإن كثيرًا من الجماعات تُظهر أنماطًا أُخرى.

الحجم الذي تستقر عنده جماعة في مكان مُحدَّد يُعرف بقُدرة الحمل لهذا المكان لذلك النَّوع. تنمو الجماعات غالبًا حتى قُدرة حمل بيئتها.

6-55 العوامل التي تُنظِّم الجماعات

ربما تُؤثِّر عوامل عدة في حجم الجماعة خلال الوقت. يعتمد بعض هذه العوامل على حجم الجماعة، ويُطلق عليها المُعتمدة على الكثافة. في حين تُؤثِّر عوامل أُخرى في الجماعة بغض النَّظر عن الحجم كالكوارث الطبيعية. وهذه العوامل تُدعى غير المُعتمدة على الكثافة. تمتلك بعض الجماعات تقلُّبات حلقية في الحجم ربما تنتُج عن تفاعلات مُعقَّدة للعوامل.

تحدث التَّأثيرات المُعتمدة على الكثافة عندما يتأثر كلٌّ من التَّكاثر والبقاء بحجم الجماعة

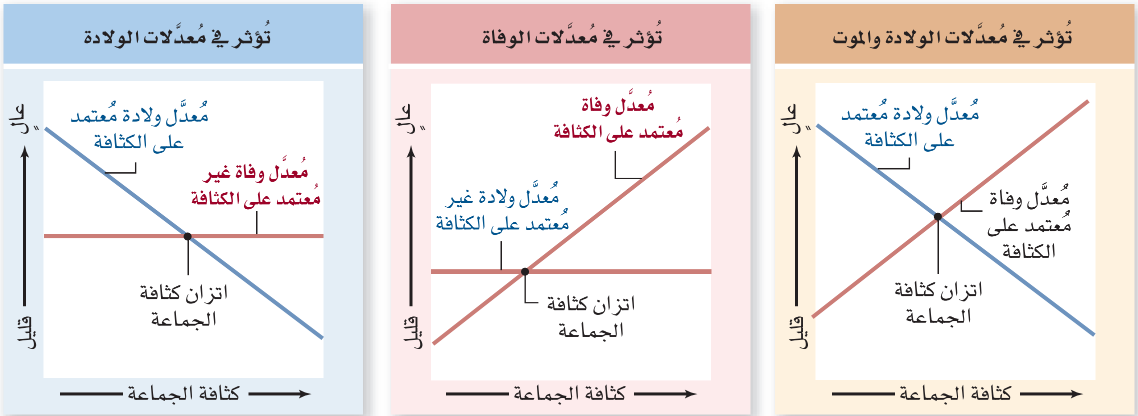
سبب تأثُّر مُعدَّلات نمو الجماعة بحجم الجماعة هو أنَّ كثيرًا من العمليات المُهمة تمتلك **تأثيرات مُعتمدة على الكثافة Density-dependent effects**. أي إنَّه، كلما زاد حجم الجماعة، فإنَّ مُعدَّلات التَّكاثر تتناقص، أو تزداد مُعدَّلات الفناء، أو كليهما، بظاهرة تُدعى التَّغذية الرَّاجعة السلبية *Negative feedback* (الشكل 55-20).

يُمكن تنظيم الجماعات بطرق عدّة مُختلفة. عندما تقترب الجماعات من قُدرة الحمل الخاصة بها، يُصبح التَّنافس على المصادر شديدًا، مُؤديًا إلى التَّناقص في مُعدَّل الولادة وزيادة فُرَص الموت (الشكل 55-21). إضافة إلى هذا، تُركِّز المُفترِسات غالبًا انتباهَها على أنواع فرائس شائعة ومُحدَّدة، ما يتسبَّب أيضًا في زيادة مُعدَّلات الفناء كلما ازدادت الجماعات. ويُمكن أن تؤدي كثافات الجماعة العالية إلى تراكُم الفضلات السّامة في البيئة.

ربما تُؤثِّر التَّغيُّرات السلوكية في مُعدَّلات نمو الجماعة. بعض أنواع القوارض، على سبيل المثال، تصبح عدوانية لا اجتماعية، تتقاتل أكثر، وتتكاثر أقل، وتتصرَّف بشكل عام تحت ضغط شديد. هذه التَّغيُّرات السُّلوكية سببها هرموني، ولكن سببها الأصلي غير واضح حتى الآن؛ وعلى الأغلب، فإنها تطورت بوصفها استجابات إلى ظُروف تكون فيها المصادر شحيحة. إضافة إلى ذلك، في الجماعات المُزدحمة، ربما يقل مُعدَّل نمو الجماعة بسبب زيادة مُعدَّل نزوح الأفراد في محاولة لإيجاد ظروف أحسن في أماكن أُخرى (الشكل 55-22).

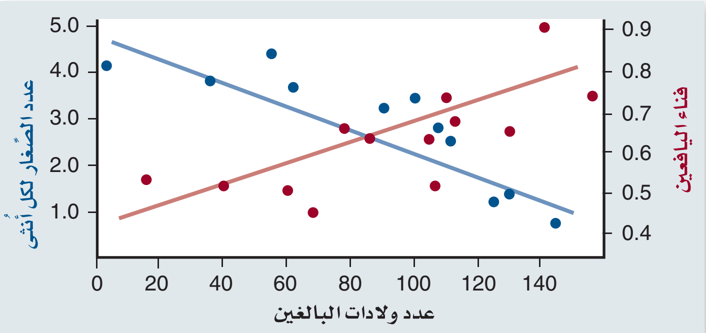
الشكل 55-20

الجماعة المُعتمدة على الكثافة. يُمكن للعوامل المُعتمدة على الكثافة أن تُؤثِّر في معدلات الولادة، أو الوفاة، أو كليهما.



استقصاء

لماذا يجب أن تكون مُعدَّلات الولادة مُعتمدة على الكثافة؟



الشكل 55-21

الاعتماد على الكثافة في العصفور الدّوري المُغرِّد (*Melospiza melodia*) على جزيرة ماندارت. يتناقص نجاح التّكاثر، وتزداد مُعدّلات الفناء كلما زاد حجم الجماعة.

استقصاء

ماذا يُمكن أن يحدث إذا قام الباحثون بتقديم الغذاء المُتوافر للطُّيور؟

على كل حال، ليست كلّ العوامل المُعتمدة على الكثافة ترتبط سلبيًّا مع حجم الجماعة. في بعض الحالات، تزداد مُعدَّلات النُّمو مع حجم الجماعة. هذه الظاهرة تُعرف **بتأثير آلي Allee effect** (على اسم واردر آلي، الذي كان أول من وصفها)، وهي مثال على التغذية الرَّاجعة الإيجابية *Positive feedback*. يُمكن لتأثير آلي أن يأخذ أشكالًا عدَّة. أكثرها وضوحًا، في الجماعات المُتوزِّعة بشكل مُتناثر، أن يجد الأفراد صعوبة في العثور على شركاء. زيادة على ذلك، ربما تعتمد بعض الأنواع على المجموعات الكبيرة لصدِّ المُفترسات، أو لتوفير التحفيز الضَّروري لأنشطة التَّكاثر.

تشمل التَّأثيرات غير المُعتمدة على الكثافة الاضطرابات البيئية والكوارث

مُعدَّلات النُّمو في الجماعات لا تتطابق أحيانًا مع معادلة النُّموّ اللوجستي. في كثير من الحالات، تُنتجُ مثل هذه الأنماط بسبب أن النُّموَّ يقع تحت سيطرة **تأثيرات غير مُعتمدة على الكثافة Density–independent effects**. بكلمات أُخرى، مُعدَّل نموّ جماعة في أيّ لحظة يُحدِّده عوامل ليس لها علاقة بحجم الجماعة.

الشكل 55-22

تأثيرات مُعتمدة على الكثافة. الجراد المُهاجر، *Locusta migratoria*، طاعون أُسطوري لمساحات واسعة من إفريقيا وآسيا وأوروبا. بكثافات سكانية عالية، يمتلك الجراد خصائص فيزيائية وهرمونية مُختلفة. ويطير على شكل أسراب.

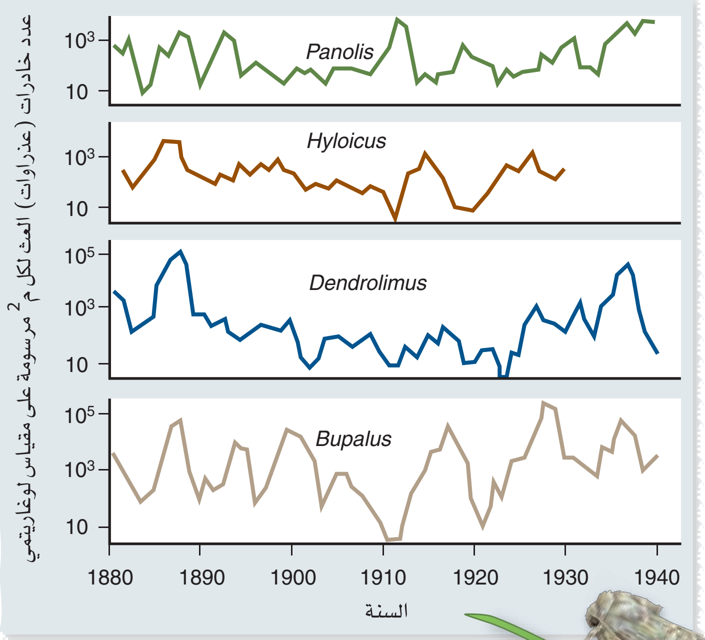
يُمكن أن تُؤثِّر عوامل عدَّة في الجماعة بطريقة لا تعتمد على الكثافة. مُعظم هذه العوامل نواح في البيئة الخارجية، مثل فصول الشتاء شديدة البرودة، والجفاف، والعواصف، أو الانفجارات البُركانية. يتأثر الأفراد بهذه الأحداث بغض النَّظر عن حجم الجماعة.

ستُظهر الجماعات التي توجد في المساحات التي تقع فيها مثل هذه الأحداث غالبًا وبشكل مُتكرِّر، أنماطَ نموٍّ شاذة تنمو فيها الجماعات بشكل مُفاجئ عندما تكون الظُّروف مُعتدلة، ولكنها تُظهر انخفاضًا كبيرًا عندما تُصبح البيئة عدائية (الشكل 55-23). لا ضرورة للقول: إنَّ مثل هذه الجماعات لا تُظهر مُنحنيات النموّ الأُسّيّة الخاصة بالمُعادلة اللوجستية.

دورات الجماعة ربما تعكس تفاعلات مُعقَّدة

في بعض الجماعات، تؤدي التَّأثيرات المُعتمدة على الكثافة إلى اتزان في حجم الجماعة، وكذلك إلى أنماط حلقية من التَّزايد والتَّناقُص. على سبيل المثال، درس علماء البيئة الدورات في جماعات الأرانب منذ 1820. وقد وجدوا أن أرنب حذاء الثلج في أمريكا الشمالية (*Lepus americanus*) يتبع "دورة 10 سنوات" (في الحقيقة، تختلف بين 8 إلى 11 سنة). تتناقص أعداد الأرانب 10 أضعاف إلى 30 ضعفًا في الدورة النّموذجية، ويُمكن حدوث تغيُّرات تصل إلى 100 ضعف (الشكل 55-24). يولِّدُ الدورةَ عاملان اثنان على ما يبدو: نباتات الغذاء والمُفترسات.

نباتات الغذاء Food plants. الأغذية المُفضَّلة لأرانب حذاء الثَّلج هي أغصان الصفصاف والبتولا. عندما تزداد كثافة الأرانب، تتناقص كمية



الشكل 55-23

التَّذبذب بعدد الخادرات لأربعة أنواع من العثّ في ألمانيا. تذبذبات الجماعة يقترح أنَّ العوامل غير المُعتمدة على الكثافة تُنظِّم حجم الجماعة. يقترح التزامن في الميل عبر الزَّمن أنَّ العوامل نفسها تُنظِّم حجم الجماعة للأنواع الأربعة كلّها.

هذه الأغصان، مُجبرة الأرانب على التَّغذي على الغذاء عالي الألياف (رديء النَّوعية). يتبع ذلك مُعدَّلات ولادة أقل، وبقائية قليلة لليافعين، ومُعدَّلات نموّ قليلة. وتُمضي الأرانب أيضًا وقتًا أطول في البحث عن الغذاء، في عملية زادت من تعرّضها للافتراس. كانت النَّتيجة تناقُصًا تراكميًّا في وجود أغصان الصفصاف والبتولا، يُرافقه تناقُص لوجود الأرانب. ويستغرق نضج الأغصان مرة أخرى من سنتين إلى ثلاث سنوات.

المُفترسات Predators. الوشق الكندي هو المُفترِس الرئيس لأرنب حذاء الثلج. يُظهر الوشق الكندي دورة "10 سنوات" من الوجود التي على ما يبدو تتبع دورة توافر الأرانب (انظر الشكل 55-24). كلما زادت أعداد الأرانب، زادت أعداد الوشق استجابة لزيادة غذائه. وعندما تتناقص أعداد الأرانب، تتناقص أعداد الوشق، لتناقُص مصدر الغذاء الخاص بها.

ما العامل المسؤول عن تذبذُب المُفترس- الفريسة؟ هل أدَّت زيادة أعداد الأرانب إلى الاستهلاك الزَّائد للنَّباتات (دورة أرنب- نبات)، أم هل أدَّت زيادة أعداد الوشق إلى الاستهلاك الزَّائد للأرانب (دورة الأرنب- الوشق)؟ قدمت تجاربُ حقلية قام بها ك. كريس ومساعدوه عام 1992 الإجابة.

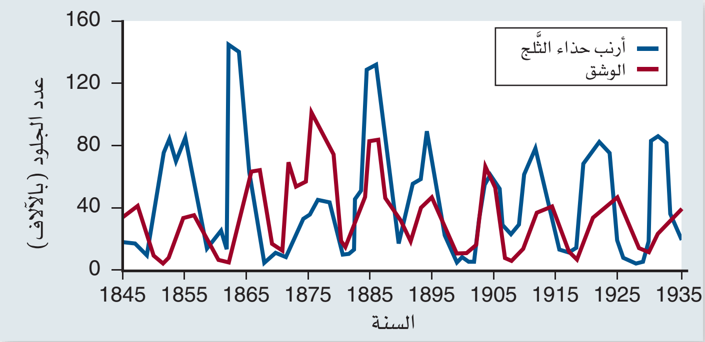
في يوكن بكندا، قام كريس بإقامة أراضٍ تجريبية تحتوي على جماعات أرانب. إذا أُضيف الغذاء (لا تأثير لنقص الغذاء) وتمَّ استثناء المُفترسات (لا تأثير للمُفترسات) في مساحة التَّجربة، زادت أعداد الأرانب 10 أضعاف، وأقامت هناك – أي فُقدت الدورة. على كل حال، تُستعاد الدورة إذا سُمِح لأحد العَاملَين ليعمل وحده: استثنيت المُفترسات، ولكن لا يضاف الغذاء (تأثير نقص الغذاء فقط)، أو يضاف الغذاء بوجود المُفترسات (تأثير المُفترس وحده). وهكذا، كلا العاملين يُمكنهما أن يؤثرا في الدورة، وينشأ ذلك عمليًّا بالتَّداخل بين العاملين.

تُعدّ دورات الجماعة نادرة الحدوث، ومع ذلك، وجدت مُراجعة حديثة لنحو 700 دراسة طويلة الأمد (25 عامًا أو أكثر) للتَّوجهات داخل الجماعات أنَّ الدورات ليست نادرة؛ تقريبًا 30% من الدِّراسات – تتضمَّن الطُّيور، والثدييات، والأسماك، والقشريات- قدمت أدلة لبعض النَّمط الحلقي في حجم الجماعة خلال الزَّمن، على الرغم من أنَّ مُعظم هذه الدورات ليست قريبة من الاتساع اللافت للنظر لدورات أرنب حذاء الثلج والوشق. في بعض الحالات كما هو الحال في دورة الأرنب والوشق، عوامل مُعتمدة على الكثافة قد تكون مُشتركة، وفي حالات أُخرى، هناك عوامل لا تعتمد على الكثافة، مثل أنماط مُناخية حلقية، قد تكون مسؤولة.

توافر المصادر يُؤثِّر في تكيفات تاريخ الحياة

كما رأيت سابقًا، تُحافظ بعض الأنواع على أحجام جماعات مُستقرة قرب قُدرة الحمل، في حين تتذبذب أحجام جماعات بعض أنواع أخرى بشكل واضح، وغالبًا بعيدًا تحت قُدرة الحمل. تختلف العوامل الاختيارية التي تُؤثِّر في مثل هذه الأنواع بشكل واضح. فربما تُواجه الجماعات القريبة من قُدرة الحمل مُنافسة عنيفة على مصادر محدودة؛ وعلى العكس، تمتلك الجماعات الواقعة بعيدًا تحت قُدرة الحمل الحُرِّية للوصول إلى مصادر مُتوافرة.

لقد ذكرنا سابقًا عواقب مثل هذه الاختلافات؛ عندما تكون المصادر محدودة، تُصبح تكلفة التَّكاثر غالبًا عالية جدًا. وبسبب هذا، سيُفضِّل الانتخاب أفرادًا يُمكنها أن تُنافس بفعالية، وتستهلك المصادر بكفاءة. مثل هذه التكيفات تأتي غالبًا على حساب تخفيض مُعدَّلات التَّكاثر. يُطلق على مثل هذه الجماعات المُنتخبة بقدرة الحمل K (K-selected) لأنها تكيفت لكي تزدهر، عندما تكون الجماعة بالقُرب من قُدرة الحمل (*K*) الخاص بها. ويُبيِّن (الجدول 55-3) بعض الخصائص النَّموذجية للجماعات المُنتخبة بقدرة الحمل *K*. تشمل الأمثلة على الأنواع المُنتخبة *K* أشجار جوز الهند، وطيور الكركي، والحيتان، والإنسان.



الشكل 55-24

دورات الجماعة المُرتبطة لأرنب حذاء الثلج (*Lepus americanus*) والوشق الشمالي (*Lynx canadensis*). تعتمد هذه البيانات على سجلات من عائدات الفراء للصيادين في منطقة خليج هدسون في كندا. تتبع جماعة الوشق بحذر جماعة أرنب حذاء الثلج، ولكن تتأخر وراءها بشكل بسيط.

؟ استقصاء

افترض أن أحد الباحثين قد جعل أعداد جماعة أرنب حذاء الثلج عالية وبشكل ثابت؛ ماذا سيحدث لجماعة الوشق؟ وعلى العكس من ذلك، ماذا سيحدث لجماعة الأرنب إذا زاد الباحث أعداد جماعة الوشق؟

وعلى العكس، في الجماعات الواقعة بعيدًا تحت قُدرة الحمل، تكون المصادر مُتوافرة، وستكون تكاليف التَّكاثر قليلة، وسيُفضِّل الانتخاب تلك الأفراد التي تستطيع إنتاج أقصى عدد من الأنسال. يُفضِّل الانتخاب هنا الأفراد ذات مُعدَّلات التَّكاثر الأعلى؛ مثل هذه الجماعات تُدعى المُنتخبة بمعدل الزيادة ***r*** **(*r*-selected)**. من الأمثلة على مخلوقات تُظهر تكيفات تاريخ حياة مُنتخبة بمعدل الزيادة ***r*** الهندباء البَّرية، والمنّ، والفئران، والصراصير.

الجدول 55-3	**تكيُّفات تاريخ الحياة المُنتخبة بمعدل الزيادة *r*- والمُنتخبة بقدرة الحمل *k*-**	
التَّكيُّف	**جماعات مُنتخبة بمعدل الزيادة *r*-**	**جماعات مُنتخبة بقدرة الحمل *k*-**
العمر عند أول تكاثر	مُبكر	مُتأخر
فترة الحياة	قصيرة	طويلة
فترة النُّضوج	قصيرة	طويلة
مُعدَّل الفناء	غالبًا عالٍ	عادةً مُنخفض
عدد الأنسال المُنتجة في كل فترة تكاثر	كثير	قليل
عدد التَّكاثرات خلال فترة الحياة	قليل	كثير
اعتناء الأبوين	لا يوجد	مُكثَّف غالبًا
حجم الأنسال أو البيوض	صغير	كبير

تُظهر مُعظم الجماعات الطبيعية تكيفات تاريخ حياة توجد على استمرارية تتراوح من صفات مُنتخبة بمعدل الزيادة r- بشكل كامل إلى صفات مُنتخبة بقدرة الحمل K- بشكل كامل. على الرَّغم من أنَّ هذه الاتجاهات صحيحة بوصفها تعميمات، فإن هناك القليل من الجماعات المُنتخبة بمعدل التكاثر r- بشكل نقي أو المُنتخبة بقدرة الحمل K- بشكل نقي، وتُظهر كلّ الصفات المُدرجة في (الجدول 55-3). هذه الخصائص يجب اعتبارها كتعميمات، مع العلم أنَّ هناك حالات استثنائية عدة موجودة.

التَّأثيرات المُعتمدة على الكثافة تنتُج من عوامل تعمل بشكل مُحدَّد عندما يكون حجم الجماعة أكبر؛ تنتُج التَّأثيرات غير المُعتمدة على الكثافة من عوامل تعمل بغض النَّظر عن حجم الجماعة. بعض تكيفات تاريخ الحياة لبعض الجماعات تُفضِّل النُّمو قرب-أُسي؛ في حين يفضل غيرها النُّمو اللوجستي الأكثر تنافسًا. مُعظم الجماعات الطبيعية تمتلك خليطًا بين هذين النوعين من النموّ.

7-55 نمو الجماعة البشرية

يمتلك البشر كثيرًا من صفات تاريخ الحياة المُنتخبة بقدرة الحمل K-، مثل حجم حضنةٍ صغير، وتكاثر مُتأخر، ودرجة عالية من الرِّعاية الأبوية. نشأت صفات تاريخ الحياة هذه خلال التاريخ المُبكر للإنسان، عندما تحكَّمت المصادر المحدودة من الطَّبيعة في حجم الجماعة. خلال مُعظم تاريخ البشرية، تحكَّم في جماعتنا توافُر الغذاء، والأمراض والمُفترسات. وعلى الرَّغم من أنَّ اضطرابات غير عادية، مثل الطوفان، والطاعون، والجفاف أثرت من دون شك في نمط نمو الجماعة البشرية، فإن الحجم الإجمالي للجماعة البشرية نما ببطء خلال تاريخنا المُبكر.

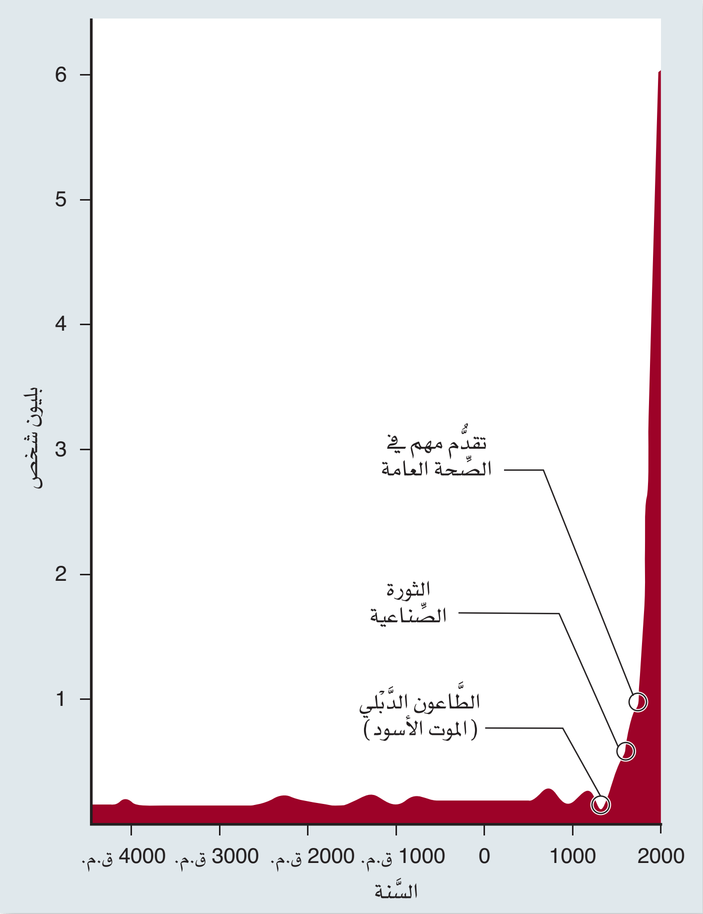
قبل 2000 عام مضت، سكن الأرض- ربما- 130 مليون شخص. واستغرق الأمر 1000 عام لكي يتضاعف هذا الرَّقم، وعام 1650 تضاعف هذا الرَّقم مرة أُخرى ليُصبح 500 مليون تقريبًا. بكلمات أُخرى، لأكثر من 16 قرنًا، اتَّسمت الجماعة البشرية بالنمو البطيء جدًا. في هذه النَّاحية، شابهت الجماعات البشرية أنواعًا أُخرى كثيرة بسيادة تكيفات تاريخ الحياة المُنتخبة بقدرة الحمل K-.

نمت الجماعات البشرية بشكل أُسيّ

مُبكِّرًا، ومَعَ بداية عام 1700، أعطت التَّغيُّرات في التكنولوجيا البشر تحكُّمًا أكبر في مصدر غذائهم، ومكَّنتهم من تطوير أسلحة مُتقدمة لتفادي المُفترسات، وأدَّت إلى تطور في علاجات الكثير من الأمراض. في الوقت نفسه، جعلت تحسينات في قدرات السكن والخزن الإنسان أقل عُرضة للتَّغيُّرات المُناخية. سمحت هذه التَّغييرات للبشر بتوسيع قُدرة الحمل للبيئات التي عاشوا فيها لتهرب من حدود النُّمو اللوجستي، وتدخل مرة أُخرى الطور الأُسّيّ لمُنحنى النُّموّ السيني.

نتيجةً للنقص في العوائق البيئية، نمت الجماعة البشرية بشكل مُنفجر خلال 300 عام الأخيرة. وعلى الرَّغم من أنَّ مُعدَّل الولادة بقي ثابتًا لم يتغير عن 30 لكل 1000 سنة خلال هذه الفترة تقريبًا، فقد هبط مُعدَّل الموت بشكل لافت للنظر، من 20 لكل 1000 لكل سنة إلى المستوى الحالي عند 13 لكل 1000 لكل سنة. بيَّن الفرق بين معدّلي الولادة والوفاة أنَّ الجماعة نمت بنحو 2% لكل سنة، على الرغم من أنَّ المُعدَّل تناقص الآن إلى 1.2% لكل سنة.

ربما لا يبدو 1.2% مُعدَّل نمّو كبيرًا، لكنه أنتج الجماعة البشرية الحالية ذات الـ 6.5 بليون شخص (الشكل 55-25). عند مُعدَّل النُّمو هذا، سوف يُضاف 78 مليون شخص إلى عدد البشر في العالَم في السنة المقبلة، وستتضاعف جماعة البشر خلال 58 سنة. إنّ مستوى جماعة البشر الحالي، ومُعدَّل النُّمو المُتخيَّل كليهما له عواقب مُميتة مُتوقعة على مُستقبلنا.



الشكل 55-25

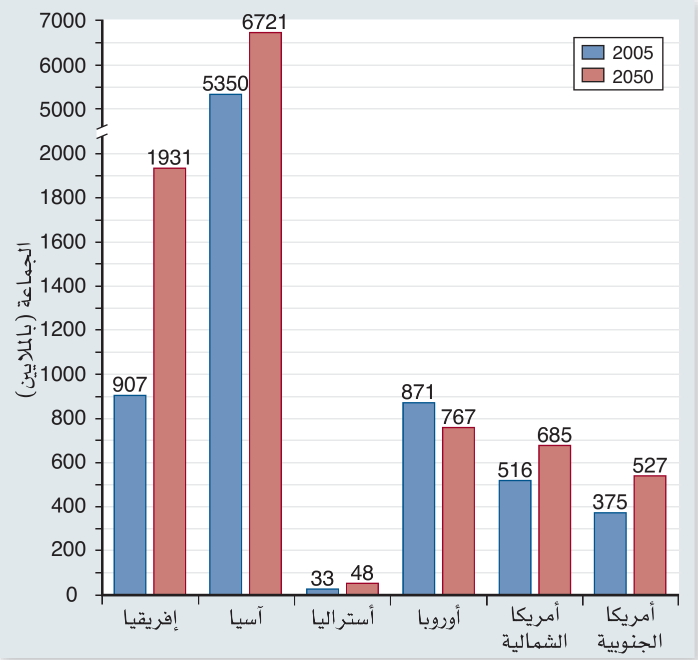
تاريخ حجم الجماعة البشرية. للزيادات المُؤقتة في مُعدَّلات الوفاة، حتى الحالات الشَّديدة مثل التي حدثت خلال الموت الأسود سنة 1300، تأثير قصير المُدَّة. بدأ النمو الانفجاري بالثَّورة الصناعية سنة 1800، التي أنتجت انخفاضًا مهمًّا، وطويل المدى لمُعدَّل الوفاة. عدد سكان العالم 6.5 بليون، وفي المُعدَّل الحالي، سوف يتضاعف خلال 58 سنة.

؟ استقصاء

استنادًا إلى ما تعلمته عن نموّ الجماعة، ماذا تتوقع أن يحدث لحجم السكان البشري؟

تُظهر أهرام الجماعة نزعات الولادة والوفاة

على الرَّغم من أنَّ جماعة الإنسان بشكل عام تستمر في النُّمو بسرعة منذ بداية القرن الواحد والعشرين، فإن هذا النُّمو لا يحدث بشكل مُتماثل على سطح الكوكب. في الحقيقة، يحدث مُعظم نموّ الجماعة في إفريقيا، وآسيا، وأمريكا اللاتينية (الشكل 55-26). وعلى العكس، تتناقص الجماعات حقيقة في بعض دولِ أوروبا.



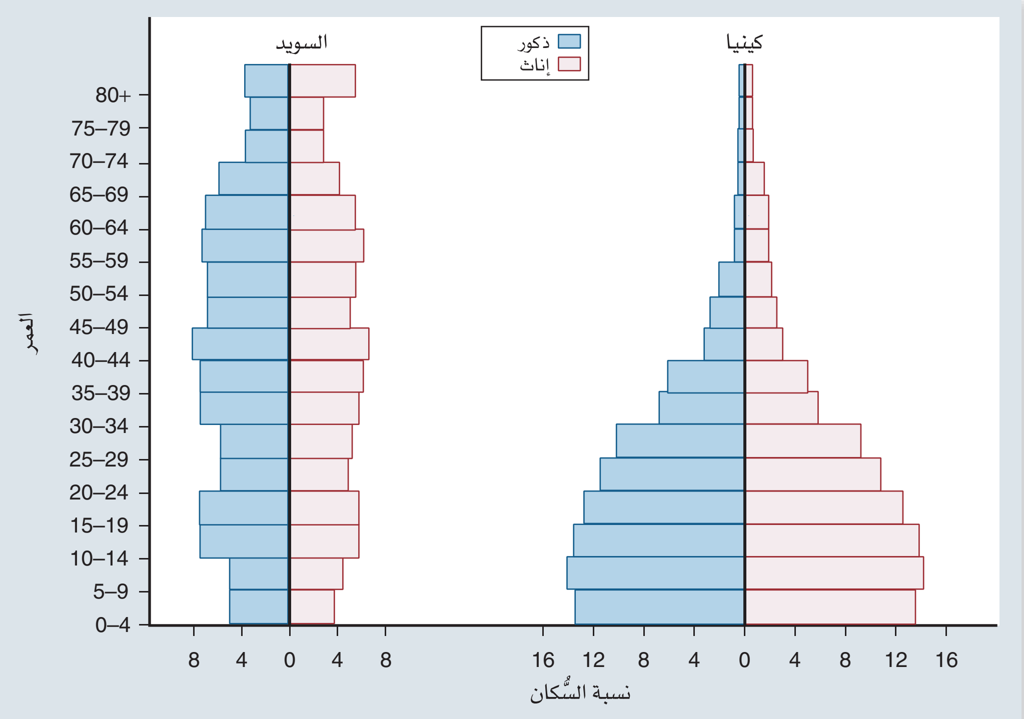
الشكل 55-26

نمو السُّكان المُتوقع عام 2050. يُتوقع أن تنمو الدُّول المُتطورة بشكل قليل؛ وستحصل الزيادة السُّكانية جميعها في الدُّول الأقل تطورًا تقريبًا.

مُعدَّل النُّمو الذي يُتوقع أن تنمو به الجماعة في المُستقبل يُمكن أن يُقيّم بيانيًّا عن طريق **هرم الجماعة Population pyramid**، وهو رسم بياني على شكل أعمدة يُظهر أعداد البشر في كلّ مجموعة عمرية (الشكل 55-27). تظهر الذُّكور بشكل تقليدي على يسار محور العمر العمودي، والإناث على اليمين. يُظهر هرم الجماعة البشرية هذا التَّركيب العمري للجماعة مع الجنس. في مُعظم أهرام الجماعة البشرية، يكون عدد الإناث الكبيرات في العمر كبيرًا بشكل غير مُتناسب مقارنةً مع عدد الذُّكور كبيري العمر؛ لأن الإناث في الكثير من المناطق تمتلك توقُّع حياة أطول من الذُّكور.

بالنظر إلى مثل ذلك الهرم، يُمكننا أن نتنبأ بالنَّزعات الديموغرافية في الولادات والوفيات. بشكل عام، الهرم المُستطيل هو ميزة الدُّول التي تكون جماعاتها مُستقرة، فلا هي تنمو ولا تنكمش. أما الهرم المثلث فهو ميزة الدَّولة التي ستمتلك نموًّا سريعًا في المُستقبل؛ لأنَّ مُعظم أفراد جماعتها لم تصل سنوات الإنجاب بعد. في حين المثلثات المقلوبة ميزة الجماعات التي تنكمش عادةً بسبب التَّناقص الحاد لمُعدَّلات الولادة.

يوضح (الشكل 55-27) أمثلة لأهرام سكان السويد وكينيا عام 2005. تمتلك الدَّولتان توزيعين عمريين مختلفين جدًا. هرم الجماعة المُستطيل تقريبًا للسويد، يُشير إلى أنَّ جماعتها لا تتمدَّد؛ لأنَّ مُعدَّلات الولادة تناقص؛ ولأنَّ مُعدَّل فترة الحياة يتزايد. أما الهرم المُثلث جدًا في كينيا، على العكس، فينشأ عن مُعدَّلات ولادة عالية نسبيًّا ومُعدَّل فترة حياة أقصر، ما يُمكن أن يؤدي إلى نمو مُستقبلي انفجاري. الفرق أكثر وضوحًا عندما نعرف أنَّ 17% من مجموع السويديين هم أقل من عمر 15 سنة، مُقابل نحو نصف مجموع الكينيين. وأكثر من ذلك، فمُعدَّل الخصوبة (نسل لكلّ امرأة) في السويد 1.6؛ ولكنه في كينيا 4.4. بسبب هذا، قد يتضاعف سكان كينيا في أقل من 35 سنة، في حين سيبقى السويديون في حالة ثبات.



الشكل 55-27

أهرام الجماعة من عام 2005. أهرام الجماعة مرسومة بحسب التَّوزيع العُمري للسُّكان. هرم كينيا له قاعدة عريضة بسبب العدد الكبير للأفراد دون سن الإنجاب. عندما يبدأ الأفراد في الإنجاب ستُعاني الجماعة نموًّا سريعًا. الهرم السويدي يمتلك انتفاخًا قليلًا بين السويديين مُتوسطي الأعمار، نتيجة "ازدهار الأطفال" الذي حصل في مُنتصف القرن العشرين، وبسبب كثير من الأفراد ممن هم بعد سن الإنجاب النَّاتج عن مُعدَّل فترة الحياة الطَّويل للسويديين.

استقصاء

ماذا سيكون شكل التَّوزيع السُّكاني خلال 20 عامًا؟

الجدول 55-4	مُقارنة بيانات السكان عام 2005 للدُّول النَّامية والدُّول المُتطورة		
	الولايات المُتحدة (دول عالية التَّطور)	البرازيل (دول مُتوسطة التَّطور)	أثيوبيا (دول ضعيفة التَّطور)
مُعدَّل الخصوبة	2.1	1.9	5.3
زمن التَّضاعف على المُعدَّل الحالي (بالسَّنوات)	75	65	29
مُعدَّل وفيات الأطفال (لكل 1000 ولادة)	6.5	30	95
توقُّعات الحياة منذ الولادة (بالسَّنوات)	78	72	49
الدَّخل السَّنوي GNP (بالدُّولار الأمريكي)	40.100	8100	800
السُّكان < 15 عامًا في العمر (%)	21	26	44

نمو البشرية المُستقبلي مشكوك فيه

يُشكِّل النُّمو المُتسارع لسكان الأرض من البشر التَّحدي الأعظم لمُستقبل **الغلاف الحيوي Biosphere**، أو المُجتمع العالمي لتفاعل المخلوقات الحية. تُضيف البشرية 78 مليون شخص كلّ سنة إلى أعدادها – أكثر من مليون كل 5 أيام، 150 كلّ دقيقة! في الدُّول الأسرع نموًّا، تكون زيادة السكان الناتجة مُذهلة (الجدول 55-4). الهند، على سبيل المثال، كان عدد سكانها 1.05 بليون سنة 2002؛ ومن المُحتمل أن يتجاوز عدد سكانها 1.6 بليون، بحلول سنة 2050.

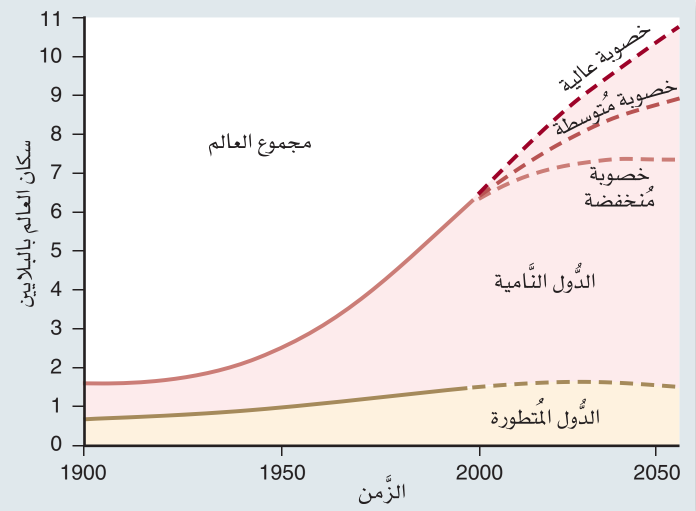
العنصر المُهم في نمو السكان العالمي هو توزيعه غير المُتماثل بين الدول. من بين البليون شخص الذين أُضيفوا إلى سكان العالم في 1990، 90% يعيشون في الدُّول النَّامية (الشكل 55-28). وهكذا، فإنَّ الجزء من سكان العالم الذي يعيش في الدُّول الصناعية يتضاءل. عام 1950، عاش ثُلث سكان العالم في الدُّول الصناعية؛ أما بحلول عام 1996، فقد هبط هذا الجزء إلى الرُّبع؛ وعام 2020، سوف يهبط إلى السُّدس. وفي المُستقبل، سيتركز نموّ سكان العالم في أجزاء من العالم، وهي الأقل تأهلًا للتَّعامل مع ضغوط النُّمو السريع.

أدى نمو السكان السريع في الدُّول النَّامية إلى عواقب وخيمة، كزيادة الفجوة بين الأغنياء والفقراء. اليوم، 19% من سكان العالم الذين يعيشون في العالم الصناعي يمتلك الفرد الواحد دخلًا سنويًّا مقداره 22.060 دولارًا أمريكيًّا، في حين يعيش 81% من سكان العالم في الدُّول النَّامية، ويمتلك الفرد الواحد دخلًا سنويًّا مقداره 3.580 دولارات أمريكية. زيادة على هذا، ومن بين سكان الدُّول النَّامية، يحصل ربع السُّكان تقريبًا على دولار أمريكي واحد في اليوم. ويستهلك العالم الصناعي 80% من الطَّاقة المُستعملة هذه الأيام، أما الدُّول النَّامية فتستعمل 20% فقط.

لا أحد يعلم ما إذا كان يُمكن للعالَم أن يسد حاجات سكان الأرض اليوم وعددهم 6.5 بلايين شخص، أو الأعداد الأكثر المُتوقعة مُستقبلًا. ويُبيِّن (الفصل الـ 58)، النِّظام البيئي للأرض الآن تحت ضغط هائل. ولا نتوقع بالعقل أن تتمدَّد قُدرة الحمل الخاصة به بشكل لا نهائي، ونحن الآن على ما يبدو نوسِّع حدوده.

على الرَّغم من استعمال ما يقدر بـ 45% من المجموع الكلي للإنتاجية الحيوية للكُتل البرية للأرض، وأكثر من نصف مجموع المصادر المُتجددة للماء العذب، يُعاني بين ربع وثُمن مجموع البشر في العالم سوء التَّغذية. فضلًا على ذلك، وكما ذكر كتاب العالِم توماس مالثوس عام 1798، (مقال في مبادئ الجماعة)، فإن مُعدَّلات الفناء بدأت ترتفع في بعض الأماكن. في مناطق شبه الصحراء الإفريقية، على سبيل المثال، يُتوقع أن يتراجع السكان من 1.33 بليون إلى 1.05 بليون (21%) بسبب تأثير الإيدز. وهناك تراجعات مُتشابهة مُتوقعة في روسيا بسبب مُعدَّل الوفيات المُرتفع بسبب المرض.

إن أردنا تجنُّب الزِّيادات الكارثية في مُعدَّل الوفاة، يجب أن تهبط مُعدَّلات الولادة بشكل لافت. وفي مواجهة هذا الثُّالثي الشرس، تُبذل جهود مُهمة على مستوى العالم لتخفيض مُعدَّلات الولادة.



الشكل 55 – 28

توزيع النمو السُّكاني. مُعظم الزِّيادة العالمية في السُّكان حدثت في الدول النامية منذ عام 1950. التَّراكيب العُمرية للدُّول النَّامية تُشير إلى أنَّ هذا التَّوجُّه سوف يزداد في المُستقبل القريب. ومن المُحتمل أن يُصبح سكان العالم في 2050 بين 7.3 و 10.7 بلايين، بحسب دراسة حديثة للأمم المُتحدّة. وبالاعتماد على مُعدَّلات الخصوبة، فإن السُّكان في ذلك الوقت، إما سيتزايدون بشكل سريع أو قليل، أو في أحسن الأحوال سيتناقصون قليلًا.

تناقُص مُعدَّل نمو الجماعة

إنَّ معدل نمو سكان العالم يتناقص، من أكثر من 2.0% في الفترة بين 1965–1970 إلى 1.2% عام 2005. مع ذلك، بسبب حجم السُّكان الكبير، هذا يُساوي زيادة بـ 78 مليون شخص كلّ سنة على سكان العالم، مُقارنةً بـ 53 مليونًا كلّ سنة عام 1960.

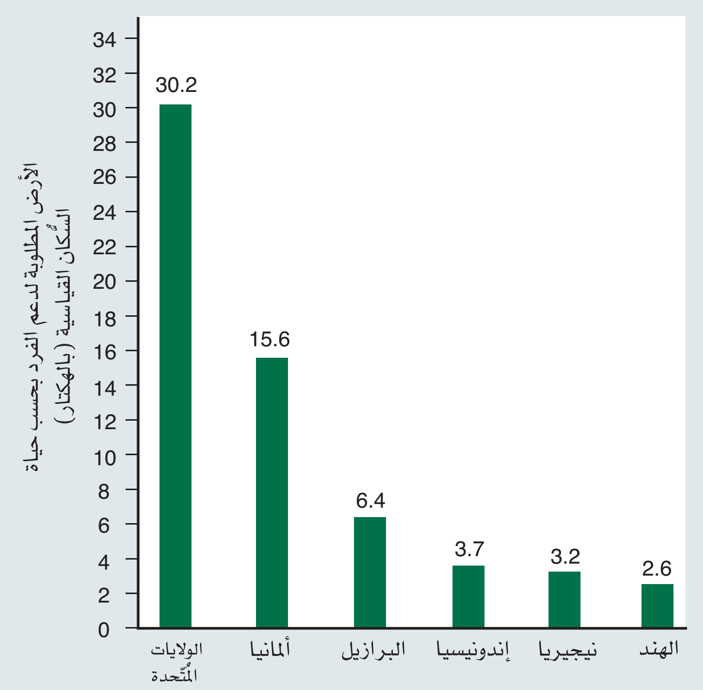
تعزو الأمم المُتحدة تناقُص مُعدَّل النُّمو إلى زيادة جهود تخطيط الأسرة، وإلى زيادة القوة الاقتصادية والمكانة الاجتماعية للمرأة أيضًا. قادت الولايات المُتحدة العالم لدعم برامج تخطيط الأسرة في الخارج، لكن بعض المجموعات تعارض صرف الأموال على تخطيط الأسرة العالمي. يُؤمن المُعارضون بأن من الأفضل صرف الأموال على تحسين التَّعليم والاقتصاد في الدُّول الأُخرى، ما يؤدي إلى زيادة الوعي، وتناقُص مُعدَّلات الخصوبة. تدعم الأمم المُتحدة بالتأكيد تحسين برامج التَّعليم في الدُّول النَّامية، ولكنَّها وبشكل مُثير للاهتمام، أعلنت عن تزايد مستويات التعليم عقب انخفاض حجم العائلة بسبب التَّخطيط الأُسري.

تُكرِّس مُعظم الدُّول اهتمامًا كبيرًا لتخفيض مُعدَّل نموّ سكانها، وهناك مُؤشرات على التَّقدُّم. على سبيل المثال، من 1984 إلى 2005، نجحت برامج تخطيط الأسرة في كينيا في تخفيض مُعدَّل الخصوبة من 8.0 إلى 5.0 أطفال لكل زوجين، وبذلك انخفض مُعدَّل نمو الجماعة من 4.0% في السنة إلى 2.6%. بسبب هذه الجهود، ربما يستقر سكان العالم عند 8.9 بلايين شخص تقريبًا بحلول مُنتصف القرن الحالي. عدد البشر الذين يُمكن للكوكب أن يدعمهم بشكل ثابت يعتمد على نوعية الحياة التي نرغب في الحصول عليها؛ هناك حاليًا بشر أكثر مما يُمكن دعمه بشكل ثابت بالتِّقنيات الحديثة.

الاستهلاك في العالم المُتطور ضاءل المصادر أكثر

حجم الجماعة ليس العامل الوحيد الذي يُحدِّد استعمال المصادر؛ بل إنَّ الاستهلاك السنوي مُهم أيضًا. في هذا المجال، نحن في العالم الصناعي نحتاج إلى أن ننتبه أكثر إلى تقليل الأثر الذي يتركه كلّ واحد منا لأنه، على الرَّغم من أنَّ مُعظم سكان العالم موجودون في الدُّول النَّامية، إلا أن الاستهلاك الأعظم للمصادر يقع في الدُّول الصناعية. في الحقيقة، أغنى 20% من سكان الأرض مسؤولون عن استهلاك 86% من مصادر العالم، ويُنتجون 53% من انبعاثات ثاني أكسيد الكربون العالمي، أما أفقر 20% من سكان الأرض فمسؤولون عن استهلاك 1.3% وعن 3% من انبعاثات ثاني أكسيد الكربون. من زاوية ثانية، ومن ناحية استخدام المصادر الطفل المولود اليوم في العالم الصناعي سيستهلك مصادر خلال حياته أو حياتها أكثر بكثير من طفل وُلِدَ في العالم النَّامي.

إحدى طرق تحديد كمية هذا التَّفاوت هو بحساب ما يُطلق عليه **بصمة القدم البيئية Ecological footprint**، وتعني كمية الأرض المُنتِجة المطلوبة لدَّعم فرد على مستوى حياة قياسي لجماعة مُعينة خلال مسار حياته أو حياتها. يشمل هذا الرَّقم المساحة المُستخدمة لإنتاج الغذاء (كلّ من النبات والحيوان)، ومُنتجات الغابات، والإسكان، ومساحة الغابات المطلوبة لامتصاص ثاني أكسيد الكربون المُنتج من احتراق الوقود الأحفوري. ويوضح (الشكل 55–29)، بصمة القدم البيئية للفرد في الولايات المُتحدة أكثر 10 مرات من تلك التي لشخص ما في الهند.



الشكل 55–29

بصمات القدم البيئية لأفراد في دول مُختلفة. تَحسِب بصمة القدم البيئية مقدار الأرض المطلوبة لدعم شخص خلال حياته أو بـ / حياتها، مُتضمنًا مساحة الأرض المُستعملة لإنتاج الغذاء، ومُنتجات الغابات، والإسكان، إضافة إلى الغابة المطلوبة لامتصاص ثاني أكسيد الكربون المُنتَج من احتراق الوقود الأُحفوري.

استقصاء

ما السبب الأهم في نفاذ المصادر، الزِّيادة في السُّكان أم الاستهلاك الجائر؟

بالاعتماد على هذه القياسات، قدّر الباحثون أنَّ استعمال البشر للمصادر الآن أكبر بثلث من الكمية التي تستطيع الطَّبيعة استبدالها بشكل مستمر. فضلًا على ذلك، يتزايد الاستهلاك بسرعة في بعض مناطق العالم النَّامي؛ إذا عاش كلّ البشر على مستوى الحياة في العالم الصناعي، فإننا نحتاج إلى كوكبي أرض إضافيين.

إنَّ بناء عالم مُستقر وثابت هو من أهم التحديات التي تُواجه مُستقبل البشرية. وستعتمد نوعية الحياة المُتوافرة لأبنائنا إلى حد بعيد على نجاحنا في تحديد كلٍّ من نمو البشرية، ومقدار الاستهلاك السنوي للمصادر.

عام 2005، كان مُعدَّل النمو لـ6.5 بلايين من البشر على الأرض يعادل 1.2% سنويًا تقريبًا. عند هذا المُعدَّل، ستتضاعف البشرية خلال 58 سنة. مُعدَّلات النُّمو –على كلّ حال– هي في حالة هبوط، ولكن الاستهلاك السنوي في العالم المُتطور يشكل أيضًا عبئًا واضحًا على المصادر.

مراجعة المفاهيم

1-55 التَّحدي البيئي

تُحدِّد البيئة الفيزيائية بشكل أولي أيَّ المخلوقات تعيش في مُناخ مُعيَّن ومنطقة مُعيَّنة.

- العوامل البيئية الأساسية تشمل درجة الحرارة، والماء، وأشعة الشمس، ونوع التُّربة.
- يُمكن للمخلوقات أن تُحافظ على الاتزان الداخلي عن طريق تنظيم بيئتها الدَّاخلية بمعزل عن البيئة الخارجية، أو أن تتكيَّف مع التَّغيُّرات البيئيَّة.
- تتكيف المخلوقات للبيئة بإحداث تغيُّرات فسيولوجية، أو شكلية، أو سلوكية تُمكِّنها من التَّكيُّف أكثر مع البيئة التي يوجدون فيها.

2-55 الجماعات: مجموعات من نوع واحد في مكان واحد

تُعرَّف الجماعات بأنها مجموعات من الأفراد التي توجد في مكان واحد وزمان واحد.

- تمتلك مُعظم الجماعات نطاقات جغرافية محدّدة.
- تختلف نطاقات الجماعة خلال الزَّمن؛ لأن الجماعات تتوسع، وتنكمش عندما تتغير الظُّروف.
- تتوزَّع الأفراد داخل الجماعة بشكل عشوائي، أو مُتناسق، أو تكتُّلي (الشكل 55-8).
- فوق الجماعات شبكاتٌ من الجماعات ضعيفة الاتصال، وتتبادل الأفراد. تكون درجة التبادل أعلى ما يُمكن عندما تكون الجماعات كبيرة وأكثر ارتباطًا.
- تمنع فوق الجماعات الانقراض طويل الأمد، وتؤدي إلى استعمال المناطق التي على الحواف.

3-55 ديموغرافية الجماعة وديناميكيتها

الدِّيموغرافيا هي: الدِّراسة الإحصائية للعوامل التي تُؤثر في تغيُّر الجماعة خلال الزَّمن.

- تُؤثر نسبة الجنس في نمو الجماعة؛ كلما كانت الإناث أكثر ازداد عدد النَّسل، ونمت الجماعة بشكل أسرع.
- كلما كان زمن الجيل أقصر، نمت الجماعة بشكل أسرع.
- يُؤثر التَّركيب العمري للجماعة في نمو الجماعة؛ لأنَّ لكل عُصبة عمرية خصوبة، ومُعدَّل وفاة مميزًا.
- تُوضِّح مُنحنيات البقاء كيفية تغيّر البقائية والفنائية خلال العمر (الشكل 55-11).

4-55 تاريخ الحياة وتكلفة التَّكاثر (الشكل 55-13)

يُفضِّل الانتخاب الطَّبيعي تاريخ حياة يزيد نجاح التَّكاثر طوال فترة الحياة إلى الحد الأقصى.

- يتأثر مجموع عدد النَّسل النَّاجي بطول عمر الفرد، وبعدد الصغار الذين يُنتجهم كل عام أيضًا.
- تُلخِّص جداول الحياة احتمالية البقائية والتَّكاثر خلال فترة حياة العُصبة.
- تكون تكلفة التَّكاثر مُنخفضة عندما تكون المصادر مُتوافرة، أو عندما تكون مُعدَّلات الفناء مُرتفعة.
- عندما تكون تكلفة التَّكاثر عالية، يُمكن زيادة النَّجاح التَّكاثري إلى الحد الأقصى بتغيير التَّكاثر وتحسين بقاء الآباء، أو إنتاج عدد قليل من الأفراد بأحجام كبيرة، ويملكون فرصة أكبر للبقاء (الشكل 55-15).
- يُمكن أن تكون المخلوقات أُحادية الإنجاب، ذات حدث تكاثري واحد، أو متعددة الإنجاب ذات أحداث تكاثرية مُتعدِّدة خلال حياتها.
- تتكاثر المخلوقات قصيرة العمر مُبكرًا، وتتكاثر طويلة العمر مُتأخرًا في الحياة.

5-55 نمو الجماعة والحدود البيئية

لفهم الجماعات، يحتاج العلماء إلى معرفة كيفية نموّ الجماعات، والعوامل التي تَحُدّ من نموها.

- مُعدَّل زيادة الجماعة، r، تُعرَّف بأنَّها الاختلاف بين مُعدَّل الولادة، b، ومُعدَّل الوفاة، d.
- هناك حاجة لأخذ الهجرة من الجماعة وإليها في الحسبان عند دراسة نمو الجماعة.
- يُشير الجهد الحيوي إلى نمو الجماعة دون حدود، ودون أن تتأثر بالهجرات.
- يُعبَّر عن النُّمو الأُسي بـ $dN/dt = r_iN$ (الشكل 55-17).
- يظهر النُّمو اللوجستي عندما تصل الجماعة إلى قُدرة الحمل الخاص بها، أي، تُصبح المصادر محدودة. ويُعبَّر عن النُّمو اللوجستي بـ $dN/dt = r_iN\,[(K - N)/K]$

6-55 العوامل التي تُنظِّم الجماعات

العوامل الطبيعية والكثافة السكانية تؤثران في حجم الجماعة.

- تعتمد العوامل المُعتمدة على الكثافة على حجم الجماعة، وتتضمَّن التَّغذية الرَّاجعة السَّلبية عادة. لتثبيت حجم جماعة، يجب تقليل مُعدَّلات الولادة، أو زيادة مُعدَّلات الوفاة، أو كليهما.
- لا ترتبط العوامل غير المُعتمدة على الكثافة مع حجم الجماعة. وهي تشمل الاضطرابات البيئية والكوارث التي تُؤدي إلى الفناء.
- في بعض الجماعات، يكون الحجم دوريًّا بسبب العوامل البيئية مثل توافر الغذاء، وضغط الافتراس.
- يُؤثِّر توافُر المصادر في إستراتيجيات التَّكاثر. إن كان الغذاء مُحدّدًا، يُفضِّل الانتخاب الطَّبيعي الانتخابَ بقدرة الحمل K؛ وإن لم يكن الغذاء مُحدّدًا فإنَّ الانتخاب بمعدل الزيادة r سيُفضَّل.
- تأثير آلي يحدث عندما تُصبح الجماعة صغيرة لدرجة أنَّها تملك مُعدَّلات تكاثر وبقاء أفراد أقل.

7-55 نمو الجماعة البشرية

يمتلك البشر صفات الانتخاب بقدرة الحمل -K متعددة، وتشمل حجم حضنة صغيرًا وإنجابًا مُتأخرًا، ودرجة عالية من العناية الأبوية. يُمكن للاضطرابات البيئية أن تُؤثِّر في نمو السُّكان البشري.

- تجاوزت الجماعات البشرية حدود قدرة الحمل البيئية باستخدام التِّقنية والاختراعات الأُخرى ما أدى إلى مُعدَّل نموٍّ أُسِّيّ.
- تسمح لنا أهرام الجماعة، وهي رسم بياني على شكل أعمدة للسُّكان في مُختلف الفئات العمرية، بالتَّنبؤ بالنَّزعات الدِّيموغرافية في الولادة والوفاة (الشكل 55-27).
- مُستقبل النُّمو البشري غير مُؤكد جزئيًّا بسبب التَّوزيع غير المُتماثل للسُّكان في الغلاف الحيوي.
- يُؤثِّر عاملان في استعمال المصادر، مستقبل الجماعات البشرية: حجم السُّكان والاستهلاك السَّنوي.
- يستهلك البشر كمية أكبر بثلث الكمية التي تستطيع البيئة استبدالها بشكل دائم.
- يحتاج المُستقبل المُستمر إلى حدود لنمو الجماعة ولاستهلاك المصادر السَّنوي.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. عندما تستجيب الأفراد فيزيائيًّا لتغيُّر بيئي:
   - أ. يحدث الانتخاب الطَّبيعي.
   - ب. قد يؤدي الاختلاف بين الأفراد إلى نشوء انتخاب طبيعي.
   - ج. لا تستطيع الاستجابة في الوقت نفسه من خلال تغيُّرات سلوكية وشكلية.
   - د. لا شيء مما ذُكر.
2. النِّطاقات الجغرافية للجماعات:
   - أ. كانت ثابتة حتى أدى تدخل الإنسان إلى انقراضات وإدخالات جديدة.
   - ب. لم تتأثر بتوزيع المُفترسات وتوافرها قط.
   - ج. لا تستجيب إلى تغيُّرات مُناخية طويلة الأمد.
   - د. لا شيء مما ذُكر.
3. جماعات المصدر- والمهبط تختلف عن الأنواع الأُخرى من فوق الجماعات؛ لأن:
   - أ. تبادُل الأفراد يحدث في النَّوع الأول فقط.
   - ب. الجماعات ذات مُعدَّلات النُّمو السّلبي جزء من النَّوع الأول.
   - ج. الجماعات في النَّوع الأول لا تنقرض أبدًا.
   - د. كل الجماعات في النَّوع الأول تنقرض في النِّهاية.
4. أتوقع أن تصل احتمالية التَّفاعل الاجتماعي بين الأفراد حدّها الأقصى عندما يتوزع الأفراد البيئة:
   - أ. عشوائيًّا. ب. تماثليًّا.
   - ج. تكتُّليًّا. د. بشكل غير عشوائي.
5. عندما يتحدَّث علماء البيئة عن تكلفة التَّكاثر فإنَّهم يعنون:
   - أ. التَّناقص في مُخرجات التَّكاثر في المُستقبل بوصفه تبعة للتَّكاثر الحالي.
   - ب. كمية السُّعرات الحرارية التي تحتاج إليها كل الأنشطة التي تُستخدم في التَّكاثر النَّاجح.
   - ج. كمية السُّعرات الحرارية التي تحتويها البويضة أو النَّسل.
   - د. لا شيء مما ذُكر.
6. التَّبادُل في تاريخ الحياة بين حجم الحضنة وحجم النَّسل يعني: كلما ازداد حجم الحضنة:
   - أ. يزداد حجم النَّسل. ب. يقل حجم النَّسل.
   - ج. يزداد حجم البالغ. د. يقل حجم البالغ.
7. الفرق بين مُعدَّل النُّمو الأُسي ومُعدَّل النُّمو اللوجستي هو:
   - أ. أنَّ النُّمو الأُسي يعتمد على مُعدَّلات الولادة والموت والنُّمو اللوجستي لا يعتمد على ذلك.
   - ب. في النُّمو اللوجستي، الهجرة والنزوح غير مُهمين.
   - ج. كلاهما يتأثر بالكثافة، ولكن النُّمو اللوجستي أبطأ.
   - د. النُّمو اللوجستي فقط يعكس التَّأثيرات المُعتمدة على الكثافة على الولادات والوفيات.
8. البشر مثال على مخلوقات ذات مُنحنى بقائية نوع I. هذا يعني أنّ:
   - أ. مُعدَّلات الفنائية هي الأعلى للأفراد الشَّابة.
   - ب. مُعدَّلات الفنائية هي الأعلى للأفراد الأكبر.
   - ج. مُعدَّلات الفنائية ثابتة خلال فترة حياة الفرد.
   - د. مُعدَّل نمو الجماعة عالٍ.
9. بحسب المكتب المرجعي للسُّكان (2002)، المُعدَّل الدَّاخلي العالمي لنمو السُّكان البشري (r) هو حاليًّا 1.3%، وفي الولايات المُتحدة r=0.6%. ستتغير نسبة سُكان الولايات المُتحدة إلى نسبة سكان العالم، بحيث:
   - أ. سينمو سكان العالم، في حين سيتناقص سكان الولايات المُتحدة.
   - ب. سينمو سكان العالم، في حين سيبقى سكان الولايات المُتحدة كما هم.
   - ج. سينمو كلّ من سكان العالم وسكان الولايات المُتحدة، ولكن سكان العالم سينمون بشكل أسرع.
   - د. سيتناقص سكان العالم، في حين سيزداد سكان الولايات المُتحدة.
10. نموذج نموّ الجماعة اللوجستي، $dN/dt = rN[(K-N)/K]$، يصف نموّ الجماعة عندما نفترض الحد الأعلى للنمو. وعندما تصل N (رقميًّا) قيمة K:
    - أ. تزداد dN/dt بسرعة.
    - ب. تصل dN/dt إلى صفر.
    - ج. تزداد dN/dt ببطء.
    - د. تُصبح الجماعة مُهدَّدة بالانقراض.
11. المثال على أثر مُعتمد على الكثافة في نمو الجماعة هو:
    - أ. شتاء شديد البرودة.
    - ب. إعصار.
    - ج. صيف شديد الحرارة تكون فيه مهاجع الحفر الباردة أقل من عدد الأفراد في الجماعة.
    - د. الجفاف.

أسئلة تحدٍّ

1. ارجع إلى (الشكل 55-9). ما مضامين الانشقاق التَّطوري بين الجماعات التي هي جُزء من فوق الجماعة مقابل الجماعات المُستقلة عن جماعات أخرى؟
2. ارجع إلى (الشكل 55-14). إذا افترضت مقايضة بين جهد تكاثر حالي، ونجاح تكاثري مُستقبلي (يُعرف باسم تكلفة التَّكاثر)، فهل تتوقع أنَّ الأفراد الأكبر عمرًا تمتلك الجهد التَّكاثري "الأمثل" نفسه مثل الأفراد الصِّغار؟
3. ارجع إلى (الشكل 55-15). بسبب مقايضة عدد الأنسال التي يُنتجها الأب مع حجم نسل الفرد، تؤدي كثير من الظروف إلى تفضيل عدد مُتوسط وحجم متوسط من النَّسل. إذا كان حجم النَّسل غير مُرتبط كليًّا مع نوعية هذا النَّسل (فرصه في البقاء حتى يصل إلى سن الإنجاب)، فهل تتوقع أن يقع الآباء على جهة اليمين لمحور السِّينات أم جهة اليسار (حجم الحضنة)؟ فسر الإجابة.
4. ارجع إلى (الشكل 55-27). هل زيادة مُعدَّل زمن الجيل له نوع الأثر نفسه في مُعدَّل نمو الجماعة مثل تقليل عدد الأولاد الذين ولدتهم أُنثى واحدة طوال عمرها؟ أي تأثير سيكون له أثر أكبر في مُعدَّل نمو الجماعة؟ فسر الإجابة.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 56

بيئة المجتمعات
Community Ecology

مقدّمة

المخلوقات الحية التي تعيش معًا في مكان واحد كلها هي أعضاء في مجتمع. الأعداد الضخمة من الأنواع التي تستوطن الغابات الاستوائية المطرية تُشكِّل مجتمعًا. في الحقيقة، كل مكان مأهول على الأرض يدعم مجموعة المخلوقات المُتنوعة الخاصة التي تعيش فيه. بمرور الزمن، أجرت الأنواع المختلفة التي تعيش معًا تعديلات مُعقَّدة تناسب العيش في المجتمع، فتطورت معًا، وصاغت علاقات أعطت المجتمع صفته واستقراره. أدى كلّ من التعاون والتنافس دورين أساسيين. في هذا الفصل، سندرس هذه العوامل وغيرها في بيئة المجتمع.

موجز المفاهيم

1-56 المجتمعات الحيوية: الأنواع تعيش معًا
- *صُوِّرت المجتمعات بطرق مُختلفة.*
- *تتغير المُجتمعات مع الوقت.*

2-56 مفهوم العشّ البيئي
- *الأعشاش البيئية الأساسية مُحتملة، والأعشاش البيئية المُتحققة حقيقية.*
- *يمكن أن يحدث الإقصاء التنافسي عندما تتنافس الأنواع على مصادر مُحدَّدة.*
- *التنافس قد يُؤدي إلى تقسيم المصادر.*
- *الكشف عن التنافس بين الأنواع يُمكن أن يكون صعبًا.*

3-56 العلاقات بين المفترس – الفريسة
- *يُؤثر الافتراس بقوة في جماعة الفريسة.*
- *تكيفات النبات تدافع ضد العاشبات.*
- *تكيفات الحيوان تحميه من المفترسات.*
- *المحاكاة تُمكّن نوعًا مُعينًا من استغلال طرق الدِّفاع لنوع آخر.*

4-56 الأنواع المتعددة لتفاعلات الأنواع
- *يتطلب التَّكافل تفاعلًا طويل المدى.*
- *يُفيد التَّعايش نوعًا واحدًا، وهو متعادل بالنسبة إلى الآخر (لا يضره ولا ينفعه).*
- *التَّقايض علاقة تُفيد الطرفين.*
- *يُفيد التَّطفل أحد الأنواع على حساب الآخر.*
- *العمليات البيئية لها تأثيرات تفاعلية.*
- *الأنواع الرئيسة لها تأثيرات أساسية في المُجتمعات.*

5-56 التَّعاقب البيئي والاضطراب وغنى الأنواع
- *يُنتج التَّعاقب البيئي تغيُّرًا في تركيب الأنواع.*
- *يُمكن أن تقوم الاضطرابات بدور مهم في تركيب المُجتمعات.*

1-56 المجتمعات الحيوية: الأنواع تعيش معًا

أي مكان على الأرض تحتله أنواع تقريبًا. الكثير من الأنواع في بعض الأحيان، مثل النباتات المطرية في الأمازون، وأحيانًا أُخرى القليل منها، كما بالقرب من المياه الحارة في الينابيع الساخنة في يلوستون (حيث تعيش بعض أنواع الأحياء الدَّقيقة هناك). يعني مُصطلح **مجتمع Community** أنواعًا تعيش في أي منطقة مُحدَّدة (الشكل 56-1). تتميَّز المُجتمعات، إما بالأنواع التي تعيش فيها، أو بخصائصها، مثل **غنى الأنواع Species richness** (عدد الأنواع الموجودة) أو **الإنتاجية الأولية Primary productivity** (مقدار الطاقة المُنتجة).

تحكم التَّفاعلات بين أعضاء المُجتمع مُعظم العمليات البيئية والتَّطورية. هذه العمليات مثل الافتراس وتبادل المنفعة تُؤثر في بيولوجية الجماعة لنوع معين -على سبيل المثال ازدياد توافر هذه الجماعة أو قلتها – إضافة إلى كيفية دوران الطاقة والمواد الغذائية في النِّظام البيئي. فضلًا على ذلك، فإنَّ مُكونات المُجتمع تُؤثر في أنماط الانتخاب الطبيعي التي يواجهها النَّوع، ومن ثم مسار التَّطور الذي يسلكه.

يدرس العلماء المجتمعات الحيوية بطرق عدّة، تتراوح بين الملاحظات المُنفصلة والتجارب الواسعة النطاق. في بعض الأحيان، كانت الدِّراسات تركز على المجتمع ككل، وفي أحيان أُخرى على مجموعة جزئية من الأنواع التي يُمكن لها أن تتفاعل مع بعضها. وعلى الرَّغم من عدّ العلماء أحيانًا هذه المجموعات الجزئية مجتمعات (مثال، "مجتمع العناكب")، إلا أنَّ استعمال تعبير **تجمُّع Assemblage** أكثر مُلاءمة للإشارة إلى أن الأنواع المُستعملة هي جزء من المُجتمع الكامل.

صُوّرت المجتمعات بطرق مختلفة

هناك تصوران لتركيب المُجتمعات ووظيفتها. **مبدأ الاستقلالية Individualistic concept**، الذي تبناه H. A. Gleason من جامعة شيكاغو في أوائل القرن العشرين، ينص هذا المبدأ على أنَّ المُجتمع هو تجمُّع للمخلوقات الحية في مكان واحد.

وعلى عكس هذا المبدأ، فإن **مبدأ الكُلِّية (أو الشمولية) Holistic concept** الذي يمكن تتبعه في أعمال العالم كلمنتس F. E. Clements، قبل قرن تقريبًا، قد صور المجتمعات على أنها وحدة مُتكاملة. وعلى هذا، فإنَّ المُجتمع يُمكن تصويره بوصفه مخلوقًا ضخمًا خارقًا تطورت الأنواع المُكونة له معًا لدرجة أنَّها تعمل بوصفها جزءًا من كل أكبر، مثلما تعمل الكِلْية والقلب والرئتين كلها معًا داخل جسم الحيوان. بهذا التَّصور إذن، يكون حجم المُجتمع أكبر من مجموع أجزائه.

هذان التَّصوران يصنعان توقعات مُختلفة عن تكامل المجتمعات عبر الزمان والمكان. إذا كانت المُجتمعات، كما يوحي به مبدأ الاستقلالية، ليست إلا خليطًا من الأنواع تعيش معًا، فإنه بالحركة جغرافيًّا عبر المكان، أو بالعودة عبر الزمان، لا نتوقع رؤية المُجتمع نفسه. أي إنَّ الأنواع يجب أن تظهر، وتختفي بشكل مُستقل، اعتمادًا على حاجات النوع البيئية الخاصة. وعلى العكس، إذا كان المجتمع وحدة مُتكاملة، فإنَّنا سوف نضع التَّوقع المُقابل: يجب أن تبقى المجتمعات عبر الزمان والمكان، إلى أن يتم استبدالها بشكل كامل عن طريق مجتمعات مختلفة تمامًا، عندما تكون التَّغيرات البيئية كبيرة.

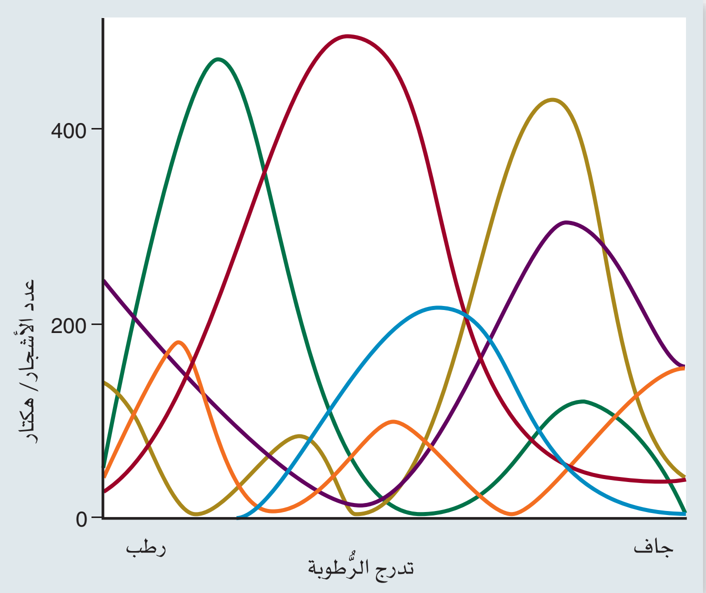
تتغير المُجتمعات مع الوقت

يُفضل علماء البيئة اليوم مبدأ الاستقلالية. والأهم من هذا أن الأنواع يبدو أنها تستجيب بشكل مُستقل لتغير الظروف البيئية. ونتيجة لذلك، فإنَّ تركيب المُجتمع يتغير تدريجيًّا عبر المكان، بحيث تظهر أنواع، وتصبح أكثر وجودًا، في حين تقل وفرة أنواع أخرى، وتختفي أخيرًا.

المثال المشهور على هذا النمط هو وجود أنواع من الشجر في جبال سانتا كاتالينا في أريزونا على طول تدرُّج جغرافي من جاف جدًا إلى كثير الرطوبة. يُوضِّح الشكل 56-2 أنَّ الأنواع يُمكن أن تُغيِّر وفرتها بأنماط، هي على الأغلب، مُنفصلة عن بعضها. نتيجة لذلك، توجد مُجتمعات الأشجار في مواقع مُختلفة في هذه الجبال على شكل متصل، إذ يلتحم الواحد منها مع الآخر، بدلًا من أن تُمثِّل مجموعات مُختلفة مُنفصلة من الأنواع.

الشكل 56-1

مجتمع السافانا الإفريقي. يتكوَّن المجتمع من أنواع -نباتات، وحيوانات، وفطريات، وطلائعيات، وبدائية النوى- توجد في منطقة، في هذه الحالة متنزه إتوشا الوطني في ناميبيا.



الشكل 56–2

وفرة أنواع من الأشجار على طول تدرُّج في الرطوبة على جبال سانتا كاتالينا في جنوب شرق أريزونا. يُمثِّل كل خط وجود نوع مُختلف من الأشجار. نمط وجود كل نوع مُنفصل عن وجود نوع آخر. لذا، فإنَّ تركيب المُجتمع يتغير باستمرار على طول التَّدرُّج.

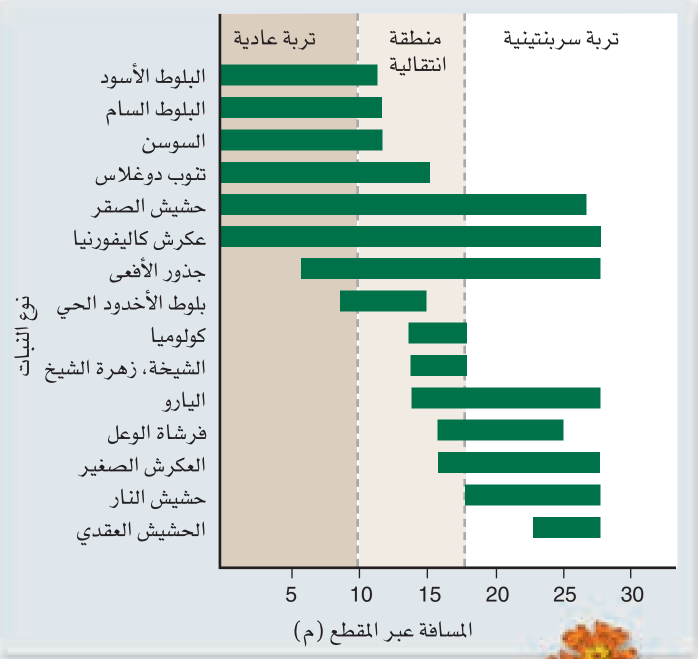
؟ استقصاء

لماذا يقوم النوع بأنماط مختلفة من الاستجابة للتغير في الرطوبة؟

يُمكن مُشاهدة أنماط مُشابهة عبر الزمن في علم دراسة الأحافير. على سبيل المثال، هناك سجل جيد جدًا لمتحجرات أشجار وثدييات صغيرة كانت موجودة في أمريكا الشمالية قبل 20.000 سنة. لقد أظهرت دراسة مُجتمعات ما قبل التاريخ القليلَ من الشبه بالأنواع الموجودة الآن. كثير من الأنـواع التي توجد الآن معًا لم تكن موجودة معًا في الماضي. وبالعكس، فالأنواع التي اعتادت على الوجود في المُجتمعات نفسها لا تتداخل غالبًا اليوم في حدودها الجغرافية. هذه الاكتشافات تُشير إلى أنَّه عندما تغيَّر المُناخ خلال العصور الجليدية، استجابت الأنواع بشكل مُستقل، وليس بإزاحة توزيعها معًا، كما يُتوقع لو أنَّ المُجتمع كان وحدة متكاملة واحدة.

على الرَّغم من ذلك، في بعض الحالات، يتغير ظهور الأنـواع جغرافيًّا في المُجتمع بنمط متناسق. يحدث هذا غالبًا في المناطق الانتقالية بين **مجتمعين Ecotones**، وهي الأماكن التي تتغير فيها البيئة بشكل مُفاجئ. مثلًا، في غرب الولايات المتحدة، تحتوي رقع بيئية أنواعًا من التربة السربنتينية. تختلف هذه التربة عن التربة العادية بطرق عدة، مثلًا، تركيز عالٍ من النيكل والكروم والحديد؛ وتراكيز قليلة من النحاس والكلس. بمقارنة أنواع النباتات التي تعيش في ترب مختلفة ظهر أنَّ هناك مُجتمعات منفصلة توجد في كل نوع تربة، مع انتقال مُفاجئ من نوع إلى آخر خلال مسافة قصيرة (الشكل 56-3). شوهدت عمليات تحوُّل مُشابهة عند التقاء بيئات مُختلفة بشكل كبير مع بعضها. مثلًا عند نقطة التقاء البيئتين: البرية والمائية، أو عند التقاء المراعي مع الغابات.

يشمل المُجتمع كل الأنواع التي تُوجد في المكان نفسه. في مُعظم الحالات، يتنوَّع أعضاء المُجتمع بشكل مُستقل عن بعضهم في الوفرة عبر المكان والزمان.



الشكل 56–3

التغير في تركيب مجتمع عبر المنطقة الانتقالية بين مجتمعين. تجمُّعات النبات على تربة عادية وتربة سربنتينية مُختلفة بشكل كبير، تقع المنطقة الانتقالية بين مجتمع وآخر على مسافة قصيرة.

؟ استقصاء

لِمَ يكون هناك انتقال حاد بين مجتمع حيوي وآخر؟

2-56 مفهوم العشّ البيئي

يُواجه كلّ مخلوق حيّ في المجتمع تحدّيات البقاء بطريقة مُختلفة. **العشّ البيئي Niche** هو مجموع كل الطُّرق التي يستخدم فيها المخلوق مصادر بيئته الخاصة. يُمكن وصف العشّ البيئي بدلالة استعمال المكان، واستهلاك الغذاء، ومدى درجات الحرارة، والبيئة المُناسبة للتّكاثر، وحاجته إلى الرطوبة، وعوامل أخرى.

في بعض الأحيان، لا يتمكّن نوع ما من احتلال كامل عشّه البيئي بسبب وجود أو غياب نوع آخر. يُمكن للنَّوع الواحد أن يتفاعل مع نوع آخر بطرق عدّة، ويُمكن لهذه التَّفاعلات أن يكون لها تأثير سلبي أو إيجابي. من أنواع هذه التَّفاعلات **التنافس بين الأنواع (بين النوعي) Interspecific competition**، و يحدث عندما يحاول نوعان استخدام المصادر نفسها، عندما لا يكون هناك ما يكفي للاثنين. التَّفاعلات الفيزيائية للحصول على المصادر – مثل العراك للدِّفاع عن منطقة، أو لطرد مخلوق من مكان ما – تُعرف **بالتَّنافس التداخلي Interference competition**؛ ويُسمّى استهلاك المصادر نفسها **التنافس الاستغلالي Exploitative competition**.

الأعشاش البيئية الأساسية مُحتملة؛ والأعشاش البيئية المُتحققة حقيقية

يُسمّى كامل العشّ الذي يُمكن للنوع أن يستخدمه، اعتمادًا على حدود تحمّله الفسيولوجية واحتياجاته للمصادر، **العشّ الأساسي Fundamental niche**. وتُسمّى المجموعة الحقيقية من الظروف البيئية، التي تشمل وجود أو غياب الأنواع الأخرى، حيث يستطيع النوع تأسيس جماعة مُستقرة، **العشّ المُتحقق Realized niche**. وبسبب التَّفاعل بين النوعين، فإنَّ العشّ المتحقق يُمكن أن يكون أصغر من العشّ الأساسي للنَّوع بصورة واضحة.

التَّنافس بين الأنواع لاحتلال الأعشاش البيئية

بحثت الدِّراسات الكلاسيكية للعالِم كونل J. H. Connell من جامعة كاليفورنيا، بسانتا بربارا، في التَّفاعل التَّنافسي بين نوعين من البرنقيل يعيشان معًا على الصخور على طول الساحل في سكوتلندا. درس كونل نوعين من هذه المخلوقات، الأول اسمه العلمي *Chthamalus stellatus* يعيش في المياه الضحلة، حيث تعمل الأمواج على تعريضها للهواء، أما النوع الثاني، واسمه العلمي *Semibalanus balanoides* (الاسم *Balanus balanoides* حتى عام 1995) فيعيش في منطقة أعمق، حيث نادرًا ما يتعرض للغلاف الجوي (الشكل 56-4). في هذه الأماكن، يُعدّ الحيز ذا أولوية. في المنطقة الأعمق، حيث تعيش *S. balanoides* عادة، تتنافس *C. Stellatus* معها عن طريق التزاحم على الصخور، فتُقلِّل منها، وتحل محلها، حيث تبدأ هي في النمو، وهذا مثال على التَّنافس التَّداخلي.

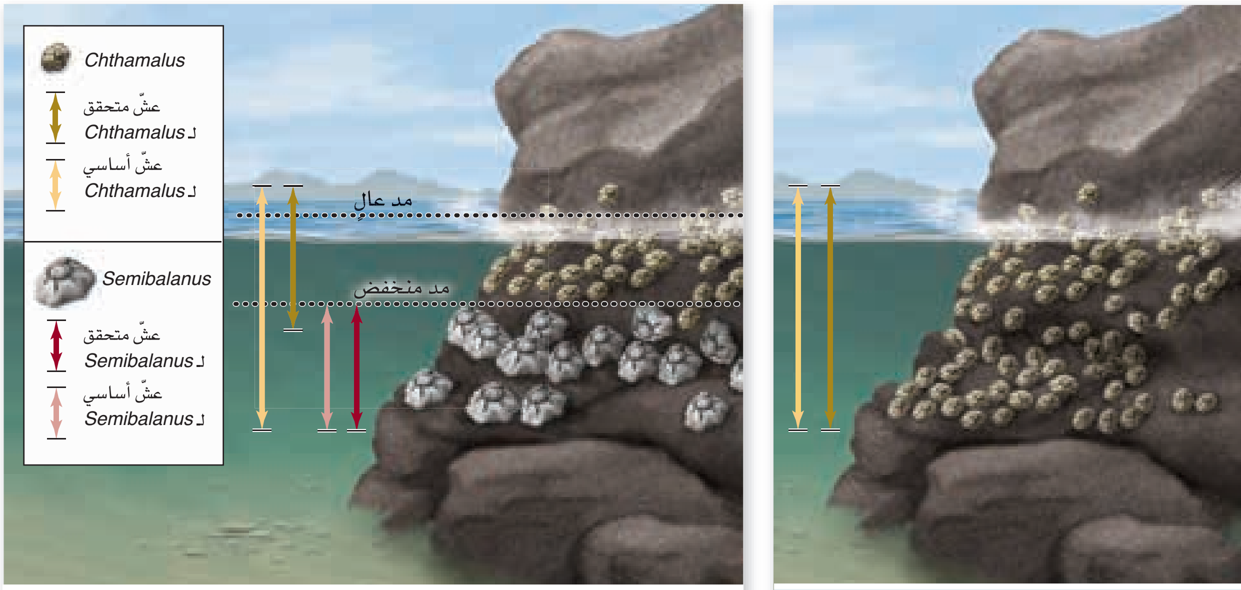
عندما أزال كونل *S. balanoides* من المنطقة، فإنَّ *C. Stellatus* احتلت مكانها بسهولة ما يبيّن عدم وجود عوائق فسيولوجية أو غير ذلك تمنعها من الوجود في هذه المنطقة. في المقابل، لا تستطيع *S. balanoides* العيش والبقاء في المياه الضحلة– حيث توجد *C. Stellatus*؛ لأنها لا تملك التَّكيُّفات الفسيولوجية للحرارة الدافئة التي يمتلكها النوع *C. Stellutus* التي تُمكِّنها من العيش في هذه المنطقة. لذلك، فإنَّ العشّ الأساسيّ *C. Stellatus* يشمل المياه الضحلة والعميقة، ولكن عشّها المتحقق أضيق بكثير؛ لأن *S. balanoids* تتفوَّق عليها تنافسيًّا في أجزاء من عشّها الأساسي. على العكس، فإنَّ العشّ الأساسي والمُتحقق لـ *S. balanoides* يبدو أنهما مُتطابقان.

أسباب أُخرى لتحديد العشّ البيئي

يُمكن لعمليات أُخرى غير التَّنافس أيضًا أن تُحدِّد العشّ المُتحقق للنوع. فمثلًا، أُدخلت حشيشة القديس يوحنا (*Hypericum perforatum*) وأصبحت واسعة

الشكل 56-4

التَّنافس بين نوعين من البرنقيل. العشّ الأساسي لـ *Chthamalus stellatus* يشمل كلًّا من المناطق العميقة والضحلة، ولكن *Semibalanus balanoides* يجبر *C. stallatus* خارجًا من عشه الأساسي الذي يتداخل مع العشّ المتحقق لـ *Semibalanus*

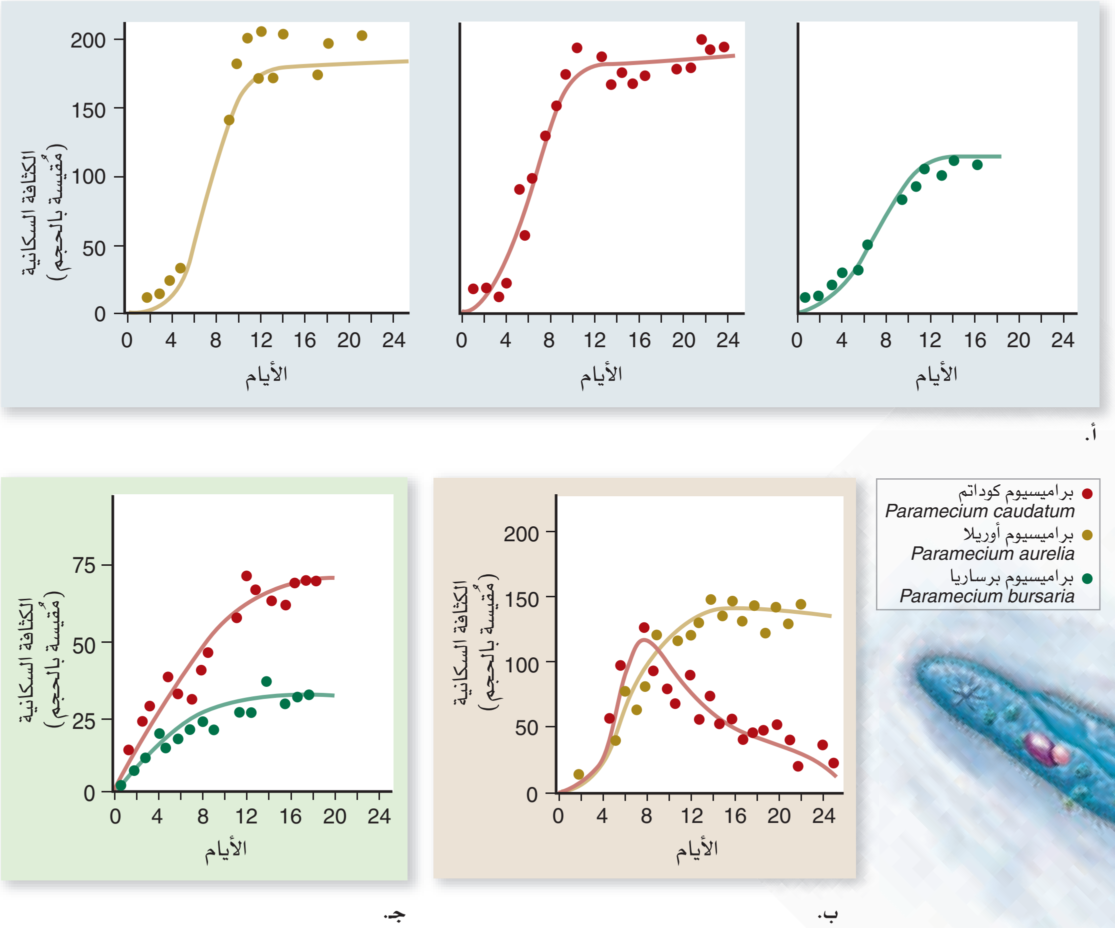


العشّان: الأساسي والمتحقق لـ C.stellatus متشابهان عند إزالة S.balanoides.

C.stellatus و S.balanoides يتنافسان

الشكل 5-56

الإقصاء التّنافسي بين ثلاثة أنواع من البراميسيوم. في العالم المجهري، يُعَدُّ البراميسيوم مفترسًا شرسًا، فهو يفترس الأوليات الصغيرة. أ. وجد العالم جاوس في هذه التجربة أنَّ ثلاثة أنواع من البراميسيوم تنمو جيدًا كلٌّ وحده في أنابيب الاختبار. ب. على الرَّغم من ذلك، تناقص النَّوع *P. caudatum* في العدد لدرجة الانقراض عندما عاش مع النَّوع *P. aurelia* لأنَّ كلا النوعين تشاركا العشّ المتحقق نفسه، وتفوق *P. aurelia* تنافسيًّا على *P.caudatum* من أجل مصادر الغذاء. ج. استطاع *P.caudatum* و *P. bursaria* التعايش معًا؛ لأنَّ لكل واحد منهما عشًّا متحققًا مختلفًا عن الآخر؛ ولهذا تجنبا التَّنافس.



الانتشار في البيئات المفتوحة على طول الأراضي الموجودة في كاليفورنيا إلى أن تمَّ إحضار خنفساء مُتخصِّصة للسيطرة عليها. انخفض حجم جماعة هذا النبات بسرعة، وهو الآن موجود فقط في المناطق الظليلة، حيث لا تتجه هذه الخنفساء. في هذه الحالة، حدَّد وجود المُفترس العشّ المُتحقق للنَّبات.

في بعض الحالات، يُؤدي غياب أنواع أخرى إلى عش متحقق أصغر. فالكثير من نباتات أمريكا الشمالية تعتمد على الحشرات في التَّلقيح؛ وقد قُدِّرت قيمة التَّلقيح للمزارع الأمريكي بأكثر من بليوني دولار سنويًّا. من ناحية أخرى، تقل جماعات المُلقحات حاليًّا لأسباب مُختلفة. جماعات المُحافظة على البيئة قلقون من أن غياب هذه الحشرات من بعض البيئات سيؤدي إلى تضاؤل العشّ الخاص للكثير من النباتات أو اختفائه تمامًا. في هذه الحالة، إن غياب – وليس وجود- نوع آخر هو السبب في أنَّ بيئته المتحققة أصبحت أصغر.

يمكن أن يحدث الإقصاء التنافسي عندما تتنافس الأنواع على مصادر محددة

في تجارب كلاسيكية أُجريت عامي 1934 و 1935، درس العالم الروسي جاوس *G. F. Gause* التنافس بين ثلاثة أنواع من البراميسيوم؛ الحيوان الطلائعي الصغير. كل نوع من هذه الأنواع نما بشكل جيد في أنابيب الزراعة، عندما زُرع وحده، مُتغذيًا على البكتيريا والخميرة التي تتغذى على دقيق الشوفان المُذاب في سائل الزراعة (الشكل 5-56 أ). من ناحية أخرى، عندما زرع جاوس *P. aurelia* مع *P. caudatum* في أنبوب الزراعة نفسه، فإنَّ عدد *P. caudatum* انخفض حتى الانقراض، تاركًا *P. aurelia* وحيدًا (الشكل 5-56 ب). لماذا حدث هذا؟ وجد جاوس أنَّ *P. aurelia* يستطيع النمو أسرع بست مرات من مُنافسه *P. caudatum* لأنَّه قادر على استغلال المصادر المحدودة والمُتاحة بشكل أكبر، وهذا مثال على التَّنافس الاستغلالي.

من تجارب كهذه، كتب جاوس صيغة ما يُسمّى اليوم مبدأ **الإقصاء التَّنافسي Competitive exclusion**. ينص هذا المبدأ على أنَّه إذا تنافس نوعان على مصادر مُحددة، فإنَّ النوع الذي يستخدم المصادر بفاعلية أكبر في النِّهاية يُزيل الآخر من المكان. بكلمات أُخرى، لا يستطيع نوعان لهما العشّ الخاص نفسه الوجود معًا إذا كانت المصادر محدودة.

تداخل البيئات الخاصة (العشّ الخاص) والتعايش المُشترك

في تجربة أُخرى، تحدى جاوس *P. caudatum* النَّوع المُنهزم في تجربته السابقة بنوع ثالث، *P. bursaria* لأنَّه توقع أنَّ هذين النَّوعين يتنافسان على البكتيريا المحدودة بوصفها غذاءً، اعتقد جاوس أن أحدهما سيفوز في النهاية، كما حدث في التَّجربة السابقة. ولكن هذا لم يحدث. وبدلًا من ذلك، عاش النَّوعان في أنبوب الزراعة معًا، وتقاسما مصادر الغذاء.

لقد كان تفسير التَّعايش المُشترك لهذين النوعين بسيطًا. في الجزء العلوي من أنبوب الزراعة، حيث كان تركيز الأكسجين وكثافة البكتيريا مرتفعين، سيطر *P. caudatum* لأنَّه كان قادرًا بشكل أفضل على التَّغذي على البكتيريا. أما في الجزء السفلي من الأنبوب، فكان تركيز الأكسجين أقل، وذلك يُشجِّع نمو

الخميرة، واستقر نوع *P. bursaria* وهذا النوع قادر على التَّغذي بشكل أفضل على الخميرة. البيئة الأساسية الخاصة لكلا النوعين كانت أنبوب الزراعة كاملًا، ولكن البيئة المتحققة كانت جزءًا من الأنبوب. وحيث إنَّ البيئة الخاصة المتحققة للنوعين غير متداخلة كثيرًا، فإن النوعين استطاعا العيش والبقاء. من ناحية ثانية، كان للتَّنافس تأثير سلبي في المُتعايشيْن (الشكل 56-5 جـ). فعندما نمت هذه الأنواع دون تنافس، وصل كلا النوعين لكثافة أكبر بثلاث مرات منها عند نموّها بوجود تنافس.

الإقصاء التنافسي منقحًا

يُمكن اعادة صياغة مبدأ جاوس للإقصاء التنافسي كما يأتي: لا يوجد نوعان يُمكن أن يحتلا البيئة الخاصة نفسها إلى ما لا نهاية عندما تكون المصادر محدودة. وبالتأكيد، إنّ الأنواع يُمكن أن تعيش، بل تعيش معًا، عندما تتنافس على بعض المصادر المُشتركة. مع ذلك، فإنَّ فرضية جاوس تتنبأ بأنه إذا وُجِدَ مخلوقان معًا مدة طويلة، فهذا يشير إلى أن المصادر ليست محدودة، أو أنَّ البيئة الخاصة لهما تختلف دومًا في صفة أو أكثر؛ وإلا، فإنَّ أحد الأنواع يتفوق تنافسيًّا على الآخر، وسوف يتمُّ انقراض النوع الثاني.

التَّنافس قد يؤدي إلى تقسيم المصادر

إنَّ مبدأ جاوس للإقصاء التَّنافسي له نتائج مُهمة: إذا كان التَّنافس على مصدر محدود حادًّا وكثيفًا، فإنَّ أحد الأنواع سيجعل الآخر ينقرض، أو أنَّ الانتخاب الطبيعي يُقلِّل من التَّنافس بينهما.

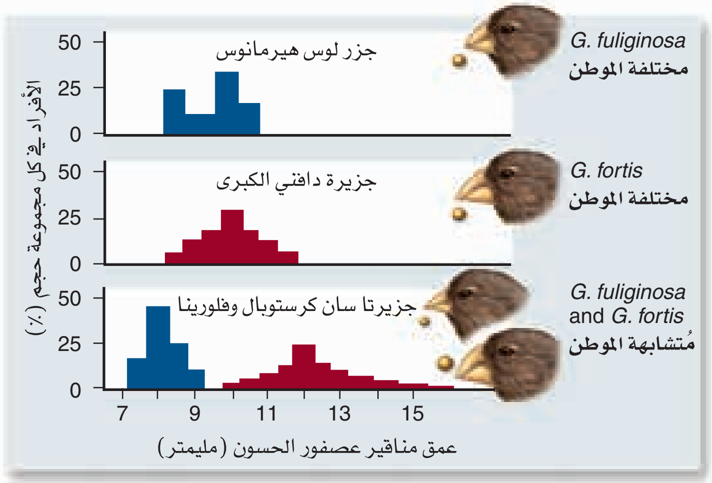
عندما درس عالِمُ البيئة ماك آرثر Robert MacArthur خمسة أنواع من طيور الهازجة المغردة الصغيرة، وآكلة الحشرات، بدا له أنَّها تتنافس على المصادر نفسها. ولكن عندما درس هذه الطيور بدقة أكثر، وجد أنَّ كل نوع يتغذى حقيقةً في جزء مُختلف من أشجار البيسية، ومن ثم فهي تتغذى على مجموعات مُختلفة من الحشرات. فنوع من هذه الطيور يتغذى على الحشرات التي على أطراف الأغصان، ونوع ثانٍ يتغذى على الحشرات بين الأوراق، وثالث يتغذى على ما بين الأغصان السفلية، ورابع في أعالي الأشجار، وخامس على قممها. وعليه، فإنَّ كل نوع من طيور الهازجة تطور كي يستفيد من جزء مُختلف من أجزاء شجرة البيسية. أي إنها قسَّمت العشّ أكثر بينها لكي تتجنب التَّنافس فيما بينها. يُدعى تقسيم العشّ هذا **تقسيم المصادر Resource partition**.

يُمكن أن نرى تقسيم المصادر في الأنواع المتشابهة التي تحتل المنطقة الجغرافية نفسها. مثل هذه الأنواع تتجنَّب التَّنافس غالبًا، بأن يعيش كلّ منها في جزء مُختلف من البيئة، أو باستهلاك طعام مُختلف، أو باستعمال مصادر مختلفة (الشكل 56-6). يُعتقد أنَّ هذا النَّوع من تقسيم المصادر نتج عن عملية الانتخاب الطبيعي، الذي يُسبِّب بداية انشقاق المخلوقات المُتشابهة في استعمال المصادر لتقليل الضغط التنافسي.

الشكل 56-6

تقاسم المصادر بين سحالي الموطن نفسه. أنواع من سحالي *Anolis* على الجُزر الكاريبية تقسم مواطنها بعدة طرق. **أ.** تحتل بعض الأنواع الأوراق والأغصان على قمة الأشجار. **ب.** تحتل أنواع أُخرى الأغصان الصغيرة على الأطراف. **جـ.** وتوجد أُخرى عند قاعدة الجذع. بالإضافة إلى ذلك، **د.** تستعمل بعض الأنواع المناطق العشبية المفتوحة. عندما يحتل نوعان الجزء نفسه من الشجرة، فإنَّهما يأكلان حشرات مُختلفة الحجم، أو يقتسمان المنطقة الحرارية الضيقة لهما؛ فعلى سبيل المثال، قد توجد واحدة من السحالي في المناطق الظليلة، في حين تستجمّ الأخرى في الشمس.

لمعرفة ما إذا كان مثل هذا التَّشعب التَّطوري سيحدث، فإنَّ بالإمكان دراسته بمقارنة الأنواع التي تتداخل حدودها بشكل جزئي فقط. فحيثما يوجد نوعان معًا، فإنهما يتجهان غالبًا نحو إظهار تنوع أكبر في الشكل الخارجي (شكل المخلوق الحي وتركيبه) وفي استخدام المصادر أكثر مما تفعل جماعة من الأنواع نفسها مُختلفة الموطن، ولا توجد مع أنواع أخرى. ويُعتقد أنَّ الفروق الواضحة بين أنواع متحدة الموطن تحابى عن طريق الانتخاب الطبيعي بوصفه وسيلة لتقسيم المصادر، ومن ثم لتقليل المُنافسة، وهذا ما يُدعى **إزاحة الصفات Character displacement**.



الشكل 56-7

استبدال الصفات في طيور حسون داروين. يمتلك نوعان من طيور الحسون (جنس *Geospiza*) مناقير لها الطول نفسه عندما تعيش في مواطن مُختلفة، ولكنها تمتلك مناقير مختلفة الطول عندما تعيش معًا في موطن واحد.

على سبيل المثال، يمتلك حسون داروين في (الشكل 56-7) مناقير مُتشابهة في القياس، حيث تكون العصافير مختلفة الموطن (كلّ منهما يعيش على جزيرة لا يعيش عليها الآخر). أما على الجزر، حيث تكون متحدة الموطن (يعيشان معًا)، فطوَّرت الأنواع مناقير بأحجام مُختلفة، حيث تكيَّف أحدها لأكل الحبوب الكبيرة، وتكيَّف الآخر ليأكل الحبوب الأصغر. إزاحة الصفة هكذا، يُمكن أن تؤدي دورًا مهمًّا في التَّوزيع التَّكيُّفي، جاعلة الأنواع الجديدة تتأقلم مع أجزاء مُختلفة من البيئة، كما بيّنا في (الفصل الـ 22).

الكشف عن التَّنافس بين الأنواع يُمكن أن يكون صعبًا

ليس من السهل تحديد متى يتنافس نوعان. وحقيقة أن نوعين يستخدمان المصادر نفسها لا يعني المنافسة إن كانت المصادر غير محدودة. حتى لو كان حجما الجماعة لنوعين يرتبطان سلبيًّا، كأن يكون حجم جماعة أحد الأنواع كبيرًا، والنوع الآخر يملك حجم جماعة صغيرًا، أو العكس، فقد لا يتنافس النَّوعان على المصادر المحدودة نفسها. بدلًا من ذلك، فإنَّ النَّوعين يُمكن أن يستجيبا بطريقة مختلفة للصفة البيئية نفسها، ربما ينجح أحد النوعين أفضل في الظروف الدافئة، في حين ينجح الآخر في الظروف الباردة.

دراسات تجريبية حول التَّنافس

أحد أفضل الأدلة على وجود التنافس يأتي من الدِّراسات البحثية الميدانية. بإجراء تجارب باستخدام نوعين يوجد كل منهما وحده أو معًا، يستطيع العلماء تحديد ما إذا كان وجود أحد الأنواع يُؤثِّر سلبيًّا في نوع آخر.

مثلًا، توجد أنواع مُختلفة من القوارض آكلة الحبوب في صحارى أمريكا الشمالية. أقام الباحثون عام 1988 سلسلة من المحميات 50 م × 50 م لبحث أثر جرذان الكنغر في هذه القوارض الأصغر، آكلة الحبوب. أُزيلت جرذان الكنغر من نصف هذه المحميات، ولكن ليس من النِّصف الآخر. تحتوي جدران هذه المحميات جميعها على ثقوب تسمح للقوارض بالخروج والدُّخول. ولكن في مساحات الأرض التي أُزيلت منها جرذان الكنغر، فإنَّ هذه الثقوب صغيرة، بحيث لا تتمكن جرذان الكنغر من العودة.

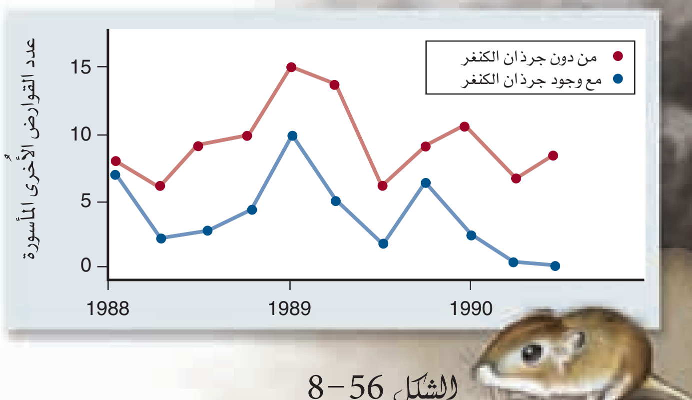
راقب الباحثون مدة 3 سنوات عدد القوارض الموجودة في هذه المحميات. ويُبيِّن (الشكل 56-8)، أنه كان عدد القوارض أعلى بشكل واضح في حالة غياب جرذان الكنغر، ما يُشير إلى أنَّ جرذان الكنغر تتنافس مع القوارض الأُخرى، وتُحدِّد أحجام جماعاتها.

عدد كبير من التَّجارب المُشابهة أشارت إلى أنَّ التَّنافس بين النوعي يحدث بين أنواع كثيرة من النباتات والحيوانات. يُمكن أن نرى تأثير التَّنافس في نواحي بيولوجية الجماعة الأخرى غير الحجم، مثل سلوك المخلوق، ومعدلات نموه. على سبيل المثال، يوجد نوعان من السحالي *Anolis* في جزيرة سانت مارتن الكاريبية. عندما وضع أحد النوعين *A. gingivinus*، في محميات 12 م × 12 م دون النوع الآخر، فإنَّ أفراد هذه السحالي نمت بصورة أسرع، وأقامت في مناطق أخفض مما قامت به السحالي نفسها، عندما وُضعت في محميات مع نوع آخر من السحالي *A. pogus*، التي عادة ما توجد قريبًا من سطح الأرض.

نواحي القصور في الدِّراسات التجريبية

على الرَّغم من أن الدِّراسات التَّجريبية قد تكون وسائل قوية لفهم التَّفاعل بين الأنواع الموجودة معًا، ولكن يشوبها القصور.

بدايةً، الحذر مهم في تدوين النتائج لهذه التَّجارب. فالتَّأثير السلبي لنوع ما في آخر لا يدلّ بشكل تلقائي على وجود التَّنافس. فعلى سبيل المثال، الكثير من الأسماك التي لها الحجم نفسه لها تأثير سلبي في بعضها الآخر، ولكن هذا ليس بسبب التَّنافس، بل ينبع من حقيقة أنَّ البالغين في كل نوع يفترسون اليافعين من النَّوع الآخر.



الشكل 56-8

رصد التنافس بين النوعي. تكشف هذه التَّجربة كيف أنَّ إزالة جرذان الكنغر تُؤثِّر في حجم جماعة قوارض أخرى. بعد إزالة جرذان الكنغر مُباشرةً، ازداد عدد القوارض نسبة إلى المحميات التي تحتوي جرذان الكنغر. لاحظ أنَّ حجم الجماعة (مقيس بعدد الحيوانات المأسورة) اختلف بالتزامن في كلتا المُعالجتين، على ما يبدو بسبب التَّغيرات في الحالة الجوية.

استقصاء

لِمَ تتزايد أعداد أكثر من أنواع القوارض عند إزالة جرذان الكنغر؟

إضافة إلى ذلك، فإنَّ وجود أحد الأنواع يمكن أن يجذب المُفترسات أو الطفيليات التي ستفترس أيضًا النوع الآخر. في هذه الحالة، حتى لو لم يكن هناك تنافس بين النوعين، فإنَّ النوع الثاني يمكن أن يملك حجم جماعة أقل بوجود النَّوع الأول بسبب المُفترسات والطفيليات. وفي الحقيقة، لا نستطيع أن نستثني الاحتمالية السابقة من نتائج تجربة جرذان الكنغر، على الرَّغم من أنَّ التَّقارب الكبير بين المحميات (حيث كانت مُتقابلة) يقترح وجود المُفترسات أو الطفيليات نفسها فيها جميعًا. فإنَّ دراسة التَّجارب تكون أكثر فعالية عندما تترافق مع اختبارات مُفصّلة للعمليات البيئية التي تُسبِّب التَّأثير المُلاحظ لأحد الأنواع في الآخر.

ثانيًا، إنَّ الدِّراسات التَّجريبية ليست دائمًا ملائمة. فمثلًا، زادت جماعات القيوط في الولايات المتحدة في السنوات الأخيرة، وتزامن هذا الازدياد مع انخفاض في عدد الذئاب الرمادية. هل هذا مُؤشر على حدوث تنافس بين النوعين؟ وبسبب حجم حيوانات القيوط والمساحات الجغرافية الكبيرة التي يحتلها كلّ فرد منها، ولأنَّ التَّجارب العملية تحتاج إلى مساحات مُسيَّجة يوجد فيها أحد النوعين أو كلاهما – ولأنَّ كلّ تجربة يجب أن تُكرَّر مرات عدة من أجل التَّحليل الإحصائي – فإن هذه التَّجارب في هذه الحالة غير مُمكنة. وبشكل مُشابه، فإنَّ الدِّراسات على الأشجار بطيئة؛ لأنها تحتاج إلى قرون لاكتشاف التَّنافس بين الأشجار البالغة. في مثل هذه الحالات، فإنَّ الدِّراسات المُفصلة للاحتياجات البيئية لكلّ نوع هو أفضل ما نُراهن عليه لفهم التَّفاعلات بين النوعية.

يُمكن أن تُعرَّف البيئة الخاصة (العشّ) بأنها مجموع الطرق التي يستفيد بها المخلوق من بيئته. التَّفاعل بين النوعي يُمكن أن يؤدي لأن تكون البيئة الخاصة المتحققة أصغر من البيئة الخاصة الأساسية.

إذا كانت المصادر محدودة، لا يُمكن لنوعين احتلال البيئة الخاصة نفسها دون تنافس يُقلل من أعداد أحدهما إلى أن ينقرض.

الأنواع متحدة الموطن غالبًا ما تُجزِّئ المصادر المُتاحة، فتُقلّل حدة التَّنافس بينها.

تُوفر الدِّراسات التجريبية اختبارات قوية لفرضية حدوث التنافس بين النوعي، ولكن هذه الدِّراسات تفتقر إلى الكمال. الدِّراسات البيئية المُفصَّلة مُهمة بغض النظر عما إذا أُجريت هذه التجارب أم لا.

3-56 العلاقات بين المفترس – الفريسة

الافتراس Predation: استهلاك أحد المخلوقات من قبل آخر. بهذا المعنى، يشمل الافتراس كل شيء من اصطياد، وأكل النَّمر للظبي، إلى رعي الغزلان لأعشاب الربيع.

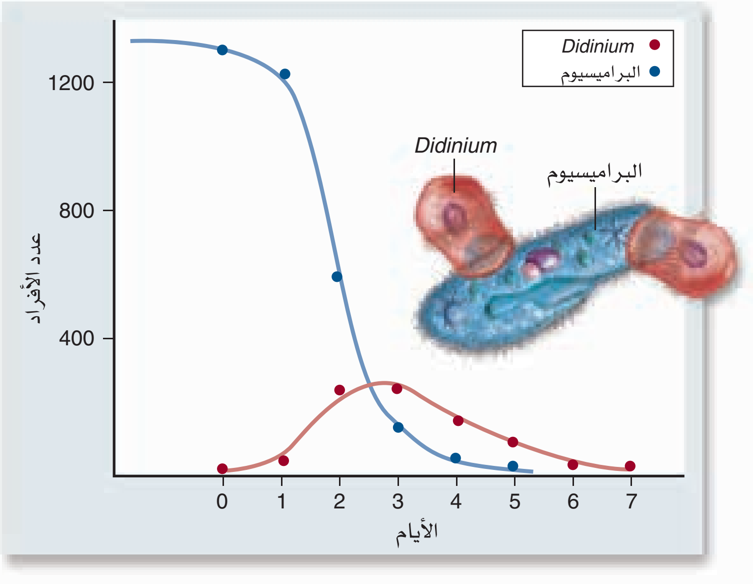
عندما وُضعت جماعات تجريبية، تحت ظروف المُختبر البسيطة، كما يتَّضح في (الشكل 56–9)، مكونة من الطلائعي المُفترس *Didinium* وفريسته من البراميسيوم *Paramecium*، غالبًا ما يقضي المُفترس على فريسته، ثم ينقرض؛ لأنَّه لم يبقَ له شي يأكله. إذا وُفرت ملاجئ (أماكن آمنة) للبراميسيوم، من ناحية ثانية، فإنَّ جماعاته تصل إلى مستويات مُنخفضة، ولكن لا تنقرض. عندما يكون مستوى جماعة الفريسة مُنخفضًا، فإنَّها ستُوفر غذاء غير كافٍ للمُفترس، مسببةً انخفاض جماعته. وعندما يحدث هذا، فإنَّ جماعة الفريسة ستتعافى.

يُؤثِّر الافتراس بقوة في جماعة الفريسة

في الطبيعة، للمُفترسات تأثير كبير غالبًا في جماعات الفريسة. وكما أشار المثال السابق على كل حال، فإن التَّفاعل هو مسار في اتجاهين: إذ يُمكن أن تُؤثر الفريسة أيضًا في ديناميكية مُجتمع المُفترس. إن نواتج مثل هذه التَّفاعلات مُعقَّدة، وتعتمد على عوامل عدَّة.

انفجار جماعة الفريسة وانهيارها

بعض أكثر الأمثلة مأساوية على التَّرابط بين المُفترسات وفرائسها يتضمن مواقف أدخل فيها الإنسان، أو أزال عددًا كبيرًا من المُفترسات من منطقة. على سبيل المثال، إزالة عدد كبير من اللاحمات من أماكن كثيرة في شرق الولايات المتحدة أدى إلى انفجار في أعداد الغزال ذي الذيل الأبيض، الذي عرّى المنطقة من كل الحياة النَّباتية القابلة للأكل التي استطاع الوصول اليها. وبشكل مُماثل، عندما تمَّ



الشكل 56–9

المفترِس والفريسة في العالم المجهري. عند إضافة المُفترس *Didinium* إلى جماعة براميسيوم، ارتفع عدد *Didinium* في البداية، وتناقص عدد براميسيوم. عند اختفاء جماعة البراميسيوم، مات *Didinium* أيضًا.

استقصاء

؟ ***اقترح طرقًا عدة تُغيِّر بها هذه التَّجربة، بحيث لا ينقرض البراميسيوم؟***

اصطياد أعداد كبيرة من ثعلب الماء لدرجة الانقراض على السواحل الغربية من الولايات المتحدة، انفجرت أعداد قنفذ البحر؛ الفريسة الأساسية لثعلب الماء.

وعلى العكس، فإنَّ إدخال الجرذان والكلاب والقطط إلى جُزر عدّة حول العالم، أدى إلى القضاء على البيئة الحيوانية المُستوطِنة هناك. فلقد تعرَّضت جماعات من سلاحف جلاباغوس على جزر عدّة للتَّهديد بالانقراض عند إدخال الجرذان والكلاب والقطط التي تأكل البيض والسلاحف الصغيرة. وبشكل مُشابه، فإنَّ أنواعًا عدَّة من الطيور والزَّواحف تمَّ القضاء عليها في نيوزيلندة عن طريق الجرذان المُفترسة، والآن هي موجودة فقط في جزر قليلة بعيدة عن الشاطئ، بحيث لا تصل إليها الجرذان. في جزيرة ستيفن، قرب نيوزيلندة، كلّ طير من طيور الصَّعْو في الجزيرة، الذي انقرض الآن، تمَّ قتله على يد قط وحيد لحارس المنارة.

يتضمن مثال كلاسيكي على الدور الذي يؤديه الافتراس في المجتمع، إدخال نبات الصّبّار الشوكي إلى أستراليا في القرن التاسع عشر. في غياب المُفترسات، انتشر الصبار بشكل كبير، بحيث احتل عام 1925، 12 مليون هكتار من الأراضي مُشكِّلًا حاجزًا من الأشواك لا يُمكن اختراقه، ما جعل رعي الماشية فيه صعبًا. للتَّحكُّم في نموّ الصّبّار، أُدخل مُفترس، يُدعى العّث *Cactoblastis cactorum*، من موطنه الأصلي الأرجنتين، بداية 1926. وعام 1940، انخفضت أعداد الصّبّار كثيرًا، ويوجد الآن على شكل جماعات صغيرة.

الافتراس والتَّطور المُشترك

يُشكل الافتراس ضغطًا انتخابيًّا قويًّا على جماعات الفريسة. فأي صفة يُمكن أن تُقلّل من احتمالية الصيد يجب أن تُحابى بقوة. إنَّ تطور مثل هذه الصفات، بدوره، يجعل الانتخاب الطبيعي يُفضِّل التَّكيُّف المُعاكس في جماعات المُفترسات. تُسمّى العملية التي يتمُّ فيها اختيار هذه التَّكيفات بشكل متداخل في الفريسة والمفترس **التَّطورَ المُشتركَ Coevolution**. يُمكن أن ينشأ سباق تطور مشترك يُطوِّر فيه كلٌّ من المُفترس والفريسة باستمرار دفاعات وطرقًا أفضل للالتفاف على هذه الدِّفاعات. في الأجزاء التي تلي، ستتعلم أكثر عن هذه الدِّفاعات والاستجابات.

تكيُّفات النبات تُدافع ضد العاشبات

طوَّرت النباتات طرقًا عدّة تحميها من العاشبات، أكثرها وضوحًا الدِّفاعات الشكلية: تؤدي أنواع الأشواك المُختلفة دورًا في عدم تشجيع حيوانات الرَّعي؛ وشعيرات النبات، خاصةً التي لها طرف صمغي، لاصق، تُعيق الحشرات آكلة العشب. بعض النباتات، مثل الأعشاب، تُراكم السيليكا في الأوراق، ما يُقوي النباتات ويحميها. إذا وُجِدَتِ السليكا بشكل كافٍ، فإنَّ النبات يُصبح قاسيًا صَعْبَ الأكل.

الدِّفاعات الكيميائية

الدِّفاعات الكيميائية، مثل الدِّفاعات الشكلية، مُهمة أيضًا، حيث توجد بشكل كبير في النباتات. تمتلك النباتات تكيُّفات كيميائية رائعة تستخدمها لمُقاومة العاشبات. على سبيل المثال، بيَّنت دراسات حديثة أنَّه إذا هاجمت يرقات الفراشات أوراق نبات التَّبغ، فإنَّ هذه النباتات تُطلق مواد كيميائية إلى الهواء تجذب نوعًا من البقِّ يتغذى على يرقات الفراشات (نوقش الموضوع في الفصل الـ40).

المركبات الكيميائية الثانوية Secondary chemical compounds من أشهر الدِّفاعات الكيميائية في النباتات ضد العاشبات وأهمها. تتميَّز هذه المركبات عن المركبات الأولية، التي هي مُكونات تفاعلات كيميائية أيضية أساسية، مثل التَّنفس. فنباتات كثيرة، وعلى ما يبدو أيضًا بعض الطحالب، تحتوي مركبات كيميائية ثانوية مُختلفة ومتنوعة التَّركيب تكون إما سامة لمُعظم العاشبات، أو تُفسد عمليات الأيض عندها بشكل كبير، مثل، إيقاف التطور الطبيعي ليرقات الحشرات. ونتيجة لهذا، فإنَّ مُعظم العاشبات تميل إلى تجنُّب النباتات التي تحتوي مثل هذه المركبات.

العائلة الخردلية (Brassicacea) تنتج مجموعةً من المواد الكيميائية تُعرف باسم زيوت الخردل. هذه الزيوت تُعطي عطرًا ومذاقًا لاذعًا لنباتات تشمل الخردل، والملفوف، والجرجير، والفجل. إن المذاق الذي نستمتع به يدلّ على وجود مُركبات كيميائية سامة لمجموعات كثيرة من الحشرات. وبشكل مُشابه لهذا، فإنَّ نباتات من العائلة الصقلابية (Asclepiadaceae) وعائلة نباتات قاتل الكلب (Apocynaeae) تُفرزان عصيرًا حليبيًّا يمنع العاشبات من أكلها. إضافة إلى هذا، فإنَّ هذه النباتات تحتوي على سكريات قلبية، وهي جزيئات يُمكن لها أن تُسبِّب آثارًا قاسيةً وضارة على وظيفة القلب في الفقريات.

الاستجابات التَّطورية المُترافقة للعاشبات

ترتبط مجموعات مُعينة من العاشبات مع كل عائلة، أو مع مجموعة من النباتات المحمية بنوع معين من المركبات الثانوية. هذه العاشبات قادرة على التَّغذي على هذه النباتات دون أن تُؤذيها، وكأنّ هذه النباتات هي غذاؤها الوحيد.

على سبيل المثال، تتغذى يرقات فراشات الملفوف (تحت العائلة Pierinae) بشكل خاص على نباتات عائلة الخردل وعائلة الكَبَر، إضافة إلى أعداد قليلة أُخرى من عائلات صغيرة تحتوي على زيوت الخردل (الشكل 56-10). وبشكل مُشابه، فإنَّ يرقات الفراشات الملكية الضخمة (تحت عائلة Danainae) تتغذى على عائلات نبات الصقلاب ونبات قاتل الكلب. كيف تتمكن هذه الحيوانات من تجنُّب الدِّفاعات الكيميائية للنباتات؟ وما الأُصول التَّطورية والعواقب البيئية لمثل هذه الأنماط من التَّخصص؟

أ.

ب.

الشكل 56-10

آكلات الأعشاب من الحشرات مُتكيِّفة جيدًا مع عائلاتها من النباتات. أ. تتموَّه اليرقات الخضراء لفراشات الملفوف البيضاء، *Pieris rapae*، على أوراق الملفوف وعلى النباتات الأخرى التي تتغذى عليها. وعلى الرَّغم من أنَّ زيوت الخردل تحمي هذه النباتات من مُعظم آكلات الأعشاب، فإنَّ فراشة الملفوف البيضاء لها القدرة على تكسير مُركبات زيت الخردل. ب. فراشة ملفوف بيضاء بالغة.

أ.

ب.

الشكل 56–11

طائر الزرياب الأزرق يتعلَّم ألا يأكل الفراشات الملكية. أ. هذا الزِّرياب الأزرق المُربى في الأقفاص لم يُشاهد الفراشة الملكية قبل أن يُحاول أكلها.

ب. الطائر نفسه يتقيَّأ الفراشة بعد دقائق عدة. وهذا الطائر ربما يتجنَّب الإمساك بأي حشرة سوداء – برتقالية في المُستقبل.

يُمكن أن نضع تفسيرًا مُحتملًا لتطور مثل هذه الأنماط المُحدَّدة. عندما أصبح لها القدرة على صنع زيوت الخردل، فإنَّ أصول نباتات الخردل والكبر أصبحت تحت الحماية مدة من الزمن ضد أغلب، أو كلّ العاشبات التي تتغذى على النباتات الأخرى في المنطقة. وعند نقطة مُعينة، فإنَّ بعض مجموعات الحشرات – مثلًا، فراشات الملفوف – تطورت وظهرت لها القدرة على كسر زيوت الخردل، وبهذا تمكَّنت من أكل هذه النباتات دون أن تضر نفسها. وبتطويرها لهذه القدرة، أصبح للفراشات القدرة على استخدام مصادر جديدة دون أن تتنافس مع العاشبات الأخرى. وكما رأينا في (الفصل الـ 22)، فإنَّ التَّعرض لمصادر قليلة الاستعمال يؤدي غالبًا إلى تنوع تطوري وإشعاعات تكيُّفية.

تكيُّفات الحيوان تحميه من المُفترسات

تحصل بعض الحيوانات التي تتغذى على نباتات غنية بالمركبات الثانوية على فائدة إضافية. فمثلاً، عندما تتغذى يرقات الفراشات الملكية على نباتات من عائلة الصقلاب، فإنَّها لا تحطم السكريات القلبية التي تحمي هذه النباتات من العاشبات، بل تقوم هذه الحشرات بتركيز هذه المركبات وتخزينها في الأجسام الدُّهنية؛ ثم تنقلها عبر مرحلة الخادرة إلى البالغين، وحتى إلى بيوض الجيل المقبل.

إنَّ إدخال السكريات القلبية في المراحل جميعها يحمي دورة حياة هذه الفراشة من المُفترسات. فالطائر الذي يتغذى على هذه الفراشة سُرعان ما يتقيؤها (الشكل 56-11) ويتجنَّب مُستقبلًا الفراشة الملكية البالغة التي تتميَّز بالخطوط البرتقالية والسود. لكن بعض الطيور طوَّرت القدرة على تحمل مثل هذه المركّبات الكيميائية الواقية؛ ويُمكن لهذه الطيور أكل الفراشات الملكية.

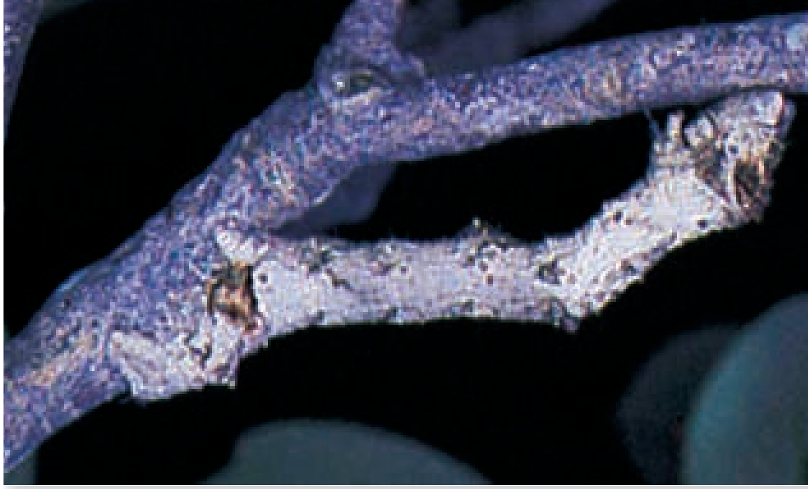
الدِّفاعات الكيميائية

تصنع الحيوانات، وتستعمل أيضًا شبكة مخيفة من المواد الدِّفاعية. يستخدم النحل، واليعاسيب والقمل المُفترس، والعقارب، والعناكب، ومفصليات أخرى كثيرة موادّ كيميائيةً للدِّفاع عن نفسها ولقتل الفريسة. إضافة إلى هذا، ظهرت طرق دفاع كيميائية عدَّة مُختلفة في اللافقريات البحرية، وعدد كبير من الفقريات، مثل الضفادع الأفاعي، والأسماك، وبعض الطيور.

فضفادع السهم السامة من العائلة Dendrobatidae تستطيع إنتاج مادة سامّة قاعدية في المُخاط الذي يُعطي جلدها الملون الزَّاهي؛ وهذه المواد القاعدية سامة للحيوانات التي تُحاول أكل هذه الضفادع (الشكل 56-12). بعض هذه السموم قوية لدرجة أنَّ بضعة ميكروجرامات منها كافية لقتل شخص إذا حُقنت في مجرى دمه. أكثر من 200 نوع مُختلف من المواد القاعدية عُزلت من هذه الضفادع، بعضها ذو دور مهم في الأبحاث العصبية العضلية. وبشكل مُشابه، فإنَّ هناك أبحاثًا مكثفة تجري على حيوانات بحرية وزواحف سامة، وطحالب، ونباتات زهرية، للوصول إلى أدوية جديدة لمكافحة السّرطان وأمراض أخرى، أو لاستعمالها مضادات حيوية.

الشكل 56–12

الدِّفاعات الكيميائية عند الفقريات. الضفادع من العائلة *Dendrobatidae*، الموجودة في غابات أمريكا الوسطى والجنوبية، سامة جدًا للفقريات؛ لقد تمَّ التَّعرف إلى 80 نوعًا من المواد القاعدية السامة من الأنواع المُختلفة لهذا الجنس. تُعلن هذه الضفادع عن سميتها بألوان زاهية. وبسبب الغريزة أو التَّعلُّم، فإنَّ المُفترسات تتجنب الألوان الزاهية لهذه الأنواع التي من دونها يُمكن أن تكون فريسة سهلة.



الشكل 56–13

التَّلوين الإخفائي والشكل. يرقة دودة الإنش (*Nacophora quernaria*) (المُتدلية من الغُصين العلوي) تُشبه إلى حد كبير الغُصين.

التلوين الدِّفاعي

كثير من الحشرات التي تتغذى على نباتات الصقلاب لها ألوان زاهية؛ تعلن عن طبيعتها السامّة عن طريق طريقة بيئية تُعرف باسم **التلوّن التَّحذيري Warning coloration**.

الألوان الجميلة اللافتة للانتباه ميزة للحيوانات السامة التي تَلدغ لطرد المُفترس، أما المخلوقات التي لا تملك دفاعات كيميائية فنادرًا ما تملك ألوانًا زاهية. وفي الحقيقة، فإن الكثير من هذه الحيوانات لها ألوان تَخَفّ، لون يندمج أو ينسجم مع المُحيط، وبهذا يختفي الحيوان عن المُفترس (الشكل 56-13). إنَّ الحيوانات المُموّهة في العادة لا تُوجد مع بعضها على شكل جماعات؛ لأنَّ المُفترس إذا اكتشف أحدها، فإنَّه يجد المفتاح لإيجاد الآخرين.

المحاكاة تمكّن نوعًا مُعينًا من استغلال طرق الدِّفاع لنوع آخر

خلال مسار تطورها، أصبح الكثير من الأنواع يُشابه الأنواع غير المُستساغة التي تملك ألوانًا تحذيرية. فيكتسب المخلوق المُقلّد إيجابيةً بمُشابهته للنموذج المُقزِّز. هناك نوعان من المحاكاة معروفان: المحاكاة الباتيزي، والتقليد المولاري.

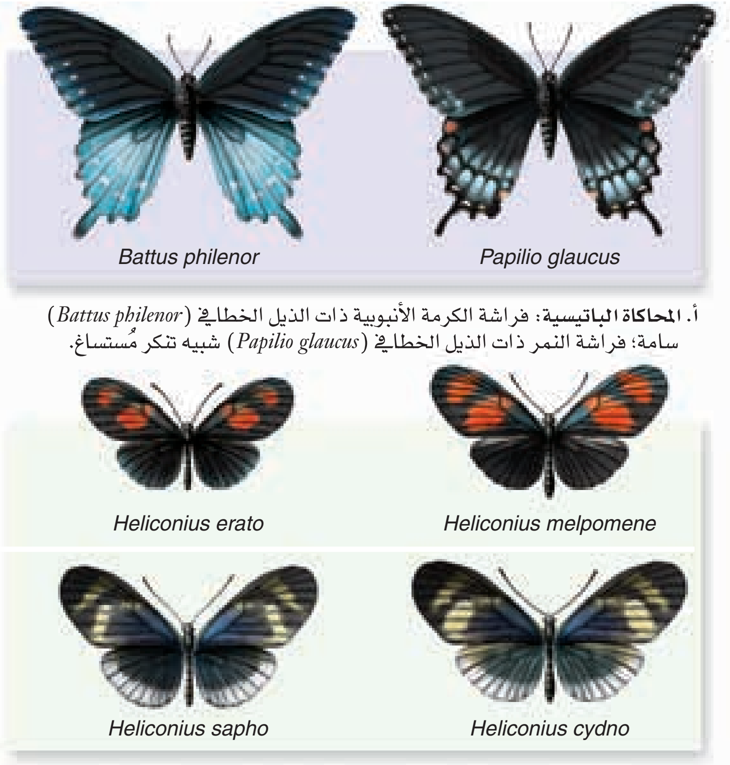
المحاكاة (التقليد) الباتيسية

سُميت **المحاكاة الباتيسية Batesian mimicry** بهذا نِسبةً إلى عالِم الطبيعية البريطاني هنري بيتس، الذي أبرز هذا النوع من التقليد إلى اهتمام العامّة عام 1857. عندما كان بيتس في رحلته إلى منطقة الأمازون في أمريكا الجنوبية، اكتشف أنَّ الكثير من الحشرات سائغة المذاق تُشبه الحشرات زاهية الألوان، مُقزِّزة المذاق. فسّر بيتس هذا بأنَّ المُقلّد سوف يتمُّ تجنبه من قِبَل المُفترسات، التي تنخدع بالتّقليد لاعتقادها أنَّ المُقلّد هو من الأنواع البغيضة.

الكثير من الأمثلة المعروفة على المحاكاة الباتيسية يقع ضمن الفراش والعث. يجب أن تستخدم المُفترسات أدلة بصرية لاصطياد فرائسها من هذه الحشرات؛ وإلا، لن يكون لأنماط اللون المُتشابه أي أهمية بالنِّسبة إلى المُفترسات المتوقعة. تُشير أدلة متزايدة على أنَّ المحاكاة الباتيسية تدخل فيها أدلة غير بصرية، مثل الشم، على الرَّغم من أنَّ مثل هذه الأمثلة أقل وضوحًا للإنسان.

أنواع الفراشات التي تقدم نماذج للمحاكاة الباتيسية، وبشكل لا يدعو للدهشة، هي أعضاء في مجموعات تتغذى يرقاتها على واحد، أو على القليل من عائلات النباتات القريبة من بعضها. إن العائلات النباتية التي تتغذى عليها محمية بمواد كيميائية سامة. تقوم هذه الفراشات النموذج بإدخال الجزيئات السامة إلى أجسامها من هذه النباتات. في المقابل، تنتمي الفراشات المُقلِّدة إلى مجموعات تمتلك يرقاتها عادات غذائية ليست محدودة أو محصورة. تتغذى الفراشات كاليرقات، على أعداد مختلفة من العائلات النباتية غير المحمية بالمواد الكيميائية السامة.

أحد المُقلِّدين الذي دُرِسَ بكثرة في أمريكا الشمالية كان فراشات النّمر ذات الذيل الخطافي، التي تنتشر عبر شرق الولايات المتحدة وكندا (الشكل 56-14 أ). في المساحات التي توجد فيها فراشات الكرمة الأنبوبية ذات الذيل الخطافي السامة، تكون إناث فراشات النمر ذات الذيل الخطافي مُتعدِّدة الأشكال، ويُشبه أحد ألوانها إلى حد كبير في مظهره فراشات الكرمة الأنبوبية ذات الذيل الخطافي.



أ. **المحاكاة الباتيسية:** فراشة الكرمة الأنبوبية ذات الذيل الخطافي (*Battus philenor*) سامة؛ فراشة النمر ذات الذيل الخطافي (*Papilio glaucus*) شبيه تنكر مُستساغ.

ب. **المحاكاة المولارية:** زوجان مُتشابهان؛ كلاهما غير مستساغ.

الشكل 56–14

المحاكاة. أ. المحاكاة الباتيسية. فراشات الكرمة الأنبوبية ذات الذيل الخطافي، *Battus philenor*، محمية من الطيور ومُفترسات أُخرى بالسموم التي تشتقها من الطعام الذي تأكله اليرقات، وتخزِّنه داخل أجسامها. تظهر فراشات الكرمة الأنبوبية ذات الذيل الخطافي البالغة طبيعتها السامة، عن طريق الألوان التَّحذيرية. فراشات النمر ذات الذيل الخطافي، *Papilio glaucus*، تحاكي باتيسيًّا فراشة الكرمة الأنبوبية ذات الذيل الخطافي السامة، ولكن لا يوجد فيها المواد السامة. **ب.** زوجان من المُقلدات المولارية. *Heliconius erato* و *H. melpomene* فراشات مُتشابهة الموطن، كل هذه الفراشات غير مستساغة. لقد طوَّرت أنماط الألوان نفسها؛ لأنها في المواطن نفسها، وذلك للتَّقليل من عملية افتراسها، تحتاج المُفترسات إلى التَّعلُّم على نمط واحد؛ لكي تتجنَّب باقي الأنماط.

إنَّ يرقات فراشات النمر ذات الذيل الخطافي تتغذى على أشجار مُختلفة، تشمل نبات الخزامى والحور والكرز، ولا تكون اليرقات ولا الفراشات اليافعة ذات طعم غير مستساغ للطيور. ومن المثير للاهتمام أنَّ المحاكاة الباتيسية الموجودة في فراشات النمر ذات الذيل الخطافي اليافعة ليس موجودًا في يرقاتها: فاليرقات تختبئ على الأوراق، بشكل يُشبه فضلات الطيور، في حين تظهر يرقات حشرات الكرمة المُقززة بوضوح شديد.

المحاكاة الموليرية

نوع آخر من المحاكاة، هو **التقليد الموليري Mullerian mimicry**، نِسبةً إلى الألماني فرتز مُولر، الذي وصفه أولًا عام 1878. في هذا النوع من المحاكاة، الكثير من أنواع الحيوانات غير المُترابطة، ولكنها محمية أصبحت تُشبه بعضها بعضًا (الشكل 56-14 ب). إذا كانت هذه الحيوانات التي يشبه أحدها الآخر جميعها سامة أو خطرة، فإنَّها تكسب إيجابية؛ لأنَّ المفترس سيتعلم بسرعة أكبر تجنُّب هذه الحيوانات. في بعض الحالات، تُطوّر جماعات المُفترسات تجنُّبًا فطريًّا لهذه الأنواع؛ ويُمكن لمثل هذا التَّطور أن يحدث بشكل أسرع إذا كانت الفرائس الخطرة مُشابهة لبعضها.

في كلا النَّوعين من المحاكاة المذكورَين، يجب ألا يشبه المُقلِّد والمُقلَّد بعضهما فقط، ولكن يتصرفان أيضًا مثل بعضهما. فمثلا، أعضاء عائلات مُختلفة من الحشرات التي تُشبه إلى حد كبير الدبابير تتصرف بشكل عجيب مثل الدبابير التي تُقلِّدها، إذ تطير غالبًا من مكان إلى آخر بشكل نشيط.

يُمكن أن يكون للافتراس تأثير رئيس في جماعات الفريسة. ونتيجة لهذا، تُطوِّرُ أنواع الفرائس غالبًا تكيُّفاتٍ دفاعية.

الكثير من النباتات تحمي نفسها من مُعظم العاشبات عن طريق المركَّبات الثانوية. وحالما تُطور أنواع محددة من العاشبات المقدرة على التَّغذية على أنواع هذه النباتات، فإنها تنجح في الوصول إلى مصدر جديد، وتستغله دون أن تُنافسها عاشبات أُخرى.

تُدافع الحيوانات عن نفسها ضد المُفترسات بدفاعات كيميائية، وألوان تحذيرية، وبالخداع.

في المحاكاة الباتيسية، النوع غير المحمي يُشبه النوع الآخر الذي يكون غيرَ مستساغ، وكلا النوعين يملكان ألوانًا تحذيرية. في المحاكاة الموليرية، اثنان أو أكثر من الأنواع المحمية غير المُرتبطة يُشبه أحدها الآخر، فتحصل على نوع من أنواع الدِّفاع الجماعي.

4-56 الأنواع المُتعدِّدة لتفاعلات الأنواع

النباتات، والحيوانات، والبدائيات، والفطريات، وبدائيات النوى التي تعيش في مجتمعات معًا تغيّرت، وتكيف كلّ منها مَعَ الآخر خلال ملايين السنين. كنا قد ناقشنا الافتراس والتَّنافس، ولكن هناك أنواعًا أخرى من التفاعلات البيئية تحدث. فعلى سبيل المثال، تطوّر كثير من خصائص النباتات الزهرية بشكل مرتبط مع انتشار جاميتاتها عن طريق الحيوانات (الشكل 56-15). وهذه الحيوانات، طوَّرت في المُقابل، عددًا من الصفات الخاصة مكَّنتها من الحصول على الغذاء أو المصادر الأخرى بشكل فعال من النباتات التي تزورها، وغالبًا من أزهارها. في أثناء حدوث هذا، يلتقط الحيوان حبوب اللقاح، التي يُمكنه أن يضعها على النباتات التي يزورها، أو يترك بذورًا في مكان في البيئة، وأحيانًا على مسافات بعيدة من النبات الأصلي.

يتطلب التَّكافل تفاعلًا طويل المدى

في **التَّكافل Symbiosis**، يتفاعل نوعان أو أكثر من المخلوقات مع بعضهما بعلاقات مُحكَمة ودائمة تقريبًا. العلاقات التَّكافلية جميعها تحمل إمكانية التَّطور المُشترك بين المخلوقات المُرتبطة، وفي حالاتٍ كثيرةٍ تكون نتائج هذا التَّطور المُشترك تركيبًا مُعقَّدًا ومثيرًا للاهتمام.

من الأمثلة على التَّكافل الأشنات، التي هي علاقة بين الطحالب والفطريات. مثال آخر الفطريات الجذرية، التي هي ارتباط بين فطريات وجذور مُعظم أنواع النباتات. تُسهِّل الفطريات امتصاص النبات لبعض المواد الغذائية، الذي بدوره يُزوِّد الفطر بالكربوهيدرات (ناقشنا موضوع الفطريات الجذرية والأشنات بشكل أوسع في الفصل الـ29). وبشكل مُشابه، فإنَّ عُقد الجذور الموجودة في البقوليات، وفي أنواع أخرى من النباتات تحتوي على بكتيريا تُثبِّت النيتروجين الجوي ليصبح مُتاحًا للنبات المُضيف.

الشكل 56-15

التَّلقيح عن طريق الخفاش. كثير من الأزهار نشأت مع أنواع أُخرى لتسهيل نقل حبوب اللقاح. الحشرات معروفة بشكل كبير بوصفها مُلقحات، ولكنها ليست الوحيدة: الطيور، والخفافيش، وحتى بعض الجرابيات والسحالي تعمل بوصفها ملقحات لبعض أنواع النبات. لاحظ حمولة حبوب اللقاح على خرطوم الخفاش.

في المناطق الاستوائية، يوجد النمل قاطع الأوراق بكثرة، لدرجة أنَّه يستطيع إزالة ربع المساحة الكلية السطحية أو أكثر لأوراق النبات في مساحة مُعيَّنة. لا يأكل هذا النمل أوراق النبات مباشرة، بل يأخذها إلى أعشاشه تحت الأرض، حيث يمضغها ويلقحها بأبواغ فطريات مُعينة. هذه الفطريات تربيها جماعة النمل بعناية كبيرة، بحيث تتكاثر باستمرار. من ناحية أخرى، فإنَّ الفطريات تُشكِّل الغذاء الأساسي للنَّمل وليرقاته. إن العلاقة بين هذا النَّمل والفطريات من الأمثلة المُمتازة على التَّكافل. تقترح الدِّراسات الجينية الحديثة باستعمال DNA والساعة الجزيئية (الفصل الـ23) هذه العلاقة التكافلية القديمة، إذ نشأت منذ أكثر من 50 مليون سنة.

تشمل الأنواع الأساسية للتَّكافل: (1) **التَّعايش Commensalism**، يستفيد أحد النوعين، في حين لا يستفيد النوع الآخر، ولا يُصيبه أذى. (2) **التَّقايض Mutualism**، يستفيد كلا النوعين. (3) **التَّطفل Parasitism**، يستفيد أحد النوعين، ويتضرر الآخر. يُمكن اعتبار التَّطفل نوعًا من أنواع الافتراس، على الرغم من أنَّ المخلوق الذي يتمُّ افتراسه هنا لا يموت بالضرورة.

يُفيد التَّعايش نوعًا واحدًا، وهو متعادل بالنسبة إلى الآخر (لا يضرّه ولا ينفعه)

في التَّعايش، يستفيد نوع واحد، والثاني لا يستفيد، ولا يضار بسبب هذا التفاعل. في الطبيعة، تكون أفراد نوع ما متصلة فيزيائيًّا مع أفراد نوع آخر. فمثلًا، تنمو النباتات المُتسلقة على أغصان نباتات أخرى، والنبات المُضيف لا يتأذى، في حين يستفيد النبات المُتسلق. مثال آخر السرخس الإسباني، في جنوب الولايات المتحدة، الذي يتعلَّق بالأشجار. ينمو هذا السرخس وأفراد أخرى من جنسه، من عائلة الأناناس على الأشجار لتصل إلى ضَوء الشمس؛ وهي لا تؤذي الأشجار (الشكل 56-16).

وبشكل مُشابه، تنمو حيوانات بحرية مُختلفة، مثل البرنقيل، على حيوانات بحرية نشطة الحركة، مثل الحيتان، وبهذا فهي تُحمَل من مكان إلى آخر دون جهد تبذله. وعليه، فإن هذه الحيوانات تحصل على الحماية من الافتراس أكثر مما لو كانت ثابتة في مكان واحد، ويُمكن لها أن تصل إلى مصادر غذاء أُخرى. إنَّ دوران الماء المُتزايد الذي يتعرض له هذا الحيوان حينما يتحرك مُضيفه له أهمية عظمى، خصوصًا إذا كان المخلوق المحمول من راشحات التغذية. وما لم تزددْ أعداد هؤلاء الركّاب بشكل كبير، فإنَّ هذه الحيوانات لا تُسبِّب أذى للأنواع المُضيفة.

الشكل 56-16

مثال على التَّعايش. الحزاز الطحلبي الأسباني (*Tilandsia usneoides*) يستفيد من استخدام الأشجار كأساس، ولكن الأشجار بشكل عام لا تتأثر سلبًا ولا إيجابًا.

الشكل 56-17

التَّعايش، أم التَّقايض، أم التَّطفل؟ في هذه العلاقة التَّكافلية، طيور نقار الثيران تستفيد بشكل قطعي من تغذيتها على القراد والطفيليات الأخرى التي تلتقطها عن عائلها (وهو في هذه الحالة، الإمبالا، *Aepyceros melampus*). ولكن تأثير هذا في العائل ليس دائمًا واضحًا. إذا كان القراد مُضرًّا، فإنَّ نزعها يُفيد العائل، وتكون العلاقة تكافلية مُفيدة. وإذا التقطت طيور نقار الثيران طفيليات الجرب، مُسبِّبة فقدان الدَّم واحتمالية العدوى، فيُمكن أن تكون العلاقة تطفُّلية. وإذا لم يتأثر العائل بإزالة القُراد ولا بإزالة طفيل الجرب، فإنَّ العلاقة تكون تعايشية.

عندما لا يكون التَّعايش تعايشًا

أفضل الأمثلة على التَّعايش يتضمن العلاقات بين نوع من أنواع الأسماك الاستوائية الصغيرة (تُدعى السمكة المهرجة) وقناديل البحر، والظاهرة في الشكل الأول من هذا الفصل. لقد طوَّرت هذه الأسماك القدرةَ على العبور بين اللوامس اللاسعة لقناديل البحر، التي يُمكن لها أن تشلّ حركة أسماك أخرى إن لامَسَتْها. تتغذّى الأسماك المهرجة على جزيئات الغذاء المُتبقية من وجبة غذاء قناديل البحر المُضيفة، وتبقى الأسماك دون أي إصابات بشكل مدهش.

على اليابسة، توجد علاقة شبيهة بين طيور تُدعى طيور نقار الثيران من جهة وحيوانات عاشبة مثل الظباء من جهة أخرى (الشكل 56-17). تتعلق هذه الطيور مُعظم وقتها على ظهور الحيوانات، فتلتقط الطفيليات والحشرات الأخرى، مؤدية كامل دورة حياتها بارتباط كبير مع الحيوانات المُضيفة.

لا يوجد حدود قاطعة واضحة بين التَّعايش والتَّقايض؛ في كل من الحالتين، لا نستطيع أن نكون متأكدين فيما إذا كان الشريك الثاني يستفيد أم لا. فمن المُمكن أن تكون إزالة جزيئات الغذاء المتبقية لمصلحة قنديل البحر؛ لأنَّه قد يُصبح أكثر قدرة على الإمساك بالفريسة. وبشكل مُشابه، وعلى الرغم من اعتباره تعايشًا في الغالب، فإنَّ العلاقة بين الثدييات العاشبة والطيور جامعة الفضلات تُعدّ حقيقةً مثالًا على التَّقايض. ففي حين يستفيد الحيوان الثديي بسبب إزالة الطفيليات والحشرات عن ظهره، تستفيد الطيور بحصولها على مصدر طعام يُعتمد عليه.

من ناحية أخرى، يُمكن للتَّعايش أن يُصبح تطفلًا بسهولة. فطيور نقار الثيران معروف عنها أنها لا تلتقط الطفيليات فقط، بل تلتقط طفيليات جَرَبِ الماشية عن ظهور مضيفاتها العاشبة. وعندما تلتقط الطيور طفيليات الجَرَب، فإنَّها تشرب الدَّم الذي يسيل من الجرح. ومن حين إلى آخر، فإنَّ التأثير المُتراكم لهذه الهجمات المُتكرِّرة يُمكن أن يضعف الحيوان العاشب بشكل كبير، خصوصًا في الظروف غير المُناسبة مثل الجفاف.

التَّقايض علاقة تُفيد الطرفين

التَّقايض علاقة تكافلية بين مخلوقين يستفيد منها كلاهما. للتَّقايض أهمية أساسية في تحديد تركيب المجتمعات الحيوية.

التَّقايض والتَّطور المُتلازم

يحدث بعض أكثر الأمثلة المُدهشة للتقايض في النباتات الزهرية والحيوانات الزائرة لها، مثل الحشرات والطيور والخفافيش. خلال المسار التَّطوري للنباتات الزهرية، ظهرت صفات للأزهار مرتبطة مع صفات في الحيوانات التي تزورها من أجل الغذاء، وفي أثناء هذه العملية، تنتقل حبوب لقاحها من مخلوق إلى آخر. وفي الوقت نفسه، تغيَّرت صفات الحيوانات، بحيث زادت من تخصصها في الحصول على الغذاء، أو أي مادة أخرى من أنواع مُحدَّدة من الأزهار.

مثال آخر من التَّقايض، يتضمن النّمل والمنّ. المنُّ من الحشرات الصغيرة التي تمتص السوائل من لحاء الأشجار الحية عن طريق أجزاء فمها الثاقبة. وتقوم هذه الحشرات باستخلاص مواد مُعينة مثل السكروز والمواد الغذائية من هذا السائل، وتخرج مُعظم هذه المواد على شكل مواد محوّرة من مؤخرتها. بعض أنواع النّمل يستغل ذلك بإيجابية، وذلك بتربية المنّ على الأشجار. يحمل النّمل المنَّ إلى نباتات جديدة، ليُصبح على اتصال مع مصادر جديدة، ويستهلك النّمل "الندى العسلي" الذي يُخرجه المنّ.

النّمل وشجرة الأكاسيا (البطم): مثال رائع على التَّقايض

أحدُ الأمثلة المدهشة النملُ وشجرةُ الأكاسيا (البطم) في أمريكا اللاتينية. توجد لأوراق هذا النوع من الأشجار زائدة مزدوجة تُدعى الأذينة، تحوَّرت لتُصبح مثل أشواك مزدوجة مجوفة. هذه الأشواك يسكنها نوع من النمل اللاسع من جنس *Pseudomyrmex* الذي لا يعشش في أي مكان آخر سواها (الشكل 56-18). ومثلها كمثل الأشواك الموجودة في النباتات جميعها، فإنَّها تعمل على إعاقة العاشبات.

على قمة وريقات أشجار البطم، هناك أجسام غنية بالبروتين تُدعى الأجسام البلتية Beltian bodies، التي سُمِّيت باسم العالِم البريطاني Thomas Belt الذي اكتشفها في القرن التاسع عشر. هذه البروتينات لا تُوجد إلا في أشجار البطم التي يسكنها النّمل، أما التي لا يسكنها النّمل فلا يوجد فيها مثل هذه البروتينات. وظيفة هذه البروتينات واضحة؛ إنها تُوفر الغذاء الأساسي للنمل. إضافة إلى ذلك، فإن النمل يتغذى أيضًا على رحيق من غدد قرب قواعد أوراق شجرة البطم.

الشكل 56-18

التَّقايض: النَّمل وشجر البطم. نمل من جنس *Pseudomyrmex* يعيش داخل أشواك مجوفة لأشجار نوع من شجر الأكاسيا (البطم) في أمريكا اللاتينية. الرَّحيق الذي يُفرز من قواعد الأوراق والأجسام البلتية عند نهايات الأوراق الصغيرة يوفر الغذاء للنمل. والنمل، بدوره، يُزوِّد الشجر بالمواد الغذائية التي تحمي شجرة البطم من آكلات العشب، وتمنع تظليلها من قبل نباتات أُخرى.

يستهلك النمل هذا الرحيق، ويغذي به اليرقات، إضافة إلى الأجسام البلتية.

من الواضح، أنَّ العلاقة بين النمل وشجر البطم مفيدة جدًا للنمل ويرقاته؛ لأنها تحتمي بأشواك أوراقها، وتتغذى على البروتين في الأجسام البلتية، وتشرب الرحيق الغني بالسكر. ولكن، ما فائدة النمل لهذه الأشجار؟

عندما يحطّ أيّ عاشب على أغصان أشجار البطم وأوراقها، فإن النمل الذي يسكنها، سرعان ما يُهاجم، ويقضي على هذا العاشب. إنَّ النمل الذي يعيش على أشجار البطم يُساعد مُضيفه على التّنافس مع الأشجار الأُخرى بأن يقوم بقطع أغصان الأشجار الأخرى التي تلامس شجرة البطم التي يسكنها. وبهذا، فإنَّ النَّمل يصنع ممرًّا للضَّوء يسمح لنبات البطم بالنمو، حتى في الغابات المطرية الاستوائية في الأراضي المُنخفضة من أمريكا الوسطى. وفي الحقيقة، عندما أُزيلت مستعمرات النّمل من أشجار البطم بشكل تجريبي، لم تستطع أشجار البطم المنافسة بنجاح في تلك المناطق. أخيرًا، يجلب النّمل مواد عضوية إلى مسكنه. والأجزاء التي لا يأكلها، من المواد العضوية إضافة الى فضلاته، تُشكِّل مصدرًا مُهمًّا للنيتروجين لأشجار البطم.

عندما لا يُكوِّن التقايض تقايضًا

كما هو حال التَّعايش، الأشياء ليست دائمًا كما تبدو عليه. العلاقات بين النمل وشجرة البطم تحدث أيضًا في إفريقيا؛ ففي كينيا، توجد أنواع عدة من نمل البطم، ولكن نوعًا واحدًا فقط يعيش على شجرة واحدة. فالنوع من النمل الذي يُدعى *Grematogaster nigriceps* هو أقل تنافسًا من نوعين آخرين. لمنع هذين النوعين من النمل من الغزو، يقوم النوع *G. nigriceps* بتقليم شجرة البطم، ويمنعها من الاتصال مع الأشجار الأخرى التي قد تشكل جسرًا للغزاة من أنواع النمل الأخرى.

وعلى الرَّغم من أنَّ هذا السلوك مُفيد للنمل، إلا أنَّه مؤذٍ للشجرة؛ لأنَّه يتلف النَّسيج الذي تُصنع منه الأزهار، ما يجعل الشجرة عقيمة. وفي هذه الحالة، فإن ما بدا وكأنَّه علاقة تقايض أصبح بدلًا من ذلك علاقة تَطَفُّل.

يُفيد التَّطفّل أحد الأنواع على حساب الآخر

يُمكن أن نَعُدَّ التَّطفل شكلًا خاصًّا من التَّكافل، يكون فيه الطفيل أصغر بكثير من الفريسة، ويبقى مُرتبطًا ارتباطًا وثيقًا بها. التَّطفل ضار للمخلوق المُتطفَل عليه ومُفيد للطُّفيل. في كثير من الحالات، يقتل الطُّفيل مُضيفَه، وبالنتيجة، فإنَّ التأثيرات البيئية للتَّطفل قد تكون مُشابهة لتلك الناتجة عن الافتراس. جرت العادة في الماضي على دراسة التَّطفل من حيث تأثيره في الأفراد والجماعات التي تعيش ضمنها، ولكن الباحثين أدركوا في السنوات الأخيرة أنَّ التَّطفل قد يكون عاملاً مهمًّا يؤثر في تركيب المُجتمعات.

الطُّفيليات الخارجية

تُسمّى الطُّفيليات التي تعيش، وتتغذى على السطح الخارجي للمخلوق الحي **الطفيليات الخارجية Ectoparasites** (الشكل 56-19). هناك أمثلة عدَّة على الطفيليات الخارجية معروفة في النباتات والحيوانات. في حين تدعى الحشرات التي تضع بيوضها على المضيف الحي **شبيهة الطفيليات Parasitoids**. هذا السلوك شائع في الدَّبابير، حيث تتغذى يرقاتها على جسم المضيف سيئ الحظ، وقد تقتله في الأغلب.

الطُّفيليات الدَّاخلية

الطُّفيليات التي تعيش داخل جسم العائل (المُضيف) تُسمّى **الطفيليات الداخلية Endoparasites**، ويحدث هذا في طوائف عدة من الحيوانات والطلائعيات. يتميَّز التَّطفل الدَّاخلي عن التَّطفل الخارجي بشدَّة تخصصه، ويظهر في طفيليات عدة من الطلائعيات واللافقريات التي تُصيب الإنسان.

الشكل 56-19

طفيل خارجي. السيقان المُمتدة المعروشة الصفراء هي لنبات الهالوك (*Cuscuta*)، طفيل فقد الكلوروفيل الخاص به والأوراق خلال مسار تطوره. ولأنَّه مخلوق عضوي التَّغذية (لا يستطيع تصنيع غذائه)، فإنَّ الهالوك يحصل على غذائه من النباتات المُضيفة التي ينمو عليها.

الشكل 56-20

التَّحكم الطفيلي في سلوك العائل. يتسلق النمل أعلى أوراق الأعشاب بسبب وجود طفيليات في دماغه، حيث يُؤكل من قبل آكل أعشاب يرعى، وبهذا ينتقل الطفيل من الحشرة إلى حيوان ثديي.

كلما كانت حياة الطفيل مُرتبطة أكثر بحياة العائل زاد تغير شكله وسلوكه خلال مسار تطوره (وهذا ينطبق على الرَّوابط التكافلية جميعها وبأنواعها كافة). إن الظروف داخل جسم المخلوق الحي مُختلفة عما هي خارج الجسم، وهي تميل إلى أن تكون أكثر ثباتًا. ومن ثم، فإنَّ تركيب الطفيليات الدَّاخلية غالبًا ما يكون بسيطًا، وتفقد الدُّروع والتَّراكيب غير الضرورية خلال التَّطور (على سبيل المثال، انظر صفات الدِّيدان المُفلطحة في الفصل الـ33).

سلوك الطُّفيل والعائل

طفيليات عدَّة لها دورات حياة مُعقَّدة تحتاج إلى عوائل عدة للنُّمو إلى البلوغ والتَّكاثر. وقد بيَّنت الدِّراسات الحديثة التكيفات اللافتة للانتباه لطفيليات مُعينة أثّرت وغيّرت سلوك العائل من أجل تسهيل انتقالها من عائل إلى آخر. فمثلاً، الكثير من الطفيليات تجعل عائلها يتصرف بطرق تجعلها أكثر عرضةً للهجوم من قبل المُفترسات؛ فعندما يُؤكل العائل، فإنَّ الطُّفيل يتمكَّن من إصابة المُفترس.

أحد أشهر الأمثلة يتضمن الديدان المسطحة الطفيلية، *Dicrocelium dendriticum*، التي تعيش في النمل بوصفها عائلاً وسيطًا، ولكن تصل إلى مرحلة البلوغ في أحد العاشبات الكبيرة الثديية مثل الماشية والغزلان. الانتقال من النمل إلى الأبقار يبدو صعبًا؛ لأنَّ البقر لا يأكل الحشرات. هذه الديدان، من ناحية أخرى، طوَّرت تكيُّفات لافتة للانتباه. فعندما يُصاب النمل بالديدان، فإن إحدى هذه الديدان يهاجر إلى الدِّماغ، ويجعل النمل يتسلق إلى أعالي النباتات، ويطبق فكيه على أوراق الأعشاب عند نهاية اليوم، أي في الوقت المناسب لرعي العاشبات (الشكل 56-20). والنتيجة أنَّ الماشية تأكل النمل مع العشب، ما يُؤدي إلى إصابة الحيوان العاشب.

العمليات البيئية لها تأثيرات تفاعلية

لقد رأينا الطُّرق المُختلفة التي تتفاعل بها الأنواع مع بعضها. وفي الطبيعة، من ناحية ثانية، غالبًا ما يحدث أكثر من نوع من التَّفاعلات في الوقت نفسه. وفي كثير من الحالات، يتغير ناتج نوع من التفاعل أو ينعكس، عندما يحدث نوع آخر من التَّفاعلات في الوقت نفسه.

الافتراس يُقلِّل التَّنافس

عندما تكون المصادر محدودة يستطيع المُنافس الأقوى التَّخلص من الأنواع الأخرى في المجتمع خلال التَّنافس الإقصائي. من ناحية أخرى، فإنَّ المفترسات يُمكن أن تمنع أو تقلل كثيرًا من الإقصاء بتخفيض عدد أفراد الأنواع المنافسة.

إذا كان مفترس معين يتغذى غالبًا على نوعين، أو ثلاثة أنواع، أو أكثر من النباتات أو الحيوانات في مجتمع مُعين، فإنَّ اختيار المُفترس يعتمد بشكل جزئي على نسبة توافر الفريسة. بكلمات أخرى، يمكن أن يتغذى المُفترس على النوع أ عندما يكون مُتوافرًا أكثر، ثُمَّ ينتقل إلى النوع ب عندما يكون الخيار أ نادرًا. بشكل مُشابه، فإنَّ نوع الفريسة يُمكن أن يُصبح مصدرًا أساسيًّا للغذاء لعدد مُتزايد من الأنواع عندما يُصبح متوافرًا أكثر. بهذه الطريقة، يُمكن أن يُمنع المُنافس الأقوى الإقصاء التَّنافسي للأنواع الأخرى.

غالبًا ما تُميِّز مثل هذه الأنماط المجتمعات البحرية. على سبيل المثال، في الافتراس الاختياري للحيوان ذي الصدفتين، فإنَّ نجوم البحر بتغذيتها انتقائيًّا على ذي الصدفتين، فإنها تمنعه من احتكار الموطن، ما يُفسح مكانًا للكثير من الحيوانات الأخرى (الشكل 56-21). عند إزالة نجوم البحر من الموطن، فإنَّ تنوع الأنواع يهبط بشدة، ومن ثم فإنَّ مجتمع قَعْرِ البحر تسود فيه أنواع قليلة من ذوات المصراعين.

يتَّجه الافتراس نحو تقليل التَّناسل في المجتمع الطبيعي، لذلك من الخطأ إزالة المُفترسات مثل الذئاب وأسود الجبال من المجتمع، إذ يمكن أن تكون النتيجة تقليل التَّنوع الحيوي.

التَّطفل يُمكن أن يُعاكس التَّنافس

يُمكن أن تُؤثر الطفيليات في الأنواع متحدة الموطن بشكل مُختلف، ولهذا فهي تُؤثِّر في ناتج التَّفاعلات بين النوعية. إحدى التَّجارب الكلاسيكية تبحث في تفاعلات بين نوعين مُتماثلين من خنفساء الطحين، *Tribolium castaneum* و*T. confusum*، بوجود الطُّفيل *Adelina* أو غيابه. بغياب الطُّفيل، كان نوع *T. castaneum* سائدًا، في حين انقرض نوع *T. confusum* بشكل طبيعي. بوجود الطُّفيل، انعكست النتيجة، فقد انقرض النوع *T. castaneum*.

لوحظت تأثيرات مُشابهة للطفيليات في الأنظمة الطبيعية في كثير من الأنواع. على سبيل المثال، في سحلية الأنوليس *Anolis* في سانت مارتن، التي ذُكرت سابقًا، السحلية الأضعف تنافسيًّا كانت مقاومة لملاريا الزواحف (شكل من المرض ذو علاقة بملاريا الإنسان) أما الأنواع الأخرى فكانت شديدة الحساسية للملاريا. النتيجة أنه في المناطق التي يوجد فيها طفيل الملاريا فقط كان النوعان موجودين معًا.

التأثيرات غير المُباشرة

في بعض الحالات، قد لا تتفاعل الأنواع معًا بشكل مُباشر، مع ذلك، فإنَّ وجود نوع يُؤثر في نوع آخر من خلال تفاعله مع نوع ثالث. هذه التَّأثيرات تسمى **التأثيرات غير المباشرة Indirect effects**.

قوارض الصحراء التي ذُكرت سابقًا في تجربة جرذان الكنغر تأكل الحبوب، وكذلك يفعل النمل في المجتمع؛ وهكذا، فمن الممكن أن نتوقع أن يتنافسا مع بعضهما. ولكن عندما أُزيلت القوارض جميعها تمامًا من المحميات التَّجريبية، ولم يُسمح لها بالعودة (على عكس التَّجربة السابقة، لم تعمل ثقوب في جدران المحميات)، فإنَّ عدد جماعات النمل في البداية قد زاد، إلا أن عددها قد انخفض بعد ذلك (الشكل 56-22).

في البداية، كان ازدياد عدد النمل متوقعًا نتيجة لإزالة المُنافس. ولكن لماذا تناقص عدد النمل بعد ذلك؟ يُظهر الجواب التَّعقيدات في النظام البيئي. تُفضِّل القوارض الحبوب الكبيرة، في حين يفضل النمل الحبوب الصغيرة. إضافة إلى ذلك، إنَّ النباتات ذات البذور الكبيرة هنا كانت سائدة تنافسيًّا على النباتات ذات البذور الصغيرة. لذلك، فإنَّ إزالة القوارض أدى إلى زيادة عدد النباتات ذات البذور الكبيرة، التي بدورها تُقلِّل عدد النباتات ذات البذور الصغيرة المتاحة للنمل. وباختصار، إن تأثير القوارض على النَّمل مُعقَّد: تأثير سلبي ومُباشر بسبب التنافس على المصادر، وتأثير غير مباشر وإيجابي عن طريق التَّنافس بين النباتات.

أ.

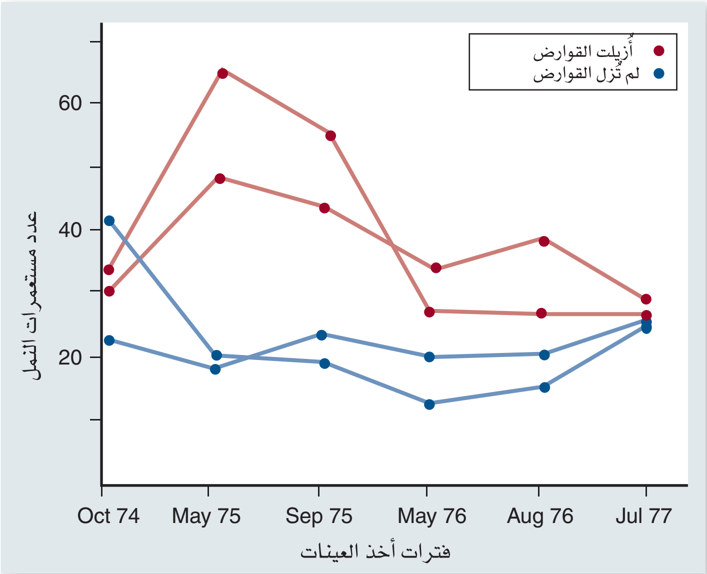
ب.

الشكل 56-21

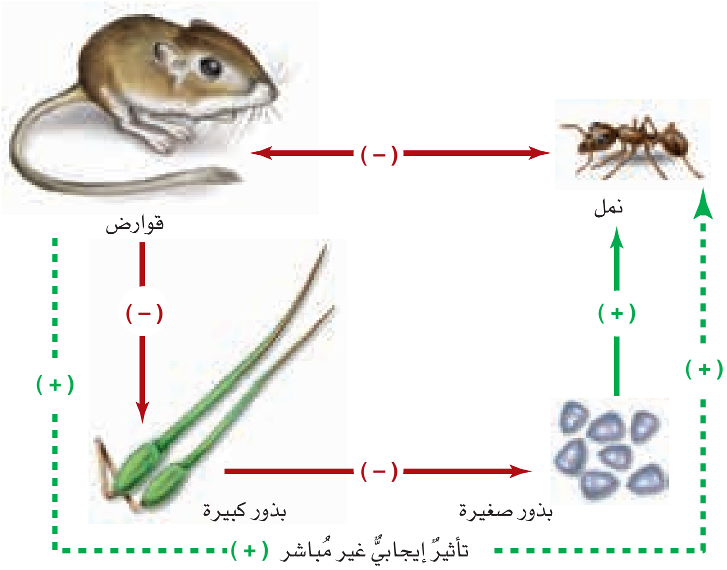
الافتراس يُقلِّل من التَّنافس.

أ. في تجربة منضبطة على نظام بيئي ساحلي، قام العالِمُ روبرت بين من جامعة واشنطن بإزالة مُفترس رئيس، نجم البحر (*Pisaster*).

ب. كرد فعل لذلك، أخذت فصيلة من بلح البحر، نوع من الرَّخويات ذات المصراعين، في النُّمو بشدة وفعالية لدرجة أنَّها زاحمت بقوة سبعة من الأنواع المُستوطنة الأُخرى.



أ.



ب.

الشكل 56–22

التَّأثيرات المُباشرة وغير المُباشرة في مجتمع بيئي. أ. في المحمية التي أُزيل منها جرذان الكنغر، ازداد عدد النَّمل بداية مقارنة بالمحميات الضابطة، ولكن بعد ذلك انخفض عدد جماعات النمل. ب. النمل والقوارض كلاهما يأكل البذور، ولذلك فإنَّ وجود القوارض له تأثير سلبي مُباشر في النَّمل، والعكس صحيح. على كل حال، وجود القوارض له تأثير سلبي في البذور الكبيرة. وإن عدد النباتات صاحبة البذور الكبيرة بدورها لها تأثير سلبي في النباتات التي تُنتج بذورًا صغيرة. وعلى هذا، وجود القوارض يجب أن يزيد من عدد البذور الصغيرة. وإنَّ عدد البذور الصغيرة بدوره له تأثير إيجابي في جماعات النمل. ولذلك، فإنَّ وجود القوارض له تأثير إيجابي غير مُباشر في حجم جماعات النمل.

استقصاء ؟

لماذا يزداد عدد جماعات النمل، ثم يتناقص عند غياب القوارض؟

الأنواع الرئيسة لها تأثيرات أساسية في المُجتمعات

تُسمّى الأنواع التي يكون تأثيرها في تركيب المجتمعات أكبر مما نتوقع بناءً على وفرتها **الأنواع الأساسية Keystone species**. المُفترسات، مثل نجم البحر الذي ذُكر سابقًا، يُمكن أن يكون على الأغلب نوعًا أساسيًّا حيث إنه يمنع أحد الأنواع من أن يتفوق تنافسيًّا على الأنواع الأخرى، ويُحافظ بذلك على مستويات عالية من غنى الأنواع في المُجتمع.

هناك تنوع واسع لأنواع أخرى من الأنواع الأساسية موجود أيضًا. بعض الأنواع الأساسية تُغيِّر في البيئة بطرق تصنع مواطن جديدة للمخلوقات الأخرى. فالقنادس، على سبيل المثال، تُحوِّل مجرى الشلالات إلى تجمعات مائية صغيرة، عن طريق تغيير مجرى المياه ومناطق الفيضانات (الشكل 56-23). وبشكل مُشابه، تحفر التَّماسيح ثقوبًا عميقة في قيعان البحيرات. في أوقات الجفاف، تصبح هذه الثقوب المناطق الوحيدة التي تحتوي على الماء، ما يسمح للأنواع المائية بالبقاء (التي كان من المُمكن أن تنقرض) حتى ينتهي الجفاف وتمتلئَ البحيرة من جديد.

في التَّكافل، يتفاعل نوعان أو أكثر بشكل كبير، بحيث يستفيد أحدهما على الأقل.

التَّعايش نوع من التَّكافل؛ حيث يستفيد أحد النَّوعين، ولا يتأثر الآخر إيجابيًّا أو سلبيًّا.

يتطلب التَّقايض تفاعلات بين الأنواع التي تتبادل المنفعة.

التَّطفل شكل من التَّكافل مُفيد للطُّفيل، ولكنه ضار بالعائل.

الكثير من العمليات المُختلفة تميل إلى الحدوث في الوقت نفسه داخل المُجتمعات. ويُمكننا فهم كيفية عمل المُجتمعات فقط عن طريق فهم كيفية تداخل هذه العمليات.

الشكل 56–23

مثال على نوع أساسي. تقوم القنادس عن طريق تكوين سدود بتحويل الجداول الجارية إلى برك راكدة، صانعة بيئة جديدة لكثير من النباتات والحيوانات.

5-56 التَّعاقب البيئي والاضطراب وغنى الأنواع

حتى لو بقي المُناخ ثابتًا في مساحة معينة عامًا بعد عام، فإن المُجتمعات تميل للتغيّر من البسيط إلى المُعقَّد في عملية تُعرف **بالتَّعاقب البيئي Succession**. هذه العملية معروفة لأي شخص شاهد قطع الأرض الفارغة، أو التي أزيلت منها الأشجار، حيث تصبح مستعمرة عن طريق ازدياد عدد الأنواع فيها.

ينتج التَّعاقب البيئي تغيّرًا في تركيب الأنواع

إذا حُرقت وأُزيلت منطقة شجرية، وتُركت دون تدخّل، فإنَّ النباتات تعود مرة أخرى إلى المنطقة ببطء. في النِّهاية، تختفي آثار الإزالة والقطع، وتعود المنطقة شجرية مرة أخرى. هذا النوع من التَّعاقب الذي يحدث في المناطق، حيث تعرَّض المُجتمع الموجود فيها للاضطراب، ولكن المخلوقات ما زالت موجودة فيه يُدعى **التَّعاقب الثانوي Secondary succession**.

وعلى العكس، فإنَّ **التَّعاقب الأولي Primary succession** يحدث في المناطق العارية والخالية من الحياة، مثل الصخور، أو في المياه المفتوحة، حيث تتمكَّن المخلوقات تدريجيًّا من التَّحرُّك نحو منطقة، وتُغيِّر طبيعتها. يحدث التَّعاقب الأولي في البحيرات التي جفَّت، والأراضي التي تكشفت بعد تراجع الجليد، وفي الجزر البركانية التي تبرز فوق البحر (الشكل 56-24).

يُعطي التَّعاقب الأولي على الأتربة والحجارة الجليدية مثالًا على ذلك (انظر الشكل 56-24). تكون درجة حموضة التربة في الأراضي العارية الخالية من المعادن، التي انكشفت بعد تراجع الجليد قاعدية؛ نتيجة لوجود الكربونات في الصخور، ويكون مستوى النيتروجين قليلاً. أول المخلوقات الخضراء التي تنمو في هذه الظروف هي الأشنات. وتُساعد الإفرازات الحمضية الناتجة عنها على تكسير المواد، وتُقلِّل درجة الحموضة pH، وتزيد من تراكم التربة. بعد ذلك، تستعمر الحزازيات الطحلبية هذه التَّراكمات من التربة. وأخيرًا، تتكون كميات كافية من المواد الغذائية في التربة تُمكِّن الشجيرات الصغيرة من النمو. عبر مئات السنين، تقوم الشجيرات التي لها علاقة تكافلية مع البكتيريا، والتي تثبت النيتروجين الجوي (نوقش في الفصل الـ 26)، بزيادة مستوى النيتروجين في التربة، وتقليل درجة الحموضة. تتمكَّن الأشجار الصنوبرية من الظهور عند هذه النقطة. وفي النهاية تُزاحم هذه الأشجار الصنوبرية الشجيرات، وتُشكِّل غابات صنوبرية كثيفة.

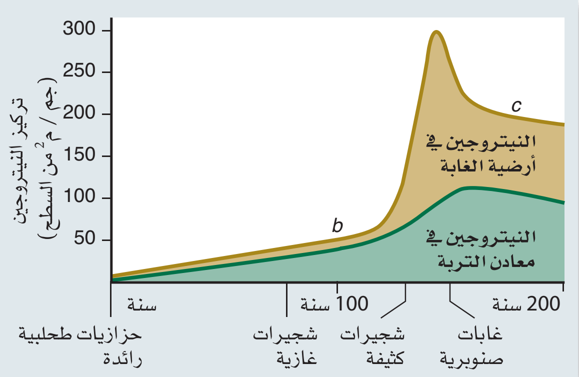
في مثال مُشابه، بحيرة قليلة المواد الغذائية *Oligotrophic lake* يُمكن تدريجيًّا، عن طريق المواد العضوية، أن تُصبح بحيرة غنية بالمواد الغذائية *Eutrophic lake*. عندما يحدث هذا، فإنَّ تركيب المُجتمعات يتغير، في البداية يزداد غنى الأنواع، ثُمَّ ينخفض.

لماذا يحدث التَّعاقب؟

يحدث التَّعاقب لأنَّ الأنواع تُغيِّر الموطن والمصادر المُتوافرة فيها بطرق تصلح لأنواع أُخرى. هناك ثلاثة مفاهيم ديناميكية مُهمة جدًا في هذه العملية، هي: التَّحمل، والتَّسهيل، والتَّثبيط.

الشكل 56-24

التَّعاقب البيئي الأولي في خليج ألاسكا المُتجمد. أ. في البداية، تكون الأتربة الجليدية في خليج ألاسكا المُتجمد قليلة النيتروجين. ب. أوائل الغزاة لهذه المناطق المكشوفة هم من الرواد مثل أنواع من الحزاز الطحلبي ومعها بعض الميكروبات المُثبتة للنتروجين، المُرتبطة بعلاقات تقايضية. ج. بعد 20 عامًا، ظهرت الشجيرات الصغيرة. تقوم هذه الشجيرات بتثبيت النيتروجين. د. كلما زادت نسب النيتروجين في التربة، فإنَّ الأشجار الصنوبرية تُزاحم الشجيرات مُكوِّنة غابة.



أ.

ب.

ج.

د.

1. **التَّحمل Tolerance**. تتميز مراحل التَّعاقب المُبكرة بأنواع عشبية، أنواع مُنتخبة تكاثريًّا r-selected species تتحمل الظروف القاسية غير الحيوية في المناطق القاحلة (ناقش الفصل السابق الأنواع المنتخبة تكاثريًّا والمنتخبة بقدرة التحمل).
2. **التَّسهيل Facilitation**. إنَّ المراحل التَّعاقبية العشبية المُبكرة تُدخل تغيرات محلية في الموطن تُناسب مخلوقات أُخرى، أنواع أقل عشبية. وبهذا فإنَّ الحزازيات الطحلبية في تعاقب منطقة خليج الجبال الجليدية تُحوِّل النيتروجين إلى شكل يسمح لشجيرات مثل جار الماء بالدُّخول (شاهد الشكل 56-24). تُقلِّل الشجيرات بدورها حموضة التربة عندما تتحلَّل أوراقها الساقطة، ما يسمح لأشجار البيسية والشوكران بالنُّمو.
3. **التَّثبيط (المنع) Inhibition**. في بعض الأحيان بينما تناسب التَّغيرات في الموطن التي يُسبِّبها مخلوق معين أنواعًا أخرى، فإنَّها في الوقت نفسه تمنع نمو النوع المُسبِّب لها. فشجيرات جار الماء، على سبيل المثال، لا تستطيع النمو في الوسط الحمضي بشكل جيد، كما تنمو أشجار الصنوبر التي تحلّ محلها.

خلال مسار التَّعاقب، تزداد أعداد الأنواع كلما زاد تحسُّن البيئة. وعلى الرَّغم من هذا، ففي بعض الأحيان، وعندما تنضج الأنظمة البيئية، يحلّ مزيد من الأنواع المنتخبة بقدرة التحمل محل الأنواع المنتخبة تكاثريًّا، وتقوم المُنافسات القوية بطرد الأنواع الأُخرى، ما يؤدي إلى انخفاض في غنى الأنواع.

التَّعاقب في المجتمعات الحيوانية

إنَّ الأنواع الحيوانية الموجودة في مجتمع ما تبدأ بالتَّغير مع الوقت بنمط تعاقبي. حالما تتغير النباتات خلال التَّعاقب، تختفي مواطن لأنواع مُعينة، وتظهر لأنواع أخرى.

مثال لافت للنَّظر ومحدد وقع على جزر كراكاتاو Krakatau التي دمرها انفجار بركاني هائل عام 1838. في البداية، كانت الجزر قاحلة ومملوءة بالرَّماد، ثم بدأت عملية تعاقب سريعة، وبدأ ظهور الغطاء الأخضر. وبعد سنة من البركان، ظهرت بعض الأعشاب، وبعد 15 عامًا ظهرت النباتات الساحلية، وغطت الأجزاء الأمامية بأراض عشبية كثيفة. وعام 1930، أصبحت الجزر مُغطاة كلها بالغابات (الشكل 56-25).

تغيُّر الغطاء الحيواني لهذه الجزر تزامن مع التغير في الغطاء النباتي. فبعد تسعة أشهر من الانفجار البركاني، كان الحيوان الوحيد الموجود هو عنكبوت واحد، ولكن عام 1908، كان هناك 200 نوع من الحيوانات في هذه الجزر في مسح مدته 3 أيام فقط. في بداية الأمر، كانت الحيوانات الأولى الموجودة هي الحيوانات العشبية، وبعد ظهور الغابات، اختفت الحيوانات العشبية مثل حمامة الحمار الوحشي والصُّرَد (نوع من الطيور المُفترسة)، وحلّ محلها الحيوانات مستوطنة الغابات، مثل الخفاش آكل الفواكه، والطيور آكلة الفواكه كذلك.

وعلى الرَّغم من أنَّ أنماط التَّعاقب لأنواع الحيوانات حدثت بسبب تعاقب الأنواع النباتية، فإنَّ التَّغيُّر في تركيب المجتمع الحيواني يُؤثر بدوره في وجود النباتات. بالتَّحديد، لم تتمكن أنواع النباتات التي تُلقِّحها أو تنشر حبوب لقاحها حيوانات من استعمار هذه الجزر حتى تمكَّنت الحيوانات التي تُلقحها، أو تنشر حبوب لقاحها من الوجود. على سبيل المثال، الخفافيش آكلة الفاكهة، كانت بطيئة في استيطان هذه الجزر، وإلى أن ظهرت، كان القليل من أنواع النباتات التي يُلقحها الخفاش موجودًا.

أ.

ب.

الشكل 56-25

التَّعاقب البيئي بعد البركان. دمر الانفجار البركاني الرئيس على جزيرة كراكاتاو عام 1883 أشكال الحياة جميعها على الجزيرة. أ. هذه الصورة تُظهر انفجارًا أحدث وأقل تدميرًا، للبركان. ب. جزيرة كراكاتاو مغطاة بالغابات ومسكونة بالحيوانات.

يُمكن أن تقوم الاضطرابات بدور مهم في تركيب المُجتمعات

بشكل تقليدي، يرى كثير من علماء البيئة المجتمعات الحيوية في حالة الاتزان، وهي حالة استقرار قاومت التَّغيرات، وعادت إلى طبيعتها بسرعة إذا قام الإنسان أو الطبيعة بإحداث اضطراب فيها. مثل هذا الاستقرار يُعزى بشكل غير عادي إلى عملية التَّنافس بين النوعي.

منذ سنوات قريبة، أُعيدت مراجعة وجهة النَّظر هذه، وبدأ العلماء بشكل مُتزايد يلاحظون أنَّ المُجتمعات تتغيَّر بشكل مستمر بسبب التَّغيرات المُناخية، وغزو الأنواع والاضطرابات. ولهذا السبب، بدأ كثير من علماء البيئة يستشهدون بنماذج عدم الاتزان التي تُظهر التَّغير، بدلًا من الاستقرار. وقد تركزت بؤرة الاهتمام في الأبحاث البيئية التي تُظهر أهمية دور الاضطرابات في تحديد تركيب المُجتمعات.

يُمكن أن تكون الاضطرابات واسعة أو محلية. فالاضطرابات، مثل حرائق الغابات، والجفاف، والفيضانات، يُمكن أن يكون لها تأثير في مناطق واسعة. وقد يكون للحيوانات أثر تخريبي كبير. فلحشرة عثّ الغجر القدرة على تدمير غابة كاملة عن طريق أكل أوراق أشجارها كلها. ويُمكن لجماعات الغزلان غير المنظمة التي تنمو بشكل انفجاري أن تُدمِّر الغابة التي تعيش فيها عند الرَّعي الجائر. من ناحية أخرى، تُؤثر الاضطرابات المحلية في منطقة صغيرة، مثل سقوط شجرة في غابة أو قيام حيوان بحفر حفرة عند جذور النباتات.

فرضية الاضطراب المُتوسط

في بعض الأحيان، يُمكن أن تقوم الاضطرابات بدور في زيادة غنى الأنواع في منطقة ما. وبحسب **فرضية الاضطراب المتوسط Intermediate disturbance hypothesis**، فإنَّ المُجتمعات التي تتعرَّض إلى كمية متوسطة من الاضطراب سوف تحصل على مستويات من غنى الأنواع أكبر من المُجتمعات التي فيها اضطراب قليل أو كثير.

يُمكن أن يكون هناك سببان لذلك: أولًا، في المجتمعات التي يحدث فيها اضطراب متوسط، فإنَّ رقعًا من المواقع ستوجد في مراحل عدة تعاقبية مُختلفةً. في المنطقة ككل، بعد ذلك، سيكون تنوع الأنواع أكبر؛ لأنَّ مدى كاملاً من الأنواع – التي تُميِّز كل مراحل التَّعاقب– سوف يكون موجودًا. على سبيل المثال، يُمكن لنمط اضطراب متوسط وعَرَضي أن يُحدث في الغابات المطرية فجوة (كما في سقوط شجرة) تسمح بغزو أنواع أُخرى لهذه الفجوة (الشكل 56-26). بعد ذلك، تدخل الأنواع التي احتلت هذه الفجوة مراحل التَّعاقب، شجرة تحتل محل شجرة، حتى تحتل شجرةٌ ظليلة الفجوةَ مرة أُخرى. ولكن إن كانت هناك فجوات عدة بأعمار مُختلفة في الغابة، فإنَّ أنواع أشجار مُختلفة سوف توجد، بعضها في الفجوات القديمة وأخرى في الفجوات الجديدة.

ثانيًا، يُمكن للاضطرابات المُتوسطة أن تمنع المُجتمعات من الوصول إلى المراحل النهائية للتَّعاقب، حيث تُزيل أنواع قليلة سائدة مُنافسة أغلب الأنواع الأخرى. وعلى العكس فإنَّ الاضطراب الواسع يُمكن أن يترك المجتمع بشكل مستمر في أوائل مراحل التَّعاقب، حيث يكون غنى الأنواع قليلًا نسبيًّا.

يُدرك علماء البيئة بشكل مُتزايد أنَّ الاضطراب شائع، وليس استثنائيًّا في مجتمعات مُتعدِّدة. وعلى هذا، فإنَّ فكرة تحرّك المجتمعات بشدة نحو مسار تعاقبي يبلغ أقصاه بتكوين مجتمع "الذروة" متوقعة. يُمكن أن يكون التنبؤ بحالة المجتمع في المُستقبل صعبًا؛ لأنَّ وقوع اضطرابات غير مُتوقعة سوف يُعاكس التَّغيرات التَّعاقبية. إنَّ دراسة دور الاضطرابات في تركيب المُجتمعات هو الآن محط دراسة في علم البيئة.

الشكل 56-26

الاضطرابات المتوسطة. شجرة وحيدة ساقطة صنعت فجوة ضوئية في الغابات المطرية الاستوائية في بنما. مثل هذه الفجوات تؤدي دورًا رئيسًا في الإبقاء على التنوع الكبير للأنواع في الغابات المطرية. في هذه الحالة، يُمكن لنبات مُحب لضوء الشَّمس أن يزدهر، وينمو بين الأشجار الكثيفة في الغابة.

تتغيَّر المُجتمعات مع الوقت بعملية تُسمَّى التَّعاقب البيئي. غنى الأنواع يميل إلى الزيادة عبر الزمن، على الرغم من أنَّه قد يتناقص في النِّهاية.

الاضطراب شائع غالبًا في المُجتمعات البيئية. في بعض الأحيان، يُمكن لمستويات من الاضطراب المُتوسط أن تزيد غنى الأنواع.

مراجعة المفاهيم

1-56 المجتمعات الحيوية: الأنواع تعيش معًا

المُجتمع مجموعةٌ من الأنواع المُختلفة تحتل موقعًا مُعينًا.

- مُصطلح التَّجمُّع يعني مجموعة جُزئية من مُجتمع كبير.
- تتميز المجتمعات بأنواعها الرئيسة، أو غنى أنواعها، أو إنتاجيتها الأولية.
- مفهوم الاستقلالية للمُجتمع يعني أنَّ المُجتمع هو تجمُّع عشوائي لأنواع حدث أنْ وُجدت في مكان ما.
- مفهوم الكُليّة للمُجتمع يُصوِّر المُجتمع بوصفه وحدة مُتكاملة، تتكون من أنواع تعمل معًا بوصفهاجزءًا من كل عامل.
- تستجيب الأنواع بشكل مُستقل للظروف البيئية، ويتغيَّر تركيب المُجتمع تدريجيًّا عبر الزمان والمكان.
- المناطق الانتقالية هي مناطق بين بيئات مُنفصلة، حيث تتغير الظروف البيئية بشكل سريع، وتتداخل الأنواع من كل بيئة معًا (الشكل 56-3).

2-56 مفهوم العشّ البيئي

العشّ البيئي هو كامل الطُّرق التي تستخدم فيها الأنواع المصادر البيئية.

- العشّ البيئي الأساسي، أو الافتراضي، يصف كيف يكون النوع قادرًا على استخدام المصادر إذا لم يكن هناك عوامل مُؤثرة.
- العشّ البيئي المتحقق هو الظروف البيئية الحقيقية التي تسمح بتأسيس جماعات مُستقرة.
- الأعشاش البيئية هي متحققة بسبب وجود الافتراس، والتَّنافس، والأمراض.
- ينص مبدأ الإقصاء التَّنافسي على أنَّه عندما يحتل نوعان المنطقة نفسها في الوقت نفسه، ويتنافسان على المصادر نفسها، فإنَّ أحد النوعين سينتهي إنْ كانت المصادر محدودة (الشكل 56-5 ب).
- تحدث تجزئة المصادر في الأنواع المُتشابهة بيئيًّا التي تحتل المنطقة الجغرافية نفسها، لتقليل ضغط التنافس (الشكل 56-7).

3-56 علاقات بين المفترس — الفريسة

الافتراس هو استهلاك أحَد الأنواع للآخر.

- يُولِّد الافتراس تأثيرات قوية في جماعات الفريسة.
- هناك ضغط انتخابي قوي على الفريسة لتجنب الافتراس، والعكس صحيح، ما يُسبِّب تطورًا متزامنًا لكليهما.
- طوَّرت الفرائس الحيوانية والنباتية دفاعات كيميائية لحماية نفسها من الافتراس.
- توجد الألوان التَّحذيرية في المخلوقات الفريسة التي تستخدم السموم أو اللسعات لطرد المُفترِس.
- تحدث محاكاة بيتس عندما تبدو الأنـواع المُستساغة مثل الأنـواع المُقزِّزة.
- تحدث محاكاة مولر عندما يبدو نوعان مُقززان متشابهين.

4-56 الأنواع المتعددة لتفاعلات الأنواع

يحدث التَّكافل عندما يتفاعل نوعان أو أكثر يرتبطان بشكل أو بآخر بارتباط دائم.

- يُفيد التَّعايش أحد الأنواع، في حين لا يُفيد النَّوع الآخر، ولا يضرّه.
- التَّقايض علاقة يستفيد منها كلا النوعين.
- التَّطفل علاقة يكون فيها العائل مُتضررًا غالبًا لدرجة الموت.
- في الطبيعة، يحدث أكثر من تفاعل واحد في الوقت نفسه.
- يُمكن أن تحدث التأثيرات غير المُباشرة عندما يتأثر عضو من نوعين مُتفاعلين بنوع ثالث.
- الأنـواع الأساسية (الأنـواع المُهمة) يُمكن لها أن تُحافظ على تنوُّع المُجتمع بتقليل التَّنافس بين الأنـواع، أو تعديل البيئة لصنع مَواطن جديدة.

5-56 التَّعاقب البيئي، والاضطراب، وغنى الأنواع

للمُجتمعات الميل للتغير عبر الزمن بعملية تُسمّى التَّعاقب

- يقع التَّعاقب عندما تُغيِّر الأنواع مواطنها ومصادرها، لتمهد الطريق لأنواع أخرى.
- التَّعاقب الأولي يبدأ بأساس عارٍ، وخالٍ من الحياة (الشكل 56-24 ب).
- التَّعاقب الثانوي يقع بعد حدوث اضطراب لمُجتمع موجود.
- تشمل طرق التَّعاقب التَّسهيل، والتَّحمل، والتَّثبيط.
- في أثناء التَّعاقب، يزداد غنى الأنـواع إلى أن يصل إلى الاستقرار أو يتناقص مع الوقت إذا تفوقت تنافسيًّا الأنواع المُنتخبة بقدرة التحمل.
- يتغير تعاقب الأنواع الحيوانية مع التَّعاقب النباتي، وهذا بدوره، قد يجعل المُجتمعات الحيوانية تُؤثِّر في التَّعاقب النباتي.
- يتغير تركيب المُجتمع بسبب اضطرابات محلية أو عالمية، "تعيد" التَّعاقب مرة أُخرى.
- المُستويات المُتوسطة من الاضطراب يُمكن لها أن تزيد من غنى الأنواع.

أسئلة مراجعة

الاختبار الذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. الدِّراسات التي توضح أن الأنواع التي تعيش في مجتمع بيئي تتغيَّر بشكل غير مُستقل عن بعضها في المكان والزمان:
   أ. تدعم مبدأ الفردية (الاستقلالية) للمُجتمعات البيئية.
   ب. تدعم مبدأ الكلية (الشمولية) للمُجتمعات البيئية.
   ج. تقترح أنَّ تفاعلات الأنواع هي العامل المُحدِّد الوحيد الذي يجعل الأنواع توجد معًا في مجتمع ما.
   د. لا شيء مما ذُكر.
2. إذا كان لنوعين عشّان بيئيان، وأُجبرا على الوجود معًا، والاشتراك معًا بمصادر مُحدَّدة، فإنّ:
   أ. كلا النوعين يُتوقع أن يوجدا معًا.
   ب. كلا النوعين يُتوقع أن ينقرضا.
   ج. النوع الذي يستغل المصادر المحدودة سوف يقود الآخر إلى الانقراض.
   د. من المتوقع أن يُصبح النَّوعان مُتشابهين.
3. بحسب نظرية التَّطور المُترافق بين الفريسة والمفترس، عندما تُطور الفريسة وسيلة دفاع جديدة ضد المُفترس:
   أ. يتوقع أن ينقرض المفترِس.
   ب. تتزايد جماعة الفريسة بشكل مُطّرد لدرجة أنها تخرج عن سيطرة المُفترِس.
   ج. تتزايد أعداد المفترِس.
   د. تتطور استجابات المفترِس عن طريق الانتخاب الطبيعي.
4. لكي تكون المحاكاة فعّالة في حماية نوع من الافتراس، يجب أنَّ:
   أ. تحدث في أنواع مُستساغة تُشبه أنواعًا غير مستساغة.
   ب. يكون له ألوان إخفاء.
   ج. تحدث بحيث يكون المقلِّد شبيها بالنَّموذج (المقلَّد).
   د. تحدث في الأنواع الخطرة والسامة.
5. واحدٌ مما يأتي مثال على التَّقايض:
   أ. دودة شريطية تعيش في أمعاء عائلها.
   ب. سمكة مهرجة تعيش بين لوامس قنديل البحر.
   ج. شجرة بطم مع نمل شجر البطم.
   د. نحل يتغذى على رحيق من زهرة ما.
6. أكلُ طيور نقار الثيران:
   أ. للحشرت غير الضارة عن الثدييات مثالٌ على التَّعايش.
   ب. للطفيلات الخارجية مثالٌ على التَّقايض.
   ج. للجرب حتى يتغذى على دم الثدييات مثالٌ على التَّطفل.
   د. كل ما ذُكر.
7. يُطلق على النوع الذي يكون تأثيره في المُجتمع أكبر من المُتوقع بناء على وفرته أنه:
   أ. مُفترس. ب. نوع تعاقب أولي.
   ج. نوع تعاقب ثانوي. د. نوع أساسي
8. عندما يقوم مُفترس بأكل المُنافس الأقوى بين نوعين مُتنافسين فمن المُحتمل أن:
   أ. ينقرض المُنافس الأضعف. ب. يبقى المُنافس الأقوى ويستمر.
   ج. توجد الأنواع المُتنافسة معًا. د. لا شيء مما ذُكر.
9. الأنواع الأساسية تؤدي دائمًا إلى:
   أ. زيادة تنوع الأنواع. ب. تناقص التنوع.
   ج. مُفترسات. د. لا شيء مما ذُكر.
10. الأنواع التي تستوطن أولًا موطن تحت التَّعاقب الأولي:
   أ. تكون عادة أشد المُنافسات.
   ب. تُساعد على إبقاء موطنها ثابتًا، وهذا يُحافظ على بقائها.
   ج. ربما تُغيِّر موطنها بطريقة تُساعد على غزو أنواع أخرى.
   د. يجب أن تكون أولًا مُتخصصة ناجحة في التعاقب الثانوي.
11. إنَّ التنوع في المراحل التَّعاقبية المُتأخرة:
   أ. يُتوقع أن يكون مُنخفضًا.
   ب. يُتوقع أن يكون عاليًا.
   ج. على اتزان دائمًا.
   د. يعتمد على الصفات الفيزيائية للموطن فقط.
12. العشّ البيئي الأساسي للمخلوق:
   أ. يكون دائمًا محدودًا أكثر من العشّ البيئي المتحقق.
   ب. يكون محدودًا بشكل أقل من العشّ البيئي المتحقق.
   ج. يأخذ في الحسبان الظروف البيئية وجود الأنواع الأُخرى.
   د. لا شيء مما ذُكر.
13. تقسيم المصادر:
   أ. يُقلِّل من تداخل الأعشاش البيئية.
   ب. يزيد من التنافس.
   ج. يزيد من تداخل الأعشاش البيئية.
   د. كل ما ذُكر.
14. الأشنات التي تنمو على سطح الصخور تُعطي مثالًا على:
   أ. التَّسهيل. ب. التَّحميل.
   ج. التثبيط. د. التَّعاقب البيئي.

أسئلة تحدٍّ

1. يُعرف التنافس تقليديًّا بتوثيق أثر نوع في جماعة نوع آخر. هل هناك طرق بديلة لدراسة التأثيرات المُحتملة للتنافس في مخلوقات لا يُمكن عمليًّا إجراء تجارب عليها لكبر حجمها أو طول عمرها؟
2. ارجع إلى (الشكل 56-9). إذا استُبدلت الفريسة الوحيدة من نوع براميسيوم بأنواع عدة مُختلفة من فرائس مُحتملة تختلف في قابلية تناولها بوصفها غذاء أو بسهولة خضوعها للمفترس (مؤديًا إلى مستويات عدَّة من التَّفضيل للمُفترس) كيف تتوقع أن تصبح ديناميكية النظام (يعني هذا، هل تزداد فرصة انقراض هذا النِّظام أم تقل؟)؟
3. ارجع إلى (الشكل56-22). هل هناك فرضيات أُخرى تفسر سبب الزِّيادة التي تبعها نقصان في أعداد مستعمرات النمل بعد إزالة القوارض في التَّجربة التي ذكرت في (الشكل 56-22) إذا كانت هناك فرضيات، كيف يُمكنك فحص الآلية المُفترضة في الشكل؟
4. ارجع إلى (الشكل 56-7). ادرس النمط الذي تتوزع فيه أحجام المناقير في نوعين من طيور الحسون على جزر جلاباغوس. إحدى الفرضيات التي يُمكن استخلاصها من هذا النَّمط هو أنَّ إحلال الصفات قد وقع. هل هناك أي فرضيات أُخرى؟ إذا كانت هناك فرضيات أخرى، كيف يمكنك فحصها؟

ARIS™

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 57

ديناميكيّات الأنظمة الْبيئيّة

Dynamics of Ecosystems

مقدّمة

الأرضُ نظامٌ مُغلقٌ نسبيًا بالنِّسبة إلى المواد الكيميائية. وهي نظام مفتوح بالنِّسبة إلى الطَّاقة، على كلّ حال، لأنَّها تستقبل الطَّاقة عند موجات مرئية، وقُرب مرئية من الشَّمس، وتُطلق بشكل ثابت طاقة حرارية إلى الفضاء الخارجي على شكل أشعة تحت حمراء. تتفاعل المخلوقات الحية في النِّظام البيئي بطريقة مُعقَّدة؛ حيثُ تُسهم في تدوير المواد الكيميائية عندما تلتقط الطَّاقة، وتستهلكها. تعتمد المخلوقات جميعها، ومن ضمنها البشر، على الإمكانات المُتخصِّصة للمخلوقات الأخرى- النباتات، والحيوانات، والطحالب، والفطريات وبدائيات النوى- للحصول على أساسيات الحياة، كما وُضّح في هذا الفصل. في الفصلين 57 و 58، سنلقي الضَّوء على الأنواع المُختلفة من الأنظمة البيئية التي تُكوِّن الغلاف الحيوي، وسنُناقش التَّهديدات التي تُواجه الغلاف الحيوي والأنواع الحية التي يحتويها.

موجز المفاهيم

1-57 الدَّورات الكيميائية الأرضية الحيوية (البيوجيوكيميائية)

- *المكونات الذَّرية للمادة تدور في الأنظمة الْبيئيّة.*
- *يدور الكربون، وهو أساس الْمركّبات الْعضويّة، عبر مُعظم الأنظمة الْبيئيّة.*
- *توفُّر الماء أساسي للنُّظم الْبيئيّة لليابسة.*
- *تعتمد دورة النيتروجين على تثبيته من قِبَل ميكروبات.*
- *تتم دورة الفوسفور خلال الأنظمة الْبيئيّة اليابسة والمائية، ولكن ليس خلال الغلاف الجوي.*
- *المواد الغذائية المُحدَّدة في الأنظمة الْبيئيّة هي التي تتوافر بكمية أقل من الحاجة إليها.*
- *تمَّت دراسة التدوير البيوجيوكيميائي في النِّظام البيئي للغابات تجريبيًّا.*

2-57 تدفق الطَّاقة في الأنظمة الْبيئيّة

- *الطَّاقة لا تفنى ولا تستحدث، ولكن تتحول من شكل إلى آخر.*
- *تستطيع المخلوقات الحية استخدام أشكال مُختلفة من الطَّاقة، ولكن ليس الحرارة.*
- *تتدفق الطَّاقة خلال المُستويات الغذائية للأنظمة الْبيئيّة.*
- *عدد المُستويات الغذائية يُحدِّده توافُر الطَّاقة.*
- *تُوضِّح الأهرام الْبيئيّة علاقة المُستويات الغذائية.*

3-57 تفاعلات المُستويات الغذائية

- *تحدث التَّأثيرات أعلى - أدنى عندما تُؤثِّر تغيُّراتٌ في أعلى مُستوى غذائي في المُنتجات الأولية.*
- *أدَّى إزالة الإنسان لآكلات اللُّحوم إلى تأثيرات أعلى-أدنى.*
- *تأثيرات أدنى-أعلى تحدث عندما تُؤثِّر تغيُّراتٌ في المُنتجات الأولية في مُستويات غذائية عُليا.*

4-57 التَّنوع الحيوي وثبات النِّظام البيئي

- *قد يزيد غنى الأنواع من الثَّبات: دراسات سيدار كريك.*
- *يتأثَّر غنى الأنواع بخصائص النِّظام البيئي.*
- *تتميَّز المناطق الاستوائيّة بأعلى تنوع، مع أنَّ الأسباب غير واضحة.*

5-57 الجغرافية الحيوية للجُزر

- *يقترح نموذج الثَّبات (الاتزان) أنَّ الانقراض والاستيطان يصلان إلى نقطة توازن.*
- *نموذج الثَّبات (الاتزان) ما زال قيد التَّجربة.*

1-57 الدَّورات الكيميائية الأرضية الحيوية (البيوجيوكيميائية)

يشمل النِّظام البيئي **Ecosystem** المخلوقات التي تعيش في مكان مُحدَّد جميعها، إضافة إلى البيئة غير الحية التي تعيش فيها– والتي تتفاعل معها– في ذلك المكان. الأنظمة الْبيئيّة هي ديناميكية بشكل حقيقي بطرق عدّة، بما في ذلك مُعالجتها للمادة والطّاقة. وسنبدأ بالمادة.

المكونات الذَّرية للمادة تدور في الأنظمة الْبيئيّة

خلال العمليات الحيوية للمادة، تُحافظ الذَّرات المُكونة لها، مثل ذرات الكربون أو الأكسجين، على وحدتها حتى تتجمَّع لتُكوِّن مُركبات جديدة سوف تتحطم فيما بعد. تحتوي الأرض بشكل أساسي على عدد ثابت لكلّ نوع من الذّرات التي لها أهمية حيوية، وهذه الذَّرات يتمُّ تدويرها.

كلّ مخلوق حي يتكون جسمه من ذرات كانت سابقًا في التُّربة، والغلاف الجوي، وأجزاء أخرى من البيئة غير الحيوية، أو في مخلوقات أخرى. وعندما يموت المخلوق، فإنّ ذراته تتحرر كما هي كي تُستخدم من قِبَل مخلوق آخر، أو تعود إلى البيئة غير الحية. وبسبب تدوير الْمُكونات الذَّرية للمادة، قد يكون جسمك مُكونًا من ذرة أكسجين أو كربون كانت جزءًا من جسم يوليوس قيصر أو كليوبترا.

يُقال: إنَّ ذرات العناصر الكيميائية الْمُختلفة تتحرَّك عبر النِّظام البيئي في **دورات بيوجيوكيميائية Biogeochemical cyles**، ويُؤكد هذا الْمُصطلح أنَّ دورات العنصر الكيميائية لا تحتاج فقط إلى مخلوقات حية وعمليات، بل أيضًا إلى أنظمة جيولوجية (غير حية) وعمليات. تشمل الدَّورات البيوجيوكيميائية عمليات تحدث على مقاييس مكانية عدَّة، من الخلوي إلى الكواكبي، وتشمل أيضًا عمليات تحدث على مقاييس زمنية مُتعدِّدة، من الثواني (مثل التفاعلات البيوكيميائية) إلى مئات القرون (مثل تجوية الصخور).

تعبُر الدَّورات البيوجيوكيميائية عادة حدود الأنظمة الْبيئيّة إلى حد ما، ولا تبقى محصورة في نظام بيئي واحد. فمثلًا، يُمكن لنظام بيئي واحد أن يستورد الكربون، ويصدره إلى الأنظمة الأخرى.

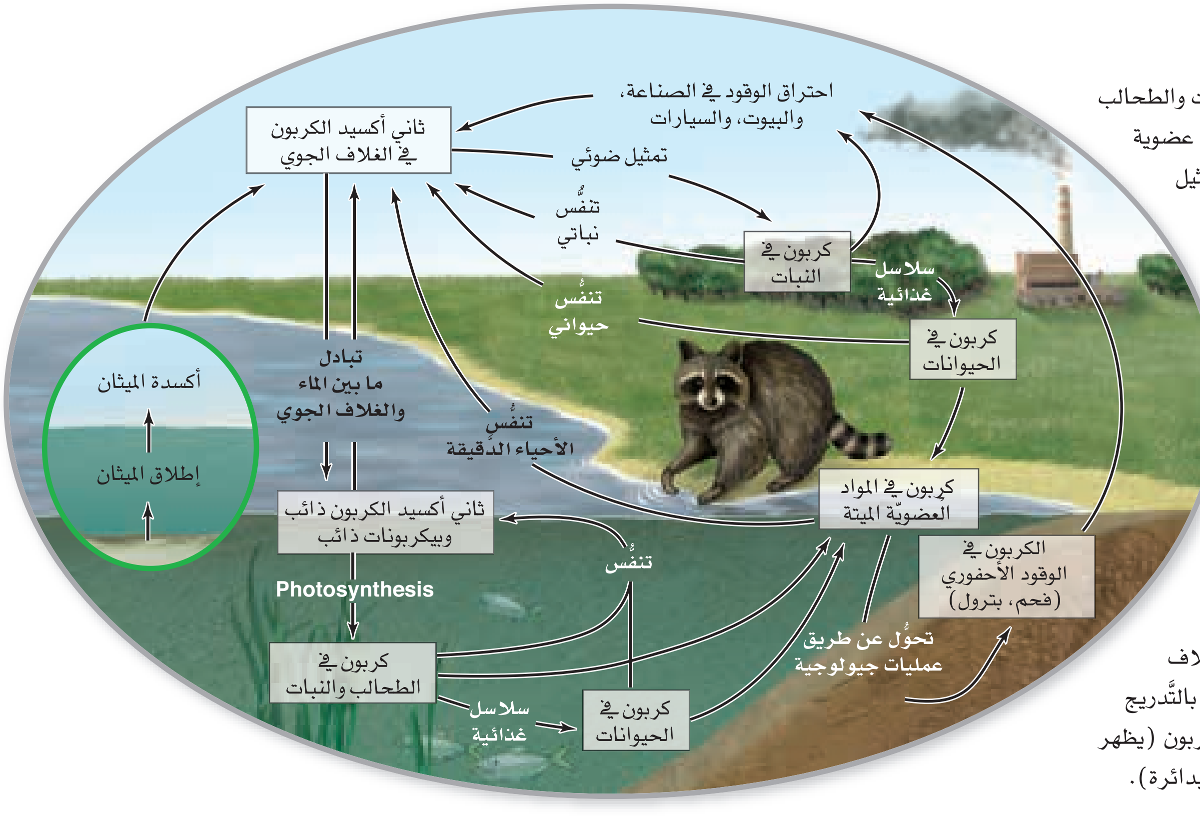
في هذا الجزء، سنأخذ في الحسبان دورات بعض أهم العناصر إضافة إلى الماء. وقد بيَّنا مثالًا على هذه الدَّورات في النِّظام البيئي للغابات.

يدور الكربون، وهو أساس الْمركّبات الْعضويّة، عبر مُعظم الأنظمة الْبيئيّة

يُعدّ الكربون من أهم مُكونات أجسام المخلوقات الحية؛ لأنَّ ذراته تُساعد على تكوين هيكل الْمركّبات الْعضويّة جميعها (انظر الفصل الـ 3)؛ 20% من وزن جسم الإنسان تقريبًا كربون. ويُعدّ ثاني أكسيد الكربون أهم الْمركّبات الْمُحتوية على الكربون، في البيئة غير الحية للمخلوق. يشكل ثاني أكسيد الكربون 0.03% من حجم الغلاف الجوي، وهذا يعني أنَّ الغلاف الجوّي يحتوي على 750 بليون طن متري من الكربون. أما في الأنظمة البيئية المائية، فيتفاعل ثاني أكسيد الكربون بشكل تلقائي مع الماء ليُكوِّن أيونات البيكربونات (HCO_3^-).

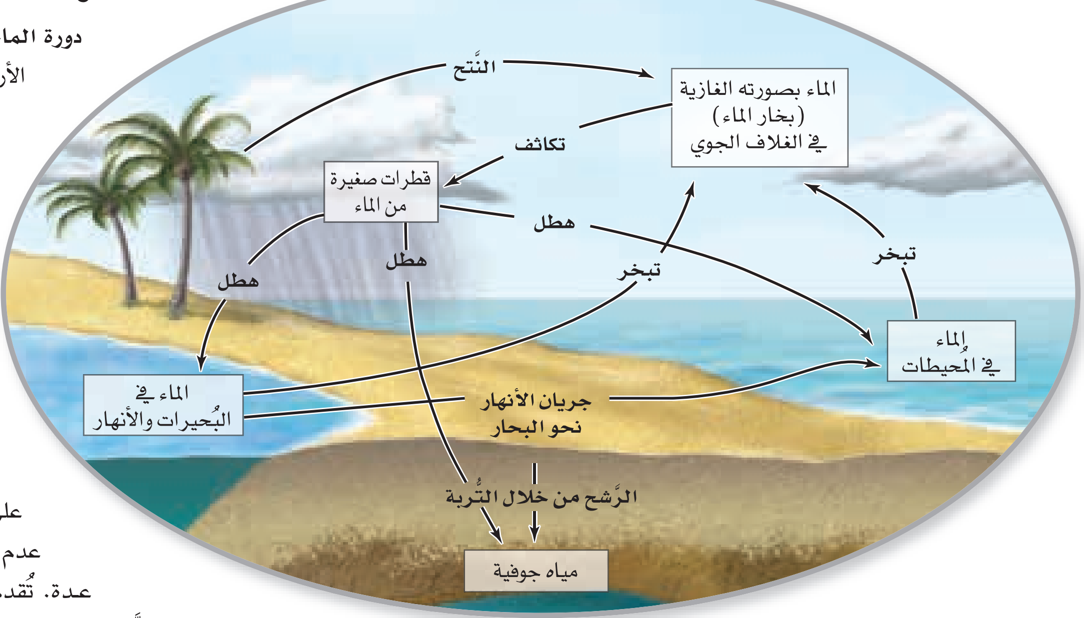
دورة الكربون الأساسية

دورةُ الكربون هي دورة مُباشرةٌ، كما يظهر في (الشكل 57-1). في الأنظمة الْبيئيّة لليابسة، تأخذ النباتات ومخلوقات البناء الضّوئيّ الأخرى ثاني أكسيد الكربون من الغلاف الجوي، وتستخدمه في البناء الضّوئيّ لتصنيع الْمركّبات الْعضويّة المحتوية على الكربون (انظر الفصل الـ 8). تُسمَّى هذه العملية أحيانًا **تثبيت الكربون Carbon fixation**؛ والتَّثبيت يعني تفاعلات الأيض التي تُكوِّن مُركبات غير غازية من مُركبات غازية.



الشكل 57-1

دورة الكربون. تُثبِّت النباتات والطحالب الكربون على شكل مُركبات عضوية كيميائية عن طريق التَّمثيل الضّوئيّ. التَّنفس الهوائي للمخلوقات الحية، وحرق الوقود من قبل الإنسان يُعيدان الكربون إلى ثاني أكسيد الكربون وبيكربونات. الميكروبات الميثانية التي تعيش في بيئات خاصة خالية من الأكسجين، مثل الطِّين في قيعان البرك، تُنتج الميثان، وهو غاز يدخل الغلاف الجوي، ومن ثمَّ يتأكسد بالتَّدريج لاحيويًّا إلى ثاني أكسيد الكربون (يظهر في الشَّكل الأخضر الْمُحاط بدائرة).



الشكل 57–2

دورة الماء. يدور الماء من الغلاف الجوي إلى سطح الأرض، ويعود مرة أخرى. تُقدم الشَّمس مُعظم الطَّاقة اللازمة للتَّبخر.

تأكل الحيوانات مخلوقات البناء الضّوئيّ، وتبني أنسجتها عن طريق استخدام ذرات الكربون الموجودة في الْمركّبات الْعضويّة التي تهضمها. تحصل النباتات التي تقوم بعملية البناء الضّوئيّ والحيوانات على الطَّاقة خلال حياتها عن طريق تحطيم بعض الْمركّبات الْعضويّة الْمُتوافرة لها، خلال عملية التَّنفس الخلوي الهوائي (انظر الفصل الـ 7). عندما تفعل ذلك، فإنَّها تُنتج ثاني أكسيد الكربون. تُنتج المخلوقات المُحلِّلة ثاني أكسيد الكربون أيضًا. ذرات الكربون تعود إلى شكل ثاني أكسيدالكربون، وتُصبح مُتوافرة أكثر لتُستخدم في البناء الضّوئيّ لتصنيع مُركبات عضوية جديدة.

في الأنظمة الْبيئيّة المائية، تكون دورة الكربون بشكل أساسي مُشابهة لذلك، ما عدا أنَّ الكربون غير العضوي يُوجد في الماء ليس فقط على شكل ثاني أكسيد الكربون ذائب، وإنما على شكل أيونات البيكربونات (HCO_3^-) أيضًا، وكلاهما يعملان مصدرًا للكربون للبناء الضّوئيّ الذي تقوم به الطحالب والنباتات المائية.

مُنتجات الميثان

إنَّ الميكروبات التي تحطم الْمركّبات الْعضويّة عن طريق التَّنفس الخلوي اللاهوائي (انظر الفصل الـ 7) تُوفِّر بعدًا إضافيًّا لدورة الكربون الإجمالية. مُنتجات الميثان، مثلًا، هي ميكروبات تُنتج الميثان (CH_4) بدلًا من ثاني أكسيد الكربون. أحد أهم المصادر للميثان هو الأنظمة الْبيئيّة الرَّطبة، حيث تعيش مُنتِجات الميثان في رواسب خالية من الأكسجين. إنَّ الميثان الذي يدخل الغلاف الجوي يُؤكسد بطريقة غير حيوية إلى ثاني أكسيد الكربون، في حين يتمكن الميثان الذي يبقى معزولًا عن الأكسجين من البقاء مدة طويلة من الزَّمن.

ارتفاع ثاني أكسيد الكربون الجوي

هناك بُعد آخر لدورة الكربون الإجمالية، وهو أنَّه على طول الفترات الزَّمنية، تحدث الدَّورة بشكل أسرع في أحد الاتجاهات دون الاتجاهات الأخرى. هذه الاختلافات في المُعدَّل تُصبح في العادة أقل نسبيًّا من عام إلى آخر؛ ففي عام ما، تُطابق كمية ثاني أكسيد الكربون التي تُصنع عن طريق تحطيم الْمركّبات الْعضويّة تقريبًا كمية ثاني أكسيد الكربون الْمُستخدمة في تصنيع مُركبات عضوية جديدة.

على كلّ حال، يُمكن أن يكون لنسبة قليلة من عدم التَّطابق، تبعات كبيرة إذا استمرت سنوات عدة. تُقدم الأرض مخزون الفحم الذي تكوَّن خلال الزَّمن الجيولوجي. وتتراكم الْمركّبات الْعضويّة مثل السليلوز التي تكونت بشكل أسرع مما تحطمت، حيث تحوَّلت بعد ذلك إلى وقود أحفوري عن طريق العمليات الجيولوجية. يعتقد مُعظم العلماء أنَّ مخزون البترول العالمي قد نشأ بالطَّريقة نفسها.

إنَّ حرق الإنسان اليوم الوقود الأحفوري نجم عنه عدم اتزان مُعاصر في دورة الكربون. إن الكربون الذي احتاج إلى ملايين السنين ليتراكم، ويُشكِّل مخزون الوقود الأحفوري يُعاد بسرعة إلى الغلاف الجوي، مُؤديًا إلى ازدياد تركيز ثاني أكسيد الكربون في الغلاف الجوي عامًا بعد آخر ما يساعد على إثارة مخاوف ازدياد حرارة الكون (انظر الفصل الـ 58).

توفُر الماء أساسي للنُّظم الْبيئيّة لليابسة

إنَّ دورة الماء المُوضَّحة في (الشَّكل 57–2) ربما هي الأكثر شيوعًا بين الدَّورات البيوجيوكيميائية جميعها. تعتمد الحياة كلّها على وجود الماء؛ حتى المخلوقات التي تستطيع البقاء دون ماء في حالات السُّكون تحتاج إلى الماء لاستعادة نشاطها. تتكوَّن أجسام مُعظم المخلوقات الحية بشكل أساسي من الماء. فمثلًا، يحتوي جسم الإنسان البالغ على 60% من الوزن الكلي ماءً. وتُحدِّد كمية الماء المُتاحة في النِّظام البيئي غالبًا طبيعة المخلوقات الحية الموجودة ووفرتها، كما هو مُوضَّح في الاختلاف بين الغابات والصحاري (الفصل الـ 58).

كلّ نوع من أنواع الدَّورة البيوجيوكيميائية له صفاته المُحدَّدة والمُميَّزة. الصفة المُميِّزة لدورة الماء هي أنَّ الماء جُزيء، وليس ذرة، ولذلك يُمكن له أن يتكوَّن، وأن يتحطم. يتكوَّن الماء خلال التَّنفس الخلوي الهوائي (انظر الفصل الـ 7)، ويتحطم خلال البناء الضّوئيّ (انظر الفصل الـ 8). مُعدَّلات هاتين العمليتين مُتساوية تقريبًا، ولذلك فإنّ كمية الماء التي تدور حول الغلاف الجوي ثابتة تقريبًا.

دورة الماء الأساسية

جزء مُهم من دورة الماء هو أنَّ الماء السَّائل يتبخر من سطح الأرض إلى الغلاف الجوي. ويحتاج التَّحول من الماء السائل إلى الغاز إلى كمية كبيرة من الطَّاقة الحرارية، وهذا يُفسِّر سبب تبخره بسرعة أكبر عندما تضرب أشعة الشَّمس سطح الأرض.

يحدث التَّبخر مُباشرة من سطوح المُحيطات، والبُحيرات، والأنهار. من ناحية أخرى، في الأنظمة اليابسة، يمرُّ 90% تقريبًا من الماء الذي يصل الغلاف الجوي خلال النباتات. تأخذ الأشجار، والأعشاب، والنباتات الأخرى الماء من التُّربة عن طريق جذورها، وبعد ذلك يتبخر الماء من أوراقها وسطوحها الأخرى خلال عملية تُسمَّى النَّتح (انظر الفصل الـ 38).

يوجد الماء المُتبخر في الغلاف الجوي على شكل غاز، مثل أي غاز جوي آخر. يُمكن للماء أن يتكاثف مرة أخرى إلى ماء سائل، غالبًا بسبب برودة الهواء. يُسبِّب تكاثف الماء الغازي (بُخار الماء) إلى قُطيرات أو بلورات تكوين الغيوم، ولكن إن كانت القُطيرات أو البلورات كبيرة بشكل كافٍ، فإنَّها تسقط على سطح الأرض على شكل هطل (مطر أو ثلج).

المياه الجوفية

هذه هي المياه الأقل وضوحًا من المياه السَّطحية، التي نراها في الأنهار والبُحيرات، إنَّها مياه تحت الأرض، ويُطلق عليها اسم **المياه الجوفية Ground water**. تُوجد المياه الجوفية في طبقة صخور تُدعى طبقة **الصخور المائية Aquifers**، وهي طبقات مسامية ونفَّاذة تحت الأرض من الصخور، والرِّمال، والحصباء تكون غالبًا مُشبعة بالماء. تُعَدُّ المياه الجوفية أهم مخزون للماء على الأرض في كثير من أجزاء العالم، حيث تُمثِّل أكثر من 95% من مجموع المياه العذبة في الولايات المُتحدَّة، مثلًا.

تتكوَّن المياه الجوفية من جزأين: أ. الطبقات العُليا من المياه الجوفية، وتُكوِّن مستوى الماء، الذي لا يكون محصورًا، وإنَّما يجري نحو الجداول، ويكون بشكل جزئي مُتوافرًا لجذور النباتات. ب. الطبقات السُّفلى المحصورة من المياه الجوفية التي تكون عادةً بعيدة عن الجداول وجذور النباتات، ولكن يُمكن استخراجها عن طريق الآبار. يتمُّ تزويد المياه الجوفية مرة أخرى بالماء الذي يرشح من الأعلى إلى الأسفل، من الهطل مثلًا. تتدفَّق المياه الجوفية بشكل أبطأ من المياه السَّطحية، من مليمترات إلى متر تقريبًا في كلّ يوم.

تُوفِّر المياه الجوفية في الولايات المُتحدَّة 25% من الماء الذي يستخدمه الإنسان لأغراضه كافة، وتُزود نحو 50% من السُّكان بمياه الشُّرب. في ولايات السُّهول العظيمة، حُفرت الصخور المائية العميقة التي تُدعى أوغالالا Ogallala بشكل مُكثَّف لأغراض الزِّراعة والاحتياجات البشرية الخاصة لدرجة أنَّ المياه الجوفية تُفرَّغ بشكل أكبر مما تُملأ - عدم اتزان محلِّي في دورة الماء - ما يُشكِّل تهديدًا مُنذرًا بالسُّوء على الإنتاج الزِّراعي في المنطقة. وتُواجه أجزاء كثيرة من الكرة الأرضية تهديدات مُماثلة.

التغيُّرات في الأنظمة الْبيئيّة سببها تغيُّرات في دورة الماء

يُعدّ الماء عاملًا مُهمًّا للحياة لدرجة أنَّ التَّغيُّرات في كمية الماء في نظام بيئي يُمكن لها أن تُغير طبيعة هذا النِّظام البيئي جذريًّا. وقد حدثت مثل هذه التَّغيُّرات بكثرة خلال التَّاريخ الجيولوجي للأرض.

فمثلًا، يشتهر النِّظام البيئي في سهول سيرينجيتي Serengeti في تنزانيا، بسهول الحشائش على مدِّ البصر التي تستوطنها قطعان كثيرة من الغُزلان وآكلات العُشب الأخرى. كانت الغابات العُشبية شبه الجافة الحالية لسيرينجيتي غابات مطرية قبل 25 مليون سنة مضت. بدءًا من ذلك الوقت تقريبًا، نشأت جبال مثل جبال كليمنجارو بين الغابات المطرية والمُحيط الهندي الذي يشكل مصدر الرُّطوبة للغابات المطرية. إنَّ نشوء الجبال أجبر الرِّياح القادمة من المُحيط الهندي أن ترتفع إلى الأعلى، ومن ثم تبريد الهواء ما أدَّى إلى هطل مُعظم الرُّطوبة التي في الهواء قبل أن تصل الغابات المطرية. فأصبحت الأرض أكثر جفافًا، وتحوَّلت الغابات إلى مروج حشائش.

في هذه الأيام، يُمكن لأنشطة الأنسان أن تُغيِّر في دورة الماء التي تسبِّب التَّغيُّرات التي تحدث في الأنظمة الْبيئيّة. إن التَّغيُّرات التي حدثت في الغابات المطرية بسبب عمليات قطع الأشجار تزوِّدنا بمثال على ذلك. ففي الغابات الاستوائيّة السليمة، أكثر من 90% من الرُّطوبة التي تهطل على شكل مطر يأخذها النبات، ثم يُعيدها إلى الهواء عن طريق النَّتح. بمعنى آخر، تقوم النباتات بتكوين مطرها الخاص بها. الرُّطوبة التي تُعيدها الأشجار إلى الغلاف الجوي تسقط مرة أخرى على الغابات من جديد.

عندما تقوم جماعات البشر بقطع الغابات المطرية وحرقها في منطقة ما، فإنّ دورة الماء تتحطم وتنهار. فالماء الذي يسقط على شكل مطر يُصرف بعد ذلك بعيدًا إلى الأنهار بدلًا من الارتفاع إلى الأعلى لتشكيل الغيوم والسُّقوط مرة أخرى على الغابات. مثل هذا التَّغيير يحدث اليوم في كثير من الغابات الاستوائيّة المطرية (الشكل 57-3). فمثلًا، تحوَّلت مناطق واسعة من البرازيل في القرن العشرين من غابات استوائية فريدة إلى صحراء شبه جافة، ما حرم الكثير من الحيوانات والنباتات الفريدة من موطنها الطبيعي.

تعتمد دورة النيتروجين على تثبيته من قِبَل ميكروبات

يُكوِّن النيتروجين جميع البروتينات والأحماض النووية، وهو أساس تحتاج إليه المخلوقات جميعها؛ تتكوَّن البروتينات من 16% من وزنها نيتروجينًا. في كثير من الأنظمة الْبيئيّة، يُعدّ النيتروجين من العناصر الأقل وجودًا (توافرًا) بالنِّسبة إلى حاجات المخلوق الحي. وهذا تناقُض؛ لأنَّ 78% من حجم الغلاف الجوي هو نيتروجين.

الشكل 57-3

تُعيق إزالة الغابات الدَّورة المحلية للماء. إزالة الغابات الاستوائيّة يُمكن أن يكون لها عواقب وخيمة، بسبب عمليات التَّعرية، كما يبدو في هذه المنطقة المُعرَّاة من غابات منطقة الأمازون في البرازيل.

توافر النيتروجين

كيف يُمكن أن يكون هناك نقص بالنيتروجين مع أنَّ الغلاف الجوي غني جدًا به؟ الجواب هو أنَّ النيتروجين في الغلاف الجوي عنصري الشَّكل - جزيئات من غاز عنصر النيتروجين (N_2) - ولا يستطيع عدد واسع من المخلوقات، بما في ذلك النباتات والحيوانات جميعها، استعماله بشكله الكيميائي هذا.

بالنِّسبة للحيوانات، الشَّكل الذي يُمكن الاستفادة منه من النيتروجين هو الْمركّبات الْعضويّة الْمُحتوية على النيتروجين، والتي يتمُّ تصنيعها في النباتات، أو الطحالب، أو الأحياء الدَّقيقة الأخرى. تأكل الحيوانات آكلة الأعشاب، مثلًا، بروتينات نباتية أو طحلبية، وتستخدم الأحماض الأمينية الْمُحتوية على النيتروجين لتصنيع بروتيناتها الخاصة بها.

تستعمل الطَّحالب والنباتات عددًا من الْمركّبات البسيطة الْمُحتوية على النيتروجين كمصادر للنيتروجين لتصنيع البروتينات والْمركّبات الْعضويّة الأخرى الْمُحتوية على النيتروجين في أنسجتها. يُستخدم مصدران شائعان للنيتروجين وهما الأمونيا (NH_3) وأيونات النيترات (NO_3^-). كما سبق وتحدثنا في الفصل 39، يُمكن لبعض الميكروبات بدائية النوى أن تصنع الأمونيا والنيترات من غاز النيتروجين في الغلاف الجوي، وبهذا تُشكِّل جزءًا من دورة النيتروجين التي تجعل النيتروجين الجوي مُتوافرًا للنباتات والطَّحالب (الشكل 57-4). وتُحوِّل مخلوقات بدائية النوى أخرى NH_3 و NO_3^- إلى N_2 جاعلةً النيتروجين غير مُتوافر مرة أخرى. الاتزان في نشاطات هاتين المجموعتين من بدائيات النوى يُحدِّد توافر النيتروجين (N_2) للنباتات والطَّحالب.

تثبيت النيتروجين الميكروبي والنترتة واللانترتة

تُعرف عملية تكوين الْمركّبات الْمُحتوية على النيتروجين من N_2 بعملية **تثبيت النيتروجين Nitrogen fixation**. الخطوة الأولى في هذه العملية هي تصنيع الأمونيا من النيتروجين N_2، ويستعمل العلماء تعبير "تثبيت النيتروجين" لهذه الخطوة بالتَّحديد. تقوم ميكروبات أخرى بأكسدة جزء من NH_3، إلى أيونات النيترات NO_3^-، بعملية تُدعى **النَّترتة Nitrification**.

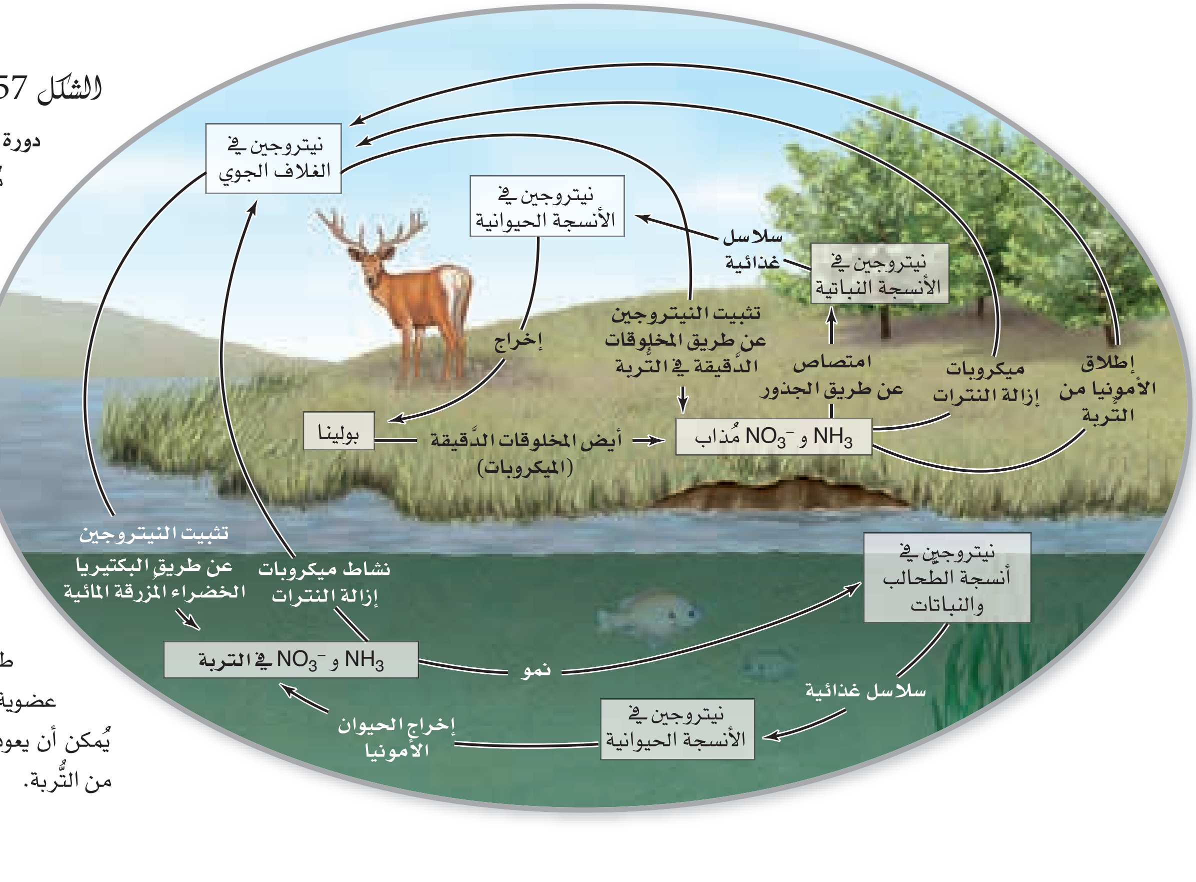
تُثبِّت بعض أجناس الميكروبات النيتروجين عن طريق نظام من الأنزيمات يعرف بمُعقّد محلل النيتروجين (النيتروجينيز) (مُعقّد جين *nif*؛ الفصل الـ 28). مُعظم الميكروبات حُرَّة المعيشة، ولكن يعيش بعضها على اليابسة معيشة تكافلية مع جذور البقوليات (نباتات من العائلة البقولية)، والآس، وجار الماء، ونباتات أخرى.

ميكروبات أخرى بدائية النوى (تشمل البكتيريا والبكتيريا القديمة) قادرة على تحويل النيتروجين الموجود في النترات NO_3^- إلى N_2 (أو غازات النيتروجين الأخرى مثل N_2O)، وهذه العملية تُسمّى **إزالة النترتة Denitrification**. تهيئ الأمونيا لعملية إزالة النترتة بشكل غير مُباشر بتحويلها أولًا إلى NO_3^- ثُمَّ إلى N_2.

الفضلات النيتروجينية واستخدام الأسمدة

تُخرج مُعظم الحيوانات، عندما تُفكِّك البروتينات في عملياتها الأيض، النيتروجين من البروتينات على شكل أمونيا NH_3. يتخلَّص الإنسان والثدييات الأخرى من النيتروجين على شكل بولينا (يوريا) في البول (انظر الفصل الـ 50)؛ وتُحوِّل أنواع مُتعدِّدة من الميكروبات البولينا إلى أمونيا NH_3. والأمونيا التي تُلتقط من فضلات الحيوانات تأخذها النباتات والطَّحالب بوصفها مصدرًا للنيتروجين.

تُؤثِّر جماعات الإنسان بشكل جذري في دورة النيتروجين الإجمالية باستخدام الأسمدة في حقول الزِّراعة والمروج الخضراء. تحتوي الأسمدة على أشكال من النيتروجين الْمُثبت الذي تستخدمه المحاصيل، مثل أملاح الأمونيوم (NH_4) الْمُنتج صناعيًا من N_2 الموجود في الغلاف الجوي. وبسبب إنتاج الأسمدة، جزئيًّا، ضاعف الإنسان نسبة تحويل النيتروجين إلى أشكال يُمكن استخدامها في التُّربة والماء.

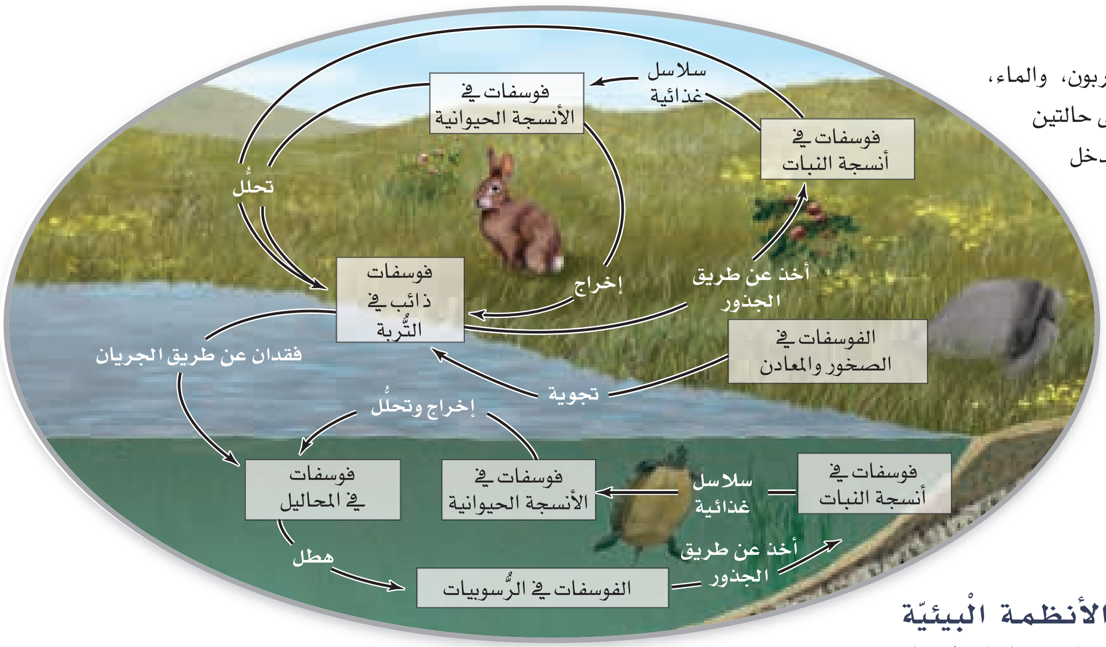


الشكل 57-4

دورة النيتروجين. دورة النيتروجين مُعقَّدة لأنها تتطلَّب تغيُّرات عدَّة في الشَّكل الكيميائي للنيتروجين. تُثبِّت بعض بدائيات النوى النيتروجين الجوي (N_2)، مُحوِّلةً إياه إلى أمونيا (NH_3) ونترات (NO_3^-) يُمكن أن يستعملهما النبات. بدائيات نوى أخرى تُعيد النيتروجين إلى الجو على الشكل N_2 عن طريق تحطيم NH_3 أو مُركبات عضوية أخرى تحتوي على النيتروجين. يُمكن أن يعود غاز الأمونيا إلى الجو مُباشرة من التُّربة.

الشكل 57-5

دورة الفوسفور. بالمقارنة مع الكربون، والماء، والنيتروجين، فإنّ الفوسفور يوجد على حالتين فقط: سائلة وصلبة، ولذلك لا يدخل الغلاف الجوي.



تتم دورة الفوسفور خلال الأنظمة الْبيئيّة اليابسة والمائية، ولكن ليس خلال الغلاف الجوي

تحتاج المخلوقات جميعها إلى الفوسفور بكميات أساسية؛ يُوجد الفوسفور في الحمض النَّووي، والدهون المُفسفرة الموجودة في الأغشية، ومُركبات مهمة أخرى، مثل أدينين ثلاثي الفوسفات (ATP).

ليس للفوسفور شكل غازي، ولا يدور خلال الغلاف الجوي بخلاف الكربون، والماء، والنيتروجين، (الشكل 57-5). لهذا، تُمثّل دورة الفوسفور نوعًا من الدَّورات يبديها أيضًا الكالسيوم، والسليكون، والكثير من المعادن. خاصية أخرى تُبسّط كثيرًا دورة الفوسفور مُقارنةً بدورة النيتروجين، وهي أنّ الفوسفور يُوجد في الأنظمة الْبيئيّة بحالة تأكسد وحيدة، وهي الفوسفات (PO_4^{3-}).

وجود الفوسفات

تستخدم النباتات والطَّحالب الفوسفات الحر غير العضوي PO_4^{3-} في التربة أو الماء لتصنيع مُركباتها المُحتوية على الفوسفور. تقوم الحيوانات بعد ذلك باستخلاص الفوسفور الموجود في الْمركّبات الموجودة في أنسجة النباتات أو الطَّحالب لبناء مُركباتها الفوسفورية. عندما تموت المخلوقات، تحطّم الميكروباتُ المُحلِّلة - في عملية تُسمَّى إعادة تعدين الفوسفات- الْمركّباتِ الْعضويّة في أجسام المخلوقات الميتة، فينطلق الفوسفور على شكل فوسفات غير عضوي PO_4^{3-} تستخدمه النباتات والطَّحالب مرة أخرى.

تضم دورة الفوسفور عمليات لاحيوية كيميائية وفيزيائية. يُوجد الفوسفات الحر PO_4^{3-} في التربة فقط بتراكيز قليلة؛ أولًا، لأنَّه يتّحد مع مُكوِّنات التُّربة الأخرى، ليُشكل مُركبات غير ذائبة، وثانيًا، لأنَّه يميل إلى أن يُغسل بعيدًا عن طريق الجداول والأنهار. بالتَّجوية لأنواع كثيرة من الصُّخور، يتمُّ إطلاق الفوسفات الأيوني مُجددًا في الأنظمة الْبيئيّة اليابسة، ولكن بعد أن تحمل الأنهار هذه الأيونات إلى المُحيطات. هناك تدفُّق في اتجاه واحد لأيونات الفوسفات من صخور اليابسة إلى ترسبات البحر العميقة.

استخدام الفوسفات سمادًا

تُغيّر أنشطة الإنسان كثيرًا في دورة الفوسفور الإجمالية بتسميد المحاصيل الزِّراعية. صُمّمت الأسمدة بشكل نموذجي لتوفير PO_4^{3-} لكي لا تجد المحاصيل نقصًا فيه؛ الفوسفات PO_4^{3-} الموجود في الأسمدة مُشتق بشكل نموذجي من الصخور الغنية بالفوسفات والمُتفتِّتة ومن العظام. تُعدّ المُنظفات مُتهمًا مُحتملًا آخر يضيف PO_4^{3-} إلى الأنظمة الْبيئيّة، ولكن القوانين تُجبر على استخدام مُنظفات قليلة الفوسفات في مناطق مُختلفة من العالم.

المواد الغذائية المُحدَّدة في الأنظمة الْبيئيّة هي التي تتوافر بكمية أقل من الحاجة إليها

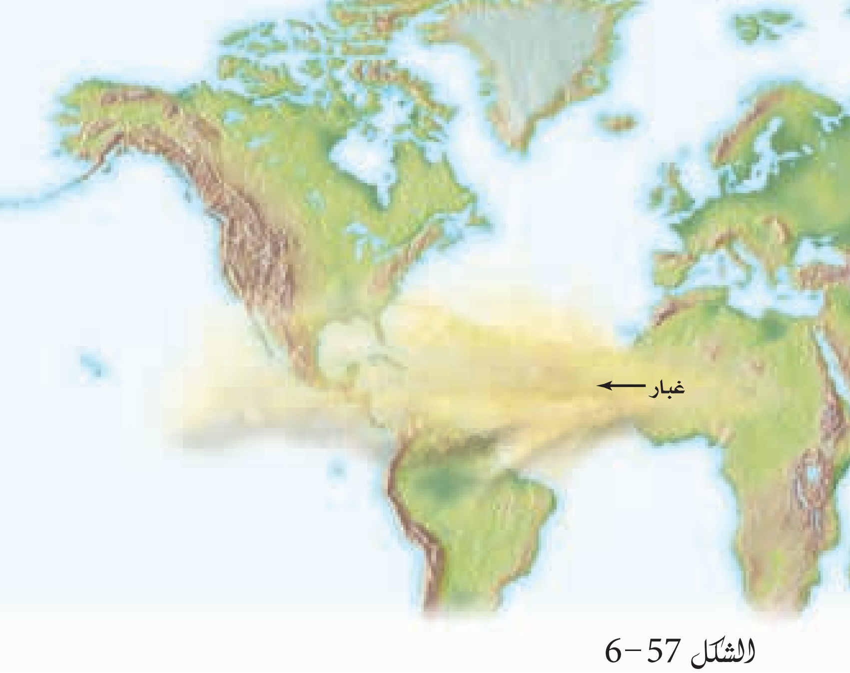
تحتاج النباتات والطَّحالب لكي تنمو في النِّظام البيئي - وتُوفِّر بذلك الغذاء للحيوانات - إلى الكثير من العناصر الكيميائية المُختلفة. أبسط نظرية هي أنّه في نظام بيئي مُعيَّن، سيكون عنصر ما مُتوافرًا بشكل قليل بالنِّسبة إلى الحاجة إليه من قِبَل النباتات والطَّحالب. هذا العنصر يُعدّ **عنصرًا غذائيًا مُحدِّدًا Limiting nutrient**-وهو الحلقة الأضعف - في النِّظام البيئي.

إن دورة المواد الغذائية المُحدِّدة مُهمة بشكل خاص؛ لأنَّها تُحدِّد المُعدَّل الذي تُصبح عنده المواد الغذائية مُتاحة للاستخدام. لقد أعطينا اهتمامًا خاصًا لدورات النيتروجين والفوسفور؛ لأنَّ هذه العناصر مواد غذائية مُحدِّدة في مُعظم الأنظمة الْبيئيّة. النيتروجين مادة غذائية مُحدَّدة في ثُلثي المُحيطات تقريبًا والكثير من الأنظمة الْبيئيّة لليابسة.

اكتشف علماء المُحيطات في السنوات الخمس عشرة الأخيرة فقط أنَّ الحديد عنصر غذائي مُحدِّد لجماعات الطَّحالب (عوالق نباتية) في ثُلث المُحيطات في العالم تقريبًا. في هذه المياه، يظهر أنَّ غبار الأتربة المُتولد عن الريح في الغالب هو المصدر الرئيس للحديد. فعندما تُحضر الريح غبارًا غنيًّا بالحديد، تنمو جماعات الطَّحالب وتتكاثر، ما يشير إلى أنَّ الحديد بشكله الكيميائي المُفيد. بهذه الطَّريقة، تستطيع العواصف الرَّملية في الصحراء الكبرى، عبر زيادة كمية الغُبار في الريح الإجمالية، من زيادة إنتاجية الطَّحالب في مياه المُحيط الهادي (الشكل 57-6).

تمَّت دراسة التَّدوير البيوجيوكيميائي في النِّظام البيئي للغابات تجريبيًا

زوَّدتنا سلسلة من الدِّراسات في غابة هبارد بروك التَّجريبية في نيوهامبشاير بالكثير من النتائج المُتوافرة حول تدوير العناصر الغذائية في النِّظام البيئي للغابات. هبارد بروك هو جدول مركزي لتجمُّع مطري كبير ينساب على جوانب



الشكل 57–6

عالم واحد. يتمُّ حمل ملايين الأطنان المترية من الغبار الغني بالحديد في كلّ عام نحو الغرب عن طريق الرِّياح التِّجارية من الصحراء الكبرى ومناطق السَّاحل المُجاورة. الفرضية المعروفة من قِبَل علماء المُحيطات هي أنَّ هذا الغبار يُسمِّد أجزاء من المُحيط، ومن ضمنها أجزاء من المُحيط الهادي، حيث يُعدّ الحديد عنصرًا غذائيًّا مُحدَّدًا. استعمالات الأراضي في إفريقيا، التي تزيد من مساحة صحراء شمال إفريقيا، تستطيع أن تُؤثر في النِّظام البيئي في الجهة الأخرى من الكرة الأرضية.

سلسلة جبال مُغطاة بغابة مُعتدلة مُتساقطة الأوراق. تحمل جداول عدَّة رافدة الماء من المُرتفعات إلى منطقة هبارد بروك.

زُوِّد كلّ من ستة جداول رافدة، يجري كلّ منها بوادٍ مُعين، بأدوات قياس عند بداية الدِّراسة. كلّ المياه التي تجري في كلّ وادٍ كانت تمرُّ عبر نظام القياسات، حيث يُقاس جريان الماء وتراكيز المواد الغذائية.

وَفْقَ القياسات التي أجراها العلماء، كانت الغابات غير المُنتهكة حول هبارد بروك فعالة جدًا في الاحتفاظ بالمواد الغذائية؛ فخلال عام واحد، كانت كميات قليلة فقط من المواد الغذائية تدخل الجدول من الخارج، وغالبًا بسبب الهطل. كمية العناصر الغذائية التي تحملها جداول الماء كانت قليلة أيضًا. عندما نقول: "قليلة"، فإننا نعني دخول العناصر وخروجها يُمثِّل أجزاء طفيفة من مجموع كميات العناصر الغذائية في النِّظام، نحو 1% في حالة الكالسيوم، مثلًا.

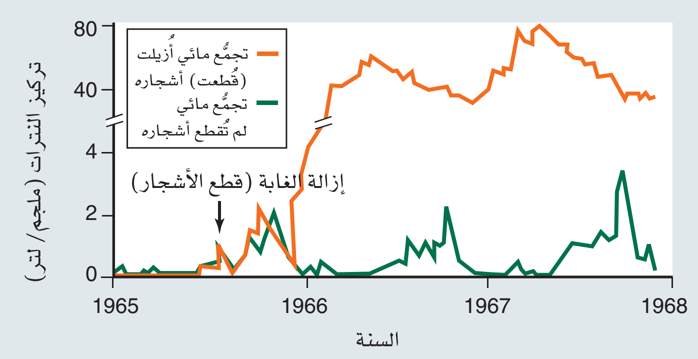
في عامي 1965 و 1966، قام الباحثون بقطع الأشجار كلّها، وإزالة الشُّجيرات جميعها من واحد من الأودية الستة، ومنعوا إعادة نمو الأشجار والشجيرات (الشكل 57–7 أ). كانت الآثار مأساوية. لقد ازدادت كمية المياه التي تجري في ذلك الوادي بنسبة 40%، مُشيرًا إلى أنَّ المياه التي كانت تأخذها النباتات سابقًا، وتتبخر إلى الجو أصبحت الآن تجري في الأودية. وازدادت كميات كثير من المواد الغذائية التي تجري خارج النِّظام البيئي أيضًا. فمثلًا، ازداد مُعدَّل فقدان الكالسيوم 9 أضعاف. الفوسفور، من جهة ثانية، لم يزدَدْ في مياه الجدول؛ ولكنَّه على ما يبدو ارتبط مع مُركبات غير ذائبة في التربة.

إنَّ التَّغيُّر في حالة النيتروجين في الوادي المُضطرب كان مُدهشًا بشكل خاص (الشكل 57–7 ب). راكمت الغابات غير المُضطربة في هذا الوادي النيترات (NO_3^-) بمُعدَّل 5 كجم تقريبًا لكلّ هكتار لكلّ سنة، ولكن في النِّظام البيئي منزوع الغابات، فقد كان فقد النيترات بمُعدَّل 53 كجم لكلّ هكتار لكلّ سنة تقريبًا. وازداد تركيز النترات في مياه الجدول بشكل سريع. وتناقصت خصوبة الوادي بشكل مأساوي، عندما ولّد جريان النترات نموًّا كبيرًا ومُفاجئًا للطَّحالب أسفل الجدول، ومن ثم ازداد خطر الفيضانات هناك.

لقد كانت هذه التَّجربة مُفيدة بشكل مُحدد وبناءة في مطلع القرن الواحد والعشرين؛ لأنَّ أراضي الغابات تستمر إزالتها حول العالم (انظر الفصل الـ 58).

الذَّرات المُكونة للمادة يُعاد تدويرها بين أنسجة المخلوقات والبيئة اللاحيوية، مثل الغلاف الجوي أو التربة. تُدعى إعادة التَّدوير هذه في الدَّورة البيوجيوكيميائية. تدور عناصر الكربون، والنيتروجين، والفوسفور بطرق معروفة، وكذلك الماء، المُهم للأنظمة الْبيئيّة. تُؤثر أنشطة الجماعات السكانية مُتزايدة العدد في معدلات كثيرة، مثل مُعدَّل إضافة ثاني أكسيد الكربون للغلاف الجوي.

أ.



ب.

الشكل 57–7

تجربة هبارد بروك. أ. قطعت الأشجار بشكل كامل حول تجمُّع لمياه الأمطار مساحته 38 دونمًا، وتمَّت مُراقبة الجريان سنوات عدّة. **ب.** زادت إزالة الغابات بشكل كبير من فقدان المواد الغذائية في المياه الجارية من النِّظام البيئي. المنحنى البُرتقالي يُظهر تركيز النترات في المياه الجارية من التَّجمُّع المائي المقطوعة أشجاره؛ المُنحنى الأخضر يُظهر تركيز النترات في المياه الجارية من التَّجمُّع المائي المُجاور الذي لم تُقطع الأشجار عنده.

تدفُّق الطَّاقة في الأنظمة الْبيئيّة

تشمل الطَّبيعة الدِّيناميكية للأنظمة الْبيئيّة مُعالجة الطَّاقة وكذلك المادة. تتبع الطَّاقة، على كلّ حال، مبادئ مُختلفة كثيرًا عن التي تتبعها المادة. الطَّاقة لا يتمُّ إعادة تدويرها. بدلًا من ذلك، تعبر الطَّاقة المُنبعثة عن الشَّمس التي تصل الأرض الأنظمة الْبيئيّة لكوكبنا في اتجاه واحد، قبل أن يتمّ تحويلها إلى حرارة، وبعثها مرة أخرى في الفضاء، ما يعني أنَّ الأرضَ نظامٌ مفتوحٌ للطَّاقة.

الطَّاقة لا تفنى ولا تستحدث ولكن تتحول من شكل إلى آخر

لماذا تختلف الطَّاقة عن المادة؟ جزء مُهم من الإجابة هو أنَّ الطَّاقة توجد في أشكال عدَّة، مثل الضّوء، وطاقة الرّوابط الكيميائية، وطاقة الحركة، والطَّاقة الحرارية. وعلى الرَّغم من أنَّ الطَّاقة لا تفنى، ولا تستحدث في الغلاف الجوي (القانون الأول للدِّيناميكا الحرارية)، لكنها غالبًا تُغيِّر شكلها.

النقطة المهمة الثانية هي أنَّ المخلوقات لا تستطيع تحويل الحرارة إلى شكل من أشكال الطَّاقة. لذلك، إذا حوَّلت المخلوقات بعض طاقة الرّوابط الكيميائية، أو الطَّاقة الضّوئيّة إلى حرارة، فإنّ هذا التَّحويل يسير في اتجاه واحد؛ لأنَّها (أي المخلوقات) لا تستطيع إعادة تدوير هذه الطَّاقة مرة أخرى إلى شكلها الأصلي.

تستطيع المخلوقات الحية استخدام أشكال مُختلفة من الطَّاقة، ولكن ليس الحرارة

حتى نفهم لماذا يجب أن تعمل الأرض بوصفها نظامًا مفتوحًا بالنِّسبة إلى الطَّاقة، يجب أن نعرف مبدأين إضافيين: الأول، أنَّ المخلوق يستطيع استخدام أنواع مُعينة من الطَّاقة. مثلًا، لتعيش الحيوانات، يجب أن تمتلك طاقة بشكل خاص على شكل طاقة الرّوابط الكيميائية، التي يحصل عليها من غذائه. والنباتات يجب أن تحصل على الطَّاقة على شكل ضوء. ولا تستطيع الحيوانات ولا النباتات (ولا أي مخلوق آخر) استعمال الحرارة مصدر طاقة لتبقى على قيد الحياة. والمبدأ الثاني، عندما تستعمل المخلوقات الحية طاقة الرَّبط الكيميائية أو الضّوء، يتحوَّل بعضها إلى حرارة؛ ينص القانون الثاني للدِّيناميكا الحرارية على أنَّ التَّحول الجزئي إلى حرارة لا يُمكن تجنُّبه. بصيغة أخرى، يحتاج الحيوان والنبات إلى طاقة الرّوابط الكيميائية والضّوء للبقاء على قيد الحياة، ولكن عند استعمالهما لتلك الأنواع من الطَّاقة، فإنَّهما يحولانها إلى حرارة، ولكن لا يستعملانها للبقاء على قيد الحياة، ولا يستطيعان إعادة تدويرها إلى أشكالها الأصلية.

لحسن الحظ بالنِّسبة إلى المخلوقات الحية، تعمل الأرض بوصفها نظامًا مفتوحًا للطَّاقة. يصل الضّوء كلّ يوم من الشَّمس إلى الأرض. تستخدم النباتاتُ ومخلوقاتُ التَّمثيلِ الضّوئيِّ الأخرى الضّوءَ الجديد الواصل، فتستفيد منه في تصنيع طاقة الرّوابط الكيميائية في مُركباتها الْعضويّة لتبقى على قيد الحياة. يتحوَّل الضّوء وطاقة الرّوابط الكيميائية بشكل جزئي إلى حرارة في كلّ خطوة. في الحقيقة، يتمُّ تحويل الضّوء والطَّاقة الكيميائية إلى حرارة بشكل كامل في النِّهاية. وتُغادر الحرارة الأرض مُنبعثة على شكل أطوال موجية غير مرئية، تحت حمراء من الطَّيف الكهرومغناطيسي. ولكي تستمر الحياة، تحتاج دائمًا إلى طاقة ضوئية جديدة.

يجب أن تكون تدفقات الطَّاقة المُنبعثة القادمة إلى الأرض والمُغادرة لها مُتوازنة لكي تبقى درجة حرارة الأرض ثابتة. أحد التَّحذيرات هو أنَّ أنشطة الإنسان تُغيِّر تركيب الغلاف الجوي بطرق تُعيق التَّدفق المُغادر، يُسمَّى هذا تأثير البيت الزُّجاجي *Greenhouse effect* المذكور في الفصل المقبل. قد تتراكم الحرارة على الأرض، مُسببة الارتفاع الحراري العالمي أو الدفيئة العالمية (انظر الفصل الـ 58).

تتدفق الطَّاقة خلال المُستويات الغذائية للأنظمة الْبيئيّة

في الفصل الـ 7، تعرَّفنا مفهومَ ذاتية التَّغذية وعضوية التَّغذية ("تتغذى على الآخرين"). تصنع **ذاتية التَّغذية Autotrophs** الْمركّبات الْعضويّة المُكوِّنة لأجسامها من أصول غير عضوية مثل ثاني أكسيد الكربون، والماء، و NO_3^- باستخدام طاقة من مصادر غير حيوية. تستعمل بعض ذاتية التَّغذية الضّوء مصدر طاقة لها. لهذا، فهي **ذاتية التَّغذية ضوئية Photoautotrophs**؛ إنَّها المخلوقات التي تقوم بالتَّمثيل الضّوئيّ، مثل: النباتات، والطَّحالب، والبكتيريا الخضراء المُزرقة. وتحصل ذاتية تغذية أخرى هي **ذاتية تغذية كيميائية Chemourutotrophs** على الطَّاقة عن طريق تفاعلات أكسدة غير عضوية، مثل: الميكروبات التي تستخدم كبريتيد الهيدروجين المُتوافر في المياه العميقة (انظر الفصل الـ 58). كلّ ذاتية التَّغذية الكيميائية هي بدائية النواة. ذاتية التَّغذية الضّوئيّة هي أكثر المخلوقات أهمية في مُعظم الأنظمة الْبيئيّة، سنركّز عليها فيما تبقى من هذا الفصل.

عضويةُ التَّغذيةِ Heterotrophs مخلوقاتٌ لا تستطيع صنع المواد الْعضويّة من خامات غير عضوية، ولكن بدلًا من ذلك تأخذ الْمركّبات الْعضويّة التي صنعتها مخلوقات أخرى. إنها تحصل على الطَّاقة التي تلزمها للحياة عن طريق تحطيم الْمركّبات الْعضويّة المُتوافرة لها، مُطلقةً بذلك طاقة الروابط الكيميائية لأغراض الأيض (انظر الفصل الـ 7). الحيواناتُ، والفطرياتُ، وكثير من الميكروبات مخلوقاتٌ عضويةُ التَّغذيةِ.

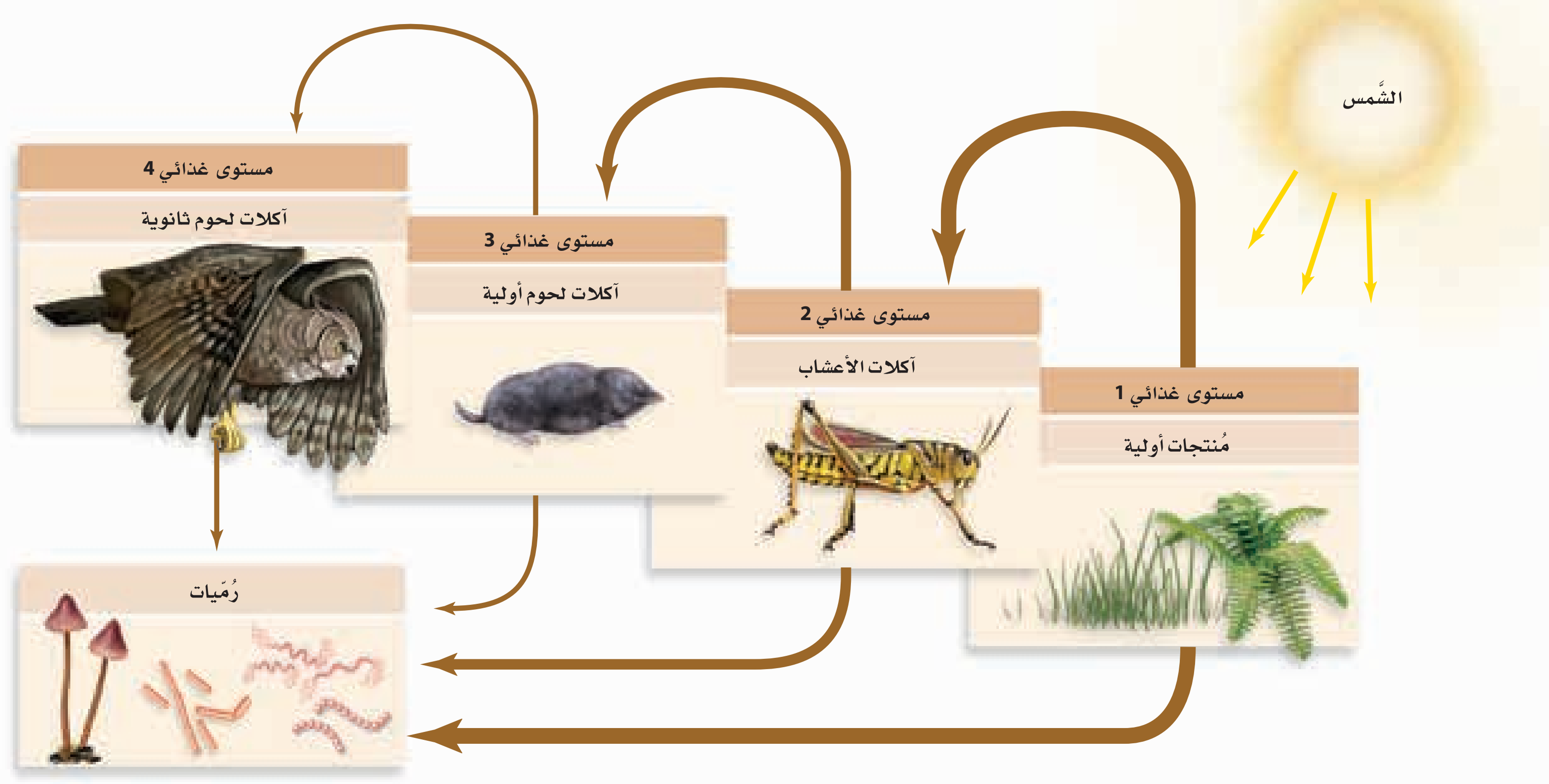
عندما تعيش الأنواع في بيئاتها الطَّبيعية، فإنَّها غالبًا ما تكون مُنظّمة على شكل سلاسل تأكل بعضها بعضًا بشكل تتابعي. فمثلًا، نوع من الحشرات يُمكن أن يأكل النبات، ثم بعد ذلك يأكل هذه الحشرةَ حيوانٌ آكل للحشرات مثل الزبَّابة، وقد يأكل الصقر هذه الزبَّابة. يمرُّ الغذاء هنا خلال أربعة أنواع بالتَّتابع الآتي: نبات ← حشرات ← الزبَّابة ← الصقر. ويُسمَّى تتابع الأنواع بهذا الشَّكل **سلسلة غذائية Food chain**.

في النِّظام البيئي ككل، تؤدي الكثير من الأنواع أدوارًا مُشابهة؛ لا يوجد نوع واحد في كلّ دور. فمثلًا، الحيوانات التي تأكل النباتات يُمكن أن تشمل ليس نوعًا واحدًا من الحشرات، وإنما 30 نوعًا منها تقريبًا، إضافة إلى عشرة أنواع من الثدييات التي تأكل النبات أيضًا. لتنظيم هذا التَّعقيد، ميَّز علماء البيئة عددًا محدودًا من مُستويات التَّغذية يدعى **المُستويات الغذائية Trophic levels** (الشكل 57-8).

تعريف المُستويات الغذائية

أول مُستوى غذائي في النِّظام البيئي، يدعى **المُنتِجات الأولية Primary producers**، ويتكوَّن من المخلوقات ذاتية التَّغذية في النِّظام البيئي جميعها. المُستويات الغذائية الأخرى جميعها تتكوَّن من مخلوقات عضوية التَّغذية، هي **المُستهلكات Consumers**. وضعت المخلوقات عضوية التَّغذية التي تتغذَّى بشكل مُباشر على المُنتِجات الأولية جميعها في مُستوى غذائي سُمِّي **آكلات الأعشاب Herbivores**. من جهة أخرى، تُسمَّى المخلوقات عضوية التَّغذية التي تتغذى على آكلات الأعشاب (تأكلها أو تتطفَّل عليها) **آكلات اللُّحوم الأولية Primary carnivores**، أما التي تتغذَّى على آكلات اللُّحوم الأولية فتسمَّى **أكلات اللُّحوم الثانوية Secondary carnivores**.

أخذت دراسات مُتقدمة للأنظمة الْبيئيّة في الحسبان أنَّ المخلوقات الحية لا تترتب بشكل خطي مُتتابع بالاعتماد على ما تأكل؛ فبعض الحيوانات، مثلًا، تأكل كلًّا من مُنتجات أولية وحيوانات أخرى. ومع هذا، فإنّ التَّسلسل الخطي للمُستويات الغذائية هو مبدأ تنظيمي لأسباب كثيرة.



الشكل 57−8

المُستويات الغذائية عبر النِّظام البيئي. تحصل المُنتجات الأولية مثل النباتات على طاقتها مُباشرة من الشَّمس، ما يضعها في المُستوى الغذائي 1. الحيوانات التي تأكل النباتات، مثل الحشرات آكلة النبات، هي آكلات الأعشاب، وتوجد في المُستوى الغذائي 2. أما الحيوانات التي تأكل آكلات الأعشاب، مثل حيوان الزبابة، فهي آكلات لحوم أولية، وهي في المُستوى الغذائي 3. في حين أن الحيوانات التي تأكل آكلات اللُّحوم الأولية، مثل البوم، هي آكلات لحوم ثانوية، وهي في المُستوى الغذائي 4. كلّ مُستوى غذائي، على الرَّغم من توضيحه بنوع مُعيَّن، فإنه يتكوَّن من الأنواع جميعها في النِّظام البيئي التي لها الوظيفة نفسها من حيث طريقة التَّغذية. تستهلك المخلوقات التي في المُستوى الغذائي الرُّمي المادة العضويّة الميتة التي تحصل عليها من المُستويات الغذائية الأخرى جميعها.

أضيف مُستوى مُستهلكات إضافي هو **مُستوى الرُّميَّات (آكلة الحتات) Detritivore**. تختلف الرُّميَّات عن باقي المخلوقات في المُستويات الغذائية الأخرى في أنَّها تتغذَّى على بقايا مخلوقات ميتة؛ **الحُتات** أو **Detritus** هي مادة عضوية ميتة. مجموعة جزئية من الرُّميَّات هي **المُحلِّلات Decomposers**، التي هي في الأغلب ميكروبات ومخلوقات حية صغيرة تعيش على مواد عضوية ميتة تحطمها.

مفاهيم لوصف المُستويات الغذائية

تتكوَّن المُستويات الغذائية من جماعات المخلوقات الحية جميعها. فمثلًا، مُستوى المُنتجات الأولية يتكوَّن من جماعات سكان الأنواع ذاتية التَّغذية في النِّظام البيئي جميعها. لقد وضع علماء البيئة مجموعة خاصة من المفاهيم للإشارة إلى خصائص الجماعات السكانية والمُستويات الغذائية.

إنتاجية Productivity المُستوى الغذائي هي المُعدَّل الذي تصنع به المخلوقات الحية معًا مواد عضوية جديدة (مادة نسيج جديدة). **الإنتاجية الأولية Primary productivity** هي إنتاجية المُنتجات الأولية. تعقيد مُهم في دراسة المُنتجات الأولية هو أنَّها لا تصنع المواد العضويّة الجديدة بالبناء الضَّوئيّ فقط، بل إنَّها تحطم بعض المواد العضويّة لإنتاج الطَّاقة عن طريق التَّنفس الخلوي اللاهوائي (انظر الفصل الـ 8). **تنفُّس Respiration** المُنتجات الأولية، في هذا السِّياق، هو المُعدَّل الذي تحطّم به المركّبات العضويّة. **الإنتاجية الأولية الإجمالية Gross Primary Productivity** هي ببساطة المُعدَّل الخام الذي تصنع المُنتجات الأولية به المواد العضويّة؛ **الإنتاجية الأولية الصَّافية Net Primary Productivity** هي الإنتاجية الأولية الإجمالية مطروحًا منها تنفس المُنتجات الأولية. تمثِّل الإنتاجية الأولية الصَّافية المواد العضويّة المُتوافرة لآكلات الأعشاب لكي تستعملها غذاءً.

تُدعى إنتاجيةُ المُستوى الغذائي **لعضوية التَّغذية الإنتاجيةَ الثانوية Secondary productivity**. فمثلًا، المُعدَّلُ الذي تصنع فيه مواد عضوية بسبب نمو المخلوق وتكاثره في آكلات الأعشاب جميعها في نظام بيئي هو الإنتاجيةُ الثانوية للمُستوى الغذائي لآكلات الأعشاب. لكلّ مُستوى غذائي لعضوية التَّغذية إنتاجيته الثانوية الخاصة به.

وكلَّما تعلَّمت عن المبادئ البيئيّة، يجب أن يكون أحد أهدافك الأساسية التَّمييز بين الخصائص المُتحركة *Dynamic* والثابتة (الساكنة) *Static* للجماعات. الإنتاجيةُ خاصيةٌ مُتحركةٌ، ويُعبَّر عنها دائمًا بالمُعدَّل؛ لأنَّها تستمر وتستمر، ولا يكون لها معنى مُنفصل عن مرور الزَّمن.

الخاصية الرَّئيسة السَّاكنة للجماعة السكانية أو للمُستوى الغذائي هي كمية المادة العضويّة الموجودة في وقت مُعيَّن، وهذا يُسمَّى **محصول الكتلة الحيوية القائم Standing crop biomass** للجماعة أو للمُستوى الغذائي، وببساطة المحصول القائم أو الكتلة الحيوية *Biomass*. تخيَّل أنَّك تلتقط صورة لمُستوى غذائي. المواد العضويّة التي تظهر في الصورة ستكوِّن الكتلة الحيوية للمحاصيل القائمة في تلك اللَّحظة.

كيف تُعالج المُستويات الغذائية الطَّاقة

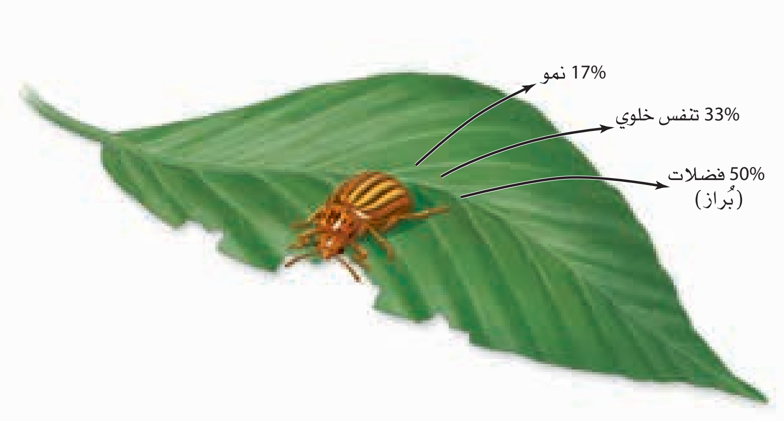
يتمُّ التقاط جزء صغير من الطَّاقة الشَّمسية عن طريق المُنتجات الأولية. على مدار العام، نحو 1% من الطَّاقة الشَّمسية التي تسقط على الغابات والمُحيطات يتمُّ التقاطها. لاحظ الباحثون مُستويات أقل من ذلك، ولكنهم لاحظوا نسبًا عالية مثل 5% في ظروف مُعينة. الطَّاقة الشَّمسية التي لا تُلتقط من خلال البناء الضّوئيّ تتحوَّل إلى حرارة.

كما لاحظنا سابقًا، تقوم المُنتجات الأولية بالتَّنفس، حيث تقوم بتحطيم بعض المركّبات العضويّة في أجسامها لتُطلق الطَّاقة الموجودة بين الرَّوابط الكيميائية. تستخدم هذه المخلوقات جزءًا من الطَّاقة هذه لصناعة ATP، الذي تستخدمه بدورها لتشغيل العمليات التي في حاجة إلى طاقة. وفي النِّهاية، تتحوَّل طاقة الرَّوابط الكيميائية التي يُطلقها المخلوق في أثناء التَّنفس إلى حرارة.

تذكَّر أنَّ المخلوقات لا تستطيع استخدام الحرارة لتبقى على قيد الحياة. لذلك، كلما غيَّرت الطَّاقة شكلها لتُصبح حرارة، فإنَّها تفقد الكثير، بل كلّ فائدتها للمخلوق بوصفها مصدرًا للطَّاقة. ما رأيناه حتى الآن أنَّ 99% تقريبًا من الطَّاقة الشَّمسية التي تصطدم بالنِّظام البيئي تتحوَّل إلى حرارة؛ لأنَّها تفشل في أن تُستعمل في التَّمثيل الضّوئيّ. وبعد ذلك يصبح بعضُ الطَّاقة التي استُعملت في التَّمثيل الضّوئيّ حرارةً أيضًا عن طريق التَّنفس الذي تقوم به المُنتجات الأولية. كلّ عضوية التَّغذية في النِّظام البيئي يجب أن تعيش على طاقة الرّوابط الكيميائية التي تبقَّت.

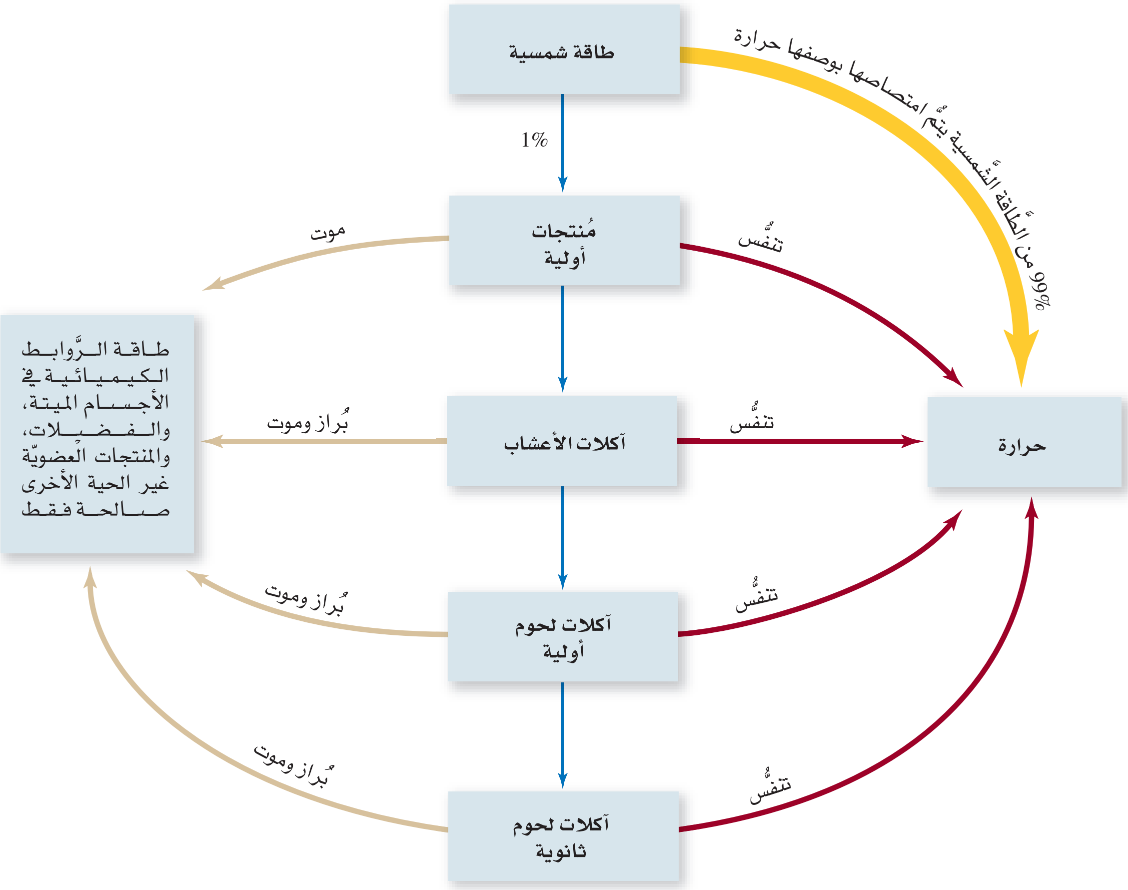
مثال على ضياع الطَّاقة بين المُستويات الغذائية

عندما تمر طاقة الرَّبط الكيميائية من مُستوى غذائي لعضوية تغذية إلى مُستوى آخر يليه، يضيع جزء كبير من الطَّاقة في أثناء ذلك. هذا المبدأ له نتائج مأساوية. وهذا يعني أنَّه، خلال أي فترة مُحدَّدة من الزَّمن، تكون كمية طاقة الرّوابط



الشَّكل 57 - 9

مصير طاقة الروابط الكيميائية بعد تناولها: لماذا لا تكون الطَّاقة التي تُستهلك عن طريق عضوية التَّغذية جميعها مُتاحة للمُستوى الغذائي اللاحق. تمتص عضوية التَّغذية مثل هذه الحشرة آكلة الأعشاب جزءًا فقط من طاقة الروابط الكيميائية التي تأكلها. في هذا المثال، 50% منها لا تُمتص، ولكن تخرج على شكل بُراز؛ طاقة الرَّوابط الكيميائية هذه التي يتمُّ إخراجها لا يُمكن أن تستخدمها آكلات اللحوم الأولية. ثُلث (33%) الطَّاقة التي يتمُّ أكلها تُستخدم وقودًا للتَّنفس الخلوي، ومن ثمَّ تُحوَّل إلى حرارة، ولا يمكن أن تستخدمها آكلات اللحوم الأولية. يتحوَّل 17% فقط من الطَّاقة المُتناولة إلى الكتلة الحيوية للحشرة خلال النُّمو، ويُمكن أن تُستعمل غذاءً للمُستوى الغذائي الذي يليه، ولكن حتى هذه النِّسبة ليس مُؤكدًا استخدامها بتلك الطَّريقة؛ لأنَّ بعض الحشرات سوف تموت قبل أن تُؤكل.



الشَّكل 57 - 10

تدفُّق الطَّاقة في النِّظام البيئي. تُمثِّل الأسهم الزَّرقاء تدفُّق الطَّاقة التي تدخل النِّظام البيئي على شكل ضوء ثم تعبر من خلال طاقة الروابط الكيميائية إلى المُستويات الغذائية المُتعاقبة. عند كلّ خطوة تتوزع الطَّاقة، وهذا يعني أنَّ طاقة الروابط الكيميائية التي تكون مُتاحة لكلّ مُستوى غذائي أقل من تلك التي تكون مُتاحة للمُستوى الغذائي السَّابق. الأسهم الحمراء تُمثِّل تحويلات الطَّاقة إلى حرارة. الأسهم البرونزية تُمثِّل تحويلات الطَّاقة إلى فضلات ومواد عضوية صالحة للرِّميات فقط.

الكيميائية المُتوافرة لآكلات لحوم أولية أقل من كمية الطَّاقة المُتوافرة لآكلات الأعشاب، وأنَّ كمية الطَّاقة المُتوافرة لآكلات اللُّحوم الثانوية أقل من تلك المُتوافرة لآكلات اللُّحوم الأولية.

لماذا تقل كمية طاقة الروابط الكيميائية كلَّما عبرت الطَّاقة من مُستوى غذائي إلى آخر يليه؟ خذ مثلًا استخدام الطَّاقة في المُستوى الغذائي لآكلات الأعشاب (الشكل 57-9). بعد أن تبتلع آكلات الأعشاب مثل الحشرات آكلات الأوراق بعض الطعام، فإنَّها تتبرَّز. طاقة الروابط الكيميائية في الْمركّبات الموجودة في الفضلات لا تمرُّ إلى المُستوى الغذائي لآكلات اللُّحوم الأولية. جزء من الطَّاقة المُمتصة من قِبَل آكلات الأعشاب تُطلق عن طريق التَّنفس الخلوي لتُستخدم في إصلاح الأنسجة، وحركات الجسم، ووظائف أخرى مُشابهة. الطَّاقة التي تُستخدم في هذه الطُّرق، تتحوَّل إلى حرارة، ولا تمرُّ إلى المُستوى الغذائي لآكلات اللُّحوم. تبقى بعض طاقة الروابط الكيميائية في أنسجة آكلات الأعشاب، ويُمكنها أن تعمل بوصفها غذاءً لآكلات اللُّحوم. من ناحية أخرى، تموت بعض أفراد العاشبات بسبب المرض والحوادث بدلًا من أكلها عن طريق المُفترسات.

في النِّهاية، طبعًا، تتجمَّع بعض طاقة الروابط الابتدائية المُكتسبة من الورقة في أنسجة آكلات الأعشاب التي تُؤكل عن طريق آكلات اللُّحوم الأولية. مُعظم طاقة من ناحية أخرى، الروابط الكيميائية الابتدائية تتحوَّل إلى حرارة، وبُراز، وإلى أجسام أفراد آكلات الأعشاب التي لا تستطيع آكلات اللُّحوم أكلها. يتكرَّر الحدث نفسه في كلّ خطوة في سلسلة المُستويات الغذائية (الشكل 57-10).

وبمنزلج القاعدة، استنتج علماء البيئة أنَّ كمية طاقة الروابط الكيميائية المُتاحة للمُستوى الغذائي خلال فترة من الزَّمن هي 10% تقريبًا من تلك المُتاحة للمُستوى الغذائي السَّابق خلال الفترة الزَّمنية نفسها. وفي بعض الحالات تكون النِّسبة أعلى من ذلك، فقد تصل إلى 30%.

الحرارة بوصفها منتجًا نهائيًا للطَّاقة

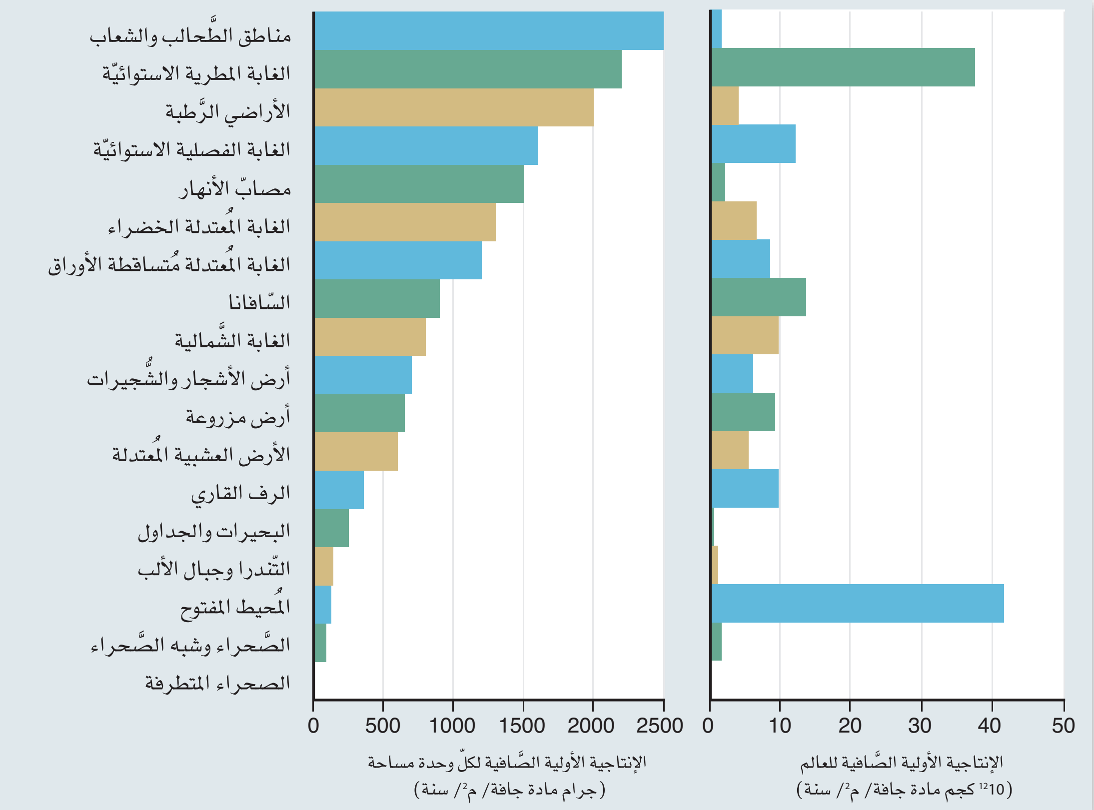
بشكل أساسي، تصبح طاقة الروابط الكيميائية جميعها التي تُلتقط عن طريق البناء الضَّوئيّ في النِّظام البيئي حرارة في النِّهاية، وذلك عندما تُستخدم طاقة الروابط الكيميائية من قِبَل المُستويات الغذائية المُختلفة. حتى نرى أهمية هذه النُّقطة، يجب أن نعرف أنَّ الرُّميات عندما تُحلِّل الأجسام الميتة كلَّها في النِّظام البيئي، وكذلك البُراز، ومواد أخرى مُتوافرة لها، فإنَّها تُنتج حرارة تمامًا مثل المُستويات الغذائية الأخرى.

الأنظمة الْبيئيّة المُنتجة

تختلف الأنظمة الْبيئيّة بشكل كبير في الإنتاجية الأولية الصَّافية (NPP). الأراضي المُبتلة والغابات الاستوائيّة المطرية مثالان مُحدّدان على الأنظمة الْبيئيّة المُنتجة (الشكل 57-11)؛ تُقاس الإنتاجية الأولية الصَّافية فيهما، بالوزن الجاف للمادة الْعضويّة الجديدة المُنتجة، وهي غالبًا 2000 جم / م^2/ سنة تقريبًا. في المقابل، فإنّ الأرقام المُوازية لأنواع أخرى من الأنظمة الْبيئيّة هي: 1200-1300 في الغابات المُعتدلة، 900 في السّافانا، 90 في الصحارى. (هذه الأنواع العامة من الأنظمة الْبيئيّة تُسمَّى المناطق الحيوية، وقد وُصفت في الفصل المقبل)

عدد المُستويات الغذائية يحدده توافر الطَّاقة

يتناقص المُعدَّل الذي تكون عنده طاقة الروابط الكيميائية مُتوافرة للمخلوقات في المُستويات الغذائية المُختلفة بشكل أُسي عندما يشق طريقه من المُنتجات الأولية إلى آكلات الأعشاب، ثُمَّ إلى المُستويات المُختلفة لآكلات اللُّحوم. لكي نتصور هذه النُّقطة، افترض لغايات التَّبسيط أنَّ مُنتِجات أولية في نظام بيئي تكسب 1000 وحدة من طاقة الروابط الكيميائية خلال فترة زمنية. إذا كانت الطَّاقة المُدخلة



الشكل 57-11

إنتاجية النِّظام البيئي السَّنوية. يُظهر العمود الأول من البيانات مُعدَّل الإنتاجية الأولية الصَّافي لكلّ متر مُربع لكلّ سنة. يُظهر العمود الثاني حاصل ضرب البيانات في المساحة التي يُغطيها نوع النِّظام البيئي؛ ويُساوي الإنتاجية لكلّ متر مُربع لكلّ سنة مضروبًا في عدد الأمتار المُربعة التي يحتلها النِّظام البيئي على مُستوى العالم. لاحظ أنَّ نوع النِّظام البيئي عالي الإنتاجية على أساس المتر المُربع قد لا يُسهم في الإنتاجية الإجمالية إذا كان من النَّوع غير الشائع، مثل الأراضي الرَّطبة. على الطَّرف الآخر، يكون نوع النِّظام البيئي الأكثر شيوعًا، مثل المُحيط المفتوح، أكثر انتاجية على مُستوى العالم على الرغم من أنَّ إنتاجيته لكلّ متر مُربع قليلة جدًا.

المصدر: البيانات في: بيجون؛ هاربر؛ وتاونسيند، البيئة، الطبعة الثالثة، بلاكويل للعلوم، 1996، صفحة 715.
المصدر الأصلي: ويتكر، ر. هـ. المجتمعات والنِّظام البيئي، الطبعة الثانية، ماكميلن، لندن، 1975.

لكلّ مُستوى غذائي 10% من مقدار الطّاقة المُدخلة للمُستوى السّابق له، فسيكون مقدار طاقة الروابط الكيميائية المُدخلة للمُستوى الغذائي لآكلات الأعشاب 100 وحدة، وللمُستوى الغذائي الأولي لآكلات اللحوم 10 وحدات، وللمُستوى الغذائي الثانوي لآكلات اللحوم وحدة واحدة خلال الفترة الزّمنية نفسها.

مُحدِّدات على آكلات اللُّحوم العُليا

يُحدِّدُ التّناقصُ الأُسّيُ لطاقة الروابط الكيميائي في كلّ سلسلة غذائية أطوالَ السّلاسل الغذائية، وأعدادَ آكلات اللُّحوم العُليا التي يُمكن للنِّظام البيئي أن يدعمها. بالنِّسبة إلى حسابات نموذجية، إذا كان نظام بيئي يشمل آكلات لحوم ثانوية، نحو واحد بالألف فقط من الطّاقة المُلتقطة بالتّمثيل الضّوئيّ تمّر قدمًا عبر سلسلة من المُستويات الغذائية لتصل إلى هذه الحيوانات على شكل طاقة روابط كيميائية قابلة للاستعمال. آكلات اللُّحوم الثالثة يُمكن أن تستقبل 1 من 10 آلاف فقط. هذا يُفسِّر لماذا لا تُوجد مُفترسات تعيش على الأسود أو النُّسور.

يُساعد التّناقص في طاقة الروابط الكيميائية المُتاحة على توضيح لماذا تميل أعداد الأفراد في المُستوى الأعلى لآكلات اللُّحوم في النِّظام البيئي لأن تكون قليلة. كامل المُستوى الغذائي لآكلات اللُّحوم العُليا تستقبل طاقة قليلة نسبيًّا. ومع ذلك مثل هذه الحيوانات تميل إلى أن تكون كبيرة في الحجم: فلها أحجام جسم كبيرة نسبيًّا، ويحتاج أفرادها إلى طاقة عالية. وبسبب هذين العاملين، تميل أعداد جماعات المُفترسات العُليا إلى أن تكون صغيرة.

ربما توجد أطول السّلاسل الغذائية في المُحيطات. بعض أسماك التُّونا ومُفترسات المُحيط الأعلى مُستوى ربما تعمل بوصفها مُفترسات من المستويين الثالث والرّابع. هناك تحدٍّ واضح أمام تفسير مثل هذه السّلاسل الغذائية الطّويلة، ولكن الإجابات ليست مفهومة بشكل جيد في الوقت الحالي.

الإنسان مستهلكًا؛ دراسة حالة

ساعد تدفُّق الطّاقة في بحيرة كايوغا Cayuga في الجزء الشّمالي من ولاية نيويورك (الشكل 57-12) على توضيح كيف أنَّ تحرُّك الطّاقة في المُستويات الغذائية يُمكن له أن يُؤثِّر في مصادر غذاء الإنسان. من الخصائص الحقيقية لهذا النِّظام البيئي، وجد الباحثون أنَّ 150 إلى 1000 سعر من طاقة الروابط الكيميائية التي تلتقطها المُنتجات الأولية في البُحيرة انتقلت إلى أجسام آكلات الأعشاب. 30 سعرًا تقريبًا من هذه السُّعرات انتقلت إلى أسماك الهف، وهي أسماك صغيرة من آكلات اللُّحوم الأولية الأساسية في النِّظام.

إذا أكل الإنسان من أسماك الهف، فإنَّه يحصل على نحو ستة سعرات من ألف سعر دخلت في بداية النِّظام. وإذا أكلتْ أسماكُ السَّلمون أسماكَ الهف، ثُمَّ أكل الإنسانُ أسماكَ السَّلمون، فإنّ الإنسان يكسب 1.2 سعر. عمومًا، تتوافر للجماعات البشرية طاقة إذا أكل الإنسانُ النباتاتِ أو المُنتجاتِ الأخرى أكثر من أكله الحيوانات، في حين تتوافر طاقة أكثر إذا أكل آكلاتِ أعشابٍ أكثر من أكله آكلات لحوم.

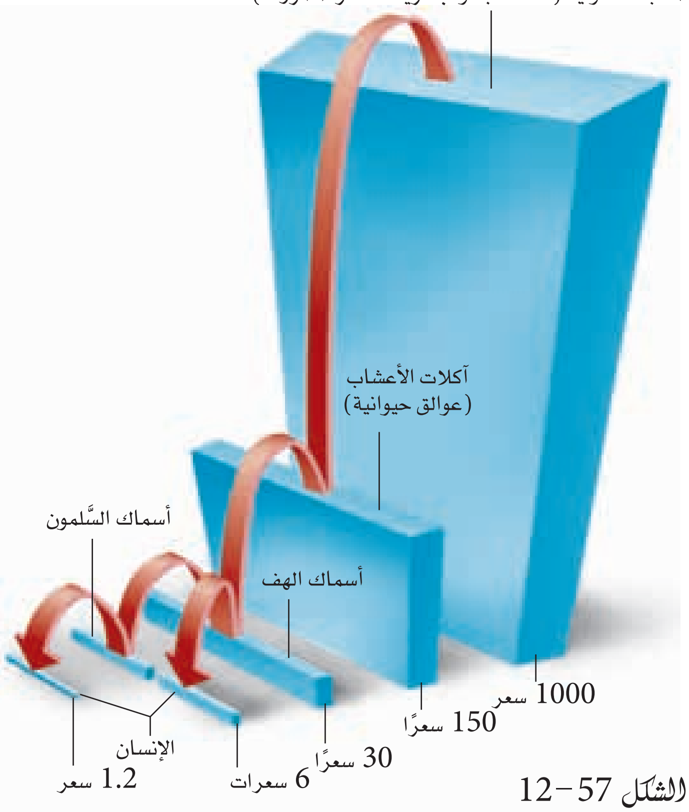
تُوضِّح الأهرام الْبيئيّة علاقة المُستويات الغذائية

تخيَّل أنَّ المُستويات الغذائية في النِّظام البيئي مُثِّلت بوصفها صناديق وُضعت فوق بعضها. تخيَّل أيضًا أنَّ عرض كلّ صندوق يتناسب مع إنتاجية المُستوى الغذائي الذي يُمثِّله. ستكون الصناديق الموضوعة فوق بعضها على شكل هرم؛ كلّ صندوق أَضيق من الصندوق الذي تحته بسبب قوانين تدفُّق الطّاقة التي لا يُمكن انتهاكها. مثل هذا الشّكل الذي رسمناه يُدعى **هرم تدفُّق الطّاقة Pyramid of energy flow** أو **هرم الإنتاجية Pyramid of productivity** (الشكل 57-13 أ). هذا الهرمُ مثالٌ على **الهرم البيئي Ecology pyramid**.

هناك أنواع كثيرة من الأهرام الْبيئيّة. يُمكن استخدام أشكال توضيحية للهرم لتمثيل محصول الكتلة الحيوية القائم، أو عدد الأفراد، وكذلك الإنتاجية.

في **هرم الكتلة الحيوية Pyramid of biomass**، يُرسم عَرضُ هذه الصناديق، بحيث يتناسب مع محصول الكتلة الحيوية القائم. المُستويات الغذائية التى تمتلك إنتاجية قليلة نسبيًّا عادةً، تمتلك أيضًا كتلة حيوية قليلة نسبيًّا موجودة عند وقت مُعيَّن. لهذا، تكون أهرام الكتلة الحيوية عادة مُعتدلة عمودية، وهذا يعني، أنَّ كلّ صندوق أضيق من الصندوق الذي تحته (الشكل 57-13 ب). لا تكون الأهرام العمودية القائمة للكتلة الحيوية محكومة بالقوانين الأساسية التي لا يُمكن انتهاكها كما الأهرام العمودية للإنتاجية. في بعض الأنظمة الْبيئيّة، تكون أهرام **الكتلة الحيوية مقلوبة Inverted**، ما يشير إلى، أنَّ مُستوى غذائيًّا واحدًا على الأقل يمتلك كتلة حيوية أكبر من المستوى الغذائي الذي تحته (الشكل 57-13 ج).

كيف يُمكن أن يكون هرم الكتلة الحيوية مقلوبًا؟ خذ في الحسبان النَّوع الشّائع للنِّظام المائي الذي تكون فيه المُنتجاتُ الأولية طحالبَ وحيدة الخلية (عوالق نباتية)، وآكلات الأعشاب بحجم حبة رز (مثل مجذافي الأرجل) وتتغذّى على

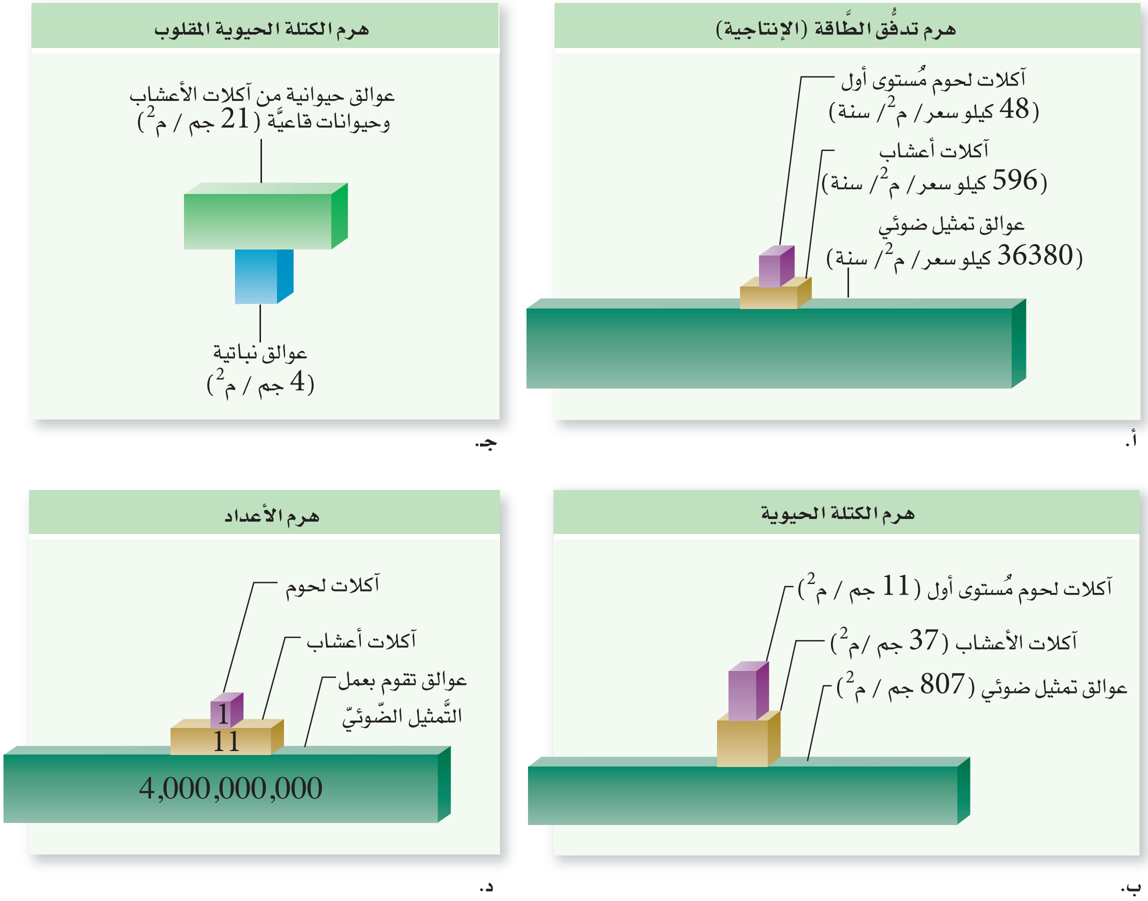


الشكل 57-12

تدفُّق الطّاقة خلال المُستويات الغذائية لبحيرة كايوجا. العوالق ذاتية التّغذية (الطّحالب والبكتريا الخضراء المُزرقة) تُثبِّت الطّاقة الشّمسية، في حين تتغذى آكلات الأعشاب (عوالق حيوانية) على هذه العوالق، في حين تتغذى كلاهما يأكله سمك الهف. يأكل سمكُ السَّلمون سمكَ الهف. كمية لحم السَّمك المُنتج للاستهلاك البشري أكبر بِـ 5 مرات إذا أكل الإنسان الهف، ولكن الناس يفضلون أكل السَّلمون.

؟ استقصاء

لماذا تحتاج كمية كبيرة من السُّعرات الحرارية من الطّحالب إلى دعم كمية قليلة جدًا من سعرات الإنسان؟



الشكل 57-13

الأهرام الْبيئيَّة. في الهرم البيئي، تُمثِّل المُستويات الغذائية المُتتابعة بصناديق مصطفة ومُتلاصقة، ويُمثِّل عرض الصناديق حجم خاصية بيئية في المُستويات الغذائية المُختلفة. يُمكن أن تُمثِّل الأهرام الْبيئيّة خصائص عدَّة مُختلفة. **أ.** هرم تدفُّق الطَّاقة (الإنتاجية). **ب.** هرم الكتلة الحيوية من النَّوع العادي. **ج.** هرم الكتلة الحيوية المقلوب. **د.** هرم الأعداد.

استقصاء

كيف يُمكن تفسير وجود أهرام كتلة حيوية مقلوبة؟

خلايا الطَّحالب مُباشرة. في هذا النِّظام، يكون إنتاج الخلايا الطُّحلبية سريعًا جدًا: تتكاثر الخلايا بشكل سريع، ولكن الحيوانات تستهلكها بالسرعة نفسها. في هذه الظُّروف، لا تصل الخلايا الطُّحلبية أبدًا لأن تكون جماعة كبيرة، أو أن تكون ذات كتلة حيوية كبيرة. مع ذلك، وبسبب الإنتاجية العالية للخلايا الطُّحلبية، فإنّ النِّظام البيئي يُمكن أن يدعم كتلة حيوية كبيرة من الحيوانات، أي كتلة حيوية أكبر مما يُمكن مُشاهدته في جماعة الطَّحالب على الإطلاق.

في **هرم الأعداد Pyramid of numbers**، يتناسب عرض الصناديق مع عدد الأفراد الموجودين في المُستويات الغذائية المُختلفة (الشكل 57-13 د). مثل هذه الأهرام تكون عمودية عادةً، ولكن ليس دائمًا.

تلتقط مخلوقات البناء الضَّوئيّ- المُنتجات الأولية- 1% تقريبًا من الطَّاقة الشَّمسية، وتُحوِّلها إلى طاقة روابط كيميائية. عندما تمرُّ هذه الطَّاقة خلال المُستويات الغذائية الأخرى، يتحوَّل بعض الطَّاقة في كلّ خطوة إلى: حرارة، وبُراز، ومادة ميتة. وفقًا لذلك، فإنّ كمية الطَّاقة الكيميائية التي تُصبح متاحة لكلّ مُستوى غذائي في وحدة زمنية مُعيَّنة نحو 10% فقط من الكمية المُتاحة للمُستوى الغذائي السَّابق. يُحدِّد هذا الفقدان في طاقة الروابط الكيميائية عدد المُستويات الغذائية في النِّظام البيئي، ويُجبر أهرامات الطَّاقة لهذه الأنظمة الْبيئيّة أن تكون عمودية. ويعني هذا الفقدان أيضًا أنَّ المُستهلكات يُمكنها الحصول على طاقة إن عملت بوصفها آكلات أعشاب أفضل من عملها بصفتها آكلات لحوم.

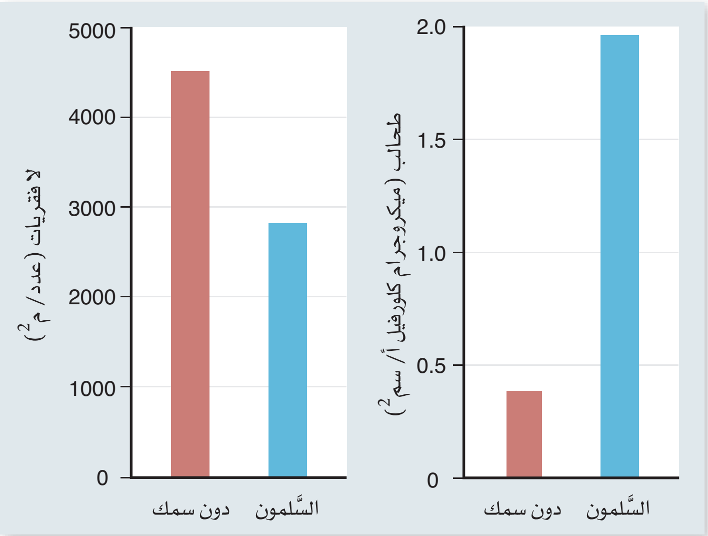
3-57 تفاعلات المُستويات الغذائية

يهيىء وجود سلاسل غذائية احتمال أن يكون لنوع ما في أي مُستوى غذائي تأثيرات في أكثر من مُستوى غذائي. قد تُؤثر آكلات اللُّحوم الأولية، مثلًا، ليس فقط في الحيوانات التي تأكلها بل، وبشكل غير مُباشر، في النباتات أو الطَّحالب التي تأكلها فريستها. وبالاتجاه المعاكس، يُمكن أن يُوفر ازدياد الإنتاجية الأولية المزيد من الطَّعام ليس للعاشبات بل لآكلات اللُّحوم بشكل غير مُباشر كذلك.

تُسمَّى التَّأثيراتُ التي يسلطها مُستوى غذائي أعلى نحو الأسفل لتُؤثر في اثنين أو أكثر من المُستويات الغذائية الأدنى **الشَّلال الغذائيّ Trophic cascade**. كما تُسمَّى هذه التَّأثيرات **التأثيرات أعلى-أدنى Top- down effects**. وعندما يجري التَّأثير نحو الأعلى خلال سلسلة غذائية مثل جريانه من المُنتجات الأولية إلى مُستويات غذائية أعلى، فإنَّه يُسمَّى **تأثير أدنى- أعلى Bottom- up effect**.

تحدث التَّأثيرات أعلى-أدنى عندما تُؤثِّر تغيُّرات في أعلى مُستوى غذائي في المُنتجات الأولية

أثبت وجود التَّأثيرات أعلى-أدنى من خلال تجارب مُحكمة في بعض أنواع الأنظمة الْبيئيّة، وبالتَّحديد أنظمة المياه العذبة. فمثلًا، في إحدى الدِّراسات، أُحيطت مقاطع من جدول بشبكة منعت الأسماك من الدُّخول. أُضيف السَّلمون البني -مُفترس اللافقريات- إلى بعض المحميات دون أخرى. بعد عشرة أيام، كان عدد



الشَّكل 57-14

تأثيرات أعلى-أسفل مُوضَّحة بشلال غذائي بسيط. في جدول مائي في نيوزيلندة، احتوت المحميات بوجود أسماك السَّلمون على آكلات أعشاب لافقرية أقل (لاحظ اللَّوحة على اليسار) وكمية أكبر من الطحالب (لاحظ اللَّوحة على اليمين) من تلك التي لا تحتوي على سمك السَّلمون.

استقصاء

لماذا تحتوي جداول الماء المُحتوية على أسماك السَّلمون طحالب أكثر؟

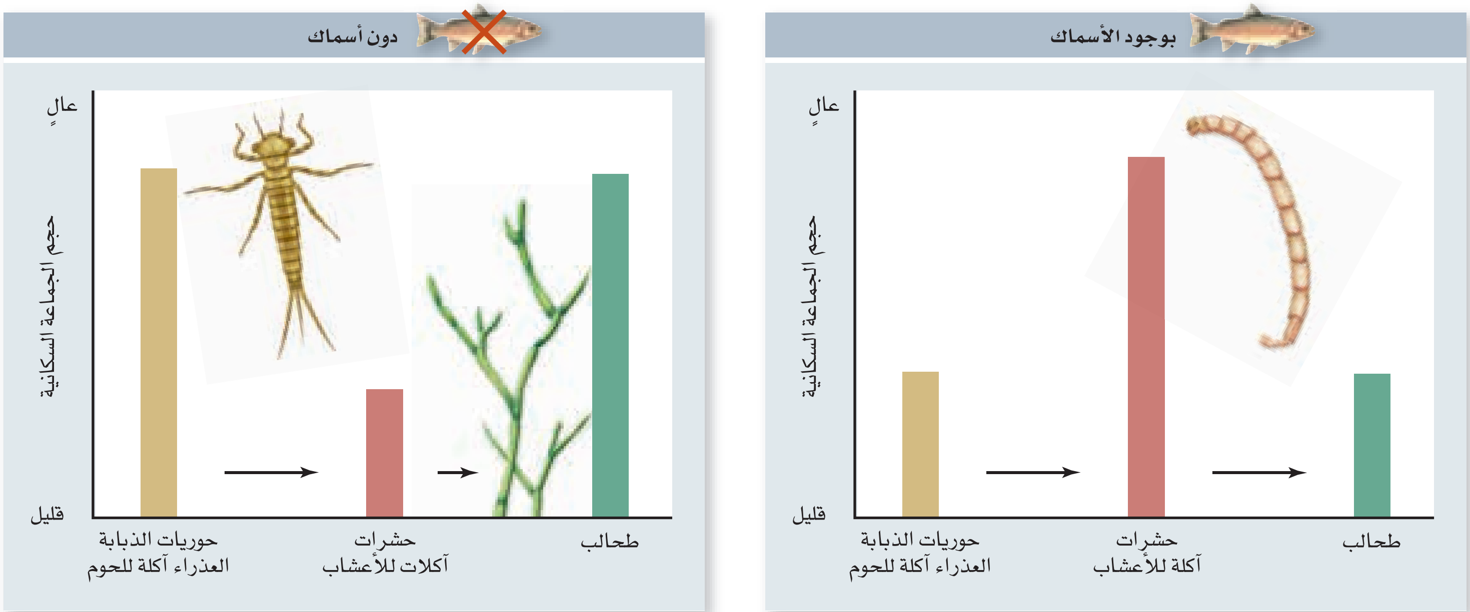
اللافقريات في المحمية التي بها السلمون ثُلثي عددها في المناطق الخالية من الأسماك (الشكل 57-14). من ناحية أخرى، كانت الكتلة الحيوية للطَّحالب التي تتغذَّى عليها اللافقريات أكثر بخمسة أضعاف في المحميات التي فيها سمك السَّلمون عن تلك التي لا يوجد فيها سمك السَّلمون.

منطق الشَّلال الغذائي الذي ذُكر سابقًا يقود إلى التَّوقع أنَّه إذا أُضيفت آكلات لحوم ثانوية إلى المحمية، فإنَّها سوف تُؤدي إلى إحداث آثار شلال. من المُتوقع أنَّ آكلات اللُّحوم الثانوية ستُبقي جماعات آكلات اللُّحوم الأولية تحت السَّيطرة، ما سيؤدي إلى وفرة في آكلات العُشب، وندرة في المُنتجات الأولية.

في تجربة شبيهة للتجربة التي ذُكرت توًّا، أُقيمت محميات في جداول حُرَّة الجريان في شمال كاليفورنيا. كانت آكلة اللُّحوم الرَّئيسة في هذه الجداول، يرقات الذبابة العذراء (تُدعى حوريات). الأسماك التي تفترس هذه الحوريات وآكلات اللُّحوم الأولية كانت قد أُضيفت إلى بعض المحميات دون أخرى. في المحميات التي تحتوي على أسماك، كان عدد الحوريات قليلًا جدًا، ما أدَّى إلى ارتفاع في أعداد فرائسها، ومن ضمنها آكلات الأعشاب من الحشرات التي أدَّت إلى تناقُص الكتلة الحيوية للطَّحالب (الشكل 57-15).

ليس من السَّهل التحقق من صحة الشَّلالات الغذائية في الأنظمة الحيوية الكبيرة بتجارب شبيهة بتجارب محميات الجداول، وعمل مثل هذه الشَّلالات ليس معروفًا بشكل كافٍ. وعلى الرَّغم من ذلك، تمَّ التَّعرّف إلى بعض الشَّلالات في الأنظمة الْبيئيّة الكبيرة من قِبَل مُعظم علماء البيئة. واحد من أكثرها دراماتيكية يشترك فيه ثعلب البحر، وقنفذ البحر، وغابات أعشاب البحر الصغيرة على طول السَّاحل الغربي لأمريكا الشمالية (الشكل 57-16).

تأكل ثعالبُ البحر قنافذَ البحر، وتأكل القنافذُ الأعشابَ البحرية الصغيرة، مانعةً تكوين غابات أعشاب البحر. عندما تتوافر ثعالب البحر، تنمو غابات أعشاب البحر جيدًا بسبب وجود عدد قليل نسبيًّا من قنافذ البحر في النِّظام. ولكن عندما تكون

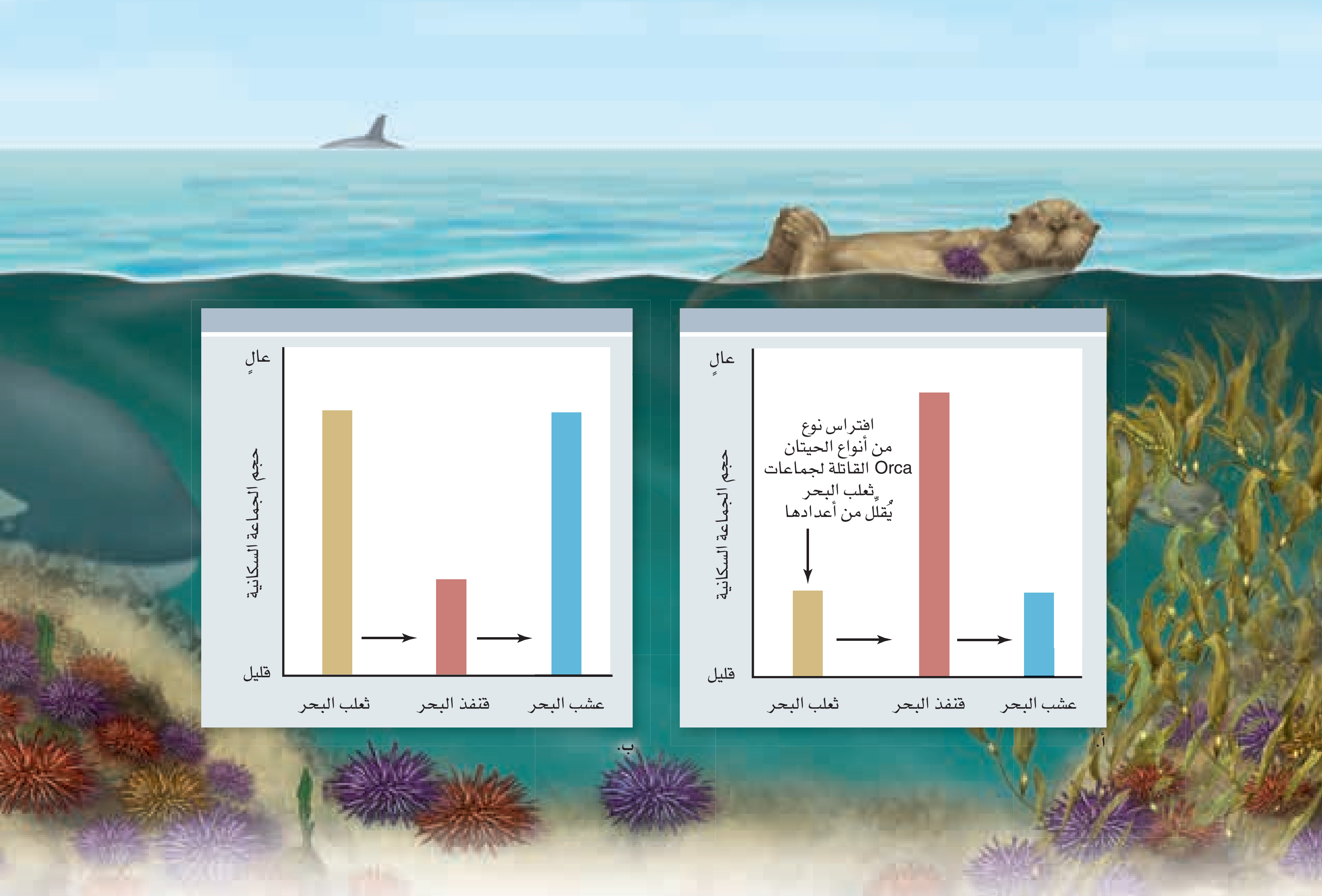


الشَّكل 57-15

تأثيرات أعلى-أسفل مُوضَّحة بتجربة في شلال غذائي ذي أربعة مُستويات غذائية. تمتلك المحميات جدول ماء فيه أسماك كبيرة آكلة لحوم (على اليمين) القليل من آكلات لحوم أولية، مثل حوريات الذبابة العذراء، والقليل من الحشرات آكلة الأعشاب (مثلت هنا بعدد نوع من أنواع الحشرات النباتية)، ومستوى منخفض من الطَّحالب.

استقصاء

ما التَّأثير المُحتمل للأفاعي التي تأكل الأسماك إذا أُضيفت إلى المحميات؟



الشكل 16–57

شلال غذائي في نظام بيئي واسع. على طول السَّاحل الغربي لأمريكا الشَّمالية، يوجد نظام ثعلب البحر / قنفذ البحر / أعشاب البحر على حالتين: في الحالة المُوضَّحة على اللَّوحة أ، يسمح العدد القليل لجماعات ثعلب البحر لأعداد كبيرة من جماعات قنفذ البحر، الذي يكبح أعداد عشب البحر؛ في الحالة المُوضَّحة في اللَّوحة ب، أعداد كبيرة من ثعلب البحر تبقي القنافذ تحت السيطرة، ما يسمح لنمو غزير لأعشاب البحر. تبعًا لفرضية حديثة، أدَّى تحوُّل الحوت القاتل Orca إلى افتراس الثعالب دون الثدييات الأخرى إلى أن يكون النِّظام البيئي اليوم غالبًا في الحالة المُمثَّلة على اليسار.

هذه الثعالب قليلة، فإنّ القنافذ تكون كثيرة العدد مما يُسبِّب خللًا في تطور غابات أعشاب البحر. وتدخل في هذه الصورة الحيتان القاتلة Orcas لأنَّها بدأت في السَّنوات الأخيرة تفترس بشكل مُكثَّف ثعالب البحر، ما أدَّى إلى انخفاض أعداد جماعات ثعالب البحر.

أدَّى إزالة الإنسان لآكلات اللُّحوم إلى تأثيرات أعلى- أدنى

يُعتقد أنَّ أنشطة الإنسان لها تأثيرات أعلى–أسفل في عدد من الأنظمة البيئيّة، بإزالة آكلات اللُّحوم بالمُستوى الأعلى عادة. عالم الطَّبيعة الكبير ليوبولد Aldo Leopold وضع مثل هذه التَّأثيرات قبل فترة طويلة من وضع فرضية الشَّلالات الغذائية، عندما كتب في مقاطعة ألمانك الرملية *Sand County Almanc*: "عشت لأرى ولاية بعد ولاية تُزيل ذئابها. شاهدت وجه الكثير من الجبال الجديدة الخالية من الذِّئاب، ورأيت المُنحدرات التي تُواجه الجنوب تمتلئ بعدد مُذهل من الغزلان الجديدة. لقد رأيت الشُّجيرات الصالحة للأكل، والأشجار حديثة النُّمو ترعى فيها الماشية، بدايةً فَقَدَتِ المنحدراتُ حيوتَها، وأصبحت مهجورة، ثُمَّ انتهى بها الأمر إلى الموت. رأيت كلّ شجرة صالحة للأكل عارية الأوراق إلى ارتفاع يصل لارتفاع السّرج".

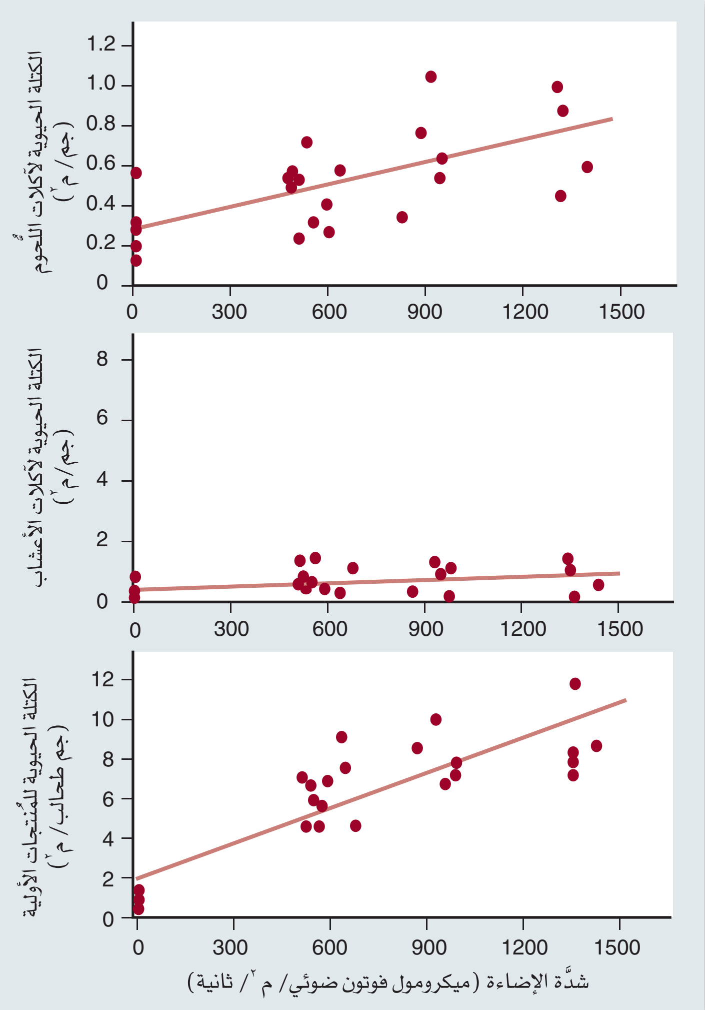
الكثير من الأمثلة المُشابهة موجودة، التي تؤدي فيها إزالة المُفترسات في تأثير الشَّلال في المُستويات الغذائية السُّفلى. كانت المُفترسات الكبيرة كالأسود والنُّمور الجبلية غائبة عن جزيرة Barro Colorado، وهي قمة تلة تحوَّلت إلى جزيرة عند بناء قناة بنما في بداية القرن الماضي. نتيجةً لهذا، فإنّ المُفترسات الصغيرة، التي كانت جماعاتها تحت السَّيطرة عادة - مثل القرود، والقوطي والخنزير البقري ذي الطوق، والحيوان المُدرع - أصبحت موجودة بشكل غير عادي، وتأكل هذه الحيوانات تقريبًا أي شيء تجده. الطُّيور التي تُعشش على الأرض كانت غير آمنة، والكثير من أنواعها تناقص؛ اختفى 15 نوعًا من الطيور من هذه الجزيرة بشكل كامل.

وبشكل مُشابه، في مُحيطات العالم، تناقصت أعداد الأسماك المُفترسة الكبيرة، مثل سمك الخَرمان والقُد إلى 10% مقارنة مع أعدادها الأصلية بسبب الصَّيد الجائر في مُحيطات العالم جميعها. في بعض المناطق، تزايدت فرائس سمك القُد، مثل الرِّبيان والسَّلطعونات بشكل كبير عما كانت عليه من قبل، وهناك أدلة على تأثير شلالي في مُستويات غذائية أدنى من ذلك.

تأثيرات أدنى – أعلى تحدث عندما تُؤثّر تغيُّراتُ في المُنتجات الأولية في مُستويات غذائية عُليا

لدراسة التَّأثيرات أدنى – أعلى، يجب أن يأخذ علماء البيئة في حسبانهم تاريخ حياة المخلوقات الموجودة. يوضح (الشكل 57–17) نموذجًا للتَّأثيرات أدنى – أعلى يُعتقد أنَّه ينطبق على أنواع عدَّة من الأنظمة الْبيئيّة.

بحسب هذا النَّموذج، عندما تكون الإنتاجية الأولية قليلة، فإنّ جماعات المُنتجات لا تستطيع أن تدعم حياة جماعات آكلات الاعشاب المُهمة. وعندما تزداد الإنتاجية

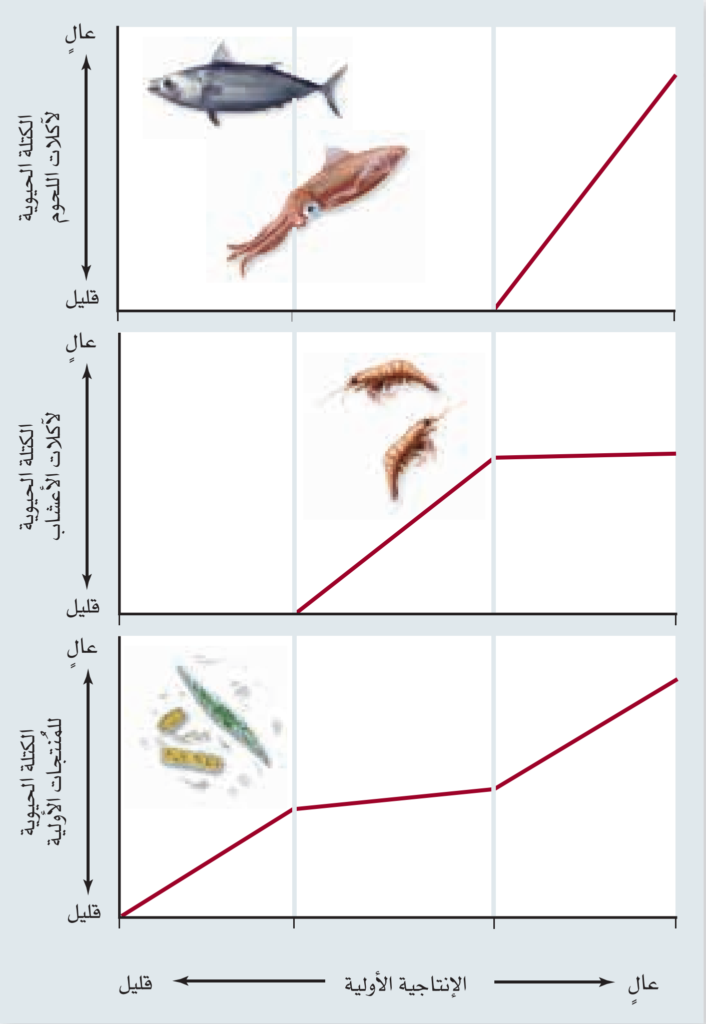


الشكل 57–18

دراسة تجريبية لتأثيرات أدنى – أعلى في نظام بيئي نهري. هذا النِّظام الذي تمَّت دراسته على نهر الحنكليس في كاليفورنيا الشَّمالية يملك الأنماط المُمثَّلة بالخطوط الحمراء في (الشَّكل 57–17). أدَّت زيادة شدَّة الإضاءة إلى زيادة في الإنتاجية الأولية، وزيادة في الكتلة الحيوية للمُنتجات الأولية. وتزداد الكتلة الحيوية لآكلات اللحوم أيضًا. على كلّ حال، لم تزدد الكتلة الحيوية لآكلات العشب كثيرًا مع ازدياد الإنتاجية الأولية؛ لأنَّ الزِّيادة في إنتاجية آكلات الأعشاب استهلكتها آكلات اللُّحوم.

استقصاء

؟ لِمَ تعدّ كمية الضَّوء عاملًا مهمًّا للكتلة الحيوية لآكلات اللُّحوم؟



الشكل 57–17

نموذج للتَّأثيرات أسفل- أعلى. عند مُستويات دنيا من الإنتاجية الأولية، لا تتمكَّن جماعات آكلات الأعشاب من الحصول على طعام كافٍ لكي تبقى حية؛ دون آكلات الأعشاب، يزداد محصول الكتلة الحيوية القائم للمُنتجات الأولية مثل هذه الدَّياتومات، كلما ازدادت إنتاجيتها. فوق عتبة مُعينة، تُؤدي الزيادة في الإنتاجية الأولية إلى زيادة في جماعات آكلات العُشب، وفي الكتلة الحيوية لآكلات الأعشاب؛ بعد ذلك لا تزيد الكتلة الحيوية للمُنتجات الأولية كلما زادت الإنتاجية الأولية؛ لأنَّ الإنتاجية المُتزايدة تحصدها آكلات العُشب. فوق عتبة أخرى، يُمكن لجماعات آكلات اللُّحوم الأولية أن تثبت. كلما ازدادت الإنتاجية الأولية فوق هذه العتبة، استهلكت آكلات اللُّحوم الإنتاجية المُتزايدة لآكلات الأعشاب، لذلك تبقى جماعات آكلات اللُّحوم في ازدياد. لا تعود الكتلة الحيوية للمُنتجات الأولية تحت تأثير زيادات في جماعات آكلات الأعشاب، ولذلك تزداد بزيادة المُنتجات الأولية. المفتاح لفهم هذا النَّموذج هو الحفاظ على تمييز بين مفهومي الإنتاجية ومحصول الكتلة الحيوية القائم.

استقصاء

؟ كيف يُمكن للكتلة الحيوية للمُنتجات الأولية أن تبقى ثابتة نسبيًّا مع زيادة الإنتاجية الأولية؟

الأولية، فإنّ جماعات آكلات الأعشاب تُصبح كثيرة في النِّظام البيئي. الزِّيادة في الإنتاجية الأولية يتمُّ التهامها بشكل كامل بعد ذلك من قبل آكلات الأعشاب، التي تزداد جماعاتها في حين تمنع جماعة المُنتجات الأولية من الازدياد.

وحالما تُصبح أعداد المُنتجات الأولية أكبر، فإنّ أعداد جماعات آكلات الأعشاب تُصبح كبيرة بشكل كافٍ لكي تدعم آكلات اللُّحوم الأولية. لا تزيد الزيادة الإضافية بالإنتاجية الأولية بعد ذلك أعداد جماعات آكلات الأعشاب، بل تزيد جماعات آكلات اللُّحوم.

الدَّليل التَّجريبي لتأثيرات أدنى - أعلى تنبأ به نموذج لدراسة أُجريت في محميات على نهر (الشكل 57-18). فصلت المحميات الأسماك الكبيرة (آكلات لحوم ثانوية). وُضعت أسقف فوق كلّ محمية. بعض الأسقف كانت شفافة، وبعضها الآخر ظُلِّلَ بدرجات مُتفاوتة، لذلك كانت المحميات تختلف فيما بينها بكمية ضوء الشَّمس التي تعبر إليها.

كانت الإنتاجية الأولية أعلى ما يُمكن في المحميات التي لها سقوف شفافة وأقل ما يُمكن في المحميات ذات السُّقوف المُعتمة. وكما ازدادت الإنتاجية الأولية بشكل مُوازٍ لكمية الضّوء، ازدادت الكتلة الحيوية للمُنتجات الأولية، إضافة إلى ازدياد الكتلة الحيوية لآكلات اللُّحوم. من ناحية أخرى، لم تزدد الكتلة الحيوية للمُستوى الغذائي لآكلات الأعشاب، المحصورة بينهما في الوسط، بشكل كبير، كما تنبأ النَّموذج في (الشكل 57-16) (انظر خطوط الشَّكل الحمراء).

بسبب طبيعة الارتباط في السَّلاسل الغذائية، تؤثر جماعات الأنواع في المُستويات الغذائية المُختلفة كلّ منها في الأخرى، ويُمكن لهذه التَّأثيرات أن تنتشر إلى الأسفل أو إلى الأعلى في الأنظمة البيئيّة. تُلاحظ تأثيرات أعلى - أسفل، أو الشلالات الغذائية، عندما تُؤثِّر التَّغيُّرات في جماعات آكلات اللُّحوم في مُستويات غذائية أدنى. تُلاحظ تأثيرات أدنى- أعلى عندما تُؤثر تغيُّرات في الإنتاجية الأولية في مُستويات غذائية أعلى.

4-57 التَّنوع الحيوي وثبات النِّظام البيئي

في الفصل السابق، ناقشنا الغنى النَّوعي *Species richness*-أي عدد الأنواع الموجودة في مُجتمع. ناقش علماء البيئة نتائج الاختلافات في غنى الأنواع بين مجتمع وآخر. تقول إحدى النَّظريات: إن المُجتمعات الغنية بالأنواع أكثر استقرارًا- وهذا يعني ثباتًا أكثر في التَّركيب، وإمكانية أفضل لمُقاومة الاضطراب. قام العالِم ديفيد تلمان وزملاؤه في منطقة التاريخ الطبيعي لجامعة مينيسوتا سيدار كريك بدراسة هذه الفرضية بشكل رائع.

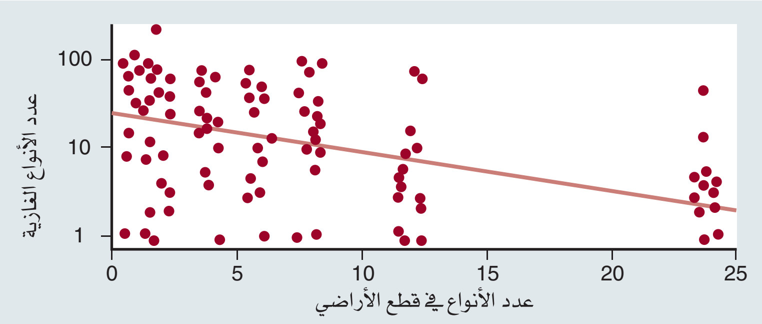
قد يزيد غنى الأنواع من الثَّبات: دراسات سيدار كريك

راقب الباحثون 207 قطع أراضٍ مستطيلة (8-16 م^2) مدة 11 عامًا (الشكل 57-19 أ). في كلّ قطعة أرض، قام الباحثون بتعداد أنواع نباتات البراري، وقاسوا كمية الكتلة الحيوية الكلية للنباتات (كتلة كلّ النباتات في قطعة الأرض). خلال مجرى الدِّراسة، تمَّ ربط غنى الأنواع مع ثبات المُجتمع - قطع الأرض ذات الأنواع الأكثر أظهرت تناقُصًا في تنوع الكتلة الحيوية من سنة إلى أخرى. إضافة إلى هذا، في سنتين جافتين، كان التَّناقُص في الكتلة الحيوية مُرتبطًا ارتباطًا سلبيًّا مع غنى الأنواع - بعبارة أخرى، كانت قطع الأراضي ذات الأنواع الأكثر الأقل تأثُّرًا بالجفاف.

في تجربة ذات علاقة، عندما أُضيفت بذور أنواع نبات أُخرى إلى قطع أراضٍ مُختلفة، كانت قُدرة هذه الأنواع على النُّمو والوجود مُرتبطة ارتباطًا سلبيًّا مع غنى الأنواع (الشكل 57-19 ب)؛ أي، كانت المجتمعات الأكثر تنوعًا، أكثر مُقاومة لغزو أنواع جديدة، وهذا مقياس لثبات المُجتمع.

قد يُؤثِّر غنى الأنواع في عمليات أخرى داخل النِّظام البيئي. راقب تلمان وزملاؤه 147 قطعة أرض تجريبية مختلفة في عدد الأنواع لتحديد مقدار النُّمو الحاصل، ومقدار النيتروجين الذي تأخذه الأنواع من التُّربة. وقد وجدوا أنَّه كلما زاد عدد الأنواع في قطعة الأرض ازداد أخذ النيتروجين، إضافة إلى ازدياد الكمية الكلية للكتلة الحيوية المُنتجة. في هذه الدِّراسة، ظهر بشكل واضح أنَّ التَّنوع الحيوي المُتزايد يُؤدي إلى إنتاجية أكبر.

أ.



ب.

الشكل 57-19

أثر غنى الأنواع في استقرار النِّظام البيئي. **أ.** واحدة من قطع أراضي سيدار كريك التَّجريبية. **ب.** يُمكن تقييم ثبات المُجتمع بالنَّظر إلى تأثير غنى الأنواع في غزو المُجتمع. تُمثِّل كلّ نقطة بيانات من قطعة أرض تجريبية في حقول سيدار كريك التَّجريبية. قطع الأراضي ذات الأنواع الأكثر يُصبح غزوها أكثر صعوبة من قِبَل أنواع غير مُستوطنة.

؟ استقصاء

كيف يمكنك تصميم تجربة عن قابلية الغزو التي لا تعتمد على أنواع من المناطق المُجاورة؟

وأعطت دراسات مخبرية على أنظمة بيئية اصطناعية نتائج مُشابهة. في إحدى الدِّراسات الرَّائعة، أُقيمت أنظمة بيئية بمساحة 1 م^2 في غرف نمو ضُبِط فيها كلّ من درجة الحرارة، ومُستويات الإضاءة، والتَّيارات الهوائية، وتراكيز غازات الجو كلها. وتمَّ إدخال نباتات، وحشرات، وحيوانات أخرى مُتنوعة إلى هذه الأنظمة الْبيئيّة المُكونة من 9، 15، 31 نوعًا، بحيث كانت الغُرف التي تعرَّضت لمُعالجات أقل تنوعًا تحتوي مجموعة جزئية من الأنواع التي توجد في المحميات التي تحتوي على أنواع أكثر. وكما بينت تجارب تلمان، فقد كانت كمية الكتلة الحيوية مُرتبطة بغنى الأنواع، وكانت كمية ثاني أكسيد الكربون المُستهلك مُؤشرًا آخر على إنتاجية النِّظام البيئي.

إنَّ استنتاج تلمان؛ الأنظمة الْبيئيّة الصحية تعتمد على التَّنوع، لم يكن مقبولًا من قِبَل علماء الْبيئة جميعهم، على كلّ حال. يُشكِّك النَّاقدون في صحة دراسات التَّنوع الحيوي هذه وارتباطها، ويُجادلون في أنَّ زيادة أنواع أخرى إلى قطعة الأرض، يزيد احتمالية أن يُصبح نوع واحد أكثر إنتاجية. لإظهار أنَّ الإنتاجية العالية تنتُج من ازدياد غنى الأنواع بحدِّ ذاته، لا بسبب وجود أنواع عالية الإنتاجية بشكل خاص، يجب أن تتميَّز قطع الأراضي التَّجريبية "بالإنتاجية الزَّائدة؛" بعبارة أخرى، إنتاجية قطعة الأرض ستكون أعلى من أكثر الأنواع إنتاجيةً لو نُمِّي بشكل مُنفصل.

مع أنَّ هذه النقطة ما زال مشكوكًا فيها، إلا أنَّ أبحاثًا من سيدار كريك وأماكن أخرى قدَّمت أدلة على الإنتاجية الزَّائدة، داعمةً الادعاء القائل: إن غنى المُجتمعات يُشجِّع إنتاجية المُجتمع وثباته.

يتأثَّر غنى الأنواع بخصائص النِّظام البيئي

هناك عوامل عدة معروفة، أو يفترض أنها تُؤثر في غنى الأنواع في المُجتمع. ناقشنا بعضها في (الفصل الـ 56)، مثل فقدان الأنواع الأساسية، والاضطرابات الفيزيائية المُعتدلة. هنا سنُناقش ثلاثة عوامل إضافية؛ الإنتاجية الأولية، وعدم تجانس الموطن، والعوامل المُناخية.

الإنتاجية الأولية

تختلف الأنظمة الْبيئيّة بشكل أساسي في الإنتاجية الأولية (انظر الشكل 57-11). تُشير بعض الأدلة إلى أنَّ غنى الأنواع مُرتبط بالإنتاجية الأولية، لكن العلاقة بينهما ليست خطية. في حالات عدَّة، مثلًا، تميل الأنظمة الْبيئيّة ذات المُستويات المُتوسطة من الإنتاجية إلى امتلاك عدد أكبر من الأنواع (الشكل 57-20 أ).

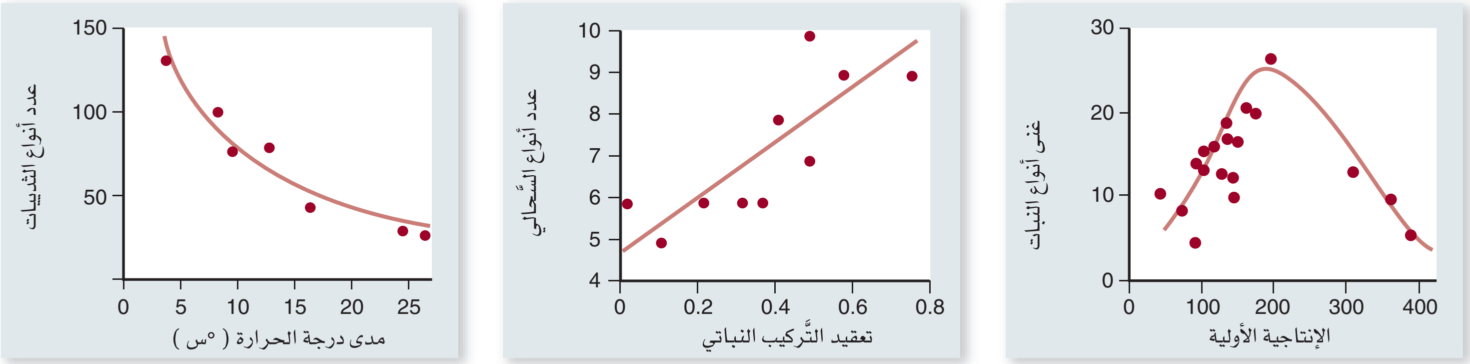
لماذا الأمر هكذا؟ هو أمر قيد الجدل العلمي. أحد الاحتمالات هو أنَّ مُستويات الإنتاجية مرتبطة بعدد المُستهلكات. بتطبيق هذا المبدأ على غنى الأنواع النَّباتية، تكون الحجة هي أنه عند الإنتاجية القليلة، يكون هناك آكلات أعشاب قليلة، وتكون المُنافسات النباتية المتفوقة قادرة على إزالة مُعظم النَّباتات الأخرى. في المُقابل، عند الإنتاجية العُليا تكون أعداد آكلات الأعشاب كثيرة الوجود لدرجة أنَّ أنواع النَّباتات المُقاومة للرَّعي هي التي تعيش، ما يُقلِّل من تنوع الأنواع. وبسبب هذا، فإنَّ أعدادًا كبيرة من أنواع النباتات توجد معًا بمُستويات مُتوسطة من الإنتاجية وبوجود آكلات الأعشاب.

عدم تجانس الموطن

البيئات غير الحية غير المُتجانسة مكانيًّا هي البيئات التي تتكوَّن من أنواع عدَّة من المواطن، مثل أنواع التُّربة، مثلًا. ويُتوقّع من البيئات غير المُتجانسة الموطن أن تُلائم أنواعًا من النباتات أكثر من البيئات مُتماثلة الموطن. زِد على هذا، من المُتوقع أن يعكس الغنى النَّوعي للحيوانات غنى نوعيًّا للنباتات الموجودة. يُمكن مُشاهدة مثال على هذا التَّأثير الأخير في (الشَّكل 57-20 ب): عدد أنواع السَّحالي في أماكن عدَّة في الجنوب الغربي الأمريكي يعكس التَّنوع التَّركيبي المحلي للنَّباتات.

العوامل المُناخية

من الصَّعب التَّنبؤ بدور العوامل المُناخية. فمن جانب، من المُتوقع أن توجد أنواع معًا في البيئة الفصلية الموسمية أكثر من البيئة الثابتة؛ لأنَّ التَّغيُّر المُناخي قد يُفضِّل أنواعًا مُختلفة في أوقات مُختلفة من السَّنة. ومن جهة أخرى، يُمكن للبيئات



أ. ب. ج.

الشكل 57-20

العوامل التي تُؤثِّر في غنى الأنواع. أ. الإنتاجية: في مُجتمعات النباتات داخل مناطق جبلية في أمريكا الجنوبية، يصل غنى الأنواع إلى القمة عند مُستويات مُتوسطة من الإنتاجية (الكتلة الحيوية). ب. عدم تجانس الموطن: يرتبط غنى أنواع سحالي الصَّحراء إيجابيًّا مع التَّعقيد التَّركيبي للغطاء النباتي في مواقع صحراوية في جنوب غرب أمريكا. ج. المُناخ: يرتبط غنى أنواع الثدييات ارتباطًا عكسيًّا مع مدى مُعدَّل درجات الحرارة الشَّهري على طول السَّاحل الغربي لأمريكا الشَّمالية.

استقصاء

أ. لماذا يكون غنى الأنواع أكبر ما يُمكن عند مُستويات مُتوسطة الإنتاجية؟ ب. لماذا تمتلك المناطق الأكثر تعقيدًا في التَّركيب أنواعًا أكثر؟ ج. لماذا تمتلك المناطق الأقل تنوُّعًا بدرجات الحرارة أنواعًا أكثر؟

الثابتة أن تدعم أنواعًا مُتخصِّصةً لا تستطيع أن تعيش في الظُّروف المُتغيرة. تتناسب أعداد أنواع من الثدييات في مواقع على طول السَّاحل الغربي لأمريكا الشَّمالية عكسيًّا مع كمية التَّغيُّر في درجة الحرارة المحلية - كلما كان التَّغيُّر أكبر، كانت أنواع الثدييات أقل - ما يدعم الافتراض الأخير (الشكل 57-20 ج).

تتميَّز المناطق الاستوائيّة بأعلى تنوع، مع أنَّ الأسباب غير واضحة

حتى قبل داروين، أدرك علماء الأحياء أنَّ أنواعًا أكثر اختلافًا من الحيوانات والنباتات تستوطن المناطق الاستوائيّة أكثر من المناطق المُعتدلة. وبالنِّسبة إلى أنواع عدَّة من المخلوقات الحية، هناك تزايد ثابت بغنى الأنواع بالانتقال من المناطق المُتجمدة إلى المناطق الاستوائيّة. يُسمَّى هذا التَّدرُّج الجغرافي الحيوي في أعداد الأنواع المُرتبط بخطوط العرض **ميل غنى الأنواع Species diversity cline**، ويمتد ميل غنى الأنواع هذا إلى النباتات والحيوانات، بما في ذلك الطُّيور (الشكل 57-21)، والثدييات، والزَّواحف.

في الجزء الأكبر من القرن الماضي، فكَّر علماء البيئة في حل لغز ميل غنى الأنواع من مناطق التَّجمد إلى مناطق الاستواء. لم تكن المُشكلة بتكوين فرضية معقولة عن سبب وجود أنواع أكثر في المناطق الاستوائيّة، وإنَّما في فرز هذه الفرضيات المتعددة المعقولة. هنا، أخذنا في الحسبان خمسة من أكثر الاقتراحات الشَّائعة التي نُوقشت.

العمر التَّطوري للمناطق الاستوائيّة

اقترح العلماء مرارًا أنَّ المناطق الاستوائيّة تمتلك أنواعًا أكثر من المناطق المُعتدلة؛ لأنَّ المناطق الاستوائيّة وُجدت خلال فترات طويلة غير مُتقطعة من الزَّمن التَّطوري، في حين تعرَّضت المناطق المُعتدلة إلى فترات جليدية مُتكررة. فربما سمح العمر الأكبر للمُجتمعات الاستوائيّة لتفاعلات المُجتمعات المُعقَّدة لكي تنشأ بينها، ما يدعم تنوعًا أكبر من النباتات والحيوانات.

لقد اقترح بحث حديث أنَّ الاستقرارَ طويل الأمد للمُجتمعات الاستوائيّة مُبالغٌ فيه، على كلِّ حال. أظهر فحص لحبوب لقاح في أعماق تُربة لم تتعرَّض للاضطراب أنَّ الغابات الاستوائيّة تقلصت خلال العصور الجليدية إلى ملاجئ قليلة صغيرة مُحاطة بأراضٍ عشبية. وهذا يقترح أنَّ المناطق الاستوائيّة لم يكن لها سجل طويل من غنى الأنواع خلال فترة طويلة من الزَّمن التَّطوري.

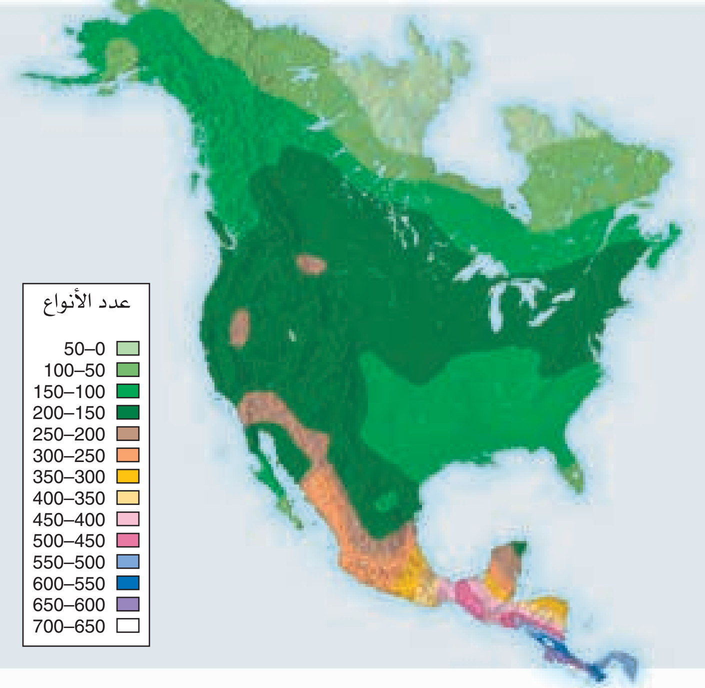
الإنتاجية المُتزايدة

الفرضية الثانية المُتقدمة تقول: إنَّ المناطق الاستوائيّة تحوي أنواعًا أكثر؛ لأنَّ هذا الجزء من الأرض يستقبل كمية من الطَّاقة الشَّمسية أكثر من المناطق المُعتدلة. وهذا يعني أنَّ الطَّاقة الشَّمسية، إضافة إلى فصل نمو على طول السَّنة، زاد بشكل كبير نَشاط التَّمثيل الضَّوئيّ الكُلِّي للنباتات في المناطق الاستوائيّة.

إذا مثَّلنا المصادر الكُلّية للغابات الاستوائيّة بوصفها فطيرة، ومثَّلنا البيئات الصغيرة الوظيفية للأنواع بحصص الفطيرة، فسنرى أنَّ الفطيرة الأكبر تُعطي حصصًا أكثر. ولكن كما لاحظنا سابقًا، فإنّ دراسات حقلية عدَّة أوضحت أنَّ غنى الأنواع أعلى ما يُمكن عند مُستويات مُتوسطة الإنتاجية. وعلى هذا، فإنّ ازدياد الإنتاجية يُتوقع أن يُؤدي إلى غنى أنواع أقل، وليس أكثر.

استقرار / ثبات الظُّروف

على الرغم من أنَّ التَّنوع الفصلي موجود في المناطق الاستوائيّة، فهو أقل منه في المناطق المُعتدلة. هذا التَّنوع الفصلي المُنخفض ربما شجَّع التَّخصص مع وجود بيئات وظيفية مُجزَّأة لتقسيم المصادر وتجنُّب المُنافسة. النَّتيجة المُتوقعة هي أعداد



الشكل 57-21

تناقُص في غنى الأنواع مع خطوط العرض. هناك زيادة واضحة لعدد الأنواع لطيور أمريكا الشَّمالية والوسطى، عندما نتَّجه نحو خط الاستواء. أعداد أقل من 100 نوع تُوجد عند خطوط العرض للمناطق المُتجمدة، ولكن هناك أكثر من 600 نوع يعيش في جنوب أمريكا الوسطى.

أكبر من الأنواع الأكثر تخصُّصًا في المناطق الاستوائيّة، وهذا ما نراه. لفحص هذه الفرضية، أُجريت اختبارات حقلية كثيرة، وكلها تقريبًا دعمت هذه الفرضية، مُعلنةً أنَّ المناطق الاستوائيّة يوجد بها أعداد أكبر من البيئات الوظيفية الأضيق مقارنة بما في المناطق المُعتدلة.

الافتراس

أشارت تقارير عدَّة إلى أنَّ الافتراس أكثر كثافة في المناطق الاستوائيّة. نظريًّا، يؤدي الافتراس المُكثَّف إلى انخفاض أهمية المُنافسة، ما يسمح بتداخل أكبر للبيئات الوظيفية، مُشجِّعًا غنى أنواع أكبر.

عدم تجانس الموطن

كما أشرنا سابقًا، يُشجِّع عدم تجانس الموطن غنى الأنواع. استنادًا إلى تعقيدها، تستطيع الغابات الاستوائيّة، تهيئة تنوع في البيئات الدَّقيقة التي يُمكن لها أن ترعى عددًا أكبر من الأنواع. إنَّ العمود القائم الطَّويل من النباتات والأشجار الذي يمر من خلاله الضَّوء في الغابة الاستوائيّة ربما يصنع مدى واسعًا من كثافات الضَّوء وتردداته، ما يجعل تنوعًا أكبر من البيئات الضَّوئيّة، وبهذا تُشجِّع تنوع الأنواع.

تدعم الدراسات الحقلية التَّجريبية فرضية أنَّ المُجتمعات غنية الأنواع هي أكثر استقرارًا وإنتاجًا، على الرغم من أنَّ علماء البيئة كلهم لا يُوافقون على هذا الاستنتاج.

لا أحد يعلم حقيقة سبب وجود أنواع أكثر في المناطق الاستوائيّة، ولكن هناك عدد من الفرضيات تمَّ اقتراحها.

5-57 الجغرافية الحيوية للجُزر

واحدٌ من أكثر الأنماط الموثوقة في علم البيئة هو مُلاحظةُ أنَّ الجُزر الأكبر تحتوي أنواعًا أكثر من الجُزر الأصغر. عام 1967، اقترح العالمان روبرت مكارثر من جامعة برنستون، وإدوارد ويلسون من جامعة هارفاد أنَّ **علاقة النَّوع مع المنطقة Species –area-relationship** سببها أثر المنطقة الجُغرافية والانعزال في احتمال انقراض الأنواع واستيطانها.

يقترح نموذج الثبات (الاتزان) أنَّ الانقراض والاستيطان يصلان إلى نقطة توازن

فسّر العالِمان مكارثر وويلسون أنَّ الأنـواع تنتشر إلى الجُزر بشكل ثابت، لهذا فإنّ الجُزر تميل إلى أن تُراكِمَ أنواعًا أكثر فأكثر. وفي الوقت الذي تُضاف فيه أنواع جديدة، تُفقد أنواع أخرى عن طريق الانقراض. وكلما زاد عدد الأنواع على جزيرة فارغة ابتداء فإنّ مُعدَّل الاستيطان يجب أن يتناقص حالما ينفد مستودع المخلوقات المُستوطنة المُحتملة، التي لا توجد حاليًّا على الجزيرة. وفي الوقت نفسه، يزداد مُعدَّل الانقراض، كلما زادَ عدد الأنواع على الجزيرة زادَ احتمالُ أن يموت أيُّ نوع من الأنواع.

ونتيجة، عند نقطة مُعيَّنة، يجب أن يُصبح عدد الأنواع المُنقرضة وعدد المُستوطنة بحالة تساوٍ، وأنَّ عدد الأنـواع يجب أن يُصبح ثابتًا. عندئذٍ، تمتلك كلّ جزيرة بمساحة مُعيَّنة، عدد اتزان مُميَّزًا من الأنواع الذي يميل نحو الثبات خلال الوقت (نقطة التَّقاطع في الشكل 57–22 أ) – وعلى الرغم من ذلك، فإنّ تركيبة الأنواع سوف تتغيَّر عندما تنقرض أنواع، وتستوطن أنواع أخرى جديدة.

يقترح نموذج الاتزان لمكارثر وويلسون أنَّ غنى أنواع الجزيرة هو اتزان ديناميكي بين الاستيطان والانقراض. مساحة الجزيرة وبُعدها عن اليابسة يُؤثران كلاهما في الاستيطان والانقراض. نتوقع أنَّ الجُزر الأصغر تملك مُعدَّلات انقراض أعلى؛ لأنَّ أحجام جماعاتها ستكون بالمُعدَّل أصغر. ويجب أن نتوقع عددًا قليلًا من الأنواع المُستوطنة يصل الجُزر التي تقع بعيدًا عن اليابسة. ولهذا، فإنّ الجُزر الصغيرة والبعيدة عن اليابسة يجب أن تحتوي عدد أنواع أقل؛ والجُزر الكبيرة والقريبة من اليابسة يجب أن تحتوي على عدد أكثر من الأنواع (الشكل 57–22 ب).

تنبؤات هذا النَّموذج البسيط تُؤيدها جيدًا النَّتائج الحقلية. تُظهر أنواع الطيور بين آسيا والمحيط الهادي (الشكل 57–22 جـ) ارتباطًا إيجابيًّا لغنى النَّوع مع مساحة الجزيرة، وارتباطًا سلبيًّا لغنى النَّوع مع البُعد عن مصدر المُستوطنين.

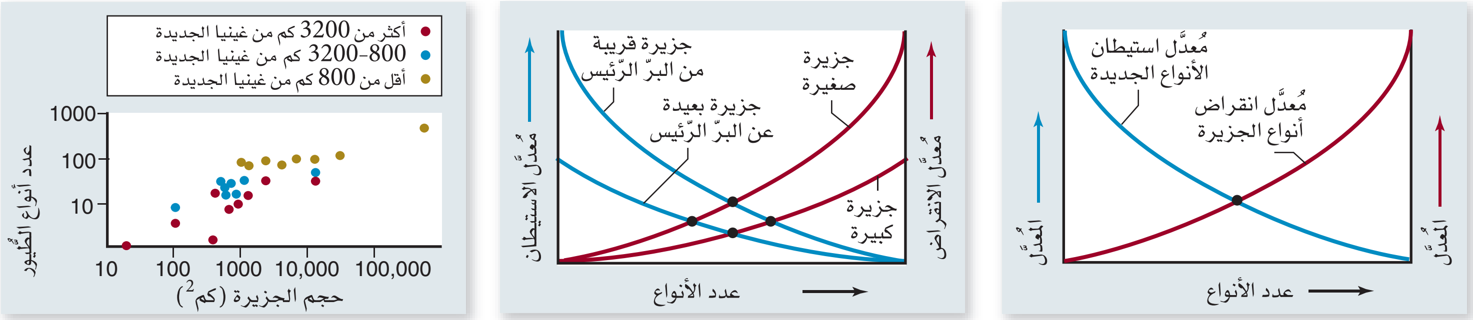
نموذج الثبات (الاتزان) ما زال قيد الاختبار

قام العالمان ويلسون ودان سمبرلوف الذي كان حينها طالب دراسات عليا، بإجراء دراسات مبدئية في مُنتصف عام 1960 على جُزر شجر المانغروف الاستوائيّة في الجزر المنخفضة لفلوريدا. أُحصيت هذه الجُزر، ونُظِّفت من الحيوانات بالتَّبخير، ثُمَّ سُمِح لها بإعادة التَّوطين، مع إجراء العدِّ والإحصاء بشكل دوري. اتجهت هذه الدِّراسات ودراسات أخرى حقلية مُشابهة إلى دعم نموذج الاتزان.

تقترح دراسات حقول تجريبية طويلة الأمد، على كلّ حال، أنَّ الوضع أكثر تعقيدًا مما رآه مكارثر وويلسون. فقد تنبأ نموذجهما بمُستوى عالٍ من **الانقلاب النَّوعي Species turnover** عندما تنتهي أنـواع، وتدخل أخـرى. ولكن دراسات على طيور الجُزر والعناكب أشارت إلى أنَّ انقلابًا بسيطًا يحدث من سنة إلى أخرى. إضافةً إلى ذلك، فإنّ هذه الأنواع التي تأتي وتذهب، تُمثِّل مجموعة جزئية من أنواع لم تصل إلى مُستوى المجموعات السكانية الكبيرة. ويبدو أنَّ نسبة معقولة من الأنواع تُحافظ على جماعات كبيرة ونادرًا ما تتَّجه نحو الانقراض.

تجري هذه الدِّراسات في فترة زمنية قصيرة نسبيًّا. ومن المُحتمل وخلال فترات تزيد على قرون، أن يكون نموذج الاتزان وصفًا جيدًا لما يُحدِّد غنى أنواع الجُزر.

يبدو أنَّ غنى الأنـواع على الجُزر يُمثِّل اتزانًا ديناميكيًّا بين الاستيطان والانقراض.



أ. ب. جـ.

الشكل 57–22

نموذج اتزان الجغرافيا الحيوية للجُزر. أ. يصل غنى أنواع الجُزر إلى اتزان (نقاط سوداء) عندما يُساوي مُعدَّل استيطان أنواع جديدة مُعدَّل انقراض أنواع على الجزيرة. **ب.** ينحرف الاتزان بالاعتماد على مُعدَّل الاستيطان، ومساحة الجزيرة، والمسافة عن مصادر المُستوطنين. يرتبط غنى الأنواع إيجابيًّا مع مساحة الجزيرة، وعكسيًّا مع المسافة عن اليابسة. تمتلك الجُزر الصغيرة مُعدَّلات انقراض أكبر، ما يزيح نقطة الاتزان نحو اليسار. في الشكل نفسه، تمتلك الجُزر الأبعد مُعدَّلات استيطان أكبر، ما يزيح نقطة الاتزان مرة أخرى إلى اليسار. **جـ.** أثر البعد عن جزيرة كبيرة، التي يُمكن أن تكون مصدرًا لأنواع مُستوطنة، واضح بسهولة. تمتلك الجُزر الأبعد أنواعًا أقل من الطيور الآسيوية الواصلة إلى جزر المحيط الهادي مُقارنة مع الجُزر الأقرب التي لها المساحة نفسها.

مراجعة المفاهيم

1-57 الدّورات الكيميائية الأرضية الحيوية (البيوجيوكيميائية)

الأنظمة البيئيّة ديناميكية من الدّاخل من حيث مُعالجتها للمادة والطّاقة.

- مبدئيًّا، تمتلك الأرض عددًا ثابتًا من كلّ نوع من الذّرات ذات الأهمية الحيوية، ويعاد تدوير هذه الذّرات في الدّورات البيوجيوكيميائية.
- تشمل الدّورات البيوجيوكيميائية عمليات تحدث في أماكن عدّة، وفي مُستويات زمنية مُتعدِّدة.
- تعبر الدّورات البيوجيوكيميائية الحدود بين الأنظمة البيئيّة إلى حد ما.
- تتضمَّن دورة الكربون عادة ثاني أكسيد الكربون الذي يُثبِّته التَّمثيل الضّوئيّ، ويُطلقه التَّنفس. في الأوساط المائية، يكون الكربون أيضًا على شكل أيونات البيكربونات، وفي ظروف غياب الأكسجين يكون الكربون على شكل ميثان. يؤدي حرق الإنسان للوقود الأحفوري إلى عدم اتزان في دورة الكربون (الشكل 57-1).
- دورةُ الماء مُتميِّزةٌ؛ لأنَّها تتضمن مُركبًا يُمكنه أن يتكوّن في أثناء التَّنفس الخلوي، وأن يُحطم في أثناء التَّمثيل الضّوئيّ. يدخل الماء الغلاف الجوي عن طريق التَّبخر والنَّتح، ويعود إلى سطح الأرض على شكل هطل. مُعظم المياه على الأرض، ومن ضمنها المياه الجوفية المخزونة، مُلوَّثة، وأنشطة الإنسان لا تُغيِّر فقط مخزون المياه، ولكن أيضًا تُغيِّر وبشكل جذري الأنظمة البيئيّة (الشكل 57-2).
- يتناقص مخزون المياه الجوفية بأكثر مما يعاد تغذيته.
- النيتروجين عادة، هو العنصر الكيميائي الأقل توافرًا، ولو أنَّه يوجد بنسبة 78% في الجو. لا يُمكن استخدام النيتروجين الذري من قِبل المخلوقات الحية إلى أن تُحوِّله الميكروبات إلى أمونيا بعملية تُسمَّى تثبيت النيتروجين، أو تُحوِّله إلى نيترات بعملية تدعى النَّترتة. تتحوَّل النترات إلى نيتروجين مرة أخرى بعملية تُسمَّى إزالة النترات. ضاعفت أنشطة الإنسان نسبة نقل النيتروجين الجوي عن طريق تصنيع الأسمدة (الشكل 57-4).
- لا يدور عنصر الفوسفور، وهو من المواد الغذائية المُحدِّدة، خلال الغلاف الجوي. ينطلق الفوسفور عن طريق تجوية الصخور، ويتدفَّق خلال المُحيطات، حيث يترسب في تراكمات البحر العميقة (الشكل 57-5).
- دورة المادة الغذائية المُحدِّدة مُهمة؛ لأنَّها تُحدِّد النِّسبة التي تكون عندها المادة الغذائية مُتاحة للاستخدام.
- تزيد عملية إزالة الغابات من نسبة فقدان المواد الغذائية من النِّظام البيئي (الشكل 57-7ب).

2-57 تدفُّق الطَّاقة في الأنظمة البيئية

الأرض نظام مفتوح للطّاقة. تمر الطّاقة التي تشعها الشَّمس في اتجاه واحد خلال النِّظام البيئي قبل أن تتحوَّل إلى حرارة يُعاد إشعاعها إلى الفضاء الخارجي.

- الطّاقة لا تفنى ولا تُستحدث، ولكنها تتحوّل من شكل إلى آخر. عندما تتحوَّل الطّاقة إلى حرارة خلال مرورها عبر المخلوق الحي، لا يُمكن أن تتحوَّل إلى أشكال أخرى من الطّاقة المُفيدة.
- ينص قانون الدِّيناميكا الحرارية الثاني على أنَّه كلما استخدم المخلوق طاقة الروابط الكيميائية والطّاقة الضّوئيّة، يتحوَّل بعض هذه الطّاقة بشكل حتمي إلى حرارة.
- تتكوَّن المركّبات العضويّة عن طريق ذاتية التَّغذية - ذاتية التَّغذية الضّوئيّة، وذاتية التَّغذية الكيميائية- وتستهلكها عضوية التَّغذية.
- عندما تنتقل الطَّاقة من مخلوق إلى آخر، يُطلق على كلّ مُستوى تغذية المُستوى الغذائي، ويُسمَّى التَّسلسلُ خلال المُستويات الغذائية المُتتابعة السِّلسلةَ الغذائيةَ (الشكل 57-8).
- تشمل قاعدة المُستوى الغذائي المُنتجات الأولية، وهي ذاتية التَّغذية، وتأكلها آكلات الأعشاب، التي بدورها تأكلها آكلات اللُّحوم. الرِّميات تأكل بقايا المخلوقات الميتة.
- إنتاجية المُستوى الغذائي هي المُعدَّل الذي تصنع عنده مخلوقات المُستوى الغذائي الواحد جميعها مواد عضوية جديدة عن طريق النُّمو أو التَّكاثر.
- يُمكن أن يُعبَّر عن الإنتاجية الأولية من ذاتية التَّغذية بالإنتاجية الأولية الإجمالية أو بالإنتاجية الأولية الصَّافية. الإنتاجيةُ الأوليةُ الصَّافيةُ تُعادلُ الإنتاجيةَ الأوليةَ الإجماليةَ مطروحًا منها التَّنفس.
- محصول الكتلة الحيوية القائم هو كمية المادة العضويّة الموجودة في زمن مُعين.
- يُلتقط نحو 1% فقط من الطّاقة الشَّمسية التي تضرب الأرض من أجل عمليات التَّمثيل الضّوئيّ.
- كلما عُولجت الطّاقة خلال أي مُستوى غذائي، فإنّ كمية قليلة من الطّاقة (10% من طاقة الروابط الكيميائية تقريبًا) تتبقى من المُستوى الغذائي الذي يسبقه (الشكل 57-10).
- تختلف الإنتاجية الأولية الصَّافية بشكل واضح بين الأنظمة الحيوية أو المناطق الحيوية (الشكل 57-11).
- التَّناقُص الأسي في طاقة الروابط الكيميائية يُحدِّد أطوال السَّلاسل الغذائية، وأعداد آكلات اللُّحوم العُليا التي يُمكن أن تدعمها.
- الأهرام البيئيّة التي تعتمد على تدفُّق الطّاقة، أو الكتلة الحيوية، أو الأعداد، غالبًا ما تكون مُعتدلة (قائمة). الأهرام المقلوبة للكتلة الحيوية أو الأعداد تكون مُحتملة إذا كان واحد على الأقل من المُستويات الغذائية يملك كتلة حيوية أكبر أو مخلوقات أكثر من المُستوى الغذائي الذي تحته (الشكل 57-13).

3-57 تفاعلات المُستويات الغذائية

وجود سلاسل غذائية يؤدي إلى احتمالية أنَّ التَّغيُّرات في النَّوع في مُستوى غذائي واحد ربما تسبِّب تأثيرات مُتعدِّدة في مُستويات غذائية أخرى.

- يحدث الشَّلال الغذائي عندما تقع تغيُّرات في مُستوى، أعلى فتؤثِّر في مُستويات غذائية أقل.
- يقع التَّأثير الغذائي أعلى- أسفل عندما تُؤثِّر تغيُّرات في المُستوى الغذائي الأعلى في المُنتجات الأولية (الشكل 57-15).
- يحدث التَّأثير أدنى- أعلى عندما تُؤثِّر تغيُّرات في المُنتجات الأولية في مُستويات غذائية أعلى (الشكل 57-17).

4-57 التَّنوع الحيوي وثبات النِّظام البيئي

يُمكن لغنى الأنواع أن يُؤثِّر في ثبات المُجتمع واستقراره، أيّ، تركيب المُجتمع وقُدرته على مُقاومة الاضطراب.

- يؤدي غنى الأنواع الأكبر إلى تنوُّع سنوي أقل في الكتلة الحيوية، ومُقاومة أكبر للجفاف.
- يتأثَّر غنى الأنواع بكل من الإنتاج الأولي، وعدم تجانس الموطن، والعوامل المُناخية (الشكل 57-20).
- تمتلك المناطق الاستوائيّة التَّنوع الأكبر مع أنَّ الأسباب غير واضحة. التَّنوع العالي يُمكن أن يعكس زمنًا تطوريًّا طويلًا، أو إنتاجية عالية، أو تغيُّرًا فصليًّا قليلًا، أو افتراسًا أكثر مما يقلل التَّنافس، أو عدم تجانس الموطن (الشكل 57-21).

5-57 الجغرافية الحيوية للجُزر

عدد الأنواع في بيئة ما يبدو أنه اتزان ديناميكي بين الاستيطان والانقراض (الشكل 57-22)

- تمتلك الجُزر الأصغر أنواعًا أقل من الجُزر الكبيرة؛ بسبب المُعدَّلات الأعلى للانقراض.
- تمتلك الجُزر القريبة أنواعًا أكثر من الجُزر البعيدة بسبب المُعدَّلات الأعلى للاستيطان.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

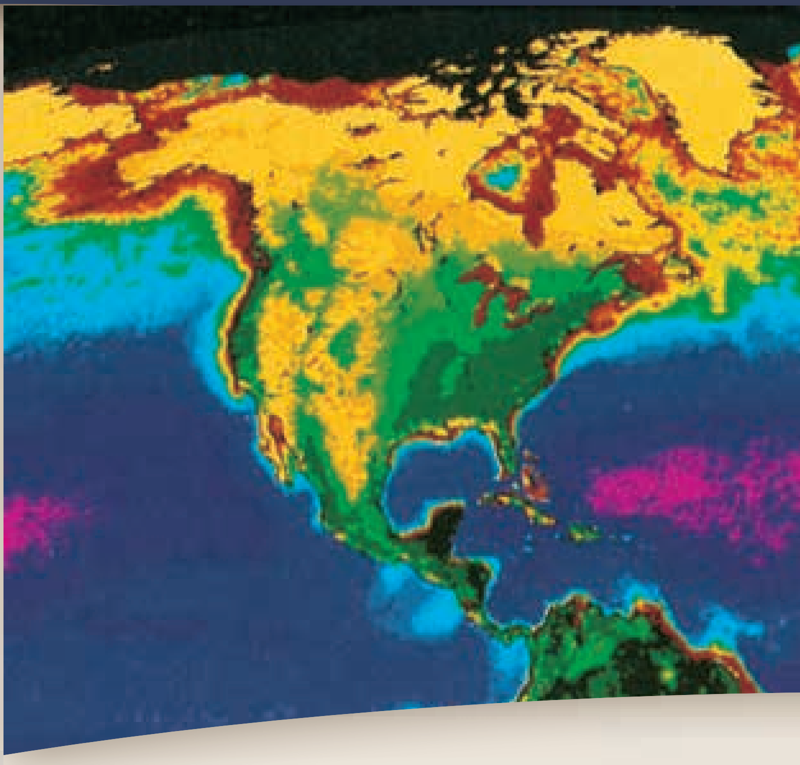
1. إحدى الجُمل الآتية عن المياه الجوفية غير دقيقة:
   - أ. تُزوِّد المياه الجوفية 50% من سكان الولايات المُتحدة بماء الشُرب.
   - ب. المياه الجوفية يتمُّ استهلاكها أسرع من إعادة تغذيتها.
   - ج. أصبحت المياه الجوفية مُلوثة بشكل مُتزايد.
   - د. يُمكن إزالة المُلوثات من المياه الجوفية بسهولة.
2. مخلوقات التَّمثيل الضَّوئيّ:
   - أ. تُثبِّت ثاني أكسيد الكربون. ب. تُطلق ثاني أكسيد الكربون.
   - ج. تُثبِّت الأكسجين. د. (أ) و (ب).
   - هـ. (أ) و (ج).
3. غالبًا، يُعَدّ النيتروجين عاملًا غذائيًّا مُحدِّدًا في أنظمة بيئية كثيرة؛ لأنَّ:
   - أ. كمية النيتروجين في الغلاف الجوي أقل بكثير من الكربون.
   - ب. مخلوقات كثيرة يمكنها استخدام النيتروجين الذَّري.
   - ج. التَّلوث بالأسمدة الْعضويّة قلل من توافر النيتروجين كثيرًا.
   - د. مُعظم المخلوقات لا تستطيع استعمال النيتروجين الذَّري.
4. بعض المخلوقات لها القُدرة على "تثبيت" النيتروجين. وهذا يعني أنها:
   - أ. تُحوِّل الأمونيا إلى نتريت ونترات.
   - ب. تُحوِّل غاز النيتروجين الجوي إلى أشكال مُفيدة حيويًّا من النيتروجين.
   - ج. تحطم الْمركّبات الغنية بالنيتروجين، وتُطلق أيونات الأمونيوم.
   - د. تُحوِّل النترات إلى غاز النيتروجين.
5. إحدى الجمل الآتية عن دورة الفوسفور صحيحة:
   - أ. يُثبَّت الفوسفور من قِبَل النباتات والطحالب.
   - ب. مُعظم الفوسفور الذي يُطلق من الصخور يُحمل إلى المُحيطات عبر الأنهار.
   - ج. لا تستطيع الحيوانات الحصول على الفوسفور من أكل الطحالب والنباتات.
   - د. لم يُؤثِّر استخدام الأسمدة الْعضويّة في الميزانية الأرضية من الفوسفور.
6. اعتمادًا على نتائج من دراسات في غابة هبارد بروك التَّجريبية، الأثر المُتوقع من إزالة الأشجار من حول مناطق مساقط المياه هو:
   - أ. تزايُد فقدان الماء والعناصر الغذائية من منطقة مساقط المياه.
   - ب. تناقُص فقدان الماء والعناصر الغذائية من منطقة مساقط المياه.
   - ج. ازدياد توافر الفوسفور.
   - د. ازدياد توافر النترات.
7. كقاعدة عامة، مقدار الطَّاقة التي تُصنع عند انتقال الطَّاقة من مُستوى غذائي إلى مُستوى غذائي أعلاه مُباشرة هو:
   - أ. 1%. ب. 10%.
   - ج. 90%. د. 50%.
8. الأهرام الْبيئيّة المقلوبة للأنظمة الحقيقية تتطلَّب عادةً:
   - أ. تدفُّق الطَّاقة. ب. الكتلة الحيوية.
   - ج. تدفُّق الطَّاقة والكتلة الحيوية. د. لا شيء مما ذُكر.
9. وفقًا لفرضية الشَّلال الغذائي، قد يُسبِّب إزالة آكلات اللُّحوم من نظام بيئي:
   - أ. تناقُص أعداد آكلات الأعشاب، وتناقُص كمية النباتات.
   - ب. تناقُص أعداد آكلات الأعشاب، وزيادة كمية النباتات.
   - ج. زيادة أعداد آكلات الأعشاب، وزيادة كمية النباتات.
   - د. زيادة أعداد آكلات الأعشاب، وتناقُص كمية النباتات.
10. تُنتج تأثيرات أدنى- أعلى على التَّركيب الغذائي بسبب:
    - أ. تحديد لتدفُّق الطَّاقة إلى مُستوى الطَّاقة الأعلى الذي يليه.
    - ب. أفعال للمُفترسات العُليا على مُستويات غذائية أقل.
    - ج. تغيُّرات مُناخية على المُستهلكات العُليا.
    - د. ثبات الرُّميات في الأنظمة الْبيئيّة.
11. في منطقة التَّاريخ الطبيعي في سيدار كريك، أظهرت قطع الأراضي التَّجريبية تناقُصًا في أعداد الاستيطان عند ازدياد تنوُّع الأنواع في قطع الأراضي:
    - أ. مُقترحًا أنَّ تنوع الأنواع المُنخفض يزيد من استقرار الأنظمة الْبيئيّة.
    - ب. مُقترحًا أنَّ استقرار النِّظام البيئي هو وظيفة الإنتاجية الأولية فقط.
    - ج. مُتوافقًا مع فرضية أنَّ الاضطراب المُتوسط ينجم عنه أعلى استقرار.
    - د. لا شيء مما ذُكر.
12. تنوُّع الأنواع:
    - أ. يزداد مع خطوط العرض كلما ابتعدت عن خط الاستواء نحو الأقطاب.
    - ب. يتناقص مع خطوط العرض كلما ابتعدت عن خط الاستواء نحو الأقطاب.
    - ج. يبقى كما هو كلما اتجهت من خط الاستواء نحو الأقطاب.
    - د. يزداد مع خطوط العرض كلما تحرَّكت من الشَّمال نحو خط الاستواء، ويقل مع خطوط العرض كلما تحرَّكت من الجنوب نحو خط الاستواء.
13. يقترح نموذج اتزان الجغرافيا الحيوية للجُزر كلًّا مما يأتي ما عدا أنَّ:
    - أ. الجُزر الكبيرة عندها أنواع أكثر من الجُزر الصغيرة.
    - ب. غنى أنواع الجزيرة يُحدِّده الاستيطان والانقراض.
    - ج. الجُزر الأصغر عندها مُعدَّلات انقراض أقل.
    - د. مُعدَّلات الاستيطان أكبر في الجزر القريبة إلى اليابسة.

أسئلة تحدٍّ

1. إذا علمت أنَّ المخلوقات خارجية الحرارة (ذوات الدَّم البارد) لا تستهلك جزءًا كبيرًا من طاقة الطَّعام الذي تأكله لإبقاء درجة حرارة الجسم ثابتة وعالية (عملية توليد حرارة)، كيف تتوقَّع السَّلاسل الغذائية للأنظمة الْبيئيّة التي تسودها آكلات أعشاب، وآكلات لحوم من ذوات الدَّم البارد، مُقارنةً مع الأنظمة التي تسودها آكلات أعشاب، وآكلات لحوم من داخلية الحرارة (ذوات الدَّم الحار)؟
2. بشكل عام، إذا علمت، أنَّ مدخول الطَّاقة كبير عند قاع مُستوى غذائي (مُنتجات أولية) ويقل عندما يزداد النَّقل عبر المُستويات الغذائية، كيف يمكن لبُحيرات عدَّة أن تُظهر كتلة حيوية قائمة لآكلات أعشاب من العوالق الحيوانية أكبر بكثير من العوالق النباتية التي تستهلكها؟
3. يهتم علماء البيئة في الغالب بالتَّأثيرات المُحتملة لفقدان نوع (مثلًا، بسبب: التلوث، أو تحطيم الموطن، أو عوامل بشرية أخرى) في نظام بيئي لأسباب أخرى غير الفقدان المُباشر للنَّوع فقط. باستعمال (الشَّكل 57-17) فسِّر لماذا؟
4. اشرح عدَّة طرق مُفصَّلة تتمّ فيها زيادة التَّعقيد التَّركيبي للنباتات ما قد يؤدي إلى غنى أنواع أكبر وأعظم للسَّحالي (الشكل 57-20ب). هل يُمكن فحص أيٍّ من هذه الأفكار؟ كيف؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS™



58 الفصل

الغلاف الحيويّ
The Biosphere

مقدّمة

يشمل الغلاف الحيوي مُعظم المُجتمعات الحية على الأرض، من الحياة الغزيرة في الغابات الاستوائيّة المطرية إلى مُجتمعات العوالق في مُحيطات العالم. بالمفهوم العام، يعكس توزيع الحياة على الأرض التنوع في البيئات غير الحية للعالم، مثل التّنوع في كلّ من درجات الحرارة وتوافر الماء من بيئة يابسة إلى أخرى. يُمثّل الشّكل في هذه الصفحة صورة بالأقمار الصّناعية لأمريكا، بناء على بيانات جُمعت خلال 8 سنوات. الألوان هي مفتاح للوفرة النِّسبية لمادة الكلوروفيل (اليخضور)، مُشيرًا إلى غنى المُجتمعات الحية. المساحات الخضراء والخضراء القاتمة على الأرض هي المساحات ذات الإنتاجية الأولية العالية (مثل الغابات المُزدهرة)، في حين تمثّل المساحات الصفراء صحارى أمريكا والتّندرا في الشّمال البعيد، ذات الإنتاجية الأقل.

موجز المفاهيم

1-58 تأثيرات الشّمس، والرِّياح، والماء في النِّظام البيئي
- *الطّاقة الشّمسية ودوران الأرض يؤثران في دورات الغلاف الجوي.*
- *تُحرّك الرِّياح تيارات المُحيطات العالمية بشكل رئيس.*
- *تُؤثِّر الاختلافات الإقليمية والمحلّية في الأنظمة البيئية اليابسة.*

2-58 أقاليم الأرض الحيوية
- *تُحدِّد درجة الحرارة والرُّطوبة الأقاليم غالبًا.*
- *الغاباتُ الاستوائيّة المطريةُ أنظمةٌ استوائيةٌ عالية الإنتاجية.*
- *السّافانا (إقليم الحشائش) أراضي حشائش استوائية ذات أمطار موسمية (فصلية).*
- *الصحارى مناطق ذات أمطار قليلة.*
- *تمتلك أراضي الحشائش المُعتدلة تربة غنية.*
- *تكيّفت الغابات المُعتدلة ذات الأشجار مُتساقطة الأوراق مع التّغيُّرات الفصلية (الموسمية).*
- *تكون الغابات المُعتدلة دائمة الخضرة ساحلية.*
- *التّيجة هي الغابات الشّمالية، حيث الشّتاء القارس.*
- *التّندرا مساحة مُتجمدة إلى حد كبير، وهي خالية من الأشجار وذات فصل نمو قصير.*

3-58 بيئات المياه العذبة
- *تعتمد الحياة في مناطق المياه العذبة على توافر الأكسجين.*
- *تتغيّر بيئات البُحيرات والبرك مع عُمق الماء.*
- *تمتلك المياه قليلة الغذاء أكسجينًا عاليًا، ولكنها ذات مُحتوى غذائي قليل.*
- *المياه حقيقية التغذية تكون عالية المُحتوى الغذائي والعوالق النّباتية، ولكنّها قليلة الأكسجين.*

4-58 البيئات البحرية
- *للمُحيطات المفتوحة إنتاجية أولية مُنخفضة.*
- *تُوفِّر الأنظمة البيئية للرَّف القاري مصادر غزيرة.*
- *تُعاني مناطق النّبع خلط المواد الغذائية والأكسجين.*
- *البحر العميق بارد ومُعتم، وفيه بعض المُجتمعات المثيرة للاهتمام.*

5-58 تأثيرات الإنسان في الغلاف الحيوي: التّلوث واستنزاف الموارد
- *بيئات المياه العذبة مُهدّدة بالتّلوث واستهلاك المصادر.*
- *تهدّد إزالة الغابات الأنظمة البيئية اليابسة.*
- *البيئات البحرية تُستنزف من الأسماك والأنواع الأخرى.*
- *أدّى استنزاف (تآكل) طبقة الأوزون في طبقة الستراتوسفير إلى «ثقب» الأوزون.*

6-58 تأثيرات الإنسان في الغلاف الحيوي: الاحتباس الحراري (الدفيئة)
- *تتوقّع نماذج حاسوبية مُستقلة تغيُّرات عالمية.*
- *ثاني أكسيد الكربون الغاز الرّئيس لظاهرة البيت الزّجاجي.*
- *تؤكد أدلّة حدوث الاحتباس الحراريّ.*
- *أثّر التّغيُّر في درجة الحرارة العالية في الأنظمة البيئية في الماضي، وما زال يُؤثر الآن.*
- *يُؤثِّر الاحتباس الحراريّ في جماعات البشر كذلك.*

1-58 تأثيرات الشَّمس، والرِّياح، والماء في النِّظام البيئي

تتأثر الأنماط العالمية الرَّئيسة للحياة على الأرض بشكل كبير بـ: (1) كمية أشعة الشَّمس التي تصل إلى الأجزاء المُختلفة من الأرض والاختلافات الموسمية لتلك الأشعة. (2) أنماط دورات الغلاف الجوي العالمي، وأنماط الدَّورات النَّاتجة للمُحيطات. تتفاعل الخصائص المحلية، مثل أنواع التُّربة وارتفاع الأرض، مع الأنماط العالمية في الشَّمس، والرِّياح، وتيارات المياه لتُحدِّد الأحوال التي توجد فيها الحياة، وبالتَّالي تُحدِّد توزيع الأنظمة الحيوية.

الطاقة الشَّمسية ودوران الأرض يؤثران في دورات الغلاف الجوي

تستقبل الأرض مُعدَّلات عالية من الأشعة الشَّمسية على شكل أشعة كهرومغناطيسية عند الأطوال الموجية المرئية وقُرب – المرئية. يستلم كلّ متر مُربع من الغلاف الجوي الخارجي 1400 جول لكلّ ثانية تقريبًا، مما يكافئ إنتاج أربعة عشر مصباحًا ضوئيًا، قوة كلّ واحد 100 واط.

حالما تعبر الطَّاقة الإشعاعية الشَّمسية الغلاف الجوي، تعدّل شدتها وتركيبها الموجي. فنصف الطَّاقة تقريبًا يتمُّ امتصاصها من قِبَل الغلاف الجوي، والنِّصف الآخر يصل سطح الأرض. تمتَّص غازات الغلاف الجوي بعض الأطوال الموجية بشدَّة، في حين تعبر بعض الأطوال الموجية بحرية. ولذلك، فإنّ التَّركيب الموجي للأشعة الشَّمسية التي تصل سطح الأرض يكون مُختلفا عن التركيب الذي تطلقه الشَّمس. فمثلًا، يتمُّ امتصاص حزمة الأشعة فوق البنفسجية، التي يُطلق عليها الأشعة فوق البنفسجية – ب (UV–B)، بشدة بواسطة الأوزون (O_3) في الجو، ولهذا فإنّ هذه الأشعة تكون قليلة جدًا عند وصول الطَّاقة الشَّمسية إلى سطح الأرض.

كيف تُؤثِّر الأشعة الشَّمسية في المُناخ

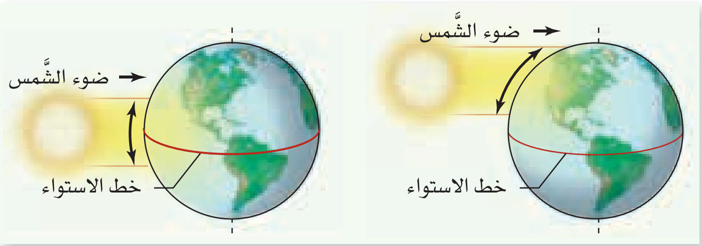
تأخذ بعض المناطق على سطح الأرض طاقة من الشَّمس أكثر من غيرها. وتُؤثِّر هذه الاختلافات كثيرًا في المُناخ.

السبب الرَّئيس لاختلاف الأشعة الشَّمسية من مكان إلى آخر على الأرض يكمن في حقيقة أنَّ الأرض كروية (الشكل 58–1 أ)؛ فالمناطق الاستوائيّة دافئة لأنَّ أشعة الشَّمس تصل تقريبًا عمودية على سطح الأرض على مناطق قريبة من خط الاستواء. الزَّاوية التي تضربُ بها أشعة الشَّمس، وتُسمَّى زاوية السُّقوط *Angle of incidence*، المناطقَ القريبة من الأقطاب، توزعُ الطَّاقة الشَّمسية على مساحة أكبر من الأرض، مُوفِّرةً طاقة أقل لكلّ وحدة مساحة أرضية. فكما يُبيِّن الشَّكل 58–2، تكون أعلى مُعدَّلات درجات حرارة سنوية عند خط الاستواء (خط عرض صفر°).

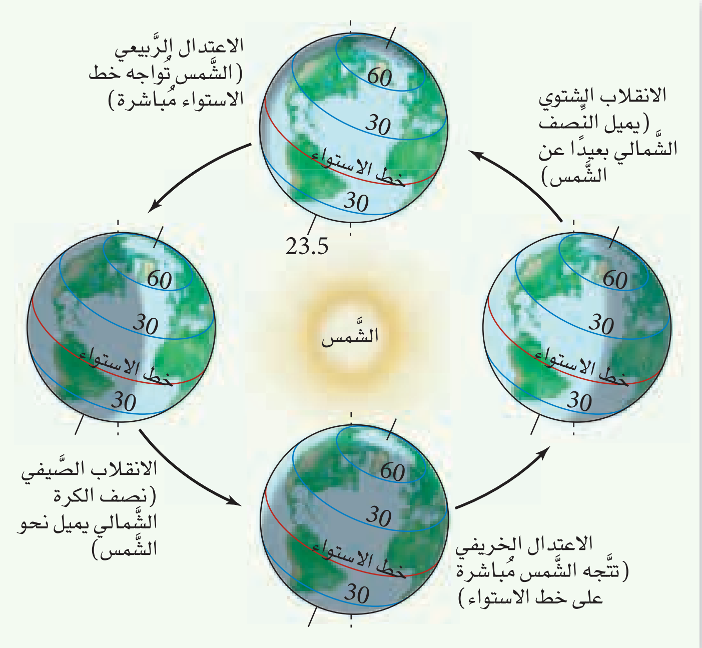
يلعب دوران الأرض السَّنوي حول الشَّمس ودورانها على محورها أيضًا دورًا مُهمًا في تحديد أنماط الأشعة الشَّمسية وتأثيرها في المُناخ (الشكل 58–1 ب). إنَّ محور دوران الأرض ليس عموديًا على المُستوى الذي تدور فيه حول الشَّمس. ولأنَّ محور الأرض يميل بزاوية مقدارها 23.5° تقريبًا، فإنَّ تعاقب الفصول يحدث في أنحاء الأرض جميعها، خاصة عند خطوط العرض البعيدة عن خط الاستواء. فنصف الكرة الشَّمالي، مثلًا، يميل نحو الشَّمس في بعض الأشهر، ولكن بعيدًا عنها في أشهر أُخرى، مكوِّنًا الصَّيف والشِّتاء.

أنماط الدَّورات العالمية في الغلاف الجوي

يرتفع الهواء السَّاخن بالنِّسبة إلى الهواء الأبرد لأنَّ جُزيئات الهواء السَّاخن تزداد حركتها بازدياد درجات الحرارة، مما يجعلها أقل كثافة. وعلى هذا، فإنّ التسخين الشَّمسي الكثيف لسطح الأرض عند خطوط العرض الاستوائيّة يجعل الهواء يرتفع



أ.

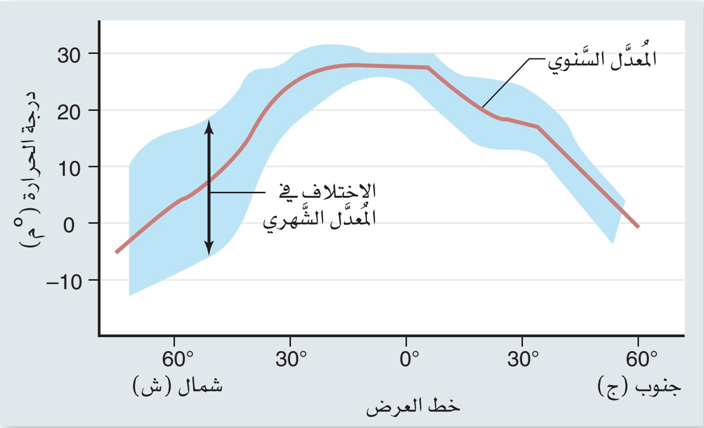


ب.

الشَّكل 58–1

العلاقات بين الأرض والشَّمس مهمة في تحديد طبيعية الحياة على الأرض وتوزيعها. أ. حزمة الطَّاقة الشَّمسية التي تضرب الأرض في خطوط العرض الوسطى للنِّصف الشَّمالي للكرة الأرضية (أو الجنوبي) تنتشر فوق منطقة من سطح الأرض أوسع من حزمة مُساوية تضرب الأرض عند خطِّ الاستواء. ب. حقيقة أنَّ الأرض تدور حول الشَّمس مرة في كلّ سنة لها تأثير في المُناخ. في نصفي الكرة الأرضية الشَّمالي والجنوبي، تتغيَّر درجة الحرارة في دورة سنوية؛ لأنَّ محور الأرض غير مُتعامد على مُستوى المدار، ولهذا يميل كلّ نصف كرة نحو الشَّمس في بعض الأشهر، وبعيدًا عنها في أشهر أخرى.

إلى الأعلى نحو الغلاف الجوي عند هذه الخطوط. هذا الهواء المُرتفع غني ببخار الماء؛ أولًا، لأنَّ قُدرة الهواء على الإمساك بالبُخار تزداد بالتَّسخين. ثانيًا، أنَّ أشعة الشَّمس المُكثَّفة على خط الاستواء تُوفِّر الحرارة اللازمة لتسخين كميات كبيرة من الماء وتبخيرها. بعد التَّسخين، يرتفع الهواء الرَّطب عن السَّطح (الشكل 58–3)، ثُمَّ يتحرك بعيدًا عن خط الاستواء ولارتفاعات عالية (فوق 10كم)، نحو الشَّمال في النِّصف الشَّمالي للأرض، ونحو الجنوب في النِّصف الجنوبي للأرض. يحل محل الهواء المُرتفع هواء أبرد يتَّجه نحو خط الاستواء على طول سطح الأرض من



الشكل 58–2

يتغيَّر مُعدَّل درجة الحرارة السَّنوي بتغير خط العرض. يُمثِّل الخط الأحمر مُعدَّل درجة الحرارة السَّنوي على خطوط عرض مُختلفة، تتراوح من قُرب القطب الشَّمالي عند اليسار إلى قُرب القارة المُتجمدة الجنوبية عند اليمين؛ يقع خط الاستواء على خط عرض صفر درجة. على كلّ خط عرض، الحافة العلوية للمنطقة الزَّرقاء هي أعلى مُعدَّل درجة حرارة شهري لوحظ في كلّ أشهر السَّنة، والحافة السُّفلية هي أقل مُعدَّل درجة حرارة شهري.

الشَّمال من الشَّمال والجنوب. تُشكِّل حركات الهواء هذه أهم خاصية لدورة الغلاف الجوي العالمية: يتحرَّك الهواء نحو خط الاستواء على سطح الأرض، يرتفع عند خط الاستواء، ومن ثمَّ يندفع بعيدًا عنه على ارتفاعات عالية. تتأثَّر الأنماط الفعلية لتدفُّق الهواء بدوران الأرض على محورها؛ و سنُناقش هذا قريبًا.

لأسباب مُعقدة، الهواء الذي يرتفع عاليًا عند خط الاستواء وبعيدًا نحو ارتفاعات عالية في نصفي الكرة الأرضية يعود مرة أخرى إلى سطح الأرض عند خط عرض 30° تقريبًا، في كلّ من الشَّمال والجنوب (انظر الشكل 58–3). خلال مسار هذه الحركة، يتغيَّر المُحتوى الرَّطب للهواء جذريًّا بسبب التَّغيُّرات في درجات الحرارة التي يتعرَّض لها الهواء. تُخفِّض عملية التَّبريد قُدرة الهواء على حمل بخار الماء. ولهذا، فإنّ أغلب بخار الماء في الهواء الصَّاعد من خط الاستواء يتكاثف ليُشكِّل غيومًا وأمطارًا كلما ارتفع الهواء إلى الأعلى. هذا المطر يتساقط على خطوط العرض قُرب خط الاستواء، حيث تتعرَّض خطوط العرض هذه لأكثر كمية هطل على الأرض.

وفي الوقت الذي يبدأ فيه الهواء الهابط نحو سطح الأرض عند خط طول قريب من 30°، فإنه يصبح باردًا، ويكون قد فقد مُعظم بخار الماء فيه. على الرَّغم من أنَّ الهواء يسخن مرة أخرى عند نزوله، فإنَّه لا يكسب الكثير من بخار الماء في طريق نزوله. مُعظم الصحارى العظمى تقع على خطوط عرض قريبة من 30° بسبب الهبوط الثَّابت للهواء الجاف على سطح الأرض عند هذه الخطوط. وتشكل الصَّحراء الكُبرى أكثر الأمثال مأساوية.

يتدفَّق الهواء الهابط عند خطوط عرض قريبة من 30° جُزئيًّا فقط نحو خط الاستواء بعد وصوله إلى سطح الأرض. بعض هذا الهواء يتدفَّق نحو الأقطاب، مُساعدًا على تكوين رياح في كلّ نصف من الأرض تهب على سطح الأرض من خطوط عرض 30° نحو خطوط عرض 60°. وعند خطوط عرض قُرب 60° يميل الهواء للارتفاع من سطح الأرض نحو ارتفاعات عالية.

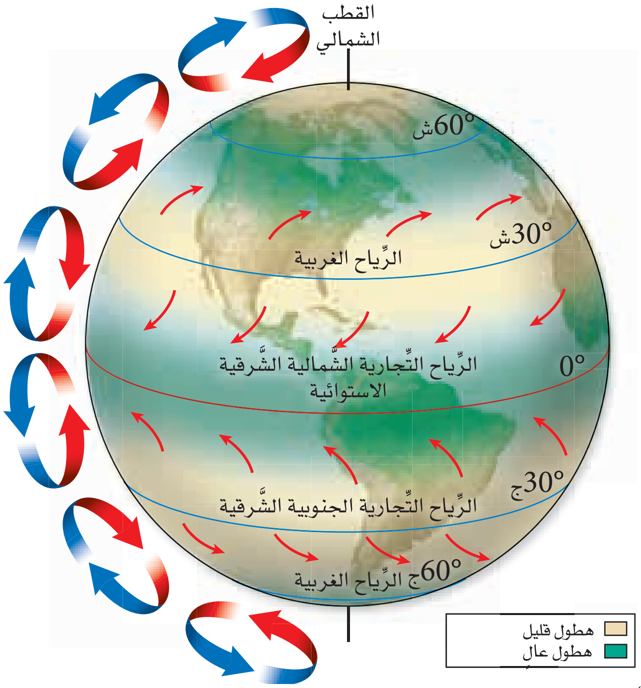
استقصاء

لماذا تكون الأرض أكثر دفئًا عند خطوط عرض قريبة من صفر°؟

تأثير كوريولس

لو أنَّ الأرض لا تدور حول محورها، فإنّ حركات الهواء العالمية ستتبع الأنماط البسيطة التي ذُكرت قبل قليل. ولكن تيارات الهواء – الرِّياح – تتحرَّك خلال سطح يدور. ولأنّ الأرض الصَّلبة تدور تحت الرِّياح، فإنّ الرِّياح تتحرَّك في مسارات مُنحنية عبر السَّطح، بدلًا من مسارات مُستقيمة. تسمَّى حركة الرِّياح بمسارات مُنحنية نتيجة لدوران الأرض **تأثير كوريولس Coriolis effect**.

فإذا وقفت على القُطب الشَّمالي، فإنّ الأرض ستبدو لك كأنَّها تدور على محورها عكس اتجاه عقارب السَّاعة، ولكن إذا كنت في القُطب الجنوبي، فإنّ الأرض سوف تبدو كأنَّها تدور مع اتجاه عقارب السَّاعة. هذه الخاصية للكرة التي تدور، وهي أنَّ الدَّوران يكون مُتعاكسًا إذا نظرنا إليه من قطبيها، يُفسِّر لماذا يكون اتجاه تأثير كوريولس مُتعاكسًا في نصفي الكرة الأرضية. في نصف الكرة الشَّمالي، تنحني الرِّياح



الشكل 58–3

الأنماط العالمية للدَّورات الجوية. يُظهر الشَّكل أنماط دوران الهواء التي تسود بمُعدَّل أسابيع أو أشهر من الزَّمن (في أي يوم ربما تختلف الأنماط بشكل شديد عن مُعدَّلات الأنماط هذه). ارتفاع الهواء الذي سبق تبريده يُكوِّن حزمًا من هطل واسع قُرب خط الاستواء وعلى خطوط عرض قُرب 60° شمالًا و 60° جنوبًا. الهواء الذي فقد مُعظم رطوبته على مُرتفعات عالية يتَّجه للنُّزول على سطح الأرض عند خطوط عرض قُرب 30° شمالًا و30° جنوبًا، مُكوِّنًا حزمًا قليلة الهطل نسبيًّا. تُظهر الأسهم الحمراء الرِّياح التي تهب عند سطح الأرض؛ وتُظهر الأسهم الزَّرقاء الاتجاه الذي تهب فيه على ارتفاعات عالية. تنتقل الرِّياح بمسارات مُنحنية نسبةً لسطح الأرض؛ لأنَّ الأرض تدور على محورها تحت الرِّياح (تأثير كوريولس). مشكلة التعبيرات اللغوية يجب فهمها، وهي أنَّ الأسماء الاصطلاحية المُعطاة للرِّياح تُشير إلى اتجاهات الرِّياح من حيث هبوبها، لا إلى اتجاهات الرِّياح إلى حيث هبوبها؛ لهذا، الرِّياح ما بين 30° و60° تُعرف بالرِّياح الغربية؛ لأنَّها تأتي من الغرب. لسوء الحظ، يستعمل علماء المُحيطات اصطلاحات مُعاكسة، فهم يُسمُّون تيارات المياه اعتمادًا على الاتجاهات التي تتحرَّك إليها.

إلى يمين اتجاه حركتها دائمًا؛ وفي نصف الكرة الجنوبي، تنحني نحو اليسار دائمًا.

تأمَّل الرِّياح السَّطحية التي تهب من خط العرض 30° تقريبًا نحو خط الاستواء في كلِّ نصف كرة أرضية. في نصف الكرة الشَّمالي، تنحني الرِّياح نحو اليمين، لذلك فهي تميل إلى الهبوب في اتجاه الغرب وإلى اتجاه خط الاستواء أيضًا. في نصف الكرة الأرضية الجنوبي، تنحني الرِّياح إلى اليسار، ما يعني أنها أيضًا تهب نحو الغرب و تهب نحو خط الاستواء. النَّتيجة أنَّ الرِّياح على جانبي خط الاستواء – تُسمَّى الرِّياح التِّجارية – تهب من الشَّرق في اتجاه الغرب. (انظر الشكل 58-3)

تتَّبع الرِّياح بين 30° و 60° المبادئ نفسها. الرِّياح في نصف الكرة الأرضية الشَّمالي تنحني نحو اليمين، ولذلك فهي تهب في اتجاه الشَّرق، وكذلك نحو القُطب. أما الرِّياح التي في النِّصف الجنوبي للكرة الأرضية فتنحني نحو اليسار، وكذلك نحو القُطب. لذا، ففي نصفي الكرة الأرضية تهب الرِّياح بين 30° و 60° من الغرب نحو الشَّرق؛ وتُدعى هذه الرِّياح الرِّياح الغربيةَ.

تحرك الرياح تيارات المُحيط العالمية بشكل رئيس

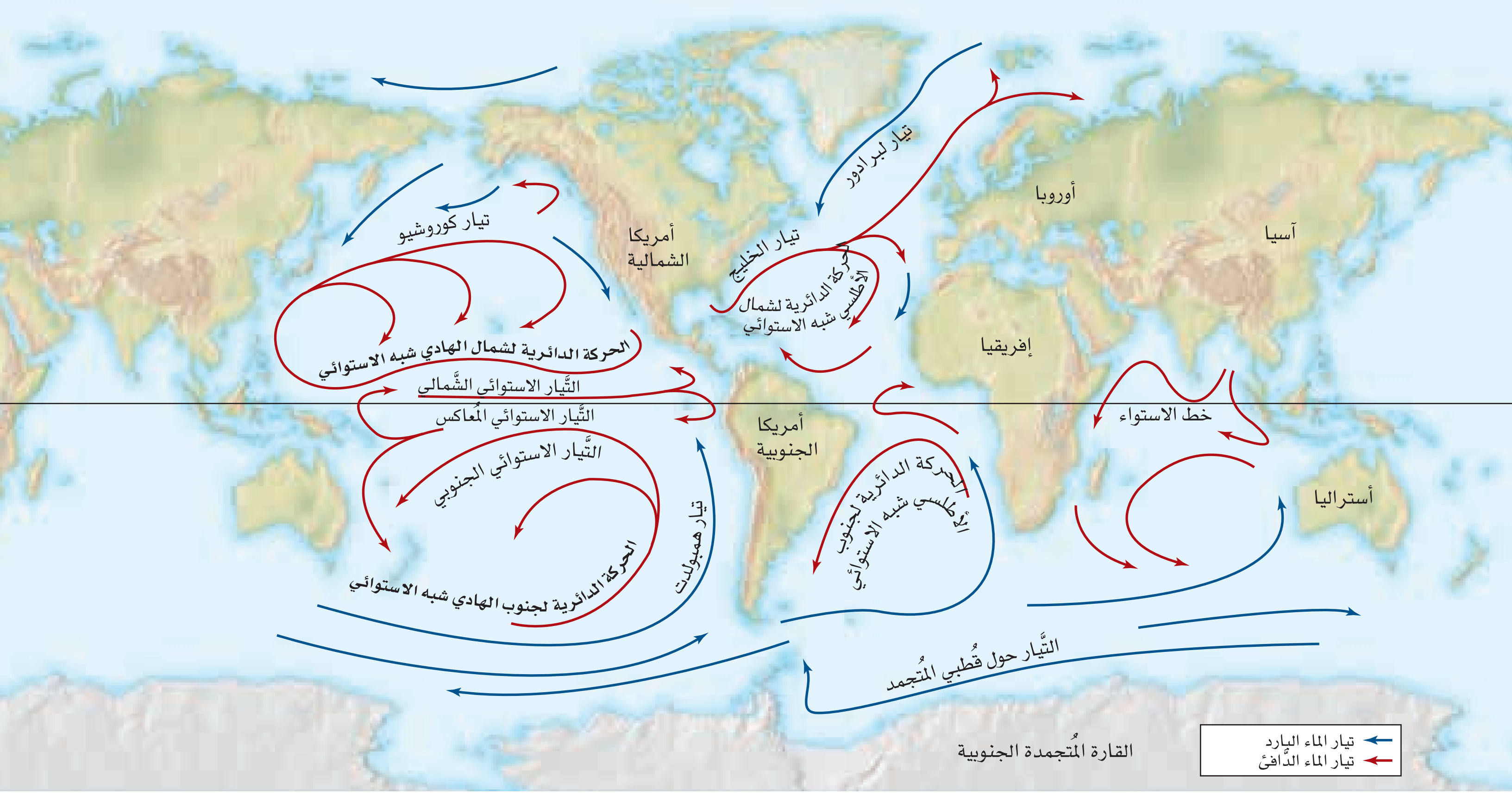
تيارات المُحيط الرئيسة تقودها الرِّياح على سطح الأرض، ما يعني أنَّ تيارات المُحيط بشكل غير مُباشر تُحرِّكها الطَّاقة الشَّمسية. تجعل المدخلات الإشعاعية لحرارة الشَّمس الغلاف الجوي في حالة حركة، كما ذكرنا سابقًا، ومن ثمَّ فإنّ الرِّياح تضع المُحيطات بحالة حركة.

في المُحيط الأطلسي الشَّمالي (الشكل 58-4)، نمط الرِّياح العالمية هو أنَّ الرِّياح السَّطحية تميل إلى الهبوب من الشَّرق في اتجاه الغرب بالقُرب من خط الاستواء، في حين أنها تهب من الغرب في اتجاه الشَّرق على خطوط العرض الوسطى (بين 30° و 60°). ونتيجة لهذا، تميل مياه المُحيط الأطلسي الشَّمالي السَّطحية إلى التَّحرُّك بمنحنى ضخم مُغلق – يُدعى **الحركة الدائرية Gyre** – تتدفَّق فيها من أمريكا الشَّمالية إلى أوروبا، وخطوط العرض الوسطى، ثُمَّ تعود من أوروبا وإفريقيا إلى أمريكا الشَّمالية عند خطوط عرض قُرب خط الاستواء.

تتأثَّر تيارات المياه بتأثير كوريولس. ولذلك، فإنّ هذا التأثير يُسهم بهذه الحركة المُنحنية المُغلقة في اتجاه عقارب الساعة. تميل المياه التي تجري عبر المُحيط الأطلسي نحو أوروبا عند خطوط العرض الوسطى إلى اليمين، وتدخل التَّدفُّق الشَّرقي في اتجاه الغرب قُرب خط الاستواء. هذا الجريان الأخير يميل أيضًا إلى الانحناء نحو اليمين، ويدخل التَّدفُّق القادم من الغرب نحو الشَّرق عند خطوط العرض الوسطى. في المُحيط الأطلسي الجنوبي، تقع الأحداث نفسها، ولكن كأنَّها صورة مرآة، و تحدث الحركات الدائرية نفسها مع اتجاه عقارب السَّاعة، وعكس اتجاه عقارب السَّاعة في المُحيط الهادي الشَّمالي والجنوبي كذلك.

تُؤثِّر الاختلافات الإقليمية والمحلية في الأنظمة البيئية اليابسة

تتأثَّر الظُّروف البيئية لمكان ما بالتَّأثيرات الإقليمية والمحلية للأشعة الشَّمسية، ودوران الهواء، ودوران المياه، وليس فقط بالأنماط الإجمالية لهذه العمليات. في هذا الجزء، سنرى بعض الأمثلة على التَّأثيرات الإقليمية والمحلية، مُركِّزين على الأنظمة البيئية اليابسة فقط. وتشمل هذه التَّأثيرات: ظلال الأمطار، والرِّياح الموسمية، والارتفاع، ووجود عوامل مُناخ دقيقة.



الشكل 58-4

دورات المُحيط. في مراكز عدد من أحواض المُحيطات العُظمى، تتحرَّك المياه السَّطحية في أنماط مُنحنية ضخمة تُسمَّى الحركة الدائرية. تُؤثِّر هذه الحركات المائية في الإنتاجية الحيوية في المُحيطات، و تُؤثر أحيانًا في مُناخ اليابسة القريبة، كأن يجلب تيار الخليج مثلًا المياه الدَّافئة إلى منطقة الجُزر البريطانية.

الشكل 58–5

تأثير ظل المطر كما هو ممثّل في كاليفورنيا. ترتفع الرِّياح المُحمَّلة بالرُّطوبة من المُحيط الهادي، وتبرد عندما تُواجه جبال سيرا نيفادا. عندما تقل قُدرة الهواء على حمل الرُّطوبة في الارتفاعات الأعلى والأبرد، يحصل الهطل، جاعلًا سفوح الجبال المُواجهة للبحر رطبةً؛ تتكوَّن غابات طويلة على هذه السُّفوح تشمل غابات تحتوي أشجار السكويه الضَّخمة المشهورة (*Sequoiadendron giganteum*). عندما ينزل الهواء على الجهة الشَّرقية من سلسلة الجبال، تزداد قُدرته على حمل الرُّطوبة مرة أخرى، ويحمل الرُّطوبة من المناطق المُحيطة. نتيجةً لذلك، تُصبح السُّفوح الشَّرقية للجبال جافة، وتتكوَّن صحارى ظل المطر في بعض الأحيان.

ظلال المطر

تتكوَّن الصحَّارى على الأرض أحيانًا بسبب تقاطُع الرِّياح المُحمَّلة بالرُّطوبة القادمة من البحر مع سلاسل الجبال. عندما تتدفق الرِّياح نحو اليابسة من المُحيط، فإنها تصادف الجبال (الشكل 58–5)، لهذا يرتفع الهواء عاليًا، وتقل قُدرته على حمل الرُّطوبة؛ لأنَّه يُصبح أبرد على ارتفاعات عالية، مُسبِّبًا سقوط المطر على السُّفوح المُواجهة للبحر. بعد ذلك، عندما يهبط الهواء – الذي نُزعت منه مُعظم رطوبته– على الجهة الأخرى من سلاسل الجبال، يبقى جافًّا على الرَّغم من أنَّه أصبح أسخن، وعندما يُصبح أسخن، تزداد مقدرته على حمل الرُّطوبة، ما يعني أنَّه يأخذ الرُّطوبة بكل سهولة من التُّربة والنَّبات.

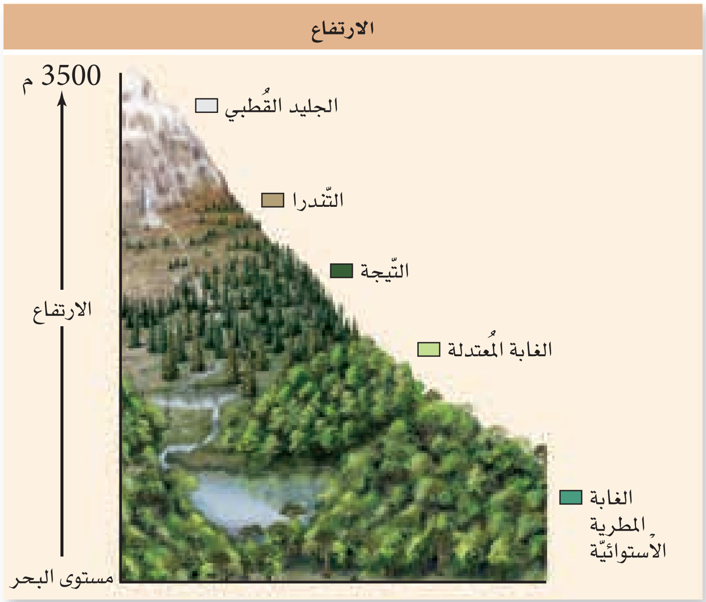
إحدى نتائج هذا الوضع أنَّ جهتي سلسلة الجبال تختلفان كمية الرُّطوبة؛ في كاليفورنيا، مثلًا، تكون السُّفوح الشَّرقية لجبال سيرا نيفادا – التي لا تُواجه المُحيط الهادي – أكثر جفافًا من السُّفوح الغربية. النتيجة الأخرى، هي أنَّ الصَّحراء قد تتكوَّن على الجهة الجافة، مثل صحراء موجافي. ويُقال هنا: إنَّ الجبال تُسبِّب تكوين **ظل المطر Rain shadow**.

الرِّياح الموسمية

قارة آسيا ضخمةٌ، لدرجة أنَّ التَّسخين والتَّبريد لسطحها مع مرور الفصول يُسبِّب إزاحة إقليمية شديدة لأنماط الرِّياح. خلال الصَّيف، تسخن كتلة اليابسة أكثر من المُحيطات المُجاورة، ولكن في الشتاء تبرد كتلة اليابسة أكثر من المُحيطات. ينتج عن هذا أنَّ تهبّ الرِّياح من المياه في اتجاه قارة آسيا في الصَّيف، خاصةً في منطقة المُحيط الهندي والمُحيط الهادي الاستوائي الغربي. ينعكس هبوب هذه الرِّياح فتخرج من القارة نحو المُحيطات في الشتاء. تُسمَّى هذه الرِّياحُ المُتغيِّرة الاتجاه فصليًّا **الرِّياحَ الموسمية Monsoons**. تُؤثِّر هذه الرِّياح في أنماط سقوط المطر، وتُحدِّد قوة هذه الرِّياح ومدّتها الفرقَ بين وفرة الغذاء ونُدرته لملايين البشر في المنطقة كلّ سنة.

الارتفاع

يتمثل نمط إقليمي آخر مُهم في أنَّ درجة الحرارة وظروفًا أُخرى في المناطق الجبلية تتغيَّر مع الارتفاع. فعند أي خط عرض، تهبط درجة حرارة الهواء 6° س تقريبًا كلّ 1.000م زيادة في الارتفاع. التَّبعات البيئية لهذا التَّغيُّر في درجة الحرارة مع الارتفاع شبيهة بتغيُّر درجة الحرارة مع خط العرض (الشكل 58–6).



الشكل 58–6

يُؤثِّر الارتفاع في توزيع الأقاليم الحيوية تقريبًا، كما تفعل خطوط العرض. الأقاليم التي تقع عادةً بعيدًا عن خط الاستواء إلى الشَّمال، وعلى مُستوى سطح البحر، تقع أيضًا في المناطق الاستوائيّة على ارتفاعات جبلية عالية. ولهذا، على جبل عالٍ في المناطق الاستوائيّة، يُمكن للمرء أن يرى تتابع الأقاليم مثل تلك الواضحة في أعلى الشَّكل. في شمال أمريكا، يُؤدي 1000م زيادة في الارتفاع إلى هبوط في درجة الحرارة يساوي 880 كم زيادة في خطوط العرض.

المُناخ الدَّقيق (المناخ المحلي)

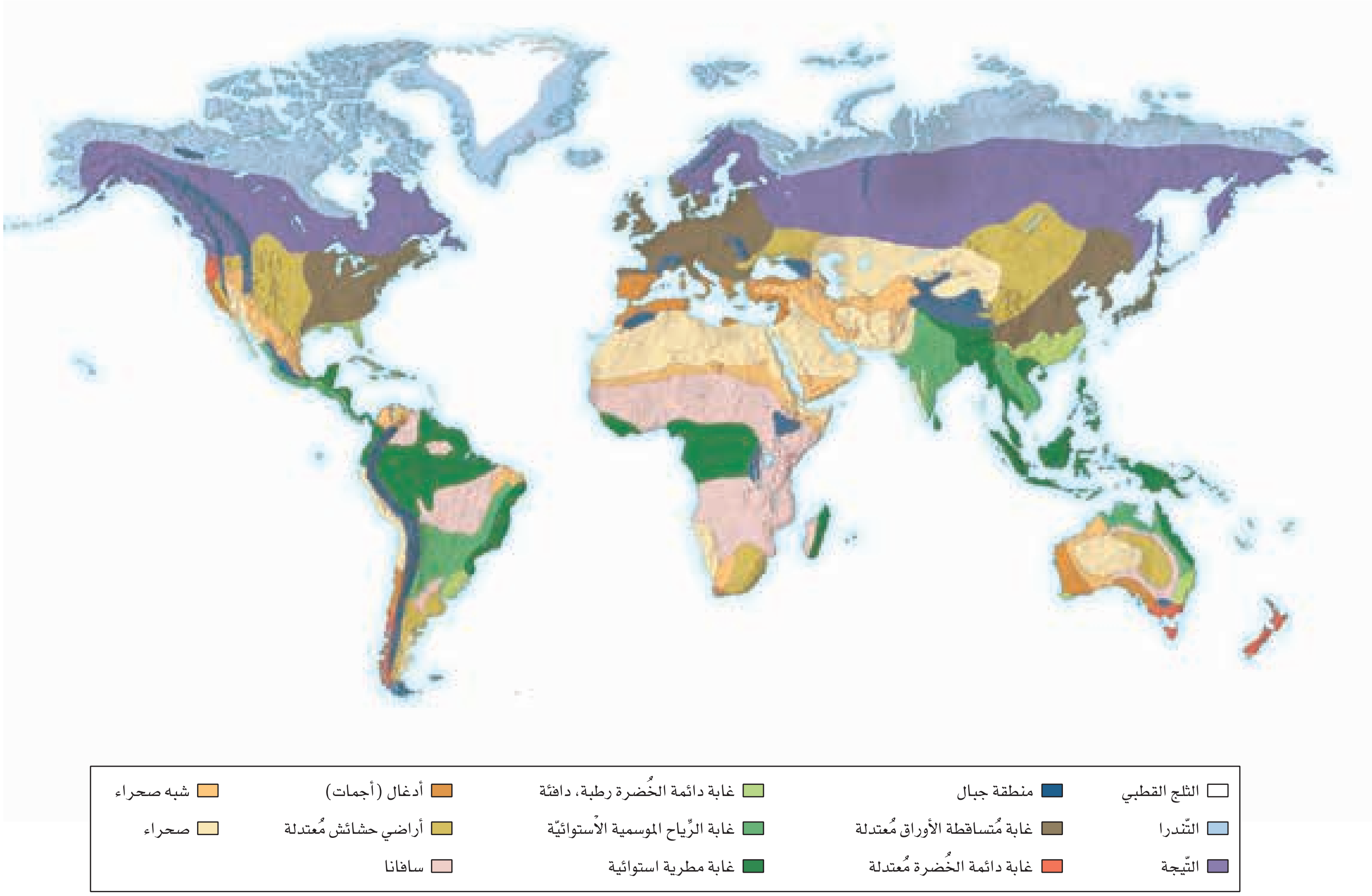
تختلف الظُّروف أيضًا بطرق مُهمّة في أبعادٍ مكانية صغيرةٍ جدًا. فمثلًا، في الغابة، الطَّير الذي يجلس في رقعة مفتوحة يُمكن أن يُواجه أشعةً شمسية كثيفة، ودرجة حرارة هواء عالية، ورطوبة مُنخفضة، مع أنَّ فأرًا يختبئ تحت جذع شجرة على بعد 10 أقدام ربما يُواجه ظلاً، ودرجة حرارة منخفضة، وهواء مُشبعًا ببخار الماء. مثل هذه المجموعات الإقليمية من الظُّروف المُناخية تُسمَّى **المُناخَ الدقيق (المناخ المحلي) Microclimate**. ينشر عمال الحدائق قشًّا فوق المروج المزروعة حديثًا ليوفِّروا مُناخًا دقيقًا (محليًّا) باردًا، ورطبًا مُناسبًا للنَّباتات الصَّغيرة.

تُحرِّك الشَّمس مُعظم ديناميكية (نشاطية) الأرض. يولِّد التَّسخين الشَّمسي لبعض المناطق العالمية بالنسبة إلى غيرها أنماطًا عالمية من دوران الغلاف الجوي، التي بدورها تُطلق أنماطًا عالمية من دورات الماء في المُحيطات. تُؤثِّر هذه الأنماط – إضافة إلى التَّغيُّرات الفصلية في الأشعة الشَّمسية التي تستقبلها الأرض – بقوة في الظُّروف (مثل درجة الحرارة والهطل) التي تتوافر للمخلوقات الحية في الأجزاء المُختلفة من العالم. تُؤثِّر ظواهر إقليمية مثل ظلال الأمطار والارتفاع أيضًا في الظُّروف التي تتوافر للمخلوقات الحية.

2-58 أقاليم الأرض الحيوية

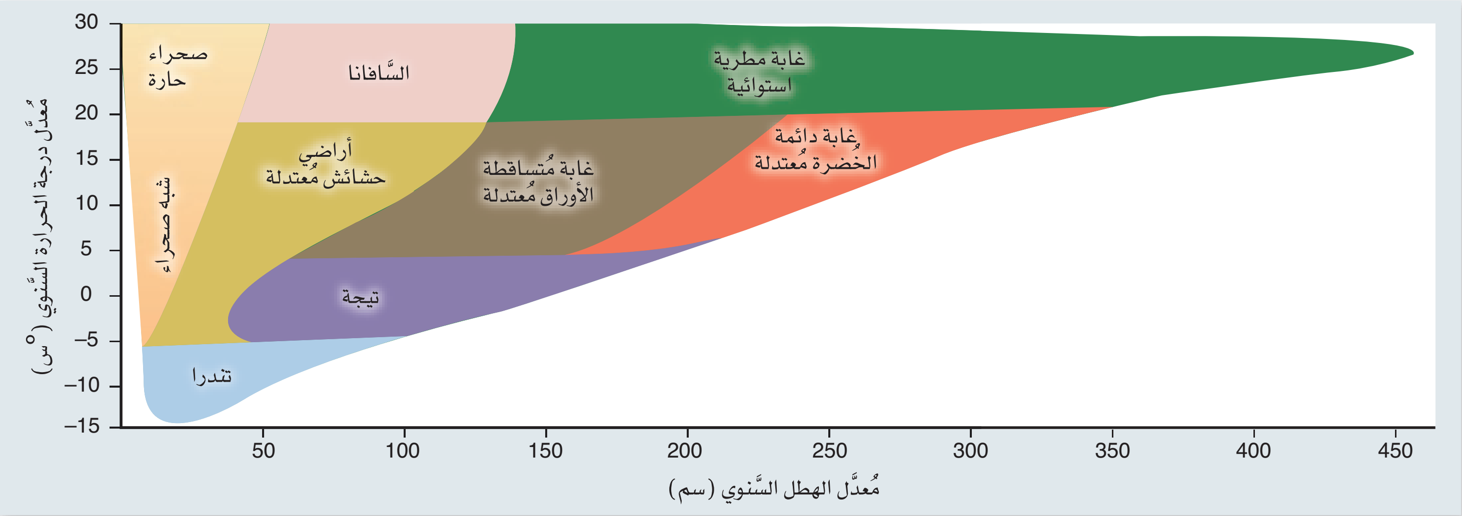
الأقاليم الحيوية Biomes هي الأنواع الرَّئيسة من الأنظمة البيئية على الأرض. كلّ إقليم له خصائصه المظهرية المميزة، وينتشر فوق مساحات واسعة من اليابسة، ويُعرّف بشكل كبير بمجموعة من الظُّروف المُناخية الإقليمية. تُسمَّى الأقاليم استنادًا إلى التَّراكيب النَّباتية التي تغطيها، ولكن قد تشمل الحيوانات الموجودة أيضًا.

ويُمكنك أن تتخيَّل من التَّعريف الواسع المُعطى للأقاليم الحيوية، فإنّ هناك طرقًا عدَّة لتصنيف البيئات اليابسة إلى أقاليم. هناك ثمانية أقاليم يُمكن تمييزها: (1) الغابة المطرية الاستوائيّة. (2) السَّافانا. (3) الصَّحراء. (4) أراضي الحشائش المُعتدلة. (5) الغابة المُعتدلة مُتساقطة الأوراق. (6) الغابة المُعتدلة دائمة الخُضرة. (7) التّيجة. (8) التّندرا.



الشّكل 58–7

توزيع الأقاليم الحيوية. كلّ إقليم يتشابه في التَّركيب النَّباتي والمظهر حيثما وجد.



الشَّكل 58–8

طرق التنبؤ بتوزيع الأقاليم الحيوية. تُعدّ درجة الحرارة والهطول تنبُّؤين مُهمَّين جدًا لتوزيع الأقاليم، رغم أنَّ عوامل أخرى ذات أثر أحيانًا.

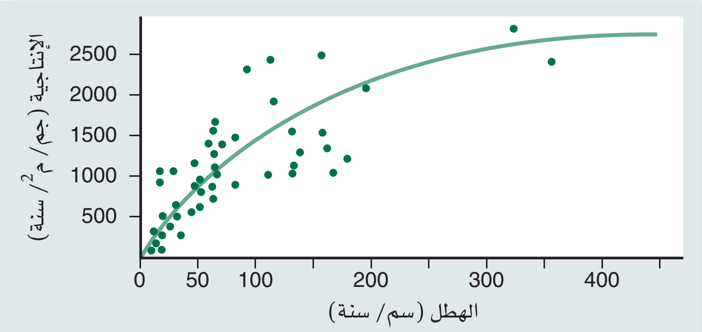
ميَّز علماء البيئة ستة أقاليم إضافية، هي: الثلج القطبي، ومنطقة الجبال، والأجمة، والغابة الرَّطبة الدَّافئة دائمة الخُضرة، وغابة الرِّياح الموسمية الاْستوائيّة، وشبه الصَّحراء. وقد جمع علماء بيئة آخرين هذه الأقاليم السِّتة مع الأقاليم الثمانية. ويُظهر (الشَّكل 58–7) توزيع الأقاليم الأربعة عشر كلّها.

تُعرَّف الأقاليم بميزاتها من التَّراكيب النَّباتية، والظُّروف المُناخية المُرتبطة، وليس بالأنواع المُحدَّدة من النَّباتات الموجودة فيها. فقد تختلف منطقتان في الإقليم نفسه بناءً على ذلك من حيث الأنواع السَّائدة في كلّ منهما. فمثلًا، الغابات المطرية الاْستوائيّة الموجودة حول العالم، تتكوَّن جميعها من أشجار طويلة، كثيرة الأوراق، ولكن الأنواع المُحدَّدة من الأشجار التي تسود الغابات المطرية الاْستوائيّة في أمريكا الجنوبية مُختلفة عن تلك التي في الغابات الإندونيسية. التَّشابه بين مثل هذه الغابات ناتج عن التَّطور الالتقائي (انظر الفصل الـ 21).

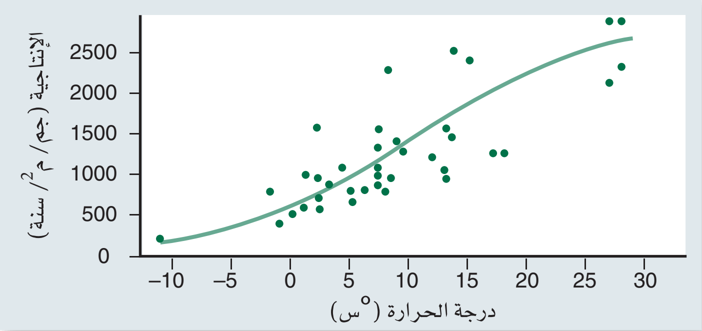
تُحدِّد درجةُ الحرارة والرُّطوبةُ الأقاليمَ غالبًا

في تحديد مكان وجود الأقاليم، العاملان البيئيان المُهمان هما درجة الحرارة والرُّطوبة. فكما نُشاهد في (الشَّكل 58–8)، إذا عَرَفت مُعدَّل درجات الحرارة السَّنوية، ومُعدَّل الهطل السَّنوي في منطقة على اليابسة، يُمكن لك غالبًا أن تتنبأ بالإقليم السَّائد. تُؤثِّر درجة الحرارة والرُّطوبة في النِّظام البيئي بطرق عدّة. أحد أسباب التَّأثير الكبير لهما أنَّهما مُرتبطان بشكل قوي مع الإنتاجية الأولية، التي ذُكرت في الفصل السَّابق (الشَّكل 58–9).

إن الأماكن المُختلفة التي لها مُعدَّل درجات الحرارة السَّنوية ومُعدَّل الهطل نفسهما تدعم أحيانًا أقاليم حيوية مُختلفةً، ما يُشير إلى أنَّ الحرارة والرُّطوبة ليسا العاملين الوحيدين المُهمين. فتركيب التُّربة والتَّكوين المعدني (انظر الفصل الـ 39) عاملان من عوامل عدَّة ذات تأثير. وربما يعتمد وجود الإقليم الحيوي أيضًا على ما إذا كانت ظروف درجة الحرارة والهطل فصلية مُؤكّدة أو ثابتة ثباتًا نسبيًّا.



أ.



ب.

الشَّكل 58–9

ارتباطات الإنتاجية الأولية مع درجة الحرارة والهطل. ترتبط الإنتاجية الأولية الصَّافية للأنظمة البيئية في 52 موقعًا حول العالم ارتباطًا وثيقًا مع (أ) مُعدَّل الهطل السَّنوي و (ب) مُعدَّل درجة الحرارة السَّنوي.

استقصاء ؟

لماذا تتوقع أن تزداد الإنتاجية الأولية مع زيادة الهطل ودرجة الحرارة؟

الغاباتُ الأسْتوائيّةُ المطريةُ أنظمةٌ استوائيةٌ عاليةُ الإنتاجية

الغابات الأسْتوائيّة المطرية Tropical rain forests، التي 140 – 450 سم من المطر سنويًّا، أغنى الأنظمة البيئية على اليابسة (الشكل 58–10). إن لها إنتاجية عالية بسبب تمتعها بفوائد الحرارة العالية وكثرة الهطل، وهي تمتلك أيضًا تنوعًا حيويًّا عاليًا جدًا، كونها مكانًا وملجأ لنصف نباتات اليابسة وحيواناتها تقريبًا – أكثر من مليوني نوع؛ إذ يوجد أكثر من 1200 نوع من الفراشات في كلّ ميل مُربع واحد من الغابة المطرية البرازيلية – أي ضعف العدد الذي يوجد في أمريكا الشّمالية كلها. الغابات المطرية الأسْتوائيّة تُدوِّر العناصر الغذائية بسرعة، لذلك، فإنّ تربتها تفتقر إلى المخازن العظيمة للعناصر الغذائية.

السَّافانا (إقليم الحشائش) أراضي حشائش استوائية ذات أمطار موسمية (فصلية)

السَّافانا Savannas أراضي حشائش استوائية أو شبه استوائية، تنبُت فيها غالبًا أشجار وشُجيرات مُتباعدة جدًا (انظر الشكل 58–10). على مستوى الكرة الأرضية، تقع السَّافانا غالبًا بوصفها نظامًا بيئيًّا وسطيًّا بين الغابات الأسْتوائيّة المطرية والصِّحارى؛ ولها ميزات الأماكن الدَّافئة، حيث يكون مُعدَّل سقوط المطر السنوي (50 – 125 سم) قليلًا جدًا؛ هذا المعدّل لا يكفي لدعم الغابات المطرية، ولكن ليس قليلًا، بحيث يُنتج ظروفًا صحراوية.

يكون سقوط المطر في السَّافانا موسميًّا (فصليًّا) بدرجة كبيرة. وربما يُعَدّ نظام سيرنجيتي البيئي في إفريقيا الشَّرقية من أشهر الأمثلة في العالم على إقليم السَّافانا. في مُعظم منطقة سيرنجيتي، يدوم عدم سقوط الأمطار أشهرًا عدّة من السَّنة، ولكن في الأشهر الأخرى يكون المطر غزيرًا. تستجيب القطعان الضَّخمة من

الشّكل 58–10

أقاليم العالم الحيوية الرئيسة

الإقليم الحيوي	المُناخ	مثال على الموقع	النَّباتات المُميَّزة	الحيوانات المُميَّزة
الغابة المطرية الأسْتوائيّة	درجات حرارة عالية على مدار العام	الغابة المطرية البرازيلية	نوع نباتيّ	نوع حيوانيّ
السافانا	درجات حرارة دافئة على مدار العام	سرنجيتي	نوع نباتيّ	نوع حيوانيّ
الصحراء	درجات حرارة دافئة وباردة، صحراء	موجاڤي	نوع نباتيّ	نوع حيوانيّ
أراضي الحشائش المُعتدلة	صيف دافئ وشتاء بارد	براري جنوب داكوتا	نوع نباتيّ	نوع حيوانيّ

حيوانات الرَّعي في النِّظام البيئي لتغيُّرات المطر الموسمية؛ فبعض الأنواع تُهاجر بعيدًا عن الأنهار دائمة الجريان فقط في الأشهر التي يحدث فيها سقوط الأمطار.

الصَّحارى مناطق ذات أمطار قليلة

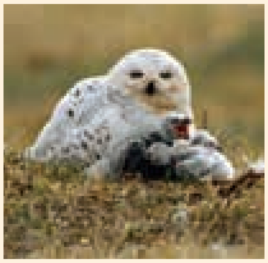
الصَّحارى Deserts مناطق جافة، حيث يكون المطر نادرًا (مُعدَّل سقوط المطر السَّنوي أقل من 25-40 سم عادةً)، ويصعب التَّنبؤ به (انظر الشكل 58-10). تعني صعوبة التَّنبؤ بالمطر أنَّ النَّباتات والحيوانات لا تتحمَّل الاعتماد على سقوط المطر مرة واحدة في السَّنة فقط. وكما ذكرنا سابقًا، تقع الكثير من الصَّحارى الكُبرى قُرب خطوط عرض 30° شمالًا و 30° جنوبًا بسبب أنماط دوران الهواء الإجمالية (انظر الشكل 58-3). و تتكوَّن بعض الصَّحارى الأُخرى من ظلال الأمطار (انظر الشكل 58-5).

تكون النَّباتات مُتباعدة في الصَّحارى، ويعتمد بقاء الحيوانات والنَّباتات على المُحافظة على الماء. تدخل بعض المخلوقات الصَّحراوية مراحل غير نشطة خلال فترات عدم وجود المطر. ولتجنُّب درجات الحرارة الشَّديدة، تعيش بعض الفقريات الصغيرة غالبًا داخل جحور عميقة باردة، ورطبة في بعض الأحيان. بعض الفقريات الصَّغيرة تخرج ليلًا فقط. ومن بين حيوانات الصَّحراء الكبيرة، يشرب الجمل كميَّات كبيرة من الماء عندما يكون متوافرًا، ومن ثمَّ يُحافظ عليه، لدرجة أنَّه يعيش أسابيع دون شرب الماء. يعيش بقر الوحش (ظباء كبيرة، صحراوية) مُعتمدًا على رطوبة الأوراق والجذور التي يُنقِّب عنها، و يشرب الماء عند توافره.

تمتلك أراضي الحشائش المُعتدلة تربةً غنيةً

تقع المناطق المُعتدلة في مُنتصف الطَّريق بين خط الاستواء والقطبين، حيث توجد **أراضي الحشائش المُعتدلة Temperate grasslands** (انظر الشكل 58-10). أراضي الحشائش هذه، وتُسمَّى أيضًا **المروج Prairies**، غطَّت ذات مرّة كثيرًا من داخل أمريكا الشَّمالية، وكانت مُنتشرةً بين أورآسيا وأمريكا الجنوبية أيضًا.

تخترق جذور الحشائش المُعمِّرة التُّربة عميقًا، وبشكل مميَّز، حيث تميل تربة أراضي الحشائش لأن تكون عميقة وخصبة. تكون أراضي الحشائش المُعتدلة مُنتجة بشكل كبير عندما تُستغل زراعيًّا، وقد تمَّ تحويل أراضٍ شاسعة بهذه

الإقليم الحيوي	المُناخ	مثال على الموقع	النَّباتات المُميَّزة	الحيوانات المُميَّزة
الغابة مُتساقطة الأوراق المُعتدلة	صيف دافئ وشتاء بارد	مُتنَزه أكاديا الوطني	نوع نباتيّ	نوع حيوانيّ
الغابة دائمة الخُضرة المُعتدلة	مُناخ مُعتدل	ماونت هود	نوع نباتيّ	نوع حيوانيّ
التّيجة	درجات حرارة باردة جدًا	المنطقة الشمالية الغربية، كندا	نوع نباتيّ	نوع حيوانيّ
التّندرا	درجات حرارة باردة جدًا	ألاسكا	نوع نباتيّ	 نوع حيوانيّ

الطَّريقة. في أمريكا الشمالية وقبل هذا التغير في استعمال الأرض، كانت قطعان ضخمة من الثَّور الأمريكي، والوعل الأمريكي تستوطن أراضي الحشائش المُعتدلة. إن أراضي الحشائش المُعتدلة الطَّبيعية هي من الأقاليم التي تكيّفت مع الحرائق الدَّورية، ولذلك تلزمها النِّيران لكي تزدهر.

تكيّفت الغابات المُعتدلة ذات الأشجار مُتساقطة الأوراق مع التَّغيُّرات الفصلية (الموسمية)

تُشجِّع المُناخات الفصلية المُعتدلة (فصول صيف دافئة وأخرى شتاء باردة)، إضافة إلى الأمطار الكثيرة، **نمو غابات الأشجار مُتساقطة الأوراق المُعتدلة Temperate deciduous forests** في شرق الولايات المُتحدة، وشرق كندا، وأوروآسيا (الشكل 58-10). الأشجار مُتساقطة الأوراق هي التي تُسقط أوراقها في الشِّتاء. الغزلان، والدِّببة، والقنادس، والراكون هي من الحيوانات الشَّائعة في هذه الغابات.

تكون الغابات المُعتدلة دائمة الخُضرة ساحليةً

توجد **الغابات المُعتدلة دائمة الخُضرة Temperate evergreen forests** على خطوط السَّاحل ذات المُناخ المُعتدل، مثل التي في شمال غرب الولايات المُتحدة (انظر الشكل 58-10). تشمل النَّباتات الشائعة الأشجار، مثل البيسيّة، والصّنوبريات، والخشب الأحمر، والتي لا تسقط أوراقها (لهذا، فهي دائمة الخُضرة).

التّيجة هي الغابة الشَّمالية حيث الشِّتاء القارس

تختلف التّيجة والتّندرا (ستُوصف لاحقًا) عن أي إقليم آخر بأنَّ كلًّا منهما يمتد على شكل دوائر مُغلقة حول الأرض بشكل كامل (الشكل 58-7). تتكوَّن **التّيجة Taiga** من حزمة ضخمة من غابة شمالية تسودها أشجار مخروطية (البيسيّة، والشوكران، والتَّنوب) التي تحتفظ بأوراقها الشَّبيهة بالإبر على مدار العام (انظر الشكل 58-10).

التّيجة واحدة من أكبر الأقاليم على الأرض. تكون فصول الشِّتاء في التّيجة طويلة وباردة بشدَّة، ومُعظم الهطل المحدود يتمُّ في الصَّيف. مُعظم آكلات الأعشاب الكبيرة، مثل الألكة، والموظ، والغزال، إضافة إلى آكلات اللّحوم مثل الذِّئاب، والدِّببة، والوشق، والشَّره هي من مُميِّزات التّيجة.

التّندرا مساحة مُتجمدة إلى حدّ كبير، وهي خالية من الأشجار، وذات فصل نمو قصير

تنمو بعض الأشجار في الشَّمال البعيد، عند خطوط عرض فوق التّيجة، ولكن جنوب الثَّلج القطبي. تُسمَّى مساحة الأرض التي تقع في هذه الحزمة **التّندرا Tundra**، وهي مفتوحة، تذروفيها الرِّياح، وغالبًا ما تشكل مستنقعات (انظر الشكل 58-10). هذا الإقليم الضَّخم يُغطِّي خُمس مساحة الأرض اليابسة. ويسقط فيه القليل من المطر أو الثلج. **الجليد الدَّائم Permafrost** – وهو تربة جليدية تستمر طول الفصول – يوجد عادةً ضمن متر من سطح الأرض.

الأشجار الموجودة صغيرة، ومُعظمها محصورة بحواف الجداول والبُحيرات. تعيش في التّندرا آكلات أعشاب من الثدييات الكبيرة، التي تشمل ثيران المسك وغزال الرَّنة، وآكلات لحوم مثل الذِّئاب، والثعالب، والوشق. جماعات من اللاموس

(حيوان قارض صغير يستوطن المناطق المُتجمدة) تزداد، وتقل بشكل حاد، ما يُؤثِّر جدًّا في الحيوانات التي تفترسها.

يُمكن أن تتميَّز أنواع رئيسة من الأنظمة البيئية، التي تُسمَّى الأقاليم الحيوية، بمناطق مُناخية مُختلفة على اليابسة. هذه الأقاليم مُتشابهة بشكل كبير حيثما وجدت على الأرض. مُعدَّل درجات الحرارة السَّنوي والهطول هما مُحدِّدان مُهمَّان لنوع الإقليم.

3-58 بيئات المياه العذبة

تُغطِّي المياه العذبة أقل نسبة من المناطق الرّئيسة على سطح الأرض؛ فقط 2%، مُقارنةً بـ 27% لليابسة و71% للمُحيطات. يبدأ تكوُّن المياه العذبة بتبخر الماء إلى الغلاف الجوي، وهذا ينزع بشكل رئيس المُكونات الذَّائبة في الماء، مثل ما يُحدثه التَّقطير. عندما يسقط الماء عائدًا إلى سطح الأرض بوصفه مطرًا أو ثلجًا، فإنَّه يصل بصورةٍ نقيةٍ تقريبًا، على الرَّغم من أنَّه التقط بعض المواد الدَّقيقة أو الذائبة ذات الأهمية الحيوية من الغلاف الجوي.

تُمثِّل الأراضي الرَّطبة ذات المياه العذبة – السَّبخات، والمُستنقعات – مواطن مُتوسطة بين المياه العذبة والعوالم اليابسة. تُعَدُّ الأراضي الرَّطبة عالية الإنتاجية (انظر الشكل 58-11). وإنها ذات أثر بالغ؛ إذ تشكل أحواضا تُخزِّن المياه، وتُخفِّف آثار الفيضانات.

تقوم بالإنتاج الأولي في أجسام المياه العذبة طحالب وحيدة الخلية (عوالق نباتية) تطفو على المياه، وطحالب تُشكِّل طبقةً على القاع، ونباتات ذات جذور مثل زنبق الماء. إضافة إلى ذلك، تدخل كمية كبيرة من المواد العضوية – مثل الأوراق الميّتة – بعض أجسام المياه العذبة من المُجتمعات النَّباتية التي تنمو على اليابسة المجاورة.

تعتمد الحياة في مناطق المياه العذبة على توافر الأكسجين

يُعَدُّ تركيزُ الأكسجين (O_2) المُذاب العامل المُحدِّد الرّئيس لخصائص مُجتمعات المياه العذبة. يذوب الأكسجين في الماء تمامًا كما يذوب الملح أو السُّكر. وتحصل الأسماك والحيوانات المائية الأُخرى على الأكسجين الذي تحتاج إليه بأخذه من المحلول. لهذا، تُعدّ ذائبية الأكسجين مهمة جدًا.

في الحقيقة، الأكسجين قليل الذَّائبية في الماء. ولهذا، حتى إن تمَّت تهوية الماء العذب بشكل كامل، وأصبح على اتزان مع الغلاف الجوي، فإنّ كمية الأكسجين الذي يحتويه كلّ لتر من الماء العذب ستكون 5% فقط، أو أقل، من كميته في الهواء. هذا يعني، أنه فيما يتعلق بحصولها على الأكسجين، تمتلك المخلوقات التي تعيش في الماء العذب هامشًا قليلًا جدًا من الأمان مُقارنةً بالمخلوقات التي تتنفّس الهواء.

يزداد الأكسجين، ويقل بشكل مُستمر من أي جسم للماء العذب. يزداد الأكسجين عن طريق التَّمثيل الضَّوئي، وكذلك التَّهوية من الغلاف الجوي، ويقل عن طريق الحيوانات ومختلفة التَّغذية الأخرى. فإذا كان هناك كثير من المواد العضوية

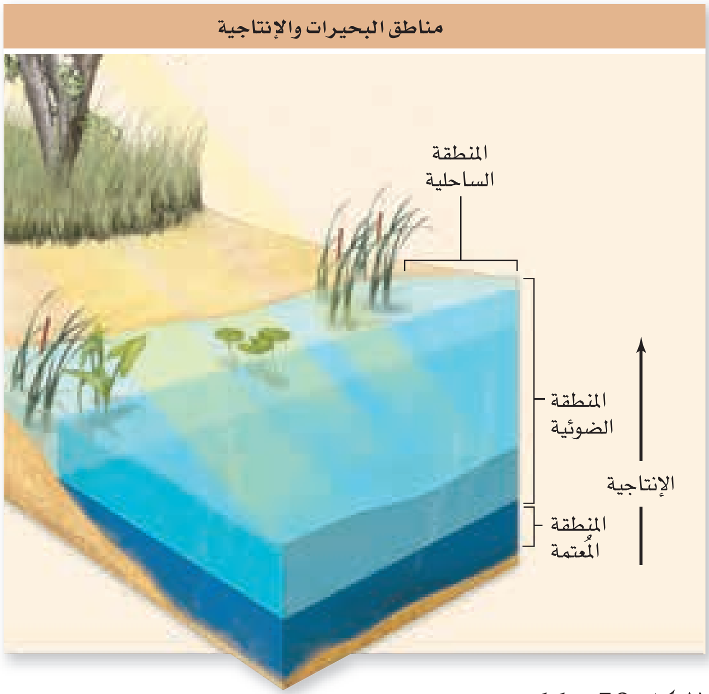
المُتعفِّنة موجودة في الجسم المائي، فإنّ الطّلب على الأكسجين من المخلوقات المُحلِّلة يمكن أن يكون عاليًا ما يُؤثِّر في أشكال الحياة الأُخرى. يتناقص تركيز الأكسجين المُذاب بسرعة، في الظُّروف التي تكون فيها سرعة إزالة الأكسجين أعلى من سرعة إضافته، حتى إنَّه يُصبح قليلًا لدرجة أنَّ الكثير من الحيوانات المائية لا تستطيع العيش فيه.

تتغيَّر بيئات البُحيرات والبرك مع عمق الماء

تُدعى الأجسامُ المائية التي تحتوي ماءً ساكنًا نسبيًّا بحيراتٍ إذا كان الماء كثيرًا، وبركًا إذا كان الماء قليلًا. يمتّص الماء الضّوء المار من خلاله، وبذلك تقل كمية الضّوء اللازم لعملية التّمثيل الضوئي بشكل حاد مع ازدياد العُمق. في البُحيرات العميقة، يصل الماء القريب من السّطح نسبيًّا ضوء كافٍ للعوالق النّباتية لكي تُظهر إنتاجية أولية صافية إيجابية (الشكل 58-11). تدعى هذه المياه **المنطقة الضوئية Photic zone**.

المنطقة الضوئية

يعتمد مقدار سُمك المنطقة الضوئية على كمية دقائق مادة مُعينة في الماء. فالماء الخالي من دقائق المادة والصّافي يسمح للضوء بالاختراق عشرات الأمتار، وبشدَّة كافية لدعم العوالق النَّباتية. و المياه المليئة بطحالب سطحية، أو بتربة معرّاة قد لا تسمح للضوء بالنَّفاذ عميقًا جدًا قبل أن تضمحل شدَّته لدرجة لا تكفي لنمو الطّحالب.



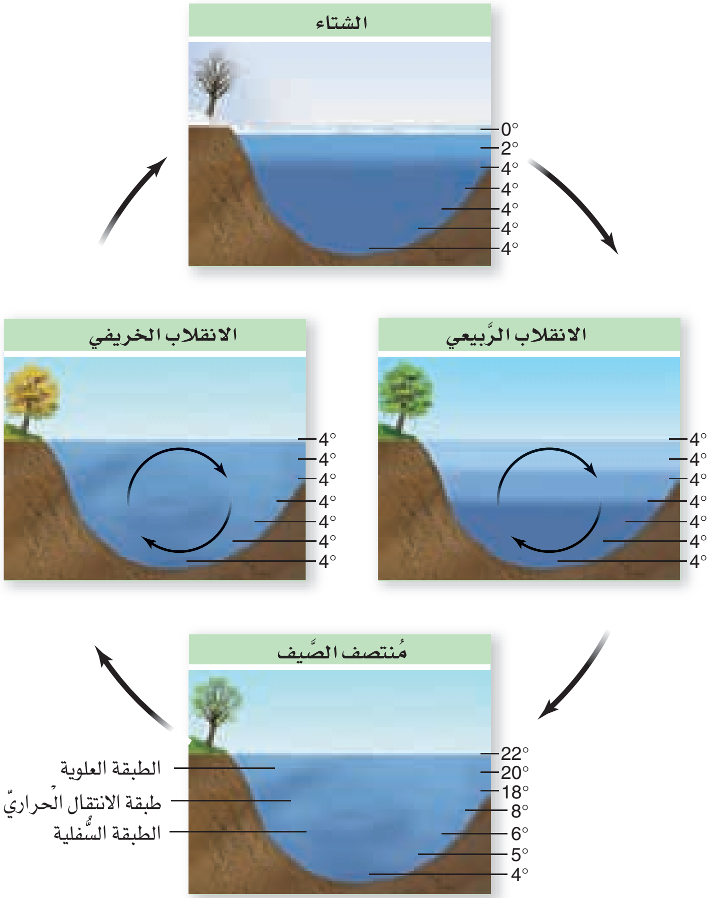
الشكل 58-11

الضّوء في بحيرة. تقل شدَّة ضوء الشَّمس المتوافر للتَّمثيل الضوئي مع ازدياد عمق البحيرة. وعلى هذا الأساس، بعض المياه العلوية فقط – تُسمَّى المنطقة الضوئية – يصلها ضوء شمس كافٍ لكي تكون الإنتاجية الأولية للعوالق النَّباتية إيجابية. يعتمد عمق المنطقة الضوئية على كمية تعكر المياه. تُسمَّى المنطقة الضَّحلة عند حافة البحيرة المنطقة الساحلية، وهي مُضاءة جيدًا حتى العُمق، لذلك يُمكن للنَّباتات ذات الجذور وطحالب القاع أن تنمو، وتتكاثر هناك.

يُمكن أن يسبب توفير الأكسجين المُذاب مُشكلة للمياه العميقة لبُحيرة؛ لأنَّ الأكسجين كلّه يدخل أي نظام مائي عن طريق السَّطح. وفي المياه الرَّاكدة للبُحيرة، قد لا يحدث الخلط بين الطَّبقات السَّطحية والعميقة إلا أحيانًا. وعندما يُنتج البناء الضوئي الأكسجين، فإنَّه يُضيفه إلى المنطقة الضوئية للبُحيرة قريبًا من السَّطح. ويُؤثِّر التَّقسيم الطبقي الْحراريّ في العادة في جاهزية دخول الأكسجين إلى المياه العميقة من المياه السَّطحية.

التقسيم الطبقي (التَّطبُّق) الْحراريّ

التقسيم الطبقيُّ الْحراريّ Thermal stratification خاصيةٌ لكثير من البُحيرات والبرك الكبيرة. ففي الصَّيف، كما يظهر في أسفل (الشَّكل 58-12)، يُشكل الماء الذي تُدفئه الشَّمس طبقة على السَّطح تُسمَّى الطَّبقةَ العلوية *Epilimnion*؛ لأنَّ الماء الدَّافئ أقل كثافةً من الماء البارد، ويميل إلى أن يطفو على



الشكل 58-12

الدَّورة السَّنوية للتَّقسيم الطبقي الْحراريّ في بحيرة في المنطقة المُعتدلة. خلال الصَّيف (الشَّكل السُّفلي)، تدفئ الشَّمس الماء (الطبقة العلوية) فتطفو على سطح المياه الأبرد والأكثف (الطبقة السُّفلية). تكون البحيرة أيضًا مقسمة حراريًّا إلى طبقات في الشِّتاء (الشَّكل العلوي) عندما يطفو الماء القريب من التَّجمُّد أو المُتجمد على سطح الماء الذي يكون على درجة حرارة 4° س (درجة الحرارة الأكبر كثافة للمياه العذبة). يتخلخل التقسيم الطبقي في انقلابات الرَّبيع والخريف، حيث تكون درجة حرارة مياه البحيرة تقريبًا مُتساوية، وتقوم الرِّياح بخلط المياه من الأعلى إلى الأسفل.

السَّطح. الماء الأبرد، والأكثر كثافة، يُدعى الطَّبقة السفليةَ *Hypolimnion*، يقع في الأسفل. وهناك طبقة انتقالية بين الطَّبقتين الدَّافئة والباردة، هي **طبقة التَّغيُّر الحراريّ Thermocline**. وعلى الرَّغم من تركيزنا هنا على المياه العذبة، فإنّ تركيبًا حراريًّا مُشابهًا لعمود الماء يحدث أيضًا في أجزاء أخرى عدَّة من المُحيط.

في البُحيرة، يميل التقسيم الطبقي الحراريّ لمنع وصول الأكسجين إلى المياه الموجودة في القاع؛ لأنَّه يمنع اختلاط المياه العلوية التي تستقبل الأكسجين مع المياه التي في القاع. وقد ينخفض تركيز الأكسجين في القاع من ثم بشكل تدريجي مع الوقت، كلما استهلكت المخلوقات الموجودة هناك الأكسجين بشكل أسرع من تعويضه. وإذا كان مُعدَّل استهلاك الأكسجين عاليًا، فإنّ مياه القاع يُمكن أن تنفد من الأكسجين، وتُصبح خالية منه قبل انتهاء الصَّيف. وإذا حدثت ظروف غياب الأكسجين، فإنها تقتل مُعظم الحيوانات لا كلّها.

في الخريف، تهبط درجة حرارة المياه العلوية في البحيرة المقسمة إلى طبقات حرارية حتى تُصبح مماثلة لدرجة حرارة المياه العميقة نفسها تقريبًا. وتُصبح كثافة طبقتي الماء مُتشابهة، وتضعف قابليتهما للبقاء مُنفصلتين. ويُمكن بعد ذلك للرِّياح أن تجبرهما على الاختلاط؛ هذه الظاهرة تُدعى **الانقلابَ الخريفيَّ Fall overturn** (انظر الشكل 58-12). بعد ذلك، تعود تراكيز عالية من الأكسجين إلى مياه القاع.

في (الفصل الـ 2)، تعلَّمت عن الخصائص الفريدة للماء. المياه العذبة أكثر كثافة عند درجة حرارة 4° مئوية، والثلج، عند درجة حرارة صفر°، يطفو على سطح هذه المياه الكثيفة. عند تبريد البُحيرة لتصل إلى نقطة التَّجمد عند بدء الشِّتاء، فإنّ كلّ البُحيرة تصل أولًا إلى درجة 4°. ثُمَّ، يبرد بعض الماء إلى درجة حرارة أقل، وعند ذلك، يُصبح أقل كثافة، ويرتفع إلى الأعلى. تدفع زيادة تبريد هذه المياه السَّطحية إلى أن تتجمد على شكل طبقة من الثلج تُغطِّي البُحيرة. في الرَّبيع، يذوب الثلج، وترتفع درجة حرارة المياه السَّطحية، ومرة أخرى تُصبح الرِّياح قادرة على خلط مياه البُحيرة كلها؛ يدعى هذا **الانقلابَ الرَّبيعيَّ Spring overturn**.

تمتلك المياه قليلة التغذية أكسجينًا عاليًا ولكنها ذات مُحتوى غذائي قليل

أجسام المياه العذبة التي تكون فقيرة بغذاء الطّحالب (مثل النترات أو الفوسفات) وقليلة المادة الطُّحلبية لكلّ وحدة حجم تُدعى **قليلة التغذية Oligotrophic**. ومثل هذه المياه تكون غالبًا نقيَّة. تميل الجداول والأنهار قليلة التغذية لأن تكون غنية في محتوى الأكسجين المُذاب؛ لأنَّ حركة المياه المُتدفقة تعمل على تهويتها؛ فالكمية الصَّغيرة من المواد العضوية في المياه تعني أنَّ الأكسجين يُستخدم بمُعدَّل قليل نسبيًّا. بشكل مُشابه، تميل البُحيرات والبرك قليلة التغذية إلى أن تحتوي كمية عالية من الأكسجين المُذاب عند مُختلف الأعماق كلّ السَّنة؛ لأنَّها تمتلك مُعدَّل استهلاك أكسجين قليل. ولأنَّ الماء نقي وصافٍ نسبيًّا، فإنّ الضَّوء يستطيع النَّفاذ من الماء بسهولة، ما يسمح للتَّمثيل الضوئي بالحدوث عبر أغلب العمود المائي، من الأعلى إلى الأسفل (الشكل 58-13).

المياه حقيقية التغذية تكون عالية المحتوى الغذائي والعوالق النَّباتية، ولكنَّها قليلة الأكسجين

أجسام المياه **حقيقية التغذية Eutrophic** غنية بغذاء الطّحالب، وتسكنها غالبًا أعداد كبيرة من هذه الطّحالب. وغالبًا ما تكون قليلة الأكسجين المُذاب، خاصةً في الصَّيف. في جسم المياه حقيقية التغذية، تُحدث الميكروبات المُحلِّلة طلبًا عاليًا على الأكسجين المتوافر، إذ عندما تموت جماعات كثيفة من الطَّحالب، تتوافر كميات كبيرة من المادة العضوية للتَّحلُّل. فضلًا على ذلك، لا ينفذ الضَّوء خلال هذه المياه بشكل جيد بسبب المواد العضوية الموجودة في الماء جميعها؛ لذلك تُحدَّد إضافة أكسجين التَّمثيل الضوئي بطبقة رقيقة نسبيًّا فقط من الماء عند السَّطح.

حوَّلت أنشطة الإنسان بشكل كبير البُحيرات قليلة التغذية إلى بُحيرات حقيقية التغذية. مثلًا، عندما يقوم الناس بزيادة تسميد أراضيهم، فإنّ النترات والفوسفات الموجودة في الأسمدة تنجرف إلى أنظمة المياه القريبة. تُصبح البُحيرات التي تستقبل هذه المواد الغذائية حقيقية التغذية بشكل أكثر. ولهذا يُمكن أن تُصبح

بحيرة قليلة التغذية

أ.

بحيرة حقيقية التغذية

ب.

الشكل 58-13

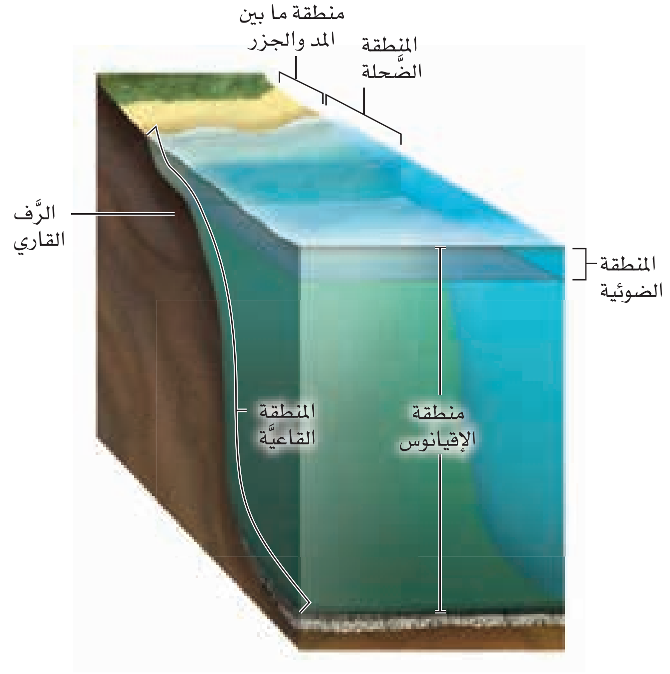
بحيرات: قليلة التغذية وحقيقية التغذية. أ. تكون البحيرات قليلة التغذية قليلة المواد الغذائية الطُّحلبية، وذات كمية عالية من الأكسجين المُذاب، وتكون صافية. **ب.** تكون البحيرات حقيقية التغذية كثيرة المواد الغذائية الخاصة بالطحالب وقليلة مُستويات الأكسجين المُذاب. لا يخترق الضَّوء عميقًا في مثل هذه البحيرات.

مياه القاع خالية من الأكسجين في الصَّيف. إن أنواعا عدَّة من الأسماك التي تتميَّز بها البُحيرات ضحلة الغذاء، مثل سمك السلمون، حساسة جدًا لنقص الأكسجين. فعندما تُصبح البُحيرات حقيقية التغذية، تختفي هذه الأنواع من الأسماك ليحلّ محلّها أنواع مثل سمك الشَّبوط الذي يستطيع تحمُّل تراكيز الأكسجين القليلة بشكل أفضل. يُمكن للبُحيرات أن تعود نحو حالة قليلة التغذية مع مرور الوقت إذا اتخذ البشر خطوات نحو التَّخلُّص من الإضافة الزَّائدة للنترات، والفوسفات، والمواد العضوية الغريبة مثل مياه المجاري.

المواد الغذائية للعوالق النَّباتية والأكسجين المذاب لمختلفة التَّغذية مُحدِّدات رئيسة لطبيعة الأنظمة البيئية للمياه العذبة. التَّقسيم الطبقي الحراريّ مُحدِّد رئيس لمُستويات الأكسجين. تصبح مُستويات المواد الغذائية، مثل الفوسفات، محدِّدة إذا كان النَّهر أو البُحيرة ضحلًا أو حقيقي التغذية. مُستويات الأكسجين المُذاب تعتمد جُزئيًا على طبيعة الجسم المائي من حيث؛ هل هو قليل التغذية، أم حقيقي التغذية؛ لأنَّه كلما كانت هناك مادة عضوية أكثر، فإنّ الميل يزداد لاستخدام الأكسجين المُتوافر بشكل أسرع.

4-58 البيئات البحرية

نحو 71% من سطح الأرض تُغطِّيه المُحيطات. فقريبًا من خطوط السَّاحل للقارات تُوجد **الأرفف القارية Continental shelves**، حيث تكون المياه بشكل خاص غير عميقة (الشكل 58-14)؛ تُمثِّل الأرفف، في الأصل، حواف القارات التي تُغطّيها مياه المُحيطات. وعلى مُستوى العالم كلّه، يصل مُعدَّل عرض الأرفف تقريبًا 80 كم، وعُمق المياه فوقها يتزايد من 1م إلى 130م تقريبًا عندما ينتقل الشَّخص من السَّاحل نحو المُحيط المفتوح.



الشكل 58-14

مفاهيم أساسية وأسماء تُستعمل في وصف النِّظام البيئي البحري. الرَّف القاري هو الجُزء المغمور بالماء من القارة. المياه التي فوق هذه المنطقة تُدعى المياه الضَّحلة، وفي المعدل العام عالميًّا لا تتجاوز 130م بالعمق في أعمق الأماكن. المنطقة حيث المد والجزر تُسمَّى منطقة ما بين المد والجزر. القعر يُسمَّى المنطقة القاعيَّة، في حين يُسمَّى عمود الماء في المُحيط المفتوح منطقةَ الإقيانوس. المنطقةُ الضوئيةُ جزءٌ من منطقة الإقيانوس، حيث تخترقها كمية ضوء كافية كي تملك العوالق النباتية إنتاجية أولية صافية إيجابية. المقياس العمودي على هذا الرَّسم مضغوط بشكل كبير؛ فبينما الحافة الخارجية للرَّف القاري 130م في العمق، يكون المُحيط المفتوح حقيقة في مُعدَّل 35 مرة أعمق (4000 – 5000 م عمقًا).

بعد الأرفف القارية، تبدأ فجأة زيادة العُمق بشكل كبير جدًا. فمُعدَّل عُمق المُحيط المفتوح 4000 – 5000 م، وهناك بعض الأجزاء – تُدعى الخنادق – أكثر عُمقًا، وقد يصل بعضها إلى 11000 م كما في خندق ماريانا‌س في غرب المُحيط الهادي.

في مُعظم المُحيط، تتكوَّن المُنتجات الأولية أساسًا من العوالق النَّباتية التي تطفو في المياه السَّطحية المُضاءة جيدًا. هناك انقلاب يحدث حاليًّا في الفهم العلمي للمواد الغذائية المُحدِّدة للعوالق النَّباتية في المُحيط (انظر الفصل الـ 57). فالإنتاجية الأولية للعوالق النَّباتية مفهومة حاليًّا على أنَّها مُحدَّدة بالنيتروجين في ثلثي مُحيطات العالم، ولكنَّها مُحدَّدة بالحديد في الثُلث الباقي. أهم المناطق المُحدَّدة بالحديد هي المُحيط الجنوبي الضَّخم المُحيط بالقارة القُطبية، وأجزاء من المُحيط الهادي الاستوائي، وأجزاء المُحيط الهادي الشَّمالي الشَّرقي، شبه القطبي. حيث يكون الماء ضحلًا عند خطوط السَّاحل، لا تكون الإنتاجية الأولية بسبب العوالق النَّباتية فقط، وإنَّما بسبب النَّباتات ذات الجذور مثل حشائش البحر، والطّحالب ساكنة القاع، وتشمل أعشاب البحر.

إن مُحيطات العالم واسعة لدرجة أنَّها تتَّسع لأنواع كثيرة من الأنظمة البيئية. بعضها، مثل الحيد المُرجاني والمصابّ، عالية في إنتاجيتها الأولية الصَّافية لكلّ وحدة مساحة (انظر الشكل 57-11)، لكن بعضها الآخر قليل الإنتاجية لكلّ وحدة مساحة. تتمثل طريقة مُفيدة في تصنيف الأنظمة البيئية للمُحيطات في تمييز أربعة أنواع رئيسة، هي: المُحيطات المفتوحة، والأنظمة البيئية للأرفف القارية، ومناطق النَّبع، والبحر العميق.

للمُحيطات المفتوحة إنتاجية أولية مُنخفضة

عندما نتحدث عن **المُحيطات المفتوحة Open oceans**، فإنَّنا نقصد المياه البعيدة عن اليابسة (بَعد الأرفف القارية) التي تكون قريبة بشكل كافٍ من مياه السَّطح لكي تستقبل ضوء الشَّمس، أو تتفاعل بشكل يومي أو أسبوعي مع هذه المياه. وسوف نُناقش مياه البحر العميقة بشكل مُنفصل لاحقًا.

تنخفض كثافة الضَّوء الشَّمسيّ في المُحيطات المفتوحة من كونها عاليةً على السَّطح إلى أن تكون قريبة من صفر على عمق 200 م؛ التَّمثيل الضوئي محدد عند هذا المُستوى من المُحيط. مع ذلك، تميل المواد الغذائية للعوالق النَّباتية، مثل النترات، إلى الوجود بكميات قليلة في المنطقة المُضيئة؛ لأنَّ العمليات الحيوية التي تمَّت في الماضي السَّحيق، صدَّرت النترات والمواد الغذائية الأخرى من المنطقة العلوية إلى المنطقة السُّفلية العميقة، ولا تُوجد قوى عنيفة في المُحيط المفتوح لتُعيد المواد الغذائية إلى المياه المُعرَّضة لضوء الشَّمس.

وبسبب التَّركيز القليل للمواد الغذائية في المنطقة الضوئية، تكون أجزاء كبيرة من المُحيطات المفتوحة قليلة الإنتاجية لكلّ وحدة مساحة (انظر الشكل 57-11) وسميت بشكل مُناسب "الصحراء الحيوية". هذه الأجزاء – التي تقابل دوامات

وسط المُحيط العظيمة (انظر الشكل 58-4) – تُسمَّى معًا **المُحيط قليل التغذية Oligotrophic ocean** (الشكل 58-15) إشارةً إلى المُستويات الغذائية المُنخفضة والإنتاجية المُنخفضة له.

يقوم النَّاس باصطياد أسماك التونا وبعض أنواع الحبّار اليوم من المُحيطات المفتوحة، وفي الماضي اصطادوا الحيتان. ينحصر الصَّيد في المُحيطات المفتوحة في أنواع قليلة من الحيوانات لسببين: أولهما، إن الإنتاجية الأولية مُنخفضة لكلّ وحدة مساحة، فتكون الحيوانات قليلة التَّوزيع في المُحيطات المفتوحة؛ فالحيوانات الوحيدة المُربحة اقتصاديًّا للاصطياد هي تلك الكبيرة أو التي تتجمَّع معًا على شكل مجموعات. ثانيهما، إن تكلفة الوقود والحاجات الأخرى اللازمة للسَّفر بعيدًا عن اليابسة باهظة. ويتَّفق المسؤولون جميعهم على أنَّه عند توجه النَّاس إلى البحر للمُساعدة على تغذية جماعات البشر المُتنامية بسرعة، فإننا لا نتوقع أنَّ تزوِّدنا مناطق المُحيط المفتوح بكميات كبيرة من الطَّعام.

تُوفِّر الأنظمة البيئية للرَّف القاري مصادر غزيرة

الكثير من الأنظمة البيئيّة الموجودة على الرُّفوف القاريّة عالية الإنتاجية نسبيًّا لكلّ وحدة مساحة. السبب المُهم لهذا هو أنَّ المياه فوق الرُّفوف – تُسمَّى **مياه الجرف القاريّ Neritic water** (انظر الشكل 58-14) – تميل لأن تمتلك تراكيز عالية نسبيًّا من النترات والمواد الغذائية الأخرى، مُقسَّمةً على طول السَّنة.

وحيث إنَّ المياه التي فوق هذه الرُّفوف ضحلة، فإنَّها لم تتعرَّض، فترة زمنية طويلة، لفقدان المواد الغذائية إلى داخل البحر العميق، كما حصل في المُحيطات المفتوحة. المواد الغنية بالغذاء، في المياه فوق الرُّفوف تغطس لتصطدم بالقاع الضَّحل، والمواد الغذائية التي تحتويها تُختلط مرة أخرى داخل عمود الماء بفعل الطَّقس العاصف. إضافة إلى ذلك، يتمُّ توفير المواد الغذائية بشكل مُستمر عن طريق نقلها من اليابسة القريبة.

يأتي نحو 99% من الطَّعام الذي يجمعه النَّاس من المُحيط من الأنظمة البيئية للرَّف القاري أو من مناطق النَّبع القريبة. الأنظمة البيئية للرَّف القاري مهمة أيضًا بشكل خاص للبشر بطرق أخرى. تأتي المصادر المعدنية التي تُؤخذ من المُحيط، مثل البترول، بشكل حصري من هذه الرُّفوف. إضافة إلى ذلك، فإنّ هدفَ استخدامات المُحيط جميعها هو الاستجمامُ، والإبحار، والغوص على الرُّفوف. تبرز الرُّفوف بشكل واضح في هذه الاستخدامات؛ لأنَّها قريبة لخطوط السَّاحل وضحلة نسبيًّا.

المصابّ

المصابّ Estuaries أحدُ أنواع الأنظمة البيئية للرَّف. مصبُّ النَّهر مكانٌ يوجد على خط السَّاحل، مثل الخليج، الذي يكون مُحاطًا باليابسة جزئيًّا، وتختلط فيه مياه المُحيط مع مياه عذبة من الجداول والأنهار، مُكوِّنًا مُلوحة مُعتدلة (قليلة الملح).

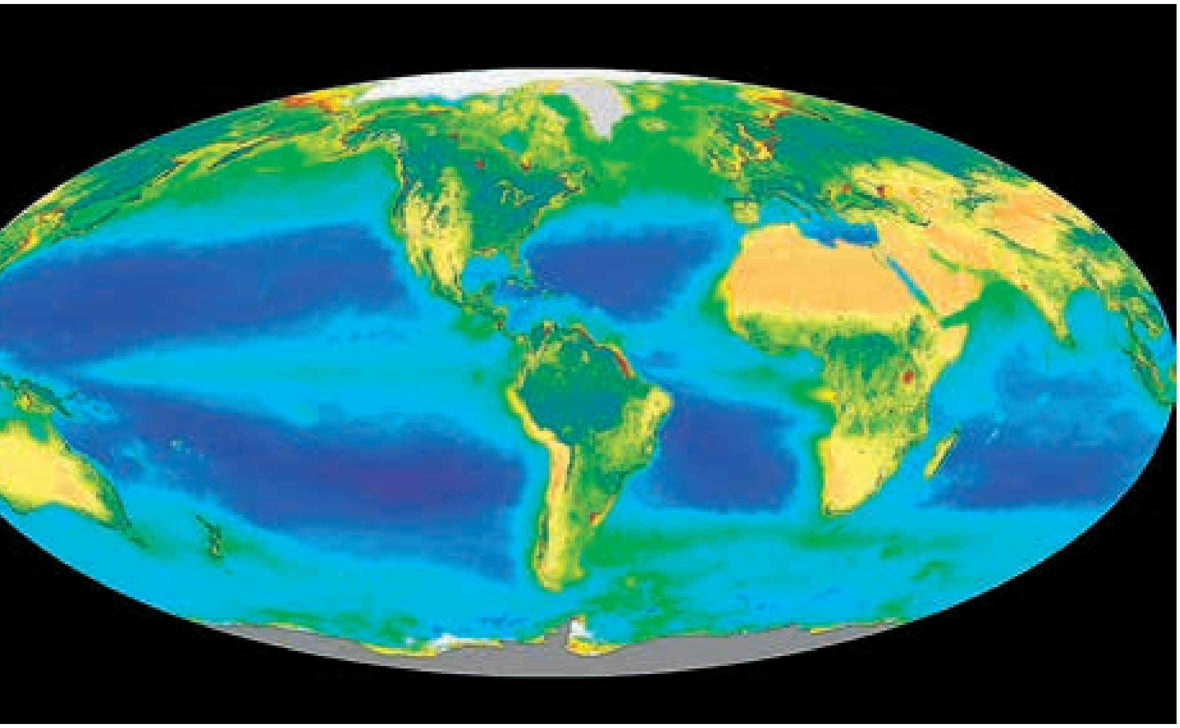
وإضافة إلى أنَّ المصابَّ أجسامٌ مائيةٌ، فإنَّها تشمل السَّبخات بين المد والجزر، أو المُستنقعات. بيئة ما بين **المد والجزر Intertidal** هي المنطقة التي تتعرَّض للهواء عند المد المُنخفض، في حين يُغطِّيها الماء عند المد المُرتفع. وتُسمَّى السبخات بين المد والجزر **السَّبخات المالحة Salt marshes**. توجد مُستنقعات بين المد والجزر، وتُسمَّى **مُستنقعات المانجروف Mangrove swamps** (تسودها الأشجار والشُّجيرات) في المناطق الاستوائيّة وشبه الاستوائيّة للعالم.

تُعدّ المصابّ نظامًا بيئيًّا حيويًّا عالي الإنتاجية؛ تُوفِّر مأوى وغذاء لكثير من الحيوانات المائية، خصوصًا اليرقات والصِّغار، التي يجمعها النَّاس للغذاء. وإنها مهمة لعدد كبير من الحيوانات الأخرى، مثل الطُّيور المُهاجرة.

المُنحدرات والحيود المُرجانية

تشمل أنواع أخرى من الأنظمة البيئية للرَّف القاري المُنحدرات والحيود المُرجانية. **المُنحدراتُ Banks** مساحاتٌ محليةٌ ضحلةٌ موجودة على الرُّفوف القارية، وتُستعمل بشكل مهم بوصفها أراضي للصَّيد غالبًا؛ أحد أشهر هذه المُنحدرات وأكثرها إنتاجية هو مُنحدر جورجيس الذي يبعد 100 كم عن شاطئ ماساشوستس؛ الذي تمَّ إغلاق مُعظمه أمام الصَّيد، بسبب الاستغلال الزَّائد له، منذ مُنتصف تسعينيّات القرن الماضي.

الأنظمة البيئية للحيد المُرجاني Coral reef تقع في خطوط العرض شبه الاستوائيّة والاستوائيّة. وصفاتها المُميَّزة تتمثل في مرجان حجري – مرجان يُفرز



الشكل 58-15

المناطق الرئيسة الوظيفية في المُحيط. المناطق المُصنَّفة بأنَّها قليلة التغذية (مُلونة بلون أزرق داكن) هي "صحارى بيولوجية" بإنتاجية قليلة لكلّ وحدة مساحة. الأنظمة البيئية للرَّف القاري (أخضر عند حواف القارات) هي مناطق مُتوسطة إلى عالية الإنتاجية بشكل نموذجي. مناطق النَّبع (صفراء على حواف القارات) هي المناطق الأعلى في الإنتاجية لكلّ وحدة مساحة، وتُصنَّف بأنَّها الأعلى إنتاجية من كلّ الأنظمة البيئة على الأرض.

الشكل 58–16

النِّظام البيئي للحيد المُرجاني. المرجان الباني للحيد، الذي يتكون من علاقة تعايشية بين اللاسعات والطّحالب، يبني التّركيب ثلاثي الأبعاد للحيد، ويقوم بإنتاجية أولية مُعتدلة. تجد الأسماك والكثير من الحيوانات الأخرى فيه الغذاء والمأوى، جاعلًا هذه الأنظمة البيئية من أكثر الأنظمة تنوعًا. يوجد نحو 20% من أنواع الأسماك بشكل خاص في الأنظمة البيئية للحيود المُرجانية.

هيكلًا صلبًا، وكلسيًّا – يبني هيكلًا ثلاثي الأبعاد، ويُكوِّن بيئة فريدة تعيش فيها مخلوقات مُميَّزة أخرى، تشمل سمك الحيد والمرجان النّاعم (الشكل 58-16).

كلّ السبع مئة نوع تقريبًا من المرجان صانع الحيد حيواناتٌ وطحالب تكافلت معًا؛ الحيوانات لاسعات، والطّحالب سوطية مُتعايشة داخل طبقة الخلايا الدّاخلية (أدمة المعدة). يعتمد هذا المرجان على التّمثيل الضوئي من الطّحالب المُتعايشة؛ لذا فإنه يحتاج إلى مياه صافية يُمكن لضوء الشّمس النّفاذ من خلالها بسهولة. هذا المرجان المُكوِّن للحيد مُهدَّد على مُستوى العالم، كما سنُوضِّح لاحقًا في هذا الفصل.

تُعاني مناطق النَّبع خلط المواد الغذائية والأكسجين

مناطق النَّبع Upwelling regions للمُحيط هي مناطق مُحدَّدة تُجلب فيها المياه بشكل مُستمر نحو السطح بسبب فعل قوى محلية، مثل الرِّياح المحلية. غالبًا، تكون المياه العميقة غنية بالنترات والمواد الغذائية الأخرى. إذن، النَّبع يرفع المواد الغذائية إلى الطّبقات السَّطحية المُضاءة بشكل جيد. تستجيب العوالق النَّباتية لتوفُّر الغذاء والضّوء بالنمو الكثيف والتّكاثر. تملك مناطق النَّبع أعلى إنتاجية أولية لكلّ وحدة مساحة في عالم المُحيطات.

أشهر منطقة نبع (انظر الشكل 58-15) تقع على ساحل البيرو والإكوادور، حيث يوجد النَّبع على مدار العام. منطقة نبع أخرى مهمة هي خط الساحل لكاليفورنيا، الذي يحدث النَّبع على طوله خلال نصف العام تقريبًا في الصَّيف، وهذا يُفسِّر سبب إيجاد السباحين ماءً باردًا عند الشَّواطئ حتى في يوليو وأغسطس.

تدعم مناطق النَّبع الصَّيد الغزير ولكنها خطرة. لقد انهار صيد السَّردين في منطقة نبع كاليفورنيا قبل عقود عدَّة مضت، ولكن قبل هذا كان مهمًّا بشكل كبير للمنطقة، و أرَّخ الكاتب جون ستينبك الفائز بجائزة نوبل في عدد من كتبه من أشهرها، *Cannery Row*.

تذبذُب ظاهرة إلنينو *El Nino* الجنوبي (*ENSO*)

جذبت ظاهرة إلنينو انتباه العلماء أول مرة في دراسات منطقة النَّبع بين البيرو – الإكوادور. تُصبح المياه على طول الخط السَّاحلي وبشكل غير مسبوق دافئة في تلك المنطقة، كلّ 2 – 7 سنوات وعلى أساس غير مُنتظم ونسبيًّا غير مُتوقع، وفي الوقت نفسه تُصبح قليلة الإنتاجية الأولية على غير العادة.

وبسبب تدنّي هذه الإنتاجية الأولية، تضعف جماعات السَّمك التي كانت تنمو بشكل اعتيادي، فتتعرَّض جماعات طيور البحر وثدييات البحر التي تعتمد على السَّمك للضَّغط أو الانخفاض. وقد سمَّى السُّكان المحليون هذا الدِّفء السَّنوي الطَّفيف، الذي يحدث قريبًا من عيد الميلاد في كلّ عام، "EL Nino" (التي تعني حرفيًّا، "الطفل"، على اسم الطِّفل المسيح). تبنَّى العلماء مُصطلح تذبذب ظاهرة إلنينو الجنوبي ليُشير إلى أحداث الدِّفء الكبيرة التي تحدث بشكل غير مُنتظم كلّ 2 – 7 سنوات.

استُغرق الأمر عقودًا عدَّة لمعرفة السَّبب المُباشر لهذه الظَّاهرة، ولكن البحث في النِّهاية أظهر أنَّ السَّبب هو ضعف الرِّياح التِّجارية القادمة من الشَّرق إلى الغرب في المنطقة. تُسخِّن الرِّياح التِّجارية عادة مياه السَّطح الدَّافئة، وتدفعها إلى الغرب، بعيدًا عن ساحل بيرو – إكوادور. يُضعف هذا الطَّبقة السَّطحية للمياه الساخنة على طول السَّاحل، لدرجة أنَّ المياه العميقة – باردة، ولكنها غنية بالمواد الغذائية – تنجرف نحو السَّطح، مُسبِّبة إنتاجًا أوليًّا عاليًا.

يسمح ضعف الرِّياح التجارية للطَّبقة السَّطحية الدَّافئة لتُصبح أسمك. يستمر النَّبع، ولكن في مثل هذه الظُّروف من النادر ما يُعيد تدوير الطَّبقة السَّطحية الدَّافئة السَّميكة، التي تكون منزوعة المواد الغذائية.

بعد اكتشاف هذه الأساسيات، أدرك الباحثون في الثّمانينيّات أنَّ إضعاف الرِّياح التِّجارية هو حقيقة جُزء من تغيُّر في أنماط دوران الرِّياح، الذي يتكرر بشكل غير مُنتظم كلّ 2 – 7 سنوات. أحد الأسباب لهبوب الرِّياح التِّجارية من الشرق إلى الغرب في الأوقات العادية هو أنَّ الرِّياح السَّطحية في المُحيط الهادي الاستوائي الغربي أدفأ من تلك التي في المُحيط الهادي الاستوائي الشَّرقي؛ يرتفع الهواء من المناطق القريبة الدَّافئة، مُحدثًا ضغطًا مُنخفضًا عند ذلك السَّطح هناك، ويهبّ الهواء من الشَّرق داخل منطقة الضَّغط المُنخفض. خلال ظاهرة إلنينو، كلما ازداد دفء المُحيط الشَّرقي، يصبح مُشابهًا أكثر للمُحيط الغربي، مُقللًا الاختلاف في الضَّغط عبر المُحيط. لذلك، حالما تضعف الرِّياح التِّجارية قليلًا، فإنّ اختلاف الضَّغط الذي يجعلها تهبّ يقلّ، مما يُضعف الرِّياح التِّجارية أكثر. تنتقل المياه الدَّافئة، التي عادةً ما تبقى في الغرب عن طريق الرِّياح التِّجارية، بشكل تدريجي في اتجاه الشَّرق عند خطوط العرض الاْستوائيّة بسبب أحداث التَّعزيز الذّاتي المُتتابعة. في النِّهاية، تقع آثار إلنينو عبر أجزاء كبيرة من أنظمة الطَّقس في العالم، مُؤثِّرة في درجة حرارة البحر في كاليفورنيا، وسقوط الأمطار في جنوب غرب الولايات المُتحدة، وحتى الأنظمة البعيدة كبعد إفريقيا.

إحدى النتائج المحددة هي إزاحة أنظمة الجو للمُحيط الهادئ الغربي 6,000 كم في اتجاه الشَّرق، فتحدث العواصف المطرية الاْستوائيّة التي تضرب عادةً إندونيسيا والفلبين عندما تُسبِّب مياه البحر الدَّافئة المُتاخمة لهذه الجُزر برفع الهواء فوقها، ليبرد، وتتكاثف رطوبته على شكل غيوم. عندما يتحرَّك الماء الدَّافئ شرقًا، تتحرك الغيوم كذلك، تاركةً المناطق الماطرة السَّابقة بحالة جفاف. وعلى العكس، الأطراف الغربية من بيرو والإكوادور، التي عادةً يصلها هطل قليل، تنتفع بالمطر.

يُمكن أن تسبِّب إلنينو دمارًا هائلًا في الأنظمة البيئية. فخلال وقوع إلنينو، يُمكن للعوالق أن تنخفض إلى $\frac{1}{20}$ من وفرتها الطَّبيعية في مياه البيرو، والإكوادور، وبسبب هذا الانخفاض في إنتاجية العوالق، تختفي أفواج الأسماك التِّجارية (الشكل 58-17). في جُزر جالاباغوس، مثلًا، تنهار جماعات طيور البحر وأسد البحر حالما تجوع بسبب نقص الأسماك. في المقابل، وعلى اليابسة، تُنتج الأمطار الغزيرة محاصيل بذور وافرة، وتزدهر طيور اليابسة. في تشيلي، تغني تأثيرات مُشابهة على وجود البذور السِّلسلة الغذائية، ما يُؤدي أولًا إلى زيادة أعداد جماعات القوارض، وبعدها تزداد جماعات المُفترسات، وهذا مثال جيد للشَّلال الغذائي الأسفل – الأعلى، كما وضَّحنا في (الفصل الـ 57).

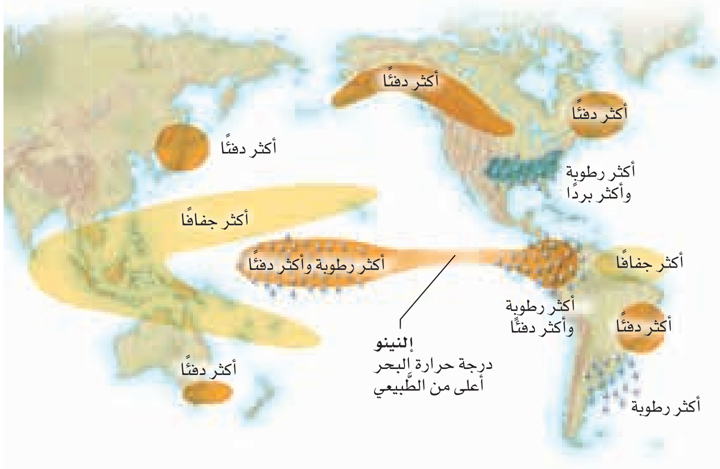
البحر العميق بارد ومعتم، وفيه بعض المُجتمعات المثيرة للاهتمام

البحر العميق Deep sea على المدى البعيد هو البيئة الوحيدة الأضخم على الأرض، على اعتبار أنَّها منطقة ضخمة تتميَّز بظروف مُوحَّدة نسبيًّا حول الكرة الأرضية. البحر العميق لا فصول فيه، بارد (2° - 5° س)، مُعتم كليًّا، وتحت ضغط عالٍ (400 – 500 ضغط جوي عند عُمق 4000 – 5000 م).

في مُعظم مناطق البحر العميق، ينشأ الغذاء من التَّمثيل الضوئي في المياه المُشمسة بعيدًا في الأعلى. يأخذ مثل هذا الغذاء نحو شهر ليهبط إلى الأسفل من السَّطح إلى القاع، وعلى طول الطَّريق نحو 99% من هذا الغذاء يُؤكل عن طريق الحيوانات التي تعيش في عمود المياه. لذلك، فإنّ مُجتمعات القاع تستقبل فقط 1% تقريبًا من الإنتاج الأولي، وبهذا فهي فقيرة في الغذاء. مع ذلك، فمن المعروف أنَّ أنواعًا كثيرة وضخمة من الحيوانات – مُعظمها ذات أجسام صغيرة وقليلة التَّوزيع – تعيش في قاع البحر. بعض هذه الحيوانات مُضيئة حيويًّا (الشكل 58-18 أ) وبهذا، فهي قادرة على الاتصال، أو جذب الفريسة باستعمال الضَّوء.

مُجتمعات شقوق الماء السَّاخن (الثغرات المائية الحرارية)

من أكثر المُجتمعات إثارة في قاع البحر **مُجتمعات شقوق الماء السَّاخن Hydrothermal vent communities**. على عكس باقي أجزاء البحر العميق، هذه المُجتمعات غنية بالمخلوقات الحية (الشكل 58-18 ب)، التي تشمل حيوانات كبيرة الجسم مثل الدِّيدان بحجم صولجان كرة القاعدة. سبب



الشكل 58–17

ظاهرة إلنينو في الشِّتاء. يُظهر هذا الشَّكل فقط بعض التَّغيُّرات العالمية في الطَّقس التي غالبًا ما ترتبط بظاهرة إلنينو.

ب. أ.

الشكل 58–18

الحياة في البحر العميق. أ. نتجت البقعة المُضيئة تحت عين هذه السَّمكة التي تعيش في أعماق البحار عن مُستعمرة تعايشية من البكتيريا المُضيئة حيويًّا. الإضاءة الحيوية شائعة في الحيوانات المُتحركة في قيعان المُحيطات المُظلمة. وهذا شائع في الأنواع التي تعيش في الطَّريق نحو العمق أكثر مما هو شائع في الأنواع التي تعيش في العُمق. ب. تعيش هذه الدِّيدان الكبيرة في الثغرات الحرارية المُحتوية على كبريتيد الهيدروجين الذي يرتفع خلال التَّشققات في قشرة أرض المُحيط. تحتل مُستعمرات بكتيرية تعايشية مُؤكسدة للكبريت مُعظم جسم الدُّودة. تنقل الدِّيدان الكبريت والأكسجين للبكتيريا، التي تُؤكسد الكبريت، وتستعمل الطَّاقة المتحصل عليها من أجل الإنتاج الأولي لمُركبات عضوية جديدة، التي تتشارك بها مع مُضيفاتها الدِّيدان.

مثل هذا الازدهار في الحياة أنَّ هذه المُجتمعات تعيش على إنتاجية أولية محلية شديدة، وليس على المنطقة الضوئية بعيدًا في الأعلى.

تقع مُجتمعات الثغرات المائية الحرارية في الأماكن، حيث تتحرك الصفائح التَّكتونية بعيدًا عن بعضها، حيث تتمكَّن مياه البحر – التي تجري خلال الصخور النَّفاذة – من مُلامسة الصخور السَّاخنة جدًا تحت أرض البحر. تسخن هذه المياه إلى درجة حرارة أكثر من 350° س، وفي هذه العملية، تُصبح غنية بكبريتيد الهيدروجين.

عندما ترتفع المياه إلى الأعلى من الصُّخور النَّفاذة، فإنّ البكتيريا الحرة والتَّعايشية تُؤكسد الكبريت، فتحصل من هذا التَّفاعل على الطَّاقة، وهذا بشكل ما، مُشابه للبناء الضوئي، حيث تستعمل الطَّاقة لبناء مُركباتها الخلوية، وللنُّمو والتَّكاثر. إن هذه **البكتيريا المُؤكسدة للكبريت Sulfer oxidizing bacteria** هي ذاتية التَّغذية الكيميائية (انظر الفصل الـ 57). إن الحيوانات في هذه المُجتمعات تعيش على البكتيريا، أو تأكل حيوانات أخرى تأكل البكتيريا. تُعدّ مُجتمعات الثغرات المائية الحرارية من المُجتمعات القليلة على الأرض التي لا تعتمد على الطَّاقة الشَّمسية للإنتاج الأولي.

تُكوِّن مراكز أحواض المُحيطات العظمى معًا واحدة من المناطق على الأرض، حيث الإنتاجية الأولية لكلّ وحدة مساحة تكون مُنخفضة: المُحيط ضحل الغذاء، الذي يشمل المُحيط المفتوح والبحر العميق. تميل الأنظمة البيئية للرَّف القاري إلى أن تكون مُتوسطة إلى عالية الإنتاجية؛ وتشمل المصابّ، والسَّبخات المالحة، ومُنحدرات الصَّيد، والحيود المرجانية. تُوجد أعلى مُستويات الإنتاجية الأولية في المُحيطات في مناطق الينابيع، مثل تلك الموجودة على طول السَّواحل الغربية لأمريكا الشَّمالية والجنوبية، حيث صيد السَّمك مُثمر، ولكنه خطر.

تأثيرات الإنسان في الغلاف الحيوي: التَّلوث واستنزاف الموارد

نعلم جميعًا أنَّ الأنشطة البشرية يُمكن أن تُسبِّب تغيُّرات شديدة في الأنظمة البيئية. عند مُناقشة هذه الأمور، من المُهم إدراك أنَّ النَّاس المبدعين يتوصلون غالبًا لحلول معقولة لمثل هذه المشكلات.

يُبيِّن مثال مُتميِّز تاريخ مادة د.د.ت. DDT في الولايات المُتحدة. هذه المادة مُبيدٌ حشري عالي الفعالية، كان يُرشّ بشكل كبير في العقود التي أعقبت الحرب العالمية الثانية، غالبًا على الأراضي الرَّطبة لمُكافحة البعوض. خلال سنوات استخدام مادة د.د.ت. المُكثَّف، انخفضت جماعات العُقاب، والنّسر الأصلع، والبجع البُنّي – أي كلّ الطُّيور التي تصطاد الأسماك الكبيرة –. في النِّهاية، تمَّ ربط استخدام مادة د.د.ت. بزوال هذه الطُّيور.

توصَّل العلماء إلى أنَّ هذه المادة ومنتجاتها الأيضية تُصبح أكثر وأكثر تركيزًا في أنسجة الحيوانات عند انتقال المُركبات على طول السَّلاسل الغذائية (الشكل 58-19). راكمت الحيوانات عند قاع السَّلاسل الغذائية تراكيز قليلة نسبيًّا في أنسجتها الدُّهنية من مادة د.د.ت.. ولكن آكلات اللحوم الأولية التي تفترسها راكمت تراكيز أعلى بسبب أكلها كميات كبيرة، وآكلات اللحوم الثانية راكمت تراكيز أعلى من ذلك. و آكلات اللُّحوم في قمة السَّلاسل الغذائية، مثل الطُّيور آكلة الأسماك الكبيرة، تأثَّرت بشكل مُفاجئ بمادة د.د.ت. لقد وجد العلماء أنَّ نواتج أيض هذه المادة في هذه الطُّيور، عطَّلت تكوين قُشور البيض. فوضعت الطُّيور بيوضًا لها قشور رقيقة، حيث تشقَّقت البيوض قبل موعد فقسها.

استنتج الباحثون أنَّ اختفاء الطُّيور آكلة السمك يُمكن عكسه بخطة معقولة بتنظيف الأنظمة البيئية من مادة د.د.ت.، وبقوانين وضعت لتحريم استخدامها الآن، وبعد 3 عقود، عادت جماعات العُقاب، والنّسور، والبجع بشكل مُفاجئ. إن السبب الرئيس لدراسة بعض النَّاس للعلوم، هو ليكونوا جزءًا من قصص نجاح من هذا النَّوع.

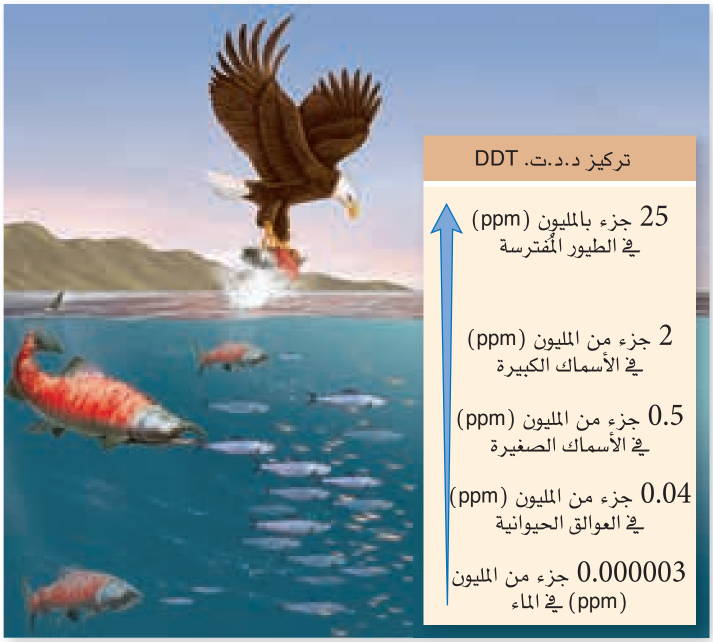
بيئات المياه العذبة مُهدَّدة بالتَّلوث واستهلاك المصادر

المياه العذبة ليست فقط أصغر البيئات الأساسية، ولكنها أيضًا أكثرها عرضة للتَّهديد. أحد أبسط التَّهديدات، ولكن أكثرها شؤمًا للمياه العذبة هو ازدياد أعداد الجماعات البشرية بشكل سريع يُؤدي غالبًا إلى استخدام كميات مُتزايدة من مياه الأنهار، أو البحيرات، أو الجداول. نهر كولورادو، مثلًا، هو أحد أضخم الأنهار في أمريكا الشَّمالية، وينشأ مع ذوبان الثلج في جبال روكي، ويتدفَّق خلال يوتا، وأريزونا، ونيفادا، وكاليفورنيا، وشمالي المكسيك قبل أن يصبّ في المُحيط. اليوم، تُضخ المياه من النَّهر على طول طريقه لسد حاجات المُدن من المياه (حتى البعيدة منها، مثل لوس أنجلوس) ولري المحاصيل. الآن، يفقد النَّهر مياهه بشكل مُستمر، ويجفّ داخل الصَّحراء، ولا يصل أبدًا إلى البحر. وتلوح في الأفق، على مُستوى العالم، أزمات كثيرة في توافر المياه العذبة.

التَّلوث: معروف المصدر مُقارنة مع التَّلوث المُشتت

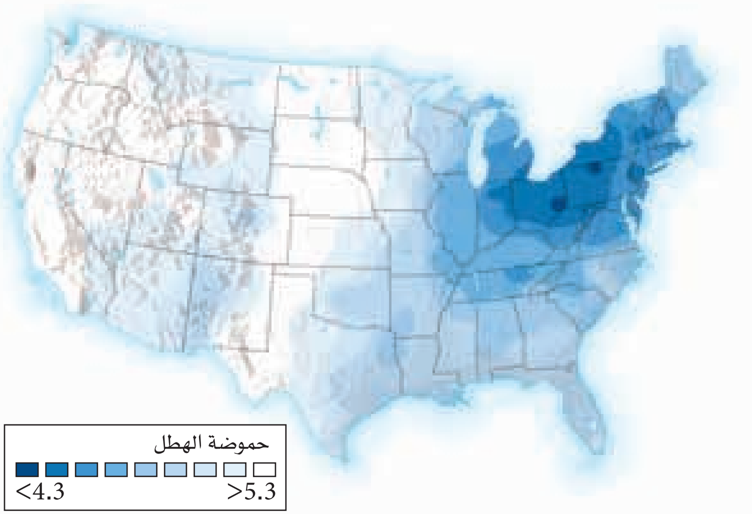
تلوثُ المياه العذبة مُشكلةٌ عالميةٌ. يأتي **التَّلوث معروف المصدر – Point source pollution** من موقع معروف، مثل المصانع المعروفة، أو مُنشآت أخرى تُضيف مُلوثات بشكل كبير في أماكن معروفة، مثل أنبوب نفايات على مصبّ نهر. تشمل الأمثلة مصانع مُعالجة المياه العادمة، التي تُلقي مُخلفات المُعالجة عند نقاط مُحدَّدة على الأنهار، ومصانع التَّصفيح (المصانع التي تُصفِّح قطع السيارات بالكروم)، التي تُلقي أحيانًا مياهًا مُلوثةً بالمعادن الثَّقيلة. يُمكن أن تُوضع قوانين وتقنيات تكنولوجية بسرعة للتَّخفيف من التَّلوث المُعتدل معروف المصدر؛ لأنَّ المواقع الدَّقيقة، وأنواع المُلوثات معروفةٌ جيدًا. وقد تمَّ الوصول إلى تقدُّم كبير في الحقيقة.

يُمكن إعطاء مثال على **التلوث المُشتت Diffuse pollution**، وهو الإثراء الغذائي الحقيقي النَّاتج عن التَّسرب المُتزايد للنترات والفوسفات من جراء تسميد المُروج. عندما تدخل النترات والفوسفات الزَّائدة الأنهار والبُحيرات، تتغيَّر خصائص أجسام المياه نحو الأسوأ؛ ويتناقص تركيز الأكسجين المُذاب، وتحلّ أنواع سمك مثل الشَّبوط محل أنواع مرغوبة أكثر. تنشأ النترات والفوسفات عن آلاف المُروج التي تنتشر عند مُجمَّعات مائية كاملة، التي تدخل غالبًا المياه العذبة بشكل افتراضي عند عدد لا حصر له من المواقع. يجعل انتشار مثل هذا النَّوع من التَّلوث أمرًا صعب التَّخفيف بالإصلاحات التَّقنية البسيطة. بدلًا من ذلك، تعتمد الحلول عادةً على التَّثقيف الجماهيري والعمل السِّياسي.



الشكل 58-19

التَّضخيم البيولوجي لتركيز د.د.ت.DDT. لأنَّ كلّ الـ د.د.ت. الذي يتناوله الحيوان في غذائه يتراكم في أنسجته الدُّهنية، فإنه يُصبح أكثر تركيزًا في حيوانات المُستويات العُليا من السِّلسلة الغذائية. التَّراكيز التي على اليمين مقيسة بوحدة الجزء من مليون جزء (ppm). قبل حظر هذه المادة في الولايات المُتحدة، تناقصت أنواع الطُّيور التي تأكل الأسماك الكبيرة بشكل مُخيف؛ لأنَّ المُنتجات الأيضية لها جعلت قشور بيوضها رقيقة، بحيث تتكسَّر في أثناء الحضانة.



الشكل 58–20

قيم درجات الحموضة لمياه المطر في الولايات المُتحدة. تُمثّل قيم درجات الحموضة أقل من 7 الظروف الحمضية؛ وكلما قلّت القيم، ازدادت الحموضة. الهطل في مناطق من الولايات المُتحدة، خصوصًا في الشّمال الشّرقي، أكثر حموضةً من مياه المطر الطّبيعية، التي لها درجة حموضة تُساوي 5.6 أو أكثر.

التلوث من حرق الفحم: الهطل الحمضي

أحد أنواع التّلوث الذي له خصائص وسط بين النّوع معروف المصدر، والنّوع المُشتت، إنه التّلوث الناتج عن حرق الفحم لإنتاج الطّاقة. وعلى الرّغم من أنّ كلّ مدخنة هي تلوث مُعروف المصدر، فإن أكثر من مدخنة تشكل تلوثًا مشتتًا، حيث ينتشر الدُّخان والغازات من هذه المداخن عبر مساحات واسعة.

الهطلُ الحمضيُّ Acid precipitation أحدُ نواحي هذه المُشكلة. عند حرق الفحم، يتأكسد الكبريت داخل الفحم. إذا لم يتم التّحكم في أكاسيد الكبريت، فإنّها تنطلق مع دخان المداخن إلى الجو، وهناك ترتبط مع بُخار الماء لإنتاج حمض الكبريتيك. يلتقط المطر أو الثلج المُتساقط الحمض، ويصبح شديد الحموضة عند وصوله إلى سطح الأرض (الشكل 58–20).

الزّئبقُ المُنطلقُ مع دخان المدخنة مُشكلةٌ ثانيةٌ مُحتملة. قد يكون احتراق الفحم أحد المصادر الرّئيسة للزّئبق الموجود في البيئة، وهذا يُشكّل خطرًا على الصّحة العامة؛ لأنّ كمية صغيرة فقط من الزّئبق يُمكن أن تتدخل في تطور الدّماغ في أجنة الإنسان والرُّضع.

يُؤثر الهطل الحمضي والتّلوث بالزّئبق في الأنظمة البيئة للمياه العذبة. عند مُستويات حموضة أقل من 5، يموت الكثير من أنواع الأسماك والحيوانات المائية الأخرى، ولا تتمكّن من التّكاثر. ولم تَعُدْ آلاف البُحيرات حول العالم تدعم الأسماك بسبب إزاحة درجة الحموضة التي سببها الهطل الحمضي. يتراكم الزّئبق الذي يسقط من الانبعاثات الجوية داخل البرك والبُحيرات في أنسجة أسماك التّغذية. وفي منطقة البُحيرات العُظمى في الولايات المُتحدة، يُنصح النّاس – خصوصًا المرأة الحامل – بأكل القليل من السّمك المُصطاد محليًا بسبب الزّئبق أو عدم أكله.

إن إدخال أنواع غير مُستوطنة من الحيوانات والنّباتات تهديدٌ إضافيٌّ للمياه العذبة (سيُناقش في الفصل المقبل). إن الاستخدام المُتزايد لقوارب السُّرعة التّرفيهية في المناطق الضّحلة هو أيضًا مُشكلة، جزئيًّا بسبب حجب ضوء الشّمس اللازم للتّمثيل الضوئي عند تحريك ترسُّبات القعر إلى الأعلى.

تهدّد إزالة الغابات الأنظمة البيئية اليابسة

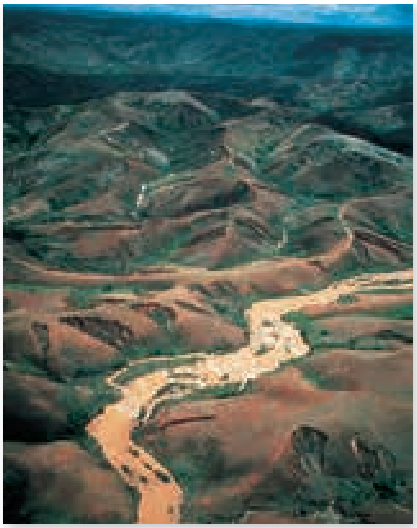
من المُحتمل أن تكون المُشكلةُ الكبيرة الوحيدة للبيئات اليابسة على مُستوى العالم هي إزالةَ الغابات عن طريق القطع أو الحرق. هناك أسباب عدة لإزالة الغابات. في الدُّول الفقيرة، تحدث إزالة الغابات غالبًا بشكل مشتت، ومن السُّكان عامة؛ يحرق النَّاس الخشب لأجل الطّبخ أو التّدفئة، ويجمعونه من الغابات المحلية.

من ناحية أُخرى، ما زالت المُؤسسات تقطع أجزاء كبيرة من الغابات العذراء بأسلوب صناعي، وغالبًا ما يُشحن الخشب حول العالم للوصول إلى المُشترين. يتمُّ شحن الخشب الصّلب الاستوائي، مثل مهوجاني، من الغابات المطرية جنوب شرق آسيا ليستخدم في صناعة الأثاث، وتُشحن جذوع الخشب الطَّرية من ألاسكا إلى شرق آسيا؛ للعجائن وصناعة الورق. وتُحرق الغابات ببساطة من أجل تحويلها إلى أراضٍ مفتوحة للزّراعة أو لرعي الماشية (الشكل 58–21 أ).

فقدان الموطن

قد يكون لفقدان موطن الغابات عواقب كارثية. تعتمد مجموعات مُختلفة من الأنواع بشكل مُحدَّد على الغابات المطرية الاْستوائيّة بوصفها موطنًا لها، مثلًا. لهذا، فعند إزالة الغابات المطرية، يُمكن أن يكون فقدان التّنوع الحيوي شديدًا. الكثير من مناطق الغابات الاْستوائيّة تمَّ تدميرها بشدَّة، وتُشير إحصاءات حديثة إلى أنَّ أقل من نصف عدد الغابات المطرية الاْستوائيّة في العالم بقيت بحالتها الطّبيعية. وسوف يتمُّ القضاء على الغابات المطرية الاْستوائيّة جميعها بعد 30 سنة تقريبًا في ضوء مُعدَّلات الاعتداء الحالية.

أ.



ب.

الشكل 58–21

تخريب الغابات المطرية الاستوائيّة. أ. هذه النّيران تُخرِّب الغابة المطرية الاستوائيّة في البرازيل من أجل رعي الماشية. **ب.** يُمكن رؤية آثار إزالة الغابات في هذه السُّفوح مُتوسطة الارتفاع في الإكوادور، التي كانت تحتوي غابة مطرية استوائية، ولكنها الآن تحتوي مراعي رديئة تسمح بانجراف التُّربة السَّطحية إلى الأنهُر (لاحظ لون المياه، مصبوغة باللّون البني بسبب المُستويات العالية من التّعرية). يشاهد هذا النّوع من الصور في أماكن أُخرى حول العالم، من بينها مدغشقر، وهاييتي، وكذلك الإكوادور.

إضافة إلى فقدان الموطن، قد يكون لإزالة الغابات آثار ثانوية، بالاعتماد على المُحيط المحلي. كان لإزالة الغابات، إلى الجنوب من الصَّحراء الكبرى، أيٍّ في منطقة السَّاحل، أثرٌ في زيادة التَّصحر في تلك المنطقة. في غابات شمال شرق الولايات المُتحدة، وكما بينت تجربة هبارد بروك (انظر الشكل 57-7)، يمكن أن تقود إزالة الغابات إلى فقدان المواد الغذائية من التُّربة، وفي الوقت نفسه إلى إثراء الأجسام المائية أسفل الجدول بالمواد الغذائية.

تعطيل دورة الماء

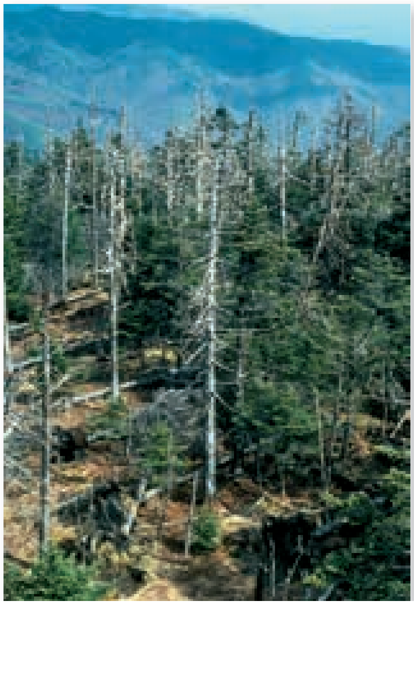
كما ناقشنا في (الفصل الـ 57)، يُعيق قطع الأشجار في الغابة المطرية الاستوائيّة غالبًا دورة الماء المحلية بطرُق يتغيَّر فيها بشكل دائم أو شبه دائم، منظر الأرض. فبعد إزالة منطقة من غابة مطرية استوائية، تتسرب مياه المطر من اليابسة إلى مناطق بعيدة، بدلًا من أن تعود إلى الجو عن طريق النَّتح. ربما يصنع هذا التَّغيُّر ظروفًا غير مُلائمة لأشجار الغابة المطرية الموجودة أصلًا هناك. وقد تتعرَّض الأرض قليلة الخُضرة – المكشوفة، ولا يوجد فيها نظام جذور غزير يُثبِّتها – إلى التَّعرية (الشكل 58-21 ب).

الأمطار الحمضية وفقدان التُّربة السَّطحية

هناك مُشكلتان أُخريان على اليابسة، هما: آثار الأمطار الحمضية وفُقدان التُّربة السَّطحية بسبب مُمارسات استعمال الأرض الفقيرة. يُؤثِّر المطر الحمضي في الغابات والبُحيرات والجداول كذلك؛ فقد تأثَّرت قطع أراضٍ شجرية كبيرة بقوة بالمطر الحمضي (الشكل 58-22). التُّربة السَّطحية، التي تتكوَّن من مواد عضوية ومعدنية، مُهمة جدًا لإنتاجية المحاصيل. في كنساس، وهي ولاية تعتمد بشكل كبير على الزِّراعة في اقتصادها، تُفقد التُّربة السَّطحية بمُعدَّل 1 إنش تقريبًا 15 – 20 سنة، ولكن استعادة إنش واحد من التُّربة السَّطحية يحتاج إلى 500 سنة. إن الفقدان الصَّافي للتُّربة السَّطحية هو القاعدة على مُستوى العالم.

البيئات البحرية تُستنزف من الأسماك والأنواع الأخرى

ارتفع الصَّيد الجائر من المُحيط إلى حدّ الأزمة في العُقود القريبة، وربما يكوِّن المُشكلة المُستمرة الوحيدة الكبرى في عالم المُحيط. المُحيط ضخم لدرجة أنَّه يُعدُّ أكثر أمانًا وتحصينًا من المياه العذبة أو اليابسة لتغييرات الإنسان العالمية.



الشكل 58–22

تخريب الأشجار بسبب الهطل عند قمة كلنجمان، في تينيسي. يُضعف الهطل الحمضي الأشجار، ويجعلها أكثر عُرضةً للإصابة بالحشرات والمُفترسات.

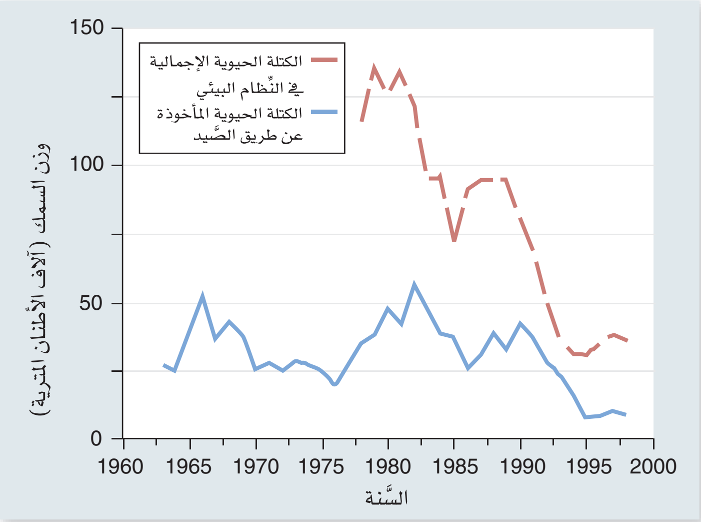
ومع ذلك، فقد ارتفع مجموع صيد السَّمك العالمي لأقصى الحدود لأكثر من عقدين، مع استمرار ارتفاع الطَّلب على الأسماك. إن ضغط صيد السَّمك كثيف لدرجة أنَّ 25-30% من مخزون أسماك مُحيطات العالم صُنِّفت رسميًّا على أنها استُغلت بشكل جائر، أو استُنزفت، أو بحالة تعافٍ؛ 40 – 50% أُخرى صُنِّفت على أنها استُغلت إلى الحدّ الأقصى.

مصايد أسماك القد الرَّئيسة في مياه نوفاسكوتيا، بمساشوستس، وبريطانيا أُغلقت في وجه الصَّيد منذ 15 سنة مضت بسبب الانهيار (الشكل 58-23). يُمكن أن يكون للصَّيد الجائر آثارٌ مُزعجة غير مُباشرة. في المناطق الفقيرة في إفريقيا، تزداد سرقة الرَّئيسيات وثدييات اليابسة من المُتنزهات الوطنية عندما يقل صيد السَّمك.

الزراعة المائية: في الوقت الحالي هي حلّ سريع فقط

نما إنتاج الأسماك عن طريق الزِّراعة المائية بشكل مُتزايد في العقدين الماضيين، وقد صُوِّر ذلك غالبًا على أنَّه حلّ مُباشر لمُشكلة مصايد السَّمك. لكن حاجات مُعظم السَّمك المزروع مائيًّا، مثل السَّلمون، من البروتين الغذائي تُلبى بشكل أساسي من السمك المُصطاد صيدًا. في هذه الحالة، تحوَّل الاستنزاف ببساطة إلى نوع آخر.

إضافة إلى ذلك، تُخرِّب المُمارسات الحالية للزِّراعة المائية عادةً الأنظمة البيئية الطَّبيعية للمُحيط. أحد الأمثلة هو إزالة مُستنقعات المانجروف على طول السَّواحل



الشكل 58–23

انهيار صيد السَّمك. يُظهر الخط الأحمر الكتلة الحيوية لأسماك القد (*Gadus morhua*) في النِّظام البيئي لضفة نهر جورجيس مُقدَّرةً من قِبَل مُؤسسة خدمة صيد السَّمك البحري الوطني الأمريكي اعتمادًا على نتائج عينات جُمعت بطريقة علمية. تناقصت الكتلة الحيوية بشكل حاد بين 1970 و 1990 بسبب ضغط صيد السَّمك. بمرور السَّنوات، بقي الهبوط التِّجاري للقد (الخط الأزرق) ثابتًا بشكل واضح، بسبب الصَّيد الشَّاق والمُكثَّف للقدّ، حتى هبط إلى صفر حيث انهار صيد السَّمك في مُنتصف 1990. أغلقت وكالات التنظيم مناطق الصَّيد في مُنتصف 1990 للسَّماح بتعافي سمك القدّ، ولكن حتى عام 2005 كان تعافي القد ضعيفًا، وإنتاجية مصائد السَّمك كانت أقل من الطَّبيعي.

لبناء برك أسماك وجمبري، التي هجرها أصحابها عند تناقُص إنتاجياتها. الأبحاث العلمية مطلوبة لتخفيف هذه المشكلات.

تأثيرات التَّلوث

على الرغم من أنَّ المُحيط كبير، فقد أُضيفت مُلوِّثات بكميات كافية مع بداية القرن الواحد والعشرين، حتى إنَّ المُلوثات أصبحت سهلة الرصد على مُستويات عالمية. في رحلة استكشافية إلى أكثر المناطق بُعدًا، جُزر غير مأهولة في المُحيط الهادي الواسع، أعلن مثلًا، عن وُجود كميات عالية من البلاستيك شُطفت إلى الشَّواطئ. وبشكل مُشابه، حتى مياه القارة المُتجمدة اختلطت مع مواد كيميائية سامة؛ لقد أظهرت عيِّنات من أنسجة الحيتان القاتلة (*Orcinus orca*) من المنطقة المُتجمدة كميات عالية من المواد الكيميائية، تشمل مُبيدات ومواد كيميائية مُعيقة للحريق تستعمل غالبًا في السِّجاد. ومع ذلك، وبسبب سعة المُحيطات، فإنّ تراكيز المُلوثات ليست بمُستويات تُسبِّب أزمة في المُحيط؛ لكبره.

تدمير الأنظمة البيئية السَّاحلية

بعد الصَّيد الجائر، تأتي ثاني أكبر مُشكلة في المُحيط، وهي تدهور الأنظمة البيئية السَّاحلية. تتعرَّض المصابُّ على طول الخطوط السَّاحلية غالبًا للإثراء الغذائي الحقيقي الشَّديد؛ فمنذ نحو 1970، مثلًا، تُصبح مياه القاع في خليج تشيسابيك قُرب واشنطن، بمقاطعة كولومبيا، خالية من الأكسجين كلّ صيف بسبب تحلُّ كميات زائدة من المواد العضوية.

مُشكلة ساحلية أخرى، وهي تدمير السَّبخات المالحة، التي (مثل المياه العذبة للأراضي الرَّطبة) يظن بعضهم أنَّها مستهلكة. تعتقد مُعظم السُّلطات أنَّ فُقدان السَّبخات المالحة في القرن العشرين كان عاملًا رئيسًا مُسهمًا في تدمير نيوأورليانز عن طريق إعصار كاترينا عام 2005 م؛ إنَّ وجود السَّبخات المالحة بشكل كامل، كان من المُمكن أن يقوم بامتصاص كمية كبيرة من مياه الفيضانات، ويحمي المدينة من بعض قسوة العاصفة.

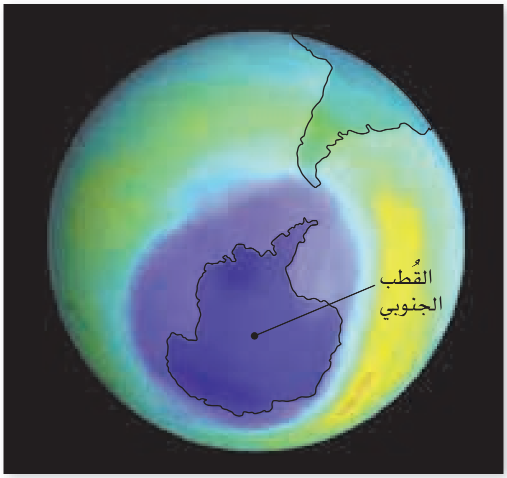
أدَّى استنزاف (تآكل) طبقة الأوزون في طبقة الستراتوسفير إلى «ثقب» الأوزون

تُمثِّل ألوان صورة الأقمار الصِّناعية في (الشكل 58-24) تراكيز مُختلفة من الأوزون (O_3) الموجود على ارتفاع 20 – 25 كم فوق سطح الأرض في طبقة الستراتوسفير. استُنزف الأوزون الموجود في الستراتوسفير فوق القارة المُتجمِّدة الجنوبية (المنطقة الأرجوانية في الصُّورة) إلى ما بين نصف إلى ثُلث تركيزه التَّاريخي المُعتاد، وهي ظاهرة تُدعى **ثقب الأوزون Ozone hole**.

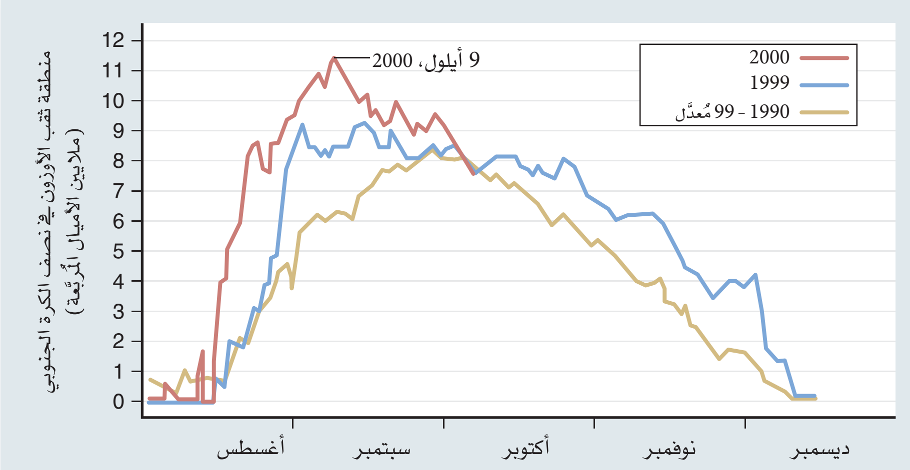
وعلى الرَّغم من أنَّ تآكل طبقة الأوزون فوق القارة المُتجمدة هو الأكثر وضوحًا، لكنها ظاهرة على مُستوى العالم. فوق الولايات المُتحدة، انخفض تركيز الأوزون بمقدار 4% تقريبًا، بحسب وكالة حماية البيئة في الولايات المُتحدة.

الأوزون في الستراتوسفير والأشعة فوق البنفسجية ب (*UV-B*)

يُعدّ الأوزون في الستراتوسفير مهمًّا؛ لأنَّه يمتص الأشعة فوق البنفسجية – خصوصًا الطُّول الموجي الذي يُسمَّى UV-B – من الأشعة الشَّمسية القادمة. UV-B هي أشعة مُدمِّرة للمخلوقات الحية بطرق عدَّة؛ فمثلًا، تزيد من أخطار إعتام عدسة العين وسرطان الجلد عند البشر. يسمح تآكل طبقة الأوزون لمزيد من أشعة UV-B للوصول إلى سطح الأرض، ولذلك فهو يزيد من أخطار هذه الأشعة المُدمرة. ويُقدَّر أن كلّ 1% تناقُص في الأوزون يُسبِّب 6% زيادة في إصابات سرطان الجلد، مثلًا.



أ.



ب.

الشكل 58–24

ثقب الأوزون فوق القارة المُتجمدة الجنوبية. تتتبَّع أقمار وكالة الفضاء الأمريكية (ناسا) الصناعية حاليًّا التَّوسُّع في تآكل طبقة الأوزون في طبقة الستراتوسفير فوق القارة المُتجمدة الجنوبية. كلّ سنة، تظهر منذ عام 1980، منطقة ذات تآكل حاد في الأوزون، سُمِّيت ثقب الأوزون، في أغسطس (أوائل الرَّبيع في نصف الكرة الجنوبي) عندما تُحفِّز أشعة الشَّمس التَّفاعلات الكيميائية في الهواء البارد المحصور فوق القُطب الجنوبي خلال شتاء القارة القطبية الجنوبية. يتوسع الثُّقب خلال سبتمبر قبل أن يتضاءل عندما تزداد درجات الحرارة في أكتوبر – ديسمبر. أ. عام 2000، الثُّقب الذي كانت مساحته 11.4 مليون ميل (أرجواني في الصُّورة الظاهرة للقمر الصِّناعي) يُغطي مساحة أكبر من مساحة الولايات المُتحدَّة، وكندا، والمكسيك معًا، وهو أكبر ثقب سُجِّل حتى الآن. في سبتمبر عام 2000، اتَّسع الثقب فوق بُنتا أريناز، وهي مدينة فيها نحو 120,000 شخص في جنوب تشيلي، مُعرِّضًا السُّكان إلى مُستويات عالية من أشعة UV-B. ب. تراكيز المُركبات الكيميائية التي تتسبَّب في تآكل الأوزون في الغلاف الجوي، والتي زادت خلال السَّنوات القليلة الماضية، يُتوقع لها أن تنخفض ببطء خلال العُقود المقبلة.

تآكل الأوزون ومُركبات كلوروفلوروكربون *CFCs*

إن السَّبب الرَّئيس لتآكل الأوزون في الستراتوسفير هو إضافة المُركبات التي تحتوي الكلورين والبرومين المُنتجة صناعيًّا إلى الغلاف الجوي. ولعل أكثرها أهمية مُركبات كلوروفلوروكربون (CFCs)، التي استُعملت منذ مدة قريبة بوصفها مُبرِّدات في مُكيِّفات الهواء والثلاجات، والتَّصنيع. تستطيع مركباتُ CFCs المُنطلقة إلى الغلاف الجوي في النِّهاية تحريرَ ذرات الكلورين الحرة، التي تُحفِّز تكسير جزيء الأوزون (O_3) لتكوين الأكسجين المُعتاد (O_2) في داخل الستراتوسفير. الأوزون يُصنَّع، ويُكسّر بشكل مُستمر، وذرات الكلور الحرة تُرجِّح كفة الميزان نحو مُعدَّل أسرع من التَّكسير.

التَّآكل الشَّديد للأوزون المُشاهَد في ثقب الأوزون – لحسن الحظ – ناجم عن الظُّروف الجوية الفريدة الموجودة فوق القارة المُتجمدة الجنوبية. فخلال الظلام المُستمر في شتاء المنطقة المُتجمدة، تتشكَّل رياح ستراتوسفيرية قوية، هي التَّيار القُطبي الليلي، وتهبّ حول كامل مُحيط الأرض، فتعزل الستراتوسفير فوق هذه القارة عن باقي الغلاف الجوي.

نتيجة لذلك، يبقى الستراتوسفير في القارة المُتجمدة شديد البرودة (80°- مئوية أو أقل) أسابيع عدَّة، سامحًا لأنواع فريدة من الغيوم الثلجية بالتَّشكُّل. تُؤدي التَّفاعلات المُرتبطة بالدَّقائق الموجودة في هذه الغيوم إلى تراكم الكلور الجُزيئي Cl_2. وعندما يعود ضوء الشَّمس في أوائل فصل الرَّبيع في القارة الجنوبية، يتكسَّر الكلور الجُزيئي بطريقة ضوئية كيميائية لتتشكَّل ذرات الكلور الحرة بكميات كبيرة، ومن ثم تنشأ تفاعلات تآكل الأوزون.

حظر *CFCs*

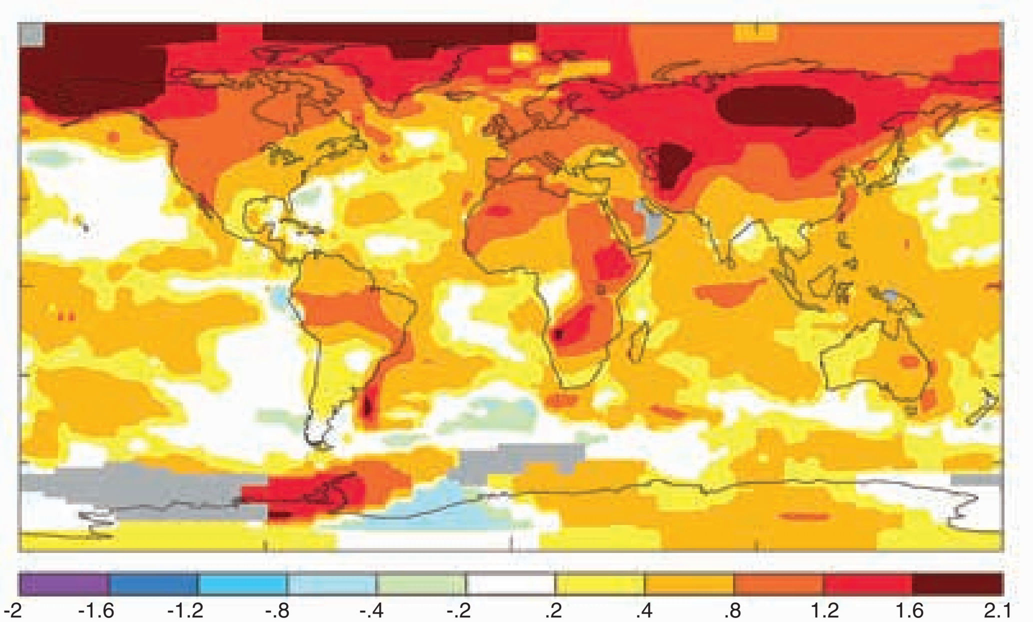
بعد أن بيَّنت الأبحاث أسباب تآكل الأوزون في الستراتوسفير، تمَّ التَّوصل إلى اتفاقيات عالمية لحظر إنتاج CFCs والمُركبات الأخرى التي تُؤدي إلى تآكل الأوزون. لقد مُنِع تصنيع مثل هذه المُركبات في الولايات المُتحدة عام 1996، وهناك الآن وعي عام كبير حول أهمية استخدام بدائل كيميائية "آمنة للأوزون". وسيُنظِّف الغلاف الجوي نفسه من المُركبات المُسبِّبة لتآكل الأوزون لكن ببطء؛ لأنَّ المُركبات مُستقرة كيميائيًّا. مع ذلك، فإنّ مُشكلة تآكل الأوزون تتضاءل، ومن المُتوقع أن تُصحَّح بشكل أساسي في النِّصف الثاني للقرن الواحد والعشرين.

المياه العذبة هي الأكثر تهديدًا من بين البيئات الرَّئيسة على الأرض بسبب استهلاك المياه من قبل البشر وبسبب التَّلوث. إن إزالة الغابات وفقدان التُّربة السَّطحية مُشكلتان من المشكلات الكبيرة التي تُواجه الأنظمة البيئية اليابسة حاليًّا. والصَّيد الجائر للأسماك هو أكبر مُشكلة في المُحيط. ذرات الكلور من مركبات CFCs الصِّناعية تُحفِّز فقدان الأوزون من الستراتوسفير، مُعرِّضًا سطح الأرض لمُستويات مُتزايدة من أشعة UV-B المُضرَّة.

6-58 تأثيرات الإنسان في الغلاف الحيوي: الاحتباس الْحراريّ (الدفيئة)

بدراسة تاريخ الأرض وإقامة مُقارنة مع الكواكب الأخرى، قرَّر العلماء أنَّ تركيز الغازات الموجودة في غلافنا الجوي، بالتَّحديد CO_2، تُبقي مُعدَّل درجة الحرارة على الأرض أعلى بنحو 25° س ما يُمكن أن تكون عليه في حال غياب هذه الغازات. تُؤكد هذه الحقيقة أنَّ تكوين غلافنا الجوي مفتاحُ وجودِ الحياة على الأرض كما نعرفها. لسوء الحظ، فقد غيَّرت أنشطة الإنسان الآن من تكوين الغلاف الجوي بطرق تعتقد السُّلطات أنَّها مدمِّرة أو، على المدى البعيد، كارثية.

يزداد مُعدَّل درجة حرارة سطح الأرض، بسبب التَّغيُّرات في تكوين الغلاف الجوي، بظاهرة تُدعى **الاحتباسَ الْحراريّ (الدفيئة) Global warming**. ويُمكن أن تتخيَّل مما ذُكر في بداية الفصل، أنَّ التَّغيُّرات على درجة الحرارة تُؤثر في الرِّياح العالمية وأنماط التَّيار المائي بطرق مُعقَّدة. هذا يعني أنَّه كلما ازدادت درجة الحرارة العالمية، ترتفع درجة حرارة بعض المناطق المُحددة في العالم لمدى أقل، في حين ترتفع درجة حرارة مناطق أخرى لمدى أكبر (الشكل 58-25).



الشكل 58-25

التَّنوع الجغرافي في الاحتباس الْحراريّ. سُجِّل عام 2005 بوصفه أكثر الأعوام دفئًا، ولكن بعض المناطق على الأرض كانت أكثر سخونة من غيرها. تُشير الألوان إلى كمية الدِّفء الذي حصل نسبةً إلى مُعدَّل درجة الحرارة خلال فترة مرجعية (1951 – 1980) قبل ظهور تأثيرات البيت الزُّجاجي الحديثة.

يعني هذا أيضًا أنَّ أنماط سقوط المطر سوف تتغيَّر؛ لأنَّ أنماط الهطل العالمي تعتمد على أنماط الرِّياح العالمية. وقد استُخدمت نماذج حاسوب عدة لحساب التَّأثيرات المُتوقعة في جميع أنحاء العالم.

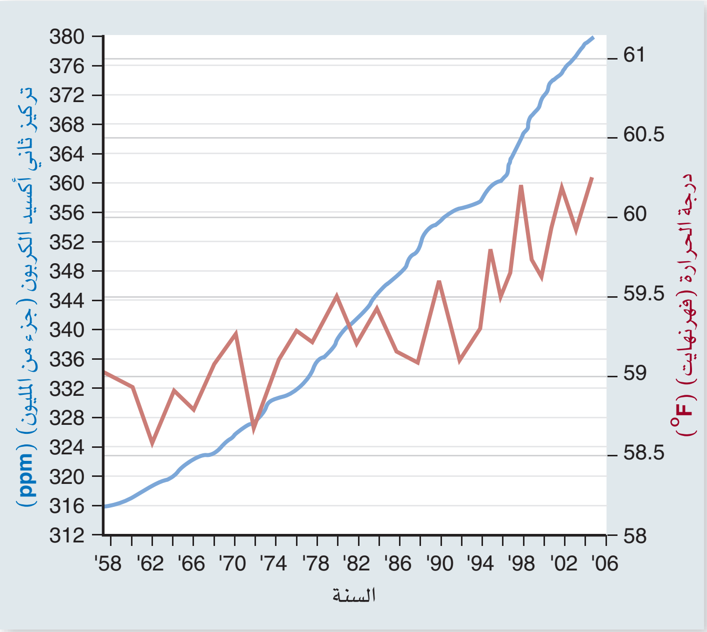
تتوقَّع نماذج حاسوبية مُستقلة تغيُّرات عالمية

نُشرت دراسة في أواخر 2005 استخدمت أربعة نماذج للحاسوب مُستقلة لتصل إلى أكثر التَّوقعات المُحتملة مصداقية لدى الدُّول الأوروبية. وبناءً على نتائج النَّماذج الأربعة جميعها، يُتوقع أن تزداد درجة الحرارة في أوروبا بين 2 و 4 درجة سلسيوس قبل عام 2080. إن زيادة درجة الحرارة بهذا الشَّكل ستكون مُثيرة للفوضى؛ فتكوُّنُ غطاءٍ ثلجيٍّ يُعتمد عليه على جبال الألب السويسرية، مثلًا، سيبدأ على ارتفاع 300 م أعلى مما هو عليه الآن.

وربما سيكون الأكثر شؤمًا من درجة الحرارة هو بعض التَّوقُّعات للهطل. فعلى الرَّغم من التَّوقُّع أنَّ شمال أوروبا ستستقبل هطلًا أكثر منه الآن، تتوقع الأربعة نماذج كلها أنَّ أجزاء من جنوب أوروبا سوف تستقبل هطلًا أقل بنحو 20%، مُعطِّلًا الأنظمة البيئية الطَّبيعية، والزِّراعة، ومصادر الماء للإنسان. يُمكن أن تحتل بعض الدُّول الأوروبية مكانة مُتقدمة اقتصاديًا، ولكن أخرى ستكون في المُؤخرة، وستتغير العلاقات التِّجارية والسِّياسية بين الدُّول حالما تتغيَّر من كونها مصدرًا للغذاء إلى دول تستورد الغذاء.

ثاني أكسيد الكربون الغاز الرَّئيسُ لظاهرة البيت الزُّجاجي

ثاني أكسيد الكربون هو الغاز الذي يتمُّ التَّركيز عليه عادة عند مُناقشة سبب الاحتباس الحراريّ (الشكل 58-26)، مع أنَّ غازات الغلاف الجوي الأخرى أيضًا مُشتركة. تُراقب محطَّة مُراقبة توجد على ارتفاع 13700 قدم (4200م)



الشكل 58-26

تأثير البيت الزُّجاجي. زاد تركيز ثاني أكسيد الكربون في الغلاف الجوي بشكل مُتصاعد منذ عام 1950، كما يظهر في الخط ذي اللَّون الأزرق. الخط الأحمر يُظهر التَّغيُّرات في مُعدَّل درجة الحرارة العالمية في الفترة نفسها.

وتقع على بركان مونالوا على جزيرة هاواي، تركيز ثاني أكسيد الكربون في الغلاف الجوي منذ الخمسينيّات من القرن الماضي. هذه المحطَّة ذات أهمية خاصة؛ لأنَّها في وسط المُحيط الهادي، بعيدة عن كتل اليابسة القارية الكبيرة؛ حيث يعيش مُعظم البشر، ولذلك فهي قادرة على مُراقبة حالة الغلاف الجوي العالمي دون تأثُّرها بالأحداث المحلية.

عام 1958، كان الغلاف الجوي يحتوي على 0.031% من CO_2. ولكن 2004، ارتفع تركيز CO_2 إلى 0.038%. وتتَّفق السُّلطات جميعها على أنَّ سبب هذه الزِّيادة الثابتة في CO_2 الموجود في الغلاف الجوي هو حرق الفحم والبترول، وما ينتُج عنها عن طريق ازدياد البشر (والطَّلب المُتزايد على الطَّاقة).

كيف يُؤثِّر ثاني أكسيد الكربون في درجة الحرارة

يُؤثِّر تركيز CO_2 الجوي في درجة الحرارة العالمية؛ لأنَّ ثاني أكسيد الكربون يمتَّص طاقة الأشعة الكهرومغناطيسية بقوة عند بعض الأطوال الموجية الحرجة لموازنة السُّخونة العالمية. كما ركَّزنا في (الفصل الـ 57)، فإنّ الأرض لا تستقبل الطَّاقة الإشعاعية من الشَّمس كلّ يوم فحسب، بل تُشعّ طاقة إشعاعية نحو الفضاء الخارجي كلّ يوم أيضًا. وستكون درجة حرارة الأرض ثابتة فقط إذا كانت مُعدَّلات هاتين العمليتين مُتساوية.

نسبيًا، الطَّاقة الشَّمسية القادمة هي أطوال موجية قصيرة من الطَّيف الكهرومغناطيسي: أطوال موجية مرئية وقُرب مرئية. وتكون الطَّاقةُ الخارجة من الأرض على أطوال موجية مُختلفة أطول. يمتص ثاني أكسيد الكربون الطَّاقة المُهمة نوعًا ما، وهي تحت الحمراء طويلة الأمواج. وهذا يعني أنَّه على الرَّغم من أنَّ ثاني أكسيد الكربون لا يتدخل في وصول الطَّاقة الإشعاعية ذات الأطوال الموجية القصيرة، إلاّ أنه يُعيق المُعدَّل الذي ترحل فيه الطَّاقة ذات الطول الموجي الكبير بعيدًا عن الأرض إلى الفضاء الخارجي.

يُسمَّى ثاني أكسيد الكربون عادةً **غاز البيت الزجاجي Green house gas** لأنَّ تأثيره يُشبه ذلك الذي للبيت الزُّجاجي. السبَّب في سخونة البيت الزُّجاجي من الدَّاخل هو أنَّ زجاج النَّافذة منفذ للضوء، ولكن نفاذَ الأشعة تحت الحمراء طويلة الموجة قليلٌ. الطَّاقة التي تضرب البيت الزُّجاجي بوصفها ضوءًا تدخله بسهولة وحرية. وعندما تكون في الدَّاخل، تمتص الطَّاقة على شكل حرارة (سخونة) ومن ثمَّ يُعاد بعثها بوصفها أشعة تحت حمراء طويلة الموجة. لكن الأشعة تحت الحمراء لا تستطيع المرور من الزُّجاج بسهولة، ولهذا تتراكم الطَّاقة في الدَّاخل.

غازات البيت الزُّجاجي الأخرى

إن ثاني أكسيد الكربون ليس غاز البيت الزُّجاجي الوحيد، بل هناك غازات أخرى مثل الميثان وأكسيد النتروز. يعتمد أثر أيّ غاز بيت زجاجي مُعيَّن على الخصائص الكيميائية للغاز وتركيزه. فمثلًا، جزيء مُقابل جزيء، للميثان تأثير إمساك للسُّخونة أكثر بـ20 مرة من ثاني أكسيد الكربون؛ وعلى الجهة الأخرى، الميثان أقل تركيزًا، وأقل طول بقاء في الجو من ثاني أكسيد الكربون.

ينتُج الميثان بكميات مهمة عالميًا في التُّربة اللاهوائية وفي تفاعلات التَّخمُّر في الثدييات المُجترة، مثل البقر. وهناك كميات ضخمة من الميثان محصورة في الوقت الحاضر في القارة القطبية دائمة التَّجمُّد. ويُمكن أن يُسبِّب ذوبان هذه المنطقة اضطرابًا ضخمًا ومُفاجئًا في درجة الحرارة العالمية بسبب انطلاق الميثان بسرعة.

الاستعمال الزِّراعي للأسمدة هو أكبر مصدر لانبعاث أكسيد النتروز، واستهلاك الطَّاقة يأتي ثانيًا، في حين يأتي الاستخدام الصِّناعي ثالثًا.

تؤكد أدلّة حدوث الاحتباس الْحراريّ

يُمكن رؤية أدلة الاحتباس الْحراريّ بطرق عدَّة. فمثلًا، وعلى أساس إحصائي على مُستوى العالم، يتكوَّن الثلج على البُحيرات والأنهار مُتأخرًا، ويذوب سريعًا عن المُعتاد؛ وبالمُعدَّل، إن الفصول الخالية من الثلج هي الآن أطول بأسبوعين ونصف عنها من القرن الماضي. أيضًا، انخفض امتداد الثلج في القُطب الشّمالي بشكل واضح، وتراجعت المناطق الجليدية حول العالم (الشكل 58-27).

يُتوقع أن يكون تركيز ثاني أكسيد الكربون بين 0.05 و 0.12% عام 2100 (ومن المحتمل جدًا أن تكون في وسط هذا المدى). وقد تنبأت دراسة حديثة، في اجتماع بين الحكومات دعمته الأمم المُتحدة عن تغيُّرات المُناخ، أنَّ مُعدَّل درجة الحرارة العالمية سيرتفع بزيادة 1.4° - 5.8° س بحلول 2100.

أثَر التَّغيُّر في درجة الحرارة العالية في الأنظمة البيئية في الماضي وما زال يُؤثِّر الآن

حدث الاحتباس الْحراريّ – والبرودة – في الماضي، وحديثًا خلال العصور الجليدية وفترات الدِّفء التي تخلَّلتها. وقد استجابت الأنواع غالبًا بإزاحة مداها الجغرافي، مُتعقِّبةً بيئاتها. فمثلًا، الكثير من أنواع الأشجار في أمريكا الشَّمالية التي تكيَّفت للبرودة تُوجد الآن في الشَّمال البعيد، أو على ارتفاعات عالية، كانت قد عاشت في الجنوب البعيد، أو على ارتفاعات مُنخفضة قبل 10000 – 20000 سنة مضت، حيث كانت الظُّروف أبرد بكثير. للاحتباس الْحراريّ في الوقت الحاضر التَّأثيرات نفسها. مثلًا، غيَّرت الكثير من أنواع الفراشات والطُّيور مكانها في اتجاه الشَّمال في العقود الحديثة (الشكل 58-28).

الشّكل 58 – 27

الجليد الذي يختفي. جبال كلمنجارو في تنزانيا عام 1970 (في الأعلى) وفي عام 2000 (في الأسفل). لاحظ التَّناقص في كتل الجليد خلال ثلاثة عقود.

الشّكل 58 – 28

إزاحة مدى الفراشات. توزيع فراشة الغابات المبقعة، *Parage aegeria*، في بريطانيا في الفترة 1970 – 1997 (أخضر مُزرق) يشتمل مناطق أبعد إلى الشَّمال من مناطق التَّوزيع في الفترة 1915 – 1939 (اللَّون الأسود).

وصلت الكثير من الطُّيور المُهاجرة إلى مناطقها الصَّيفية للتَّزاوج أبكر مما فعلت في العقود السَّابقة. وتزاوجت الكثير من الحشرات والبرمائيات خلال العام بشكل أبكر، وأزهرت نباتات عدَّة مُبكرًا. في أستراليا، بيَّنت أبحاث حديثة أنَّ جماعات ذبابة الفاكهة البرية خضعت لتغيُّرات في تكراراتها الجينية في العشرين سنة الماضية، بحيث أصبحت الجماعات في الأجزاء الباردة من القارة الآن مُشابهة جينيًّا لتلك الموجودة في الأجزاء الدَّافئة.

يمتلك المرجان الباني للحيد على ما يبدو هوامش أمان ضيِّقة بين درجات حرارة البحر التي تعوَّد عليها، ودرجات الحرارة العُظمى التي يُمكنه العيش فيها. ويبدو أنَّ الاحتباس الْحراريّ ما زال يُهدِّد بعض المرجان بتشجيع "الابيضاض" الواسع للشُّعاب المرجانية، وتعطيل التَّعايش المُهم والطَّبيعي بين اللاسعات وخلايا الطَّحالب.

هناك أسباب لاعتقاد أنَّ تأثيرات الاحتباس الْحراريّ العالمي في الأنظمة البيئية الطَّبيعية اليوم ربما، ككل، أكثر حدة من أحداث الاحتباس في الماضي البعيد. أحد الأمور المهمة هو أنَّ مُعدَّلَ الاحتباس اليوم سريعٌ، وبناءً على ذلك يجب أن تحدث تكيُّفات تطورية على أجيال قليلة نسبيًّا حتى تُساعد على بقاء الأنواع. أمر آخر هو أنَّ المناطق الطَّبيعية لم تعد تُغطِّي مساحات الأرض كاملة، ولكن غالبًا تأخذ شكل مُتنزهات مُحاطة بشكل كامل بالمُدن أو المزارع. تكون المُتنزهات ثابتة في مناطق جغرافية، وبشكل عام لا يُمكن نقلها. فإذا أصبحت الظُّروف المُناخية في مُتنزه غير مُناسبة لساكنيه، فإنّ المُتنزه سوف يتوقف عن أداء عمله. إضافة إلى ذلك، في المناطق التي يُمكن أن يجد ساكنو المُتنزه فيها ظروفًا مُناخية مُناسبة، فإنهم قد لا يجدون مُتنزهات.

وبشكل مُماثل، كلما ازدادت درجات الحرارة انتقل الكثير من الأنواع إلى ارتفاعات أعلى لكي تجد موطنًا مُفضَّلًا لها. على كلّ حال، لا تستطيع في النِّهاية الانتقال إلى مكان أعلى؛ لأنَّها تكون قد وصلت قمة الجبل. وكلما ازدادت درجات الحرارة، تختفي بيئة الأنواع بشكل كامل. ويُعتقد أنَّ انقراض عدد من أنواع ضفادع كوستاريكا يُعزى لهذا السَّبب.

يُؤثِّر الاحتباس الْحراريّ في جماعات البشر كذلك

يُمكن للاحتباس الْحراريّ أن يُؤثِّر في صحة الإنسان ورفاهيته بطرق عدَّة. بعض هذه التَّغيُّرات ربما يكون مُفيدًا، ولكن إن كان مُضرًّا، فستكون بعض الدُّول — الغنية منها بالتَّحديد — قادرة على التكيف. ولكن الدُّول الأفقر ربما لا تتمكَّن من ذلك، وبعض التَّغيُّرات سوف تحتاج إلى إجراءات مُضادة مُكلفة جدًا، حتى إنَّ الدُّول الغنية سوف تضغط بشدة لكي تتحمَّلها.

ارتفاع مُستويات البحار

خلال النِّصف الثاني من القرن العشرين، ارتفع مُستوى البحر 2-3 سم في العقد. وتتوقع الوكالة الأمريكية لحماية البيئية احتمال أن يرتفع مُستوى البحر مرتين أو ثلاث مرات أسرع في القرن الواحد والعشرين بسبب تأثيرات الاحتباس الْحراريّ: (1) ذوبان الثلج القُطبي والمناطق المُتجمِّدة، وإضافة الماء إلى المُحيط (2) زيادة مُعدَّل درجة حرارة المُحيط، ما يزيد من حجمه؛ لأنَّ الماء يتمدَّد كلما سخن. مثل هذا التَّمدُّد والزِّيادة سوف يُسبِّب زيادة في التَّآكل وإغراق الأراضي المُنخفضة، والسَّبخات السَّاحلية المالحة، وقد تتعرَّض بيئات أخرى للخطر. قرابة 200 مليون شخص يُمكن أن يتأثروا بالفيضان المُتزايد. وستُصبح المدن السَّاحلية، وجُزر كاملة، مثل جزر المالديف في المُحيط الهندي، مُهدَّدة بخطر الغرق، بازدياد مُستويات البحر.

تأثيرات مُناخية أُخرى

يُعتقد أنّه سيكون للاحتباس الْحراريّ آثارٌ أخرى إضافة إلى ازدياد درجة الحرارة. بالتَّحديد، تكرار الأحداث المُتطرفة أو شدتها — مثل موجات الحر، والجفاف، والعواصف القاسية، والأعاصير — يُتوقع أن تزيد، وأحداث إلنينو، وما يُرافقها من آثار مُناخية، ربما تُصبح أكثر حدوثًا.

إضافة إلى ذلك، هناك احتمال إزاحة أنماط سقوط المطر، فالمناطق الجغرافية المضغوطة مائيًّا حاليًّا، التي هي الآن مأوى لما يُقارب ملياري شخص، من المُحتمل أن تُواجه نقصًا شديدًا مُؤلمًا في الماء في السَّنوات المقبلة. وتقترح بعض الأدلة أنَّ هذه الآثار واضحة حاليًّا في ازدياد العواصف القوية، والأعاصير، وتكرار أحداث إلنينو على مدى السَّنوات القليلة الماضية.

تأثيرات في الزِّراعة

يُمكن أن يكون للاحتباس الْحراريّ آثارٌ إيجابية وسلبية في الزِّراعة. في الجهة الإيجابية، تؤدي درجة الحرارة الأدفأ، وازدياد ثاني أكسيد الكربون الجوي إلى ازدياد نمو بعض المحاصيل، وهذا يُمكن أن يزيد من الإنتاج الزِّراعي. لكن محاصيل أخرى، يُمكن أن تتأثَّر سلبيًّا. فضلًا على ذلك، سوف تتأثر مُعظم المحاصيل من التِّكرار المُتزايد للجفاف. وزيادة على ذلك، وعلى الرَّغم من أنَّ محاصيل المناطق المُعتدلة الشَّمالية قد تزدهر مع درجات الحرارة العالية، فربما يؤدي التزايد في درجات الحرارة إلى إنتاج مُنخفض للمحاصيل الاْستوائيّة التي هي نامية الآن على أقصى درجات حرارتها.

وفي الجهة السَّلبية أيضًا، سوف تحتاج التَّغيُّراتُ في أنماط سقوط الأمطار، ودرجة الحرارة، وانتشار الآفات، وعوامل كثيرة مُتنوعة أخرى إلى الكثير من الضَّبط والتَّعديل. مثل هذه التَّغيُّرات قد تكون سهلة نسبيًّا على مُزارعي الدُّول المُتطورة، ولكنها ستكون مُرتبطة بتكلفة باهظة مُهلكة لمُزارعي الدُّول النَّامية.

تأثيرات في صحة الإنسان

سيكون للعواصف المُتكرِّرة بشكل مُتزايد، والفيضان، والجفاف عواقب وخيمة على صحة الإنسان. فإضافة إلى تأثيرها المُباشر، غالبًا ما تُعطِّل مثل هذه الأحداث البنية التَّحتية الهشة للدُّول النَّامية، ما يُؤدي لفقدان مياه شرب آمنة ومشكلات أخرى. نتيجةً لذلك، يُمكن أن يحدث انتشار أمراض مثل الكوليرا وأمراض أخرى بشكل أكثر بسبب هذه الأحداث.

زد على ذلك، كلما ارتفعت درجة الحرارة، تتَّسع المناطق المُلائمة للمخلوقات الاْستوائيّة نحو الشَّمال. وبشكل أهم، تلك المخلوقات التي تُسبِّب أمراضًا للإنسان. الكثير من الأمراض المحصورة حاليًّا في المناطق الاْستوائيّة يُمكن أن يتوسع مداها لتُصبح مُشكلة في الدُّول غير الاْستوائيّة. أمراض تنتشر بالبعوض، مثل الملاريا (انظر الفصل الـ 29)، وحُمّى الضَّنك، وأنواع عدَّة من أمراض التهاب الدِّماغ، هي أمثلة على ذلك. فانتشار البعوض يُحدِّده البرد؛ وبرودة الليل تقتل البعوض وبيوضه. ولهذا، فإنّ الملاريا تحدث فقط في المناطق التي درجة حرارتها أكثر من 16° س، وتحدث الحُمَّى الصَّفراء، وحُمَّى الضَّنك في مناطق درجة حرارتها أكثر من 10° س. (سبب الاختلاف هو أنَّ الأمراض تنقلها أنواع بعوض مُختلفة). علاوة على هذا، ينضج طُفيل الملاريا بشكل أسرع على درجات حرارة أعلى.

تقتل الملاريا حاليًّا مليون شخص كلّ عام؛ تقترح بعض التوقعات أنَّ نسبة البشر المُعرضين للملاريا سوف تزداد إلى 33% مع نهاية القرن الواحد والعشرين. وأكثر من ذلك، وكما هو مُتوقع، الملاريا على ما يبدو تتحرَّك. ففي عام 1980، تمَّ استئصال الملاريا من الولايات المُتحدة ما عدا كاليفورنيا، ولكن في السَّنوات الأخيرة ظهرت الملاريا في ولايات جنوبية، وحتى شمالية مُتعددة.

تنتشر حُمَّى الضَّنك (تُسمَّى أحيانًا "حُمَّى كسر العظام" بسبب الألم الذي تُسبِّبه) وتتوسَّع أيضًا. في الماضي، انحصر المرض في المناطق الاْستوائيّة وشبه الاْستوائيّة، حيث إنَّه يُصيب من 50-100 مليون شخص، ويوجد الآن في الولايات المُتحدة، وجنوبي أمريكا الجنوبية، وشمال أستراليا.

أحد أكثر النَّواحي خطورة لهذه الأمراض هو عدم وجود مطاعيم لها. توجد علاجات دوائية (للملاريا)، ولكن الطُّفيليات تطوّر مُقاومة بسرعة ما يجعل الأدوية دون فعالية. مع التنويه بعدم وجود علاج دوائي لحُمَّى الضَّنك.

إنَّ حل مُشكلة الاحتباس الْحراريّ ليست سهلة. إنّها تتطلَّب خفضًا كبيرًا في كمية CO_2 المُنطلقة إلى الغلاف الجوي. تقوم بعض الأمم بخطوات لتخفيض انبعاثاتها، ولكن أممًا أخرى لا تقوم بذلك. فالمطلوب إذن جهود عالمية متضافرة لتقليل الارتفاع في زيادة درجات الحرارة العالمية. وعلى الرَّغم من أنَّ التَّأثيرات المُتوقعة للاحتباس الْحراريّ غير أكيدة، فإن معظم العلماء يتَّفقون على أنَّ التَّأثير سوف يكون شديدًا.

الاحتباس الْحراريّ بسبب التَّغيُّرات في تركيب الغلاف الجوي — بسبب تراكم CO_2 بشكل ملحوظ — له القابلية أن يُغيِّر البيئات الأساسية على الأرض. قد يكون تأثير الاحتباس الْحراريّ في الإنسان أيضًا شديدًا وحادًا، مع ازدياد عنف أحداث الطَّقس، والإزاحة في توافر الماء، وغمر المناطق المُنخفضة. يُمكن أن توسع درجة الحرارة المُتزايدة مدى الأمراض الاْستوائيّة.

مراجعة المفاهيم

1-58 تأثيرات الشَّمس، والرِّياح، والماء في النِّظام البيئي

تتأثَّر أنماط الحياة العالمية على الأرض بكمية الأشعة الشَّمسية وتنوعها، وأنماط الدَّورات الجوية وفي المحيط.

- عند مرور الطَّاقة الشَّمسية خلال الغلاف الجوي، تُعدِّل شدَّتها والأطوال الموجية المُكوِّنة لها.
- كمية الأشعة الشَّمسية الواصلة إلى سطح الأرض لها تأثير كبير في المُناخ؛ فهي تنخفض كلما زادت زاوية السُّقوط. تنتُج الفصول من تغيُّر موقع الأرض بالنِّسبة إلى الشَّمس (الشكل 58-1).
- بسبب تسخين الشَّمس، يرتفع الهواء السَّاخن مع مُحتواه المُتزايد من الماء عند خط الاستواء، ثُمَّ يبرد ويفقد رطوبته، مُكوِّنًا غابات المطر الاستوائية (الشكل 58-3).
- عندما يتحرَّك الهواء الأكثر جفافًا والبارد في الغلاف الجوي بعيدًا عن خط الاستواء، فإنَّه ينزل إلى الأرض قُرب خطي عرض $30°$ شمالًا و $30°$ جنوبًا. وعندما يعود إلى خط الاستواء، فإنَّه يُزيل الرُّطوبة من سطح الأرض، ويصنع صحارى جافة. يحدث نمط دوران الهواء هذا مرة أخرى بين خطَّي عرض $30°$ و $60°$ وفوق خطوط عرض $60°$.
- تسير الرِّياح بمسارات مُنحنية نسبةً لسطح الأرض، وهو ما يُسمَّى تأثير كوريولس؛ لأنَّ الأرض تدور حول محورها.
- يحدث ظل المطر عندما يرتفع الهواء المُحمَّل بالرُّطوبة على جهة الجبال المُواجهة للرِّياح، فيفقد رطوبته؛ بعد ذلك ينزل الهواء الذي أصبح الآن جافًّا على الجهة الأخرى للجبال، مُشكِّلًا بيئةً أكثر جفافًا بسبب إزالته الرُّطوبة من النَّباتات والتُّربة (الشكل 58-5).
- يُؤدي الارتفاع إلى تغيُّرات مهمة في درجة الحرارة والرُّطوبة. فلكل 1000م زيادة في الارتفاع، تقلّ درجة الحرارة تقريبًا $6°$ س. هذا الانخفاض في درجة الحرارة يحدث أيضًا كلّ 880 كم زيادةً في خطوط العرض (الشكل 58-6).

2-58 أقاليم الأرض الحيوية

الأقاليم هي الأنواع الرِّئيسة من الأنظمة البيئية التي تشمل التَّراكيب النَّباتية المُميَّزة والظُّروف المُناخية المُرتبطة بها (الشكل 58-7).

- تُؤثر درجة الحرارة والرُّطوبة، إضافة إلى تركيب التُّربة والمُحتوى المعدني، في الإنتاج الأولي. و تميزان الأقاليم (الشكل 58-8 و 58-9).

3-58 بيئات المياه العذبة

تُغطِّي المياه العذبة 2% فقط من سطح الأرض؛ فهي تبدأ بعملية التَّبخر، وتتشكل بالهطل.

- تركيز الأكسجين المُذاب في الماء هو المُحدِّد الرِّئيس لخصائص مُجتمعات المياه العذبة. الأكسجين لا يذوب بشكل جيد في الماء.
- تتغيَّر بيئات البُحيرات والبرك مع عُمق الماء بسبب كمية الضَّوء التي تدخل النِّظام؛ تُؤثر مُستويات الضَّوء في الإنتاج الأولي الصَّافي، وفي توزيع الأكسجين في عمود الماء (الشكل 58-11).
- في المُناخ المُعتدل، يتكوَّن التَّقسيم الطبقي الحراريّ في الصَّيف، عندما يطفو الماء الأكثر دفئًا، أو الطبقة العلوية، فوق الماء الأبرد، أو الطبقة السُّفلية. طبقةُ الانتقال الحراريّ انتقاليةٌ بين الطَّبقة العلوية والطبقة السُّفلية. تُخلط بُحيرات المياه العذبة مرتين في السَّنة؛ لأنَّ الماء عند درجة حرارة $4°$ مئوية أكثر كثافة ويغطس إلى الأسفل (الشكل 58-12).
- يُمكن أن تُصنَّف البُحيرات على أساس مُستويات الغذاء والأكسجين الموجودة فيها. تمتلك البُحيرات قليلة التغذية تركيزًا عاليًا من الأكسجين، ومُستويات قليلة من الغذاء، في حين أنّ البُحيراتِ حقيقية التغذية عكسُ ذلك.

4-58 البيئات البحرية

تُغطِّي المُحيطات 70% تقريبًا من سطح الأرض، ويُمكن أن تصل إلى أكثر من 5000 م عمقًا.

- يُقسَّم المُحيط لمناطق عدَّة بناء على العُمق، واختراق الضّوء، والقرب من اليابسة أو القاع، هي: منطقة ما بين المد والجزر، ومنطقة المياه الضَّحلة، والمنطقة الضوئية، والمنطقة القاعيَّة، ومنطقة الإقيانوس (الشكل 58-14).
- العوالق النباتية في المُحيطات، هي المُنتِجات الأولية الأساسية في المياه المفتوحة، والإنتاج الأولي قليل؛ لأنَّ المواد الغذائية محدودة.
- تُوجد المياه الضَّحلة فوق الرُّفوف القارية، وهي أكثر إنتاجية من المُحيط المفتوح؛ لأنَّ مُستويات الغذاء أعلى (الشكل 58-15).
- تشكل المصابُّ مثالًا آخر على نظام بيئي في الرَّف القاري. وتوجد حيث تختلط المياه العذبة بالمياه المالحة. وتحتوي عادة مناطق بين المد والجزر مع السَّبخات المالحة أو مُستنقعات مانجروف.
- تشمل أنظمة بيئية أخرى للرَّف القاري المُنحدرات الخصبة، والمناطق المحلية الضحلة على الرُّفوف القارية، والأنظمة البيئية للحيد المُرجاني التَّعايشي.
- مناطقُ النَّبع للمُحيطات أماكنُ تجلب فيها الرِّياح المحلية المياه العميقة الغنية بالغذاء، مُكوِّنةً أعلى نسب للإنتاج النَّباتي.
- تحدث ظاهرة إلنينو عندما تضعُف الرِّياح التِّجارية، ويزداد عمق المياه الدَّافئة السَّطحية على طول السَّاحل، مُحدِّدة مياه النَّبع بالمياه السَّطحية فقيرة الغذاء بدلًا من المياه العميقة الغنية بالغذاء.
- البحر العميق هو البيئة الوحيدة الأكبر، وهو خالٍ من الفصول، وبارد، ومُعتم، ويقع تحت ضغط عالٍ.
- توجد مُجتمعات الثغرات المائية الحرارية في البحر العميق، حيث تتحرَّك الصَّفائح التَّكتونية مُتباعدةً عن بعضها؛ تحصل المخلوقات ذاتية التَّغذية الكيميائية التي تعيش هناك على الطَّاقة من أكسدة الكبريت.

5-58 تأثير الإنسان في الغلاف الحيوي: التَّلوث واستنزاف الموارد

يُؤدي نشاط الإنسان إلى تغيُّرات كبيرة في الأنظمة البيئية.

- تتضخم المواد الكيميائية الخطرة مثل مادة د.د.ت. DDT حيويًا من خلال مرور الطَّاقة إلى أعلى في السِّلسلة الغذائية (الشكل 58-19).
- بيئات المياه العذبة ليست فقط أصغر البيئات الرِّئيسة، ولكنها أكثرها عُرضةً للتَّهديد بالتَّلوث معروف المصدر، والتَّلوث المُشتت، والهطل الحمضي، والاستخدام الجائر (الشكل 58-20).
- تؤدي إزالة الغابات في البيئات اليابسة إلى فقدان البيئات، وإعاقة دورة المياه وتعطيلها، والمطر الحمضي، وفقدان التُّربة السَّطحية.
- تُستنْزف البيئات البحرية من السَّمك والأنواع الأُخرى بسبب الصَّيد الجائر، وتدمير الأنظمة البيئية السَّاحلية، والتَّلوث (الشكل 58-23).
- أدَّى تآكل الأوزون في الستراتوسفير إلى ثقب "الأوزون" سامحًا للأشعة فوق البنفسجية UV-B الخطرة بالوصول إلى سطح الأرض (الشكل 58-24).

6-38 تأثيرات الإنسان في الغلاف الحيوي: الاحتباس الْحراريّ (التدفئة)

ربما يُسبِّب الاحتباس الْحراريّ تأثيرات حادة في الأرض، وينتُج من الزِّيادة في تركيز غازات البيت الزُّجاجي في الغلاف الجوي، خاصة غاز ثاني أكسيد الكربون.

- يُعَدُّ غاز ثاني أكسيد الكربون أحد أهم غازات البيت الزُّجاجي الذي يسمح بمرور الأشعة الشَّمسية خلال الغلاف الجوي، ولكنه يمنع الأشعة طويلة الموجة (الحرارية) من مُغادرة الأرض، وبهذا يزيد من درجات حرارة سطح الأرض.
- إضافة إلى ثاني أكسيد الكربون، هناك غازات بيت زجاجي أخرى مثل الميثان وأكسيد النتروز.
- في الماضي، نتجت تذبذبات في درجات الحرارة العالمية من عصور الجليد تخلَّلها فترات دفء.
- إذا تغيرت درجات الحرارة بسرعة، فإنَّ الانتخاب الطَّبيعي لن يحدث بسرعة كافية لمنع أنواع كثيرة من الانقراض.
- سوف يُؤثر الاحتباس الْحراريّ في البشر بطرق عدَّة: تغيير مُستويات البحر، وزيادة تكرار الأحداث المُناخية القاسية، وتأثيرات مُباشرة وغير مُباشرة (سلبية وإيجابية) في الزِّراعة، وفي توسُّع مدى الأمراض الاستوائيّة.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. إذا لم تكن الأرض مائلة على محور دورانها فإنّ الدَّورة السَّنوية للفصول في النصفين الشَّمالي والجنوبي ستكون:
   أ. معكوسة. ب. كما هي.
   ج. مُختزلة. د. غير موجودة.
2. تأثير كوريولس:
   أ. يقود دوران الأرض.
   ب. مسؤول عن الغياب النِّسبي للفصول على خط الاستواء.
   ج. يقود أنماط دوران الرِّياح العالمية.
   د. يقود أنماط دوران الرِّياح العالمية، ودورات المُحيطات العالمية.
3. العاملان اللذان لهما أكبر أهمية في توزيع الأقاليم هما:
   أ. درجة الحرارة، وخطوط العرض.
   ب. هطل المطر، ودرجة الحرارة.
   ج. خطوط العرض، وهطل المطر.
   د. درجة الحرارة، ونوع التربة.
4. في ظل المطر، يبرد الهواء كلما ارتفع، ويسخن كلما هبط، مُكوِّنًا في الغالب جانبًا رطبًا وآخر جافًّا؛ لأنَّ قُدرة حمل الهواء للماء:
   أ. مُرتبطة ارتباطًا طرديًّا مع درجة حرارة الهواء.
   ب. مُرتبطة ارتباطًا عكسيًّا مع درجة حرارة الهواء.
   ج. لا تتأثر بدرجة حرارة الهواء.
   د. تُنتج تغيُّرات في درجة حرارة الهواء.
5. السَّبب أو الأسباب الرَّئيسة التي تُسبِّب الفرق بين الغابة المطرية الاستوائيّة والغابة دائمة الخضرة المُعتدلة هو:
   أ. كمية مُعدَّل سقوط الأمطار السَّنوي.
   ب. مُعدَّل درجة الحرارة السَّنوي.
   ج. درجة الحرارة وسقوط المطر.
   د. لا شيء مما ذُكر.
6. التَّقسيم الطبقي الْحراريّ في بحيرة:
   أ. لا يتغيَّر بالانقلاب الخريفي والرَّبيعي.
   ب. يُؤدي إلى كميات أعلى من الأكسجين في المياه العميقة بالمقارنة مع سطح المياه.
   ج. يُؤدي إلى كميات أعلى من الأكسجين على سطح المياه بالمقارنة مع المياه العميقة.
   د. يقلّ عند تكوين الجليد على سطح البُحيرة.
7. البحيرات قليلة التغذية تمتلك:
   أ. أكسجينًا قليلًا، ووفرة غذاء عالية.
   ب. أكسجينًا عاليًا، ووفرة غذاء عالية.
   ج. أكسجينًا عاليًا، ووفرة غذاء قليلة.
   د. أكسجينًا قليلًا، ووفرة غذاء قليلة.
8. البُحيرات قليلة التغذية يُمكن أن تتحوَّل إلى بُحيرات حقيقية التغذية بسبب أنشطة الإنسان، مثل:
   أ. الصَّيد الجائر للأنواع الحسَّاسة، الذي يبدد جماعات الأسماك.
   ب. إدخال الغذاء إلى المياه، الذي يُحفِّز نمو النَّباتات والطَّحالب.
   ج. تبديد نباتات اليابسة قُرب الشاطئ، ما يجعل التُّربة تنجرف إلى البُحيرة.
   د. رشّ المُبيدات إلى الماء لمُكافحة جماعات الحشرات المائية.
9. مُجتمعات الثغرات المائية الحرارية في البحر العميق:
   أ. تحصل على الطَّاقة الخاصة بها من التَّمثيل الضوئي في المنطقة الضوئية قُرب السَّطح.
   ب. تستعمل الإضاءة البيولوجية لتكوين الغذاء.
   ج. تبنى على الطَّاقة التي تنتُج من نشاط ذاتيَّات التَّغذية الكيميائية لأكسدة الكبريت.
   د. تحتوي بكتيريا فقط ومخلوقات دقيقة أخرى.
10. يحدث التَّضخيم البيولوجي عندما:
   أ. يزيد تركيز المُلوِّثات في الأنسجة عند مستويات غذائية عُليا.
   ب. يزداد تأثير المُلوثات عن طريق التَّداخل الكيميائي داخل المخلوقات الحية.
   ج. يُوضع المخلوق تحت المجهر التَّشريحي.
   د. يكون تأثير المُلوِّث أكبر من المُتوقَّع عند بَلْعِهِ من قِبَل المخلوق.
11. واحد مما يأتي هو مصدر تلوث محدد المصدر:
   أ. المروج.
   ب. مدافن المصانع التي تعمل بالفحم.
   ج. أنابيب مُخلَّفات المصانع التي تصبُّ في النَّهر.
   د. المطر الحمضي.
12. مقولة: إنَّ مُستويات CO_2 الآن تزيد عما كانت عليه في الماضي:
   أ. تعتمد على الأساس النَّظري.
   ب. تعتمد على المعلومات والبيانات.
   ج. ليس لها علاقة مع الاحتباس الْحراريّ.
   د. هي في الأساس نظرية مفادها أن درجة الحرارة العالمية تقلّ.
13. فقدان طبقة الأوزون له تأثيرات خطيرة في نوعية البيئة؛ لأنَّ:
   أ. الأوزون (O_3) يحمي المخلوقات من الأشعة فوق البنفسجية التي تُسبِّب السَّرطان.
   ب. تآكل طبقة الأوزون يجعل مياه الأمطار أقل درجة حموضة ما قد يقتل النَّباتات.
   ج. فقدان طبقة الأوزون يجعل الأشعة الشَّمسية تُحبس في الغلاف الجوي، وتزيد درجة حرارة الكون.
   د. طبقة الأوزون المُتآكلة يُمكن أن تتفاعل مع المواد الكيميائية السَّامة، فتزيد من فعاليتها على صحة الإنسان.

أسئلة تحدٍّ

1. ناقش كيف أنَّ (الشكل 58-1) يُفسِّر النَّمط الذي تُشاهده في الشَّكل 58-2.
2. لماذا تُوجد صحارى الأرض عند خط عرض 30° تقريبًا؟
3. من المُتوقع أن تحدث ظلال المطر عندما تعترض جبال عالية الرِّياح السائدة. ما نوع الظِّل المطري الذي تتوقعه إذا وصلت الرِّياح السَّائدة إلى جهة مُواجهة لها جافةً نسبيًّا؟
4. ما الفرق بين الاحتباس الْحراريّ والتَّغيُّرات في مُستويات مُعدَّل CO_2؟
5. إذا كان مُبيد حشري غير مُؤذٍ على تراكيز قليلة (مثل، D.D.T.)، واستُعمل بشكل مُناسب وصحيح، كيف يُمكن أن يُصبح هذا المُبيد خطرًا على المخلوقات غير المُستهدفة؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

ARIS

59 الفصل

الحفاظ الْحيويّ (المحافظة الْحيويّة)
Conservation Biology

مقدّمة

من بين التحديات الكبيرة التي يواجهها الغلاف الْحيويّ انقراضُ الأنواع المتسارع. فمنذ نهاية العصر الطباشيري منذ 65 مليون سنة، لم ينقرض مثل هذا العدد من الأنواع في وقت قصير كهذا. أدى هذا التحدي إلى ظهور تخصص بيولوجيا المحافظة. بيولوجيا المحافظة علمٌ تطبيقيٌّ يبحث في كيفية حفظ الأنواع، والمجتمعات، والأنظمة الْحيويّة. يدرس هذا العلم أسباب التناقص في غنى الأنواع، ومحاولات تطوير طرق منع مثل هذا التناقص. في هذا الفصل، سنستقصي أزمة التّنوّع الْحيويّ وأهميتها. ومن ثم، استعمال حالات تاريخية، سنحدد وندرس العوامل التي أدت دورًا رئيسًا في الانقراض. وننهي الفصل بمراجعة جهود المعالجة على مستويات الأنواع والمجتمع.

موجز المفاهيم

1-59 نظرة عامة على أزمة التّنوّع الْحيويّ

- *الإنسان الأول (الإنسان البدائي) هو المسؤول عن الانقراضات المحلية.*
- *استمرت عمليات الانقراض في العصور التاريخية الراهنة.*
- *الأماكن الحرجة والمهمة للأنواع المستوطنة مهدّدة بالانقراض بشكل خاص.*

2-59 قيمة التّنوّع الْحيويّ

- *القيمة الاقتصادية المباشرة للتنوع الْحيويّ تشمل المصادر اللازمة لحياتنا.*
- *القيمة الاقتصادية غير المباشرة مشتقة من خدمات النّظام الْبيئيّ.*
- *تستند القيم الأخلاقية والجمالية إلى ضمائرنا ووعينا.*

3-59 العوامل المسببة لعمليات الانقراض

- *الْبرمائيّات في تناقص: دراسة حالة.*
- *ضياع البيئة يدمّر غنى الأنواع.*
- *الاستثمار الزائد يقضي على الأنواع بسرعة.*
- *تهدِّدُ الأنواعُ الدخيلةُ الأنواعَ الأصيلةَ وبيئاتِها.*
- *يمكن أن يؤدّي تعكير الأنظمة الْبيئيّة إلى شلال من الانقراضات.*
- *فقدان الأنواع الجوهرية ربما يعكّر الأنظمة الْبيئيّة.*
- *الجماعات الصغيرة بشكل خاص شديدة الحساسية.*

4-59 طرق المحافظة على الأنواع المهددة بالانقراض

- *أحيانًا، يمكن أن تُستعاد البيئة المهدّدة مرة أخرى .*
- *أنقذت برامج التكاثر بالأسر بعض الأنواع.*

5-59 المحافظة على الأنظمة الْبيئيّة

1-59 نظرة عامة على أزمة التّنوّع الْحيويّ

الانقراض حقيقة حياة. فمعظم الأنواع – وربما كلها– ستنقرض في النهاية. أكثر من 99% من الأنواع المعروفة للعلماء (معظمها من سجلات الأحافير) هي الآن منقرضة. مع ذلك، فإنّ معدلات الانقراض الحالية عالية لدرجة الخطر. ومع الأخذ في الحسبان التسارع الكبير في فقدان البيئات، خاصةً في المناطق الاستوائيّة، فقد أفادت نتيجة الحسابات التي أجريت أن 20% تقريبًا من التّنوّع العالمي ربما فُقد في منتصف هذا القرن. إضافةً إلى ذلك، ربما فُقدت بعض الأنواع حتى قبل أن نعرف بوجودها. ويقدِّر العلماء أنّ أقل من 15% من المخلوقات حقيقية النوى في العالم تَمَّ الكشف عنها وإعطاؤها أسماء علمية، وهذه النسبة ربما تكون أقل بكثير فيما يخص الأنواع الاستوائيّة.

هذه الخسائر سوف تؤثر في المجموعات المعروفة أكثر من الأنواع شبه المعروفة. فنحو 50,000 نوع من مجموع 250,000 نوع في العالم من النباتات، و4,000 نوع من أصل 20,000 نوع في العالم من الفراشات، وتقريبًا 2,000 نوع من أصل 8,600 نوع في العالم من الطّيور يمكن أنْ تُفقدَ خلال هذه الفترة. وبالأخذ في الحسبان أنّ النوع البشري موجود فقط منذ أقل من 20,000 سنة من عمر العالم، وهو 4.5 بليون سنة، وأن أسلافنا طوروا الزراعة منذ نحو 10,000 سنة خلت، فهذا إنجاز مذهل – ومشكوك فيه-.

الإنسان الأول (الإنسان البدائي) هو المسؤول عن الانقراضات المحلية

يمكن تعلّم الكثير عن معدلات الانقراض من دراسة الماضي. في أزمان ما قبل التاريخ، حلّت صاعقة مدمرة في أيّ مكان جديد حلّ به الإنسان *Homo sapiens*. فمثلًا، في نهاية العصر الجليدي الأخير، قبل 12,000 سنة تقريبًا، كانت حيوانات أمريكا الشمالية مكونةً من تنوع من ثدييات كبيرة، شبيهة بتلك الموجودة في إفريقيا اليوم: الماموث، والمستودون، والخيول، والجمال، وحيوان الكسلان الضخم الأرضي، والقطط ذات الأنياب الشبيهة بالسيف، والأسود، وغيرها من الكثير من الحيوانات (الشكل 59-1).

بعد وصول الإنسان بفترة قصيرة، انقرض 74-86% من الحيوانات الكبيرة (أي الحيوانات التي تزن أكثر من 100 باوند). ويُعتقدُ أنّ عمليات الانقراض هذه نتجت عن الصّيد، وبشكل غير مباشر، عن حرق الغابات وقطعها. (بعض العلماء يعزون عمليات الانقراض هذه للتغيرات المناخية، ولكن هذه الفرضية لا تفسر لماذا لم يرافق نهايات العصور الجليدية الأقدم عمليات انقراض كبيرة، ولا تفسر كذلك سبب حدوث الانقراض بين الحيوانات الكبيرة ابتداءً، في حين لم تتأثر الأنواع الأصغر).

الشكل 59–1

أمريكا الشمالية قبل أن يسكنها الإنسان. تشمل الحيوانات الموجودة في أمريكا الشمالية قبيل وصول الإنسان الطّيور والثّدييّات الكبيرة، مثل جمل أمريكا الشمالية القديم، والقط ذي الأنياب المسيفة، والكسلان الأرضي الضخم، والحدأة.

وفي العالم كلّه، حدثت نتائج مشابهة بعد وصول الإنسان. فقبل 40,000 سنة، احتلت أستراليا أنواعًا واسعة من الحيوانات الكبيرة، من بينها الجرابيات الشبيهة بأفراس النهر والنمور من حيث الحجم والبيئة، والكنغر الذي طوله 9 أقدام، وسحلية الورل بطول 20 قدمًا. هذه كلها اختفت تقريبًا في الفترة نفسها التي وصل فيها الإنسان.

الجزر الصغيرة أيضًا تمَّ تدميرها. فشهدت جزيرة مدغشقر انقراض 15 نوعًا من الليمور تقريبًا، منها واحد بحجم الغوريلا؛ وفرس النهر القزم، وطائر الفيل الذي لا يطير، *Aepyronis*، وهو أكبر الطّيور التي عاشت على الإطلاق (أكثر من 3 م في الطول ويزن 450 كجم). على جزيرة نيوزيلندا، تعرض 30 نوعًا من الطّيور للانقراض، من بينها 13 نوعًا من طيور الموا، وهي مجموعة أخرى من الطّيور الكبيرة التي لا تطير. ومن المثير للاهتمام أنّ قارة واحدة احتفظت بمثل هذه الحيوانات الكبيرة على ما يبدو، وهي إفريقيا. يتوقع العلماء أنّ سبب نقص عمليات الانقراض في إفريقيا قبل التاريخ ربما نجم عن أنّ الكثير من تطوّر الإنسان وقع في إفريقيا. ولهذا، فإنّ الأنواع الإفريقية كانت تتطوّر مع الإنسان ملايين عدَّة من السنين، ولهذا طورت تَكَيُّفًا معاكسًا لافتراسها من قِبَلِ الإنسان.

استمرت عمليات الانقراض في العصور التاريخية الراهنة

إن معدلات الانقراض التاريخية معروفة أكثر في الطّيور والثّدييّات لأنها؛ أكثر وضوحًا؛ لأنّ حجمها كبير ومدروسة بشكل أفضل. وتقديرات معدلات الانقراض لأنواع أخرى هي تقريبية أكثر. تعتمد البيانات الظاهرة في (الجدول 59-1)، على أفضل الأدلة الموجودة، وهي تُظهر عمليات انقراض مسجلة منذ عام 1600 إلى الآن. تشير هذه التقديرات إلى أنّ 85 نوعًا من الثّدييّات تقريبًا، و113 نوعًا من الطّيور انقرضت منذ عام 1600. وهذا يعني نحو 2.1% من الثّدييّات المعروفة و1.3% من الطّيور المعروفة.

وقعت معظم عمليات الانقراض في الـ 150 سنة الماضية: نوع واحد في كلّ عام بين العامين 1850 و1950، وأربعة أنواع كلّ عام بين العامين 1986 و1990. ويشكل هذا الازدياد في معدّل عمليات الانقراض قلب أزمة التّنوّع الْحيويّ.

لسوء الحظ، فإنّ الوضع على ما يبدو يزداد سوءًا. فمثلًا، عدد أنواع الطّيور التي تعرف بأنها «الأشد تهديدًا بالانقراض» ازداد 8% بين عامي 1996 و2000، وقد أظهر تقرير عام 2002 أنّ نصف نباتات الأرض تقريبًا ربما يكون مهددًا بالانقراض. ويتوقع بعض الباحثين أنّ ثلثي أنواع الْفقريّات كلها يمكن أنْ يختفي في نهاية هذا القرن.

وقعت أغلب عمليات الانقراض التاريخية– إنْ لم يكنْ كلّها – على جزر. فمثلًا، من 85 نوعًا من الثّدييّات التي انقرضت في الـ 400 سنة الماضية، كانت 60% تعيش على الجزر. إن قابلية أنواع الجزر للانقراض قد تعزى إلى عوامل عدة: مثل، أن هذه الأنواع غالبًا ما نشأت في غياب المفترسات، ولهذا فقدت قدرتها على الهرب من الإنسان والمفترسات الدخيلة مثل الجرذان والقطط. إضافة إلى ذلك، أدخل الإنسان منافِسات وأمراضًا؛ فمثلًا، قضت الملاريا على الطّيور في جزر هاواي. أخيرًا، مخلوقات الجزر قليلة نسبيًّا على الأغلب، ولهذا تكون أكثر عرضةً للانقراض، كما سنرى لاحقًا في هذا الفصل.

في السنوات الأخيرة، انتقلت أزمة الانقراض من الجزر إلى القارات. أغلب الأنواع الآن المهددة بالانقراض موجودة على القارات، وستتحمل هذه المناطق وطأة أزمة الانقراض في هذا القرن.

يجادل بعض الناس بقولهم: إنه يجب ألا نهتم لذلك؛ لأنّ الانقراضَ عمليةٌ طبيعيةٌ، وأنّ الانقراض الواسع حدث في الماضي. في الحقيقة، لقد حدثت عمليات الانقراض الواسع مرات عدة في النصف بليون سنة الماضية (انظر الشكل 22-20). ومع ذلك، فعملية الانقراض الواسع الحالية واضحة في نواحٍ عدة. أولًا، إنها العملية الوحيدة التي يُحدِثُها نوعٌ واحد (نحن!). إضافة إلى هذا، وعلى الرّغم من أنّ تنوّع الأنواع يتعافى عادةً بعد ملايين عدة من السنوات (كما ناقشنا في الفصل الـ 22)، إلا أنّ هذا وقت طويل لنحرم أبناءنا وأحفادنا من فوائد التّنوّع الْحيويّ ومتعه.

إضافة إلى ذلك، ليس واضحًا من أنّ التّنوّع الْحيويّ سيستعيد عافيته هذه المرة. بعد آخر عمليات انقراض واسعة، ظهرت أنواع جديدة لتستهلك المصادر الجديدة المتوافرة بسبب انقراض أنواع كانت تستفيد منها سابقًا. اليوم، مع ذلك، مثل هذه المصادر من الصعب توافرها؛ لأن البشر يدمّرون البيئات، ويأخذون المصادر لاستعمالاتهم الخاصة.

الأماكن الحرجة والمهمة للأنواع المستوطِنة مهدّدة بالانقراض بشكل خاص

الأنواع الموجودة في منطقة جغرافية، واحدة، وليس في أماكن أخرى يُقال: إنهّا **مُسْتَوْطِنَةٌ Endemic** لتلك المنطقة. قد تكون المنطقة التي توجد بها الأنواع المستوطِنة كبيرة وواسعة جدًا. فمثلًا، شجرة الكرز الأسود (*Prunus serotina*) مستوطِنة في كلّ أمريكا الشمالية المعتدلة. وبطريقة أكثر نموذجيةً، وعلى الرغم من ذلك، تحتل الأنواع المستوطِنة نطاقات أضيق. يعيش تنين كومودو (*Varanus komodoensis*) على عدد صغير فقط من الجزر الصغيرة في

الجدول 59-1 الانقراضات المسجلة منذ 1600

المجموعة	الانقراضات المسجلة					
	اليابسة	الجزيرة	المحيط	المجموع	عدد الأنواع التقريبي	نسبة الانقراض في المجموعة
ثدييات	30	51	4	85	4.000	2.1
طيور	21	92	0	113	8.600	1.3
زواحف	1	20	0	21	6.300	0.3
أسماك	22	1	0	23	24.000	0.1
لافقريات*	49	48	1	98	1.000.000+	0.01
نباتات زهرية	245	139	0	384	250.000	0.2

* أعداد اللافقريات المنقرضة ربما تكون مقدرة بشكل أقل من الطبيعي بسبب نقص المعلومات عن الكثير من الأنواع (المجموعات الأخرى ربما تكون مقدرة دون الطبيعي للسبب نفسه).

الشكل 59–2

أسياف مونا كيا الفضية *(Argyroxiphium sandwicense)*. أنواع عدة من الأسياف الفضية مستوطنة في مناطق صغيرة. توضح هذه الصورة مرحلتين في دورة حياة النبات.

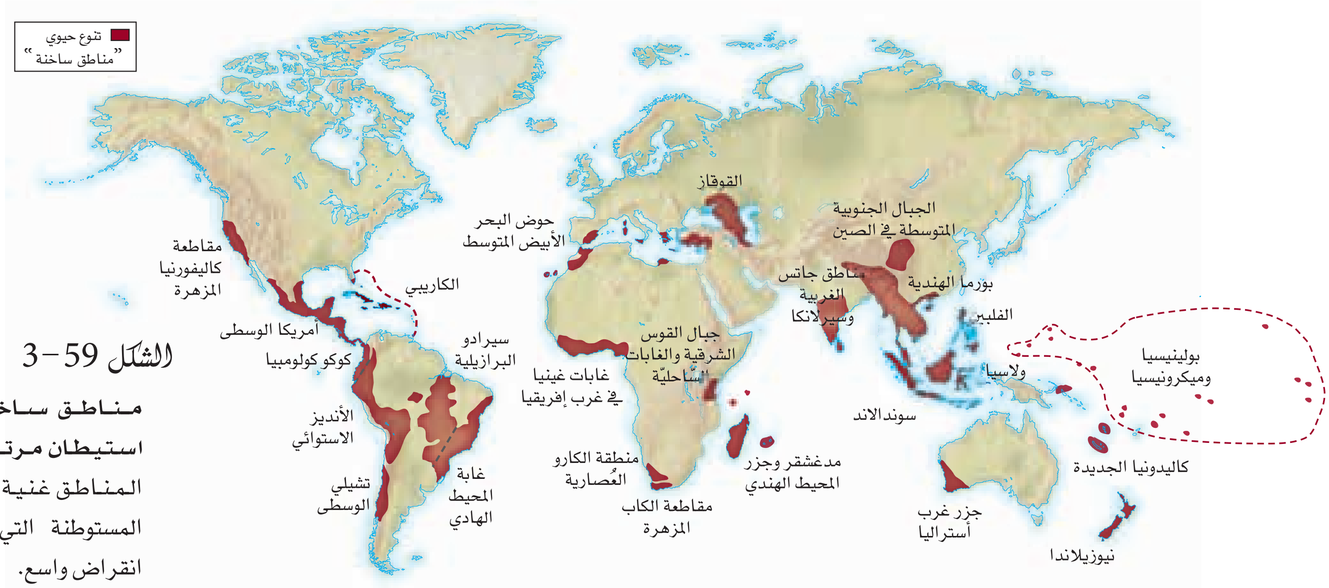
الأرخبيل الإندونيسي، والأسياف الفضية *(Argyroxiphium sandwicense)* و*(macrocephalum)* *A.s* وكلّ منها يعيش في فوهة بركان واحدة على جزيرة هاواي (الشكل 59-3). المناطق الجغرافية المنفصلة، مثل الجزر المحيطة، والبحيرات وقمم الجبال، غالبًا ما تمتلك نسبًا عالية من الأنواع المستوطِنة، وبعضها مُهَدَّدٌ بالانقراض.

يمكن أنّ يختلف عدد الأنواع المستوطِنة للنباتات بشكل كبير من مكان إلى آخر في الولايات المتحدة، فمثلًا، 379 نوعًا نباتيًّا موجود فقط في تكساس، في حين تملك نيويورك نوع نبات مستوطِن واحد فقط. أما كاليفورنيا ببيئاتها المتنوعة، التي تشمل الصحارى، والجبال، وساحل البحر، والغابات القديمة، وأراضي الحشائش، فهي موطنٌ لأنواع نباتات مستوطِنة أكثر من غيرها من الولايات.

الأماكن السّاخنة للأنواع

على مستوى العالم، تقع تراكيز مهمة للأنواع المستوطِنة في مواقع معينة. تَعَرَّفَ علماء المحافظة حديثًا على مناطق تُدعى **المواقع السّاخنة Hotspots**، التي تملك معدل استيطان عالٍ وذات معدّل اختفاء عالٍ أيضًا. مثل هذه المناطق السّاخنة تشمل مدغشقر، وغابات مطرية استوائية متنوعة، وجبال هيمالايا الشرقية، ومناطق ذات مُناخ متوسطي مثل كاليفورنيا، وإفريقيا الشمالية، وأستراليا، ومناطق مُناخية عدّة أخرى (الشكل 59-3 وجدول 59-2). بالمحصلة، 25 من هذه المواقع السّاخنة تَمَّ التّعرّف إليها، وهي تحتوي على نصف الأنواع البرية جميعها في العالم تقريبًا.

أما لماذا تحتوي مثل هذه المناطق على عدد كبير من النباتات المستوطِنة، فهو موضوع نشط في البحث العلمي. فبعض هذه المواقع السّاخنة تقع في مناطق ذات تنوّع عالٍ، ولمثل هذه المواقع السّاخنة قد ينطبق تفسير التّنوّع بشكل عام، بالإنتاجية العالية (راجع الفصل الـ 57). إضافة إلى ذلك، تقع بعض المواقع السّاخنة على جزر منفصلة، مثل نيوزيلندا، ونيوكاليدونيا وجزر هاواي، حيث أنتج التّنوّع التطوري خلال فترات طويلة مواطن حيوية غنية، مكونة من أنواع نباتات وحيوانات لا توجد في أي مكان آخر في العالم.



الشكل 59–3

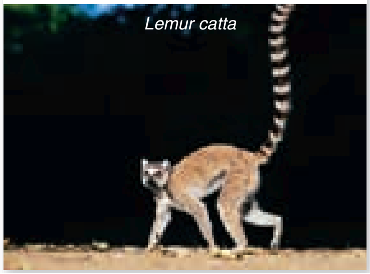
مناطق ساخنة ذات استيطان مرتفع. هذه المناطق غنية بالأنواع المستوطنة التي يهددها انقراض واسع.

مقاطعة الكاب المزهرة

الفلبين

الأنديز الاستوائي

مدغشقر



الجدول 59-2 عدد الأنواع المستوطِنة في بعض المناطق السّاخنة

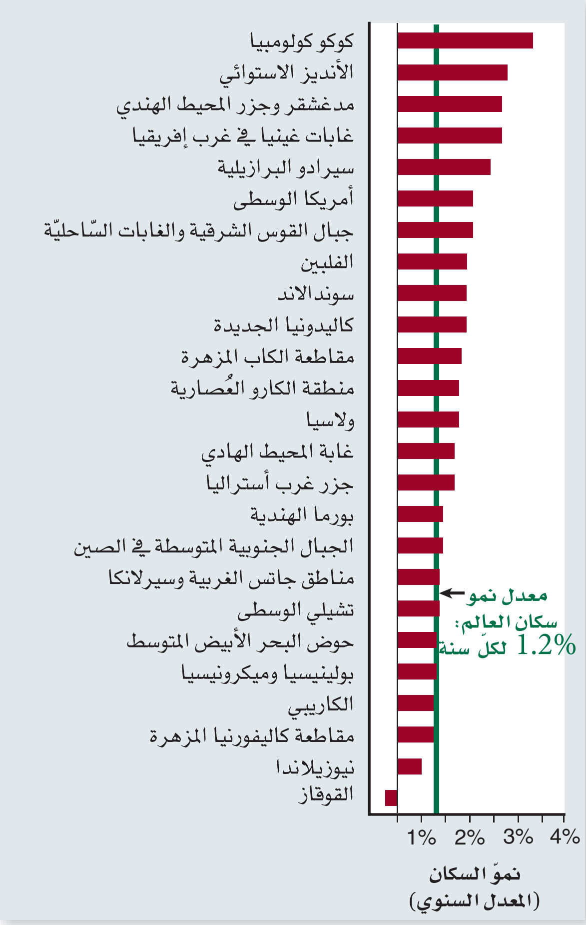
المنطقة	الثّدييّات	الزّواحف	البرمائيّات	النباتات
الغابات الأطلسية السّاحليّة (البرازيل)	160	60	253	6.000
تشوكو أمريكا الجنوبية	60	63	210	2250
الفلبين	115	159	65	5.832
الأنديز الاستوائيّة	68	218	604	20.000
جنوب شرق أستراليا	7	50	24	4.331
مدغشقر	84	301	187	9.704
منطقة الكاب (جنوب إفريقيا)	9	19	19	5.682
مقاطعة كاليفورنيا المزهرة	30	16	17	2.125
كاليدونيا الجديدة	6	56	0	2.551
جنوب وسط الصين	75	16	51	3.500

نموّ جماعة البشر في المواقع السّاخنة

بسبب احتواء المواقع السّاخنة على أعداد كبيرة من الأنواع المستوطِنة، يجب أنْ تكون المحافظة على تنوعها الْحيويّ جزءًا مهمًّا من الجهود لحماية الميراث الْحيويّ للعالم. أو، لننظر إلى الأمر من جهة أخرى، بحماية 1.4% فقط من سطح الأرض العالمي، فإننا نحافظ على 44% من أشجار العالم الوعائية، و35% من فقريّات العالم البريّة.

لسوء الحظ، لا تحتوي المواقع السّاخنة على الأنواع المستوطِنة فقط، ولكن أيضًا على جماعات بشرية تنمو. فعام 1995، احتوت هذه المواقع على 1.1 بليون شخص – 20% من سكان العالم – بكثافات عالية في بعض الأحيان (الشكل 59-4 أ). والأهم من هذا، أنّ الجماعات البشرية كانت تنمو في المواقع جميعها ما عدا واحدًا لكون معدّلات المواليد أعلى من معدلات الوفيات بكثير، وكذلك لأن معدلات الهجرة لتلك المناطق عالية. وفوق كلّ هذا، تجاوز معدّلُ النّموّ المعدّلَ العالميّ في 19 موقعًا ساخنًا (الشكل 59 - 4 ب). في بعض المواقع السّاخنة، كان معدل النّموّ ضعف معدل النّموّ تقريبًا في باقي العالم.

أ.



ب.

الشكل 59-4

الجماعات البشرية في المواقع السّاخنة. أ. كثافة الجماعة البشرية. ب. معدل النّموّ السّكانيّ في المواقع السّاخنة المتنوعة حيويًّا.

استقصاء

لماذا تختلف الكثافة السكانية ومعدلات النّموّ بين المناطق السّاخنة؟

وقد لا يكون مفاجئًا أن كثيرًا من هذه المواقع تتعرض لمعدلات مرتفعة من تدمير البيئات، حيث تستخدم الأرض للزراعة، وللإسكان، وللنمو الاقتصاديّ. فقد اختفى أكثر من 70% من المنطقة الأصلية في كلّ موقع ساخن حاليًا، وفي 14 موقعًا ساخنًا، بقي 15% أو أقل من البيئات الأصلية. ففي مدغشقر، قُدِّرَ أنّ 90% من الغابة الأصلية ضاعت ، هذا على جزيرة، حيث 85% من الأنواع لا توجد في أيّ مكان سواها. وفي غابات الساحل الأطلسي للبرازيل، كان مستوى إزالة الغابات أعلى: فقد اختفى 95% من الغابات الأصلية.

ضغط الجماعة ليس السبب الوحيد في تدمير المواقع السّاخنة. فالاستنزاف الاقتصاديّ لتلبية حاجات الناس المتزايدة في العالم المتقدم يؤدي دورًا مهمًّا. فمثلًا، التقطيع عالي المستوى لأشجار الغابات المطرية الاستوائيّة، الذي يحدث في دول عدة لتوفير الخشب، ينتهي معظمه في الولايات المتحدة، وأوروبا الغربية، واليابان. وبشكل مشابه، أزيلت غابات عدة في أمريكا الوسطى والجنوبية لعمل طرق لمزارع ماشية تنتج لحومًا رخيصة الثّمن لمطاعم الوجبات السريعة. وغالبًا ما تتعرض المواقع السّاخنة في الدول كثيرة السّكّان لخطر البيع أو الاستعمالات التجارية؛ لأنها تقع على أراضٍ باهظة الأسعار، مثل فلوريدا وكاليفورنيا في الولايات المتحدة.

تشير التقديرات الحالية إلى أن التّنوّع الْحيويّ بدأ يقل بمعدلات تنذر بالخطر، وأنّ سبب الفقدان الرّئيس يعود لأنشطة الإنسان في كلّ من أوقات ما قبل التاريخ، وأوقات العصور الحالية.

توجد الأنواع المستوطِنة في مناطق محدَّدة فقط على الأرض؛ المناطق عالية الأعداد بالأنواع المستوطِنة أو المواقع السّاخنة تهددها انتهاكات الإنسان بشكل خاص.

2-59 قيمة التّنوّع الْحيويّ

لماذا علينا أنْ نقلق على فقدان التّنوّع الْحيويّ؟ السبب هو أنّ للتنوع الْحيويّ قيمة لنا بطرق عدة:

- قيمة اقتصادية مباشرة للمُنتَجات التي نحصل عليها من أنواع النباتات، والحيوانات والمخلوقات الأخرى.
- قيمة اقتصادية غير مباشرة للفوائد التي تنتجها الأنواع دون أنْ نستهلكها.
- قيم أخلاقية وجمالية.

القيمة الاقتصادية المباشرة للتنوع الْحيويّ تشمل المصادر اللازمة لحياتنا

للعديد من الأنواع قيمة مباشرة كمصادر للغذاء، وللدواء، وللملابس، وللكتلة الْحيويّة (للطاقة وحاجات أخرى) وللمأوى. معظم محاصيل الغذاء العالمية، مثلًا، مُشتقة من عدد صغير من النباتات تَمَّ تدجينها أصلا من نباتات برية في المناطق الاستوائيّة وشبه الجافة. ولهذا السبب، تحتوي العديد من أهم محاصيلنا تنوعًا وراثيًا قليلًا نسبيًا (مساويًا لتأثير المؤسس، راجع الفصل 20)، في حين تحتوي أقاربها البرية تنوعًا كبيرًا.

في المستقبل، قد يكون التّنوّع الْوراثيّ مطلوبًا من السلالات البرية لهذه الأنواع إذا أردنا تحسين الإنتاج، أو نجد طريقة لاشتقاق نباتات جديدة مقاومة للحشرات الضارة. وفي الحقيقة، بَيَّنَتْ تجارب اشتقاق زراعية حديثة أهمية المحافظة على الأقارب البرية للمحاصيل الشائعة وقيمتها. فمثلًا، بتزاوج البندورة التجارية مع الأنواع الصغيرة ذات الألوان الغريبة من البندورة البرية والموجودة في جبال بيرو، استطاع العلماء زيادة إنتاج المحاصيل 50%، مع زيادة المحتوى الغذائي واللون.

يعتمد نحو 70% من البشر حول العالم بشكل مباشر على النباتات كمصدر لدوائهم. بالإضافة لذلك، 40% تقريبا من الأدوية الموصوفة وغير الموصوفة من قِبَلِ الطّبيب المُستعملة اليوم تحوي مكونات فعّالة مستخلصة من النباتات أو الحيوانات. فالأسبرين، وهو أكثر الأدوية استعمالًا، أُستخلص في البداية من أوراق أشجار الصفصاف الاستوائيّة، *Salix alba*. وأعطت نباتات الونكة المزهرة من مدغشقر أدوية ناجحة لمقاومة اللوكيميا عند الأطفال (الشكل 59–5)، وأنتجت أدوية

أ.

ب.

الشكل 59–5

الونكة (عين القط) المزهرة.

أ. يُستخلص دواءان من الونكة المزهرة (*Catharanthus roseus*) من مدغشقر، فنبلاستين وفنكرستين حيث يُستعملان لعلاج لوكيميا الأطفال بفعاليّة، ويرفعان نسبة فرصة الشفاء من 20 % إلى 95%.

ب. أدوية معالجة السرطان، تاكسول (taxol) استخرجت من قلف شجرة الطقسوس. (*Taxus brevifolia*).

فعّالة في معالجة أنواع عدة من السّرطان وأمراض أخرى من أشجار الطّقسوس الأطلسيّة.

واستطاع علماء الأحياء حديثًا فقط إتقان التقنيات التي تجعل في الإمكان نقل الجينات من نوعٍ إلى آخر. لقد بدأنا الآن باستعمال جينات من مخلوق آخر لمصلحتنا (انظر الفصل الـ 15). لقد بدأنا الآن بما يسمى «سبر الجينات» للمحتويات الجينية للنباتات والحيوانات بحثًا عن جينات مفيدة. وقد تمكّنا من فحص نسبة ضئيلة فقط من مخلوقات الأرض لمعرفة ما إذا كانت تملك جينات بصفات مفيدة للإنسان.

إذن، بالمحافظة على التّنوّع الْحيويّ، نُبقي على خيار اكتشاف عوائد مفيدة في المستقبل. ولسوء الحظ، يتعرض الكثير من الأنواع الواعدة في بيئات، مثل الغابات المطرية الاستوائيّة، للتدمير بمعدلات تنذر بالخطر.

القيمة الاقتصادية غير المباشرة مشتقة من خدمات النّظام الْبيئيّ

المجتمعات الْحيويّة المتنوعة مهمة جدًا للنظام الْبيئيّ الصّحّي، فهي تحافظ على النوعية الكيميائية للماء الطبيعية، وتحمي الأنظمة البيئة من العواصف والجفاف، وتحفظ التربة، وتمنع فقدان المعادن والعناصر الغذائية، وتلطّف المُناخ المحليّ والإقليميّ، وتمتصّ التّلوّث، وتشجّع تحطيم الفضلات العضوية وتدوير المعادن.

وقد ناقشنا في (الفصل الـ 57)، الدليل على أنّ ثبات الأنظمة الْبيئيّة وإنتاجها مرتبطان بغنى الأنواع. فبتدمير التّنوّع الْحيويّ، نكوّن ظروفًا أقل استمرارية، وأقل إنتاجية تشجّع التّصحّر، وتسرّب المياه، والتشبّع بالمعادن، ونتائج غير مرغوبة حول العالم.

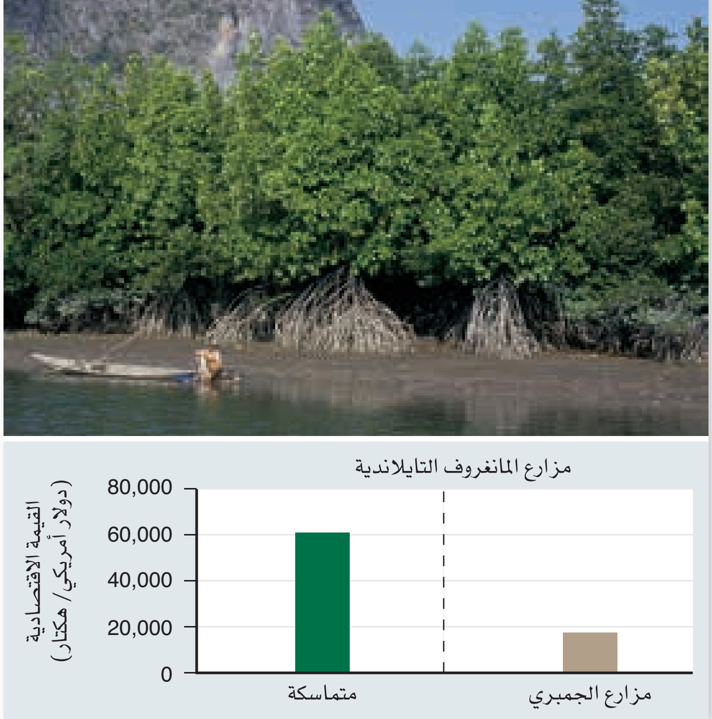
أهمية البيئات المتماسكة

استطاع علماء الاقتصاد أخيرًا مقارنة القيمة الاجتماعية من نواحٍ مالية للبيئات المتماسكة مقارنةً بقيمة تدمير مثل هذه البيئات. وما يدهش، أنه في معظم الدراسات التي أُجريت حتى الآن، كانت الأنظمة الْبيئيّة المتماسكة أكثر قيمة من ناحية الأنواع الناشئة مقارنة مع تدميرها. في تايلاند، مثلًا، أزيلت بيئات نبات المانجروف السّاحليّة، لإنشاء مزارع الجمبري. وعلى الرّغم من أنّ ناتج الجمبري كان مرتفعًا فإن هذه القيمة لا توازي الفوائد التي يمكن جنيها من الخشب، وإنتاج الفحم، وصيد السّمك، والحماية من العواصف التي يوفرها نباتات المانجروف (الشكل 59-6أ).

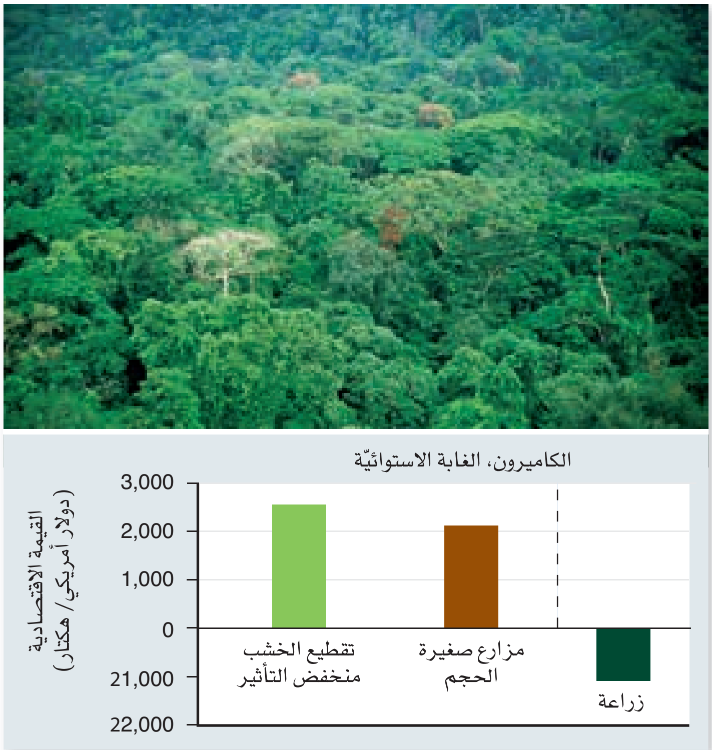
بشكل مشابه، وفرت الغابات المطرية الاستوائيّة المتماسكة في الكاميرون، غرب إفريقيا، الفاكهة ومواد أخرى. وأدت إزالة الغابات من أجل الزّراعة، أو زراعة النّخيل إلى تعريةٍ لوّثتْ بدورها جداولَ الماء، وزادت من الفيضانات. وبجمع النفقات والفوائد في الخيارات الثلاثة، كان للإبقاء على الغابات المتماسكة قيمة اقتصادية أعلى (الشكل 59-6 ب).

دراسة حالة: مُستَجمع الأمطار في مدينة نيويورك

ربما كان أشهر الأمثلة على قيمة الأنظمة الْبيئيّة المتماسكة يوضحه مُستَجمع الأمطار في مدينة نيويورك. 90% من الماء لمناطق نيويورك التي يسكنها 9 ملايين شخص تأتي من جبال مقتل القط والمياه القريبة القادمة من نهر ديلاوير (الشكل 59-7). تُجمّعُ المياه التي تجري من مناطق جبلية وقروية تبعد أكثر من 4000 كم^2 داخل خزانات، ومن ثَمَّ تُنقلُ عبر قناة مياه لأكثر من 136.8 كم إلى مدينة نيويورك بمعدل 4.9 ملايين لتر يوميًّا.



أ.



ب.

الشكل 59-6

القيمة الاقتصادية للمحافظة على البيئات. أ. المانغروف في تايلاند ذو قيمة أكبر من مزارع الجمبري. ب. الغابات المطرية في الكاميرون توفر فوائد اقتصادية إنْ تركت في حال سبيلها أكثر من تدميرها، ومن ثم تُستخدم أراضيها لأهداف أخرى.

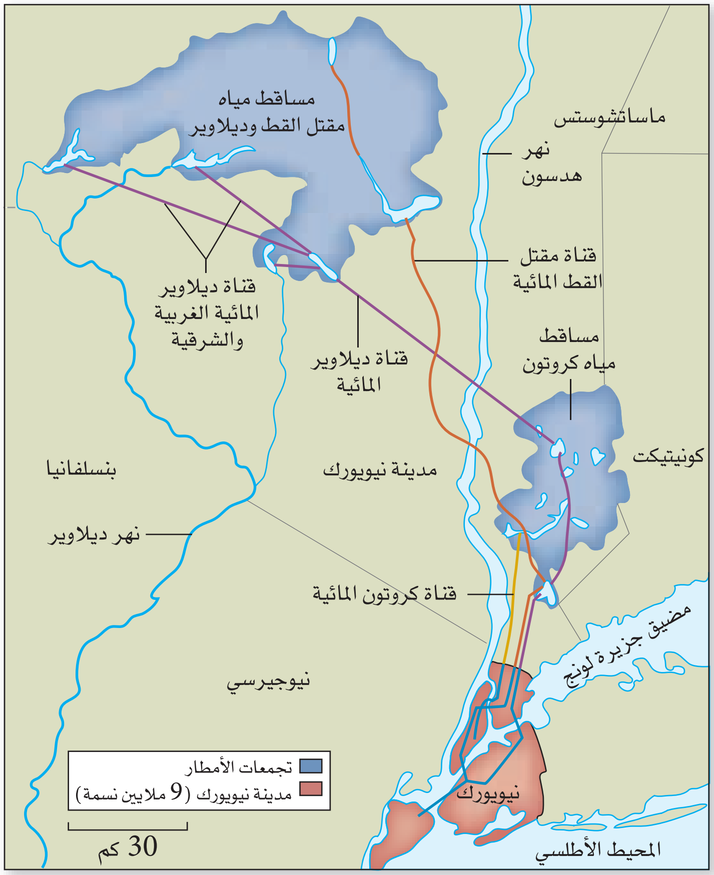
؟ استقصاء

إذا أُقيمت مزارع الجمبري على بيئات مانغروف مزالة، فإنها تدرّ مالًا وفيرًا. كيف يمكن لإزالة المانغروف ألّا تكون شيئًا إيجابيًّا من الناحية الاقتصادية؟

عام 1990، واجهت مدينة نيويورك معضلة؛ طالبت أنظمة المياه الفدرالية بمياه أكثر نقاءً، على الرّغم من أنّ العمران والتّلوّث في مناطق مصدر المياه كانت تهدّد نوعية المياه. كان أمام المدينة خياران: إما أنْ تعمل على حماية النّظام الْبيئيّ القائم لكي تستطيع إنتاج ماء نظيف، أو أنْ تُنشئ مصانع للتنقية لتنظيفها عند وصولها. جعل التحليل الاقتصاديّ الخيار واضحًا: سيكلف بناء المصانع 6 بلايين دولار، مع كلفة تشغيل سنوية مقدارها 300 مليون دولار، في حين يمكن لصرف بليون دولار خلال 10 سنوات أنْ يحفظ النّظام الْبيئيّ، ويُبقى الماء نقيًّا. وكان القرار سهلًا.

المقايظات الاقتصادية *(Economic trade – offs)*

توفّر هذه الأمثلة بعض الأفكار حول قيمة الخدمات التي تقدمها الأنظمة البيئة. ولكن الإبقاء على الأنظمة البيئة ليس دائمًا أكثر قيمة من تحويلها إلى استعمالات أخرى. من المؤكد أنه عندما نشأت الولايات المتحدة، وكانت الأراضي متوافرة، كان تحويل الأنظمة الْبيئيّة مجديًا اقتصاديًّا. حتى في هذه الأيام، قد يكون تدمير البيئة في بعض الأحيان مُفَضّلًا اقتصاديًّا. على الرّغم من ذلك، ما زلنا لا نعرف



الشكل 59–7

مصادر مياه مدينة نيويورك. تحصل نيويورك على الماء من مجمّعات مياه مطر بعيدة. المحافظةُ على تماسك البيئة في هذه المناطق أرخصُ من بناء مصانع جديدة لمعالجة المياه.

الكثير عن الطرق الكثيرة التي تقدم بها الأنظمة الْبيئيّة خدماتها. في الكثير من الحالات، لا نعرف قيمة الأنظمة الْبيئيّة بوضوح إلا بعد فقدانها، وظهور آثار سلبية غير متوقعة، مثل ازدياد الفيضانات، والتّلوّث، وتناقص هطل الأمطار، والقابلية للأعاصير تصبح أكثر وضوحًا.

الجدل نفسه يمكن إجراؤه من أجل حفظ نوع معين في الأنظمة الْبيئيّة. وبالأخذ في الحسبان الكمية القليلة التي نعلمها عن بيولوجيا معظم الأنواع، وبالتحديد في المناطق الاستوائيّة، فمن المستحيل أنْ نتوقع نتائج زوال نوع ما.

تخيل أخذ قائمة لقطع طائرة، ومن ثَمَّ تغيير عدد في خانة أرقام قطعة واحدة من قطع الطائرة عشوائيًّا. يمكن ربما أنْ تغير مسند مقعد إلى لفّة ورق تواليت ، أو يمكن أنْ تغير بكل سهولة مفتاح لسان قفل يحمل الجناح إلى قلم رصاص. بإزالة التّنوّع الْحيويّ، نحن نقامر بمستقبل الأنظمة الْبيئيّة التي نعتمد عليها، والتي لا نفهم مِن وظيفتها إلا القليل.

في السّنوات الحديثة، ظهر تخصص علم الاقتصاد الزِّراعيّ لدراسة الفوائد الاجتماعية للأنواع والأنظمة الْبيئيّة، وكيف يمكن تقييمها بشكل مناسب. المشكلة هنا مضاعفة مرّتين: أولًا، حتى وقت قريب، لم يكن هناك تقدير جيد للقيمة المادية للخدمات التي تقدمها الأنظمة الْبيئيّة، وهذا وضع كما رأيت يتغيّر الآن. المشكلة الثانية، أنّ الأشخاص الذين يكسبون فوائد التدمير الْبيئيّ عادة ليسوا الأشخاص أنفسهم الذين يدفعون التكاليف. فمثلًا، في مثال أشجار المانغروف، جنى مزارعو الجمبري المكاسب المالية، في حين دفع السكان المحليون التكاليف. الشّيء نفسه ينطبق على المصانع التي تسبّب تلوث الهواء أو الماء. علماء الاقتصاد الْبيئيّ يبتكرون طرقًا ملائمة لتقييم استخدام البيئة وتنظيمها بطرق يمكن لها أنْ تُضخّم الفوائد نسبة إلى التكاليف للمجتمع ككلّ.

تستند القيم الأخلاقية والجمالية إلى ضمائرنا ووعينا

يعتقد كثيرون أنّ المحافظةَ على التّنوّع الْحيويّ موضوعٌ أخلاقيٌّ؛ لأنّ كلّ نوع بحد ذاته ذو قيمة، حتى لو كان البشر غير قادرين على استثماره أو الاستفادة منه. هؤلاء الناس، يشعرون بأنّ المسؤولية تأتي مع القدرة على استثمار أنواع أخرى وتدميرها: لأننا المخلوقات الوحيدة القادرة على التخلص من عدد كبير من الأنواع، وإحداث خلل في الأنظمة الْبيئيّة، وحيث إننا المخلوقات الوحيدة القادرة على انتقاد ما يجري، لذا يجب أنْ نتصرف بوصفنا حرسًا أو مسؤولين عن تنوع الحياة حولنا.

تقريبًا، لا أحد ينكر القيمة الجمالية للتنوع الْحيويّ – سلسلة جبال غير مأهولة، أو زهرة جميلة، أو فيل ضخم – ولكن كيف نضع قيمة للجمال أو على تحديد الكثير منا لمشاعره عندما يكون في محيط طبيعي؟ ربما أفضل ما يمكننا فعله معرفة مقدار شعورنا العميق للفقدان الذي سنحسّ به إن فقدنا هذا التنوع.

التّنوّع الْحيويّ له قيمة عظيمة بحد ذاته، وكذلك لفوائده الاقتصادية المباشرة التي يوفرها، ولفوائده الاقتصادية غير المباشرة على شكل مساهمات في صحة الأنظمة الْبيئيّة التي نعتمد عليها، وللجمال الذي يوفره. البشر في موقع فريد لوضع قرارات تخص استعمالهم للبيئة.

3-59 العوامل المسبّبة لعمليات الانقراض

إن أسبابًا عدّة، منفردة أو مجتمعة، مسؤولة عن عمليات الانقراض (الجدول 3-59). من ناحية تاريخية، كان الصّيد الجائر السّبب الرّئيس للانقراض؛ وعلى الرغم من أنه لا يزال عاملًا، فإن فقدان البيئة هو المشكلة الأساس لمعظم المجموعات هذه الأيام، ويأتي إدخال الأنواع في المرتبة الثانية. يمكن أنْ تسهم عوامل كثيرة كذلك في انقراض الأنواع، وهذه تشمل إعاقة تفاعلات النّظام الْبيئيّ، والتّلوّث، وفقدان التّنوّع الجينيّ، والاضطراب بسبب الكوارث، التي تحدث طبيعيًّا أو بسبب الإنسان.

يمكن أنْ يؤثّر أكثر من واحد من هذه العوامل في الأنواع. في الحقيقة، قد يحدث تفاعل متسلسل يُعِدّ (يحضر) فيه تأثير عامل ما الأنواع مسبقًا لتصبح أكثر تأثرًا بعامل آخر. فمثلًا، قد يؤدي تدمير البيئة إلى انخفاض نسبة المواليد وزيادة معدلات الوفيات. نتيجة لذلك، تصبح الجماعات أقل عددًا وأكثر تجزئة، وذلك يجعلها أكثر عُرضة للكوارث مثل الفيضانات أو حرائق الغابات، ما قد ينهي الجماعات. وإنه عندما تصبح البيئة مُجزّأة أكثر، تصبح الجماعات منعزلة، لذلك يقل التبادل الجيني، ولا يعاد استعمار المساحات التي دُمِّرت بسبب الكوارث من جديد. أخيرًا، كلما أصبحت الجماعات صغيرة جدًا، يزداد التزاوج الداخلي، ويضيع التّنوّع الْوراثيّ بسبب الانجراف الْوراثيّ، مقللًا من تلاؤم الجماعة بصورة أكبر. أيّ من العوامل يؤدي دور رصاصة الرحمة الأخيرة ربما لا يكون له أيّ علاقة؛ العوامل الكثيرة والتفاعلات بينها، قد تسهم في انقراض الأنواع النهائي.

الْبرمائيّات في تناقص: دراسة حالة

عام 1963، كان عالِم الْبرمائيّات سافيج Jay Savage يتجول في غابة الغيمة البدائية في كوستاريكا. وفي أثناء بحثه عن أحد المنحدرات، لم يصدّق عينيه. كان أمامه تجمع ضخم للعلاجيم (ضفادع الطين) وهي تتكاثر. وما أدهشه ألوان هذه الضفادع: برتقالي فاتح يأخذ الأبصار، لا يشبه أيّ شيء شاهده في حياته من قَبْل (الشكل 59-8). لون ضفادع طين كان مدهشًا لدرجة أنّ سافيج ظنّ أنّ أصحابه يمزحون معه، وأنهم طلوا العلاجيم بطريقة ما باللون البرتقالي. وحيث أدرك سافيج أنّ هذا لم يكن ما حدث قطّ، بدأ بدراسة العلاجيم، واصفًا نوعًا جديدًا من العلجوم؛ إنه الضفدع البرتقالي، *Bufo periglenes*.

شوهد عدد كبير من العلاجيم خلال 24 سنة المقبلة في مواسم التكاثر في الرّبيع. وعُرف مكان وجودهم؛ في مستودع غابة الغيمة، وهو مكان محمي جيدًا، ومتماسك، ونظام بيئي فعّال، وعلى ما يبدو، فإنه نموذج ناجح للمحافظة على المخلوقات الحية. بعد ذلك، عام 1988، شوهد عدد قليل من العلاجيم، وعام 1989، شوهد ذكر واحد فقط. منذ ذلك الحين، وعلى الرّغم من الجهود المضنية، لم يُشاهَد أيّ علاجيم برتقالية.

وعلى الرّغم من وجودها في نظام بيئي محمي جيدًا، ودون أيّ تهديدات من التّلوّث، أو الأنواع الدخيلة، أو الاستعمال الجائر، أو أيّ عامل آخر، فقد انقرضت أنواع الضفادع هذه، تحت أعين علماء المحافظة؛ كيف حدث هذا؟

الشكل 59-8

نوع منقرض. مجمع تكاثر الضفدع الذهبي *Bufo periglenes* الذي شوهد في البرية آخر مرة سنة 1989.

الجدول 3-59	**أسباب الانقراض**				
نسبة الأنواع التي تتأثر بعامل معين*					
المجموعة	فقدان الموقع (البيئة التي تعيش فيها)	الاستغلال الزائد	إدخال نوع	أخرى	غير معروف
الانقراضات					
الثّدييّات	19	23	20	2	36
الطّيور	20	11	22	2	45
الزّواحف	5	32	42	0	21
الأسماك المهددة بالانقراض	35	4	30	4	48
الثّدييّات	68	54	6	20	-
الطّيور	58	30	28	2	-
الزّواحف	53	63	17	9	-
الأسماك	78	12	28	2	-

* بعض الأنواع ربما تتأثر بأكثر من عامل واحد، لهذا، فبعض الأسطر الأفقية قد تتجاوز 100%.

الضفادع في مأزق

فـي المؤتمر العالمي الأول لعلماء الْبرمائيّات سنــة 1989 في مدينة كانتربيري، بريطانيـا، التقى خبراء الضفادع من أنحاء العالم لمناقشة موضوعات المحافظة المتعلقـة بالضفـادع والعلاجيـم. فـي هذا اللقـاء، أصبح مـن الواضـح أنّ قصة العلاجيـم الذهبية ليست هي الوحيدة من نوعهـا. فقد أعلن الخبراء عن أكثر من حالـة فقـدان مشابهة: جماعات الضفادع التي كانت فـي وقت ما منتشرة تتناقص الآن، أو اختفت نهائيًّا.

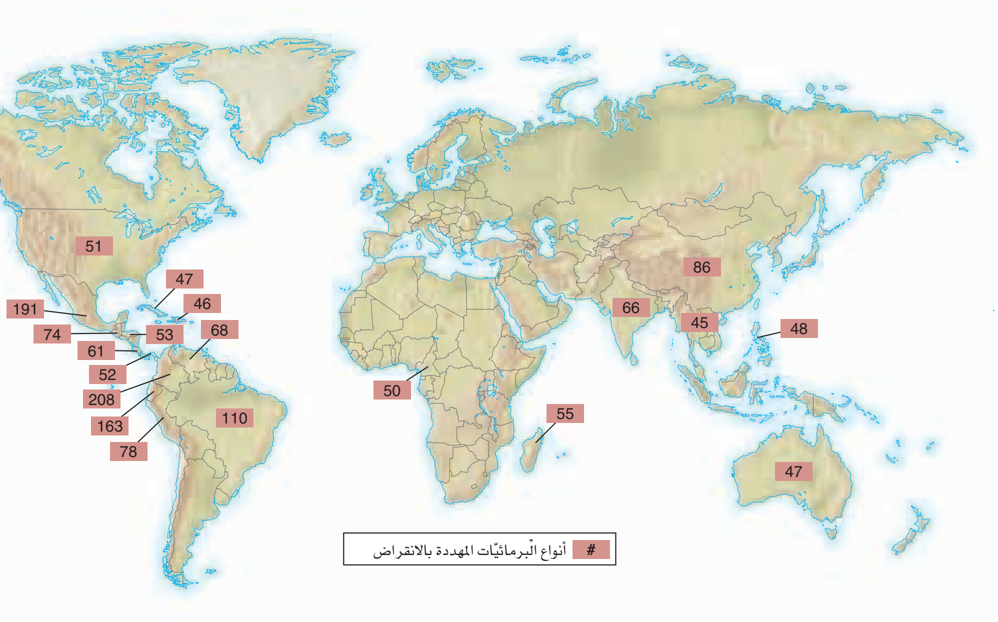
منذ ذلك الحين، صرف العلماء وقتًا وجهدًا كبيرين لتحديد ما إذا كانت الزّواحف والضفادع حقًّا في خطر، وإذا كانت كذلك، فلماذا؟ لسوء الحظ، يظهر أنّ الوضع أسوأ مما ظنّ العلماء. عام 2005، أعلن خبراء الْبرمائيّات أنّ 43% من كلّ أنواع الزّواحف تعرضت لنقصان في حجم الجماعة، وأنّ 3/1 أنواع الْبرمائيّات جميعها مهدّدة بالانقراض في دول مختلفة مثل الأكوادور، وفنزويلا، وأستراليا، والولايات المتحدة (الشكل 59-9).

إضافة إلى ذلك، قد تكون هذه الأرقام أقل من المتوقع؛ فمعلومات قليلة تصل من كثير من مناطق العالم، مثل جنوب شرق آسيا، وإفريقيا الوسطى. في الحقيقة، يظنّ الباحثون أنّ أكثر من 100 نوع في سريلانكا انقرض حديثًا، والأخبار ليست مفاجئة ربّما إذا علمنا أنّ 95% من الغابات المطرية في العالم اختفت أيضًا من وقت قريب.

أسباب الاهتمام

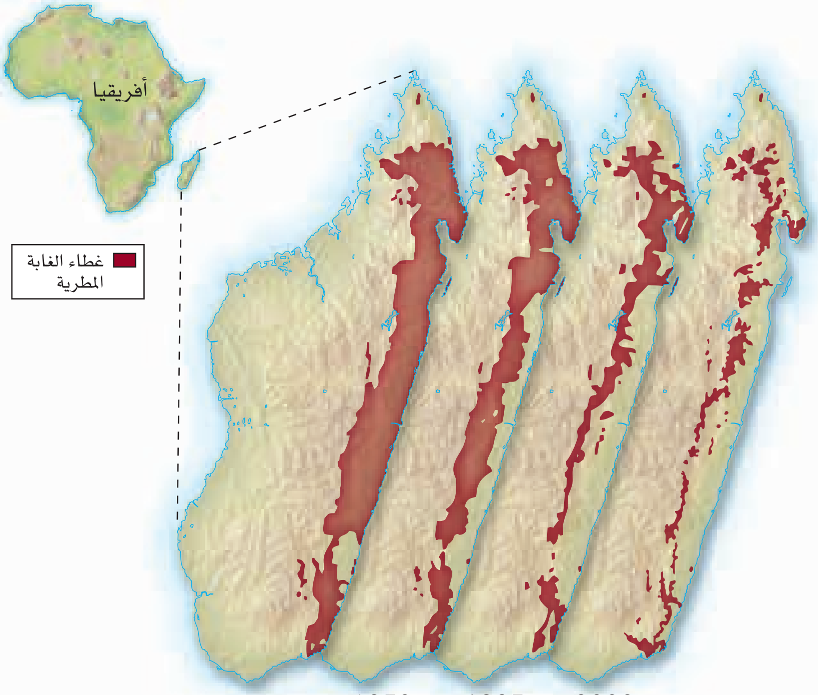
إن تناقص أعداد الْبرمائيّات مقلق لأسباب عدة: أولًا، الكثير من الأنواع – العلاجيم الذهبية – تناقصت في البدائية، وهي بيئة محمية جيدًا. فإذا انقرضت المخلوقات في مثل هذه المناطق، فكيف إذن سنحمي التّنوّع الْحيويّ في العالم ككل. ثانيًا، الكثير من أنواع الْبرمائيّات حسّاسة لحالة البيئة بسبب جلدها الرطب، الذي يسمح بدخول المواد الكيميائية إلى جسمها من البيئة، وإنّ استخدامها للبيئات الرطبة هو في مراحل اليرقات، التي يلزمها مياه غير ملوثة. بعبارة أخرى، الْبرمائيّات ربما تشبه طيور الكناري التي استخدمت سابقًا للكشف عن مشكلات نوعية الهواء في مناجم الفحم. إذا أغمي عليه، فهذا يشير إلى عمال المنجم أنه وجب عليهم الخروج منه. ثالثًا، لا يوجد سبب منفرد واضح لتناقص أعداد الْبرمائيّات، على الرّغم من أنّ سببًا واحدًا قد يثير الاهتمام. كذلك يُقترح أنّ التعاون العالمي يمكن أنْ يعكس اتجاه المنحنى، كما حدث مع مواد كلوروفلوروكربون الكيميائية وتناقص مستويات الأوزون (راجع الفصل الـ 58). على الرغم من ذلك، تأثرت أنواع مختلفة بمشكلات مختلفة، وتشمل تدمير البيئات، والاحتباس الحراري، والتّلوّث، وتناقص مستويات الأوزون الستراتوسفيري، وانتشار الطفيليات والأنواع الدخيلة.

يشير هذا إلى أن البيئة العالمية تتلف بطرق عدة. فهل يمكن أنْ تعدّ الْبرمائيّات "طيور الكناري" للعالم، وتُستخدم بوصفها مؤشرات للدلالة على أنّ البيئة العالمية في مشكلة كبيرة؟



الشكل 59-9

أزمة انقراض الْبرمائيّات. تشير المربعات إلى عدد الأنواع المهددة حول العالم. هذه الأرقام تراجعت بسرعة إلى الأعلى بعد أنْ ركز العلماء انتباههم على الأنواع المعروفة بشكل أقل، وتبين الكثير منها أنها في خطر شديد.



الشكل 59-10

الانقراض وتحطيم البيئة. غطاء الغابة المطرية الذي يغطي الساحل الشرقي لمدغشقر، وهي جزيرة على ساحل إفريقيا الشرقية، كان قد دُمِّرَ وقُطِعَ بشكل متزايد من قِبَلِ سكان الجزيرة من البشر. اختفى 90% من غطاء الغابة الأصلي للساحل الشرقي. الكثير من الأنواع انقرض، والكثير من الأنواع الأخرى مهدّد بالانقراض، ومن ضمنها 16 من أصل 31 من رئيسيات مدغشقر.

ضياع البيئة يدمّر غنى الأنواع

كما يشير الجدول 59-3، يُعدّ ضياع البيئة من أهم أسباب الانقراض الحديث. وبالأخذ في الحسبان التدمير القائم لكلّ أنواع البيئات، من الغابة المطرية إلى قيعان المحيط، فإنّ هذا يجب ألا يسبب لنا أيّ دهشة. البيئات الطبيعية يمكن أنْ تتأثّر بشدّة من البشر بأربع طرق:

1. **التحطيم (التّدمير)**
2. **التّلوّث**
3. **الإخلال**
4. **تجزئة البيئة**

تحطيم البيئة

يمكن لجزء بسيط من البيئة المخصص لنوع معين أن يتحطّم، ويُدمّر. يحدث هذا التّحطيم بشكل شائع في الحصد "الواضح" للخشب، وعند حرق الغابة الاستوائيّة لتهيئة أراضٍ للمراعي، وللتطوير الاقتصاديّ، وبناء المدن. لقد كان قطع الغابات ولا يزال، من أكثر أشكال تخريب البيئات انتشارًا (الشكل 59-10).

الكثير من الغابات الاستوائيّة تَمَّ قطعها وحرقها بمعدّل 1% أو أكثر كلّ سنة. لتقدير أثر نقصان البيئات المتوافرة للمخلوقات، يستعمل علماء الأحياء غالبًا الملاحظة المشهورة: المناطقُ الأكبرُ تدعمُ أنواعًا أكثر (انظر الشكل 57-22).

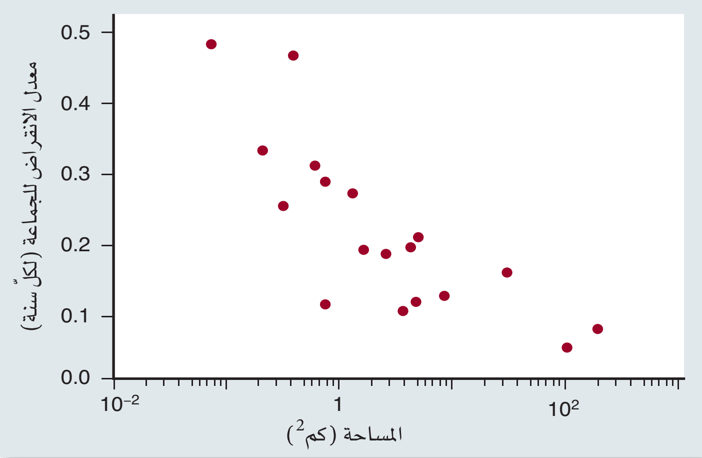
وعلى الرّغم من أنّ هذه الملاحظة تختلف بحسب المنطقة الجغرافية، ونوع المخلوق، ونوع المنطقة، فبشكل عام يؤدي 10 أضعاف زيادة في المنطقة إلى مضاعفة أعداد الأنواع تقريبًا. هذه العلاقة تقترح، وبشكل عكسي، أنه إذا تَمَّ تخفيض حجم بيئة ما 90%، بحيث لا يتبقى إلا 10%، فسوف يضيع نصف الأنواع. يأتي إثبات هذه الفرضية من دراسة معدّل انقراض الطّيور على جزر في فنلندا (أي، جزر بنوع معين من البيئات محاطة ببيئة غير مناسبة) حيث وجد أنّ معدّل انقراض جماعة ما يتناسب عكسيًّا مع حجم الجزيرة (الشكل 59-11).

التّلوّث

يمكن أنْ تتحطّم البيئة بسبب التّلوّث الذي قد يؤدي إلى عدم قدرة بعض الأنواع على الحياة في تلك البيئة. يحدث التّحطيم بسبب أنواع كثيرة من التّلوّث تمتد من المطر الحمضي إلى المبيدات. البيئة المائية بشكل محدد أكثر تعرضًا للانقراض؛ فمثلًا، الكثير من البحيرات الشمالية في أوروبا، وشمال أمريكا جرى تعقيمها (لم يبقَ فيها شيء) بشكل أساسي بسبب الأمطار الحمضية (الفصل الـ 57).

الإخلال

أنشطة الإنسان ربما تخلّ في البيئة لدرجة تجعلها غير قابلة للاستيطان من بعض الأنواع. فمثلًا، سبَّبَ زوار الكهوف في الاباما وتينيسي تناقصًا شديدًا للوطاويط خلال فترة 8 سنوات، بعضها لدرجة 100%. عندما كانت الزيارات أقل من زيارة في الشهر، فُقد أقل من 20% من الوطاويط، ولكن الكهوف التي تَمَّ بها أكثر من 4 زيارات في الشهر عانت تناقصًا في الجماعات تراوح بين 86% - 95%.



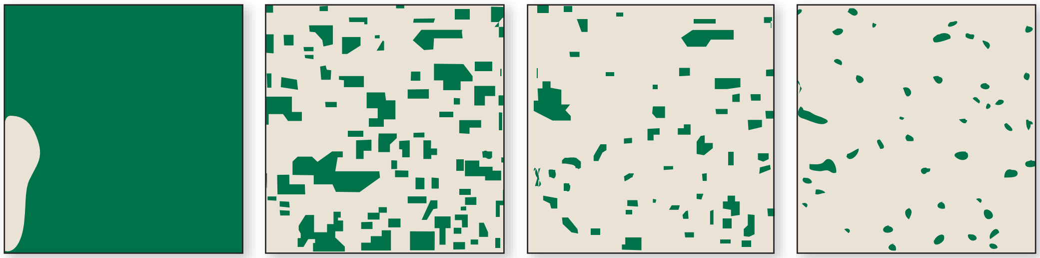
الشكل 59-11

الانقراض ومساحة الجزيرة. تشير الأرقام إلى معدلات نسب الانقراض لجماعات الطّيور وعلاقتها مع مساحة البيئة على سلسلة من الجزر الفنلندية. تظهر الجزر الأصغر معدلات انقراض عالية جدًا.

استقصاء

لماذا يزداد معدل الانقراض بنقصان مساحة الجزيرة؟

الشكل 59–12



تجزئة بيئة الأراضي الخشبية. منذ استقرار الإنسان في كاديز تاون شب، بوسكنسن، تناقصت الغابة بشكل كبير مما يقارب غطاء متواصلًا إلى قِطَع أراضٍ خشبية منفصلة، تغطي أقل من 1% من المنطقة الأصلية.

تجزئة البيئة

لا يؤدي فقدان البيئة لنوع ما عادةً إلى نقصان أعداد الجماعات فقط، ولكن أيضًا إلى تجزئة البيئة إلى قطع صغيرة غير متصلة (الشكل 59-12). قد تتجزأ البيئة بطرق غير واضحة، مثلًا عند دخول الطرق والسكن إلى غابة ما. يكون الأثر بتجزئة الجماعة التي تعيش في البيئة إلى سلسلة من الجماعات الأصغر، وغالبًا مع تبعات كارثية بسبب العلاقة بين حجم البيئة ومعدّل الانقراض. وعلى الرّغم من عدم توافر بيانات مفصلة، يعتقد أنّ تجزئة البيئة البرية في المناطق المعتدلة النامية قويّ.

عندما تتجزأ البيئة، ويقلّ حجمها، فإنّ نسبة البيئة التي تكون على الحدود، أو على الحافة تزداد. يمكن **لتأثيرات الحافة Edge effects**، وبشكل واضح، أن تُحطم فرصة نجاة جماعة ما. يمكن أن يقلل التغيّر في المُناخ المحلي (مثل درجة الحرارة، والرّياح، والرطوبة) قرب الحافة من البيئة المناسبة لأنواع عدة أكثر من التحطيم الفيزيائي. في قطع (أجزاء) منفصلة من الغابة المطرية، مثلًا، تتعرض الأشجار التي على الحافة إلى الشّمس مباشرةً، ونتيجة لذلك، تتعرض لظروف أسخن، وأكثر جفافًا من الأشجار التي تواجه الرطوبة والبرودة في داخل الغابة، وهذا يؤدي إلى تأثير سلبيّ في حياتها ونموها. في إحدى الدراسات، تناقصت الكتلة الحيويّة للأشجار التي تبعد 100 م عن حافة الغابة بـ 36% بعد أول 17 سنة من التجزئة والعزل.

أيضًا، تفتح زيادة حواف البيئة فرصًا لبعض أنواع الطفيليات والمفترسات التي تكون أكثر فعاليةً على الحواف. وكلما تناقصت القطع في الحجم، فإنّ نسبة البيئة البعيدة عن أيّ حافة تتناقص، وتبعًا لذلك، تصبح أجزاء أكثر وأكثر من البيئة في مدى هذه الأنواع. إنّ تقطيع البيئة هو المسؤول عن عمليات الانقراض المحلية لعدد واسع من الأنواع.

يمكن توضيح تأثير تجزئة البيئة في دراسة رئيسة أجريت في مانوس، بالبرازيل، حيث تَمّ تقطيع أخشاب الغابة المطرية لأغراض تجارية. وافق أصحاب الأراضي أن يحافظوا على قطع صغيرة بمساحات مختلفة، وكانت الإحصاءات لهذه القطع قد أُخذت قبل أن تبدأ عملية قطع الخشب، حيث كانت الأشجار جزءًا من الغابة المتماسكة. بعد عملية قطع الخشب، بدأت الأنواع في الاختفاء من قطع الأراضي المنفصلة (الشكل 59-13). أول من اختفى كانت القرود التي كان لها أكبر مدى مكاني. ثم غادرت الطّيور التي تأكل الحشرات خارجًا، ثُمَّ تبعها النّمل. وكما كان متوقعًا، فإنّ معدل الانقراض علميًّا كان مرتبطًا عكسيًّا مع مساحة القطعة، ولكن حتى أكبر القطع (100 هكتار) فقدت نصف أنواع الطّيور في أقل من 15 سنة.

ولأن بعض الأنواع، مثل القرود، تحتاج إلى قطع أراضٍ أكبر، فإنّ القطع الكبيرة، لا بد منها، إذا أردنا المحافظة على مستوى عالٍ من التّنوّع الحيويّ. فالدرس الذي يجب أنْ تتعلمه برامج المحافظة هو توفير قطع بيئات كبيرة مناسبة لتجنب مثل هذا الأثر.

دراسة حالة: تناقص الطير المغرّد

تستعين خدمة السّمك والحياة البرية الأمريكية كلّ سنة منذ عام 1966 بآلاف من علماء الطّيور المبتدئين ومراقبي الطّيور؛ لإجراء عملية تعداد الطّيور السنوي المُسمى مسح الطّيور المتكاثرة. في السنوات القريبة، ظهر المنحنى، وقد شكّل صدمةً. ففي حين تزايدت الطّيور مثل (أبو الحناء)، والزرزور والموجودة طوال هذا العام حول الإنسان، بالأعداد والتوزيع خلال 30 سنة السابقة، فإنّ أعداد طيور الغابة المغردة تناقصت بشكل كبير. كان التناقص أعظم بين الطّيور المهاجرة مسافات طويلة مثل الهازجة، والدرّسة، والكَتْبَرد. تعشّش هذه الطّيور في الغابات الشمالية صيفًا، ولكنها تُمضي شتاءها في أمريكا الشمالية، أو الوسطى، أو في جزر الكاريبي.

في مناطق كثيرة في شرقي الولايات المتحدة، أكثرمن $\frac{3}{4}$ أنواع الطّيور المهاجرة الاستوائيّة تناقصت بكل وضوح. فمثلًا، فَقَدَ متنزه رول كريك في واشنطن 90% من الطّيور المهاجرة مسافات بعيدة خلال 20 سنة الماضية. على مستوى وطني، تناقصت الطّيور ذات المقدمة الحمراء الأمريكية قرابة 50% في عقد واحد عام 1970. وأفادت دراسات باستخدام الرادار مأخوذة من محطات خدمات الطقس

الشكل 59–13

دراسة تجزئة البيئة. وافق مالكو الأراضي في مانوس، بالبرازيل، على المحافظة على أجزاء من الغابة المطرية بأحجام مختلفة لدراسة أثر مساحة القطعة في انقراض النوع. تَمَّ مراقبة التّنوّع الحيويّ في بقع من الأراضي قبل قطع الأشجار وبعده. أدى التقطيع إلى فقدانٍ واضح للأنواع في هذه البقع.

الوطنية في تكساس ولويزيانا أنّ الطّيور التي تطير فوق خليج المكسيك هي نصف عددها سنة 1960 تقريبًا. وهذا يقترح فقدانًا كليًّا لنحو نصف بليون طائر.

المتهم المسؤول عن هذه الخسائر الواسعة هو على ما يبدو تجزئة البيئات وفقدانها. لقد كان لتجزئة بيئة التكاثر، والفشل في التعشيش صيفًا في الولايات المتحدة وكندا، الأثرُ السلبي الأكبر في تكاثر طيور الأراضي الخشبية المغردة. فكثير من أكثر الأنواع المهددة تعيش في عمق الغابة، وتحتاج إلى مساحة 25 فدانًا أو أكثر لكلّ زوج للتكاثر ولتربية صغارها، ولأن الغابات تَمّ تجزئتها من أجل شقّ الطرق وأعمال التطوير، لذا أصبح من الصعب عليها، بشكل متزايد، إيجاد أشجار قريبة بشكل كافٍ للتعشيش بشكل ناجح.

العامل الثاني الأهم ربما هو توافر بيئة شتوية ضرورية في أمريكا الجنوبية والوسطى. أوضحت دراسات على الطّيور ذات المقدمة الحمراء الأمريكية بشكل جليّ أنّ الطّيور التي لها بيئة شتاء أفضل كان لها فرصة عظمى لتهاجر بنجاح عائدة إلى مناطق تكاثرها في الربيع. وفي دراسة حديثة، استطاع العلماء تحديد نوعية البيئة التي استعملتها طيور معينة خلال الشتاء، وذلك بدراسة مستويات نظير الكربون ^{13}C في دمها. النباتات التي تنمو في أفضل المناطق وأكثرها مطرًا في الهندوراس وجمايكا (مثل أشجار المانجروف وغابات الأراضي الرطبة) تملك مستويات قليلة من ^{13}C، وكذلك الطّيور ذات المقدمة الحمراء التي تأكل الحشرات التي تتغذى على هذه النباتات. إن ما نسبته 65% من طيور هذه الغابات الرطبة حافظت على وزنها، أو زادت وزنًا خلال الشتاء.

في المقابل، النباتات التي تعيش في مناطق جافة ذات معايير منخفضة، وأشجار ضئيلة تحتوي على كمية أكبر من ^{13}C، وكذلك كانت الطّيور ذات المقدمة الحمراء التي تغذت داخل هذه المناطق. فقدت هذه الطّيور 11% من وزن جسمها خلال الشتاء. والآن هذا هو المفتاح: الطّيور التي تقضي الشتاء في مناطق جافة ذات معايير منخفضة تغادر متأخرة في الربيع، وتطير مسافات بعيدة نحو مناطق التكاثر الشمالية، وتصل متأخرة إلى بيوتها في الصيف؛ لذا تملك عددًا أقل من الصغار (الشكل 59–14).

تزداد نسبة ^{13}C في الطّيور التي تصل أراضي التزاوج في نيوهامبشير عندما يحلّ الرّبيع، وينتشر الشجر الضئيل والمطر الغزير بشكل متأخر. لهذا، فإنّ فقدان أشجار المانجروف في المناطق القطبية له تأثير سلبي واضح. كلما اختفت البيئات الجيدة، تغذت طيور الأمطار الكثيفة بشكل سيئ، ما يؤدي إلى تناقص في تكاثرها، وتناقص في أعدادها.

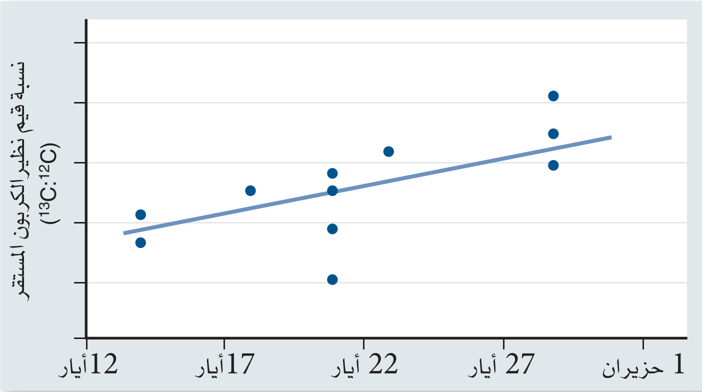
ولسوء الحظ، خسرت المناطق الكاريبية، نحو 10% من نباتات المانجروف عام 1980، وتستمر في خسارة النباتات بمعدّل 1% كلّ عام. هذا الفقدان في البيئة الأساسية يبدو أنه القوة المسببة لفقدان بعض الطّيور المغردة وانقراضها.

الاستثمار الزائد يقضي على الأنواع بسرعة

أصبحت الأنواع التي تُصاد أو تُحصد من قبل الإنسان تاريخيًّا على حافة الانقراض، حتى لو كانت الأنواع بدايةً متوافرةً بكثرة. قبل قرن من الزمان، كانت سماء أمريكا الشمالية مغطاة بأسراب حمام الزاجل، ولكن بعد أن تَمّ صيدها مجانًا من أجل الغذاء، انقرضت. في حين نجا القليل من الثور الأمريكي الذي اعتاد على الهجرة بقطعان هائلة عبر السهول الوسطى لأمريكا الشمالية من الانقراض.

الدافع الاقتصاديّ للاستثمار

يؤدي وجود أسواق تجارية عادةً إلى الاستثمارالزائد للأنواع. التجارة العالمية للفراء، مثلًا، أدت وبشكل شديد لتناقص أعداد الشنشيلا، والفيكوتا، والثعلب، وأنواع أخرى. قَطْع الأشجار الثمينة تجاريًّا يعطي مثالًا آخر؛ قُطعت أشجار



الشكل 59–14

طائر عيد الميلاد الأمريكي، *Setophaga ruticilla*، وهو طائر مغرد مهاجر. أعداد هذا النوع في تناقص خطير. يظهر الشكل بيانات عن نسبة ^{13}C إلى ^{12}C في ذكور عصفور عيد الميلاد التي وصلت في الصيف لأراضي التكاثر. الواصلون المبكرون، والذين يملكون نجاحًا تكاثريًا عاليًا، يملكون نسبة منخفضة من ^{13}C إلى ^{12}C، هذا يشير إلى أنّ الذكور أقاموا الشتاء في بيئات غابة مانغروف رطبة.

الماهوجاني جميعها تقريبًا (*Sweitenia mahogani*) في غرب الأنديز، والقَطْعُ المكثف لغابات أشجار الأرز في لبنان، بشكل واسع في المرتفعات العالية، وما تبقى الآن موجود في أخاديد قليلة.

مثال محدد على زيادة الاستثمار هو الحصاد التجاري للأسماك في المحيط الأطلسي الشمالي. خلال عام 1980، استمرت أساطيل الصّيد في اصطياد كميات كبيرة من أسماك القدّ عند ساحل نيوفاوندلاند، حتى مع تناقص أعداد جماعاتها. بحلول عام 1992، تناقصت جماعات القدّ إلى أقل من 1% من أعدادها الأصلية. أغلقت الحكومات الأمريكية والكندية أماكن الصّيد، ولكن لا يستطيع أحد أنْ يتكهن ما إذا كان بإمكان جماعات السّمك أنْ تتعافى. عانت أسماك الطن الأطلسية ذات الزعنفة الزرقاء من 90% تناقصًا في أعدادها خلال السنوات العشر الماضية. وتناقصت أسماك أبو سيف بشكل أكبر. أدى التناقص في أعداد هذين النوعين من الأسماك إلى ازدياد أكثر في عمليات صيد الجماعات المتبقية.

دراسة حالة: الحيتان

الحيتان، أكبر الحيوانات الموجودة على الأرض، هي نادرة في المحيطات هذه الأيام، لقد تناقصت أعدادها بسبب الصّيد التجاري. قبل ظهور الزيوت الرخيصة وعالية الجودة المُصَنَّعة من البترول في بداية القرن العشرين، كان الزيت المُصَنَّع من دهن الحوت هو الزيت التجاري العام على مستوى الأسواق العالمية. إضافة إلى هذا، التركيب الناعم الذي يشبه الخسّ، ويسمى "البالين"، ويستعمله حوت

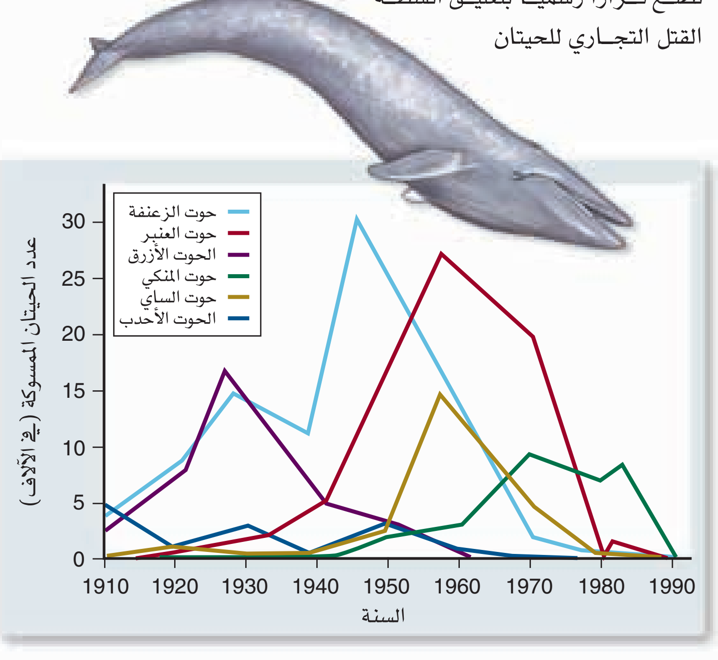
البالين في تصفية العوالق من مياه البحر كان يستعمل في لباس المرأة، ولأنّ الحوت حيوان كبير، فإنّ الحوت المصيد منها ذو أهمية تجارية كبيرة.

في القرن الثامن عشر، كانت الحيتان الصحيحة أول من تحمل وطأة الصّيد التجاري للحيتان. سميت هذه الحيتان الحيتان "الصحيحة" لأنها كانت بطيئة وسهلة الصّيد، ووفرت أكثر من 150 برميلًا من الدهن، وكمية كافية من البالين، جاعلة منها حيتانًا صحيحة لكي يصيدها صيادو الحيتان.

عندما تناقصت أعداد الحيتان الصحيحة، توجه الصيادون إلى الحوت الأحدب الرمادي، والحوت ذي رأس القوس، وعندما تناقصت أعدادها، تحول صيادو الحيتان إلى الحوت الأزرق، أكبر الحيتان، ولما أُهلك معظمها، اتجه الصيادون إلى حوت الزعنفة، ثم إلى حوت الساي، ثمّ إلى حوت العنبر. وكلما أصبح أيُّ نوع من الحيتان هدفًا للصيد التجاري تناقصت أعداده بشكل حاد (الشكل 59-15).

عام 1935، أصبح صيد الحيتان الصحيحة غير قانوني؛ لأن أعدادها أصبحت على حافة الانقراض، لقد كانت أعدادها أقل من 5% مما كانت عليه. وعلى الرّغم من حمايتها منذ ذلك الوقت، فإن أعدادها لم تتزايد في المحيط الأطلسي الشمالي أو المحيط الهادي الشمالي. عام 1946، واجهت أنواع عدة أخرى من الحيتان الانقراض المحتوم، فَكَوَّنَتْ دولُ صيد الحيتان الوكالةَ الدوليةَ لصيد الحيتان (IWC) لتنظيم صيدها تجاريًّا. مثل ثعلب يحمي خُمّ دجاج، قامت IWC منذ عقود بعمل القليل من أجل تحديد صيد الحيتان، واستمرت أعداد الحيتان بالتناقص بشكل حاد.

وأخيـرًا، عـام 1974، عندمـا أصبحـت الحيتـان جميعها مفقـودة ماعدا حوت المنـك، حظر IWC صيد الحـوت الأزرق، والرمـادي، والأحـدب، ووُضِعَتْ قيود جزئية على صيد أنواع أخرى. تَمَّ انتهاك القانون أكثر من مرة ما جعل IWC تضـع قـرارًا رسميًّـا بتعليـق أنشطـة القتل التجـاري للحيتان



الشكل 59-15

الصّيد العالمي للحيتان في القرن العشرين. تَمَّ صيد كلّ نوع، حتى تناقصت أعداده، لدرجة أنّ صيده أصبح غير مجدٍ اقتصاديًّا.

استقصاء

لماذا فشلت استعادة جماعات الحيتان بعد تَوَقُفِ صيدها؟

جميعها. وعلى الرّغم من استمرار بعض الصّيد التجاري للحيتان، غالبًا تحت اسم الصّيد للبحث العلمي، فإن صيد الحيتان السنوي تناقص بشكل حاد في العشرين سنة الماضية.

أخذت بعض أنواع الحيتان تتزايد على ما يبدو، وبعضها لم يبدأ في التزايد. تضاعفت أعداد الحوت الأحدب منذ بداية 1960، بزيادة 10% سنويًّا، تزايدت أعداد حيتان الهادي الرمادية بشكل كامل حتى وصلت إلى أعدادها السابقة، وهو 20.000 حوت تقريبًا بعد أنْ وصلت أعدادها إلى أقل من 1000 حوت. الحيتان الصحيحة، والعنبر، والزعنفة، والأزرق لم تتزايد، ولا أحد يعلم ما إذا كانت ستتعافى أم لا.

تهدد الأنواع الدخيلة الأنواع الأصيلة وبيئاتها

الاستيطانُ Colonization، عمليةٌ طبيعيةٌ يوسّع فيها نوع ما مساحته الجغرافية، ويحدث ذلك بطرق عدة: سرب من الطّيور يخرج عن مساره، وطير يأكل فاكهة، ويتبرز بعيدًا أميالًا عدة، وهبوط في مستوى البحر يسمح بربط كتلتي يابسة كانتا منفصلتين سابقًا، ما يسمح للأنواع بالتحرك إلى الأمام أو إلى الخلف بشكل حرّ. ربما تحدث مثل هذه الأحداث – خصوصًا تلك التي تسمح بتكوين جماعة جديدة ناجحة – بشكل نادر، ولكن عند حدوثها، فإنها قد تُحدث تغييرًا كبيرًا في المجتمعات الطبيعية. ويعود السبب إلى أنّ الاستيطان يجمع جماعات لم تلتق معًا من قبل. وعلى هذا، فإنّ الترابط الْبيئيّ يمكن، وبشكل محدد، أنْ يكون قويًّا؛ لأنّ الأنواع لم تطوّر طرقا لضبط وجود أنواع أخرى، مثل التأقلم على تجنب الافتراس أو الحدّ من التأثيرات التنافسية.

وثقت سجلات الأحافير حالات عدة جرى فيها تقريب أنواع منفصلة معًا بعد تغيرات جيولوجية. فمثلًا، عندما ظهر برزخ بنما فوق البحر قبل ثلاثة ملايين سنة تقريبًا، وصل هذا البرزخ نباتات وحيوانات أمريكا الشمالية مع نباتات وحيوانات أمريكا الجنوبية بعد أن كانتا منفصلتين سابقًا. في بعض الحالات، كانت النتيجة زيادة في تنوع الأنواع، ولكن في حالات أخرى، أدى غزو الأنواع إلى انقراض الأنواع الأصلية.

تأثير الإنسان في الاستيطان

لسوء الحظ، ما كان يُعَدُّ عملية نادرة وطبيعية، أصبح شائعًا بشكل كامل في السنوات القريبة. شكرًا لأفعال الإنسان! يحدث إدخال الجماعات بسبب أنشطة الإنسان بطرق عدة، بعض الأحيان بشكل مقصود، ولكن عادة بشكل غير مقصود. يمكن نقل النباتات والحيوانات في سفن المحيط الكبيرة؛ في حاضنات النبات، وبالتهريب في القوارب، والسيارات والطائرات؛ وبوصفها يرقات خنافس في منتجات الخشب، حتى بوصفها بذورًا وأبواغًا في الطين العالق في أسفل الحذاء. فوق هذا، يقدر بعض الباحثين أنّ نحو 50,000 نوع تَمَّ إدخالها إلى الولايات المتحدة.

تأثير هذه الإدخـالات في الإنسان كانت كبيرة؛ في الولايات المتحدة وحدها، تُكلف الأنواع الدخيلة الاقتصاد 140 بليون دولار تقريبًا كلّ عام. فمثلًا، غطت العشرات من الأعشاب الغريبة في كولارادو أكثر من مليون دونم. وتكلف 3 فقط من هذه الأنواع مزارعي القمح عشرات الملايين من الدولارات. في الوقت نفسه، ينافس نبات الفربيون الورقي، وهو أوروبي، الأعشاب الأصلية، ويتغلب عليها متلفًا مساحات شاسعة من حشائش الماشية، قيمتها 144 مليون دولار سنويًّا.

يُعَدُّ بلحُ البحر الذي يشبه حمار الوحش في تخطيطه – حيوان رخوي يعيش أصلًا في منطقة البحر الأسود – مشكلةً كبيرة في المناطق الشرقية والوسطى للولايات المتحدة، حيث إنه يصل في كثافة نموه إلى 700,000/ م^2، مغلقًا الأنابيب، كأنابيب الماء وأنابيب مصانع إنتاج الطاقة، مسببًا تلفًا يُقَدَّرُ بـ ثلاثة إلى خمسة بلايين دولار كلّ عام (الشكل 59-16).

الشكل 59–16

بلح حمار الوحش (*Dreissena polymorpha*) يسدّ الأنابيب. يُعَدُّ جلب هذا البلح من أوروبا إلى أمريكا الآن مشكلة كبير في أنهار شمال أمريكا.

يمكن للأنواع الدخيلة أنْ تُؤثّر في صحة الإنسان. فمثلًا، ربما تَمَّ إدخال حمى غرب النيل من إفريقيا أو الشرق الأوسط في أواخر عام 1990.

إنّ أثرإدخال الأنواع على النُّظم البيئيّة الطبيعية مأساوي أيضًا. وتتأثر الجزر بشكل محدد. فمثلًا، كما ذكرنا في فصل سابق، قضى قطٌّ وحيد لحارس منارة على الطّيور من نوع الصعو في جزيرة ستيفنز جميعها. وكان للجرذان تأثير مدمر خلال مناطق جنوب الهادي حيث كانت أنواع الطّيور تعشش على الأرض، ولم تكن تملك دفاعات ضد هذه المفترسات الضارية التي لم تكن تعرفها من ناحية تطورية. وفي وقت حديث، أزالت أفعى الشجر المعروفة التي أدخلت إلى جزيرة جوان، بشكل أساسي أنواع طيور الغابة جميعها.

في جزيرة هاواي، كانت المشكلة مختلفةً نوعًا ما؛ إذ أحضر بعوض دخيل الملاريا معه، التي لم تكن الأنواع الأصيلة تملك لها أيّ مقاومة. كانت النتيجة أنّ أكثر من 100 نوع (أكثر من 70% من الحيوانات الأصيلة) انقرضت أو انحصرت الآن في أماكن أعلى وأبرد، حيث لا يوجد البعوض (الشكل 59–17).

تأثيرات الأنواع الدخيلة ليست دائمًا مباشِرة، وإنما ربما تتردد خلال النّظام البيئيّ. فمثلًا، انتشر النّمل الأرجنتيني عبر كثير من مناطق جنوبي الولايات المتحدة، مقللًا بذلك بشكل كبير معظم جماعات أنواع النّمل الأصيل التي يتقابل معها. كان لانقراض أنواع النّمل هذه تأثير مأساويّ سلبيّ في السّحلية المقرنة السّاحليّة (*Phrynosoma coronatum*)، التي تتغذى على الأنواع الأصيلة الأكبر. في غياب هذه الأنواع، تحولت السحالي إلى افتراس أنواع نمل مرغوبة بشكل أقل. إضافة إلى ذلك، كان النّمل الأصيل يأكل البذور، وبذلك كان يؤدي دورًا مهمًّا بنشرها. أما النّمل الأرجنتيني، فهو على العكس، لا يأكل البذور. في جنوب إفريقيا، حيث انتشر أيضًا النّمل الأرجنتيني، عانى أكثر من نوع من النباتات تناقصًا في النجاح التكاثري بسبب فقدان عامل انتشار البذور.

وقع أكثر التأثيرات المأساوية للأنواع الدخيلة، على كلّ حال، عندما تَمَّ تغيير نظام بيئي بشكل كامل. تستطيع بعض أنواع النبات أنْ تسيطر على بيئة بشكل كامل، بحيث تحلّ محلّ كلّ الأنواع الأصيلة فيها، وتحوّل المكان إلى زراعة أحادية (أي مكان يحتله نوع واحد). في مدينة كاليفورنيا، يغطي نبات شوك النجمة الصفراء الآن 4 ملايين هكتار ما كان يعرف مرة بالأراضي العشبية عالية الإنتاجية. في هاواي، انتشرت بشكل كبير شجرة صغيرة تستوطن جزيرة كناري، وتعرف باسم *Myrica faya*. وبسبب قدرة هذه الشجرة على تثبيت النيتروجين بكميات عالية، زاد في نيتروجين التربة 90 ضعفًا، مما سمح للأنواع الأخرى المحتاجة إلى النيتروجين بغزو المكان.

الجهود لتقبل الأنواع الدخيلة

حالما تستوطن الأنواع الدخيلة، تصبح عملية القضاء عليها صعبة جدًا، ومضيعة للوقت. بعض الجهود– مثل إزالة بعض الماعز والأرانب من بعض الجزر الصغيرة– كانت ناجحة، ولكن جهودًا أخرى عدة كانت فاشلة. الأمل الأكبر في منع تخريب الأنواع الدخيلة هو في منع إدخالها منذ البداية. وعلى الرّغم من أنّ القول أسهل من الفعل، فإنّ وكالات حكومية تعمل بشدة على وضع آلية يمكن لها منع عمليات نقل الأنواع قبل أنْ تحصل على فرصة تصبح فيها مستوطنة.

دراسة حالة: سمك البلطي في بحيرة فكتوريا

بحيرة فكتوريا؛ بحر هائل ضحل من الماء العذب بحجم سويسرا، وتقع في قلب إفريقيا الشرقية الاستوائيّة. كانت بيتًا لمجموعة شديدة التّنوّع، مكونة من أكثر من 300 نوع من أسماك البلطي (انظر الشكل 22-14). تملك ذكور هذه الأسماك الصغيرة التي يتراوح طولها من 5 – 13 سم، تنوعًا لا نهاية له من الألوان. اليوم، معظم هذه الأسماك مهدّدة بالانقراض، أو انقرضت.

ما الذي حصل حتى وصلنا إلى الانقراض المفاجئ للأنواع الكثيرة من أسماك البلطي المستوطِنة؟ عام 1954، تَمَّ إدخال سمك الفرخ، وهو سمك تجاري يعيش في نهر النيل، ويتميز بشراهته الضارية، بشكل متعمد على السواحل

الشكل 59–17

طائرا حسون أكيابولاو (*Hemignathus munroi*) وباليلا (*Loxiodes bailleui*) مهدّدان بالانقراض في هاواي. أكثر من ثلثي طيور هاواي الأصلية هي الآن منقرضة، أو قلَّ حجم جماعتها بشكل كبير. تعرضت الطّيور على الجزيرة لتناقص مشابه بعد وصول الإنسان.

الأوغندية لبحيرة فكتوريا. يشكل سمك الفرخ – الذي ينمو ليصل طوله المتر تقريبا – أساسًا لصناعة سمك جديدة (الشكل 59-18). منذ عقود عدة، لم يكن لأسماك الفرخ تأثيرات واضحة؛ بعد 30 عامًا، وعام 1978، لا يزال سمك الفرخ يشكل أقل من 2% من السّمك الذي يتم اصطياده من البحيرة.

حدث ما جعل أسماك الفرخ تزداد لدرجة الانفجار، وأنْ تنتشر خلال البحيرة بشكل سريع، آكلةً كميات من أسماك البلطي. عام 1986، أصبحت أسماك الفرخ تشكل 80% من السّمك الذي يتم اصطياده من البحيرة، في حين أنّ 70% من أسماك البلطي قد اختفى، شاملًا أنواع المياه المفتوحة جميعها.

ما الذي حصل ليطلق شرارة بدء الانقراض الواسع لأسماك البلطي؟ كان السبب على ما يبدو وفرةَ الغذاء. قبل عام 1978، كانت بحيرة فكتوريا تملك نسبًا عالية من الأكسجين وعلى مستويات العمق جميعها، وإلى الأسفل حتى الطبقات العميقة التي تصل إلى 60 م في العمق. ولكن، عام 1989، أدى إدخال المواد الغذائية من انجراف الأراضي الزراعية، ومن مجاري المدن والقرى، إلى نموّ مفاجئ للطحالب التي استهلكت بشدة مستويات الأكسجين في الأجزاء العميقة من البحيرة. تغذى البلطي على الطحالب ما رفع أعداد جماعاتها في البداية بسبب ازدياد مصدر غذائها، ولكن بظروف مختلفة عن السابق، كان سمك الفرخ موجودًا، واستغل الوضع. وبزيادة مفاجئة في مصدر الغذاء (أسماك البلطي)، فإنّ أعداد أسماك الفرخ ازدادت لدرجة الانفجار، وبذلك أكلت ببساطة أسماك البلطي المتوافرة جميعها.

تغير الوضع منذ عام 1990، وأصبح أكثر تعقيدًا بإدخال عشب يطفو على الماء من جنوب أمريكا لبحيرة فكتوريا، ويدعى هذا العشب بالمكحلة *Eichhoria crassipes* إنه يتكاثر بشدة عند توافر المواد الغذائية، فيشكل بساطًا سميكًا من المكحلة يغطي كامل الخلجان والمداخل، معيقًا البيئات السّاحليّة لأسماك البلطي التي تعيش في المياه غير المفتوحة.

يمكن أن يؤدي تعكير الأنظمة الْبيئيّة إلى شلال من الانقراضات

يمكن للأنواع أنْ تكون أكثر عرضة للانقراض عند تعرض شبكة تفاعلاتها الْحيويّة للتعكير. ولأن كثيرًا من العلاقات تربط الأنواع في النّظام الْبيئيّ (انظر الفصل الـ 57)، فإنّ تأثيرات الإنسان في نوع واحد يمكن أنْ يكون لها تأثيرات في النّظام الْبيئيّ، ما يؤثر أخيرًا في أنواع عدة أخرى.

تدور حالة حديثة تتعلق بهذه النقطة حول ثعلب البحر الذي يعيش في المياه الباردة حول ألاسكا وجزر أليوشن. تناقصت أعداد جماعات ثعلب البحر بشكل حاد في السنوات القريبة الماضية. تناقصت أعداده، على امتداد 500 ميل من الساحل، من 53.000 في سنة 1970 إلى نحو 6000، بنقص 90% تقريبًا. في البحث عن سبب هذا التناقص الكارثي، اكتشف علماء البيئة البحرية سلسلة من التفاعلات ذات التأثيرات القاتلة بين أنواع المحيطات من جهة، والأنظمة الْبيئيّة لغابات طحلب عشب البحر من نوع الكِلْب من جهة أخرى، تبدو هذه التفاعلات كأحجار الدومينو المتساقطة، تبين مبادئ كلّ من الشلالات الغذائية أعلى – أسفل وأسفل – أعلى التي نوقشت في (الفصل الـ 57).

دراسة حالة: البيئة القريبة من الشاطئ في ألاسكا

أول حدث في سلسلة أحداث أدت إلى تناقص أعداد ثعلب البحر كانت على ما يبدو الصّيد التجاري الجائر للحيتان التي ذُكرت سابقًا في هذا الفصل. دون وجود الحيتان التي تُبقي أعداد العوالق الحيوانية تحت السيطرة، فإنّ عوالق المحيط الحيوانية تزدهر بقوة، ما يؤدي إلى زيادة في نموّ نوع من الأسماك يدعى البُلُوق، الذي يتغذى على العوالق الحيوانية المتوافرة. مع مصدر الغذاء الواسع هذا، تنجح

الشكل 59-18

سمك الفرخ (*Lates niloticus*). هذه السمكة المفترسة يمكن أنْ تصل إلى طول 2 م ووزنها إلى 200 كجم. أُدخلت هذه الأسماك إلى بحيرة فكتوريا كمصدر غذاء محتمل. هذه الأسماك هي المسؤولة عن الانقراض المفترض لمئات الأنواع من أسماك البلطي.

أسماك البلوق بمنافسة أسماك شمال المحيط الهادي، مثل أسماك الرنكة وأسماك الفرخ، ولذلك تناقصت أعداد الأسماك الأخرى هذه بشدة عام 1970.

ومن ثَمَّ بدأت سلسلة أحجار الدومينو المتساقطة بالتسارع، وأدى التناقص في الأسماك المغذية إلى انهيار في جماعات أسود البحر، وفقمة الخليج التي تعيش في ألاسكا، التي لم يستطع البلوق توفير الغذاء الكافي لها: وربما عجّل بهذا التناقص حيتان الأوركا (تدعى أيضًا الحيتان القاتلة) التي تحولت من أكل الحيتان الأقل وجودًا إلى أكل الفقمة وأسود البحر. لقد تناقصت أعداد هذه الأنواع الزعنفية كثيرًا منذ 1970.

عند انهيار أعداد الحيوانات الزعنفية، أجبرت بعض حيتان الأوركا، بسبب نقص الغذاء، على التحول إلى الأمر المفضل اللاحق، وهو أكل ثعالب البحر. في خليج واحد، حيث كان المدخل من البحر ضيقًا جدًا وضحلًا لم يُسمح لحيتان الأوركا بالدخول، اختفى 12% من ثعالب البحر، أما في خليج شبيه، حيث كان باستطاعة حيتان الأوركا الدخول بسهولة، فاختفى ثلثا ثعالب البحر على مدار سنة.

بعدم وجود ثعالب البحر التي تتغذى عليها، ازدادت جماعات قنافذ البحر بشكل كبير، ملتهمةً طحالب عشب البحر الكِلْب مزيلة إياه من النّظام الْبيئيّ (الشكل 59-19). بسبب هذا؛ تناقصت أعداد بعض أنواع الأسماك التي تعيش على غابات طحالب عشب البحر، مثل أسماك الإسقلبين، وأسماك الخضيري.

فقدان الأنواع الجوهرية ربما يعكر الأنظمة الْبيئيّة

كما ناقشنا في الفصل الـ 56، الأنواع الجوهرية (الأساسية) هي الأنواع التي تُظهر تأثيرًا في تركيب النّظام الْبيئيّ ووظيفته بصورة أعلى مما هو متوقع اعتمادًا على توافرها فقط. ثعالب البحر في (الشكل 59-19) هي أنواع جوهرية للنظام الْبيئيّ لغابة عشب البحر، وإزالة مثل هذه الأنواع يمكن أنْ يكون له عواقب كارثية.

لا يوجد فاصل واضح وسريع يسمح لنا بالتعرف إلى الأنواع الجوهرية. على الأصح، إنه مبدأ نوعي، جملة تشير إلى أن نوعًا ما يؤدي دورًا معينًا مهمًّا في مجتمعه. تتميز الأنواع الجوهرية عادة بقوة تأثيرها في مجتمعاتها.

دراسة حالة: الثعالب الطائرة

إن التناقصَ الشديد في أعداد أنواع عدة من "الثعالب الطائرة"، وهو نوع من الخفاش (الشكل 59-20)، في المناطق الاَستوائيّة للعالم القديم هو مثالٌ يوضح كيف يمكن لفقدان نوع جوهري أنْ يؤثّر بشكل مأساوي في أنواع أخرى تعيش معه في النّظام الْبيئيّ، ويمكن أنْ يؤدي أحيانًا إلى شلال من الانقراضات الإضافية.

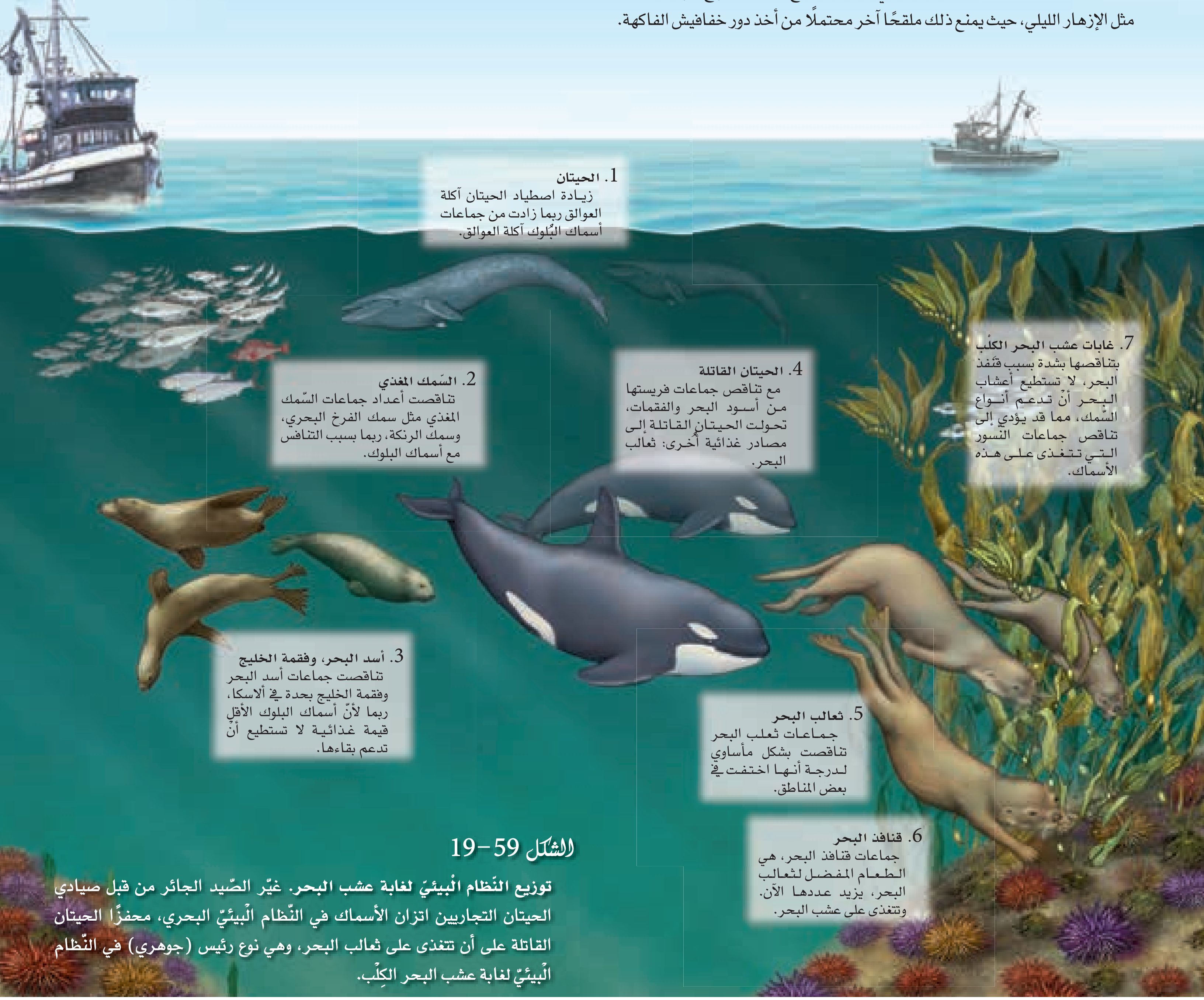
تملك هذه الوطاويط علاقات قوية مع نوع مهم من أنواع النبات على جزر المحيطين الهادي والهندي. تضم عائلة الخفاش Pteropodidae التي تحتوي على نحو 200 نوع، الربع من الجنس *Pteropus* تقريبًا، وهو منتشر على جزر المحيط الهادي الشمالي، حيث تُعدّ من أهم– بل قد تكون الوحيدة – الملقحات وموزعات البذور.

ففي دراسة في سامو، وُجِدَ أنّ من 80 - 100% من البذور التي تسقط على الأرض خلال موسم الجفاف يتم نشرها عن طريق الثعالب الطائرة، التي تأكل بذور الفاكهة وتخرج البذور مع البراز، وتنقلها غالبًا مسافات طويلة بهذه الطريقة. هناك أنواع تعتمد بشكل كامل على هذه الخفافيش في عملية التلقيح. بعض الأنواع طوّرت صفات مثل الإزهار الليلي، حيث يمنع ذلك ملقحًا آخر محتملًا من أخذ دور خفافيش الفاكهة.

في غوام، حيث انقرض حديثًا – أو شارف على الانقراض – نوعان من الثعالب الطائرة، يبدو التأثير في النّظام الْبيئيّ واضحًا. لقد وجد علماء النبات أنّ بعض أنواع النبات لا تُنتجُ الفاكهة، أو تنتجها بشكل طفيف، معطيةً فاكهة أقل من المعتاد. لا يتم نشر الفاكهة بعيدًا عن النباتات الأم، لهذا تُجبر النباتات الصغيرة على المنافسة دون نجاح مع الكثير من الأشجار البالغة.

قاد البشر الصيادون الثعالب الطائرة إلى الانقراض، حيث يقتلونها من أجل الأكل أو من أجل الرياضة، أما مزارعو البساتين، فإنهم يقتلونها لأنهم يعدونها آفات حشرية. تُعدّ الثعالب الطائرة سريعة الحساسية؛ لأنها تعيش في مجموعات كبيرة وواضحة مكونة من مليون فرد. وبسبب تحركها المنتظم بأنماط يمكن التنبؤ بها، وإمكانية تتبعها إلى أماكن إقامتها، فإنّ الصيادين يتمكنون في المرة الواحدة من قتل الآلاف منها بسهولة.

بدأت الآن برامج لحماية أنواع محددة من الثعالب الطائرة. مثال واحد ناجح هو برنامج حماية خفاش الفاكهة رودريجز، *Pteropus rodricensis*، الذي يوجد في جزيرة رودريجز في المحيط الهندي قرب مدغشقر فقط. تناقصت جماعاته



الشكل 59-19

توزيع النّظام الْبيئيّ لغابة عشب البحر. غيّر الصّيد الجائر من قبل صيادي الحيتان التجاريين اتزان الأسماك في النّظام الْبيئيّ البحري، محفزًا الحيتان القاتلة على أن تتغذى على ثعالب البحر، وهي نوع رئيس (جوهري) في النّظام الْبيئيّ لغابة عشب البحر الكلْب.

الشكل 59–20

أهمية النوع الأساسي (الجوهري). الثعالب الطائرة، وهي نوع من الخفافيش آكلة الفواكه، هي نوع أساسي في جزر استوائية عدة في العالم القديم. تقوم الخفافيش بتلقيح نباتات عدة، وهي أساسية لنشر البذور. كان لإزالتها بسبب الصّيد وفقدان البيئات تأثيرٌ مدمرٌ في الأنظمة الْبيئيّة لكثير من جزر جنوب المحيط الهادي.

من 1000 فرد تقريبًا عام 1955 إلى أقل من 100 عام 1974، بسبب خسارة بيئة الغابات المناسبة لخفاش الفواكه لمصلحة الزراعة. منذ عام 1974 تمت حماية هذا النوع بشكل كبير، وزيادة مساحة الغابات على الجزيرة عن طريق برنامج زراعة الأشجار. تَمَّ تأسيس 11 مستعمرة من أجل تكثير هذا النوع. لقد أدى الجمع بين الحماية القانونية، واسترجاع البيئة، وبرامج التكاثر بالأسر إلى إنتاج برنامج محافظة ناجح جدًا وفعّال.

الجماعات الصغيرة بشكل خاص شديدة الحساسية

بسبب العوامل التي سبق مناقشتها، قُسِّمت جماعات كثير من الأنواع نقص حجمها. مثل هذه الجماعات أكثر تعرضًا بشكل محدد للانقراض.

عوامل سكانية

الجماعات الصغيرة حساسة أكثر للأحداث التي تقلل بقاءها أو تكاثرها. فمثلًا، بسبب طبيعة حجمها، لا تتحمل الجماعات الصغيرة الكوارث مثل فيضان، أو حريق غابة، أو مرض منتشر. وقد زوّدنا التاريخ بمثال واحد على هذا هو دجاجة الطيهوج. على الرّغم من أنّ هذا النوع كان منتشرًا ذات مرة عبر شرق الولايات المتحدة، أزال الصّيد الجائر في القرنين الثامن عشر والتاسع عشر في النهاية الجماعات كلّها ما عدا واحدة، على جزيرة كرمة مارثا قرب رأس كود، بماساشوسيتس. تزايدت الجماعة في العدد بعد حمايتها في محمية طبيعية إلى أنّ قضت النار على معظم بيئة المحمية. الجماعة القليلة التي نجت قُضي عليها بعد تجمع غير طبيعي للطيور المتكاثرة، وتبعه بعد فترة قصيرة مرض وبائي. آخر طير طيهوج تمت مشاهدته، كان لذكر عام 1932.

عندما تصبح الجماعات قليلة جدًا، يمكن للحظ السيئ أن يسبب النهاية. فمثلًا، نوع من عصفور الدوري (الشكل 59–21)، وهو حاليًا- دوِّن نوعًا منقرضًا، كان يوجد في الساحل الشرقي لفلوريدا – تضاءلت أعداده لخمسة أفراد، كلها ذكور. في الجماعة الكبيرة، يبدو احتمال أن تكون كلّ أفرادها الجنس نفسه احتمالًا ضعيفًا لأبعد الحدود. ولكن في الجماعات الصغيرة، وبسبب الحظ، قد تكون 5 أو 10 أو حتى 20 ولادة متتابعة لأفراد لها الجنس نفسه، ويكون هذا سببًا في انقراض النوع. إضافة إلى هذا، عندما تكون الجماعات صغيرة، قد تجد الأفراد صعوبة في إيجاد بعضها (أثر آلي سبق ذكره في الفصل الـ 55)، ما يؤدي بالنوع نحو الانقراض.

فقدان التّنوّع الْوراثيّ

تواجه الجماعات الصغيرة مشكلة أخرى؛ فبسبب قلة عددها، تواجه هذه الجماعات نقصًا في التّنوّع الْوراثيّ بسبب الانجراف الْوراثيّ (الشكل 59–22). في الحقيقة، الكثير من الجماعات الصغيرة تحتوي على القليل، أو قد لا تحتوي على تنوع وراثي. قد تنتج من هذا اللاتنوع الْوراثيّ كارثة. إنّ التّنوّع الْوراثيّ مفيد للجماعة بسبب ميزة اختلاف الزيجوت (راجع الفصل الـ 20)، لأن الأفراد المتنوعين وراثيًّا يميلون إلى عدم امتلاك نسختين من الأليلين المتنحيين المؤذيين. الجماعات التي ينقصها التّنوّع مُكَوَّنَةٌ في الغالب من أفراد مريضة، وغير ملائمة وعقيمة. حيوانات التجارب، وذبابة الفاكهة التي تبقى بمجموعات صغيرة غالبًا ما تفنى بعد أجيال عدة؛ لأنّ كلّ جيل يصبح أضعف وأقل خصوبة من الجيل الذي قبله.

وعلى الرّغم من صعوبة إظهار أن سبب انقراض نوع ما هو بسبب نقص التّنوّع الْوراثيّ، إلاّ أن الدراسات التي أُجريت على جماعات حدائق الحيوان والطبيعية أظهرت بوضوح أن الأفراد الأكثر تنوعًا وراثيًا، تملك تلاؤمًا أعظم. إضافة إلى ذلك، على المدى البعيد، المجموعات التي تملك تنوعًا وراثيًّا محدودًا لها قدرة قليلة على التكيف مع التغيرات الْبيئيّة.

تفاعل العوامل السكانية والوراثية

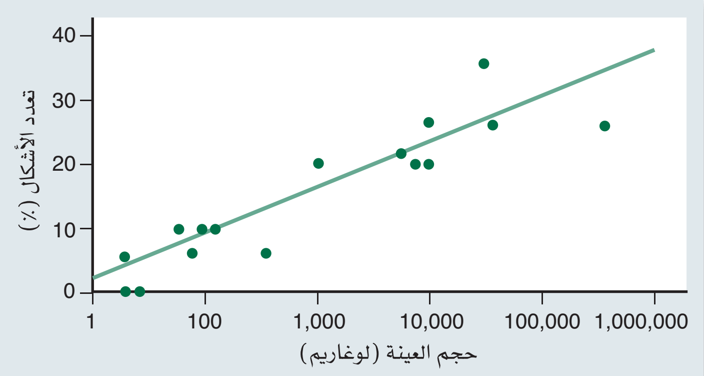
عندما يقلّ حجم الجماعات، يمكن للعوامل السكانية والوراثية أنْ تتحد لتسبب ما كان يُسمّى "دوامة الانقراض". أي، كلما أصبحت الجماعة أصغر، أصبحت أكثر حساسية للكوارث السكانية. يبدأ التّنوّع الْوراثيّ بدوره في الضياع، مسببًا تناقصًا في معدلات التكاثر وتناقصًا أكثر في أعداد الجماعة، وهكذا دواليك. في النهاية، تختفي الجماعة بشكل كامل، ولكن أن نعزو هلاكها إلى سبب محدد يبدو مضللًا.

أ.

ب.

الشكل 59–21

لم تعد على قيد الحياة. أ. عينة متحف لطير الطيهوج *Tympanuchus cupido cupido* التي انقرضت عام 1932. ب. هذا الذكر كان آخر عصفور دوري من النوع *Ammodramus maritimus nigrescens*.



الشكل 59–22

فقدان التّنوّع الْوراثيّ في الجماعات الصغيرة. نسبة الجينات متعددة الأشكال في جماعات منفصلة لأشجار *Holocarpus bidwillii* في جبال نيوزيلندا هي دالة حساسة لحجم الجماعة.

استقصاء
لماذا تفقد الجماعات الصغيرة التّنوّع الْوراثيّ؟

دراسة حالة: دجاج البراري

دجاج البراري، قريب من دجاج الطيهوج المنقرض حاليًا؛ هو طائر متبختر وزنه 2 باوند ومعروف بطقوس التزاوج المزخرفة (الشكل 59-23)، يوجد في ولايات عدة بالوسط الغربي. مَرّ دجاج البراري في إلينوي في العقود الستة الماضية بتناقص شديد في الجماعات.

كانت أعداد هذه الطّيور هائلة عبر الولاية، ولكن مع دخول محراث الفولاذ، الذي تمكن أول مرة من القطع عميقًا داخل أنظمة الجذور الكثيفة لحشائش البراري، بدأت براري إلينوي في التحول إلى مزارع. بحلول القرن، كانت البراري قد اختفت، وبحلول عام 1931، كانت طيور الطيهوج قد اختفت محليًّا من ولاية إلينوي. لم يكن دجاج البراري أحسن حالًا، فقد انخفضت أعدادها من 25000 في الولاية عام 1933 إلى 2000 عام 1962. في الولايات المحيطة الأقل كثافة في الزراعة، استمرت الطّيور في الازدهار.

عام 1962 و 1976، أُسِّسَ ملاجئ في إلينوي لمحاولة المحافظة على دجاج البراري. ولكن استمرت أراضي الحشائش الخاصة في الاختفاء، ومعها دجاج البراري الخاص بها، وبحلول عام 1980 انقرضت الطّيور من إلينوي ما عدا في محميتين، وحتى في هاتين المحميتين، استمرت أعدادها في الانخفاض. عام 1990، انخفض معدل تفقيس البيوض الذي كان بين 91% و100%، إلى أقل من 38%. وفي منتصف 1990، انخفضت أعداد الذكور إلى أقل من 6 في كلّ محمية.

ما الذي كان يجري خطأ في مجموعات المحميات؟ أحد الاقتراحات أشار إلى أن سبب حجم الجماعة الصغير، وكذلك وجود ذكر واحد في القطيع، فقد دجاج البراري في إلينوي الكثير من تنوعه الْوراثيّ لدرجة أدّت إلى مشكلة وراثية خطيرة. لفحص مثل هذه الفكرة، قارن علماء الأحياء في جامعة إلينوي مادة DNA من عينات مجمدة لأنسجة طيور ماتت في إلينوي بين الأعوام 1974 و 1993، فوجدوا أنّ طيور إلينوي في السنوات الحديثة أصبحت تمتلك حقًّا تنوعًا وراثيًّا أقل.

لقد استخلص العلماء DNA من أنسجة في جذور ريش يعود لطيور محنطة جمعت 1930 من الجماعة نفسها. وجد العلماء أنّ طيور إلينوي فقدت بشكل كامل $\frac{1}{3}$ التّنوّع الْوراثيّ للطيور التي تعيش في المكان نفسه قبل انهيار الجماعة عام 1970. في المقابل، مازال دجاج البراري في الولايات الأخرى يحتفظ بكثير من التّنوّع الْوراثيّ الذي اختفى في جماعات طيور إلينوي.

تَمَّ الآن وضع المرحلة التي ستوقف سباق دجاج البراري في إلينوي نحو الانقراض. بدأ مديرو الحياة البرية بإدخال الطّيور من جماعات متنوعة وراثيًّا من منيسوتا، وكانساس، ونبراسكا إلى ولاية إلينوي. أُحضر بين عامي 1992 و 1996 ما مجموعه 518 دجاجة براري خارج الولاية للتكاثر مع طيور إلينوي، وعادت معدلات التفقيس إلى أعلى من 94% عام 1998. وعلى ما يبدو، فإنّ دجاج البراري قد أنقذ من الانقراض في إلينوي.

الدرس المهم الذي علينا أن نعيه هو عدم السماح لتفاقم المشكلة بعيدًا جدًا، أي ألاّ نصل إلى درجة الجماعة الواحدة المعزولة. فدون الجماعات المختلفة وراثيًّا والبعيدة، ما كان يمكن إنقاذ دجاج البراري في إلينوي من الانقراض. فعندما فَقَدَتْ آخر جماعة من عصافير الدوري آخر أنثى، لم يكن هناك أيّ مصدر آخر للإناث، وأصاب الانقراض تحت النوع هذا.

عوامل كثيرة مسؤولة عن الانقراض. فعندما تُحطّم البيئات، فإنّ البيئة المتبقية تتجزأ، ويؤدي ذلك إلى زيادة خطر الانقراض. الاستثمار الزائد يمكن له أن يقلل من الجماعات إلى مستويات قليلة أو يزيلها بشكل كامل. يمكن للأنواع الدخيلة أن تؤذي المجتمعات الأصيلة من خلال الافتراس أو التنافس، ويمكن أنْ تعكّر النّظام الْبيئيّ كاملًا. وأخيرًا، الجماعات القليلة تواجه تنوعًا من الأخطار؛ لأن قدرتها على مواجهة الكوارث محدودة جدًا، وأكثر عرضةً لفقدان التّنوّع الْوراثيّ.

الشكل 59–23

طقوس التزاوج. ينفخ ذكر دجاج البراري (*Tympanuchus cupido pinnatus*) أكياسًا هوائية برتقالية فاتحة هي جزء من مريئه، على شكل بالونات على جانبي رأسه. حالما يتم سحب الهواء نحو هذه الأكياس تصدر 3 مقاطع منخفضة التردد "بوم – بوم – بوم" يمكن سماعها عن بعد كيلومترات عدة.

59-4 طرق المحافظة على الأنواع المهددة بالانقراض

عند معرفة سبب تهديد النوع بالانقراض، يصبح من الممكن تصميم خطة إنقاذ. فإذا كان المُسَبِّبُ زيادةَ الحصاد التجاري، فإنه يمكن إطلاق أنظمة تقلل من التأثير، وتحمي النوع المُهَدَّد. وإذا كان المُسَبِّبُ فقدانَ البيئة، فإنه يمكن وضع خطط لاستعادتها. يمكن لفقدان التّنوّع الْوراثيّ في تحت الجماعات المعزولة أنْ يُقابَلَ بزراعة الأفراد من جماعات مختلفة وراثيًّا. يمكن للجماعات المُعَرَّضَة للانقراض السريع أنْ تُؤْسَرَ، وتُقَدَّمَ إلى برنامج التكاثر بالأسر، ومن ثَمَّ تُقَدَّمُ مرةً أخرى إلى بيئة أخرى مناسبة.

كلّ هذه الحلول مكلفة جدًا. لكن، كما أشار بروس بابيت سكرتير الداخلية في ادارة الرئيس كلينتون، من الناحية الاقتصادية، إنّ منع حدوث "كارثة بيئية هو أفضل من معالجتها بعد حدوثها. إنّ حفظ الأنظمة الْبيئيّة، ومراقبة الأنواع قبل أن تُهدد هو أكثر الطرق الفعّالة لحماية البيئة، ومنع الانقراض".

أحيانًا، يمكن أنْ تُستعادَ البيئة المُهَدَّدَةُ مرة أخرى

تهتم بيولوجيا المحافظة بشكل نموذجي بحفظ الجماعات التي تقع تحت خطر التناقص أو الانقراض. يتطلب الحفاظ على كلّ حال، بقاء شيء ما لكي يمكن حفظه؛ وفي حالات كثيرة، لم يعد الحفاظ هو الخيار. الأنواع، وفي بعض الحالات المجتمعات كلّها، تكون قد اختفت، أو تغيرت بشكل كبير. قطع الغابات الاستوائيّة في ولاية واشنطن ترك القليل وراءه للحفظ، مثل تحويل قطعة أرض إلى حقل قمح، أو إلى مكان اصطفاف أسفلتي للسيارات. إصلاح مثل هذه الحالات يتطلب استعادة أكثر من الحفاظ.

يمكن اللجوء إلى ثلاثة برامج مختلفة لاستعادة البيئات، استنادًا إلى سبب فقدانها، هي:

استعادة القديم (البدائيّ)

في الأنظمة الْحيويّة التي أزيلت منها الأنواع جميعها، يحاول علماء المحافظة البيولوجية استعادة النباتات والحيوانات التي كانت مُستوطِنة طبيعيًّا في المنطقة، إن كان بالإمكان التّعرّف إلى هذه الأنواع. إذا أراد علماء المحافظة استعادة البراري بعد أن أصبحت أراضي زراعية مهجورة، كما في (الشكل 59-14)، فكيف لهم أن يعرفوا ماذا يزرعون؟

على الرّغم من إمكانية إعادة الأنواع الأصيلة بنسبها الأصلية، فإنّ إعادة بناء مجتمع يحتاج إلى معرفة هوية الجماعات الأصلية كلها، وبيئات كلّ نوع من هذه الأنواع. وفي الحقيقة، فإننا لا نملك الكثير من تلك المعلومات، لذلك لا يمكن أبدًا أن تكون استعادة القديم حقيقة.

إزالة الأنواع الدخيلة

يمكن أحيانًا لبيئة ما أن تدمّر من قِبَلِ نوع واحد من الأنواع الدخيلة. في مثل هذه الحالات، تتطلب استعادة البيئة إزالة الأنواع الدخيلة. إعادة أسماك البلطي التي كانت متنوعة إلى بحيرة فكتوريا تحتاج إلى أكثر من تكثير النوع المهدد بالانقراض، فالعملية تحتاج إلى إزالة المخلوقات الدخيلة، مثل إزالة عشب المكحلة المائي، وإزالة أسماك فرخ النيل، أو وضعها تحت السيطرة، ويجب عكس عملية زيادة التغذية الحقيقية.

من المهم التصرف بسرعة إن كان لا بد من إزالة النوع الدخيل. فعندما تَمَّ إطلاق النحل الإفريقي الشرس (المدعو "النحل القاتل") دون قصد في البرازيل، بقي محصورًا في البيئة المحلية مدة فصل كامل فقط. أما الآن، فإنّ النحل القاتل يحتلّ أغلب نصف الكرة الغربي.

التنظيف وإعادة التأهيل

إنّ الأماكن التي تَمَّ إتلافها بسبب استعمال ملوث كيميائي ما لا يمكن استعادتها ما لم تُنظف من الملوِّث. الاستعادة الناجحة لنهر ناشوا في نيوإنجلند هي أحد الأمثلة على أنّ الجهد المكثف يمكن أنْ ينجح في استعادة البيئة إلى حالة تشبه الحالة القديمة تقريبًا.

أ.

ب.

الشكل 59-24

استعادة البيئات. مستنبت جامعة وسكنسن – ماديسون كان الرائد في علم البيئة الاستعادي. أ. استعادة البراري كان في بداياته في نوفمبر 1935. ب. منطقة البراري كما هي عليه الآن. هذه الصورة أُخذت في المكان نفسه تقريبًا كما عام 1935.

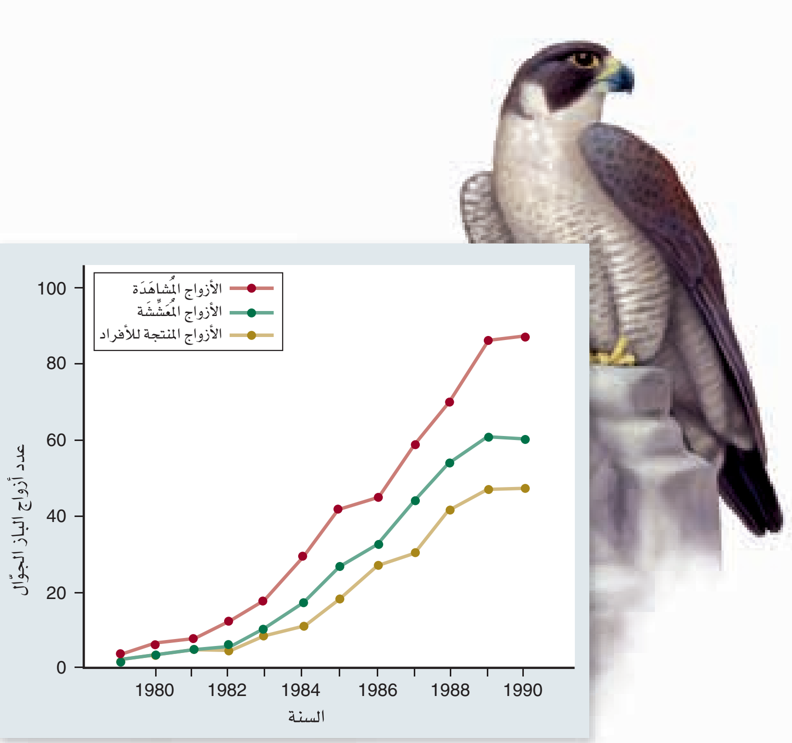
أنقذت برامج التكاثر بالأسْر بعض الأنواع

يجب أن تتطلب برامج الاستعادة، خصوصًا تلك التي تركز على أنواع قليلة، التدخل المباشر أحيانًا بالجماعات الطبيعية حتى تتجنب خطر الانقراض المباشر.

دراسة حالة: الباز الجوّال

بدأت جماعات الطّيور المفترسة الأمريكية، مثل الباز الجوّال، في التناقص المفاجئ بعد فترة قصيرة من الحرب العالمية الثانية. فقد اختفى 350 زوجًا متكاثرًا سنة 1960 كانت موجودة في شرق نهر المسيسبي سنة 1942. كان المسبب هو مضاد الآفات الكيميائي د.د.ت. DDT ومضادات الآفات العضوية المكلورة ذات العلاقة. الطّيور المفترسة شديدة الحساسية بالتحديد لمادة د.د.ت؛ لأنها تتغذى في قمة السلسلة الغذائية، حيث تصبح هذه المادة أكثر تركيزًا. وإن هذه المادة تعيق تجمع الكالسيوم في قشرة بيض الطائر، ما يجعل معظم البيوض تتكسر قبل أنْ تصبح جاهزة للفقس.

لقد حُظر استخدام د.د.ت. بقانون فدرالي سنة 1972، ما أدى إلى تناقص تركيزه في شرقي الولايات المتحدة بسرعة. ولكن لم تبقَ طيور الباز الجوّال في شرقي الولايات المتحدة من أجل إعادة تكوين الجماعة الطبيعية. استخدمت طيور باز من مناطق أخرى من البلاد لتكوين برنامج تكاثر بالأسر في جامعة كورنيل سنة 1970، مع توجه لاستعادة الباز الجوّال في شرقي الولايات المتحدة عن طريق إطلاق صغار هذه الطّيور. نهاية 1986، تَمَّ إطلاق أكثر من 850 طيرًا في 13 ولاية شرقية، مكونةً استعادة قوية مذهلة (الشكل 59-25).



الشكل 59-25

نجاح التكاثر بالأسْر. تمكّن الباز الجوّال (*Falco peregrinus*) من العودة والاستيطان في الولايات المتحدة الشرقية بعد إطلاق طيور نمت في الأسر خلال فترة 10 سنوات.

دراسة حالة: نسر الكندور في كاليفورنيا

تناقص عدد نسور الكندور تدريجيًّا منذ 200 سنة في كاليفورنيا (*Gymnogypus californianus*)، وهو طائر ضخم تصل المسافة بين جناحيه إلى 3م تقريبًا. بحلول عام 1985، تناقصت أعداد النسور إلى درجة أنها أصبحت على حافة الانقراض. 6 طيور من 15 طائرًا بريًّا باقيًا على قيد الحياة كانت قد اختفت في تلك السنة وحدها. كلّ الجماعة المتكاثرة من هذا النوع مكونة فقط من الطّيور البرية الباقية، و21 طيرًا في الأسر.

في محاولة أخيرة للحفاظ على الطائر من الانقراض، أُسرت الطّيور المتبقية، ووُضِعَتْ في جماعة التكاثر في الأسر. بدأ برنامج التكاثر في حدائق الحيوان، بهدف إطلاق الصغار في مزرعة كبيرة مساحاتها 3500 هكتار في بيئة النسر الأصلية. عُزلت الطّيور عن الاتصال بالإنسان قدر المستطاع، ومنعت الأفراد القريبة من بعضها من التكاثر.

بداية 2004، وصلت أعداد نسر كاليفورنيا في الأسر إلى أكثر من 149 طيرًا. تَمَّ إطلاق 56 نسرًا تربى في الأسر بنجاح في كاليفورنيا في منطقتين: المنطقة الأولى كانت جبال شمال لوس أنجلوس، بعد تدريبات مكثفة قبل الإطلاق لتجنب أعمدة الضغط العالي والبشر. الطّيور جميعها التي تَمَّ إطلاقها تبدو أنها تعيش بشكل جيد. أما المنطقة الثانية فهي الأخدود العظيم الذي أطلق فيه 53 طائرًا، وتأقلمت بنجاح. شعر علماء الأحياء بالإثارة من أنشطة التكثير التي أعطت أول صغار على الإطلاق أُنتجت في البرية من آباء تربت في الأسر في كلّ من كاليفورنيا وأريزونا.

دراسة حالة: ذئاب متنزه يلوستون

الهدف الرّئيس لبرامج الإكثار بالأسر، ليس ببساطة إكثار نوع معين، بل إعادة الأنظمة الْبيئيّة إلى حالة فعّالة ومتزنة. كان متنزه يلوستون نظامًا بيئيًّا غير متزن، ويعود السبب بشكل أساسي إلى الإبادة الكبيرة للذئب الرمادي (*Canis lupus*) في المتنزه في أوائل القرن التاسع عشر. دون هذه المفترسات التي تُبقي أعداد قطعان ظبي الألكة والغزلان تحت السيطرة، فقد انفجرت أعدادها بسرعة، متلفةً الغطاء النباتي، لدرجة أنّ ظباء الألكة نفسها أصبحت تعاني المجاعة في أوقات القحط.

في محاولة لاستعادة اتزان المتنزه الطبيعي، تَمَّ إطلاق قطيعين من الذئاب من كندا عامي 1995 و 1996 إلى المتنزه. الذئاب تأقلمت بشكل جيد، وتكاثرت بنجاح، لدرجة أن المتنزه كان يحتوي على 16 قطيعًا حرًّا وأكثر من 200 ذئب بحلول عام 2002.

لم يكن أصحاب المزارع قرب المتنزه سعداء بعودة الذئاب، حيث لوحظ ضرر بسيط للماشية، وبدا أنّ الاتزن الْبيئيّ في متنزه يلوستون يستعيد وضعه الأول بشكل جيد. أخذت ظباء الألكة في التجمع بقطعان كبيرة، وابتعدت عن ضفاف الأنهر، حيث تكون أكثر عرضة للصيد. وبسبب هذا، تزايدت على جوانب الأنهار أشجارٌ مثل الصفصاف، موفرة الغذاء للقُندس الذي أدت السدود التي يكوِّنها إلى تشكيل البرك، وهي بيئة كانت نادرة في متنزه يلوستون. هذه البيئة المستعادة حديثًا، بدورها، زادت من أنواع بعض الطّيور مثل طائر عيد الميلاد التي كانت تتناقص منذ عقود، أو اختفت بشكل كامل.

تتنوع الجهود للمحافظة على الأنواع المهددة بالانقراض بتنوع أسباب التهديد. يمكن لاستعادة البيئة أنْ تعيد أحيانًا منطقة معينة إلى حيويتها كأنها بيئة طبيعية. وعلى الرّغم من أنّ التكاثر بالأسر ليس حلًّا لكلّ الحالات ولا لمعظمها، فإنه ساعد على عودة كثير من أنواع الْفقريّات.

5-59 المحافظة على الأنظمة الْبيئيّة

يُعَدُّ تقسيم البيئة واحدًا من أهم أعداء جهود المحافظة على التّنوّع الْحيويّ. كما لاحظت، تحتاج بعض الأنواع إلى رقع أراضٍ واسعة لتتكاثر، وجهود المحافظة التي لا تستطيع توفير بيئة مناسبة لها مثل هذا الحجم محكوم عليها بالفشل. من ناحية تاريخية، كافح علماء المحافظة على البيئة لحلّ مثل هذه المعضلة من خلال المحافظة بصورة مركزة كليًّا على أن تكون الأراضي بحالتها البدائية داخل المتنزهات العامة والمحميات. وبشكل متزايد، على كلّ حال، بدا واضحًا أن حجم الأرض التي يمكن حفظها على هذا الشكل محدود جدًا، وأكثر من ذلك، هناك أراضٍ كثيرة غير خاضعة للحماية مع أنها توفّر بيئة مناسبة لكثير من الأنواع.

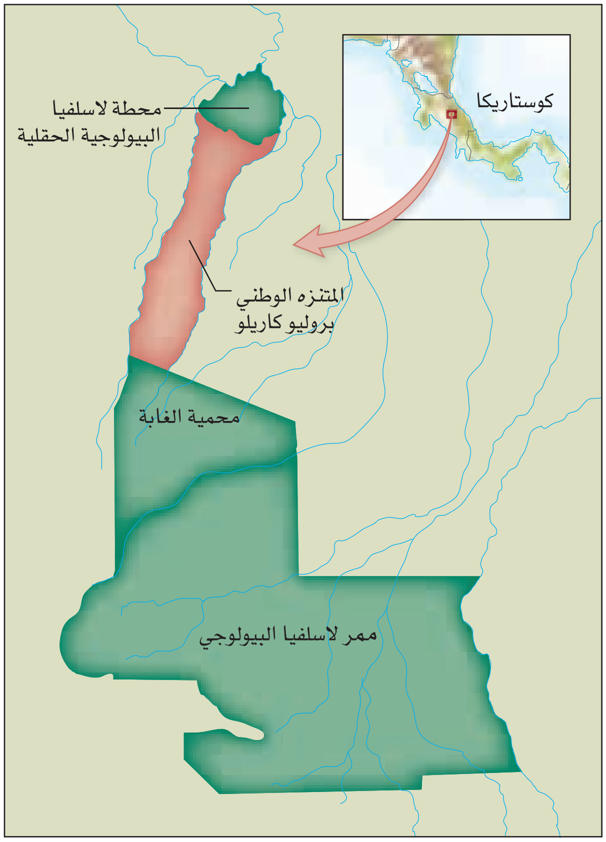
وبسبب هذا، أصبحت خطط المحافظة متعددة الاتجاهات، فهي لا تشمل المناطق البدائية الأولية فقط، ولكن أيضًا المناطق المحيطة، حيث يسمح بتأثير الإنسان فيها بمستوى معين. وكما ناقشنا في السابق، تفقد رقع الأراضي المعزولة أنواعًا بشكل أسرع من تلك الأراضي الكبيرة المحمية. بإضافة هذه الأراضي الأخرى، الأقل بدائية، ازداد مجموع كمية الأراضي المتوافرة لكثير من الأنواع.

إن مفتاح إدارة مثل هذه المساحات من الأراضي بنجاح، وعلى فترات زمنية طويلة، هو بإدارتها بطريقة تلائم استعمال الأراضي المحلية. فمثلًا، في حين لا يُسمح بنشاط اقتصادي في قلب الأرض البدائية، فإنّ بقية الأرض يمكن استعمالها في حصاد غير مدمِّر للمصادر. حتى المساحات التي يسمح بصيد بعض الأنواع منها ستوفر حماية لأنواع كثيرة أخرى.

تَمَّ أيضًا توفير ممرات للانتشار تربط بين المناطق الأولية البدائية، وبهذا تزيد أحجام الجماعة، وتسمح بإعادة الاستيطان إذا اختفت جماعة في منطقة معينة بسبب كارثة ما. يمكن للممرات أنْ توفّر حماية للأنواع التي تمرّ عبر مساحات واسعة خلال العام. لقد وفّرت الممرات في إفريقيا الشرقية حماية لطرق الهجرة لذوات الحوافر. في كوستاريكا، هناك ممر يربط بين أراضي الغابة المطرية المنخفضة في محطة لاسلفا البيولوجية من جهة، والغابة المطرية الجبلية في متنزه براوليو كاريلو الوطني من جهة أخرى. هذا الممر يسمح بالهجرة العمودية لكثير من أنواع الطّيور، والثّدييّات، والفراشات (الشكل 59-26).

إضافة إلى هذا التركيز على المحافظة على محميات واسعة بشكل كافٍ، فقد لاحظ علماء البيئة في السنوات الحديثة أن أفضل طريقة لحفظ التّنوّع الْحيويّ هو المحافظة بصورة مركزة على الأنظمة الْبيئيّة المتماسكة، وليس المحافظة على نوع معين. لهذا السبب، فإنّ الاتجاه في حالات كثيرةٍ يتحول إلى تعرّف تلك الأنظمة الْحيويّة التي تحتاج إلى المحافظة أكثر من غيرها، وتوفير السبل ليس فقط لحماية الأنواع ضمن نظام بيئي، وإنما للمحافظة على وظيفة النّظام الْبيئيّ نفسه، والمحافظة على عمله كذلك. وهذا يستلزم التأكد من أنّ المحميات ليست فقط كبيرة بشكل كافٍ، بل إنها أيضًا تحمي عناصر مثل مساقط المياه لكي؛ لا تكون الأنشطة خارج المحمية مهدّدة للنظام الْبيئيّ داخلها.

اجتمعت الجهود من مختلف أنحاء العالم لحماية التّنوّع الْحيويّ في المحميات والمناطق الأقل حماية المصممة لمقاومة تأثيرات تجزئة البيئة. التركيز على صحة النّظام الْبيئيّ بشكل كامل، لا على نوع معين، يمكن أن يُوجد سبلًا أكثر فاعلية لحماية التّنوّع الْحيويّ.



الشكل 59–26

ممرات تصل بين محميتين. أ. محطة لاسلفا البيولوجية للدراسات الاستوائيّة في كوستاريكا مرتبطة مع متنزه براوليو كاريلو الوطني. **ب.** يسمح الممر بهجرة الطّيور، والثّدييّات، والفراشات، والحيوانات الأخرى من لاسلفا 35 م فوق سطح البحر إلى بيئات الجبال التي ترتفع أكثر من 2900م.

مراجعة المفاهيم

1-59 نظرة عامة على أزمة التّنوّع الْحيويّ

الانقراضات المتعددة معروفة من سجلات الأحافير، ولكن معدلات الانقراض الجاري الآن عالية جدًا؛ لقد فقدت أنوع عدة قبل أنْ يتم اكتشافها والتّعرّف إليها.

- معظم الانقراضات التاريخية وقعت في الـ 150 سنة الأخيرة، وكانت على جزر.
- في الأزمنة الحديثة، تسبب الإنسان في معظم الانقراضات المحلية عن طريق الاستعمال الجائر، وتدمير البيئة.
- تسهم الزراعة، والإسكان، والأهداف التجارية في ضياع الأنواع عن طريق تدمير أو تقليل البيئة.
- قارة إفريقيا كانت هي القارة الوحيدة التي لم يحصل فيها انقراضات حيوانية ضخمة، ربما بسبب فترات طويلة من التطور المترافق للبشر والحيوانات المستوطِنة.
- الأنواع المستوطنة حساسة بشكل خاص؛ لأنها موجودة في نطاق واحد محدود، وفي مناطق ذات معدّلات نموّ بشري وهجرة عالية.
- المواقعُ السّاخنة مناطقُ مُسْتَوْطَنَةٌ بها أنواع عدة تمتلك معدلات انقراض عالية.
- الانقراض الحالي الضخم فريد؛ لأنه الانقراض الضخم الوحيد الذي يسببه نوع واحد، هو الإنسان، والوحيد الذي تكون فيه المصادر غير متوافرة للاسترجاع التطوري بعد ذلك.

2-59 قيمة التّنوّع الْحيويّ

للتنوع الْحيويّ قيم اقتصادية وأخلاقية وجمالية.

- تأتي القيمة الاقتصادية المباشرة للتنوع الْحيويّ من المنتجات التي نحصل عليها من الأنواع، والنظم الْبيئيّة المختلفة.
- تأتي القيمة الاقتصادية غير المباشرة للتنوع الْحيويّ من الخدمات التي يقدمها النّظام الْبيئيّ، مثل المحافظة على نوعية الماء، وحفظ التربة والمواد الغذائية، والتأثير في المُناخ المحليّ، وإعادة تدوير المواد الغذائية.
- الأنظمة الْبيئيّة المتماسكة غالبًا ما تكون أكثر قيمة من المنتجات التي نحصل عليها منها؛ وعلى كلّ حال، فإنّ قيمتها لا تكون واضحة إلا بعد فَقْدِها.
- الأشخاص الذين يستفيدون من تحطيم البيئة ليسوا عادةً الأشخاص أنفسهم الذين يدفعون الثمن.
- البشر يمكنهم، ويجب عليهم أن يصنعوا قرارات أخلاقية لحماية القيم الأخلاقية والْبيئيّة والاقتصادية للأنظمة الْبيئيّة.

3-59 العوامل المسببة لعمليات الانقراض

عوامل كثيرة مباشرة وغير مباشرة مسؤولة عن انقراض الأنواع.

- الاستغلال الزائد وفقدان البيئة من قبل الإنسان هما أكثر الأسباب المؤدية للانقراض.
- سرعة تأثر الأنواع بعامل انقراض واحد ربما يزيد من حساسية هذه الأنواع للعوامل الأخرى، ويسرّع انقراضها.
- الأنواع المختلفة لا تتأثر بالمشكلات نفسها وبالطرق نفسها.
- يقلل البشر غنى الأنواع بتحطيم البيئات وتلويثها، وتعكيرها، وتجزئتها.
- حالما تصبح البيئات أكثر تجزئة، تزداد بشدة الحصة النسبية للبيئة المتبقية التي توجد على الحد أو الحافة.
- حالما تزداد الحصة النسبية للحافة، فإنّ الأنواع تصبح أكثر تعرضًا للطفيليات والمفترسات.
- كلما تناقصتْ مساحة جزيرة أو قطعة، تزدادُ معدلات الانقراض (الشكل 59-11).
- إدخال الأنواع الجديدة، سواء بشكل طبيعي أو عرضي سيؤدي إلى تغيرات كبيرة وغالبًا سلبية على المجتمع بسبب عدم وجود تاريخ لتفاعلات الأنواع.
- ربما يؤدي تدمير تداخلات الأنظمة الْبيئيّة إلى شلال من الانقراضات من مستويات غذائية أعلى– أسفل، أو أسفل– أعلى.
- خسارة الأنواع الجوهرية (الأساسية) ربما يزيد التنافس، ويؤثّر بشكل كبير في تركيب النّظام الْبيئيّ ووظيفته.
- تكون الجماعات الصغيرة حساسة بشكل خاص للانقراض بسبب الكوارث، وفقدان الرفيق، وفقدان التّنوّع الْوراثيّ (الشكل 59-22).

4-59 طرق المحافظة على الأنواع المهددة بالانقراض

حالما يتم التّعرّف إلى سبب تهديد أنواع بالانقراض، من السهل وضع خطة استرجاع تحميها.

- تهتم بيولوجيا المحافظة بحفظ الجماعات والأنواع من خطر التناقص والانقراض.
- استعادة البيئات المدمرة لظروفها الطبيعية أمر صعب؛ لأننا نادرًا ما نعرف عن نظامها الْبيئيّ، وسكانها، وتفاعلاتها بشكل كافٍ.
- الاستعادة بإزالة الأنواع الدخيلة صعبة جدًا، وهي الأكثر نجاحًا إذا حدثت بعد إدخال نوع جديد مباشرةً.
- ربما لا يمكن استعادة البيئات المدمرة أو الملوثة بشدة إلى حالتها الأصلية، ولكن يمكن استعادتها لتقديم خدمات بيئية مختلفة.
- قد تتطلب برامج الاستعادة، مثل التكاثر بالأَسْر، تدخلات مباشرة في الجماعات الطبيعية لتجنب التهديد المباشر بالانقراض.
- هدف برامج التكاثر بالأَسْر هو استعادة الأنواع الحيوانية.

5-59 المحافظة على الأنظمة الْبيئيّة

تحطيمُ البيئة أحد أشدِّ أعداء جهود المحافظة على التّنوّع الْحيويّ.

- مفتاح إدارة قطع الأراضي الكبيرة هو بتشغيلها بطريقة تتلاءم مع الحاجات المحلية.
- ممرات الانتشار تربط قطع البيئة مع بعضها، ومع البيئات الطبيعية، معطيةً المجال لزيادة حجم الجماعة، وللتبادل الْوراثيّ، وإعادة الاستيطان.
- أفضل طريقة لحفظ التّنوّع الْحيويّ هي المحافظةُ على النّظام الْبيئيّ المتماسك، لا بالمحافظة على نوع معين.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. من ناحية تاريخية، اتجهت الأنواع التي تعيش في الجزر نحو الانقراض أسرع من تلك التي تعيش على الأراضي الرّئيسة. السبب الذي يفسر مثل هذه الظاهرة هو أنّ:
   أ. الأنواع التي تعيش على الجزر غالبًا ما تكون نشأت في ظل غياب المفترسات، ولا تمتلك تقنيات تجنب طبيعية.
   ب. البشر أدخلوا الأمراض والمنافسات إلى الجزيرة، ما أثر سلبًا في جماعات الجزيرة.
   ج. جماعات الجزيرة عادةً أصغر من جماعات اليابسة الأساسية.
   د. كلّ ما ذكر.
2. أفضل وصف للمحافظة على المواقع السّاخنة هو أنها:
   أ. مناطق ذات أعداد كبيرة من الأنواع المستوطنة التي تختفي بسرعة.
   ب. مناطق، الناس فيها داعمون نشطون للتنوع الحيويّ.
   ج. جزر تتعرض لمعدلات عالية من الانقراض.
   د. مناطق تستبدل فيها الأنواع الدخيلة بالأنواع الأصلية.
3. مواقع التّنوّع الحيويّ السّاخنة:
   أ. تغطي 1.4% من سطح اليابسة، ولكنها وطن لـ 35% من أنواع فقريات اليابسة الحية.
   ب. تغطي 35% من سطح اليابسة، ولكنها وطن لـ 1.4% من أنواع فقريات اليابسة الحية.
   ج. توجد على الجزر فقط.
   د. توجد في المناطق الاستوائيّة فقط.
4. قدرة النّظام البيئيّ المتماسك - مثل الأراضي الرطبة - على تحمل الفيضانات وتنقية المياه من الملوثات هي قيمة للتنوع الحيويّ:
   أ. اقتصادية مباشرة. ب. اقتصادية غير مباشرة.
   ج. أخلاقية. د. جمالية.
5. القيمة الاقتصادية لخدمات النّظام البيئيّ:
   أ. من غير المحتمل أنْ تتجاوز القيمة الاقتصادية الحاصلة من استخدام النّظام البيئيّ بعد تحويله.
   ب. لم يتم تحديدها بعناية.
   ج. يمكن أنْ تتجاوز بشكل كبير القيمة المُستَخلَصة بعد تحول النّظام البيئيّ.
   د. جمالية بشكل تام.
6. يوصف تناقص البرمائيّات بأنه:
   أ. اختفاء عالميّ للبرمائيّات بسبب تدمير البيئة المحلية.
   ب. تناقص عالميّ لجماعات البرمائيّات بسبب تغير المُناخ العالمي.
   ج. الاختفاء غير المُفَسَّر للضفادع الذهبيّة في كوستاريكا.
   د. لا شيء مما ذكر.
7. تقطيع البيئة يمكن أنْ يؤثّر سلبًا في الجماعات:
   أ. بتحديد تدفق الجينات بين المناطق التي كانت سابقًا متصلة.
   ب. بزيادة كمية الحافة النسبية الملائمة لقطع (أجزاء) البيئة.
   ج. بتشكيل قطع أراضٍ صغيرة جدًا لا تدعم الجماعة المتكاثرة.
   د. كلّ مما ذكر.
8. النوع الأساسي (الجوهري) هو النوع الذي:
   أ. له احتمال انقراض أعلى من النوع غير الأساسي.
   ب. يمتلك قوة تأثير في النّظام البيئيّ لا تتناسب مع وجوده.
   ج. يسبب انقراض أنواع أخرى.
   د. له تأثير ضعيف في النّظام البيئيّ.
9. عندما يقلّ حجم الجماعات بشكل حاد، فإنّ التّنوّع الوراثيّ وعدم تماثل الجينات:
   أ. من المحتمل أنْ يزداد، مشجعًا احتمال الانقراض.
   ب. من المحتمل أنْ ينقص مشجعًا احتمال الانقراض.
   ج. عادة ليست من العوامل التي تؤثّر في احتمال الانقراض.
   د. تستجيب بشكل أوتوماتيكي بطريقةٍ تحمي الجماعات مع متغيرات مستقبلية.
10. برنامج التكاثر بالأسْر يتبعه إطلاق إلى البرية:
   أ. من المحتمل وحده، أنْ ينقذ الأنواع المهددة بالانقراض.
   ب. من المحتمل وحده أنْ ينجح عندما يكون التّنوّع الوراثيّ للجماعات البرية قليلًا جدًا.
   ج. ربما ينجح عندما يُربط مع الأنظمة المناسبة واستعادة البيئة.
   د. لا شيء مما ذكر.
11. انقراض 99% من الأنواع الحية جميعها التي وُجدت على الأرض:
   أ. يشكل دليلًا على أنّ معدلات الانقراض الحالية ليست أعلى من الطبيعي.
   ب. يشير إلى أنّ معظم هذه المفقودات وقعت في 400 سنة الماضية.
   ج. يدعم مقولة: إن العالم امتلك أنواعًا كثيرة.
   د. لا شيء مما ذكر.
12. لبيان أزمة التّنوّع الحيويّ بشكل فعّال، فإنّ حماية النوع الفرد:
   أ. يجب أنْ تستخدم بالتوافق مع إدارة نظام بيئي رئيس واستعادته.
   ب. اتجاه إدارة كافٍ نحتاج إلى توسعته إلى أنواع أكثر.
   ج. ليس له أي دور في توضيح أزمة التّنوّع الحيويّ.
   د. يتعارض مع إدارة النّظام البيئيّ الرّئيس عادةً.

أسئلة تحدٍّ

1. إذا انقرض الآن 99% من الأنواع التي كانت موجودة، لماذا إذن هناك اهتمام بمعدلات الانقراض خلال قرون عدة ماضية؟
2. تحويل النّظام البيئيّ دومًا له تكاليف وأرباح. عادة ما تصل الأرباح إلى جزء من المجتمع (جماعة من الناس أو رجال أعمال مثلًا) ولكن التكاليف يتحملها المجتمع كله. هذا يجعل اتخاذ قرارات عن كيف، ومتى سنسمح بتحويل النّظام البيئيّ صعبة. مع ذلك، هل هذه مشكلة خاصة بتحويل الأنظمة البيئيّة بالطريقة التي نفهمها اليوم؟ (فمثلًا، تحويل أراضي شجر المانغروف إلى مزارع جمبري) هل هناك أمثلة أخرى يمكن أن نهتم بها لإرشادنا إلى كيفية صنع مثل هذه القرارات؟
3. هناك اهتمام وإثبات أن جماعات البرمائيّات في تناقص على مستوى العالم، وذلك بسبب عوامل عالمية. إذا علمنا أنّ انقراضَ الأنواع عمليةٌ طبيعية، فكيف لنا أنْ نحدد أنّ هناك تناقصًا عالميًّا مختلفًا عن الانقراض الطبيعي للأنواع؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع .www.ravenbiology.com لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

أ

ابتكار أساسي key innovation تطور صفة جديدة في نوع ما تسمح له باستخدام مصادر أو نواحٍ أخرى للبيئة لم تكن في متناوله سابقًا.

اتزان منقط punctuated equilibrium فرضية بخصوص آلية التغيرات التطورية، تقترح فترة زمنية طويلة من التغيرات القليلة أو عدم حدوث تغيرات يتخللها فترات من التطورات السريعة.

اتحاد التشابه الشكلي في التطور التفرعي، تعبير آخر لحالة صفة سلفية مشتركة.

اتحاد الجاميتات Symplesiomorphy عملية اتحاد الخلايا أحادية العدد الكرموسومي (الجاميتات) لإعطاء خلايا ثنائية العدد الكروموسومي (الزيجوت)، الإخصاب.

اتزان Eqilibrium ظرف مستقر، النقطة التي يسير عندها التفاعل الكيميائي في الاتجاه الأمامي بشكل مساوٍ لسيره في الاتجاه العكسي، لهذا لا يحدث تغير في تركيزٍ المواد المتفاعلة أو النواتج. في علم البيئة، الظروف الثابتة المقاومة للتغير التي تعود بسرعة إلى حالتها الأصلية إذا تم إحداث خلل بها عن طريق الإنسان وأحداث طبيعية أخرى.

اتزان داخلي homeostasis المحافظة على البيئة الفسيولوجية الداخلية ثابتة تقريبًا في المخلوق؛ عادة ما تتضمن بعض أشكال تنظيم التغذية الراجعة.

اجتذاب Taxis حركة توجُّه يقوم بها (عادة) مخلوقات بسيطة استجابة لمؤثر بيئي.

اختزال Reduction كسب الذرة لإلكترون، وغالبًا مع بروتون.

اختلاف التزامن Heterochrony تغيير أحداث التكوين الجنيني بسبب تغيّر وراثي؛ فمثلاً، طفرة في جين قد ترجئ الإزهار في النباتات.

اختلال تضاعف العدد الكروموسومي aneuploidy حالة تحدث في خلايا الإنسان عند فشل الكروموسومات المتماثلة أو الكروماتيدات الشقيقة في الانفصال عند عملية الانقسام المنصف (الاختزالي)، ويؤدي هذا الفشل إلى كسب كروموسومٍ أو خسارته، كما في حالة متلازمة داون.

ارتباط تقليدي classical conditioning إعادة عرض منبه مرتبط مع استجابة تؤدي بالدماغ إلى تشكيل ربط بين المنبه والاستجابة، حتى لو لم يكن بينهما رابط من قبل على الإطلاق.

ارتباط فعّال operant conditioning آلية تَعلُّم تُعطى بها المكافأة فقط بعد استجابة سلوكية صحيحة.

ارتباع stratify الاحتفاظ ببذور النباتات تحت درجات حرارة منخفضة مدة من الزمن. بذور بعض النباتات لا تنمو إلاّ إذا تعرضت للتبريد، ثم للتسخين.

ازدواج متذبذب wobble pairing المرونة في عملية الازدواج بين القاعدة الموجودة على الطرف 5¢ للكودون المضاد لـ tRNA والقاعدة الموجودة على الطرف 3¢ لكودون RNA الرسول (mRNA). تسمح هذهِ المرونة لجزيء tRNA واحد بقراءة أكثر من كودون واحد على mRNA.

استجابة التهابية inflammatory response استجابة مناعية لا نوعية عامة للعدوى الجرثومية، تعمل على تنظيف المنطقة المصابة من الجراثيم والأنسجة الميتة؛ لكي يبدأ النسيج بالتعافي والشفاء.

استجابة الجرح wound response في النباتات، سلسلة إشارات، تبدأ عند حدوث تلف للأوراق، مثل مضغها عن طريق آكلات النباتات، تؤدي إلى إنتاج مثبطات للأنزيمات الهاضمة للبروتين فتمنع، بذلك آكلات النباتات من هضمها.

استجابة مناعية immune response في الفقريات، تفاعل دفاعي يقوم به الجسم ضد مادة غريبة أو مخلوق غريب غزا الجسم. انظر إلى أجسام مضادة وخلايا B.

استجابة مفرطة الحساسية hypersensitive response هي قتل النبتة للخلية المصابة بمسبب المرض حتى تمنع انتشاره.

استجابة مناعية أولية primary immane response الاستجابة الأولى للجهاز المناعي لمولد ضد غريب. إذا تم تعريض الجهاز مرة أخرى لهذا المولد، فإن خلايا الذاكرة التي تكونت خلال الاستجابة المناعية الأولى ستستجيب بشكل أسرع.

استجابة مناعية ثانوية secondary immune response استجابة سريعة يقوم بها الجسم عند مهاجمته مرة أخرى من قبل المسبب نفسه للمرض بسبب وجود خلايا الذاكرة، التي تصبح بسرعة خلايا منتجة للأجسام المضادة (خلايا بلازمية).

استشارة وراثية Genetic Counseling عملية تقيم خطر حدوث اختلالات وراثية في النسل، يتم فحص هذه الاختلالات في الأطفال قبل إنجابهم، وتزويد الآباء بمعلومات عن هذه الظروف والأخطار.

استقطاب polarity توزيع غير متساوٍ للشحنة على جزيء ما مثل الماء، الذي يملك منطقة موجبة ومنطقة سالبة على الرغم من أن الجزيء ككل متعادل. (2) يعود إلى الاختلافات المحورية في أثناء تطور الجنين الذي يعطي محور أمامي – خلفي، ومحور ظهري – بطني في الحيوانات ذات التماثل ثنائي الجانبي.

استقطاب الصفة Polarize في التفرع التطوري، لتحديد ما إذا كانت حالة صفة معينة قادمة من الأسلاف أو مشتقة (سلفية أم مشتقة).

استنساخ Transription عملية تكوين أو بناء جزيء RNA تكاملي لشريط DNA، يتم تحفيز هذه العملية بوجود الأنزيمات.

استنسال cloning إنتاج خط من الخلايا أو استنبات أعضاء لها نسخ متماثلة أو متطابقة من تسلسل خاص للنيوكليوتيدات، عناصر أساسية في الهندسة الجينية.

استنسال جزيئي Molecular cloning عملية عزل وتكثير (تضخيم) تسلسل معين من DNA.

استنسال علاجي therapeutic clonning استخدام نقل أنوية الخلايا الجسمية لإنتاج خلايا جذعية من فرد واحد، التي يمكن إعادة زراعتها في الفرد نفسه، وذلك لاستبدال الخلايا التالفة، مثل ترقيع الجلد.

أسطوانة Stele الأسطوانة الوعائية المركزية في السيقان والجذور.

أسموزية كيميائية chemiosmosis الآلية التي تتم من خلالها إنتاج جزيئات الطاقة ATP في الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء، الإلكترونات عالية الطاقة التي تم إثارتها بالضوء (في البلاستيدات) أو نزعها عن طريق الأكسدة في دورة كربس (في الميتوكوندريا) استعملت لتفعيل مضخات البروتون التي تزيد من تدرج تركيز البروتونات؛ عندما تعود البروتونات من ثم عبر الغشاء، فهي تعبر خلال قنوات تربط حركتها لبناء جزيئات ATP.

إشعاع تكيفي adaptive radiation تطور أشكال عدة متباعدة من سلف مشترك غير معين بدائي بالتكيف لأجزاء مختلفة من البيئة. إن هذا الإشعاع التكيفي شائع بشكل خاص في أوضاع، يوجد فيها النوع في البيئة مع عددٍ قليل من الأنواع الأخرى، وبوجود مصادر متوافرة عدة.

اقتران conjugation اتحاد مؤقت لمخلوقيين (كائنين) وحيدي الخلية، تنتقل خلال ذلك المادة الوراثية من خلية إلى أخرى؛ تحصل في البكتيريا، والطلائعيات، وطحالب معينة، والفطريات.

اقتران synapsis ازدواج الكروموسومات المتماثلة الذي يحدث قبل الانقسام الاختزالي الأول؛ عملية العبور تحدث خلال عملية الاقتران.

ألفا اللولبي alpha helix شكل من أشكال التركيب الثانوي لعديد الببتيد، حيث تلتف بشكل حلزوني تبعًا لارتباط الحمض الأميني مع مجموعات الكربوكسيل في العمود الفقري للسلسلة الببتيدية.

النشا Starch مبلمر غير ذائب من الجلوكوز؛ يُعدّ المادة المُخزنة الغذائية الرئيسة في النبات.

أملاح العصارة الصفراء bile salts محلول أملاح عضوية تفرز من كبد الفقريات، وتخزن مؤقتاً في كيس الصفراء، تقوم بتفكيك الدهون وتحويلها إلى مستحلب في الأمعاء الدقيقة.

انتحاء Tropism الاستجابة لمحفز خارجي.

انتحاء نسبي Tissue tropism عشق الفيروس لخلايا معينة في العائل متعدد الخلايا، مثال، فيروس الكبد الوبائي يستهدف خلايا الكبد.

انتخاب Selection عملية يترك فيها بعض المخلوقات أبناء أكثر من المخلوقات المنافسة، ولهذا فإن صفاتها الوراثية تظهر بشكل أكبر (نسبة أكبر) بين أعضاء الأجيال المتعاقبة مقارنة مع الأفراد التي تترك أبناء أقل.

انتخاب صناعي artificial selection اختيار سلالات محددة لإنتاج صفات محددة تؤدي إلى تغيير في التركيب الجيني للجماعات تبعًا للتهجين الاختياري من قبل الإنسان.

انتخاب المسبب للاضطراب disruptive selection شكلٌ من أشكال الانتخاب يعمل على إزالة النوع الوسيط بدلاً من تفضيله.

الانتخاب المعتمد على التكرار Frequency-dependent selection نوع من الانتخاب يعتمد على تكرار أو عدم تكرار حدوث طراز شكلي في مجموعة سكانية (جماعة ما).

انتخاب موجه directional selection شكل من أشكال الانتخاب الذي يعمل على إزالة شكل متطرف واحد من مصفوفة من الطرز الشكلية.

انتخاب النسب kin selection انتخاب يحابي الأقارب، زيادة في تكرار الأفراد الأقارب في المجموعة السُكانيّة ما يؤدي إلى زيادة في التكرار النسبي للأليلات المشتركة بين أفراد المجموعة الأقارب.

انتخاب جنسي sexual selection نوع من أنواع التكاثر التفاضلي ينتج عن النجاح المتباين في الحصول على رفيق للتزاوج.

انتخاب طبيعي Natural selection التكاثر التفاضلي للطراز الجيني، نتيجة لعوامل بيئية تؤدي إلى تغيرات تطورية.

انتخاب مسبب للاستقرار stabilizing selection شكل من أشكال الانتخاب، حيث يعمل الانتخاب هنا على إزالة أطراف مجال (مدى) الطراز الشكلي وزيادة الطراز الشكلي المتوسط.

انتخاب معتمد على التكرار oscillating selection حالة يحابي (بشكل تبادلي) بها الانتخاب واحدًا من الطرز الشكلية في وقت معين، وطرازًا شكليًّا مختلفًا في وقت آخر، مثلاً خلال الظروف الجافة مقابل الظروف الرطبة (توافر الماء).

انتشار diffusion محصلة حركة الجزيئات الذائبة أو حبيبات أخرى من المناطق عالية التركيز إلى المناطق الأقل تركيزًا.

انتشار الورم (انبثاش) Metastasis العملية التي تنتشر بها الخلايا السرطانية من نقطة الأصل إلى أماكن أخرى في الجسم، وأيضًا مجموعة من الخلايا السرطانية في موقع ثانٍ نتيجة انتشار الورم الأصلي.

انتقال translocation في النباتات، نقل جزيئات الغذاء الذائبة (على الأغلب السكروز) إلى مسافات طويلة، هو يحدث بشكل أساسي في الأنابيب الغربالية للأنسجة اللحائية (2) في الوراثة، تبادل قطع الكروموسومات بين الكروموسومات غير المتماثلة.

انتقال الجينات الأفقي horizontal gene transfer الانتقال الجانبي للجينات بين الأنواع الأكثر احتمالاً في بدء نشوء الحياة.

انتقال الجينات العمودي Vertical gene transfer (VGT) انتقال الجينات من جيل إلى آخر ضمن النوع نفسه.

انجراف (الإزاحة) وراثي Genetic drift تغيُّر تكرار أليلات معينة بشكل كبير بمحض المصادفة مع الزمن.

أنزيم السايكلين kinase (Cdk) أي مجموعة من أنزيمات بروتينات مفسفرة التي توجه التقدم خلال دورة الخلية. هذه الأنزيمات تكون نشطة عندما معقد مرتبط مع السايكلن (محدث الدورة) أنزيم مفسفر البروتين cdc2 ينتج من قبل جين cdc2، هو أول أنزيم مفسفٍّر Cdk تم اكتشافه.

انسلاخ Ecdysis خلع الطبقة الخارجية المصنوعة من الكيوتيكل كما هو الحال في الحشرات أو القشريات.

انشطار ثنائي binary fission تكاثر لاجنسي بانقسام خلية واحدة أو الجسم إلى قسمين متماثلين ومتطابقين أو تقريبًا متماثلين.

انعزال segregation عملية يتم من خلالها التعبير عن الأشكال المتبادلة لصفة ما يعبر عنها في الأبناء، وليس مزج كل صفة للآباء في الأبناء.

انفصال غير تصالبي achiasmate segregation عملية انفصال الكروموسومات المتماثلة خلال الاختزالي (الانقسام المنصف) الأول دون حدوث التصالب بين الكروموسومات المتماثلة. وجدت في ذكور ذبابة الفاكهة وأنواع أخرى.

انقراض جماعي mass extinction الانخفاض المفاجئ والحاد نسبيًّا في عدد الأنواع. على سبيل المثال، في نهاية العصر الطباشيري اختفت الديناصورات وأنواع أخرى من المخلوقات الحية.

انقسام اختزالي أول meosis I الجولة الأولى من الانقسام الاختزالي، ويطلق عليه الانقسام المختزل؛ لأنّ الكروموسومات المتماثلة تنفصل، والخلايا الشقيقة تمتلك نصف عدد الكرموسومات فقط.

انقسام اختزالي ثانٍ meosis II الجولة الثانية من الانقسام الاختزالي، التي من خلالها تخضع الخليتان الأحاديتان الناتجتان عن الانقسام الاختزالي الأول لانقسام مماثل للانقسام المتساوي لكن دون حدوث تضاعف لـ DNA لإنتاج أربع خلايا شقيقة أحادية العدد الكروموسومي.

انقسام السيتوبلازم cytokinesis انقسام سيتوبلازم الخلية بعد انقسام الخلية.

انقلاب inversion عكس ترتيب قطعة من كروموسوم ما، أيضًا، قلب الداخل خارجًا، كما هو الحال في التكوّن الجنيني في الإسفنجيات أو إطلاق الخلايا اللاسعة.

انقلاب جيني Gene Conversion تغيّر في واحد من الكروموسومات المتماثلة عن طريق نظام كشف الأخطاء وإصلاحها لجعله يشبه التسلسل الموجود على الكروموسوم المماثل الآخر.

أوكسين auxin هرمون نباتي تنتجه القمة النامية في الساق وهو أوّل هرمون نباتي تمّ اكتشافه. يزيد الأوكسين مرونة جدران الخلايا واستطالة السِّيقان، ويؤدي دورًا في تليين جدار الخليّة.

أيونات سالبة الشحنة anion الذّرّة التي تحتوي على عدد بروتونات أقل من عدد الإلكترونات تحمل شحنة سالبة، وتُسمى أيونًا سالب الشحنة. فذرة الكلور (Cl) التي كسبت إلكترونًا واحدًا تصبح أيون الكلوريد ($-$ Cl)، وله شحنة سالبة واحدة ($1-$).

إباضة ovulation في الحيوانات، عملية إطلاق البيضة أو البيوض من المبيض.

إبط axil هي المنطقة أو الزاوية بين عنق الورقة أو نصلها و الساق.

الاثنا عشر duodenum في الفقريات، الجزء العلوي من الأمعاء الدقيقة.

إحداث الطفرة مخبريًا in vitro mutagenesis القدرة على إيجاد طفرات عند أي موقع في جين مستنسخ لدراسة تأثير هذه الطفرة في الوظيفة.

إحليل urethra الأنبوب الناقل للبول من المثانة إلى خارج جسم الثدييات.

أحماض دهنية متعددة غير المشبعة polyunsaturated fat في انقسام الخلايا بدائية النوى، يتكون جدار فاصل جديد مُكوّن من الغشاء الخلوي والجدار الخلوي لفصل الخليتين الجديدتين.

إخراج خلوي Exocytosis نوع من النقل بمقادير كبيرة إلى خارج الخلية، حيث تندمج فجوة مع الغشاء الخلوي، ومن ثم تفرغ محتوياتها إلى الخارج.

إخصاب Fertilization التحام جاميت ذكري أحادي المجموعة الكروموسومية وآخر أنثوي لتكوين زيجوت ثنائي المجموعة الكروموسومية.

إخصاب ذاتي Self-fertilization اتحاد البيضة والحيوان المنوي الناتجين من المخلوق الخنثى.

إخصاب مزدوج double fertilization اندماج البيضة والحيوان المنوي (يُنتج ذلك بيضة مخصبة ذات مجموعتين كروموسومتين ($2n$)، أو الزيجوت) وفي الوقت نفسه اندماج جاميت ذكري آخر مع الأنوية القطبية (ينتج ذلك الإندوسبيرم ذا المجموعات الكروموسومية الثلاث، ($3n$))، هذا النوع من الإخصاب صفة مميزة للنباتات مغطاة البذور.

إدخال خلوي Endocytosis أخذ المواد إلى داخل الخلية عن طريق عمل انغمادات في الغشاء، أخذ المواد الصلبة يُدعى البلعمة، في حين يدعى أخذ المواد الذائبة الشربَ الخلوي.

إدخال معتمد على المستقبل receptor mediated endocytosis: عملية يتم من خلالها نقل جزيئات كبيرة معينة إلى داخل الخلايا حقيقية النوى من خلال نقر مغلفة ببروتين الكلاثرين بعد ارتباطها بمستقبلات خاصة موجودة على سطح الخلية.

إدماع Guttation اندفاع سائل مائي من الأوراق بسبب الضغط الجذري.

إزاحة الصفات character displacement عملية يحابي فيها الانتخاب الطبيعي أفرادًا في الأنواع التي تستخدم مصادر لا تستخدم من قبل أنواع أخرى. وهذا يؤدي من ثم إلى تغير تطوري يقود إلى أنواع غير متشابهة في استعمال المصادر.

إزالة الاستقطاب depolarization حركة الأيونات عبر الغشاء الخلوي تزيل فرق الجهد الكهربائي.

إزالة الفوسفات dephosphorylation إزالة مجموعة الفوسفات عن طريق أنزيم محلل الفوسفات. الكثير من البروتينات يمكن أن تُنشط أو تُثبط عن طريق إزالة مجموعة الفوسفات.

إزالة الكبت derepression تُشاهد في المناطق الفعالة الخاصة بعمليات البناء، هنالك تكون المنطقة الفعالة المسؤولة عن أنزيمات سلسلة من التفاعلات البيوكيميائية مثبطة بوجود الناتج النهائي في السلسلة، ويُزال الكبت في غياب هذا الناتج. يسمح هذا بإنتاج الأنزيمات عند الحاجة فقط.

إستروجينات نباتية phytoestrogen واحد من مركبات الأيض الثانوية في بعض النباتات تُشبه في تركيبها ووظيفتها هرمون الإستروجين الحيواني.

إسفنجين sponging بروتين قاس يُصنع من عدد من أنواع الإسفنجيات بوصفه جزءًا تركيبيًّا موجود في داخل الظهارة المتوسطة.

إشعاع متأين ionizing radiation إشعاع ذو طاقة عالية يسبب حدوث طفرات بشكل كبير، ينتج هذا الإشعاع جذورًا حرة تتفاعل مع DNA؛ تضم هذه الإشعاعات أشعتي X، وδ (جاما).

إشعاعية (نشاط إشعاعي) Radioactivity انبعاث جزيئات نووية وإشعاعات عن ذرات غير مستقرة في أثناء انحلالها إلى أشكال أكثر ثباتًا.

إصلاح استئصالي Excision repair آلية غير نوعية لإصلاح التلف في DNA في أثناء تصنيعه. تُزال المنطقة التالفة أو ذات الارتباط الخاطئ، ثم يقوم أنزيم مبلمر DNA باستبدال المنطقة المزالة.

إضافة الحواشي annotation المعلوماتُ المُضافة إلى معلومات التعاقب الأساسية، كتلك المتعلقة بتحديد إطار القراءة المفتوح (ORF) وهذا ما يحول بيانات التعاقب البسيطة إلى مناطق يتمّ تعريفها عن طريق معالم مميزة كتلك المتعلقة بالمنطقة المنسوخة، والمناطق التي يُعْتَقَدُ أنها تشفِّر لبروتين مُعَيَّن.

إضافة مجموعة الميثيل Methylation عملية إضافة مجموعة ميثيل إلى قواعد (غالبًا سيتوسين) في DNA. إضافة مجموعة المثيل إلى السيتوسين تتوافق مع DNA الذي لا يتم التعبير عنه.

إطار القراءة Reading frame التعاقب الصحيح للنيوكليوتيدات على شكل كودونات ثلاثية تحدد نوع الحموض الأمينية في أثناء الترجمة. يتم تأسيس إطار القراءة عن طريق أول كودون في التعاقب، حيث عدم وجود فراغات في الشيفرة الوراثية.

إطار القراءة المفتوح open reading frame (ORF) منطقة في DNA تحمل الشيفرة لتسلسل من الأحماض الأمينية دون وجود كودونات الإيقاف في إطار القراءة.

إعادة الاستقطاب Repolarization عودة التوزيع الأيوني في الخلية العصبية إلى مرحلة فرق جهد الراحة بعد عملية إزالة الاستقطاب.

إعادة نمذجة معقد الكروماتين chromatin-remodeling complex معقد بروتيني كبير وقد وجد لتعديل DNA والهستونات، يقوم بتحريك أو نقل جسيمات نووية ما يغير تركيب الكروماتين.

إفراز جواري paracrine نوع من أنواع الإشارات الكيميائية وبين الخلايا بحيث يكون التأثير محليًّا وقصير الأمد.

إقصاء محفِّز inducer exclusion جزء من آلية التثبيط عن طريق الجلوكوز في بكتيريا *E. Coli*، حيث يعمل وجود الجلوكوز على منع دخول لاكتوز إلى داخل، الخلية وهذا يسبب عدم تحفيز المنطقة الفعالة lac.

إقصاء كاره الماء hydrophobic exclusion ميل الجزيئات غير المستقطبة للتكتل مع بعضها عند وضعها في الماء. الإقصاء يشير إلى عمل الماء على دفع هذه الجزيئات لتقترب من بعضها.

إكتودرم Ectoderm واحدة من الطبقات الجرثومية البدائية الثلاث في الجنين المبكر للفقريات، تعطي طبقة الإكتودرم النسيج الطلائي الخارجي للجسم (الجلد، الشعر، الأظافر)، والنسيج العصبي، الذي يضم الأعضاء الحسية، والدماغ، والحبل الشوكي.

التفاف فائق Supercoiling التفاف DNA ذو السلسلتين في الفراغ نتيجة للتواء الشريط، كما يحدث عند فك التفاف شريطي جزيء DNA الحلزونيين. التواء (Torsion) عملية تحدث خلال تطور أجنة معدية القدم يتحرك من خلالها التجويف العبائي وفتحة الشرج من الموقع الخلفي إلى الأمام في الجسم، قريبًا من موقع الفم.

التواء Torsion عملية تحدث خلال تطور أجنة معدية القدم يتحرك من خلالها التجويف العبائي وفتحة الشرج من الموقع الخلفي إلى الأمام في الجسم، قريبًا من موقع الفم.

إلكترونات التكافؤ valence electrons إلكترونات في مستوى الطاقة الأخير للذرة.

إمراض المقابل allelopathy إثباط أو منع نمو نبات مُجاور أو بذور مُجاورة لإطلاق إشارة كيميائية أفرزتها جذور نبات آخر مجاور لها.

إنبات Germination العودة للنمو والتطور عن طريق الأبواغ أو البذور.

إنتاج خلايا الدم الحمراء erythropoiesis تصنيع خلايا الدم الحمراء في نخاع العظم.

إنتاجية أولية Primary Productivity كمية الطاقة الناتجة عن المخلوقات الحية التي تقوم بالتمثيل الضوئي في مجتمع معين.

إنترفيرون interferon في الفقريات، بروتين يفرز في داخل الخلية المصابة بالفيروس ليمنع نمو الفيروس وتكاثره.

إندوديرم Endoderm واحدة من الطبقات الجرثومية البدائية الثلاث في الجنين المبكر للفقريات، تعطي هذه الطبقة النسيج الطلائي المبطن للتراكيب الداخلية ومعظم الممرات الهضمية والتنفسية.

إندورفين Endorphin إحدى مجموعات الببتيدات العصبية الصغيرة التي تنتج في دماغ الفقريات؛ وهي كالمورفين، تعمل على منع الإحساس (الشعور) بالألم.

إندوسبيرم Endosperm نسيج مخزن يُعدّ من الخصائص المميزة لبذور النباتات الزهرية، يتطور من اتحاد النواة الذكرية والأنوية القطبية للكيس الجنيني. يتم هضم الإندوسبيرم عن طريق النبات البوغي النامي، قبل نضوج البذرة أو خلال الإنبات.

إنسانيات hominoid تشمل القردة وعائلة الإنسان؛ القردة والإنسانيات تشكل الرئيسيات شبيهة الإنسان.

إيثار altruism أداء فعل يُفيد فردًا آخر على حساب الفاعل.

إيثار متبادل reciprocal altruism إنجاز لأفعال إيثارية مع توقع برد الجميل. أحد أهم الأمور وأكثرها اختلافًا لكثير من النظريات التي تتناول تطور السلوك الاجتماعي.

إيقاعات يومية circadian rhythm دورة إيقاعية ذاتية تتأرجح (تتذبذب) على أساس اليوم 24 ساعة.

أبهر aorta الشريان الرئيس في جهاز دوران الدم في الفقريات، في الثدييات يحمل الدم الغني بالأكسجين إلى جميع أنحاء الجسم ماعدا الرئتين.

أبواغ spores خلايا تكاثرية أحادية العدد الكروموسومي، عادةً أحادية الخلية؛ قادرة على التطور إلى مخلوق بالغ دون الالتحام مع خلية أخرى.

أبواغ داخلية Endospore أبواغ بكتيرية ذات جدار سميك ومقاومة لدرجة عالية. تستطيع تحمل الضغوط البيئية، مثل الحرارة أو الجفاف ومن ثم النمو في ظروف ملائمة.

أبواغ متحركة zoospore أبواغ قادرة على الحركة.

أجسام الحالّة Lysosome حويصلات محاطة بغشاء تحتوي على الأنزيمات الهاضمة التي يتم إنتاجها عن طريق أجسام جولجي في الخلايا حقيقية النوى.

أجسام جولجي Golgi apparatus مجموعة من الأغشية المسطحة المرتبة فوق بعضها (كل واحد يدعى جسم جولجي) في سيتوبلازم الخلايا حقيقية النوى؛ وظائفه هي تجميع الجزيئات المصنوعة من قبل الخلية وتغليفها وتوزيعها.

أجسام دقيقة Microbody عضيات خلوية محاطة بغشاء، وتحتوي على الكثير من الأنزيمات، بشكل عام مشتقة من الشبكة الإندوبلازمية، وتضم البيروكسيسوم والجلايوكسيسوم.

أجسام مضادة متعددة السلالة polyclonal antibody إنتاج أجسام مضادة متعددة مختلفة عن طريق مولد ضد يمتلك أكثر من محدد. كل واحد من هذه الأجسام المضادة يرتبط بشكل مناسب مع جزء مختلف على سطح مولد الضد (محددات).

أحادي التسكر monosaccharide سكر بسيط لا يمكن أن يتحلل إلى جزيئات أصغر.

أحادي النسخة الكروموسومية الجسمية monosomic وصف لحالة يكون فيها الكرموسوم قد فُقِد نتيجة عدم انفصال الكروموسومات المتماثلة خلال عملية الانقسام الاختزالي، يسبب ذلك تكوين جنين ثنائي المجموعة الكروموسومية يحمل فقط نسخة واحدة من هذه الكروموسومات الجسمية.

أحادية–ثنائية الكروموسومات Haplodiploidy ظاهرة تحدث في أنواع محددة من المخلوقات مثل الدبابير، حيث توجد أفراد أحادية المجموعة الكروموسومية (الذكور) وأخرى ثنائية المجموعة الكروموسومية (الإناث).

أحادية المسكن monoecious نباتات تكون بها أسدية الأزهار وكرابلها منفصلة، إلاّ أنها تقع على النبتة نفسها.

أحادية النوع Haplotypes مناطق كروموسومية لا تخضع للتبادل في أثناء إعادة الاتحاد، حيث تورث كما هي. يتم التعرف إليها اعتمادًا على تحليل تعدد أشكال النيوكليوتيد الواحد (SNPs).

أخدود عصبي neural groove أخدود طويل يتكون على طول المحور الطولي للجنين عن طريق طبقة من خلايا الإكتوديرم (الطبقة الجرثومية الخارجية).

أخدود كبير Major groove أكبر الأخاديد في تركيب DNA الحلزوني، حيث يمكن الوصول إلى الروابط الهيدروجينية التي تربط أزواج النيوكليوتيدات من خلاله. يمكن أن تتعرف البروتينات إلى هذا الأخدود، وترتبط بمناطق منه.

أدمة البلاستيولا المدمجة syncytial blastoderm تركيب مكوّن من طبقة كبيرة مفردة من السيتوبلازم تحتوي تقريبًا 4000 نواة في أثناء التطور الجنيني للحشرات مثل ذبابة الفاكهة.

أدمة البلاستيولة الخلوية cellular blastoderm في مرحلة التطور (التكوين) الجنيني للحشرات، المرحلة التي تصبح خلالها أنوية البلاستيولة المدمجة خلايا منفصلة من خلال تشكيل غشاء.

أدمة معدية Gastrodermis في الحيوانات البعدية الحقيقية، طبقة النسيج الهضمي المتطورة من الإندوديرم.

أدمة محيطة Periderm النسيج الخارجي الواقي في النباتات الوعائية الذي ينتج عن طريق كمبيوم الفلين. يحل وظيفيًا مكان البشرة عند تحطمها خلال النمو الثانوي. تحتوي الأدمة المحيطة على الفلين، وكمبيوم الفلين، والفلوديرم (الأدمة الفلينية).

أدينوسين ثلاثي الفوسفات (ATP) adenosine triphosphate (ATP) نيوكليوتيدٌ يتألف من أدنين، وسكر خماسي الكربون، وثلاث مجموعات فوسفات يُستَخدم لتزويد الخلية بالطّاقة، وهو العمْلَة الأساسية للطاقة بالخلية، يدفع معظم العمليات المستهلكة للطاقة في الخلايا ابتداءًا من تصنيع السكر، وتوفير طاقة التنشيط للتفاعلات الكيميائية، ونقل المواد عبر أغشية الخلية، والحركة في البيئة، والنمو.

أذين atrium الجزء (الحجرة) العلوي الموقع في القلب، للثدييات أذينان، يستقبل الأذين الأيمن الدَّم غير المحمّل بالأكسجين من أنحاء الجسم المُختلفة عن طريق الوريدين الأجوفين العلوي والسفلي، ويستقبل الأذين الأيسر الدَّم المحمل بالأكسجين من الرِّئة عن طريق الشرايين الرئوية.

أذينات stipules زويدات تشبه الورقة تقع عند قاعدة أوراق أو ساق بعض النباتات الزهرية.

أزواج قواعد base-pair أزواج القواعد النيتروجينية (النيكليوتيدات) المتممة تتألف من بيورين وبيريميدين.

أستيل مُرافق الأنزيم – أ acetyl-CoA مركب وسطي في عمليات الأيض الخلوي، يتكون من الأستيل الناتج عن أكسدة حمض البيروفيك وارتباطه بمرافق الأنزيم–أ ويعمل على نقل مجموعة الأستيل إلى دورة كربس.

عضو من أعضاء الزهرة ينتج stamens أسدية حبوب اللقاح، وعادةً ما يتألف من المتك والخيط، .كل هذه الأعضاء مجتمعة معًا تعطي الطلع

أشباه الأنسجة Stromatolites سجادة من الأحافير البكتيرية القديمة تكونت منذ ما يقارب مليوني سنة، فيها تبقى البكتيريا كل بمفردها بشكل مشابه لبعض البكتيريا في الوقت الحالي.

أشنات lichen علاقة تعايشية بين الفطريات من جهة وشريك ضوئي البناء من جهة أخرى مثل الطحالب الخضراء والبكتيريا الخضراء المُزرّقة.

أشواك spicule نوع من الأشواك الدقيقة المصنوعة من السيلكا أو كربونات الكالسيوم تصنع في الهلام المتوسط من قبل بعض أنواع الإسفنجيات بوصفها تراكيب بنائية.

أشواك (أهلاب) seta في الديدان الحلقية، أهلاب من الكايتين تساعد على تعلق الدودة وتثبيتها عند الحركة أو عند الحفر.

أشواك حسية sensory setae في الحشرات، أشواك ترتبط بخلايا عصبية حساسة للتنبيه الآلي والكيميائي، وتكون موجودة بكثرة على قرون الاستشعار والأرجل.

أصابع الزنك Zinc finger نوع من أنواع الموتيفات المرتبطة بـ DNA في البروتينات المنظمة التي تستخدم ذرات الزنك في تركيبها.

الأصطباغ الصناعي بالميلانين industrial melanism مصطلح يصف عملية تطورية، حيث يُصبح المخلوق ذو اللون الفاتح ذا لون داكن بسبب عملية الانتخاب الطبيعي.

أعراف crista انثناءات إضافية في الغشاء الداخلي للميتوكوندريون، تحتوي الميتوكوندريا على الكثير من الأعراف.

أعضاء التأنيث (المتاع) Gymnoecium مجموعة من الخباءات (الكرابل) في زهرة النباتات البذرية.

الأعضاء الذكرية في الزهرة androecium مجموع الأسدية التي تؤلف الدائرة الثالثة من الزهرة.

أعور cecum كيس يقع عند التقاء نهاية الأمعاء الدَّقيقة مع بداية الأمعاء الغليظة في الفقريات.

أقاليم حيوية biomes واحد من النظم البيئية الأرضية الرئيسة، الذي يتميز بالظروف المناخية والتربة، وأكبر وحدة بيئية.

أكسدة بيتا ß - oxidation تفاعل يعتمد الأكسجين، حيث تنزع مجموعات أستيل ثُنائية الكربون للأحماض الدهنية، وترتبط مع مرافق أنزيم–أ لكي يتكوَّن أستيل مُرافق أنزيم – أ الذي يدخل دورة كربس. وهذا يحصل دوريًّا حتى يتأكسد الحمض الدهني كاملاً.

أكياس الشبكة الإندوبلازمية cisterna وعاء جامع صغير ينفصل من نهايات أجسام جولجي ليشكل حويصلات ناقلة تحرك المواد خلال السيتوبلازم.

ألياف عضلية muscle fibers خلايا طويلة أسطوانية متعددة الأنوية تحوي كثيراً من الليفات العضلية، وذات قدرة على الانقباض عند تحفيزها.

أليرون aleurone الطبقة الخارجية من الإندوسبرم تنتج الأنزيم ألفا أميليز المسؤول عن تحلل النشا الموجود في الإندوسبرم بشكل أميلوز إلى سكريات بسيطة تمّر عبر الدرع الحرشفي إلى الجنين.

أليل allele واحد من إثنين أو أكثر من الأشكال البديلة من الجين ومفردها أليل.

أمن غذائي Food Security طريقة للحصول على غذاء آمن وكافٍ لتجنب سوء التغذية والمجاعات؛ هذا الأمر شأن إنساني عالمي.

أنابيب ملبيجي malpighian tube أنابيب مفتوحة من طرف

واحد تفتح في المعي الخلفي في مفصليات الأرجل التي تعيش على اليابسة، وتعمل بوصفها جهاز إخراج.

أنبوب اللقاح pollen tube أنبوب يتشكل بعد إنبات حبوب اللقاح، وينقل الجاميتات الذكرية إلى البويضة.

أنبوب عصبي neural tube أنبوب ظهري، يتكون من الصفيحة العصبية، ويتمايز إلى الدماغ والنخاع الشوكي.

أنزيم Enzyme بروتين قادر على تسريع تفاعلات معينة عن طريق تقليل طاقة التنشيط اللازمة لحدوث التفاعل.

أنزيم مفتت Dicer enyme أنزيم يعمل على توليد قطع صغيرة من جزيئات RNA في الخلية عن طريق قطع (تفتيت) RNA المزدوج الأشرطة. ينتج الأنزيم المفتت miRNA وsiRNA.

أنزيم مبلمر Taq polymerase أنزيم مبلمر DNA المعزول من البكتيريا المحبة للحرارة (مقاومة للحرارة) مثل بكتيريا (Themus aquaticus (Taq؛ يعمل هذا الأنزيم على درجات حرارة عالية، ويُستخدم في تفاعل أنزيم مبلمر المتسلسل (PCR).

أنزيم مزيل مجموعة الفوسفات Phosphatase أي من الأنزيمات التي تعمل على إزالة مجموعات الفوسفات من البروتين، معاكسة بذلك عمل أنزيم الكاينيز المسفر.

أنزيمات محددة داخلية restriction endonuclease أنزيمات تُقطع DNA ثنائي السلاسل عند تسلسل قواعد محددة، عادة في داخل أو بالقرب من تسلسل يُقرأ في الاتجاهين بالطريقة نفسها. أيضا تُسمى الأنزيمات المحددة.

أنزيمات مفسفرة للبروتين protein kinases الأنسجة التي تكون الجسم الأولي للنبات.

أنزيمات مفسفرة للبروتين المحفَّز بمولدات الانقسام Mi-togen – activated protein kinases أي نوع من الأنزيمات مفسفرة البروتين لتُغيّر من عملية التعبير الجيني.

أنسجة أولية primary tissue الأنزيمات التي تضيف مجموعة فوسفات إلى البروتين مغيرةً بذلك نشاطها.

أنسجة ثانوية secondary tissue أي أنسجة تُنتج من المرستيم الجانبي في الأشجار والشجيرات.

أنسجة وعائية vascular tissue تشمل الأوعية التي تعمل على نقل السوائل.

انفجار كمبري Cambrian explosion الزيادة الهائلة في التنوع الحيواني الذي حصل في بداية العصر الكمبري.

أنيبيبات دقيقة microtublules في الخلايا حقيقية النوى، أنابيب بروتينية طويلة مجوفة، مكونة من بروتين تيوبيولين، تؤثر في شكل الخلية، وتحرك الكرموسومات في أثناء انقسام الخلية، وتشكل التركيب الداخلي الوظيفي للأهداب والأسواط.

أهلاب أو أشواك chaetae تراكيب شوكية دقيقة من الكايتين توجد في أسفل قطع الجسم التي تساعد تثبيت الدودة الحلقية خلال الحركة.

أوراق كبيرة megaphyll في النبات، أوراق تمتلك عروقًا عدة تتصل بالأسطوانة الوعائية للساق، أغلب النباتات تمتلك أوراقًا كبيرة.

أوردة Veins في النباتات، حزم وعائية تشكل جزءًا من إطار عمل أنسجة التوصيل والدعم في الساق أو الورقة. (2) في الحيوانات، الأوعية الدموية التي تحمل الدم من الأنسجة إلى القلب.

أوزون ozone (O3) طبقة الستراتوسفير في جو الأرض المسؤولة عن حجب (تنقية) الإشعاعات فوق البنفسجية القادمة من الشمس.

أوكسيتوسين oxytocin هرمون يفرز من الغدة النخامية الخلفية، يوثر في انقباضات الرحم خلال الولادة، ويحفز الرضاعة (إدرار الحليب).

أوليات الفم Protostome أي عضو من مجموعة الحيوانات المتماثلة جانبيًّا التي يتطور بها الفم أولاً، ثم فتحة الشرج. الديدان المسطحة، الديدان الخيطية (الأسطوانية)، الرخويات، الحلقيات، ومفصليات الأرجل من أوليات الفم.

أوماتيديا (عوينات) ommatidia وحدات بصرية في العيون المركبة لمفصليات الأرجل، تحتوي على خلايا حساسة للضوء وعدسة قادرة على تكوين صورة.

أيض metabolism مجموع جميع العمليات الكيميائية التي تحدث داخل الخلايا الحية أو المخلوقات الحية.

أيض حمض الكراسوليشين crassulacean acid metabo-lism CAM آلية لتثبيت غاز ثاني أكسيد الكربون CO_2 الذي يدخل الثغور المفتوحة في أثناء الليل، ويستعمل في البناء الضوئي خلال النهار عندما تغلق الثغور لمنع فقدان الماء.

أيض هدمي (عملية الهدم) catabolism عمليات الأيض في الخلية، التي تؤدي إلى تحطم الجزيئات المعقدة إلى مركبات أبسط، وإطلاق طاقة في معظم الأحيان.

آكلات البكتيريا bacteriophage فيروس يصيب خلايا البكتيريا، يسمى أيضًا آكلات البكتيريا.

التواء هنلي loop of Henle في كلية الطيور والثدييات، هو جزء من الأنيبيبات الكلوية الشبيه ببكلة الشعر يعمل على إعادة امتصاص الأملاح والماء من الراشح عن طريق عملية الانتشار.

آليات العزل بعد الزيجوتية postzygotic isolating mech-anisms نوع من أنواع العزل التكاثري يتم فيه إنتاج زيجوت غير قادر على التطور إلى فرد بالغ قادر على التكاثر، تتراوح هذه الآليات من إنتاج زيجوت أو جنين غير قادر على الحياة إلى أفراد بالغة غير قادرة على الإنجاب.

آليات العزل قبل الزيجوتية prezygotic isolating mecha-nism نوع من أنواع العزل التكاثري يمنع تكوين الزيجوت. هذه الآليات قد تتراوح من العزل الفيزيائي عن طريق استخدام بيئات مختلفة إلى العزل الجيني، حيث تصبح الجاميتات غير قادرة على الاندماج.

آلية العزل التكاثري reproductive isolating mechanism أي حاجز يمنع التبادل الوراثي بين الأنواع.

آيون موجب الشحنة cation آيون مشحون بشحنة موجبة.

ب

بادئ RNA primer: في تضاعف DNA، تسلسل مكون مما يقارب 10 نيوكليوتيدات من RNA تكمل النيوكليوتيدات الموجودة على DNA غير الملتف المرتبط عند شوكة التضاعف. يستخدم مبلمر DNA البادئ بوصفه نقطة بداية لإضافة نيوكليوتيدات DNA لتكوين سلسلة DNA جديدة، في النهاية، يتم إزالة هذا البادئ ووضع نيوكليوتيدات DNA بدلًا منه.

بادئات الورقية leaf primordium نمو جانبي في المرستيم القمي يعطي الورقة في النهاية.

بازيديم basidium, pl. basidia خلايا متخصصة تكاثرية في الفطريات البازيدية، يشبه الصولجان، يحدث فيه اندماج النوى والانقسام المنصف (الاختزالي).

بالعات كبيرة Macropheges خلايا بلعمية كبيرة قادرة على ابتلاع بقايا الخلايا والبكتيريا المهاجمة وهضمها.

ببتيدات الأذينية atrial peptide بروتينات طبية مصنعة، وهي بروتينات صغيرة يمكن أن توفّر طريقة جديدة لمعالجة ارتفاع ضغط الدم والفشل الكلوي.

ببتيدوجلايكان peptidoglycan مكون للجدار الخلوي للبكتيريا، يتكون من مبلمرات كربودراتية ترتبط بجسور بروتينية فيما بينها.

بتلات petal جزء زهري (من الزهرة)، عادةً ما تكون ملونة بشكل جذاب؛ إحدى وحدات التويج.

بدائيات النوى prokaryotes البكتريا خلايا لا تحتوي على أنوية محاطة بأغشية، ولا تحتوي على عضيات محاطة بأغشية.

بربخ Epididymis وعاء لتخزين الحيوانات المنوية، وهو الجزء الملتوي من القناة المنوية الواقع بالقرب من الخصية.

برعم bud نمو أو نتوء ناتج لتكاثر لاجنسي يتطور إلى فرد جديد. في النبات، ساق جنينية عادة محمي بأوراق صغيرة، والبرعم قد ينمو إلى سيقان متفرعة.

برعم إبطي axillary bud برعم يوجد في إبط الورقة بين العنق والساق، وهو ناتج عن نشاط المرستيم القمي الخضري الابتدائي، ويعدّ مرستيمًا قميًّا خضريًّا، وغالبًا تتطور البراعم الإبطية لتكوّن أغصانًا تحمل الأوراق أو قد تكوّن الزهور.

بروتين Protein سلسلة من الأحماض الأمينية مرتبطة مع بعضها بروابط ببتيدية.

بروتين G G-Protein بروتين يرتبط بـ GTP ويساعد على وظيفة المستقبلات السطح خلوية. عند ارتباط الإشارة الجزيئية بالمستقبل، يرتبط بروتين G بـ GTP ما ينشطه لتبدأ بعدها سلسلة من الأحداث في داخل الخلية.

بروتين ذو الترتيب الدقيق Proteins Microarray ترتيب البروتينات على شريحة مجهر. ويمكن استخدام هذا الترتيب مع مجموعة متنوعة من المجسات، تشمل الأجسام المضادة، من أجل تحليل وجود أو عدم وجود بروتينات معينة في معقد خليط.

بروتين كروي Globular Protein بروتين ذو تركيب ثلاثي مضغوط، حيث تكون الأحماض الأمينية الكارهة للماء عادةً في الداخل.

بروتين كلاثرين clathrin بروتين موجود فقط داخل الغشاء الخلوي في الخلايا حقيقية النواة في فجوات تسمى حفر كلاثرين المغلفة.

بروتين مستجيب لـ cAMP response protein cAMP CRP انظر البروتين المنشط لنواتج الهدم (CAP).

بروتين مستقبل receptor protein مستقبلات على سطح الخلايا عالية النوعية توجد مغمورة في غشاء الخلية تستجيب فقط إلى جزيئات رسولية متخصصة.

بروتين منشط لنواتج الهدم (CAP) CAP catabolite activator protein CAP هو البروتين الذي عند ارتباطه مع المؤثر cAMP يعمل على الارتباط مع DNA وتنشيط عملية الاستنساخ. ويرتبط مستوى cAMP عكسيًّا بمستوى الجلوكوز، وCAP/cAMP في E.coli يحفّز المنطقة الفعالة Lac (لاكتوز)، ويُسمّى هذا البروتين أيضًا البروتين المستجيب لـ (CRP).

بروتين نووي رايبوزي صغير small nucleur ribonu-cleopartcin Particales sn RNA في حقيقيات النوى، معقد يتكون من sn RNA النووي الصغير وبروتينات تتجمع مع بعضها ومع البروتين النووي الرايبوزي الصغير لتشكل جسيمات الوصل التي تعمل على إزالة التعاقبات المعترضة من المنسوخ الأول -pre RNA (mRNA).

بروتينات سكرية Glycoprotein جزيئات بروتينية تم تعديلها بإضافة سلسلة قصيرة من السكر (عديد التسكر) إليها في داخل أجسام جولجي.

بروتينات الشبرونين chaperone protein نوع من الأنزيمات التي تساعد على إنطواء البروتينات بالشكل الصحيح ويمكن إعادة طي البروتينات التي كان لها انطواء غير صحيح أو متمسخ (متحلل ومفكك).

البروتينات الكروية المناعية immunoglobulin انظر إلى أجسام مضادة.

بروتينات الهستونات Histone protein واحد من ثمانية بروتينات تمتلك شحنة موجبة، وتشترك معًا في تركيب معقد. يلتف DNA حول مركز البروتينات الثماني، ويرتبط بها عن طريق مجموعة الفوسفات ذات الشحنة السالبة، مشكلاً ما يعرف بالجسيم النووي.

بروتينات وصيلة adapter protein طائفة من البروتينات، يمكن أن ترتبط أيضًا بتايروسين المفسفر. هذه البروتينات نفسها لا تسهم في تحويل الإشارة ولكنها تعمل بوصفها صلة الوصل بين المستقبل والبروتينات التي تنشئ مسلسل أحداث الترميز.

بروتينات إنتجرين integrin أي واحد من مجموعة بروتينات سطح الخلية التي تقوم بلصق الخلايا إلى الوسط (ألياف الحشوة خارج الخلايا). مهمة جدًا للخلايا المهاجرة التي تتحرك خلال الحشوة خارج الخلايا في الأنسجة، كما هو الحال في النسيج الضام.

بروتينات مُنظِمة Regulatory Proteins أي مجموعة بروتينية تغير قدرة مبلمر RNA على الارتباط بالمحفز وبدء عملية نسخ DNA.

بروتينات مثبطة للترجمة Translation repressor proteins: واحد من الكثير من البروتينات التي تمنع ترجمة RNA الرسول عن طريق ارتباطها بمقدمة النسخة، ومن ثم منعها من الارتباط بالريبوسومات.

بروتينات معقد التوافق النسيجي major histocompatibility complex (MHC) مجموعة من البروتينات موجودة بوصفها علامة على سطح الخلايا ومثبتة في الغشاء البلازمي، التي يستخدمها الجهاز المناعي للتعرّف إلى خلايا الذات (الجسم). جميع خلايا فرد معين تمتلك العلامة نفسها، التي تسمى بروتينات MCH.

بروتيومات Proteomes مجموعة البروتينات المشفرة بجينوم (محتوى جيني) معين.

بروستاغلاندينات prostaglandins مجموعة من الحموض الدهنية المتحورة التي تعمل بوصفها رسولاً كيميائيًّا.

بزل السائل الرهلي amniocentesis طريقة تسمح بتشخيص الكثير من الاختلالات الوِراثيّة قبل الولادة. في الشّهر الرّابع من الحَمل، يتم إدخال إبرة معقمة داخل الرحم المتوسع للأم، ويتم أخذ عينة صغيرة من السائل الرهلي المحيط بالجنين. يحتوي السائل على خلايا حرة طافية قادمة من الجنين؛ وعند أخذها، يمكن أن تنمو في أوساط نموّ في المختبر.

بشرة Epidermis طبقات خارجية من الخلايا، في النبات، النسيج الأولي الخارجي للأوراق، والسيقان اليافعة، والجذور؛ في الفقريات الطبقة الخارجية للجلد غير المحتوية على الأوعية الدموية، لها أصل بَشْري، في اللافقريات، طبقة وحيدة من النسيج الطلائي البشري.

بشرة الداخلية Endodermis في النباتات الوعائية، طبقة من الخلايا تشكل الطبقة الداخلية الأخيرة من القشرة في الجذور وبعض السيقان.

بصمة DNA Finger printing لا توجد تقنية لتحديد الهوية تستخدم تشكيلة من التقنيات الجزيئية لتحديد الاختلافات في المادة الوراثية للأفراد.

بطانة الرحم Endometrium البطانة التي تبطن الرحم في الثدييات، يزداد سمكها استجابة لإفراز هرمون الإستروجين وهرمون البروجسترون، ويتم انسلاخها في أثناء الدورة الشهرية.

بطين ventricle غرفة عضلية في القلب تستقبل الدم من الأذين وتضخه خارجًا إلى الرئات أو الأنسجة الجسمية.

بكتيريا قديمة متطرفة Extremophile بكتيريا قديمة تعيش في البيئات المتطرفة؛ أنواع مختلفة من البكتيريا القديمة المتطرفة يمكن أن تعيش في الينابيع الحارة (عاشقة الحرارة)، بيئات ذات ملوحة عالية (عاشقة الملوحة)، أماكن ذات درجة حمضية أو قاعدية مرتفعة، أو تحت ضغط عالٍ عند قيعان البحار.

بكتيريا خضراء- مزرَّقة cyanobacteria مجموعة بكتيريا البناء الضوئي، في بعض الحيان تسمى "الطحالب الخضراء- المزرقة" التي تحتوي على صبغات الكلوروفيل الأكثر وفرة في النباتات والطحالب، فضلًا على غيرها من أصباغ.

بكتيريا قديمة غير متطرِّفة (nonextreme archea): مجموعات قديمة من البكتيريا القديمة غير متطرفة، تعيش في بيئات أكثر اعتدالاً على الأرض حاليًّا.

بلازما Plasma السائل الموجود في دم الفقريات، يحتوي على أملاح ذائبة، وفضلات أيضية، وهرمونات، وبروتينات متنوعة، تضم الأجسام المضادة والألبيومين؛ الدم ناقص خلايا الدم.

بلازمودسماتا plasmodesmata في النباتات، الروابط السيتوبلازمية بين الخلايا المتجاورة.

بلازموديوم plasmodium طور في دورة حياة الفطريات الغروية (الفطر الغروي البلازمودي)، وكتلة سيتوبلازمية متعددة الأنوية محاطة بغشاء.

بلازميدات Plasmid قطعة صغيرة من DNA تقع خارج الكروموسوم، عادةً دائرية، تتضاعف بشكل مستقل عن الكروموسوم على الرغم من أنها قد تكون مشتقة منه.

بلازميدات مقاوِمة R. plasmid بلازميدة مقاومة مقترنة تلتقط الجينات المقاومة للمضادات الحيوية، ولذلك تستطيع نقل المقاومة من خلية بكتيرية إلى أخرى.

بلازميدة Ti مسببة للسرطان tumor-inducing Plasmid (Ti) بلازميدة موجودة في البكتيريا النباتية Agrobacterium tumefaciens يتم استخدامها لإدخال DNA هجين إلى داخل نبات عريض الأوراق. تحويرات حديثة سمحت باستخدامه مع الحبوب.

البلاستيدات المخزنة للنشا (البيضاء) leucoplast في الخلايا النباتية، بلاستيدات عديمة اللون يتم بها تخزين حبيبات النشا، عادة توجد في الخلايا غير المعرضة للضوء.

بلاستيدات النشا amyloplast عضيات نباتية لا تحتوي على صبغة، وتركيبها الداخلي غير معقد توجد في خلايا الجذور، وخلايا نباتية أُخرى، تعمل بوصفها مواقع خزن النشا (أميلوز).

بلاستيدة plastid عضية في الخلايا حقيقة النوى تقوم بعملية البناء (التمثيل) الضوئي، وتُعدّ مكان البناء (التمثيل) الضوئي في النباتات والطحالب الخضراء، وتعمل على تخزين النشا.

بلاستيدة خضراء chloroplast عضيات موجودة في الخلايا النباتية وبعض الطحالب تحتوي على صبغة الكلوروفيل، إضافة إلى صبغات أُخرى تتم فيها عملية البناء الضوئي.

بلاستيولا blastula في الفقريات، تتألف المرحلة الجنينية المبكرة من كرة مجوفة من الخلايا مملوءة بالسائل سمكها طبقة واحدة؛ جنين الفقريات بعد التفلج وقبل مرحلة تكوين الجاسترولا (التبطُّن).

بلزمة plasmolysis انكماش الخلية النباتية عند وضعها في محلول مُركّز (ذي تركيز مرتفع من الأملاح) بسبب ابتعاد الخلية عن الجدار الخلوي.

بلعمة Phagocytosis الإدخال الخلوي للجزيئات الصلبة، حيث ينطوي (ينثني) الغشاء البلازمي إلى الداخل حول الجزيء (الذي يمكن أن يكون خلية أخرى) ويبتلعه لتكوين فجوة.

بلعوم pharynx تركيب عضلي يقع خلف الفم في معظم الحيوانات، يساعد على دفع الطعام إلى القناة الهضمية.

بناء ضَوئيّ نوع C_3 C_3 photosynthesis الدورة الرئيسة في تفاعلات الظلام (حلقة أو دورة كالفن) التي فيها ثاني أكسيد الكربون CO_2 يرتبط مع رايبولوز 5و1 -ثنائي الفوسفات (RuBp) لتشكيل جزيئين من مركب ثلاثي الكربون يسمى فوسفوجليسرات (PGA).

بناء ضَوئيّ نوع C_4 مسار C_4 photosynthesis C_4 عملية التثبيت CO_2 في البناء الضوئي، حيث المنتج الأول هو جزيء أكسالوأسيتيت المحتوي على أربع ذرات من الكربون 4-carbon oxaloacetate.

بنك البذور seed bank بذور غير نابتة في تربة منطقة معينة. إعادة إنبات النباتات بعد بعض الحوادث مثل الحريق يعتمد عادة على وجود بنك البذور.

بول urine فضلات سائلة ترشح من الدم عن طريق الكلى، وتخزن في المثانة في انتظار طرحها عن طريق الإحليل.

بوليب polyp شكل جسمي أسطواني عادة ما يكون ثابتًا وغير متحرك، موجود في الحيوانات اللاسعة مثل الهيدرا.

بولينا urea ثلاثي الكربون، وهو الناتج النهائي لعملية التحلل الجلايكولي، كل جزي جلوكوز ينتج جزيئي بيروفيت.

بيروفيت pyruvate مركب عضوي يتكون في كبد الفقريات، والشكل الرئيس لطرح الفضلات النيتروجينية في الثدييات.

بيروكسيسوم peroxisome جسم دقيق يؤدي دورًا مهمًّا في تحطيم المركب عالي التأكسد فوق أكسيد الماء عن طريق أنزيم كتاليز.

بيورينات purines أحد أكبر نوعيّ القواعد النيوكليوتيدية الموجودة في DNA وRNA؛ قاعدة نيتروجينية مكونة من حلقة مفردة، مثل السايتوسين، أو الثايمين، أو اليوراسيل.

بيوض رهلية amniotic egg بيوض مقاومة لتبخر الماء، وتحتوي مصدرًا للغذاء (المح)، ولها سلسلة من أربعة أغشية؛ يقع الغشاء الخارجي للبيضة، وهو الكوريون Chorion تحت القشرة المسامية مباشرة، وهو يمنع نفاذ الماء، لكنه يسمح بتبادل الغازات التنفسية. أما الرهل Amnion فيحيط بالجنين المتطور ضمن تجويف مملوء بالسائل. ويزود كيس المح Yolk sac الجنين بالغذاء القادم من المح عن طريق أوعية دموية تربطه بمعي الجنين. في حين يحيط الممبار Allantois بتجويف تخرج إليه النواتج الضارة للجنين كل واحد من هذه الأغشية يجعل من البيضة نظامًا مستقلًا وقابلًا للحياة.

ت

تَحلُل Lysis تدمير الخلايا عن طريق تحطيم الغشاء الخلوي.

تاريخ نشوء النوع phylogeny التاريخ التطوري للمخلوق، يتضمن أيًّا من الأنواع القريبة من هذا المخلوق وما الترتيب التي ظهرت به هذه الأنواع القريبة، عادة ما يمثل على شكل شجرة تطورية.

تأبير (تحوّل) عام Generalized transduction شكل من أشكال انتقال الجين في بدائيات النوى، وبواسطته يمكن انتقال أي جين بين الخلايا. يُستخدم الفيروس البكتيري المحلل بوصفه ناقلاً، حيث يقوم الفيروس بتغليف بعض مادة العائل بشكل غير مقصود بدلاً من DNA الفيروس.

تأبير متخصص specialized transduction نقل عدد قليل فقط من الجينات إلى البكتيريا، باستخدام الفيروسات المولدة للتحلل آكلة البكتيريا بوصفها ناقلًا.

تأثير مؤسس The Founder Effect تأثير تصبح من خلاله أليلات نادرة أو مجموعة من الأليلات جزءًا مهمًّا من التكوين الوراثي للمجموعة السكانية الجديدة.

تأثير بور (انتقال) Bohr effect Shift إطلاق الأكسجين من جزيئات الهيموجلوبين استجابة لمستويات مرتفعة من CO_2 المحيطة.

تأثير عنق الزجاجة bottleneck effect فقدان التنوع الجيني الذي يحدث عندما يقل حجم الجماعة بشكل حاد.

تأثير كهروضوئي photoelectric effect قابلية الحزمة الضوئية على تهييج الإلكترونات وإحداث تيار كهربائي.

تأثير مكاني homeosis تغيّر في النمط المكاني للتعبير عن الجينات الذي يمكن أن يؤدي إلى طفرات ذاتية، حيث يتطور التركيب الطبيعي في مكان خاطئ في المخلوق.

تأكسد oxidation فقدان إلكترون من الذرة أو الجزيء في عملية الأيض. عملية التأكسد عادةً ما تكون مرتبطة بكسب الأكسجين أو فقدان الهيدروجين.

تأود أرضي Gravitropism استجابة النمو في النبات لمجال الجاذبية الأرضية.

تأود لمسي thigmotropism في النباتات، النمو غير المتساوي في بعض التراكيب الناتجة عن ملامسة جسم ما.

تأودات ضوئية phototropisms: في النباتات، استجابة النمو في النبات للمؤثر الضوئي.

تبادل الأجيال alternation of generations دورات حياة النبات، التي يعطي فيها جيل النبات البوغي ثنائي العدد الكروموسومي ($2n$) جيل نبات جاميتي أحادي العدد الكروموسومي (n).

تبدد أو فوضى Entropy مقياس لمقدار الفوضى أو العشوائية في نظام ما؛ مقياس لكمية الطاقة الموجودة في نظام ما التي حدث لها تبدد (في العادة على شكل حرارة) وغير المتوافرة للقيام بعمل ما.

تثبيت الكربون carbon fixation تحول CO_2 إلى مركبات عضوية خلال عملية البناء الضوئي المرحلة الأولى من تفاعلات الظلام التي فيها ثاني أكسيد الكربون من الهواء يتحد مع رايبولوز 5و1 ثنائي الفوسفات.

تثبيط Repression بشكل عام، التحكم في التعبير الجيني عن طريق منع النسخ. بشكل خاص، في البكتيريا مثل *E.*

Coli يتم هذا عن طريق بروتينات مثبطة. في المنطقة الفعَّالة البنائية (التي تقوم بالبناء)، يرتبط المثبط ب DNA بغياب مرافقات المثبط لتثبيط المنطقة الفعّالة.

تثبيط بالتغذية الراجعة Feedback inhibition آلية تحكم تؤدي فيها زيادة تركيز بعض الجزيئات إلى تثبيط بناء هذه الجزيئات.

تثبيط عن طريق الإضافة insertional inactivation تدمير وظيفة جين معين عن طريق إضافة عنصر قابل للنقل أو جينات قافزة.

تثبيط عن طريق الجلوكوز Glucose repression في *E. Coli*؛ تفضيل استخدام الجلوكوز حتى مع وجود سكريات أخرى؛ لا يحدث استنساخ mRNA في الشيفرة الوراثية لتصنيع الأنزيمات اللازمة لاستخدام السكريات الأخرى.

تجانس التقويم والشكل homoplasy في علم التفرع التطوري، حالة الصفة المشتركة التي لم تورث من سلف مشترك يبدي تلك الصفة؛ قد تنتج عن تطور التقائي، أو انعكاس تطوري. أمثلة ذلك، أجنحة الطيور والخفاش التي هي تراكيب متلاقية.

تجربة Experiment اختبار فرضية أو أكثر. تصنع الفرضيات تنبؤات متباينة يمكن اختبارها تجريبيًّا باستخدام التجارب الضابطة والتجارب الاختبارية والتي يتم بها تغيير متغير واحد.

تجمع assembly تجميع المكونات الفيروسية بعد مرحلة البناء من دورة تكاثر الفيروسات ومن ثم يتم إطلاقها من خلال انفجار أو التبرعم عبر جدار خلية العائل.

تجوف أو انسداد cavitation في النباتات والحيوانات، إغلاق الأوعية بفقاعة هواء تؤدي إلى تقطع في تلاصق المحلول في الأوعية، في الحيوانات في كثير من الأحيان تسمى الانسداد.

تجويف lumen تعبير / مصطلح لأي فتحة لها حدود؛ مثلًا، الفراغ الحوضي في الشبكة الإندوبلازمية في الخلايا الحقيقية، الممر الذي يمر (يتدفق) من خلاله الدم، وأيضًا الممر الذي يمر به الغذاء في الأمعاء خلال عملية الهضم.

تجويف البلاستيولة blastocoel التجويف أو الفراغ المركزي في مرحلة البلاستيولا لأجنة الفقريات.

تجويف الجسم الحقيقي coelom في الحيوانات، تجويف الجسم المملوء بالسائل الذي تطور كليًّا ضمن الميزودرم.

تحت المهاد hypothalamus منطقة في دماغ الفقريات تقع أسفل نصفي كرة المخ، أسفل المهاد، تعدّ مركز الجهاز العصبي الذاتي، ومسؤولة عن تكامل الكثير من الوظائف العصبية ووظائف جهاز الغدد الصماء وترابطها.

تحت النوع subspecies التحفيز بين أنواع الأنسجة البدائية الثلاثة: الإكتوديرم والميزودرم والإندوديرم.

تحديد خلوي cell determination عملية جزيئية عن طريق يتم تقرير أي من الخلايا متجهة لمسار تطويري محدد، وهذا يحصل قبل تمايز الخلايا، ويمكن أن تكون عملية تدريجية.

تحفيز catalysis عملية يتم من خلالها ربط وحدات الجزيئات العضوية الكبيرة بالأنزيمات وتوجيهها، بحيث يتم إجهاد الروابط الكيميائية ما يؤدي إلى تفكيك الجزيئات العضوية الكبيرة إلى وحدات أو جزيئات صغيرة، وإطلاق طاقة في معظم الأحيان.

تحفيز أولي primary induction جماعة سكانية (محددة) معرّفة جغرافيًّا أو مجموعة من السكان في داخل نوع مفرد يمتلك صفات مميزة.

تحفيز ثانوي secondary induction التحفيز بين الأنسجة التي تمايزت مسبقاً.

تحكم إيجابي Positive Control نوع من أنواع التحكم على مستوى استهلال عملية نسخ DNA حيث إن تكرار الاستهلال يزداد؛ تقوم بروتينات تنشيطية (منشطات) بعمل التحكم الإيجابي.

تحكم سلبي Negative control نوع من أنواع التحكم في استهلال الاستنساخ لـ DNA حيث يقل تكرار الاستهلال؛ المثبطات البروتينية تقوم بالتحكم السلبي.

تحلل الجلايكولي Glycolysis تحطم الجلوكوز بغياب الأكسجين (لاهوائيًّا)، هذه العملية التي تُيسرها الأنزيمات تعطي جزيئي بيروفيت وجزيئين من ATP (الصافي).

تحلل مائي hydrolysis تفاعل يحطم الرابطة عن طريق إضافة الماء. هذه العملية معاكسة لتفاعل التجفيف (أو إزالة الماء) الذي يربط بين الجزيئات ويعمل على إنتاج الماء.

تحليل التعاقب العشوائي Shotgun Sequencing أحد طرق تحليل تسلسل DNA التي يتم فيها تقطيع DNA بطريقة عشوائية إلى قطع صغيرة، ومن ثم تستنسخ ويُعرّف تسلسلها. يستخدم الحاسوب بعد ذلك لبناء التسلسل النهائي.

تحول metamorphosis عملية يحدث فيها تغيرات شكلية واضحة خلال مراحل متأخرة من التطور الجنيني، على سبيل المثال، التحول من أبي ذنيبة إلى ضفدع.

تحول فيروسي بكتيري phage conversion ظاهرة يتم من خلالها إدخال DNA من فيروس معين إلى جينوم (المحتوى الجيني) خلية العائل، ما يؤدي إلى تغيير وظيفة خلية العائل بشكل ملحوظ. على سبيل المثال، تحول بكتيريا Vibrio cholerae إلى الشكل الممرض المفرز لسم الكوليرا.

تحويل الإشارة Signal transduction الأحداث التي تتم داخل الخلية بعد تسلّمها الإشارة وارتباطها مع المستقبل البروتيني. مسارات تحويل الإشارة تنتج الاستجابة الخلوية لجزيء الإشارة.

تخمر Fermentation استخلاص طاقة من مركبات عضوية بعدم وجود الأكسجين عن طريق استخدام أنزيمات معينة.

تداخل RNA RNA interference نوع من أنواع الإسكات الجيني حيث يتم منع RNA الرسول من أن يترجم، لقد وجد أن RNAs الصغيرة المعترضة ترتبط بـ RNA الرسول وتجعله هدفًا للتحطيم قبل أن يُترجم.

تدفق التيار العرضي cross-current flow في رئات الطيور، التشابك للشعيرات الدموية مرتب من خلال تدفق الهواء بزاوية 90 درجة.

تراكيب متناظرة analogous تراكيب لها الوظيفة نفسها، ولكن لها أصول تطوّرية مختلفة كأجنحة الطيور والفراشات.

تراكيب متماثلة homologous (1) تشير إلى تراكيب متماثلة لها الأصل التطوري نفسه (2) تشير إلى زوج من الكروموسومات من النوع نفسه في الخلية ثنائية المجموعة الكروموسومية ($2n$).

تراكيب مختزلة Vistigial Structure صفة شكلية ليس لها حاليًّا وظيفة معينة، ويعتقد أنها بقية تطورية، مثلًا عظام الحوض في الأفعى العاصرة.

ترانسكريبتوم (المستنسَخ) Transcriptome جميع RNA الموجود في الخلية أو النسيج في فترة زمنية محددة.

ترتيب الأوراق phyllotaxy في النبات، ترتيب الأوراق بشكل حلزوني على الساق، حيث تكون الزاوية 137.5 بين الأوراق المتعاقبة، وهي زاوية مرتبطة بالمتوسط الذهبي.

ترتيب دقيق Microarray تقنية توضع فيها قطع DNA على شريحة مجهر عن طريق ذراع آلي. وبعد ذلك يتم سبر هذه القطع عن طريق RNA مستخلص من أنسجة مدروسة للتعرف إلى DNA المعبّرعنه.

ترجمة Translation عملية بناء البروتين عن طريق الرايبوسومات، باستخدام RNA الرسول لتحديد ترتيب الأحماض الأمينية.

تركيب أولي primary structure تسلسل معين من الحموض الأمينية للبروتين.

تركيب ثانوي secondary structure في البروتينات، تفاعلات روابط هيدروجينية بين مجموعات NH–، وCO– في التركيب الأولي.

تركيب ثلاثي Tertiary structure الشكل الملتوي للبروتين، ينتج عن طريق الإقصاء الكاره للماء، الروابط الأيونية والتساهمية بين المجموعات الجانبية للأحماض الأمينية المختلفة، وقوى فان دير فال. يصبح البروتين غير نشط بسبب عملية التمسخ التي تُغير التركيب الثلاثي.

تركيب ثنائي المجموعة الجزئي Merodiploid Partial diploid وصف لخلية *E.coli* البكتيرية التي تحمل بلازميدة F` مع جينات العائل. هذا يجعل الخلية ثنائية المجموعة الكروموسومية للجينات المحمولة (المنقولة) عن طريق بلازميدة F`.

تركيب رباعي quaternary structure التركيب البروتيني المكون من أكثر من سلسلة عديد ببتيد. كل واحد من هذه السلاسل لها تركيب ثلاثي خاص بها. تسمى كل سلسلة تحت وحدة.

تركيز أسموزي للمحلول osmotic concentration خاصية للمحلول تأخذ في الحسبان جميع المواد المذابة الموجودة في المحلول، إذا تم فصل محلولين مختلفين من ناحية التركيز الأسموزي بغشاء منفذ للماء ينتقل الماء من المحلول الأقل تركيزًا أسموزيًّا إلى الأعلى تركيزًا أسموزيًّا.

تركيز مولاري molar concentration يعبر عن التركيز أنه مول من المادة في لتر واحد من الماء النقي.

تروبونين Troponin معقد يتركب من بروتينات كروية يوجد على مسافات محددة على الخيوط الدقيقة (الأكتين) في العضلات الهيكلية، يعتقد أنه يعمل بوصفه مفتاحًا معتّمدً على الكالسيوم في انقباض العضلات.

تزاوج داخلي inbreeding تزاوج نباتات أو حيوانات متقاربة من الناحية الوراثية (متقاربة وراثيًّا)، يعمل التزاوج الداخلي على زيادة التماثل الجيني. (التجانس الزيجوتي).

تزاوج متجانس assortative mating نوع من التزاوج غير عشوائي بين أفراد متشابهة في الطرز الشكلية، الذي يحدث إزاحة في تكرار الطرز الجينية.

تزاوج تجريبي testcross تزاوج بين فرد سائد الطراز الشكلي غير معروف الطراز الجيني، مع فرد متماثل الجينات (الفاحص)؛ يُستخدم هذا التزاوج لتحديد ما إذا كان الفرد ذو الطراز الشكلي السائد متماثل أو مختلف الجينات.

تزاوجات تبادلية Reciprocal crosses تزاوج وراثي يتضمن صفة معينة يتم به عكس الجنس للآباء، على سبيل المثال إذا استخدمت حبوب اللقاح من نبتة أزهارها بيضاء اللون لتلقيح (إخصاب) نبتة أزهارها بنفسجية، فسيكون التزاوج التبادلي باستخدام حبوب لقاح لنبتة أزهارها بنفسجية لتلقيح نبتة أزهارها بيضاء.

تسمية ثنائية binomial name الاسم العلمي للأنواع، الذي يتألف من جزأين: اسم الجنس واسم النوع الخاص، على سبيل المثال Apis mellifera.

تشابك الشكل synapomorphy في التصنيف التطوري، صفة مشتقة يشترك بها أفراد السلالة جميعهم.

تشابك كيميائي chemical synapse ارتباط وثيق يسمح بالتواصل الكيميائي بين الخلايا العصبية (العصبونات). الإشارات الكيميائية (النواقل العصبية) تتحرر من قبل الخلية العصبية الأولى التي ترتبط بالمستقبلات في غشاء الخلية العصبية الثانية.

تشابكات عصبية synapses ارتباط بين خلية عصبية وأخرى أو خلية عضلية بين العصبونات أو بين العصبونات والخلايا العضلية، حيث لا يحدث تلامس بين الخليتين، ويتم الاتصال بينهما عن طريق جزيئات النواقل العصبية.

تشابه شكلي Plesiomorphy في التطور التفرعي، تعبير آخر لِحالة الصفة السلفية.

تشكل morphogenesis تطور شكل الجسم للمخلوق الحي، بشكل دقيق الأعضاء والصفات التشريحية، وتضم الموت الخلوي المبرمج، وانقسام الخلايا، والتمايز، والتغير في شكل الخلية.

تشنج Tetanus انقباض قوي ومستمر للعضلة دون حدوث ارتخاء.

تصالب chiasma هو الشكل X الذي يمكن رؤيته في المجهر الضوئي خلال الانقسام المنصف (الاختزالي) وهو دليل على عملية العبور، حيث كروماتيدان يتبادلان بعض

الأجزاء؛ والتصالب يتحرك إلى أسفل أذرع الكروموسوم عندما تنفصل الكروموسومات المتماثلة.

تصنيع بالتجفيف dehydration synthesis نوع من التفاعلات الكيميائية يحدث به ارتباط لجزيئين لتكوين مركب واحد كبير، يفقد أحدهما ذرة هيدروجين (H) ويفقد الآخر مجموعة هيدروكسيل (OH)، هذا يسبب ارتباط الجزيئين، وخروج (OH) و(H) على شكل جزيء ماء.

تصنيف Taxonomy علم تصنيف المخلوقات الحية. عن طريق اتفاق بين علماء التصنيف، لا يمكن لمخلوقين اثنين أن يمتلكا الاسم نفسه، وكل الأسماء يُعبّر عنها لاتينيًا.

تصنيف تطوري systematic إعادة بناء العلاقات التطورية ودراستها.

تضاعف duplication طفرة يحدث بها تكرار جزء من الكروموسوم؛ إذا لم يقع الجزء المكرر ضمن جين معين، فإن التكرار يمكن ألّا يكون له تأثير.

تطفل Parasitism ترتيب معيشي، يعيش فيه أحد المخلوقات الحية على مخلوق حي من نوعٍ آخرأو فيه، مستمدًّا منه المواد الغذائية.

تطور Evolution تطور وراثي في جماعة من المخلوقات، بشكل عام، يؤدي التطور إلى تغير تقدمي من البسيط إلى المعقد.

تطور جنيني فسيفسائي Mosaic development نمط تطوري جنيني، تحتوي الخلايا البدائية الناتجة من الانقسامات التفلجية إشارات تطورية مختلفة (محددات) من البيضة، تحدد هذه المحددات لكل خلية مسارًا تطوريًا مختلفًا تسير به.

تطور دقيق Microevolution تعود إلى عملية التطور نفسها. التطور في داخل النوع. تسمى أيضًا التكيّف.

تطور كبير macroevolution إنتاج أنواع جديدة وانقراض أنواع قديمة.

تطور التقائي أو تقاربي convergent evolution تطور مستقل لتراكيب متشابهة في المخلوقات الحية التي ليس لها علاقة مباشرة؛ وغالبًا وجدت في المخلوقات الحية التي تعيش في بيئات متشابهة.

التطور الجنيني محدد المصير نهاري لموتيف الرابط لـ DNA Diurnal.

نوع من التطور الجنيني في الحيوانات تكون فيه الخلية الجنينية محددة المصير سلفًا من حيث نوع الأنسجة التي ستعطيها في البالغ. نشيط في أثناء النهار، منطقة موجودة على بروتين تنظيمي قادرة على الاتصال بتسلسل معين من القواعد الموجودة على DNA، جزء مهم في نطاق البروتين المرتبط بـ DNA.

تطور المشترك coevolution تطور تلقائي مرتبط بتكيف جماعتين أو أكثر أو أنواع وفئات أخرى، ذلك التفاعل القريب لاستجابة كل منهما للانتخاب الطبيعي المفروض من قبل الآخر.

تعاقب إجماعي consensus sequence في تعاقب الجينوم؛ التعاقب الإجمالي الذي يتوافق مع التعاقبات للقطع المنفردة؛ تستخدم البرامج الحاسوبية لمقارنة التعاقبات وتوليد تعاقب إجماعي.

تعاقب بيئي Succession في علم البيئة، التقدم البطيء والمنظم للتغيرات التي تحدث مع مرور الوقت في مكونات المجتمع الحيوي.

تعاقب ربط الرايبوسوم Ribosome binding seqnence (RBS) في بدائيات النوى، تسلسل محفوظ موجود على الطرف 5¢ لـ RNA الرسول (mRNA) الذي يكون مكملًا للطرف 3¢ لِتحت الوحدة الصغيرة من rRNA ويساعد على تحديد موقع الرايبوسوم خلال عملية الاستهلال.

تعاقب سلالة إثر سلالة clone-by- clone sequencing طريقة لبناء خريطة تعاقب جيني طبيعية (تعاقب سلالة إثر سلالة) أولًا، متبوعة بتسلسل القطع والتعرف إلى مناطق التداخل (التعاقب العشوائيّ).

تعاقبات مشفرة exon قِطع من DNA يتم عمل استنساخ لها لإنتاج RNA ومن ثم تُترجم لإنتاج البروتين. انظر الإنترون.

تعاقبات مُعبّر عنها Expressed sequence tag تسلسل قصير من المادة الوراثية المكملة cDNA يحدد هوية cDNA بشكل واضح.

التعاقبات المعترضة (المتدخلة) intron جزء من mRNA المنسوخ من DNA في حقيقيات النوى الذي يُزال عن طريق أنزيمات خاصة عند ترجمة mRNA الناضج إلى بروتين. انظر إلى التعاقبات المشفرة.

تعايش commensalism علاقة فرد يعيش قريبًا من أو على حيوان آخر، ويستفيد منه، والعائل لايتضرر؛ نوع من التكافل.

تعبير جيني Gene Expression تحويل الطراز الجيني إلى طراز شكلي. في هذه العملية، يتم استنساخ DNA إلى RNA، الذي يترجم بدوره إلى ناتج بروتيني.

تعدد الأشكال polymorphism وجود أكثر من أليل لجين معين في المجموعة السكانية بتكرار أكبر بكثير مما قد ينشأ من الطفرات الجديدة.

تعدد المجموعة الأثري (الأحاثي) Paleopolyploidy مخلوق متعدد المجموعة الكروموسومية أثري يُستخدم في تحليل أحداث تعدد المجموعة الكروموسومية عند دراسة تطور المحتوى الجيني لنوع ما.

تعدد المجموعة الكروموسومية الذاتي autopolyploid تضاعف المحتوى الجيني للنوع بسبب خطأ في الانقسام الاختزالي، ما يؤدي إلى إنتاج أربع نسخ من كل كروموسوم.

تعدد المجموعة الكروموسومية المختلف allopolyploid ينتج عن التهجين والتضاعف اللاحق للمحتوى الجيني لنوعين مختلفين.

تعدد النمط الظاهري أو الشكلي Pleiotropic/ Pleiotropy حالة يمتلك فيها أليل الفرد أكثر من تأثير واحد في إنتاج الطراز الشكلي.

تعدد أشكال النيوكليوتيد الواحد single nucleotide (SNP) polymorphism موقع موجود على الأقل بنسبة 1% في مجموعة سكانية تكون فيها الأفراد تختلف بنيوكليوتيد واحد. يمكن أن تستخدم هذه بوصفها علامات جينية لمعرفة موقع جينات أو صفات غير معروفة.

تعدد أشكال طول القطعة المحددة restriction frag- ment length polymorphism أنزيمات محددة تتعرف إلى تسلسلات محددة من DNA. أليلات الجين نفسه أو التسلسلات المحيطة به يمكن أن تمتلك اختلافات في أزواج القواعد، بحيث يُقطع DNA الواقع بجانب أحد الأليلات إلى قطع مختلفة في الطول مقارنة بـ DNA مجاور لأليل آخر. هذه القطع المختلفة تفصل بناءً على الحجم عن طريق الترحيل الكهربائي بالهلام.

تعدد أنثوي polygyny اختيار تزاوجي، حيث يتزاوج الذكر مع أكثر من أنثى واحدة.

تعدد بذور الحياة Panspermia فرضية تنص على أنه يمكن للنيازك أو الغبار الكوني أن يكون قد جلب كميات كبيرة من المركبات العضوية المعقدة إلى الأرض، بادئًا بذلك تطور الحياة.

تعدد ذكري polyandry ظرف تتزاوج به الأنثى مع أكثر من ذكر واحد.

تعدد كروموسومي polyploidy ظرف يحدث به إضافة مجموعة أو أكثر كاملة من الكروموسومات إلى المحتوى الجيني ثنائي المجموعة الكروموسومية ($2n$).

تعدد مجموعة كروموسومية مُخلق Synthetic polyploidy مخلوق متعدد المجموعة الكروموسومية ينتج عن طريق تهجين مخلوقين ذوي قرابة كبيرة للنوع السلفي، ومن ثم التلاعب بالنسل.

تعزيز reinforcement في عملية التنوع، العملية التي يزداد فيها العزل التكاثري الجزئي بين مجموعات سكانية عن طريق الانتخاب ضد التزاوج بين أفراد مجموعتين سكانيتين، حيث يؤدي في النهاية إلى إنتاج عزل تكاثري كامل.

تعلم غير ارتباطي nonasociative learning سلوك متعلم لا يحتاج إلى أن يكوّن الحيوان ارتباطًا بين مؤثرين، أو بين مؤثر واستجابة.

تعليل استقرائي inductive reasoning استخدام منطقي لملاحظات محددة للوصول إلى مبادئ عامة علمية منها. في العلوم، يُستخدم التعليل الاستقرائي من أجل صياغة فرضيات قابلة للاختبار.

تعليل استنتاجي deductive reasoning التطبيق المنطقي للمبادئ العامة للتكهن بنتائج خاصة محددة. في العلوم، يُستخدم التعليل الاستنتاجي لاختبار صحة الأفكار العامة.

تعود Habituation شكل من أشكال التعلم؛ تقليل الاستجابة لمنبه متكرر.

تغذية راجعة سلبية Negative feedback نظام للحفاظ على الثبات الداخلي، حيث إن زيادة بعض المواد أو الأنشطة تثبط العملية المؤدية لهذه الزيادة، وتعرف أيضًا بالتغذية الراجعة التثبيطية.

تغير حركي kinesis هو التغير في مستوى نشاط الحيوان اعتمادًا على شدة المؤثر. انظر إلى الطاقة الحركية.

تفاعل الشّحن charging reaction التفاعل الذي يقوم به أنزيم مخلق معقد tRNA aminoacyl– بربط حمض أميني معين للناقل tRNA الصحيح باستعمال طاقة من جزيئات ATP.

تفاعل الوصل Pre – mRNA splicing في حقيقيات النوى، العملية التي يتم من خلالها إزالة قطع التعاقبات المعترضة من المنسوخ الأولي (النسخة الأولية) pre–mRNA لإنتاج RNA رسول ناضج. تحدث هذهِ العملية في النواة.

تفاعل أنزيم المبلمر المتسلسل polymerase chain re- action عملية يتم من خلالها نسخ تسلسل معين DNA ملايين المرات باستخدام أنزيم DNA المبلمر.

تفاعل منتج للحرارة Exergonic وصف لتفاعل تمتلك فيه النواتج طاقة حرة أقل من المتفاعلات، لهذا يتم إطلاق الطاقة الحرة في هذا التفاعل.

تفاعلات الأكسدة والاختزال oxidation – reduction reac- tion نوع من التفاعلات المزدوجة في الأنظمة الحية، حيث يتم فقدان إلكترونات من ذرة واحدة (الأكسدة) واكتسابها من قبل ذرة أخرى (الاختزال). يختصر بتفاعلات Redox.

تفاعلات الأيض البنائي أو البناء anabolism الجزء البنائي من عمليات الأيض، وهي تفاعلات كيميائية تحدث داخل جسم المخلوق الحيو ويتكون عن طريقها جزيئات معقدة من جزيئات بسيطة، وتستهلك طاقة لتصنيع الروابط الكيميائية أو نقلها.

تفاعلات معتمدة على الضوء light-dependent reac- tions في التمثيل الضوئي (البناء الضوئي)، يحدث في هذه التفاعلات امتصاص أو إمساك للطاقة الضوئية واستخدامها من أجل إنتاج ATP وNADPH. في النبات تتضمن هذه التفاعلات نظامين ضوئيين مرتبطين.

تفاعلات غير معتمدة على الضوء light-independent reactions في البناء الضوئي، هي تفاعلات حلقة كالفن التي يحدث بها استخدام لـ ATP وNADPH الناتجة عن التفاعلات المعتمدة على الضوء لاختزال CO_2 وإنتاج مركبات عضوية مثل الجلوكوز. هذه التفاعلات تتضمن عملية تثبيت الكربون، أو تحويل الكربون غير العضوي (CO_2) إلى كربون عضوي (في النهاية على شكل كربوهيدرات).

تفرع تطوري cladistics تقنية تصنيفية تستعمل لإنشاء تسلسل (ترتب) هرمي للمخلوقات الحية التي تمثل علاقة نشوء الأنواع الحقيقي والتحدر.

تفلج cleavage في الفقريات، سلسلة دورية من الانقسامات الخلوية الناجحة للبيضة المخصبة مشكلة البلاستيولة، وهي كرة مجوفة من الخلايا.

تفلج جزئي الانشطار meroblastic cleavage نوع من أنواع التفلج في بيوض الزواحف، والطيور، وبعض الأسماك. يحدث فقط في القرص البلاستيولي.

تفلج حلزوني Spiral Cleavage نمط من أنماط التفلج الجنيني

في بعض أنواع الحيوانات أولية الفم، حيث تنقسم الخلايا بزاوية منحرفة نسبة لمحور الجنين القطبي، إذا رُسم خط خلال تتابع الخلايا المنقسمة، فسيكوّن شكلًا حلزونيًّا.

تفلج شعاعي Radial cleavge نمط من أنماط التفلج الجنيني في الحيوانات ثانوية الفم (الفم يتكون بعد تكون فتحة الشرج) حيث يكون انقسام الخلايا بشكل متوازٍ وبزاوية قائمة مع محور الجنين القطبي.

تفلج كامل الانشطار holoblastic cleavage عملية في أجنة الفقريات تحدث جميع الانقسامات الانشطارية بها بالمعدل نفسه لتعطي بلاستيولا ذات خلايا أحجامها منتظمة.

تفوق Epistasis علاقة بين جينات غير أليلية، حيث يعمل أحدها على تعديل التعبير عن الطراز الشكلي للآخر.

تقليد موليري mullerian mimicry ظاهرة يكون فيها اثنان أو أكثر من الأنواع التي لا تربطها صلة قرابة تحاكي بعضها بعضًا، لهذا تقوم بنوع من الدفاع الجماعي.

تكاثر بالولادة viviparity نوع من أنواع التكاثر تنمو فيه البويضة داخل جسم الأم، وتولد الصغار لتعيش حرة.

التكاثر بالبيض oviparity تعود إلى نوع من أنواع التكاثر حيث تتطور فيه البيوض بعد مغادرتها لجسم الأم، كما في الزواحف.

تكاثر جنسي sexual reproduction عملية إنتاج أبناء خلال عمليات تعاقب الإخصاب (إنتاج خلايا ثنائية العدد الكروموسومي) واختزال عدد الكروموسومات خلال الانقسام الاختزالي (إنتاج خلايا أحادية العدد الكروموسومي).

تكاثر عذري parthenogenesis تطور البويضة دون حدوث إخصاب، مثل المن، والنحل، والنمل، وبعض السحالي.

تكاثر لاجنسي asexual reproduction طريقة لتكاثر المخلوقات الحية، لا يشمل التقاء جاميت ذكري مع جاميت انثوي، أي إنه تكاثر دون إخصاب، يتضمن الانقسام المتساوي حيث تنقسم الخلية ببساطة إلى نصفين متساويين متطابقين جينيًّا لخلية الأم، ويُعدّ الانشطار والتبرعم تكاثرا لاجنسيًّا.

تكافل Symbiosis الحالة التي يعيش فيها مخلوقان مختلفان أو أكثر مع بعضهما في ترابط محكم؛ يشمل التطفل (ضار لأحد المخلوقات الحية)، والتعايش (مفيد لأحدهما، ولا يؤثر في الآخر)، والتقايض (مفيد لكليهما).

تكافل داخلي Endosymbiosis نظرية تقترح أن الخلايا حقيقة النوى نشأت من تكافل بين أنواع مختلفة من بدائيات النوى.

تكافؤ المن mutualism علاقة تكافلية، اثنان أو (أكثر) من المخلوقات الحية تتعايش معًا، وكلا الطرفين يتبادلان المنفعة.

تكرار الأليل allele frequency عدد مرات ظهور الأليلات في الجماعة، ويعبر عنه بوصفه نسبة مئوية من المجموع الكلي للجماعة، على سبيل المثال، يظهر بنسبة 84 و. (84%).

تكرار الطراز الجيني Genotype Frequency هو مقياس حدوث طراز جيني ما في مجموعة سكانية معينة، يعبر عنها وصفها جزءًا من المجموع الكلي، فمثلاً 0.25 (25%) هي نسبة حدوث طراز جيني متنحٍّ متماثل.

تكرار إعادة الاتحاد Recombination frequency قيمة يتم الحصول عليها عن طريق قسمة عدد النسل المهجن على العدد الكلي للنسل في تزاوج وراثي معين. يتم تحويل هذه القيمة إلى نسبة مئوية، حيث إن كل 1% من إعادة الاتحاد تسمى وحدة خارطة.

التكرارات الطرفية الطويلة long terminal repeat نوع معين من القوافز الارتجاعية، الذي يملك عناصر متكررة عند أطرافه. تشكل هذه التكرارات ما يقارب 8% من جينوم الإنسان.

تكرارات بسيطة التعاقب Simple sequence Repeat (SSR) تسلسل من النيوكليوتيدات من (1-3) مثل CA أو CCG تكون متكررة آلاف المرات.

تكوين الأنبوب العصبي neurulation عملية تحدث في المراحل المبكرة من تطور الجنين، وفيها تتغلظ حزمة ظهرية من الإكتوديرم (الطبقة الجرثومية الخارجية) وتلتف لِتُكوّن الأنبوب العصبي.

تكوين الجاسترولا (التبطين) Gastrolation عملية تطورية تحوّل البلاستيولا إلى جنين يمتلك ثلاث طبقات بدائية جرثومية: الإندوديرم، والميزوديرم، والإكتوديرم. تتضمن هذه العملية هجرة أعداد كبيرة من الخلايا لتحويل التركيب المجوف إلى تركيب ذي ثلاث طبقات.

تكوين جلوكوز جديد Gluconeogenesis تصنيع الجلوكوز من مصادر غير كربوهيدراتية (مثل البروتينات أو الدهون).

تكوين جنيني غير محدد indeterminate development نوع من التكوين الجنيني في الحيوانات تكون به الخلايا الجنينية القليلة الأولية متطابقة، وأي واحدة من هذه الخلايا إذا ما فصلت عن الأخريات فإنها تتطور إلى مخلوق كامل، أي إن مصير هذه الخلايا غير محدد.

تكيف adaptation خصائص تركيبية وسلوكية تعزز من احتمال مخلوق حي في البقاء والتكاثر في بيئة معينة؛ لأن المخلوقات الحية جميعها تتفاعل مع المخلوقات الأخرى ومع مكونات البيئة غير الحية بطرق تؤثر في بقائها، ونتيجة لذلك، فإنّ المخلوقات تطوّر تكيفات لبيئاتها.

تلاصق adhesion ترابط جزيئات مستقطبة مَعَ مواد مستقطبة أخرى. الماء قادر على التلاصق مَعَ أيّ مادة مستقطبة يمكن أنْ يرتبط معها بروابط هيدروجينية.

تلاؤم Fitness المساهمة الجينية للفرد في الأجيال اللاحقة. التلاؤم النسبي هو ملاءمة الفرد مقارنة ببقية الأفراد في المجموعة السكانية.

تلقيح pollination انتقال حبوب اللقاح من المتك إلى الميسم.

تلون الدفاعي aposematic coloration ألوان براقة تحذيرية لبعض الحيوانات مع دفاعات فعالة جسمية أو كيميائية.

تماثل جانبي bilateral symmetry سطح مستوٍ واحد يقسم المخلوق الحي إلى نصفين متشابهين كل مِنهما صورة مرآة للآخر.

تماثل خماسي شعاعي pentaradial symmetry تماثل شعاعي خماسي الأجزاء مميز للأفراد البالغة لشوكيات الجلد.

تمايز differentiation عملية تطورية يحدث بها تحول تقدمي للخلايا غير المتخصصة تقريبًا إلى خلايا أكثر تخصصًا.

تمسخ denaturation فقدان التشكل الأصيل للبروتينات أو الأحماض النووية نتيجة لتغير درجة الحرارة، أو الحموضة المتطرفة، والتحوير الكيميائي، والتغير في القوة الأيونية أو القطبية التي تحدث اضطرابًا في التفاعلات غير المحبة للماء؛ وعادةً ما يرافق ذلك فقدان الفعالية الحيوية.

تنظيم ما بعد النسخ آلية للتحكم في زيادة التعبير عن جين معين تعمل بعد إتمام عملية نسخ mRNA.

تنفس لاهوائي anaerobic respiration عملية تنفس تحدث بغياب الأكسجين حيث تستخدم جزيئات أخرى غير الأكسجين بوصفها مستقبلات للإلكترونات في سلسلة نقل الإلكترونات في عملية إنتاج الطاقة في الخلية.

تنفس هوائي aerobic respiration عملية أيضية تحدث في ميتوكندريا خلايا حقيقيّات النّوى بوجود الأكسجين. يُعَدُّ الأكسجين مستقبل إلكترونات خلال سلسلة من عمليات انتقال الإلكترونات، تُؤخذ الإلكترونات من G_3P وتُعطى إلى الأكسجين، مُكوِّنة ماء، ويتمُّ أيضًا إنتاج كمية مناسبة منATP .

تنفس تأكسدي oxidative respiration عملية نشاط خلوي يتم فيها تكسير جزيئات الجلوكوز وجزيئات أخرى إلى ماء وثاني أكسيد الكربون مع إطلاق طاقة.

تنفس خلوي cellular respiration الحصاد الأيضي للطاقة بعملية التأكسد التي تعتمد في النهاية على جزيء الأكسجين؛ الناتج من دورة كربس والفسفرة التأكسدية.

تنفس ضوئي photorespiration عمل الأنزيم روبيسكو، الذي يحفز أكسدة RuBp لإعطاء ثاني أكسيد الكربون، هذا يعكس تثبيت الكربون، ويقلل من إنتاجية البناء الضوئي.

تنوع speciation عملية عن طريق أو من تشعب نوع سلفي إلى نوعين متحدرين.

تنوع حيوي biodiversity عدد الأنواع ومدى تكيفها السلوكي، والشكل الخارجي، والتكيف الوظيفي، وتكيفات أخرى في منطقة ما.

تنوع متحد الموطن sympatic speciation تمايز مجموعات سكانية في داخل منطقة جغرافية شائعة إلى نوع.

تنوع مختلف الموطن allopatric speciation التنوع الذي يحدث عندما تُعزل المجموعات جغرافيًّا؛ لأنها تطور فروقًا جذرية تقود إلى التنوع.

تنوع مستمر (متواصل) continuous variation التنوع أو الاختلافات في الصفة التي تحصل على مدى مستمر أو متواصل مثل صفة الطول في الإنسان؛ غالبًا تحصل عندما يتم تحديد الصفة من مساهمة أكثر من جين واحد.

تهجين hybridization تزاوج آباء غير متشابهين.

تهجين ثنائي dihybrid cross تزاوج مفرد يتضمن صفتين مختلفتين، مثل لون الأزهار وطول الساق.

تهجين اللامع في الموقع Fluorecent in situ hybridization طريقة تُستخدم لإيجاد تسلسلات معينة من DNA على الكروموسومات باستخدام مسبار معلّم باللصف (اللمعان أو الإضاءة).

تهجين تبادلي reciprocal recombination آلية للتهجين الوراثي في المخلوقات حقيقية النوى فقط، حيث يتبادل كروموسومان الأجزاء (القطع)، ويمكن أن تحدث بين الكروموسومات غير المتماثلة، ولكن عادة ما يحدث التبادل بين الكروموسومات المتماثلة خلال عملية الانقسام الاختزالي.

توازن هاردي– واينبرغ Hardy-Wemberg equilibrium وصف رياضي لحقيقة أن تكرار الأليل والطراز الجيني يبقى ثابتًا في مجموعة سكانية يحدث بها التزاوج بشكل عشوائي وبغياب التزاوج الداخلي، أو الانتخاب، أو أي قوة تطورية أخرى؛ في العادة ينص على ما يأتي: إذا كان تكرار الأليل a هو p وتكرار الأليل b هو q فإن تكرار الطراز الجيني المحتمل بعد جيل واحد من التزاوج العشوائي سيكون دائمًا .$1=2pq+q_2+p_2$

توتر سطحي Surface tension توتر السطح للمواد السائلة، بسببه تماسك جزيئات السائل. يمتلك الماء توترًا سطحيًا كبيرًا جدًا.

توزيع ثنائي binomial distribution توزيع الطرز الشكلية (المظهرية) التي تظهر عند تزاوج أفراد لديهم اثنان من الأليلات البديلة.

توزيع مستقل independent assortmen في تزاوج ثنائي الهجين، تتوزع أليلات كل جين بشكل مستقل. للجينات الموجودة على كروموسومات مختلفة، يكون هذا بسبب الاصطفاف العشوائي للأزواج المتماثلة في أثناء الطور الاستوائي الأول من الانقسام الاختزالي (المنصف). للجينات الموجودة على الكروموسوم نفسه، يحدث هذا عندما يكون موقعا الجينين بعيدين بشكل كافٍ لأعداد متساوية فردية أو زوجية من أحداث العبور المتعددة.

توتة Morula كرة صلبة من الخلايا تتكون في المراحل المبكرة من تطور الجنين.

تويج corolla البتلات، بمجموعها في أغلب الأحيان تمثل الحلقة الملونة الواضحة من الزهرة.

تيلوميريز telomerase أنزيم يصنع القطع الطرفية لكروموسومات الخلايا حقيقية النوى باستخدام قالب RNA داخلي.

تيوبيولن Tubulin وحدات بروتينية كروية تُكوّن الأنيبيبات الدقيقة الأسطوانية المجوفة.

ث

ثانوية الفم deuterostome أي عضو من مجموعة الحيوانات ذات التناظر الجانبي الثنائي، تتطور فيه فتحة الشرج في البداية ثُمّ الفم. شوكيات الجلد والفقريات هي حيوانات أوليات فتحة الشرج.

ثايلاكويدات Thylakoids في البلاستيدات الخضراء، غشاء داخلي مُنظم ومعقد يتكون من أقراص مسطحة؛ تحتوي النظام الضوئي المستخدم في التفاعلات المعتمدةِ على الضوء خلال عملية البناء الضوئي.

ثدييات حقيقية (مشيمية) Eutherian حيوان ثديي ذو مشيمة.

ثغور stomata في النباتات، فتحات صغيرة محاطة بالخلايا الحارسة الموجودة في بشرة الأوراق والسيقان، ويمر الماء إلى الخارج من النبتة بشكل كبير من خلال هذه الثغور.

ثقب البلاستيولا blastopore في جنين الفقريات، الفتحة التي تربط تجويف المعي القديم (البدائي) لمرحلة الجاسترولا مع الخارج.

ثقوب نووية Nuclear pores واحد من عديد الثقوب المتناهية الصغر والمعقدة المنتشرة على الغلاف النووي التي تسمح بالمرور الاختياري للبروتينات والأحماض النووية إلى داخل النواة وخارجها.

ثلاثي النسخة الكروموسومية الجسمية Trisomic وصف لحالة يتم خلالها اكتساب نسخة من كروموسوم نتيجة لعدم انفصال الكرموسومات المتماثلة خلال عملية الانقسام الاختزالي. نتيجة لذلك، يمتلك الجنين ثنائي المجموعة الكروموسومية نسخة إضافية من هذا الكروموسوم الجسمي. في الإنسان يمكن للفرد ثلاثي النسخة الكروموسومية أن يعيش إذا كان الكروموسوم الجسمي صغيرًا. الأفراد المصابون بمتلازمة داون لديهم ثلاث نسخ من الكروموسوم رقم 21.

ثلم انشطار cleavage furrow الانقباض الذي يتشكل خلال انقسام السيتوبلازم في الخلايا الحيوانية والمسؤول عن تقسيم الخلية إلى خليتين ابنتين.

ثمرة Fruit في النباتات الزهرية، هي المبيض (أو مجموعة من المبايض) الناضج المحتوي على البذور.

ثنائي الأنوية dikaryotic في الفطريات، امتلاك زوج من الأنوية في داخل كل خلية.

سكريات ثنائية disaccharide شكل من أشكال الكربوهيدرات يتكون بربط وحدتين من السكريات البسيطة مع بعضهما عن طريق رابطة تساهمية.

ثنائي المسكن dioecious هو امتلاك العناصر الذكرية والأنثوية في أفراد مختلفين.

ثنائي أسيل جليسرول diacylglycerol (DAG) رسول ثانٍ يُطلق مع إينوسايتول ثلاثي الفوسفات عندما يُحلّل PIP2 عن طريق أنزيم محلل الدهون المفسفرة C. يمتلك ثنائي أسيل جليسرول تأثيرات خلوية متنوعة من خلال تنشيطه البروتينات المفسفرة.

ثنائية الأقواس diapsid مجموعة من الزواحف تمتلك زوجين من الفتحات في الجمجمة: واحدة جانبية والأخرى ظهرية. أحد أنساب هذه المجموعة أعطى الديناصورات، والزواحف الحديثة، والطيور.

ثنائية الحول (ذات الحولين) biennial نباتات تتطلب موسمين لإكمال دورة حياتها عادة، خلال السنة الثانية من النّموّ، تكون أزهارًا.

ثنائية الشعب biramous فرعان اثنان، صفة للزوائد المفصلية في القشريات.

ج

جاسترولا gastrula في الفقريات، مرحلة جنينية تتحول فيها البلاستيولا المكونة من طبقة واحدة من الخلايا إلى جنين يمتلك ثلاث طبقات هي: الإكتوديرم، والإندوديرم، والميزوديرم.

جاميت Gamete خلية تكاثرية أحادية المجموعة الكروموسومية.

جاميتية ذكرية antheridium, pl. antheridia محافظ جاميتية ذكرية متعددة الخلايا تتشكل عند قمة النبات الجاميتي الورقي في الحزازيات تنتج الكثير من الحيوانات المنوية.

جدار أولي primary wall في النباتات، طبقة جدارية تترسب خلال فترة زيادة حجم الخلية.

جدار خلوي cell wall الطبقة القاسية الخارجية لخلايا النباتات وبعض الطلائعيات ومعظم البكتيريا؛ وهذا الجدار يحيط بالغشاء الخلوي.

جدار خلوي ثانوي secondary cell wall في النباتات، الطبقة الداخلية من الجدار الخلوي. يمتلك هذا الجدار تركيبًا ليفيًا دقيقًا عالي التنظيم، وعادة ما يكون مُغطى باللجنين.

جذر root المحور الهابط من النبات عادةً. عادةً ما يوجد تحت التربة، ويعمل على تثبيت النبات، والنقطة التي تصل من خلالها المعادن والماء للنبات.

جذور حرة Free radical ذرة متأينة تمتلك واحدًا أو أكثر من الإلكترونات الحرة (غير المزدوجة)، تنتج نتيجة قذف الإلكترونات من الذرة بعد اكتسابها للطاقة من خلال إشعاعات أيونية. وتتفاعل هذه الجذور الحرة بشكل قوي مع جزيئات أخرى، مثل DNA، ما يسبب حدوث تلف وطفرات.

جذير radicle جزء من جنين النبات يتطور إلى جذر.

جرابيات marsupials ثدييات تلد صغارًا غير مكتملة النمو، في بعض الأحيان بعد ثمانية أيام من الإخصاب، وتبقى في الجِراب.

جرانا Grana pl أكياس مسطحة متصلة مع بعضها ومرتبة على شكل طبقات عمودية (الثايلاكويدات) وتشكل جزءًا من نظام أغشية الثايلاكويد في البلاستيدات الخضراء.

جرعة تعويضية dosage compensation ظاهرة يتم فيها الحفاظ على التعبير عن الجينات الموجودة على الكروموسومات الجنسية بشكل متساوٍ في الذكور والإناث، على الرغم من الاختلاف في عدد الكروموسومات الجنسية بينهما. في الثدييات، يعدّ تثبيط عمل واحد من كروموسومات X طريقة من طرق حدوث الجرعة التعويضية.

جزيء tRNA المستهل initiator tRNA جزيء tRNA يشارك في بدء عملية الترجمة. في بدائية النوى يحمل هذا الجزيء فورميل ميثيونين؛ في حقيقة النوى يحمل ميثيونين.

جزيئات كبيرة Macromolecules جزيئات حيوية كبيرة جدًا، تُشير بشكلٍ خاص إلى البروتينات، والأحماض النووية، والسكرياتٍ المتعددة، والدن ومعقداتها.

جسم مضاد antibody مواد بروتينية تسمى البروتينات الكروية المناعية تكونها خلايا معينة من خلايا الدم البيضاء (lymphocytes) استجابة لدخول مواد غريبة (مولدات الضد) وتطلق في مجرى الدم.

جسم النبات الأولي primary plant body جزء من النبات يتكون من الأجزاء الغضة الطرية من الجذور والسيقان.

جسم النبات الثانوي secondary plant body جزء من النبات يتكون من الأنسجة الثانوية الناتجة عن المرستيم الجانبي؛ الجذع القديم، والتفرعات، وجذور النباتات الخشبية.

جسم أصفر corpus luteum تركيب يتطور مما تبقى من حويصلة جراف بعد تمزق الحوصلة في المبيض بعد الإباضة.

جسم بار Barr body تركيب غامق وكثيف يرى في الطور البيني لنواة خلية الفرد مع أكثر من كروموسوم جنسي X واحد. وهو كروموسوم جنسي X واحد مكثف وغير نشط. فقط كروموسوم جنسي X واحد يبقى نشطًا في كل خلية بعد مرحلة التطور الجنيني.

جسم صلب corpus callosum حزمة من الألياف العصبية تربط نصفي كرة المخ الأيمن والأيسر في الإنسان أو الرئيسيات الأخرى.

جسم قاعدي basal body عضيات سيتوبلازمية، أسطوانية الشكل جوفاء ذاتية الاستنساخ، يتألف جدارها من تسع مجموعات متوازية من الأنيبيبات الدقيقة، وتضم كل مجموعة ثلاثة أنيبيبات دقيقة متصلة معًا تبرز منها الأهداب أو الأسواط.

جسم قطبي polar body خلية صغيرة غير عاملة تنتُج خلال الانقسامات الاختزالية المؤدية إلى تكوين الجاميتات في الفقريات.

جسيم التضاعف Replisome تجمع جزيئي كبيرمن الأنزيمات الداخلة في عملية تضاعف DNA تشبه الرايبوسومات في عملية تكّون البروتينات.

جسيم التعرُّف إلى الإشارة signal Recogntition Partial (SRP) في حقيقيات النوى، معقد سيتوبلازمي من البروتينات الذي يتعرف، ويرتبط بتعاقب الإشارة لسلسلة عديد الببتيد، وبعد ذلك يرسو مع مستقبل يشكل قناة في غشاء الشبكة الإندوبلازمية. بهذه الطريقة، تتحرر سلسلة عديد الببتيد إلى داخل تجويف الشبكة الإندوبلازمية.

جسيم محطم البروتين proteasome عضي أسطواني خلوي كبير يعمل على تحطيم البروتينات المعلمة بـ..ubiquitin.

جسيمات الوصل Spliceosoms في حقيقيات النوى، معقد يتكون من الكثير من RNA sn وبروتينات مشتركة أخرى مسؤولة عن إزالة التعاقبات المعترضة وربط التعاقبات المشفَّرة لتحويل المنسوخ الأولي pre (mRNA-) إلى RNA رسول ناضج.

جسيمات نووية Nucleosomes معقد يتألف من DNA مزدوج يلتف حول مركز من ثمانية من بروتينات الهستون.

جغرافية حيوية biogeography دراسة التوزيع الجغرافي للأنواع.

جلايفوسيت Glyphosate مبيد نباتي قوي قابل للتحلل، يعمل على تثبيط عمل أنزيم مخلق EPSP، وهو الأنزيم النباتي الذي يعمل على تصنيع الأحماض الأمينية العطرية؛ سمحت الهندسة الوراثية بعمل محاصيل زراعية مقاومة لهذا المبيد.

جلايكوجين Glycogen نشا حيواني، عديد التسكر متشعب معقد يستخدم بوصفه مخزنًا للغذاء في الحيوانات، والبكتيريا، والفطريات.

جلايوكسيسوم Glyoxysome عضيات خلوية صغيرة أو أجسام دقيقة تحتوي على أنزيمات ضرورية لتحويل الدهون إلى كربوهيدرات.

جلوكاجون Glucagon هرمون فقري يُفرز من البنكرياس، ويعمل على البدء بتحطيم جلايكوجين إلى وحدات جلوكوز.

جلوكوز Glucose سكر سداسي الكربون شائع ($C_6H_{12}O_6$)؛ أكثر السكريات أحادية التسكر شيوعًا عند معظم المخلوقات.

جليد cuticle طبقة لا خلوية من مادة شمعية أو دهنية (تتشكل من مادة كيوتين) على السطح الخارجي من خلايا البشرة.

جليسرول ثلاثي الأحماض الدهنية Triglyceride جزيء دهني مكون من جليسرول وثلاثة أحماض دهنية.

جنس Genus مجموعة تصنيفية يقع ترتيبها تحت العائلة وفوق النوع.

جنين Embryo مرحلة تطورية متعددة الخلايا تتبع الانقسام الخلوي للزيجوت.

جهاز الأغشية الداخلي Endomembrane system جهاز من مكونات غشائية متصلة موجود في الخلايا حقيقية النوى.

الجهاز العصبي البدني somatic nervous system في الفقريات، عصبونات الجهاز العصبي الطرفي التي تسيطر على العضلات الهيكلية.

الجهاز العصبي الذاتي autonomic nervous system يتكون من أعصاب دماغية وشوكية تنقل السيالات العصبية إلى كل من العضلات الملساء والقلب وبعض الغدد، وتنقل بعض الإحساسات من أعضاء داخلية مختلفة إلى الجهاز العصبي المركزي. ويشمل الجهاز العصبي الودي والجهاز العصبي شبه (نظير) الودي.

جهاز ليمفي lymphatic system في الحيوانات، جهاز دوري مفتوح يقوم باسترجاع الماء الذي دخل بين الخلايا من الدم (الليمف)؛ يضم هذا الجهاز العُقد الليمفية، والطحال، والغدة الزعترية، واللوزتين.

جهاز المغزل spindle apparatus تجمع يعمل على فصل الكروموسومات خلال الانقسام الخلوي، يتكون من أنيبيات دقيقة (ألياف مغزلية) ويتم تجميع هذا الجهاز في الطور التمهيدي عند خط استواء الخلية المنقسمة.

جهاز دهليزي vesibular apparatus جهاز حسي معقد في الأذن الداخلية يحافظ على توازن حركة الرأس وتوجيهه في الفقريات.

جهاز دوري (جهاز دوران الدم) circulatory system شبكة من الأوعية الدموية في الحيوانات السيلومية التي تحمل السوائل من مناطق مختلفة وإليها من الجسم.

جهاز دوري مغلق closed circulatory system جهاز الدوران الذي فيه الدم يفصل عن سوائل الجسم الأخرى.

جهاز دوري مفتوح open circulatory system جهاز دوران يتدفق فيه الدم في تجاويف، حيث يختلط بسوائل الجسم، ثم يعود ويدخل إلى الأوعية في موقع آخر.

جهاز عصبي مركزي (CNS) system جزء من الجهاز العصبي يحدث فيه معظم الربط؛ في الفقريات، يتكوّن من الدماغ والحبل الشوكي؛ في اللافقريات عادة يتألف من حبل واحد أو أكثر من النسيج العصبي، جنبًا إلى جنب مع ما يرتبط بها من العقد.

جهاز هضمي كامل complete digestive system جهاز هضمي له كل من الفم والشرج، ويسمح بتدفق المواد المهضومة في اتجاه واحد.

جهد العتبة threshold أقل مستوى من المؤثر نحتاج إليه لإزالة استقطاب العصبون.

جهد الفعل action potential مراحل إزالة الاستقطاب وعكسه وإعادته التي تحدث في منطقة ما في غشاء العصبون بسبب تعرضه لمؤثر، وينتج سيال عصبي أو جهد فعل عندما تصل إزالة الاستقطاب حدًّا معينًا (55- مليفولت في بعض محاور الثدييات) في المنطقة التي ينشأ فيها المحور من جسم العصبون.

جيب sinus تجويف أو فراغ في داخل النسيج أو العظم.

جيل البنوي الأول First Filial (F1) Generation نسل ناتج عن تزاوج بين أجيال أبوية؛ في تزاوج تجريبي، هذه الآباء عادة ما تمتلك طرزًا شكلية مختلفة.

جيل بنوي ثانٍ Second filial generation الأبناء الناتجون عن عملية تزاوج أفراد من الجيل البنوي الأول.

جين Gene الوحدة الأساسية في الوراثة، وهو تسلسل نيوكليوتيدات DNA على الكروموسوم ومسؤول عن تصنيع جزيئات البروتين، tRNA، أو mRNA، أو تنظيم عملية استنساخ DNA.

جين P53 P53 gene: جين ينتج بروتين P35 الذي يراقب سلامة DNA وكماله، ويمنع انقسام الخلية في حالة حدوث ضرر في DNA. الكثير من أنواع السرطان مرتبطة بخلل غياب هذا الجين.

جين الحساسية لورم أرومة شبكية العين retinoblastoma susceptibility gene جين إذا حدثت به طفرة يجعل الأفراد عرضة لنوع نادر من سرطان شبكية العين، وأول الجينات الكابحة للورم تم اكتشافها.

جين الفجوة Gap gene واحد من جينات عدّة محددة في تطور جنين ذبابة الفاكهة، حيث يعمل على تقسيم الجنين إلى قطع كبيرة في عملية تسمى التقسيم. الجين الأحدب hunchback هو جين فجوة.

جين هوكس Hox gene مجموعة من الجينات تحتوي على الصندوق المتجانس تتحكم في الأحداث التطورية في الجنين (التكون الجيني). عادة ما تكون على شكل تجمعات. لقد تم حفظ هذه الجينات في الكثير من الحيوانات المختلفة متعددة الخلايا، في الفقريات واللافقريات، على الرغم من ذلك فإن أعداد التجمعات تتغير مع التطور، مؤديًا ذلك، إلى وجود أربعة تجمعات عند الفقريات.

جينات التقسيم segmentation gene أي واحد من الثلاث مجموعات من الجينات التي تتحكم في تطور خطة تقسيم الجسم في الحشرات، وتضم جينات الفجوة، وجينات قانون الأزواج وجينات قطبية القطعة.

جينات الذاتية homeotic gene واحد من سلسلة جينات «المفتاح الرئيس» التي تحدد شكل تطور القطع في الجنين.

جينات مرتبطة linked genes جينات قريبة من بعضها مكانيًّا ولهذا فهي تنعزل مع بعضها، حدوث إعادة الإتحاد بين الجينات المرتبطة يمكن استخدامه من أجل عمل خريطة لبُعد الجينات عن بعضها في كروموسوم ما.

جينات مستقيمة Orthologues الجينات التي تعكس المحافظة على جين واحد موجود في السلف.

جينات الورم الأولية protooncogenes جينات خلوية طبيعية تستطيع أن تعمل بوصفها جينات ورم عند حصول طفرة فيها.

جينات قابلة للنقل (قافزة) Transposones سلسلة من DNA قابلة للنقل.

جينات قانون الأزواج pair rule gene جينات محددة في ذبابة الفاكهة تنظم عن طريق جينات الفجوة وتظهر على شكل شريط طويل من الخلايا، وتقسم الجنين عن طريق عملية تدعى التقسيم.

جينات قطبية القطعة segment polarity genes أي واحد من الجينات المحددة في تطور ذبابة الفاكهة. يتم التعبير عنها في شرائط تقسم الشرائط المتكونة عن طريق جينات قانون الأزواج في عملية التقسيم.

جينات كاذبة Pseudogene نسخة من جين لا يتم نسخها.

جينات متوازية Paraloguses جينان في مخلوق حي ما نشأ من تضاعف جين مفرد (واحد) في السلف.

جينات مثبطة للسرطان Tumor – suppressor genes جين يعمل عادةً على تثبيط انقسام الخلايا، الشكل المطفر منه يؤدي إلى فرط في انقسام الخلايا السرطانية، ولكن عندما تكون نسختا هذا الجين طافرتين.

جينات مسرطنة oncogenes شكل معتل (متغير، طافر) للجين المنظم للنمو يسبب إفراطًا في نمو الخلايا وانقسامها.

جيوب بلعومية pharyngeal pouches في الحبليات، المناطق الجنينية التي تعطي الشقوق البلعومية في الحبليات المائية والبحرية والفقريات، ولكن لا تطور ثقوبًا للخارج في فقريات اليابسة.

حاجز septum جدار بين تجويفين.

ح

حالات الصفة character state في التفرع التطوري، شكل واحد من شكلين أو أكثر من أشكال متميزة لصفة ما، مثل وجود أو عدم وجود صفة «الأسنان» في الفقريات الرهلية.

حمض البوليك uric Acid نواتج فضلات نيتروجينية غير ذائبة تنتج بشكل كبير من الزواحف، والطيور، والحشرات.

حمض الجاسمونيك jasmonic acid جزيء عضوي يعدّ جزءًا من الاستجابة لجرح ما عند النبات؛ يحفز هذا الحمض إنتاج مثبط هاضم البروتين.

حمض السلسليك Salicylic acid في النباتات، مركب عضوي يعطي إشارة بعيدة المدى عن أجل اكتساب مقاومة جهازية لدى النبات.

الحمض النووي الرايبوزي منقوص الأكسجين (deoxyri-bonucleic acid (DNA المادة الوراثية في كل المخلوقات الحية؛ مكون من سلسلتين متكاملتين من النيوكليوتيدات تلتفان على شكل حلزون مزدوج.

حامل vector في البيولوجيا الجزيئية، البلازميد، الفيروسات البكتيرية أو الكروموسومات الصناعية التي تنقل جزيء DNA المهجن إلى داخل خلية العائل.

حامل suspensor في النباتات معراة ومغطاة البذور، ينمو الحامل من واحدة من أول خليتي الزيجوت، حامل مغطاة البذور يوفر مسارًا غذائيًا من أنسجة الأم إلى الجنين. في النباتات معراة البذور الحامل يضع الجنين بالقرب من مخازن الغذاء.

حاملة العجل trochophore نوع مميز من اليرقات حرة المعيشة توجد في مجموعة الحيوانات ذات العرف المدوّر.

حاملة الغش veliger المرحلة الثانية ليرقة الرخويات، وتحدث بعد حاملة العجل. وهناك، يمكن ملاحظة بدء ظهور القدم، والصدفة، والعباءة.

واحد من أهم الخصائص nerve cord **حبل عصبي** المميزة للحبليات، يمتد بشكل طولي فقط تحت السطح الظهري للجنين، وفي الفقريات يتمايز إلى الدماغ والنخاع الشوكي.

حبل ظهري notochord في الحبليات، قضيب ظهري غضروفي يمتد على طول الجسم، ويكّون الكل العظمي المحوري البدائي في كل أجنة الحبليات.

حث (1) Induction إنتاج أنزيمات استجابة لوجود المادة الحليلة، آلية يتم من خلالها ارتباط المادة المحفزة إلى المثبط ما يسمح باستنساخ المنطقة الفعّالة. هذا يشاهد في المناطق الفعالة الهادمة، ويسبب إنتاج أنزيمات تحطم المواد حال وجودها فقط. (2) في التطور الجنيني، هي العملية التي يكون بها تطور خلايا معينة متأثرًا بالتفاعل بخلايا أخرى مجاورة.

حجاب حاجز (1) diaphragm في الثدييات، طبقة من النسيج العضلي تفصل بين التجويفين؛ البطني والصدري وتؤدي دورًا في عملية التنفس (2) أداة لمنع الحمل تستخدم لإغلاق مدخل الرحم مؤقتًا، وبذلك تمنع دخول الحيوانات المنوية عند الجماع.

حجرة الكرش Rumen كمية الهواء المتبقية في الرئتين بعد إخراج أكبر كمية ممكنة من الهواء عند الزفير.

حجم باقٍ Residual volume في الحيوانات، سلسلة متعاقبة من انقباض حركة العضلات وانبساطها على طول الأنبوب مثل قناة البيض والقناة الهضمية تؤدي إلى دفع المواد مثل البيضة والغذاء خلال الأنبوب.

حذف deletion نوع من أنواع الطفرات يتم فيها فقد جزء من الكروموسوم، إذا تم فقد كمية كبيرة من المعلومات يمكن للحذف أن يكون قاتلًا.

حرارة Heat مقياس لحركة الجزيئات العشوائية، كلما زادت الحرارة، زادت الحركة. الحرارة هي أحد أشكال الطاقة الحركية.

حرارة التبخر Heat of vaporization كمية الحرارة اللازمة لتحويل جرام واحد من مادة ما من سائل إلى غاز.

حركة دودية peristalsis في الميتوكندريا، المحلول في الفراغ الداخلي المحاطة بالأعراف التي تحتوي على الأنزيمات وجزيئات أخرى تدخل في عملية التنفس التأكسدي. بشكل عام، ذلك الجزء من النسيج الذي ينغمر فيه العضو أو الزائدة.

حشوة matrix في النباتات الوعائية، طبقة أو أكثر من الخلايا تحيط بالأنسجة الوعائية للجذر، وعادةً تكون مرتبطة خارجيًّا بالبشرة الداخلية وداخليًّا باللحاء.

حشوة stroma في البلاستيدات الخضراء، مادة شبه سائلة تُحيط بالثايلاكويد، وتحتوي على أنزيمات تصنيع الجزيئات العضوية من ثاني أكسيد الكربون.

حفرة Fovea انخفاض صغير في مركز الشبكية يمتلك كثافة عالية من المخاريط، وهي المنطقة المسؤولة عن إعطاء رؤية واضحة للأجسام.

حقيقية التغذية Entrophic بحيرة تتوافر فيها المعادن والمواد العضوية بكثرة.

حلزون مزدوج double helix تركيب لجزيء DNA، يحدث به التفاف سلسلتين من النيوكلوتيدات المتكاملة حول محور حلزوني مشترك.

دورة كربس Krebs cycle اسم آخر لحلقة حامض الستريك؛ أيضًا تسمى دورة الحامض ثلاثي الكربوكسيل (TCA).

حلقة محيطة pericycle نتوء نسيجي صغير.

دورة كالفن Calvin cycle تفاعلات الظلام في البناء الضوئي C_3 وتسمى دورة كالفن- بينسون أيضا.

حلمة papilla مبلمر من النيوكليوتيدات. الأنواع الرئيسة هي: الحمض النووي الرايبوزي منقوص الأكسجين وثنائي السلاسل، النوع الآخر الحمض النووي الرايبوزي وعادةً ما

يكون من سلسلة واحدة.

حمض أميني amino acid وحدات البناء الرئيسة للبروتينات، تحتوي الأحماض الأمينيّة على مجموعة أمين (NH_2—) ومجموعة الكاربوكسيل الحمضيّة (COoH–) مرتبطتين بذرة كربون مركزية، إضافة إلى ذرة هيدروجين ومجموعة وظيفية جانبية يُشار إليها بـ R، إنَّ الصِّفات الفريدة لكلّ حمض أميني تُحدِّدها طبيعة المجموعة R.

حمض acid مادة تتفكك في الماء لتزيد تركيز أيونات الهيدروجين (وتخفض قيمة pH).

حمض نووي nucleic acid نوع من الأحماض النووية يتميز بوجود السكر الرايبوزي واليوراسيل، يضم rRNA، tRNA، mRNA.

حمض نووي رايبوزي ribonucleic acid جزيئات دهنية تمتلك رابطتين ثنائيتين على الأقل بين ذرات الكربون المتعاقبة لسلسلة الأحماض الدهنية.

حمض نووي مكمل complementary DNA (cDNA) نسخة من DNA لـ mRNA المستنسخ، أنتج بفعل الأنزيم الناسخ العكسي.

حنجرة larynx صندوق الصوت؛ عضو غضروفي يقع بين البلعوم والقصبة الهوائية، وهو مسؤول عن إنتاج الصوت في الفقريات.

حويصلات تشابكية synaptic vesicle حويصلات من النواقل العصبية تُنتَج في النهايات العصبية. الحويصلات المملوءة تهاجر إلى الغشاء قبل التشابكي، تلتحم به، وتفرز المواد.

حوامل التفعيل Expression Vector نوع من الحوامل (بلازميدات أو فيروسات البكتيريا) يحتوي على التسلسل الضروري لدفع استنساخ DNA المدخل في نوع محدد من الخلايا وترجمته.

حوصلة ampulla كيس عضلي عند قاعدة كل قدم أنبوبي في بعض شوكيات الجلد، يحتوي سائلًا له دور في حركة على أرضية البحر.

حويصلات تشابكية synaptic vesicle الناقلة العصبية إلى الشق التشابكي.

حويصلات هوائية alveolus, pl. alveoli أكياس صغيرة تتجمع مثل قطوف العنب، يزوِّد هذا كلّ رئة بمساحة سطح كبير لتبادُل الغازات. تتكون كلّ حويصلة هوائية من نسيج طلائي يبلغ سمكه خليّة واحدة، ويُحاط بالشُّعيرات الدّمويّة التي تمتلك جدارًا سمكه طبقة واحدة من الخلايا أيضًا.

حويصلة vesicle كيس غشائي داخل خلوي صغير يتم عن طريقه نقل مواد متنوعة وتخزينها.

الحيوانات المنوية الناضجة spermatoza الجاميت الذكري، وعادةً أصغر من الجاميت الأنثوي وعادةً ما يكون متحركًا.

حيوانات حلزونية spiralian عضو من مجموعة من الحيوانات اللافقرية تمتلك تفلجًا حلزونيًّا. من الأمثلة عليها الحلزونيات، والحلقيات، والديدان المفلطحة.

حيوانات خارجية الحرارة Ectotherms حيوانات مثل الزواحف، والأسماك، والبرمائيات، تقوم بتنظيم درجة حرارة أجسامها عن طريق سلوكها أو بما يحيط بها.

حيوانات ليلية nocturnal حيوانات نشطة خاصة في الليل.

خ

خاصية أسموزية osmosis انتشار الماء عبر غشاء شبه منفذ (غشاء يسمح بمرور الماء ويمنع مرور المذاب)، بغياب الاختلافات في الضغط أو الحجم. محصلة حركة الماء تكون من الجانب الأقل تركيزًا بالمذاب إلى الجانب الأعلى تركيزًا به.

خرائط وراثية Genetic map خرائط مجردة تحدد المواقع النسبية للجينات على الكروموسومات بناءً على تكرار إعادة الاتحاد.

خريطة طبيعية Physical map خريطة لتسلسل DNA لكروموسوم معين أو جينوم (محتوى جيني) اعتمادًا على معالم محددة في DNA.

خشب Xylem في النباتات الوعائية، نسيج متخصص، يتكون بشكل رئيس من خلايا ناقلة متطاولة ذات جدار سميك، تقوم بنقل الماء والمذاب خلال جسم النبات.

خشب أولي primary phloem خلايا تشترك في توصيل الغذاء في النباتات.

خصائص بارزة Emergent Properties تنتج خصاص جديدة من الطريقة التي تتفاعل بها المكونات، والغالب أننا لا نستطيع التنبؤ بهذه الخصائص بمجرد معرفة المكونات المفردة.

خصية testis في الثدييات، العضو المُنتِج للحيوانات المنوية.

خطافات chelicera, pl. chelicerae الزوج الأول من الزوائد الأمامية في السلطعون والعناكب المائية، وطائفة العنكبوتيات، والخطافيات مجموعة من المفصليات. والخطافات غالبًا ما تأخذ شكل كماشة أو أنياب.

خلايا T المساعدة helper T cell صنف من خلايا الدم البيضاء يساعد على البدء في الاستجابة المناعية الخلوية والاستجابة المناعية السائلة وإنتاج الأجسام المضادة، تُعدّ هذه الخلايا هدفًا لفيروس الإيدز (نقص المناعة المكتسبة) (HIV).

خلايا البشرة Epidermal cells في النبات، الخلايا التي تشكل مجتمعة الطبقة الخارجية للجسم الأولي للنبات، وتضم أنواعًا من الخلايا المتخصصة مثل الشعيرات والخلايا الحارسة.

خلايا البلعمة Phagocyte خلية تبتلع المخلوقات الحية الدقيقة وجزيئات أخرى.

الخلايا الجنينية الجذعية Embryonic stem cell (ES Cell) يتم اشتقاقها من الجنين المبكر، حيث تستطيع هذه الخلايا التطور إلى أنسجة كاملة النضج مختلفة، ويمكن أن تعطي مخلوقًا كامل النضج عند حقنها في البلاستيولة.

خلايا الخط الجرثومي Germ-Line cells خلال تطور الزيجوت، هي الخلايا التي تتنحى جانبًا بعيدًا عن الخلايا الجسمية، التي ستخضع في النهاية للانقسام المنصف (الاختزالي) لإنتاج الجاميتات.

خلايا الدبق العصبي neuroglia خلايا عصبية غير موصلة للسيالات العصبية ومرتبطة بشكل أساسي مع الخلايا العصبية (العصبونات) وتعمل على تزويدها بالدعم الغذائي.

خلايا الدم البيضاء leukocyte خلايا دم بيضاء؛ خلايا دم لا تحمل الهيموجلوبين، تضم هذه الخلايا الخلايا الأكولة الكبيرة والخلايا الليمفية المنتجة للأجسام المضادة.

خلايا الدم الحمراء Erythrocyte خلايا الدم الحمراء الحاملة للهيموجلوبين.

خلايا العظم osteocyte خلايا بانية العظم ناضجة.

خلايا ليمفية Lymphocyte نوع من خلايا الدم البيضاء. هذه الخلايا مسؤولة عن الاستجابة المناعية؛ هنالك نوعان من الخلايا الليمفية: البائية والتائية.

خلايا بانية العظم osteoblast الخلايا المكوّنة (الصانعة) للعظم.

خلايا بائية B cell نوع من الخلايا الليمفية عندما تواجه مع مولد ضد مناسب تكون قادرة على إفراز أجسام مضادة خاصة.

خلايا برنشيمية parenchyma cells أشهر أنواع الخلايا النباتية، تتميز باحتوائها على فجوات كبيرة، وجدران رقيقة، وأنوية وظيفية.

خلايا تائية Tcell نوع من الخلايا الليمفية التي تدخل في الاستجابة الخلوية المناعية والتفاعلات مع الخلايا البائية: يعود الحرف (T) في هذه الخلايا إلى حقيقة أنه يتم إنتاجها في الغدة الزعترية (Thymus).

خلايا تائية سامة cytotoxic T cell نوع خاص من خلايا تائية يتم تنشيطها خلال الاستجابة المناعية الخلوية التي تميز الخلايا المصابة وتحطمها.

خلايا ثنائية القطب bipolar cells نوع من الخلايا العصبية المتخصصة تربط المخاريط مع الخلايا العقدية.

خلايا جذعية stem cells خلايا غير متمايزة نسبيًّا في الأنسجة الحيوانية التي لديها القدرة على الانقسام لإنتاج خلايا نسيجية متمايزة.

خلايا جذعية مولدة لخلايا الدم hemopoietic stem cell خلايا في نخاع العظم حيث يتم تكوين خلايا الدم.

خلايا جذعية نوعية النسيج tissue – specific stem cells خلايا جذعية قادرة على التطور إلى خلايا نسيجية معينة مثل العضلات أو الخلايا الطلائية، وهذه الخلايا تبقى موجودة حتى في مرحلة البلوغ.

خلايا جسمية somatic cell أي خلية من خلايا المخلوقات متعددة الخلايا باستثناء الخلايا التي تُوجه لإعطاء الجاميتات (خلايا الخط الجرثومي).

خلايا حقيقية النوى Eukaryote خلايا تتميز بوجود عضيات محاطة بأغشية، أكثرها وضوحًا النواة، وتمتلك أيضًا كروموسومات ذات DNA مرتبط مع البروتينات، المخلوقات مكونة من مثل هذه الخلايا.

خلايا دهنية adipose cells توجد في النسيج الضام المفكك، يمكن لهذه الخلايا أن تجتمع في مجموعات كبيرة مشكلة نسيجًا دهنيًّا Adipose tissue تحتوي كل خلية دهنية قطيرة من ثلاثيات الجليسرول ضمن حويصلة خازنة.

خلايا سكلارنشيمية sclerenchyma cells خلايا متينة وسميكة الجدار تقوي الأنسجة النباتية.

خلايا شوان Schwann cells خلايا داعمة ترتبط بالمحاور العصبية الخارجة من الجهاز العصبي المركزي، وتشترك مع باقي الخلايا المكونة للجهاز العصبي الطرفي.

خلايا صخرية sclereid في النباتات الوعائية، خلايا سكلارنشيمية تمتلك جدارًا ثانويًّا سميكًا مغطى باللجنين وبه الكثير من الفتحات (النقر)؛ وغير متطاولة.

خلايا قاتلة طبيعية Natural Killer cells الخلايا التي لا تقتل الميكروبات الهجومية، ولكن تقتل الخلايا التي تصاب بها.

خلايا قاعدية basophil نوع من خلايا الدم البيضاء تحتوي على حبيبات تتمزق، وتفرز مواد كيميائية تعزز استجابة التهابية، مهمة في إحداث استجابات أعراض الحساسية.

خلايا متعادلة neutrophil أكثر أنواع خلايا الدم البيضاء المحببة وفرةً، قادرة على ابتلاع المخلوقات الحية الدقيقة والجزيئات الغريبة الأخرى، تشكل خلايا الدم البيضاء المحببة ما نسبته 50-70% من العدد الكلي لخلايا الدم البيضاء.

خلايا مطوقة choanocyte خلايا متخصصة ذات أسواط. وجدت في الإسفنجيات تبطن تجويف الجسم الداخلي.

خلايا منوية غير ناضجة spermatid في الحيوانات، واحدة من الخلايا أحادية العدد الكروموسومي الأربع الناتجة عن الانقسام المنصف للخلايا المنوية، كل خلية منوية غير ناضجة تتمايز إلى خلية منوية.

خلايا وحيدة النواة momocyte نوع من خلايا الدم البيضاء، حيث تصبح خلايا بلعمية (أكولة) عندما تتحرك إلى الأنسجة.

خلايا+CD4 CD4+ cell نوع الخلايا التائية الليمفاوية المساعدة التي تتميز بوجود بروتين CD4 على سطحها. وتستهدف هذه الأنواع من الخلايا من قبل فيروس نقص المناعة HIV المسبب لمرض الإيدز.

خلية حارسة Growth factor في النبات، زوج من خلايا شبيهة بالسجق في شكلها على طرفي الثغر، تعمل الخلايا الحارسة على فتح الثغور وإغلاقها.

خلية لهبية Flame Cell خلايا متخصصة موجودة في شبكة من الأنبيبات داخل الديدان المفلطحة تساعد على تنظيم الماء والتخلص من بعض الفضلات.

خلية بلازمية Plasma cell خلايا منتجة للأجسام المضادة تنتج عن تضاعف الخلايا البائية الليمفية وتمايزها التي تتفاعل مع مولد الضد.

خلية ذات درجة الخلط العالية Hfr Cell خلية بكتيرية من نوع E coli تمتلك تكرارًا عاليًا من إعادة الاتحاد (الخلط) بسبب اندماج بلازميد الخصوبة F في المحتوى الجيني لها.

خلية غربالية Sieve cell في لحاء النباتات الوعائية، عناصر

طويلة دقيقة ذات مناطق غربالية غير متخصصة تقريبًا وذات نهايات مستدقة تمتلك جدرانًا ليس بها صفائح غربالية.

خلية مرافقة companion cell خلية برنشيمية متخصصة مرتبطة بالأنابيب الغربالية في لحاء النبات.

خملات دقيقة microvilli نتوءات سيتوبلازمية من الخلايا الطلائية تزيد من مساحة سطح الأمعاء الدقيقة.

خملة villus بروز صغير يشبه الإصبع يبطن الأمعاء الدقيقة، ويعمل على زيادة مساحة السطح الامتصاصي للأمعاء.

خناثة hermaphroditism ظرف يمتلك فيه المخلوق أعضاء تذكير وتأنيث فعالة.

خياشيم Grill (1) في الحيوانات المائية، عضو تنفس، امتدادات ذات جدران رقيقة من الأسطح الخارجية للجسم، تحتوي على كمية كبيرة من الشعيرات الدموية، وتمتلك مساحة سطح كبيرة. (2) في الفطريات البازيدية، هي صفائح على السطح السفلي للقلنسوة.

خياشيم مشطية ctenidia خياشيم التنفس في الرخويات؛ تتكون من نظام من الزوائد الخيطية للعباءة الغنية بالأوعية الدموية.

خيوط رفيعة actin ألياف طويلة قطرها 7 نانومترات تقريبًا تتكوّن بشكل أساسي من العديد من جزيئات البروتين الكروي مرتبة في خيطين ملتفين حول بعضهما بشكل لولبي مزدوج، وهي تشكل العضلات في الفقريات. وتمتلك خاصيّة قطبية؛ لأنَّها تملك نهاية (+) موجبة، ونهاية (−) سالبة. تُشير هذه إلى اتجاه نمو الخيوط.

خيوط فطرية hypha خيوط فطر معين؛ تشكل مع بعضها ما يعرف بالغزل الفطري.

خيوط شعرية Pili امتدادات من الخلية البكتيرية تُمكّنها من نقل المادة الوراثية من أحد الأفراد إلى الآخر أو مساعدة الخلية على الالتصاق بالمواد المحيطة بها.

خيوط عضلية myofilament خيوط دقيقة انقباضية تتكون بشكل كبير من الأكتين والميوسين، في داخل العضلات.

د

دَين (نقص) الأكسجين Oxygen debt كمية الأكسجين اللازمة لتحويل حمض اللبن المتكون في العضلات خلال التمارين إلى جلوكوز.

داخلية الحرارة Endotherm حيوانات تستطيع الحفاظ على ثبات درجة حرارة أجسامها.

دبال humus مادة عضوية متحللة جزئيًّا وموجودة في الطبقة العليا من التربة.

درع حرشفي scuttelum تحوّر للفلقة الواحدة في بذور الحبوب.

درع ظهري أو درقة (الدّبل) carapace درع يشبه الصفيحة يغطي رأس القشريات عشرية القدم وصدرها؛ والجزء الظهري من صدفة معظم السلاحف.

دسموسوم (الأجسام الرابطة) desmosome نوع من الروابط المعلقة يقوم بربط الخلايا المجاورة مع بعضها عن طريق ربط الهيكل الخلوي مع بروتين كادهيرين.

دقيق micro – RNA: RNA صنف من أصناف RNA قصير جدًا تم اكتشافه حديثًا. انظر أيضًا RNAs الصغير الدقيق.

دماغ طرفي telencephalon يقع في مقدمة الدماغ، ويضم المخ والأجزاء المرتبطة به.

دمغة وراثية Genomic importing وصف لوضع مخالف للوراثة المندلية في بعض الثدييات، حيث يظهر الطراز الشكلي الذي يسببه أليل عندما يكون الأليل قادمًا من أحد الآباء، وليس الآخر.

دهن Fat جزيء مكون من جليسرول وثلاثة أحماض دهنية.

دهون lipid مجموعة من الجزيئات العضوية غير المستقطبة الكارهة للماء وغير الذائبة فيه (الماء مستقطب) إلاّ أنها تذوب في المذيبات العضوية غير المستقطبة؛ تضم هذه المجموعة الدهون، والزيوت، والشموع، والستيرويدات، والدهون المفسفرة، والكاروتينات.

دهون سكرية Glycolipid جزيئات دهنية تم تعديلها بإضافة سلسلة قصيرة من السكر (عديد التسكر) إليها في داخل أجسام جولجي.

دهون غير مشبعة unsaturated جزئيات دهنية فيها واحد أو أكثر من الأحماض الدهنية المحتوية على عدد أقل من الحد الأعلى من ذرات الهيدروجين المرتبط بالكربون.

دهون مشبعة Saturated fat دهون تمتلك أحموضًا دهنية تمتلك بها جميع ذرات الكربون الداخلية أكبر عدد ممكن من ذرات الهيدروجين.

دورة تحليلية lytic cycle دورة يقوم بها الفيروس حيث يتم بها قتل (تحلل) الخلية العائلة عن طريق الفيروس بعد أن يقوم بالتضاعف من أجل إطلاق الجسيمات الفيروسية.

دورة الخلية cell cycle إعادة تسلسل مراحل النمو والانقسام التي تمر خلالها خلايا كل جيل.

الدورة المعتدلة للفيروس البكتيري lysogenic cycle دورة يقوم بها الفيروس، حيث يقوم بوضع DNA الخاص به في كروموسوم العائل، ويتضاعف DNA هذا عند تكاثر العائل. يسبب هذا انتقالاً عموديًّا للعدوى بدلاً من أفقي.

ديناميكيا حرارية Thermodynamics علم دراسة تحولات الطاقة؛ يتم استخدام الحرارة بوصفها أفضل شكل مريح لقياس الطاقة.

ذ

ذات الأسواط العملاقة zooxantheleeae أوليات قادرة على عمل التمثيل الضوئي المنفعي في أنسجة الشعب المرجانية.

ذاتية التّغذية autotroph تحصل النّباتات والطّحالب وبعض البكتيريا على الطّاقة من الشّمس من خلال البناء الضوئي لبناء جميع الجزيئات العضوية المعقدة من جزيئات غير عضوية بسيطة محوّلة الطّاقة الإشعاعية إلى طاقة كيميائية. هذه المخلوقات، إضافة إلى مخلوقات أخرى قليلة، تستخدم الطّاقة الكيميائية الناتجة عن الأكسدة للعناصر والجزيئات الكيميائية لبناء احتياجاتها من الجزيئات العضوية.

ذاتية الحرارة homeotherm مخلوقات، مثل الطيور أو الثدييات، تستطيع الحفاظ على درجة حرارة أجسامها ثابتة بغض النظر عن درجة حرارة البيئة المحيطة بها.

ذرة atom أصغر وحدة في العنصر تحمل خصائص العنصر، وهي اللبنة الأساسية للمادة.

ذوات الفلقتين Dicot صنف من النباتات الزهرية يتميز بامتلاكه فلقتين، وأوراق شبكية العروق، والزهرة عادة ما تتكون من أربعة أجزاء أو خمسة.

ذيل 3` عديد الأدنين 3` poly – A tail في حقيقيات النوى؛ تسلسل من 1- 200 جزيء أدنين يضاف إلى الطرف 3` من RNA الرسول. يشجع هذا التركيب ثبات RNA الرسول لحمايته من التفكك.

ر

رابط ligand جزيء ترميزي (ذو إشارة) يرتبط بمستقبلات محددة، وينشئ عملية تحويل الإشارة في الخلايا.

رابط DNA ligase DNA أنزيم مسؤول عن تكوين روابط ثنائية الإستر الفوسفاتي بين النيوكليوتيدات المتجاورة في DNA.

رابطة هيدروجينية hydrogen bond ارتباط ضعيف يتكون عن طريق الهيدروجين في الروابط التساهمية القطبية. الشحنة الموجبة الجزئية للهيدروجين تنجذب إلى الشحنة السالبة الجزئية في الروابط التساهمية القطبية. في الماء، تتكون الرابطة الهيدروجينية بين ذرة الأكسجين لجزيء ماء وذرة هيدروجين لجزيء ماء آخر.

رابطة ببتيدية peptide bond نوع من الروابط يربط الأحماض الأمينية معاً في البروتين عن طريق تفاعل إزالة الماء.

رابطة تساهمية مستقطبة polar covalent bond رابطة تساهمية يكون فيها التشارك بالإلكترونات غير متساوٍ بسبب الاختلاف الكبير في السالبية الكهربائية للذرات، تمتلك إحدى الذرات شحنة سالبة جزئية والأخرى تمتلك شحنة موجبة جزئية، ومع ذلك فإن الجزيء متعادل كهربائيًّا.

رابطة فوسفات ثنائية الإستر Phosphodiester bond رابطة بين جزيئي سكر في الحمض النووي، ترتبط مجموعة الفوسفات بالسكر الخماسي بزوج من الروابط الإسترية.

راشح الكبة Glomeruler Filtrate السائل الذي يمر خارجًا من الشعيرات الدموية في الكبة.

رايبوسومات Ribosomes آلة جزيئية تعمل على تصنيع البروتين، تعدّ أكبر عملية تجميع معقدة للبروتين في الخلية، وتحتوي على ثلاثة أنواع مختلفة من جزيئات RNA الرايبوسومي.

رايبولوز 1و5 ثنائي الفوسفات 1,5-ribulose bisphosphate (RuBp) في حلقة كالفن، السكر خماسي الكربون الذي يرتبط به ثاني أكسيد الكربون لينجزا معًا تثبيت الكربون. هذا التفاعل يحفز عن طريق أنزيم روبيسكو.

رايزوم rhizome في النباتات الوعائية، سيقان أفقية تمتد تحت سطح الأرض، يمكن أن يزيد حجمها من أجل التخزين أو أن تقوم بعمل التكاثر الخضري.

رأس Scolex عضو الإمساك في مقدمة الدودة الشريطية.

رتبة order أحد التصنيفات (الفئات) التي تقع فوق مستوى تصنيف العائلة وتحت تصنيف الطائفة.

رحالة planula يرقة مهدبة حرة السباحة تنتج عن طريق ميدوزا الحيوانات اللاسعة.

رحم uterus في الثدييات، الحجرة التي تحوي الجنين الخاضع لعمليات التطور، ويتغذى منها خلال فترة الحمل.

رسول messenger RNA (mRNA RNA) RNA منسوخ من جينات بنائية، جزيئات RNA تكون مكملة لجزء من شريط من أشرطة DNA، يُترجم RNA الرسول إلى بروتين من قبل الرايبوسومات.

رسول ثانٍ secondary messenger جزيئات صغيرة أو أيونات تنقل الرسائل من المستقبل الموجود على سطح الخلية الهدف إلى السيتوبلازم.

رقائق حيوية biofilm مجتمع بكتيري معقد يضم أنواعًا مختلفة من البكتيريا، تكوّن طبقات رقيقة على سطوح الأسنان هي الرقائق الحيوية.

ركود stasis فترات زمنية طويلة لا يحدث فيها إلاّ القليل أو لا شيء إطلاقًا من التغيرات التطورية.

رمّيات saprobes مخلوقات غير ذاتية التغذية تعمل على هضم غذائها خارج جسمها (هضم خارجي) (من الأمثلة، معظم الفطريات).

رميحات stylets عضو ثاقب، عادةً يشكل جزءًا من الفم، في بعض أنواع اللافقريات.

رهليات amniotes مجموعة تضم ثلاث طوائف من الفقريات هي الزواحف الحديثة، إضافة إلى الطيور والثدييات التي تضع بيوضًا محاطة بأربعة أغشية هي: كيس المح، والرهل، والممبار، والكوريون (غشاء المشيمة).

رؤية تجسيمية stercoscopic vision القدرة على إدراك صورة واحدة ثلاثية الأبعاد من صور متزامنة، ولكنها منشقة، ذات بعدين فقط تصل إلى الدماغ من كل عين.

ريبوزايم Ribozyme جزيء RNA يسلك سلوك الأنزيم، بعض الأحيان يُسرع عملية تكون RNA وتجمعُه؛ tRNA يعمل أيضًا كرايبوزايم في عملية بلمرة الأحماض الأمينية من أجل تكوين بروتين.

ريديا redia يرقة ثانوية غير مهدبة تنتج في الكيس البوغي لدودة الكبد الشرقية.

ريشة plumule السويق فوق فلقة النبات مع ورقتيه اليافعتين الاثنتين.

رئات الكتيبة book lung في الكثير من العناكب، جهاز تنفس فريد يتألف من سلسلة صفائح تشبه أوراق النبات تقع ضمن حجرة، حيث يحصل التبادل الغازي.

ز

زرع نسخي replica plating طريقة نقل مستعمرات بكتيريا من طبق إلى آخر لعمل نسخة من الطبق الأصلي؛ تؤخذ طبعة من المستعمرات النامية في طبق بتري على سطح مخملي، ومن ثم يتم طبع أو نقل هذه الطبعة على أطباق تحتوي أوساطًا غذائية مختلفة؛ بهذه الطريقة أي بكتيريا تحمل طفرة مميزة يمكن عزلها وتعريفها.

زق ascus, pl. asci تركيب مجهري يميز الفطريات الزقية يسمى أيضًا الكيس، يحدث اندماج الأنوية أحادية الكروموسومات، حيث يتم إنتاج نواة ثنائية الكروموسومات (زايجوت) تنقسم انقسامًا منصفًا، وعند النضج يحتوي الكيس سبورات زقية.

زمر الدم ABO ABO blood group الطرز الظاهرية الموجودة على سطح خلايا الدم الحمراء.

زوائد شجرية dendrite زوائد متشعبة تخرج من أجسام الخلايا العصبية؛ تعمل على توصيل السيالات العصبية في اتجاه جسم الخلية.

زوائد فردية الشعب uniramous ذات شعب مفردة، تصف الزوائد في الحشرات.

زيادة الاستقطاب hyperpolarization فرق جهد الراحة يكون هنا أكثر سالبية مقارنة بالوضع الطبيعي.

زيجوت zygote خلية ثنائية العدد الكروموسومي (2ن) تنتج من اندماج الجاميت الأنثوي والذكري (الإخصاب).

س

سابحات swimmerets زوائد توجد في جراد البحر والجمبري تكون على شكل أسطر على طول السطح البطني للبطن، وتُستخدم للتكاثر والسباحة.

ساق shoot في النباتات الوعائية، الجزء الواقع فوق سطح الأرض مثل الساق والأوراق.

ساق المستقبل acceptor stem هو النهاية ′3 لجزيء tRNA وينتهي دائمًا بتعاقب ′3 – ′5 – CCA. يستطيع الحمض الأميني أنْ يرتبط بهذه النهاية.

سالبية كهربائية electronegativity خاصية لأنوية الذرات تشير إلى حب (عشق) الأنوية لإلكترونات المدار الأخير، النواة التي تمتلك سالبية كهربائية كبيرة لديها قدرة أكبر على سحب الإلكترونات مقارنة مع النواة التي لديها سالبية كهربائية قليلة.

سايكلين (محدث الدورة) cyclin-dependent Cyclin أي عدد من البروتينات تمّ إنتاجها بالتزامن مع دورة الخلية، واتحد مع بروتين مفسفر معين، الأنزيم المفسفر كاينيز cdk في نقاط محددة خلال انقسام الخلية.

سائد dominant أليل يتم التعبير عنه عند وجوده في ظروف متماثل الجينات أو غير متماثل الجينات.

سائل خلوي cytosol الجزء شبه السائل من السيتوبلازم الذي يحتوي على جزيئات عضوية ذائبة وأيونات.

سائل منوي Semen في الثدييات والزواحف، السائل الحامل للحيوانات المنوية الذي يُقذف من العضو الذكري (القضيب) في أثناء عملية تهيج الذكر.

سبكترين spectrin سقالة من البروتينات تربط بروتينات الغشاء البلازمي مع خيوط الأكتين الدقيقة في سيتوبلازم خلايا الدم الحمراء، لإعطائها الشكل ثنائي التقعر المميز لها.

سبلات sepal عضو مكوّن للدوائر الخارجية للزهرة في النباتات الزهرية.

سدادة محية yolk plug سدادة تحدث في الثقب البلاستيولي للبرمائيات خلال عملية تكوين المعي البدائي خلال تطور الجنين.

سطح فمي oral surface السطح الذي يقع فيه الفم؛ يُستخدم بوصفه مرجعًا مرجع عند وصف التركيب الجسمي لشوكيات الجلد بسبب التماثل الشعاعي الذي تملكه هذه المخلوقات عند نضجها.

سعة حرارية specific heat كمية الحرارة الواجب اكتسابها أو فقدانها من أجل تغير درجة حرارة جرام واحد من المادة درجة مئوية واحدة.

سلاسل الأنزيم المُفسفر kinase cascade سلسلة من مفسفرات البروتين التي يفسفر بعضها الآخر بالتعاقب؛ يعمل مسلسل المفسفر على تضخيم الإشارة الرئيسة في أثناء عملية تحويل الإشارة.

سلالات مقاومة لكثير من العقارات Multi-drug – Resistant (MDR) Strain أي سلالة بكتيرية أصبحت مقاومة لأكثر من نوع واحد من المضادات الحيوية على سبيل المثال، بكتيريا السبحيات المقاومة لكثير من المضادات مسؤولة عن كثير من العدوى المميتة.

سلالة نقية true – breeding تزاوج سلالة أو مجموعة متنوعة من المخلوقات الحية يعطي نسلًا ثابتًا ومتناسقًا ينتقل من جيل إلى آخر، بسبب تماثل الطراز الجيني الذي يحدد صفات النسل.

سلاميات internode في النباتات، منطقة الساق الواقعة بين ارتباطين للورقتين بشكل متتابع.

سلسلة نقل الإلكترونات Electron transport Chain مرور الإلكترونات الغنية بالطاقة، عبر سلسلة من نواقل الإلكترونات المرتبطة بالغشاء، إلى مضخات البروتونات المغمورة في أغشية الميتوكندريا أو البلاستيدات الخضراء. انظر الأسموزية الكيميائية.

سلوك غذائي Foraging behavior تعبير شامل لكثير من السلوكات المعقدة التي تؤثر فيما يأكله الحيوان وكيفية حصوله على الغذاء.

سليلوز cellulose المكون الرئيس للجدار الخلوي لجميع النباتات الخضراء، وبعض الطحالب، وعدد قليل آخر من المخلوقات الحية؛ معقد كربوهيدرات غير قابل للذوبان تشكل من لييفات دقيقة من جزيئات الجلوكوز.

سنترومير centromere نقطة تضيق مرئية على الكروموسوم، تحتوي على تعاقبات معينة متكررة من DNA، وترتبط مع بروتينات محددة. تؤلف هذه البروتينات تركيبًا قرصي الشكل يُسمى نقطة الاتصال Kinetochore. يعمل هذا القرص بوصفه موقع ارتباط للأنيبيبات الدقيقة خلال انقسام الخلية.

سنتريول (مريكز) centriole عضيات سيتوبلازمية تقع خارج الغشاء النووي، تشبه في تركيبها الجسم المركزي؛ وجدت في الخلايا الحيوانية وفي الخلايا السوطية لمجموعات أخرى، تتقسم وتنظم الألياف المغزلية خلال الانقسام المتساوي والانقسام المنصف (الاختزالي).

سوبرين Suberin في النباتات، سلسلة من الأحماض الدهنية التي تشكل حاجزًا غير نفّاذ توجد على شريط كاسبر في خلايا البشرة الداخلية في الجذر.

سوط Flagellum تركيب خيطي طويل يبرز من سطح الخلية، ويُستخدم في الحركة.

سويق فوق الفلقات Epicotyl المنطقة الواقعة مباشرة فوق مكان اتصال الفلقات.

سيادة غير تامة incomplete dominance وصف لحالة يكون بها أليلان أو أكثر لجين معين لا يبدون السيادة بشكل واضح. يكون الطراز الشكلي للفرد غير متماثل الجينات وسطيًا بين متماثلي الجينات. فمثلًا، عند تزاوج أزهار الساعة الرابعة اليابانية الحمراء والبيضاء تظهر أفراد F1 جميعها باللون الزهري (الوردي)، وتكون غير متماثلة الجينات.

سيادة مشتركة codominance تصف حالة التي فيها جينان متقابلان أو أكثر من الجينات التي تظهر السيادة لجينات أخرى لكن لا يوجد سيادة لأحدهما على الآخر. الطراز الشكلي (المظهري) للجاميات غير المتماثلة لأليلات السيادة المشتركة تظهر خصائص جميع الجاميات المتماثلة الجينات المتشكلة، على سبيل المثال زمر الدم في الإنسان، تزاوج بين فرد AA وفرد BB ينتج أفراد AB.

سيتوبلازم cytoplasm مادة ضمن الخلية تشمل النواة والبروتوبلازم.

سيتوكروم cytochrome أحد البروتينات المعقدة التي تحتوي على حديد تعمل بوصفها نواقل في سلسلة نقل الإلكترون في البناء الضوئي وفي عملية التنفس الخلوي.

سيستمين Systemin في النباتات، ببتيد يتكون من 18 حمضًا أمينيًا يتم إنتاجها من قبل الأوراق التالفة أو المصابة ما يؤدي إلى الاستجابة للجرح.

سيفون الزفير Exhalant siphon في ثنائية المصراع، يخرج الماء إلى خارج الجسم من خلال هذا السيفون.

سيفون الشهيق inhalant siphon في ثنائية المصراع، يدخل الماء إلى داخل الجسم من خلال هذا السيفون.

سيقان هوائية stolon سيقان تنمو أفقيًا على سطح التربة ومن الممكن أن تعطي جذورًا عرضية مثل السيقان الجارية للفراولة.

سيلوم خطمي rhynchocoel تجويف سيلومي حقيقي في الديدان الشريطية يعمل مصدرًا للقوة الهيدروليكية التي تزيد من طول الخطم.

ش

شاملة القدرة Totipotent خلايا تمتلك القدرة الجينية الكاملة للمخلوق الحي.

شبق Estrus الفترة التي تتقبل الأنثى خلالها الذكر وعادة ما تكون مرتبطة بالإباضة.

شبكة إندوبلازمية Endoplasmic reticulum جهاز غشائي داخلي يُشكل شبكة من القنوات والوصلات البينية بين الكثير من العضيات في سيتوبلازم الخلايا حقيقية النوى.

شبكة عضلية بلازمية sarcoplasmic reticulum الشبكة الإندوبلازمية في الخلية العضلية. تركيب من الأغشية يشبه الكم يحيط بكل خيط عضلي.

شبكية retina الطبقة الحساسة للضوء في عين الفقريات، تحوي طبقات عدة من الخلايا العصبية ومستقبلات الضوء (العصي والمخاريط)، تستقبل الصورة المتكونة عن طريق العدسة وتنقلها إلى الدماغ عن طريق العصب البصري.

شبيهة الإنسان anthropoid مجموعة من الرأسيات الأولية، وتضم القردة، والسعادين، والإنسان، وهي غالبًا نشطة في أثناء النهار، وتتغذى بشكل رئيس على الفواكه والأوراق. وقد صاحب الانتخاب الطبيعي تغيرات متعددة في تصميم العينين، بما في ذلك رؤية الألوان التي تُعدّ تكيفًا للتغذية النهارية. و يسيطر دماغ كبير الحجم على الحواس المتطورة، ويشكل صندوق الدماغ جزءًا كبيرًا من الرأس. وتبدي تفاعلًا اجتماعيًا معقدًا. وهي تميل إلى العناية بصغارها فترات طويلة، ما يسمح بفترة طفولة طويلة مهمة لتطور الدماغ وللتعلم.

شجرة النسب Pedigree مخطط يمثل التزاوجات والنسل (الأبناء) الناتج عبر أجيال عدة لصفة وراثية ما، مثل مرض المهق أو الهيموفيليا.

شجرة نشوء الأنواع phylogesetic tree نموذج تحدّر يُعمل عن طريق تحليل التشابهات والاختلافات بين المخلوقات الحية. التقنيات الحديثة لعمل تسلسل الجين عملت على إنتاج أشجار نشوء النوع التي تبين التاريخ التطوري لجينات معينة.

شرب خلوي prinosytosis أخذ السوائل عن طريق الإدخال الخلوي في الخلية.

شرج anus فتحة في نهاية القناة الهضمية، حيث تطرح الفضلات الصلبة منها إلى الخارج.

شريان صغير (الشرين) arteriole أوعية دموية صغيرة تتفرع من الشرايين الرئيسة التي تشكل فروعًا تصل إلى أعضاء الجسم، حيث ترتبط مع شبكة الشعيرات الدموية.

شريط تشفير coding strand شريط من DNA المزدوج الذي هو RNA نفسه الذي شفر بالجين. هذا الشريط لا يستعمل بوصفه شريط قالب في النسخ، وهو مكمل للقالب.

شريط قالب template strand شريط DNA الذي يُستخدم بوصفه قالبًا في عملية الاستنساخ، حيث يتم نسخ هذا الشريط لإنتاج شريط RNA رسول منسوخ مكمل له.

شريط قائد leading strand سلسلة DNA تصنع بشكل مستمر من مكان أصل (بدء) التضاعف. قارن مع الشريط المتلكئ.

شريط متلكئ lagging strand سلسلة DNA تُصنع بشكل غير متصل بسبب الاتجاه الذي يسلُكه مبلمر DNA من 5' ← 3' خلال عملية تضاعف DNA، وأيضًا بسبب التوازي المعاكس لسلسلتي DNA. قارن مع الشريط القائد.

شريط كاسبار Casparian strip في النباتات، شريط يحيط أو يطوق جدر خلايا البشرة الداخلية للجذر. يرتبط شريط الخلايا المجاورة مكونًا طبقة تمنع الماء من المرور خلالها، لذلك كل الماء الذي يدخل الجذور يجب أن يمر عبر الغشاء الخلوي والسيتوبلازم.

شعاعية التماثل radial symmetrical نوع من أنواع التماثل التركيبي ذو خطة دائرية، حيث لو تم تقسيم الجسم أو التركيب خلال نقطة المنتصف في أي اتجاه سوف ينتج مقطعين متماثلين.

شعبة قصيبية (شعبتان هوائيتان) bronchus, pl. Bronchi شعبة واحدة من زوج الشعبتين الهوائيتين المتفرعتين من أسفل القصبة الهوائية (أنبوب الهواء) ليدخل كل منهما إلى رئة.

شعيرات trichome في النباتات، أشباه شعيرات تنمو من خلايا البشرة، الشعيرات الغدية تفرز زيوتًا ومواد أخرى تردع الحشرات.

شعيرات جذرية root hair في النبات، امتدادات أنبوبية من خلايا البشرة تقع بعد القمم الجذرية. تزيد بشكل كبير من مساحة السطح، وتسهل الامتصاص.

شعيرات دموية capillaries أصغر الأوعية الدموية؛ الجدر الرقيقة للشعيرات منفذة لكثير من الجزيئات، ويحدث عبرها التبادل بين الدم والأنسجة؛ تربط الأوعية؛ الشرايين مع الأوردة.

شفة العليا labrum الشفة العليا في الحشرات والقشريات، تقع فوق الفكوك أو أمامها.

شق تشابكي synaptic cleft فراغ بين خليتين عصبيتين متقاربتين (متجاورتين).

شقوق بلعومية pharyngeal slits واحد من أهم الخصائص المميزة للحبليات، مجموعة من الفتحات على كل من جانبي المنطقة الداخلية المكونة للممر من البلعوم إلى المريء ثم إلى البيئة الخارجية.

شم olfaction وظيفة الإحساس بالروائح.

شوكة التضاعف Replication fork الطرف ذو الشكل Y لفقاعة التضاعف النامية في جزيء DNA الخاضع لعملية التضاعف.

شيفرة (كودون) codon الوحدات الأساسية في الترميز (التشفير) الجيني؛ تعاقب لثلاثة نيوكليوتيدات متجاورة في DNA أو mRNA التي ترمز لحمض أميني واحد.

ص

صانع البادئ (البرايميز) Primase الأنزيم الذي يصنع RNA البادئ اللازم لعمل مبلمر DNA.

صبغة جرام Gram Stain طريقة صبغ تُقسّم البكتيريا إلى بكتيريا موجبة وأخرى سالبة لصبغة جرام اعتمادًا على احتفاظها باللون الأرجواني. الاختلاف في الأصباغ سببه اختلاف في تركيب جدار الخلية.

صبغة مساعدة accessory pigment صبغة الكلوروفيل ب والكاروتينويدات صبغات مساعدة أو بوصفها صبغة ممتصة للضوء ثانوية تكمّل وتضيف إلى الطّاقة الممتصة من خلال الكلوروفيل أ.

صغير معترض Small interfering RNAs (siRNA) صنف من أصناف RNA الدقيق، يعتقد أنه يتدخل في التحكم في استنساخ الجينات ويؤدي دورًا في حماية الخلايا من الهجوم الفيروسي.

صفات كمية Quantitative traits الصفات التي يتم تحديدها عن طريق تأثير أكثر من جين واحد، مثل الصفة التي تُظهر عادةً تنوعًا مستمرًا بدلًا من النمط المحدَّد المنفصل.

صفات مرتبطة بالجنس sex – linked صفات تحدد عن طريق جينات محمولة على الكروموسوم الجنسي X وغير موجودة على الكروموسوم Y.

صفائح بيتا المُثنَّاة b sheet شكل من التركيب الثانوي في البروتينات، حيث تنطوي بروتينات متعددة الببتيد مرة أو أكثر على نفسها لتشكل تركيبًا مستويًا أو مسطحًا مستقرًّا عن طريق روابط هيدروجينية بين الأحماض الأمينية، ومجموعة الكربوكسيل في العمود الفقري للسلسلة الببتيدية. وأيضًا تعرف بالصفائح المطوية ب.

صفائح دموية Platelets في الثدييات أجزاء من خلايا الدم البيضاء تدور في الدم، وتعمل على تكوين الخثرات الدموية في موقع الجرح.

صفة Trait في علم الوراثة، الصفة التي تمتلك أشكالًا عدّة، مثل لون الزهرة بنفسجي أو أبيض في نبات البازلاء أو فصائل الدم المختلفة في الإنسان.

صفة مُشتقة derived character صفة تُستخدم في التحليل التصنيفي لتمثل الابتعاد عن الشكل البدائي.

صفة مشتركة مشتقة shared derived character في التفرع التطوري، وجود الصفة في حالات يشترك بها النوع، وتختلف عن حالة الصفة السلفية.

صفيحة الخلية cell plate تركيب يتكون عند خط استواء المغزل خلال الطور النهائي المبكر في انقسام الخلية في النباتات وبعض الطحالب الخضراء.

صفيحة وسطى middle lamella طبقة من الحشوة داخل الخلوية غنية بمركبات البكتيك، ترتبط مع الجُدر الأولية للخلايا النباتية المتجاورة.

صمام قبل الشعيرات الدموية pre capillary sphincter حلقة من العضلات تقوم على حراسة جميع الشعيرات الدموية، وعند إغلاقها تقوم بمنع تدفق الدم خلال هذه الشعيرات.

صندوق T box T منطقة لعامل النسخ البروتيني تم الحفاظ عليها، على الرغم من وجود تأثيرات تطورية مختلفة في اللافقريات والحبليات.

صندوق TATA Box TATA في حقيقيات النوى، تسلسل يقع أعلى التيار من موقع بدء النسخي، يُعدّ صندوق TATA أحد العناصر في محفزات حقيقيات النوى الذي يعمل عليه أنزيم مبلمر RNA الثاني.

الصندوق الذاتي أو المتجانس homeobox تسلسل من 180 نيوكليوتيدًا يقع في الجينات الذاتية ويُنتج تسلسلًا ببتيديًّا مكونًا من 60 حمضًا أمينيًّا نشطًا في عوامل الاستنساخ.

صندوق جينات مادس MADS box gene أي عائلة من الجينات التي تُعرف عن طريق امتلاكها لموتيفات مشتركة، والتي تُشكل الجينات المتجانسة الشائعة في النباتات، يوجد عدد قليل من صندوق جينات مادس في الحيوانات.

ض

ضغط الامتلاء لا يوجد معنى الضغط داخل خلايا النبات الناتج عن دخول الماء بسبب الأسموزية ما يضغط غشاء الخلية نحو الجدار الخلوي، ويجعل الخلية صلبة ونضرة.

ضغط انبساطي diastolic pressure عند قياس ضغط الدم لدى الإنسان، الضغط الأدنى بين ضربات القلب (إعادة استقطاب البطينين). قارن مع الضغط الانقباضي.

ضغط انقباضي systolic pressure مقياس لدرجة قوة انقباض القلب. عند قياسها خلال قراءة ضغط الدم، الضغط البطيني الانقباضي هو ما يتم ملاحظته.

ضغط جذري root pressure في النباتات، الضغط الناتج عن الماء في الجذور استجابة للقدرة الأسموزية للمذاب في غياب النتح، غالبًا ما يحدث في الليل. الضغط الجذري قد يؤدي إلى الإدماع وفقدان الماء من خلايا الأوراق على شكل ندى.

ضغط جزئي Partial Pressure ضغط كل غاز منفرد – مثل النيتروجين، والأكسجين، وثاني أكسيد الكربون– التي تشكل معًا ضغط الهواء.

ط

طور انفصاليّ anaphase مرحلة في كل من الانقسام المتساوي والانقسام المنصف (الاختزالي) التي تبدأ بتقلص الخيوط المغزلية، وتتحطم معقدات اللاصقات التي تربط سنترومير الكروماتيدات الشقيقة، ما يشق السنتروميرات، ويسحب الكروماتيدات الشقيقة إلى الأقطاب المتناظرة.

طاقة تنشيط activation energy الطاقة الإضافية اللازمة لتفكيك الروابط، وإحداث التفاعل الكيميائي.

طاقة حرّة Free Energy الطاقة المتوافرة للقيام بعمل.

طاقة حركية kinetic energy طاقة الحركة.

طاقة حيوية bioenergetics التحليل الذي يظهر كيف تسيّر الطاقة الأنشطة في النظم الحية.

طاقة وضع Potential energy طاقة لا تُستخدم إلاّ أنها قد تكون قابلة للاستخدام، وعادة ما تسمى طاقة الوضع.

طائفة class إحدى فئات التصنيف، تقع بين الرتبة والقبيلة، والطائفة تضم رتبة واحدة أو أكثر، وتنتمي إلى قبيلة معينة.

طبعة (وصمة) وسترن western blot تقنية رسم تُستخدم للتعرف إلى تسلسلات بروتينة معينة في خليط معقد. انظر إلى طبعة ساذرن.

طبعة (وصمة) ساذرن southern blot تقنية يتم بها فصل قطع DNA عن طريق الترحيل الكهربائي بالهلام، ومن ثم يتم تفكيك هذه القطع إلى أشرطة مُفردة ومن ثم "تُطبع" على ورقة ترشيح، ثم تحضن هذه الورقة مع مسبار معلّم لتحديد تسلسلات DNA المطلوبة.

طبعة (وصمة) نورذرن northern blot تقنية طبع (نقش) تُستخدم للتعرف إلى تسلسل محدد من mRNA في خليط معقد. انظر طبعة ساوثرن.

الطبقات الجرثومية البدائية Germ Layers ثلاث طبقات تتشكل عند عملية تكوين الجاسترولا (التبطين) التي تحدد التنظيم المستقبلي للأنسجة؛ الطبقات من الخارج إلى الداخل، هي: إكتوديرم، وميزوديرم، وإندوديرم.

طبقة الدهون المزدوجة lipid bilayer هو تركيب الغشاء الخلوي، حيث تصطف طبقتان من الدهون المفسفرة بشكل تلقائي، حيث تكون الرؤوس المحبة للماء معرضة للماء، في حين تكون الذيول غير المحبة للماء التابعة للأحماض الدهنية موجهة إلى مركز الغشاء (وسط).

طبقة الصخور المائية aquifers طبقات مسامية ونفَّاذة تحت الأرض من الصخور، والرِّمال، والحصى مشبعة بالماء التي تكون بمنزلة خزانات للمياه الجوفية.

طبقة سطحية غذائية Trophoblast في جنين الفقريات، طبقة الإكتودرم الخارجية لحوصلة البلاستوديرم. وفي الثدييات، جزء من المشيمة متصل مع جدار الرحم.

طبقة قرنية stratum corneum الطبقة الخارجية من طبقة البشرة في جلد أجسام الفقريات.

طبقة وسطى mesoglea طبقة من المادة الجيلاتينية توجد بين البشرة والأدمة المعدية في الحيوانات البعدية الحقيقية. تحتوي على العضلات في معظم هذه الحيوانات.

طبقتان من الدهون المفسفرة phospholipid bilayer المكون الرئيس للأغشية الخلوية، تكوّن الدهون المفسفرة طبقتين بشكل تلقائي حيث تكون الذيول للأحماض الدهنية الكارهة للماء في الداخل والرؤوس المحتوية على مجموعات الفوسفات المحبة للماء للخارج من الجانبين.

طبلة tympanum في بعض مجموعات الحشرات، غشاء رقيق مرتبط مع أكياس القصبة الهوائية، يعمل بوصفه مستقبلًا للصوت، ويوجد زوج على كل جانب من جوانب البطن.

طحالب alga, pl. algae مخلوقات حية وحيدة الخلية أو متعددة الخلايا بسيطة ذاتية التغذية، تفتقر إلى أجهزة التكاثر في متعددة الخلايا.

طراز جيني Genotype التركيب الجيني المسؤول عن صفة ما أو مجموعة من الصفات.

طراز بيئي Ecotype مجموعة محلية متكيفة من المخلوقات تختلف عن الطرز البيئية الأخرى وراثيًا.

طراز شكلي Phenotype التعبير الملاحظ (المرئي) للطراز الجيني، المظهر الشكلي (الجسمي) أو التعبير الوظيفي لصفة ما.

طرفا الجهاز limbic system قرن آمون مع شبكة الخلايا العصبية التي تربط قرن آمون مع بعض مناطق قشرة المخ. هذا الجهاز مسؤول عن الدوافع العميقة والعواطف في الفقريات، بما في ذلك الألم، والغضب، والجنس، والجوع، والعطش، والسعادة، والفرح.

طريقة الساعة الجزيئية clock Method Molecular في الفرضيات التطورية، الطريقة التي يكون فيها معدل تطور الجزيئات ثابتًا مع مرور الوقت.

طفرات عديمة المعنى nonsense mutation استبدال قاعدة بأخرى، حيث يتحول الكودون إلى كودون إيقاف. يُقطع البروتين بسبب انتهاء العملية قبل النضج.

طفرات مُغيرة المعنى mutation Missense طفرة استبدالية تُحدث تغييرًا في حمض أميني واحد فقط.

طفرة غذائية auxotroph طفرة لا تستطيع الاستمرار في النمو مخبريًا على وسط غذائي لا يحوي الاحتياجات الغذائية لها، وتحتاج إلى إضافات غذائية خاصة مثل الأحماض الأمينية.

طفرة إزالة الإطار Frame shift mutation طفرة سببها إزالة أو إضافة قاعدة واحدة من تسلسل DNA. هذا يسبب تغيُّرًا في إطار القراءة الذي يلي الطفرة.

طفرة جسمية Somatic mutation تغيُّر في المعلومات الوراثية (طفرة) التي تحدث في واحدة من الخلايا الجسدية (الجسمية) للمخلوقات متعددة الخلايا، لا تنتقل من جيل إلى آخر.

طفرة غذائية Nutritional mutation طفرة تؤثر في طرق تصنيع مركبات ضرورية لعيش المخلوق الحي، مثل حامض أميني أو فيتامين معين، المخلوقات الدقيقة التي لديها طفرات غذائية يجب أن تنمّى في وسط غذائي يوفر هذه المواد الغذائية.

طفرة كروموسومية chromosomal mutation أي طفرة تؤثر في تركيب الكروموسوم.

طفرة نقطية Point mutation تغير في واحد من النيوكليوتيدات في جزيء DNA الكروموسومي.

طمث menstruation انسلاخ دوري في بطانة الرحم الغنية بالدم عند عدم حدوث الحمل.

طور G_1 (الطور الفجوي الأول) G_1 phase طور من دورة الخلية بعد عملية انقسام السيتوبلازم وقبل تضاعف DNA يسمى الطور الفجوى الأول. هذا الطور هو طور النمو الأولي للخلية.

طور G_2 (الطور الفجوي الثاني) G_2 Phase طور من الدورة الخلوية يقع بين تضاعف DNA وبدء الانقسام المتساوي، ويسمى الطور الفجوى الثاني. خلال هذا الطور، تعد الخلية نفسها من أجل الانقسام المتساوي.

طور M-phase M طور من الانقسام الخلوي يتم خلاله فصل الكروموسومات، تتكون الخيوط المغزلية، ترتبط هذه الخيوط بالكروموسومات، وتحرك الكروماتيدات الشقيقة بعيدًا عن بعضها.

طور الجسم الأصفر luteal phase المرحلة الثانية من الدورة التكاثرية في الأنثى، يتم خلالها إطلاق البيوض الناضجة إلى قناة فالوب، تدعى هذه العملية بالإباضة.

طور استوائي metaphase مرحلة في الانقسام المتساوي أو الانقسام المنصف يحدث خلالها ترتيب للأنيبيبات الدقيقة لتعطي الخيوط المغزلية وتصبح فيه الكروموسومات مرتبة على صفيحة الطور الاستوائي.

طور البناء DNA S-phase S بناء طور في دورة حياة الخلية تصنع به الخلية نسخة طبق الأصل من DNA.

طور بيني interphase الفترة الواقعة بين انقسامين متساويين أو انقسامين منصفين (مختزلين). في هذه الفترة تنمو الخلية، ويتضاعف DNA فيها؛ يضم هذا الطور الأطوار الآتية: G_1، S، G_2.

طور جاميتي Gametophyte في النبات، الجيل المنتج للجاميتات، وهو أحادي المجموعة الكروموسومية، ويتبادل مع الطور البوغي ثنائي العدد الكروموسومي ($2n$).

طور الكيس البيضي oocyst الزيجوت في دورة حياة الطفيليات البوغية محاط بكيس غليظ ليمنع الجفاف (فقدان الماء) أو أي أضرار أخرى.

طور بوغي sporophyte الطور المنتج للأبواغ، وهو طور ثنائي العدد الكروموسومي في دورة حياة النبات التي تملك تبادلًا للأجيال.

طور تمهيدي prophase طور في انقسام الخلية يبدأ عندما تصبح الكروموسومات المكثفة واضحة، وينتهي عندما يتحطم الغلاف النووي. تجميع الخيوط المغزلية يحدث خلال هذه المرحلة.

طور جاميتي Gametocytes. خلايا في دورة حياة سبوروزويت الملاريا، قادرة على إعطاء الجاميتات عند وجودها في العائل المناسب.

طور قبل استوائي prometaphase الطور الانتقالي الذي يقع بين الطورين: التمهيدي والاستوائي، والذي ترتبط خلاله الخيوط المغزلية بنقطة الاتصال للكروماتيدات الشقيقة.

طور نهائي telophase طور في انقسام الخلية تتفكك خلاله الخيوط المغزلية، ويتكون الغلاف النووي حول الخلايا الشقيقة، وتبدأ الكروموسومات بفك التفافها، وتصبح مبعثرة.

طور G0 phase G0 طور من دورة الخلية تحتلها الخلايا التي ليست في طور الانقسام الخلوي.

طول الفترة الضوئية photo perodisun ميل التفاعلات البيولوجية للاستجابة لفترتي الليل والنهار؛ وآلية لقياس الزمن الفصلي.

طيف امتصاص absorption spectrum تمتص كلّ ذرة من الذرات نوعًا محددًا من فوتونات الضَّوء، وتحديدًا تلك التي تتناسب والطّاقة المتوافرة لمستوى طاقة الذرة. ولذلك فإن كلّ جزيء له طيف امتصاص خاص يبين مدى طول الموجات والكفاءة التي يتم بها امتصاص الضّوء.

طيف فعل البناء الضّوئيّ action spectrum الفعالية النسبية لأطوال موجية مختلفة من الضوء في دفع عملية البناء الضّوئيّ- يطابق طيف الامتصاص الضّوئيّ للكلوروفيل.

ظ

ظهور الرأس cephalization تطور منطقة الرأس والدماغ في النهاية الأمامية للحيوانات، يعتقد لتكون نتيجة التماثل الجانبي.

ع

عاصرة sphincter في الحيوانات الفقرية، عضلة تشبه الحلقة قادرة على إغلاق فتحة أنبوبية عند انقباضها (مثل، بين المعدة والأمعاء الدقيقة، وبين فتحة الشرج والخارج).

عالم الطحالب phycologist الشخص الذي يقوم بدراسة الطحالب.

عالي الأسموزية hyperosmotic ظرف يكون به المحلول ذا تركيز أسموزي عالٍ مقارنة مع محلول آخر. قارن مع منخفض الأسموزية.

عامل استطالة Elongation Factor (Ef-Tu) في عملية تصنيع البروتين في E coli، عامل يرتبط إلى GTP وإلى RNA الناقل المشحون ليساعد على ربط RNA الناقل المشحون بالموقع A على الرايبوسوم- وهذا يسبب استطالة سلسلة عديد الببتيد.

عامل الاستنتساخ العام General transcription Factor أي عامل من مجموعة عوامل الاستنساخ العامة التي نحتاج إليها لتكوين معقدة الاستهلال عن طريق مبلمر RNA عند المحفز. يُنتج هذا مستوى عامًا وبسيطًا من الاستنساخ الذي يزداد عن طريق العوامل الخاصة.

عامل ممرض غير نشط avirulent pathogen عامل ممرض، بكتيريا أو فيروس يستعمل مصادر المُضيف لتكاثره ولاستخداماته الخاصة دون أن يُسبِّب له تلفًا شديدًا أو موتًا.

عامل زمر الدم الرايزيسي: Rh Blood group مجموعة من علامات سطح الخلية (مولدات ضد) على سطح خلايا الدم الحمراء في الإنسان، وقرد الريزيس، حيث جاء اسمها، على الرغم من وجود الكثير من الأليلات، فإنها تجمع في نوعين رئيسين: موجب العامل الرايزيسي وسالب العامل الرايزيسي.

عامل محفز طور M لا يوجد أنزيم مفسفر معتمد على سايكلين ينشط عند نقطة التحكم G_2/M.

عائلة Family رتبة تصنيفية للأنواع المتشابهة فوق مستوى الجنس.

عائلة الإنسان hominid أي من الرئيسيات في عائلة الإنسان: الإنسان العاقل هو المثل الحي الوحيد المتبقي.

عائلة الجينات المتعددة multigene families مجموعة من الجينات ذات الصلة الموجودة على كرموسوم واحد أو على كرموسومات مختلفة.

عباءة mantle طبقة خارجية لينة تغطي الرخويات، وتُفرز القشرة.

عبور غير متساو unequal crossing over عملية يحدث بها عبور في منطقة صغيرة بسبب حدوث اصطفاف بشكل غير صحيح في أثناء الاقتران، يؤدي هذا إلى قيام الكروموسومين المتماثلين بعمل تبادل لقطع غير متساوية في الطول.

العدد الزوجي للكروموسومات diploid امتلاك مجموعتين من الكروموسومات ($2n$)؛ في الحيوانات، العدد الزوجي من الكروموسومات من خصائص الجاميتات، في النبات، العدد الزوجي من الكروموسومات يُعدّ من خصائص جيل الطور البوغي؛ مقارنة مع العدد الفردي للكروموسومات ($1n$).

العدد الفردي للكروموسومات Haploid امتلاك مجموعة واحدة من الكروموسومات ($1n$) مقارنة مع مجموعتين من الكروموسومات ($2n$).

عدم الانفصال Nondisjunction فشل في عملية انفصال الكروموسومات المتماثلة أو الكروماتيدات خلال عملية الانقسام المباشر أو الاختزالي، فينتج بذلك خلية أو جاميت لديها اختلال في العدد الكروموسومي.

عدم الانفصال الأولي Primary nondisjunction فشل الكروموسومات في الانفصال بشكل مناسب خلال عملية الانقسام الاختزالي الأول.

عدوى الاستنساخ Transfection عملية تحول الخلايا حقيقية النوى في مستعمرة زراعية (مزارع).

عديد الببتيد polypeptide جزيء يتكون من ارتباط عدد من الأحماض الأمينية مع بعضها، وعادةً ليس معقدًا مثل البروتينات.

عديد التسكر polysaccharides كربوهيدرات مصنوعة من سكريات أحادية التسكر ترتبط مع بعضها في سلاسل طويلة مثل الجلايكوجين، والنشا، والسليلوز.

عديدة التسكر الدهنية lipopolysaccharide دهون مرتبطة بسلاسل من عديد التسكر؛ توجد في طبقة الغشاء الخارجية للبكتيريا السالبة لصبغة جرام. تعمل هذه الطبقة الغشائية الخارجية على جعل البكتيريا مقاومة لكثير من المضادات الحيوية.

عذراء pupa مرحلة تطورية عند بعض الحشرات يكون فيها المخلوق الحي لا يتغذى، ولا يتحرك، وأحيانًا يكون محاطًا بشرنقة. مرحلتي تقع بين مرحلتي اليرقة والنضج.

عرضي adventitious تراكيب تنشأ عن مكان غير عادي، مثل ساق من جذور أو جذور من ساق. تظهر جذور على طول الساق أو في مكان غير مكان جذر النبات، مثل اللبلاب، تنتج جذورًا من سيقانها، ما يمكنها تثبيت السيقان على الجذوع أو الجدران.

عرف عصبي neural crest شريط خاص من الخلايا يتطور قبل إغلاق الأخدود العصبي لتكوين الأنبوب العصبي في مرحلة التكوين (التطور) الجنيني.

عش رئيس Fundamental niche يشار إليه أيضًا بالعش الافتراضي (المحتمل)، وهو كامل العش الذي يمكن للنوع أن يستخدمه دون وجود مفترسات أو منافسات.

عش بيئي niche الدور الذي يؤديه نوع معين في البيئة التي يعيش فيها.

عش بيئي متحقق realized (niche) العش الحقيقي الذي يحتله المخلوق الحي عند أخذ جميع التفاعلات الحية وغير الحية في الحسبان.

عشريني الأوجه icosahedron تركيب مكون من 20 وجهًا، كلٌ منها مثلث متساوي الأضلاع. هذا التركيب عادةً ما يشاهد في الفيروسات، ويشكل نوعًا من المحيفظات الفيروسية.

عصَي Rods خلايا عصبية حساسة للضوء موجودة في شبكية الفقريات، حساسة للضوء الخافت جدًا، مسؤولة عن «الرؤية الليلية».

عصب nerve مجموعة أو حزمة من الألياف العصبية (المحاور) ترافقها خلايا الدبق العصبي، ترتبط معًا عن طريق النسيج الضام، وتقع في الجهاز العصبي الطرفي.

عصبونات Neurons خلايا عصبية متخصصة في نقل الإشارات القادمة، وتضم جسم الخلية، والزوائد الشجرية، والمحور.

عصبونات بينية interneuron خلايا عصبية توجد في وسط الحبل الشوكي فقط، وتعمل على ربط وظيفي بين العصبونات الحركية والعصبونات الحسيّة.

عصبونات حركية motor neurons العصبونات التي تنقل السيالات العصبية من الجهاز العصبي المركزي إلى الأعضاء المستجيبة.

عصبونات حسية sensory neurons عصبونات تنقل السيالات العصبية من المستقبلات الحسية إلى الجهاز العصبي المركزي أو العقدة العصبية المركزية.

عضلات مخططة straited muscle العضلات الهيكلية الإرادية والعضلات القلبية.

عضو organs تركيب جسمي يتكون من أنسجة عدة مختلفة تتجمع في وحدات تركيبية ووظيفية.

عضو نيفريد nephrid organ نظام ترشيح لكثير من اللافقريات التي تعيش في المياه العذبة، حيث يمر الماء والفضلات من الجسم من خلال الغشاء إلى عضو تجميع، حيث تُطرح منه إلى خارج الجسم من خلال فتحة (ثقب).

عضوية التغذية heterotroph مخلوقات لا تستطيع الحصول على الطاقة من خلال عملية التمثيل الضوئي أو المواد غير العضوية، لهذا يجب أن تتغذى على حيوانات أو نباتات أخرى، لتحصل على الطاقة الكيميائية عن طريق تحطيم المركبات العضوية الموجودة بها.

عضيات Organelles أجزاء متخصصةٌ في الخلية، يمكن التعبير عنها بأنها عضو سيتوبلازمي صغير.

عظيمات ossicles صفائح غنية بالكالسيوم متحركة أو ثابتة، تُشكل مجتمعة الشكل الداخلي لشوكيات الجلد.

عقد جذرية nodules في النباتات، أنسجة متخصصة تحيط، وتقطن بداخلها البكتيريا المفيدة، مثل العقد الجذرية للبقوليات التي تحتوي على البكتيريا المثبتة للنيتروجين.

عقدة node جزء من ساق النبات ترتبط به ورقة أو أكثر. انظر بين السلاميات.

العقدة الأذينية البطينية (صانع الخطو) atrioventricular (AV) node مجموعة من الخلايا القلبية المتخصصة تقع هذه العُقدة في جدار الأذين الأيمن، وتعمل بوصفها صانع الخطو لبقية القلب؛ لأنها تكوِّن سيالات عصبية تلقائية بمعدَّل عالٍ مُقارنة مع الخلايا ذاتية الإيقاع الأخرى. وتقوم بتنظيم نبض القلب عن طريق إيصال جهد فعل بشكل منتظم كل 0.6 ثانية.

عقدة عصبية Ganglia تجمعات لأجسام العصبونات، في اللافقريات؛ العقد العصبية مراكز تجميع المعلومات وإنجاز الاستجابات؛ في الفقريات، يقتصر هذا التعبير على تجمعات أجسام العصبونات الواقعة خارج الجهاز العصبي المركزي.

عقدة جيبية أذينية: Pacemaker كتلة نسيجية مهيجة في قلب الفقريات تعمل على بدء الضربة القلبية (انقباض القلب).

عقدة رانفييه node of ranvier فجوة تتكون عند نقطة التقاء خليتين من خلايا شوان، وأيضًا، حيث يرتبط المحور بشكل مباشر مع السائل بين الخلايا المحيط به.

علامات مجهولة anonymous markers: علامات جينية يمكن الكشف عنها باستخدام تقنيات البيولوجيا الجزيئية، ولكنها لا تسبب ظهور طراز شكلي ملحوظ.

علامات سطح الخلية cell-surface markers: بروتينات سكرية ودهون سكرية على السطح الخارجي للغشاء الخلوي، التي تعمل بوصفها معرفًا للأنواع المختلفة من الخلايا التي تحمل علامات مختلفة.

علم البروتيومات Proteomics علم مختص بدراسة بروتيومات المخلوقات الحية. هذا العلم له علاقة بالجينومات الوظيفية، حيث إن البروتيومات مسؤولة عن الكثير من الوظائف المشفرة في الجينوم (المحتوى الجيني).

علم البيئة Ecology دراسة تفاعلات المخلوقات الحية الواحدة مع الأخرى ومع بيئاتها.

علم البيئة السّلوكيّ behavioral ecology دراسة كيف يشكل الانتخاب الطبيعي السلوك.

علم الجينومات genomics دراسة المجاميع الجينية بدلاً من جينات مُفردة.

علم الجينومات الوظيفية Functional Genomics دراسة وظائف الجينات ومنتجاتها، خارج إطار تحديد تعاقب كامل الجينوم.

علم السكان demography خصائص معدلات النمو والتركيب العمري للمجموعة السكانية.

علم السلوك Ethology دراسة أنماط السلوك الحيواني في الطبيعة.

علم الشكل الخارجي morphology شكل المخلوق الحي وتركيبه.

عملية التحول Transformation عملية يتم من خلالها أخذ DNA مباشرة من البيئة المحيطة، وهي عملية طبيعية في بعض أنواع البكتيريا.

عملية العبور crossing over في الانقسام المنصف (الاختزالي)، تبادل قطع الكروماتيدات المتقابلة بين الكروموسومات المتماثلة، مسؤولة عن إعادة التركيب الجيني بين الكروموسومات المتشابهة.

عملية النقل Transposition نوع من أنواع التهجين الوراثي الذي من خلاله يتم نقل العناصر القابلة للنقل من موقع معين في سلسلة DNA إلى آخر، عشوائيًّا.

العناصر الطويلة المتناثرة long interspersed element أي نوع من العناصر الطويلة القابلة للنقل (القافزة) موجودة في الإنسان أو الرئيسيات الأخرى، وتحتوي على كل ما يحتاج إليه العنصر من آليات بيوكيميائية لتساعده على الانتقال.

عناصر الوعاء Vessel element في النباتات الوعائية، خلايا متطاولة تموت عند نضجها، وتساعد على توصيل الماء والمواد المذابة الموجودة في اللحاء.

عناصر قابلة للنقل transposable elements قطع من DNA قادرة على الانتقال من موقع على الكروموسوم إلى موقع آخر. وتسمى أيضًا العناصر القافزة أو العناصر الوراثية المتحركة.

عناصر متناثرة قصيرة Short interspersed element SINE أحد أنواع العناصر القابلة للنقل الموجودة في الإنسان ورئيسيات أخرى، التي لا تحوي الآلية الكيميائية الحيوية اللازمة للنقل. هناك ما يزيد على نصف مليون نسخة من العناصر القصيرة المسمى Alu تأويها العناصر الطويلة (LINE) في الجينوم البشري.

عنق الورقة petiole عنق الورقة.

عوالق نباتية Plankton مخلوقات مائية دقيقة (متناهية الصغر) تطفو بشكل حر.

عوامل الاستنساخ transcription factor واحد من أنواع البروتينات اللازمة لمبلمر RNA ليرتبط بمنطقة المحفز في الخلايا حقيقية النوى، ويصبح مستقرًا. بعد ذلك، تبدأ عملية الاستنساخ.

عوامل الاستنساخ النوعية Specific transcription factor أي من عوامل الاستنساخ الكثيرة التي تعمل بشكل معتمد على النسيج أو الوقت لتزيد من عملية نسخ DNA فوق المستوى الطبيعي (الأساسي).

عوامل البدء (الاستهلال) initiation factor واحد من عدد من البروتينات يشارك في تكوين مُعقد البدء (الاستهلال) الذي يدخل في تصنيع عديد الببتيد في الخلايا بدائية النوى.

عوامل النمو Growth factor واحد من مجموعة من البروتينات التي ترتبط بمستقبلات الغشاء، وتنشط أنظمة الترميز داخل الخلايا، وهو يؤدي للنمو والانقسام.

عوامل مرافقة cofactor واحد أو أكثر من مركبات كيميائية غير بروتينية تتطلبها الأنزيمات من أجل وظيفتها، الكثير من مرافق الأنزيم تكون أيونات معدنية وبعضها الآخر مرافق أنزيم عضوي.

عوينات Ocellus مستقبل ضوئي بسيط شائع بين اللافقريات.

عين مركبة compound eye عضو الرؤية (البصر) في الكثير من المفصليات، يتكون من الكثير من وحدات بصرية مستقلة تدعى أوماتيديا.

عينات من خملات الكوريون chorionic villi sampling تقنية جديدة تقوم على أخذ عينات خلايا الجنين من الكوريون في المشيمة بدلًا من السائل الرهلي؛ هذه التقنية أقل ضررًا، يمكن أن تستعمل في بداية الحمل بدلًا من بزل السائل الرهلي.

غ

غدة بروستاتا prostate gland في ذكر الثدييات، كتلة من النسيج الغدي عند قاعدة الإحليل تفرز سائلًا قاعديًّا يحفّز الحيوانات المنوية عند إطلاقها.

غدة خارجية الإفراز Exocrine gland نوع من الغدد التي تعطي إفرازاتها من خلال قنوات، مثل غدد الجهاز الهضمي أو الغدد العرقية.

غدة صماء Endocrine gland غدد لا تملك قنوات، تفرز الهرمونات في الفراغات خارج الخلوية، ومن هنالك تنتشر هذه الهرمونات إلى الجهاز الدوري.

غزل فطري mycelium في الفطريات، كتلة من الخيوط الفطرية.

غشاء التوتر Tonoplast الغشاء الذي يحيط بالفجوة المركزية الموجودة في الخلايا النباتية التي تحتوي على قنوات للماء، تساعد في المحافظة على الاتزان الأسموزي للخلية.

غشاء الخلية العضلية البلازمي sarcolemma الغشاء الخلوي المتخصص المحيط بالخلية العضلية.

غشاء الرّهل amnion الغشاء الدّاخلي الذي يُحيط بالجنين المتطور ضمن تجويف مملوء بالسائل.

غشاء الكوريون chorion الغشاء الخارجي من الأغشية المزدوجة التي تحيط بالجنين في الزواحف والطيور والثدييات، ويساهم في تركيب المشيمة في الثدييات الولودة.

غشاء بلازمي plasma membrane الغشاء الذي يحيط بسيتوبلازم الخلية، يتكون من طبقتين من الدهون المفسفرة مع بروتينات مغمورة فيها.

غضروف cartilage نسيج ضام في هياكل الفقريات. والغضروف يشكل معظم الهيكل في الجنين، والفقريات غير البالغة وبعض الفقريات البالغة. مثل سمك القرش والأفراد القريبة من هذه المجموعة.

غطاء الخياشيم operculum صفيحة عظمية مفلطحة تغطي حجرة الخياشيم في الأسماك.

غلاف البذرة seed coat في النباتات، الطبقة الخارجية للبويضة التي تزود البذرة بحاجز غير منفذ للماء لحماية الجنين الساكن ولتخزن الغذاء.

غلاف الزهرة perianth في النباتات الزهرية، السبلات والبتلات مع بعضها (بوصفها وحدة واحدة).

غلاف مائي hydration shell سحابة من جزيئات الماء تحيط بالمادة الذائبة، مثل السكروز، وأيونات الصوديوم والكلور.

غلاف نووي Nuclear envelope تركيب يحيط بنواة الخلايا حقيقية النوى. يتكون من طبقتين من الدن المفسفرة، حيث إن الطبقة الخارجية مرتبطة مع الشبكة الإندوبلازمية.

غمد ميليني myelin sheath طبقة دهنية تحيط بالمحاور الطويلة للعصبونات الحركية للجهاز العصبي الطرفي في الفقريات.

غير متماثل الجينات Heterozygous امتلاك أليلين مختلفين للجين نفسه؛ يُستخدم هذا التعبير لمكان خاص أو أكثر؛ «مثل غير متماثل الجينات بالنسبة إلى الموقع «W» (الطراز الجيني يكون W/w).

غير مستقطب nonpolar وصف للرابطة التساهمية التي يكون فيها الاشتراك بإلكترونات متماثلاً، ويمكن وصف مركب متماسك مع بعضه بروابط تساهمية بأنه غير مستقطب.

ف

فاك التواء الحلزون helicase واحدة من مجموعة الأنزيمات المفككة لالتفاف شريطي DNA في الحلزون المزدوج لتسهيل عملية تضاعف DNA.

فاك التواء DNA gyrase DNA أنزيم مصاوغ له علاقة بتضاعف المادة الوراثية وخفف من حدة التوتر الناتجة عن فك التواء أشرطة المادة الوراثية.

فايتوكروم phytochrome صبغة نباتية تعمل على امتصاص الضوء، مستقبل الضوء الأحمر- الأحمر البعيد.

فترة الجموح Period Refractory فترة التعافي بعد إزالة الاستقطاب التي يكون خلالها الغشاء غير قادر على الاستجابة لمؤثر إضافي.

فجوات منقبضة contractile vacuole في الطلائعيات وبعض الحيوانات، فجوة مملوءة بسائل صافٍ يأخذ الماء من داخل الخلية، وبعد ذلك تتقلص لتطرح الماء إلى خارجها من خلال فتحة بطريقة دورية، وظيفتها الرئيسة التوازن الأسموزي (الاتزان الداخلي) والإخراج.

فجوة vacuole كيس محاط بغشاء خلوي، موجودة في السيتوبلازم لبعض الخلايا، تُستخدم الفجوة للتخزين أو للهضم اعتمادًا على نوع الخلية. مثلاً، في الخلايا النباتية هناك فجوات مركزية كبيرة تُستخدم لتخزين الماء، والبروتينات، والفضلات.

فجوة مركزية central vacuole كيس كبير مُحاط بغشاء وجد في الخلايا النباتية التي تخزن البروتينات، والأصباغ والفضلات، ويشارك في التوازن المائي.

فراغ بين غشاءين intermembrane space الحجرة الخارجية للميتوكندريا التي تقع بين الغشاءين.

فراغ كيسي أو تجويف cisternal space المنطقة الداخلية لتركيب محاط بالغشاء، عادة يستعمل لوصف المنطقة الداخلية أو الفراغ الداخلي للشبكة الإندوبلازمية، ويسمى أيضًا التجويف.

فرضية التدفق الكمي mass flow hypothesis العملية الكلية التي تتحرك فيها المواد في اللحاء في النباتات.

فرضية السوطيات المكونة للمستعمرات colonial flagellate hypothesis فرضية اقترحها أولاً هيجل عام 1874 وتنص على أن الحيوانات البعدية تحدرت من مستعمرات طلائعية؛ تدعمها الإسفنجيات المشابهة للسوطيات الطوقية.

فرضية جين بجين Gene-for-gene hypothesis آلية دفاع في النبات، تقترح أن بروتينًا معينًا يتم إنتاجه عن طريق فيروس، أو بكتيريا، أو فطر ممرض يرتبط مع بروتين يتم إنتاجه عن طريق جين في النبات، هذا الارتباط ينشط بدء الاستجابة الدفاعية لدى النبات.

فرق التركيز concentration gradient الاختلاف في تركيز المواد من مكان إلى آخر؛ عادة عبر الغشاء.

فرق جهد الراحة للغشاء Resting membrane potential الاختلاف في الشحنة (الاختلاف في الجهد الكهربائي) الموجود حول غشاء العصبون عند الراحة (تقريبًا 70 مليفولت).

فسفرة phosphorylation تفاعل كيميائي ينجم عنه إضافة مجموعة فوسفات إلى جزيء عضوي. فسفرة ADP تُنتج ATP. الكثير من البروتينات أيضًا يتم تنشيطها أو تثبيطها بعملية الفسفرة.

فسفرة ضوئية حلقية cyclic photophosphorylation تفاعل يبدأ مع امتصاص الضوء من قبل مركز التفاعل في الكلوروفيل الذي ينشط الإلكترون، الإلكترون المنشط أو ذات الطاقة العالية يرجع إلى النظام الضوئي، مولدة ATP في عملية الأسموزية الكيميائية. هذه وجدت في خلايا بكتيريا مفردة، وتحصل في النباتات في النظام الضوئي 1.

فسفرة ضوئية غير حلقية noncyclic photophosphoryla-tion مجموعة من تفاعلات النظام الضوئي النباتي، حيث تسلك الإلكترونات المنتجة طريقًا معينًا بين النظاميين الضوئيين منتجة تدرجًا بروتونيًا يُستخدم لإنتاج ATP بواسطة الأسموزية الكيميائية. هذه الإلكترونات تُستخدم لاختزال NADP إلى NADPH. والإلكترونات المفقودة تُستبدل عن أكسدة الماء وإنتاج O_2.

فصل abscission عملية تساقط الأوراق أو البتلات حالما يدخل النبات حالة السكون.

فطريات جذرية خارجية Ectomycorrhizae فطريات جذرية تنمو على السطح الخارجي، ولا تقوم بدخول الخلايا التي تحيط بها.

فطريات جذرية داخلية Endomycorrhizae فطريات جذرية تنمو داخل الخلايا.

فطريات زقية (كيسية) ascomycetes قبيلة تضم 75% من الفطريّات المعروفة، تتميز بوجود الأبواغ الجنسية داخل جسم ثمري يدعى الكيس، التي تنتج من الانقسام المنصف وتتكاثر لاجنسيًا بتكوين الكونيديا. بعضها يتكون من خلية واحدة كما في خميرة الخبز، والكثير منها عديد الخلايا كما في العفن الشائع، وفطريات الكأس، والكمأة. والزقيات المنتجة للبنسلين في جنس Penicillium.

فطريات جذرية Mycorrhizae علاقة تعايش بين فطر وجذور نباتية.

فطريات زيجوتية Zygomycetes نوع من الفطريات، أهم خصائصه إنتاج تراكيب جنسية تُسمى محفظة الأبواغ الزيجوتية، »التي تنتج من اندماج عضوين تكاثريين بسيطين.

فعل منعكس reflex في الجهاز العصبي، استجابة حركية تخضع لبعض التحورات المشتركة؛ هذه الأفعال الانعكاسية من أبسط المسارات العصبية، يضم الفعل المنعكس العصبونات الحسية فقط، وأحياناً (لكن ليس دائمًا) تضم العصبونات البينية، وواحدًا أو أكثر من العصبونات الحركية.

فقاعة الاستنساخ transcription bubble المنطقة التي تحتوي على مبلمر RNA، شريط DNA القالب، RNA المنسوخ، سميت بذلك بسبب «الفقاعة» المحلية (الناتجة عن فك DNA لشريط DNA).

فقريات vertebrate حبليات ذات عمود شوكي؛ في الفقريات، يتطور الحبل الظهري إلى العمود الفقري المكون من عدد من الفقرات التي تحيط، وتحمي الحبل العصبي الظهري.

فك سفلي mandible في القشريات، الحشرات، وذات الألف قدم، زوائد تقع خلف قرون الاستشعار، وتُستخدم للاستحواذ، والإمساك، ولدغ أو مضغ الغذاء.

فلاجيلين Flagellin بروتين يكون أسواط البكتيريا، ويمكّن الخلية من الحركة خلال البيئة المائية.

فلافين أدينين ثنائي النيوكليوتيد Flavin Adenine dinu-cleotide عامل مساعد يعمل بوصفه ناقلاً إلكترونيًا ذائبًا (غير مرتبط بالغشاء) ويخضع لعمليات الأكسدة والاختزال.

فلجة blastomere خلية واحدة من خلايا البلاستيولة.

فلقة cotyledon ورقة بذرية تُعدّ مخازن للغذاء عادة في بذور الكاسيات (مغطاة البذور) أو تمتصه في ذوات الفلقة الواحدة، توفر غذاء يستعمل خلال إنبات البذرة.

فم (قمع) النفريديوم nephrostome فتحة شبيهة بالقمع تؤدي إلى النفريديا، وعضو إخراجي في الرخويات.

فوتون Photon جزيء ضوئي يمتلك كمية محددة من الطاقة، مفهوم الموجة الضوئية يفسر اختلاف الألوان في الطيف، في حين يفسر المفهوم الجزيئي للضوء انتقال الطاقة خلال عملية البناء الضوئي.

فورونيد phoronid أي مجموعة من اللوفوفور اللافقرية، حاليًا تُصنف في قبيلة ذراعية القدم، تصنع جحورًا داخل المواد اللينة الموجودة في الماء وتفرز أنبوبًا كيتينيًا تمضي حياتها داخله، وتستطيع مدّ زوائدها لتتغذى على جزيئات الطعام المحيطة.

فوق مملكة البكتيريا Domain Bacteria في نظام فوق الممالك الثلاث التصنيفي، المجموعة التي تحتوي على البكتيريا فقط، وهي مجموعة كبيرة من بدائيات النوى.

فوق مملكة البكتيريا القديمة Domain Archaea في نظام فوق الممالك الثلاث التصنيفي، المجموعة التي تحتوي على البكتيريا البدائية فقط، وهي مجموعة كثيرة التنوع من وحيدات الخلية بدائية النوى.

فوق مملكة حقيقيات النوى Domain Eukarya في نظام فوق الممالك الثلاث التصنيفي، المجموعة التي تحتوي على المخلوقات حقيقية النوى، التي تشمل الأوليات، والفطريات، والنباتات، والحيوانات.

فويهة osculum فتحة متخصصة كبيرة الحجم في الإسفنجيات يتم دفع الماء المرشَّح من خلالها إلى خارج الجسم.

فيتامينات vitamins مواد عضوية لا يتم بناؤها في مخلوقات حية معينة لكنها تحتاج إليها بكميات قليلة في عمليات الأيض الطبيعية.

فيرمونات pheromones مواد كيميائية يتم إفرازها من مخلوق حي لتؤثر في العمليات السلوكية والفسيولوجية لمخلوق حي آخر يتبع النوع نفسه. تُستخدم الفيرمونات لجذب الجنس الآخر، لترك أثر، وبوصفها إشارات منبهة.

فيرون virion جزيء فيروسي واحد.

فيروس virus مجموعة من الكيانات البيوكميائية تتكون من مادة وراثية ملفوفة داخل بروتين؛ تتكاثر الفيروسات فقط داخل الخلايا الحية المضيفة، ومن ثم لا يمكن اعتبارها مخلوقات حية.

فيروسات المتحررة Emerging Virus أي فيروس ينشأ في مخلوق معين، ومن ثم ينتقل إلى مخلوق آخر؛ عادة ما يشار إليه بأنه قادر على الانتقال للبشر.

فيروسات راجعة Retrovirus فيروسات تستخدم RNA بوصفه مادة وراثية. عندما تدخل هذه الفيروسات إلى الخلايا فإنها تقوم بنسخ RNA إلى DNA باستخدام أنزيم فيروسي يسمى الناسخ العكسي، هذا الـ DNA يتم تضاعفه واستنساخهُ من قبل آليات الخلية كما لو كان جزءًا من مادتها الوراثية.

فيروسات عارية Viroids مجموعة من جزيئات RNA الصغيرة العارية القادرة على التسبب في أمراض للنباتات، حيث تعمل على تدمير تكامل الكروموسوم.

فيروسات معتدلة أو مولدة للتحلل Temperate (Lysogenic phage) فيروس قادر على أن يدخل المادة الوراثية (DNA) الخاصة به إلى DNA لخلية العائل، حيث تبقى هناك فترات زمنية غير محددة وتتضاعف مع تضاعف DNA لخلية العائل.

فيكوبيلوبروتينات phycobiloproteins صبغات ثانوية توجد في الطحالب الخضراء المزرقة وبعض الطحالب الأخرى، قادرة على امتصاص الطاقة الضوئية في مدى اللون الأخضر.

فئران تم تعطيل بعض جيناتها knockout mice فئران تم تعطيل جين معين بها باستخدام تقنيات DNA الهجين والخلايا الجنينيّة الجذعية.

ق

قاعدة base أي مادة تتحلل أو تتفكك في الماء عند امتصاصه، وبذلك تخفض تركيز أيونات الهيدروجين. وهكذا ترفع الرقم الهيدروجيني PH.

قانون الإضافة Rule of addition قانون ينص على أنه لكل حدثين مستقلين، يكون احتمال حدوثهما حاصل جمع الاحتمالات الفردية لكلٍّ منهما.

القانون الأول للديناميكا الحرارية First Law of thermodynamics الطاقة لا تفنى ولا تستحدث ولكن تتحول من شكل إلى آخر، لهذا فإن كمية الطاقة في الكون غير قابلة للتغير.

قانون التوزيع المستقل Law of Independent Assortment قانون مندل الثاني للوراثة، الذي ينص على أن الجينات الواقعة على الكروموسومات غير المتماثلة تتوزع بشكل مستقل عن بعضها.

قانون الثمانيات octet rule قانون لوصف نمط الارتباط الكيميائي لمجموعات العناصر التي تحتاج إلى ثمانية إلكترونات لإكمال مستويات الطاقة الأخيرة.

قانون الديناميكا الحرارية الثاني Second Law of Thermaly نص يتعلق بانتقال طاقة الوضع إلى حرارة، ينص هذا القانون على أن الفوضى (العشوائية) تزيد بشكل مستمر في الكون مع تحولات الطاقة، لهذا فإن العشوائية أكثر احتمالية للحدوث من الترتيب.

قانون المضاعفة Rule of multiplication قانون ينص على أنَّ احتمال وقوع حدثين مستقلين هو ناتج ضرب احتمالات وقوع كل حدث منهما وحده.

قانون انعزال الصفات Law of Segregation قانون مندل الأول للوراثة، الذي ينص على أن الأليلين العائدين لجين ما ينعزلان خلال تكوين الجاميتات.

قبل القردة prosimian أي عضو من جماعة الثدييات الشقيقة لشبيهة الإنسان. تضم هذه الجماعة الليمور، واللورس والترسير.

قبيلة phylum فئة رئيسة في علم التصنيف، تقع بين المملكة والطائفة.

قدرة الحمل (قدرة استيعابية) carrying capacity أكبر عدد من أفراد الجماعة الحيوية تستطيع البيئة استيعابهم.

قدرة الضغط pressure potential في النباتات، ضغط الامتلاء الناتج عن الضغط على جدار الخلية.

قدرة المذاب الأسموزية solute potential كمية الضغط الأسموزي الناتجة من وجود المذاب أو المواد المذابة في الماء، وتقاس عن طريق قياس مقاومة الضغط اللازمة لإيقاف حركة الماء.

قدرة مائية water potential طاقة الوضع لجزيئات الماء، وبغض النظر عن سبب القدرة المائية (مثل الجاذبية، الضغط، تركيز جزيئات المذاب)، يتحرك الماء من المنطقة ذات القدرة المائية العالية إلى المنطقة ذات القدرة المائية الأقل.

قدم أنبوبي foot tube في شوكيات الجلد، امتداد خارجي مرن للنظام الوعائي المائي قادر على الارتباط بالأرضية عن طريق عملية الشفط.

قدم ذيلي uropod واحدة من مجموعة الزوائد المسطحة عند نهاية بطن جراد البحر والجمبري تعمل مجتمعة بوصفها ذيلًا من أجل دفع هذه المخلوقات بسرعة وقوة بالماء.

قدم كاذبة pseudopod امتدادات سيتوبلازمية غير دائمة تخرج من جسم الخلية.

قرص بلاستيولي blastodisc عند تطور الأجنة في الطيور، منطقة تشبه القرص على سطح البيضة ذات المح الكبير التي خضعت للتفلج وأعطت نشوءًا للجنين.

قرص صوري imaginal disk واحد من مجموعة من الخلايا توجد جانبًا في بطن يرقة الحشرة التي التزمت بتكوين أجزاء أساسية من جسم الحشرة البالغ.

قرنية cornea الطبقة الشفافة الخارجية في عين الفقريات.

قشرة Pellicle غطاء مرن قاسٍ في المخلوقات المهدبة واليوغلينا.

قشرة cortex الطبقة الخارجية من تركيب في الحيوانات، وجزء من عضو يقع إلى الداخل في النباتات الوعائية، والنسيج الأساسي الأولي في الساق أو الجذر.

قشرة الدماغ cerebral cortex الطبقة السطحية الرقيقة من الخلايا العصبية والخلايا الغروية التي تغطي المخ؛ متطورة فقط في الثدييات، وخاصة بشكل جلي في البشر. قشرة الدماغ هي مركز الأحاسيس الواعية، والنشاط العضلي الإرادي.

قصبة هوائية trachea أنبوب للتنفس، في فقريات اليابسة أنبوب الهواء الذي ينقل الهواء بين الحنجرة والشعيبات القصبية (التي تؤدي إلى الرئة)، في الحشرات وبعض مفصليات الأرجل التي تعيش على اليابسة، جهاز من القنوات الهوائية المبطنة بالكايتين.

قصيبات Tracheoles أصغر التفرعات في الجهاز التنفسي لمفصليات الأرجل، تحمل القصيبات الهواء من القصبة الهوائية المرتبطة بالبيئة المحيطة الخارجية عن طريق المتنفسات.

قصيبات tracheids في خشب النباتات، تتكون من خلايا ميتة تستدق عند الأطراف، وتتداخل مع بعضها.

قطب حيواني animal pole في الكثير من الحيوانات، يُسمّى طرفا أو نهايتا البيضة والجنين الناتج لاحقًا القطب الحيواني ويكون لونه داكنًا، ومع استمرار عمليات التفلج فإن خلايا القطب الحيواني تنقسم بسرعة أكبر وتكوّن الأنسجة الخارجية لجنين الأسماك وبعض الفقريات المائية الأخرى.

قطب خضري vegetal pole نصف كرة الزيجوت الذي يضم خلايا غنية بالمح.

قطع شريطية proglottid سلسلة من قطع متكررة في الديدان الشريطية تحتوي على الأعضاء التكاثرية الذكرية والأنثوية. في النهاية تكوّن هذه القطع الشريطية بيوضًا وأجنة، تغادر جسم المضيف عن طريق البراز.

قطع مرتبة tagmata أجزاء جسمية معقدة في مفصليات الأرجل تنتج عن الاندماج الجنيني لقطعتين أو أكثر، على سبيل المثال الرأس، والصدر، والبطن.

قطعة أمامية prosoma القطعة الأمامية من جسم العنكبوتيات، وتحمل زوائد.

قطعة جسمية somite واحدة من القطع النسيجية الناتجة عن انقسام الميزوديرم (الطبقة الجرثومية الوسطى) في أثناء عملية تمايز جنين الفقريات.

قطعة خلفية opisthosooma المنطقة الخلفية في جسم العنكبوتيات.

قطعة طرفية أو تيلومير Telomere تركيب متخصص غير قابل للنسخ يُغطي كل طرف من أطراف الكروموسوم.

قطعة عضلية Sarcomere وحدة الانقباض الأساسية في العضلات الهيكلية، تتكون من خطوط متكررة من الأكتين والميوسين التي تظهر بين خطي Z.

قلم style في الزهرة، عمود نسيجي رفيع يبرز من قمة المبيض ومن خلاله ينمو أنبوب اللقاح.

قلنسوة 5¢ Five¢ cap في حقيقيات النوى، يضاف تركيب إلى الطرف 5¢ من mRNA مكون من GTP مضاف إليه مجموعة ميثيل. يرتبط هذا التركيب عن طريق رابطة 5¢ إلى 5¢. تعمل القلنسوة على حماية هذا الطرف من التحطم، و تشارك في البدء بعملية الترجمة.

قلنسوة الجذر root cap في النبات، تركيب نسيجي عند القمة النامية للجذر تحمي القمة المرستيمية له عند اندفاعه خلال التربة، خلايا قلنسوة الجذر تُفقد وتُستبدل باستمرار.

قناة البيض oviduct في الفقريات، الممر الذي تنتقل من خلاله البيضة من المبيض إلى الرحم.

قناة شعاعية radial canal إحدى القنوات الخمس التي ترتبط بالقناة الحلقية للنظام المائي الوعائي لشوكيات الجلد.

قناة نصف هلالية Semicircular canals أي من القنوات الهلالية المملوءة بالسائل الموجود في الأذن الداخلية التي تساعد على الاتزان.

قناة هافيرس Haversian canal قنوات ضيقة تمتد موازية لطول العظم تحتوي على الأوعية الدموية والخلايا العصبية.**قنوات مائية aquaporin** قنوات بروتينية خاصة بمرور الماء توجد في الأغشية تسارع الحركة الأسموزية للماء، توجد هذه القنوات المختصة بنقل الماء في الخلايا النباتية والحيوانية على حد سواء، وفي النباتات توجد في الأغشية البلازمية وأغشية الفجوة المركزية، وتسمح للحركة الكُتلِّية للماء عبر الغشاء.

قنوات أيونية مبوبة بفرق الجهد لايوجد مسار عبر غشاء الخلية لأيون ما يفتح أو يغلق عند حدوث تغير في فرق الجهد، أو فرق في الشحنة عبر غشاء الخلية.

قنوات بروتينية channel proteins أغشية ناقلة بروتينية موجودة في الغشاء الخلوي، تمتلك البروتينات المكونة لهذه القنوات جزءًا داخليًّا محبًّا للماء يوفر القنوات المائية التي يتم من خلالها انتشار مواد لايمكن أن تمر عبر الغشاء، وعادة يسمح بمرور أيونات معينة مثل أيون البوتاسيوم، وأيون الصوديوم أو أيونات الكالسيوم عبر الغشاء.

قواعد متممة complementary تمثل المعلومات الوراثية التي في كل قاعدة نيتروجينية (نيوكليوتيد) لها شريك مكمل الذي يشكل معًا زوج القواعد.

قوس الفعل المنعكس Reflex arc الممر العصبي في الجسم المؤدي من المؤثر إلى الفعل المنعكس.

قوقعة Cochlea في الفقريات الأرضية، تجويف أنبوبي في الأذن الداخلية التي تحتوي على أعضاء أساسية للسمع.

ك

كادهيرين cadherin واحدة من مجموعة كبيرة من الأغشية البروتينية الناقلة التي تحتوي على +Ca2 بوصفها رابطًا وسيط بين الخلايا. هذه البروتينات مسؤولة عن التصاق خلية مع خلية من النوع نفسه.

كاذبة التجويف pseudocoel تجويف جسمي يقع بين طبقة الإندوديرم (الطبقة الجرثومية الداخلية) والميروديرم (الطبقة الجرثومية المتوسطة).

كاره للماء hydrophobic الترجمة الحرفية «كاره للماء». وصف للمواد غير المستقطبة غير الذائبة في الماء. ترتبط المواد غير المستقطبة مع بعضها في الماء لتشكل قطرات.

كاروتينويدات carotenoid أي مجموعة من الصبغات المساعدة موجودة في النباتات؛ إضافة إلى امتصاصها طاقة الضوء، هذه الصبغات تعمل بوصفها مادة مضادة للتأكسد تتخلص من الجذور الحرة الخطرة أو الضارة.

كالوس (الجُسْأة) callus نسيج غير متمايز، مصطلح يستخدم في زراعة الأنسجة، والتطعيم، والتئام الجروح.

كايتين chitin مادة قاسية ومقاومة تحتوي على النيتروجين، وعديدة التسكر، تشكل جدار خلايا الفطريات والهيكل الخارجي للمفصليات، والجليد الذي يغطي البشرة العليا لفقريات معينة أخرى.

كأس calyx بمجموعها تمثل السبلات؛ المحيط الزهري الخارجي.

كأس السكري Glycocalyx «الغطاء السكري» على سطح الخلايا نتيجة وجود عديدات التسكر على الدهون السكرية والبروتينات السكرية المغمورة في الطبقة الخارجية للغشاء البلازمي.

كبة Glomerulus تجمع من الشعيرات الدموية تحيط به محفظة بومان.

كتلة حشوية visceral mass أعضاء داخلية في التجويف الجسمي للحيوانات.

كتلة حيوية biomass الكتلة الإجمالية لكل المخلوقات الحية لجماعة معينة، والمنطقة، أو أي وحدة أخرى تمّ قياسها.

كربلة (مدقة) carpel عضو يشبه الورقة في مغطاة البذور الذي يغلف واحدة أو أكثر من البويضات.

كربوهيدرات carbohydrate مركب عضوي يتكون من سلسلة أو حلقة من ذرات الكربون التي ترتبط بذرات الهيدروجين، والأكسجين بنسبة تقريبية 1:2؛ ولها الصِّيغة العامة $(CH_2O)n$، وتشمل الكربوهيدرات: السكريات، والنشا والجلايكوجين، والسليلوز.

كروماتيد chromatid أحد الخيطين الشقيقين للكروموسوم المتضاعف يرتبطان معًا في نقطة السنترومير.

كروماتيد شقيق sister chromatid واحدة من نسختين متطابقتين لكل كروموسوم، تبقى متصلة عند منطقة السنترومير، وتنتج عند تضاعف الكروموسوم من أجل الانقسام المتساوي؛ بشكل مشابه، واحدة من النسختين المتطابقتين لكل كروموسوم من الكروموسومات المتماثلة الموجودة في الرباعي في الانقسام المنصف (الاختزالي).

كروماتين chromatin وهو مُعقّد من DNA والبروتين، يؤلف الكروموسومات في الخلايا حقيقية النواة، يأخذ الكروماتين شكلًا غير لولبي ملتفًّا إلى حد كبير (بدرجة كبيرة) ويحتل نواة الخلية في الطور البيني، ويتكثف ليشكل الكروموسومات المرئية في الطور التمهيدي.

كروماتين الحقيقي Euchromatin جزء من الكروموسوم في حقيقيات النوى يتم استنساخه إلى mRNA؛ يحتوي هذا الجزء على الجينات النشيطة غير المكثفة بشكل كبير في أثناء مرحلة الطور البيني.

كروماتين متغاير heterochromatin جزء من الكروموسوم في حقيقيات النوى لا يتم استنساخه إلى RNA؛ ويبقى متراصًا في الطور البيني، ويُصبغ بشكل كثيف في التحضيرات النسيجية.

كروموسوم chromosome أداة عن طريقها تنقل المعلومات الوراثية من جيل إلى الجيل اللاحق؛ يتألف الكروموسوم في خلية البكتريا من حلقة واحدة من DNA؛ في الخلايا حقيقية النواة يتألف كل كروموسوم من جزيء DNA خيطي مفرد وبروتينات رابطة.

كروموسوم X Chromosome X واحد من الكرموسومين الجنسيين في الثدييات وذبابة الفاكهة، تمتلك الأنثى كروموسومي X.

كروموسوم Y chromosome Y واحد من الكروموسومين الجنسيين في الثدييات وذبابة الفاكهة، يمتلك الذكر كروموسومين؛ X و Y. يحدد الكروموسوم Y الذكورية.

كروموسوم مماثل homologue زوج من الكروموسومات من النوع نفسه موجودان في الخلايا ثنائية المجموعة الكروموسومية؛ تأتي نسخة من كل زوج متماثل من الجاميت القادم من الأم والنسخة الأخرى من الجاميت القادم من الأب. تشكل هذه الجاميتات الزيجوت.

كروموسومات جسمية 22 autosome زوجًا من أصل 23 زوجًا من الكروموسومات لدى الإنسان متطابقة في الذّكر والأنثى.

كروموسومات جنسية sex chromosome الكروموسومات المتعلقة بالجنس، في الإنسان، الكروموسومات الجنسية X وY.

كلوروفيل chlorophyll من الصبغات الأساسية التي تمتص الضوء في البناء الضوئي، يمتص الكلوروفيل أ الأضواء الزرقاء- البنفسجية والحمراء من الطيف المرئي، والكلوروفيل ب هي صبغة مساعدة للكلوروفيل أ، تمتص الأضواء الزرقاء والبرتقالي- الأحمر. ولا تقوم هذه الصبغات بامتصاص الضوء الأخضر (500–600 nm).

كلية kidney في الفقريات، العضو الذي يقوم بتصفية الدم وإزالة الفضلات النيتروجينية، ويعمل أيضًا على تنظيم اتزان الماء والمواد المذابة في بلازما الدم.

كمبيوم الفلين cork cambium مرستيم جانبي يشكل الأدمة المحيطية تنتج الفلين (الكمبيوم الفليني) نحو السطح (الخارج) للنبات والأدمة الفلينية نحو الداخل.

كمبيوم وعائي vascular cambium في النباتات الوعائية، غلاف أسطواني من الخلايا المرستيمية التي تنقسم لإعطاء اللحاء الثانوي الخارجي والخشب الثانوي الداخلي؛ تنشيط الكمبيوم الوعائي يزيد من قطر الساق والجذر.

كودون البدء start codon القواعد النيتروجينية الثلاث AUG، التي تشير إلى مكان بدء عملية ترجمة mRNA، هذا الكودون أيضًا يشفّر للحمض الأميني ميثيونين (Met).

كودون التوقف stop codon أي واحد من الكودونات الثلاثة UAA، UAG، UGA التي تشير إلى نقطة توقف عملية ترجمة mRNA.

كودون مضاد anticodon ترتيب النيكليوتيدات الثلاثة في الناقل tRNA والتي تتمم كودونًا معينًا في mRNA الخاصة بنقل حمض أميني معين.

كودونات عديمة المعنى nonsense codon واحد من الكودونات الثلاثة UAA، UAG، UGA التي لا يتم التعرف إليها عن طريق tRNA، لذلك تستخدم بوصفها إشارات "توقف" في رسالة mRNA لإنهاء عملية الترجمة.

كونيديا conidia خلايا لاجنسية أنتجت سبورات فطرية.

كيراتين keratin بروتين ليفي قاس، يتشكل في أنسجة البشرة العلويّة، ويتم تعديله ليعطي الجلد، والريش، والشعر، وتراكيب قاسية مثل القرون والأظافر.

كيس التوازن Statocyst مستقبل حسّي حساس للجاذبية والحركة.

كيس الصفن scrotum الكيس المحتوي على الخصيتين في معظم الثديات.

كيس المح yolk sac الغشاء الذي يحيط بمح البيضة، ويعمل على إيصاله (الغني بالمواد الغذائية) إلى الجنين عن طريق الأوعية الدموية.

كيس خيطي لاسع nematocyst تركيب يشبه «الحربون» موجود في الخلايا اللاسعة لحيوانات قبيلة اللاسعات، التي تضم الهلام البحري ومجموعات أخرى، عند إطلاق الكيس الخيطي اللاسع لمحتوياته يعمل هذا على لسع الفريسة والمساعدة بالإمساك بها.

كيلوسُعر kilocalorie وحدة تستخدم لوصف كمية الحرارة اللازمة لرفع درجة حرارة كيلوجرام من الماء درجة مئوية واحدة ($1^{\circ}C$)؛ واحد كيلوسعر = 1000 سُعر.

كيوتين (جليدين) cutin في النباتات، طبقة دهنية أنتجت من قبل البشرة التي تكون الكيوتكل على السطح الخارجي.

ل

لِجنين lignin مبلمر عالي التّشعُّبات يدخل في تركيب جدار الخلية، ويجعله أكثر صلابة، وهو مُكوّن مهم مِن مُكوّنات الخشب.

لاسع أو شوكة ذيلية telson شوكة ذيلية لجراد البحر والجمبري.

لاسيلوميات aceolomate حيوانات ليس لديها تجويف الجسم مثل شعبة الديدان المفلطحة.

لاصقات cohesins بروتين معقد يحمل الكروماتيدات الشقيقة معًا خلال انقسام الخلية، تحطيم هذا البروتين في السنترومير في أثناء الطّور الانفصاليّ للانقسام المتساوي يسمح للكروماتيدات الشقيقة بالحركة.

لاهوائية anaerobic أي عملية تحدث بغياب الأكسجين مثل التخمر.

لحاء phloem في النباتات الوعائية، نسيج موصل للغذاء يتكون من الخلايا الغربالية، و أنواع عدة من الخلايا البرنشيمية، والألياف، والخلايا الصخرية (الحجرية).

لقاح DNA vaccine DNA نوع من اللقاح يستخدم DNA من فيروس أو بكتيريا لإثارة الاستجابة الخلوية المناعية.

لوامس قدمية pedipalps زوج من الزوائد المتخصصة توجد في العنكبوتيات، في ذَكَر العنكبوت أعضاء تزاوج متخصصة للإمساك بالأنثى، لكن عند العقارب كلابات كبيرة.

لوفوفور lophophore تاج على شكل حذوة فرس، يتكون من زوائد هدبية. يحيط هذا التركيب بفم بعض أنواع الحيوانات حلزونية التفلج. يشاهد في شعبة عضديات الأرجل وشعبة الحيوانات الزهرية.

ليمف Lymph في الحيوانات، سائل عديم اللون ينشأ (يُشتق) من الدم عن طريق عملية تدعى الترشيح من خلال جدران الشعيرات الدموية الموجودة في الأنسجة.

م

مُحلّل الدهون (الليبيز) Lipase أنزيم يعمل على تحليل الدهون.

مُشغل Operator موقع مُنظم موجود على DNA يرتبط به المثبط، ليمنع البدء في عملية النسخ أو يقلله.

مُنتجات الميثان methanogens بكتيريا بائية إجبارية قديمة تنتج الميثان.

ما بعد السركاريا metacercaria الشكل المتكيس ليرقة دودة الكبد الشرقية، توجد في الأنسجة العضلية للحيوانات المصابة، وعند تناول هذه العضلات تتحل الحويصلات في الأمعاء، وتنطلق الدودة إلى جسم المضيف الجديد.

مادة التفاعل (أساسية) substrate الجزيء الذي يعمل عليه الأنزيم.

مادة مولدة غروية colloblast نوع خاص من الخلايا وجدت في عدد من أعضاء قبيلة حاملات الأمشاط، تنفجر عندما تلامس عوالق حيوانية معطية مادة لاصقة قوية تساعد على الإمساك بالفريسة.

ماص للحرارة Endergonic تعبير يُستخدم لوصف تفاعل تمتلك فيه النواتج طاقة أكبر من المتفاعلات، لهذا فإن الطاقة الحرة يجب أن تضاف للتفاعل من مصادر خارجية؛ ليتمكن التفاعل من الحدوث.

مبدأ الإقصاء التّنافسي competitive exclusion فرضية تنص على أن نوعين لهما المتطلبات البيئية المتماثلة، لايمكن أن يعيشا أو يوجدا في المكان نفسه إلى الأبد، وأن النوع الذي يستعمل المصادر النادرة بفاعلية أكبر سيزيل الآخر، وأيضًا تعرف بوصفها قاعدة جاوس.

مبدأ التقتير أو الاقتصاد Principle of Parsimony (مبدأ ينص على أن العلماء يفضلون الفرضية التي تتطلب أقل عدد من الافتراضات).

مبرد radula شبيه باللسان يوجد في أغلب الرخويات.

مبلمر Polymer جزيء يتكون من عدة وحدات جزيئية متشابهة أو متطابقة، النشا مبلمر من الجلوكوز.

مبلمر RNA polymerase RNA أنزيم يحفز بناء جزيء RNA الرسول، ويملك تسلسلًا مكملًا لجزيء DNA المستخدم بوصفه قالبًا. انظر إلى نسخ DNA.

مبلمر DNA polymerase DNA نوع من الأنزيمات يقوم بصناعة DNA من قالب موجود أصلًا. كلها تبدأ التصنيع بالاتجاه من 5 ← 3، ويحتاج هذا التصنيع إلى بادئ ليتم البدء بصنع DNA.

مبيض ovary (1) في الحيوانات، العضو المنتج للبيوض (2) في النباتات الزهرية، الجزء القاعدي المنتفخ من الكربلات (الخباءات) الذي يحتوي على البيوض، المبيض ينضج ليعطي الثمرة.

متجازئات الحالة الطبولوجية Topoisomerases أي صنف من الأنزيمات القادرة على تغير الحالة الطوبولوجية لـ DNA لتحريره من جهد الالتواء الناتج من فك التفاف.

متجانسة الأبواغ homosporous في بعض النباتات، إنتاج نوع واحد فقط من الأبواغ، وليس أنواعًا متمايزة. قارنها مع مختلفة الأبواغ.

متصلة contig قطع متصلة من DNA جمعت بطريق تحليل التعاقبات المتداخلة من القطع الصغيرة.

متعادل الأسموزية (التركيز) isosomatic ظرف يكون به التركيزان الأسموزيان لمحلولين متساويين، لهذا لا يكون هناك محصلة حركة للماء بين هذين المحلولين باستخدام الخاصية الأسموزية.

متعددة الأصول Polyphyletic في تصنيف شجرة نشوء الأنواع، المجموعة التي لا تضم السلف المشترك الأحدث لكل أفراد المجموعة.

متغاير النوى heterokaryotic في الفطريات، امتلاك نوعين

متميزين وراثيًّا من الأنوية في الخيط الفطري نفسه.

متك anther جزء من السداة يحمل حبوب اللقاح في أزهار نباتات مغطاة البذور.

متماثل الجينات homozygous امتلاك أليلين متماثلين للجين نفسه، يستخدم هذا التعبير لمكان خاص أو أكثر، "مثل، متماثل الجينات بالنسبةإلى الموقع W" (الطراز الجيني يكون W/W or w/w).

متنحٍّ recessive الأليل الذي يعبر عن نفسه فقط عندما تكون الجينات متماثلة، و"يختفي" عندما يعبر عن الجين السائد في حالات الجينات غير المتماثلة.

متنفسات spiracle فتحات في القصبات الهوائية لمفصليات الأرجل.

متوازية الأصل Paraphyletic في نشوء الأنواع، المجموعة التي تضم السلف المشترك الأكثر حداثة لكل أفراد المجموعة، ولكن ليس كل ما تحدر منه.

مثانة السباحة Swim bladder عضو موجود في الأسماك العظمية فقط. تساعد الأسماك على تنظيم الطفو عن طريق زيادة أو إنقاص الغاز في المثانة من خلال المريء أو شبكة متخصصة من الشعيرات الدموية.

مثبط inhibitor مادة ترتبط مع الأنزيم، وتقلل من نشاطه.

مثبط Repressor بروتين ينظم عملية نسخ DNA عن طريق منع مبلمر RNA من الارتباط بالمحفز ونسخ الجين البنائي. انظر المُشغل.

مثبط الموقع المغاير allosteric inhibitor المادة التي ترتبط في الموقع المغاير، وتوقف نشاط الأنزيم.

مثبطات تنافسية competitive inhibitor مثبطات ترتبط بالموقع النشط نفسه بوصفها مادة تفاعل للأنزيم، وبذلك تتنافس مع مادة التفاعل.

مثبطات غير تنافسية non- competitive inhibitors مثبطات ترتبط في مواقع غير الموقع النشط للأنزيم مُغيرةً شكل الأنزيم، وبذلك لا تستطيع الارتباط بالمادة المتفاعلة.

مثلية النوى homokaryotic في الفطريات، امتلاك الخيوط أنوية متشابهة وراثيًّا.

مجتمع community جميع الأنواع التي تعيش في بيئة مشتركة، وتتفاعل مع بعضها.

مجتمع بيولوجي (مجتمع حيوي) biological commu-nity كل الجماعات من الأنواع المختلفة التي تعيش معًا في مكان واحد، على سبيل المثال، كل الجماعات التي تعيش أو تسكن في المروج الجبلية.

مجموعة سكانية population مجموعة من الأفراد من النوع نفسه تحتل منطقة معينة في الزمن نفسه.

مجموعة الفوسفات غير العضوية inorganic phosphate جزيء فوسفات لا يكون جزءًا من جزيء عضوي، تضاف مجموعة الفوسفات غير العضوية، وتزال في أثناء تكوين جزيء ATP وهدمه وفي تفاعلات خلوية أخرى.

مجموعة وظيفية Functional group مجموعة جزيئية مرتبطة بالهيدروكربونات، وتمنح خصائص كيميائية محددة للمركبات التي تحتويها. من الأمثلة مجموعات الهيدروكسيل، والكاربونيل، والأمين.

محافظ جاميتية Gametangium الخلية أو العضو الذي يتم تشكُّل الجاميتات داخله.

محافظة على الموقع conservation of synteny المحافظة (صيانة) ترتيب قطع DNA على مر الزمن التطوري في الأنواع المتقاربة.

محاكاة باتيسية Batesian mimicry إستراتيجية للبقاء. فيها، مخلوقات حية وغير سامة ولذيذة المذاق تشابه أو تحاكي نوعًا آخر من المخلوقات الحية غير اللذيذة أو السامة، كلا النوعين يُظهر ألوانًا تحذيرية.

محب الماء hydrophilic الترجمة الحرفية «عشق الماء». وصف للمواد الذائبة في الماء. هذه المواد لا بد أن تكون مستقطبة أو مشحونة (أيونات).

محتوى جيني (الجينوم) Genome كامل تعاقبات DNA في المخلوق.

محتوى الطاقة Enthalpy في التفاعل الكيميائي، الطاقة الموجودة في الروابط الكيميائية للجزيء، ويرمز لها H؛ في التفاعل الخلوي، الطاقة الحرة تساوي محتوى الطاقة للجزيئات المتفاعلة في التفاعل.

محدِّد الشكل Morphogen جزيء إشارة ينتج عن طريق المنطقة الجينية المنظمة، يخبر الخلايا المحيطة بمقدار بُعدها عن المنظم، ومن ثم يحدد المواقع النسبية للخلايا خلال التطور الجنيني.

محركات خلوية (الليمفوكاين) Lymphokine جزيئات منظمة تُفرز من الخلايا الليمفية. في الاستجابة المناعية، تُفرز الخلايا المساعدة T هذه المحركات لإطلاق الاستجابة الخلوية المناعية.

محفز promoter تسلسل من DNA يزود مبلمر RNA بموقع للتعرف والارتباط للبدء بعملية نسخ الجين، يقع هذا المحفز فوق موقع بداية النسخ (في الاتجاه المعاكس لاتجاه النسخ).

محفظة الأبواغ sporangium تركيب يتم فيه إنتاج الأبواغ.

محفظة جاميتية أنثوية archegonium, pl. arche-gonia عضو عديد الخلايا عند قمة النبات الجاميتي في الحزازيات وبعض النباتات الوعائية ينتج البيض.

محفظة الفيروس (المحيفظة) capsid الغلاف البروتيني الخارجي الذي يحيط بالفيروس طبقة جيلاتينية تحيط بالجدار الخلوي في البكتيريا.

محفظة بومان Bowman's capsule في كلية الفقريات وحدة تشبه البالون (قمعية الشكل) من الوحدات الأنبوبية الكلوية التي تحيط بالكبة.

محلق الأدنيل adenylyl cyclase أنزيم ينتج كميات هائلة cAMP من ATP، يقوم cAMP بدور الرسول الثاني في الخلية المستهدفة.

محلل البروتين Protease أنزيم يقوم بتحطيم البروتينات عن طريق تكسير الرابطة الببتيدية، في الخلايا، محللات البروتينات تكون في العادة داخل حويصلات مثل الأجسام الحالّة.

محللات خارجية Exonuclease أنزيم قادر على قطع روابط الفسفودايستر بين النيوكليوتيدات الواقعة على أطراف سلسلة DNA. يسمح هذا بإزالة النيوكليوتيدات بشكل متتالٍ من نهاية DNA.

محللاتٌ داخلية Endonuclease أنزيم قادر على قطع روابط الفسفودايستر الموجودة بين النيوكليوتيدات الواقعة داخليًّا في سلسلة DNA.

محلول المنظم buffer مادة تُقاوم التغيرات في pH. تعمل على إطلاق أيونات الهيدروجين عند إضافة قاعدة وامتصاص أيونات الهيدروجين عند إضافة حمض.

محلول ذو تركيز عالٍ من المذاب hypertonic محلول ذو تركيز عالٍ من المذاب مقارنة مع الخلية. تفقد الخلية الماء الموجود بداخلها إذا وضعت بمحلول ذي تركيز عالٍ من المذاب.

محلول ذو تركيز منخفض من المذاب hypotonic محلول ذو تركيز منخفض من المذاب مقارنة مع الخلية. تكتسب الخلية الماء إذا وضعت في محلول ذي تركيز منخفض من المذاب.

محلول متعادل التركيز للمادة المذابة isotonic محلول يحتوي على تركيز المادة المذابة نفسها كما هو داخل الخلية. إذا وضعت خلية في مثل هذا المحلول فإنها تكتسب ماء أو تفقده بالمقدار نفسه.

محور axon امتداد سيتوبلازمي من جسم العصبون. ويبدأ المحور عادة غير متفرع، ولكنه يعطي أفرعًا جانبية تتصل بالخلايا المجاورة. أما عند نهايته فإنه يعطي أفرعًا دقيقة عدة تنتهي بنهايات منتفخة تدعى الأزرار التشابكية. ينقل السيالات بعيدًا عن جسم الخلية على طول المحور Axon الى عصبون آخر أو غدة أو خلية عضلية.

مخ cerebrum الجزء من دماغ الفقريات (الدماغ الأمامي) الذي يحتل الجزء العلوي من الجمجمة، والذي يتألف من نصفي كرة مخ يرتبطان معًا عن طريق الجسم الصلب. وهو مركز الربط الأولي في الدماغ. وينسق ويعالج المدخلات الحسية إضافة إلى تنسيقه الاستجابات الحركية.

مخاريط cone في النبات، تركيب تكاثري للصنوبريات في الفقريات، نوع من العصبونات الحساسة للضوء في الشبكية مسؤولة عن إدراك الألوان مع التمييز الأكثر حدة للتفاصيل.

مختلف الأبواغ heterosporous في النباتات الوعائية، امتلاك نوعين من الأبواغ: صغيرة وكبيرة.

مخروط شرياني conus arteriosus الحجرة الأمامية القصوى للقلب الجنيني في الحيوانات الفقارية.

مخلق ATP synthase ATP أنزيم مسؤول عن تصنيع ATP في غشاء الثايلاكويد للبلاستيدات الخضراء، حيث يكوّن قناة تسمح للبروتونات بالمرور من خلالها إلى اللُّحْمَة، حيث تبرز هذه القنوات على السّطح الخارجي لغشاء الثايلاكويد. عند مرور البروتونات عبر هذه القنوات خارجة من الثايلاكويدات يتم فسفرة ADP وتحويله إلى ATP الذي يغادر إلى اللُّحْمَة.

مخلِّق معقد tRNA والحامض الأميني aminoacyl-tRNA synthetase أنزيمٌ يقوم بعملية الربط بين الحمض الأميني وtRNA، وهناك أنزيم خاص بكلٍّ حمض من الأحماض الأمينية العشرين.

مخلوق عابر الجينات transgenic organism مخلوق حي أُدخل فيه جين دون حدوث تزاوج تقليدي، بل عن طريق تقنيات الهندسة الوراثية.

مخلوقات أعماق البحار Pelagic مخلوقات حرة السباحة (الحركة)، عادةً ما تعيش في المحيطات المفتوحة.

مخيخ cerebellum منطقة الدماغ الخلفي في دماغ الفقريات الذي يقع إلى الأعلى من النخاع المستطيل (ساق الدماغ) وخلف الدماغ الأمامي؛ يدمج المعلومات عن موقع الجسم والحركة، ينسق أنشطة العضلات، ويحافظ على توازن الجسم.

مدار orbital منطقة حول نواة الذرة مع احتمال عالٍ لوجود الإلكترونات فيها، مواقع الإلكترونات يمكن وصفها فقط بهذه التوزيعات الاحتمالية.

مدق pistil العضو المركزي للأزهار، يتكون عادة من المبيض، والقلم، والميسم؛ يمكن أن يتكون المدق من واحد أو أكثر من الكربلات، ويعرف بشكل أفضل بالمتاع.

مدى العائل host range مدى المخلوقات التي يقوم فيروس معين بإصابتها.

مذاب solute جزيئات تذوب في المحلول. قاعدة عامة، المذاب يذوب في محاليل متشابهة من ناحية القطبية. على سبيل المثال الجلوكوز (قطبي) يذوب (يكون روابط هيدروجينية مع الماء) في الماء (قطبي أيضًا) ولكن ليس في الزيت النباتي (غير قطبي).

مذرق cloaca في بعض الحيوانات، مخرج مشترك للفضلات من الأجهزة: الهضمي، والتكاثري، والبولي. في حيوانات أخرى المذرق ربما يعمل بوصفه قناة تنفسية أيضًا.

مذيب solvent الوسط الذي يذوب فيه واحد أو أكثر من المذاب.

مرافق الأنزيم coenzyme جزيء عضوي غير بروتيني مثل NAD يؤدي دور مساعد في عمليات تحفيز الأنزيمات، عادة يعمل بوصفه مانحًا أو مستقبلًا للإلكترونات.

مربع بانيت Punnet squard طريقة بيانية لإظهار الطرز الجينية والشكلية المحتملة للتزاوجات الوراثية.

مرستيم أساسي Ground meristem المرستيم الأولي، أو النسيج المرستيمي المُعطى لجسم النبات (ما عدا البشرة والأنسجة الوعائية).

مرستيم جانبيّ lateral meristems في النباتات الوعائية، النسيج المرستيمي الذي يعطي الأنسجة الثانوية، والكمبيوم الوعائي، وكمبيوم الفلين.

مرستيم سلاميّ intercalary meristem نوع من أنواع النسيج المرستيمي يظهر في سلاميات الساق (المسافات بين ارتباطات الأوراق) لبعض النباتات مثل الذرة وذيل الحصان. هذا المرستيم مسؤول عن إطالة السلاميات.

مرستيم قميّ apical meristem خلايا متخصصة توجد في سيقان النباتات الوعائية وجذورها، ويقع المرستيم القمي في نهايات (قمم) السيقان والجذور، وفي أوقات النمو، تنقسم خلايا المرستيم القمي، وتضيف باستمرار المزيد من الخلايا على هذه القمم.

مرستيمات meristems أنسجة نباتية غير متمايزة تنشأ منها خلايا جديدة.

مرستيمات أولية primary meristem أي واحد من المرستيمات الثلاثة التي تُصنع عن طريق المرستيم القمي، وتعطي الأدمة، والأنسجة الوعائية، والنسيج الأساسي.

مرض السرطان cancer النمو المفرط وانقسام الخلايا الناتجان من فشل انقسام الخلية أو خللها.

مرض تنفسي حاد سارس Severe Acute Respiratory Syndrome عدوى تصيب الجهاز التنفسي، وتسبب معدل وفاة نسبته 8% ناتج من الإصابة بفيروسات تويجية.

مركبات أيضية ثانوية secondary metabolites جزيئات لا تتدخل مباشرة في النمو، والتطور، والتكاثر للمخلوقات الحية. في النباتات، هذه الجزيئات تضم الكافيين، والنيكوتين، وحمض التانيك، والمنثول، وتقلل من نشاط آكلات النباتات.

مركز التفاعل Reaction center معقد بروتيني عابر للغشاء في النظام الضوئي، يعمل على استقبال الطاقة من المعقد الهوائي التي تهيج إلكترونًا ينتقل بعد ذلك إلى جزيء مستقبل.

مسار لاحيوي apoplast route مسار حركة الماء والأملاح المعدنية من خلال جدران الخلايا والفراغات بينها، ويتجنب الانتقال عبر الأغشية في جذور النباتات.

مسار حيوي symplast route في جذور النبات، مسار لحركة الماء والمعادن ضمن سيتوبلازم الخلية، ويمر خلال البلاسمودسماتا التي تربط الخلايا مع بعضها.

مسار عبر غشائي transmembrane route في جذور النبات، مسار لحركة الماء والمعادن التي تعبر غشاء الخلية وأيضًا غشاء الفجوات في داخلها.

مسار كيميائي حيوي biochemical pathway سلسلة من التفاعلات الكيميائية التي تصبح نواتج التفاعل الواحد، المادة المتفاعلة للتفاعل الذي يليه، تفاعلات دورة كربس هي مسار كيميائي حيوي.

مساعدات التكتل (قوصَرة) تجمع كروي لجزيئات الدهون في الماء، حيث تتجمع معًا بتأثير القوة الكارهة للماء.

مساعدات المنشط coactivator بروتين وظيفته ربط منشطات الاستنساخ مع معقد الاستنساخ الذي يتألف من أنزيم مبلمر RNA الثاني وعوامل الاستنساخ العامة.

مسامات عدسية Lenticels مناطق إسفنجية في الأسطح الفلينية للساق، والجذور، وأجزاء أخرى من النباتات تسمح بتبادل الغازات بين الأنسجة الداخلية والجو المحيط من خلال الأدمة المحيطة.

مستقبل خارجي Exteroceptor مستقبل يتهيج عن طريق المنبهات القادمة من العالم الخارجي.

مستقبلات الألم Nociceptors شجيرات عصبية تعمل كمستقبلات استجابة لمحفزات الألم.

مستقبلات داخلية interoceptor مستقبلات تقوم بالإحساس بالمعلومات الخاصة بالجسم نفسه، وظروفه الداخلية، ووضع أطراف الجسم.

مستقبلات خاصة Proprioceptors في الفقريات، مستقبلات حسّية تستشعر موقع الجسم وحركته.

مستقبلات داخل الخلية intracellular receptor مستقبلات تربط رابطًا داخل الخلية، مثل مستقبلات NO، والهرمونات الستيرويدية، وفيتامين D، وهرمونات الغدة الورقية.

مستقبلات سطح الخلية cell-surface receptor بروتين على سطح الخلية يربط جزيء إشارة، ويحول إشارة خارج الخلية إلى إشارة داخل الخلية.

مستقبلات ضوئية Photoreceptors خلايا حسّية حساسة للضوء.

مستقبلات غشائية membrane receptor مستقبلات إشارات موجودة على شكل بروتينات كاملة في غشاء الخلية. مثال عليها، GPCRs القنوات الأيونية المبوبة كميائيًّا الموجودة في العصبونات، وRTKs.

مستقبلات مقترنة (مرتبطة) ببروتين G G-Protein-Coupled receptor (GPCR). مستقبل يعمل من خلال بروتين G ذي القطع الثلاث لينشط البروتينات الهدف. تعمل هذه البروتينات بدورها على تنشيط أنزيمات تقوم بإنتاج رُسلٍ ثانية مثل cAMP أو IP_3.

مستقبلات نووية nuclear receptors مستقبلات داخل خلوية توجد في كل من السيتوبلازم والنواة. يكون موقع عمل معقد (الهرمون – المستقبل) في داخل النواة، حيث يتم من خلالها تعديل التعبير الجيني.

مستودع جيني Gene Pool جميع الأليلات التي يمتلكها أو الموجودة في النوع.

مستوى الطاقة trophic level خطوة من خطوات انتقال الطاقة خلال النظام البيئي.

مستوى طاقة محدد Energy Level مستوى محدد من الطاقة يمتلكه الإلكترون في الذرة. لتغيير مستوى الطاقة المحدد، على الإلكترون امتصاص أو إطلاق طاقة.

مشيمة (1) placentaفي النباتات الزهرية، الجزء من جدار المبيض الذي ترتبط به البذور أو البيوض (2) في الثدييات، نسيج يتكون من بطانة الرحم ومن أغشية أخرى عن طريقها يتغذى الجنين (مخلق فيما بعد) في أثناء وجوده بالرحم، ومن خلالها تنقل الفضلات إلى الخارج.

مصاوغ isomer واحدة من مجموعة من الجزيئات لها صفات جزيئية متشابهة إلاّ أنها تختلف في الترتيب التركيبي (الأشكال)، مثل الجلوكوز والفركتوز.

مصفاة Madreporite صفيحة تشبه الغربال على سطح شوكيات الجلد، يتم من خلالها دخول الماء إلى النظام المائي الوعائي.

مصفوفة DNA microarray DNA مصفوفة من قطع DNA على شريحة مجهرية أو قطعة من السليكون، تُستخدم في تجارب التهجين باستعمال mRNA أو DNA معلّم لتحديد الجينات النشطة من غير النشطة، أو وجود تسلسل معين أو غيابه.

مطابق أسموزيًا Osmoconformer حيوان يحافظ على التركيز الأسموزي لسوائل جسمه تقريبًا بنفس مستوى البيئة المحيطة التي يعيش بها.

مطاعيم تحت الوحدة subunit vaccines نوع من المطاعيم يُنتج عن طريق استخدام تحت وحدة من البروتين الفيروسي الموجود في غلاف الفيروس لإنتاج استجابة مناعية ضده، ومفيد لمنع الأمراض الفيروسية مثل الالتهاب الكبدي من نوع B.

مطفِّر أو مسبب الطفرة Mutagen عامل يحفز التغيرات في DNA (طفرات)، يشمل عوامل فيزيائية تدمر DNA وعوامل كيميائية تغير القواعد النيتروجينة في DNA.

معادن ثقيلة Heavy metal أي من العناصر المعدنية التي تملك عددًا ذريًّا عاليًا، مثل الزرنيخ، والكادميوم، والرصاص،.. إلخ. الكثير من المعادن الثقيلة تُعدّ سامة للحيوانات حتى بكميات قليلة.

معالجة نباتية للملوثات phytoremediation عملية استخدام النباتات من أجل إزالة الملوثات من التربة والماء.

معراة البذور Gymnosperms نباتات بذرية تحتوي على بذور غير محاطة بالمبيض. المخروطيات هي من معراة البذور.

معزز Enhancer موقع ارتباط بروتين تنظيمي على جزيء DNA بعيد عن مكان المحفز ومكان بدء التصنيع في عملية الاستنساخ الجيني.

معقد b6-f complex b6-f انظر معقد سيتوكروم Cyto-chrome b6-f.

معقد الاستنساخ Transcription complex معقد يضم مبلمر RNA الثاني إضافة إلى المنشطات الضرورية، مرافقات المنشطات، وعوامل أخرى تدخل بشكل نشط في نسخ DNA.

معقد الأنزيم والمادة الأساسية (مادة التفاعل) Enzyme-substrate complex معقد يتكون عند ارتباط الأنزيم بمادته الأساسية. لهذا المعقد شكل مغاير لشكل الأنزيم قبل الارتباط.

معقد التشابك الخيطي synaptonemal complex شبكة بروتينية تتكون بين الكروموسومين المتماثلين في الطور التمهيدي الأول من الانقسام الاختزالي، تعمل على حمل الكروموسومات المتضاعفة بشكل دقيق بالنسبة إلى بعضها حيث يحدث ازدواج قواعد تتشكل بين الكروماتيدات غير الشقيقة من أجل حدوث عملية العبور التي تكون عادةً في داخل التسلسل الجيني.

المعقد المُعزز للطور الانفصالي anaphase-promoting complex APC مركب من البروتين وظيفته إطلاق الطور الانفصالي نفسه. حيث تكون الكروماتيدات الشقيقة عند الطور الاستوائي مُمسكة ببعضها بعضًا عن طريق البروتين المُعقد اللاصق. لا يعمل بشكل مباشر على اللاصق، ولكنه على العكس، يعمل على إعداد بروتين يُسمى الضامن (سِكيورين) Securin يعمل على تحطيم معقدات اللاصقات التي تربط سنترومير الكروماتيدات، وتتحرر الكروماتيدات الشقيقة، وتتحرك نحو قطبي الخلية.

معقد هوائي antenna complex يُسمى أيضًا المعقد المجمِّع للطاقة الضوئية، يتكون هذا المعقد من شبكة من جزيئات الكلوروفيل المرتبطة معًا، والمحمولة على مجموعة من البروتينات الموجودة في أغشية الثايلاكويد و توجد كميات متفاوتة من الأصباغ الثانوية ضمن هذا المعقد. تترتب جزيئات الأصباغ بشكل مثالي لتجميع الطّاقة المتوافرة في فوتونات الضّوء القادمة من أشعة الشمس، وتوجيه هذه الطّاقة نحو مركز التفاعل.

معقد سيتوكروم cytochrome b6-f complex b6-f مضخة بروتونية وجدت ضمن غشاء الثايلاكويد. هذا المعقد يستعمل طاقة من الإلكترونات النشطة و ذات الفعالية العالية لضخ البروتونات من اللحمة (الستروما) في حجيرة الثايلاكويد.

معقدات متعددة الأنزيم Multienzyme complexes تَجمُّع يتألف من أنزيمات عدة تحفز خطوات مختلفة في تسلسل من التفاعلات. تقارب هذه الأنزيمات المتقاربة يُسرع العملية الكلية، ويجعلها أكثر فاعلية.

معي بدائي archenteron التجويف الرئيس لجنين الفقريات في مرحلة الجاستريولا والمبطن بالأندودرم التي تفتح إلى الخارج، وتمثل تجويف القناة الهضمية مستقبلاً.

مغازل spinnerets أعضاء عند النهاية الخلفية لبطن العنكبوت يفرز سائلًا بروتينيًّا يصبح حريرًا.

مغذيات صغيرة micronutrient معادن يحتاج إليها النبات من أجل النمو بكميات قليلة، مثل الحديد، والكلور، والنحاس، والمنجنيز، والزنك، والمولبيدينم، والبورون.

مغذيات كبيرة macronutrient عناصر لاعضوية يحتاج إليها النبات من أجل النمو بكميات كبيرة، مثل النيتروجين، والبوتاسيوم، والكالسيوم، والفوسفور، والماغنسيوم، والكبريت.

مغزل spindle تركيب مكوّن من أنيبيبات دقيقة تُشعّ من أقطاب الخلية المنقسمة، وترشد الكروماتيدات الشقيقة إلى القطبين.

مغطاة البذور angiosperms نباتات وعائية مزهرة، تحاط بويضاتها بنسيج ثنائي الكروموسوم يدعى المبيض وتشكل ثمارًا.

مفاصل معلّقة Anchoring junctions نوع من الخلايا الرابطة تربط الهيكل الخلوي للخلية بصورة ميكانيكية بالهيكل الخلوي للخلايا المجاورة، أو إلى المادة بين الخلوية الواقعة خارج الخلايا. توجد هذه المفاصل بشكل شائع في الأنسجة التي تتعرض لشد ميكانيكي كالعضلات، والأنسجة الطلائية في الجلد.

مفاصل أدهيرين adherins junction بروتينات ليفية عبر الأغشية، تربط المادة البنية خارج الخلايا بالهيكل الخلوي داخلها، توجد في الأنسجة التي تتعرض لشد ميكانيكي عالٍ كالجلد.

مفاصل محكمة tight junctions منطقة يحدث فيها اندماج حقيقي بين الأغشية البلازمية لخليتين حيوانيتين متجاورتين تمنع المواد من التسرب (المرور) بين الأنسجة.

مفسفر تايروسين المستقبل receptor tyrosine kinase مجموعة متنوعة من المستقبلات الغشائية. عندما تنشط تمتلك نشاطًا أنزيميًّا مفسفرًا. وبشكل خاص، تعمل على فسفرة الحمض الأميني تيروسين الموجود على البروتين. تنشيط هذه المستقبلات يؤدي إلى استجابات خلوية متنوعة.

مفسفر مستقبل النبات plant receptor kinase أي مجموعة من المستقبلات الغشائية النباتية عندما تُنشّط عن طريق الارتباط بالرابط (ligand) تمتلك بعد ذلك نشاطًا أنزيميًّا مفسفرًا. هذه المستقبلات تفسفر السيرين أو الثريونين على خلاف الـ RTKs الموجود في الحيوانات الذي يفسفر التيروسين.

مفصل فجوي Gap Junction مفصل بين الخلايا الحيوانية المتجاورة يسمح بمرور المواد بين الخلايا.

مفصل عصبي عضلي neuromuscular junction تركيب يتشكل عندما يحدث تلامس بين قمة المحاور العصبية والألياف العضلية.

مفهوم النوع البيولوجي biological species concept (BSC) مفهوم يعرف النوع بوصفه مجموعة من الجماعات قادرة على التزاوج، وهي معزولة تكاثريًّا عن المجموعات الأخرى.

مفهوم النوع المعتمد على تاريخ النشوء phylogenetic species concept مفهوم يعرّف النوع بحسب العلاقات النشوئية.

مقاومة الشد tensile strength قياس قوى تماسك مادة ما، وعدم الانفصال إلى أجزاء. الماء في الأوعية النباتية الضيقة يمتلك مقاومة شد كبيرة تساعده في المحافظة على عمود الماء مستمرًّا.

مقاومة مكتسبة جهازيًّا systemic acquired resistance في النباتات، استجابة طويلة الأمد للعامل الممرض أو لهجوم آفة معينة حيث تبقى أيامًا عدة أو أسابيع، وتسمح للنبات بالاستجابة السريعة لهجوم لاحق من قبل عدد من العوامل الممرضة.

مقياس الرقم الهيدروجيني pH Scale مقياس يُستخدم من أجل قياس القاعدية والحموضة. يعرّف بأنه سالب لوغريتم تركيز أيون الهيدروجين. يتراوح من صفر إلى 14. القيمة 7 تعني متعادلًا؛ أقل من 7 تدل على الحموضة وأكثر من 7 تدل على القاعدية.

مكتبة جينومية Genomic importing مكتبة DNA المحتوية على تمثيل للمجموع الجيني الكلي للمخلوق.

مكتبةDNA فك الارتباط التزاوج المنوع DNA library disassortative mating تشكيلة من المادة الوراثية في حوامل (بلازميدات، أو فيروسات، أو كروموسوم اصطناعي) تمثل معًا خليطًا معقدًا من المادة الوراثية، مثل المحتوى الجيني بكامله أو DNA المكمل المصنوع من كل من RNA الرسول في نوع محدد من الخلايا. في البروتينات، التفكك المنعكس إلى تحت الوحدات دون تغير التركيب الثلاثي لهذه الوحدات. و تشير إلى ذوبان المركبات الأيونية في الماء. نوع من التزاوج غير العشوائي، حيث يحدث به تزاوج لأفراد مختلفة في الشكل (الظاهر) بشكل متكرر جدًا.

مكثف condensin مُعقد من البروتينات يشترك في تكثيف الكروموسومات خلال الانقسام المتساوي والانقسام المنصف (الاختزالي).

ملاءمة شاملة inclusive fitness وصف لمجموع عدد الجينات التي عبرت إلى النسل بشكل مباشر، وتلك التي عبرت بشكل غير مباشر عن طريق الأقارب بسبب الاستفادة من إيثار الفرد.

ملتحمة الاقواس synapsid أي من المجموعات البدائية في الزواحف التي تمتلك فتحات مؤقتة في الجمجمة خلف تجويف العين. عضلات الفك تلتصق بهذه الفتحات. السلف البدائي للثدييات ينتمي لهذه المجموعة.

ممبار allantois غشاء يتشكل من الطرف السفلي للقناة الهضمية في أجنة الزواحف والطيور، ويحيط بتجويف تخرج إليه النواتج الضارة للجنين، وفي بيوض بعض الحيوانات يحيط بالبيضة من الداخل، ووظيفته التنفس والتخلص من الفضلات، ويؤدي غشاء الممبار دورًا مهمًّا في تطوير المشيمة في الثدييات.

مملكة kingdom ثاني أعلى مستوى تصنيفي مُستخدم.

منخفض الأسموزية hypoosmotic ظرف يكون به المحلول ذا تركيز أسموزي منخفض مقارنة مع محلول آخر. قارن مع عالي الأسموزية.

منشط الموقع المغاير allosteric activator المادة التي ترتبط بالموقع المغاير، وتحافظ على نشاط الأنزيم، ومن ثم ترفع من نشاطه.

منشط بلازمينوجين النسيجي tissue plasminogen activator بروتين إنساني يسبب إذابة جلطات الدم، إذا تم استخدامه خلال الساعات الثلاث الأولى لحدوث الجلطات الدماغية يمكن أن يمنع الإعاقة التي تسببها هذه الجلطات.

منطقة الاستطالة zone of elongation في النبات، جزء من الجذر الناشئ يقع إلى الخلف من منطقة انقسام الخلايا، تستطيل الخلايا في هذه المنطقة عادةً مسببةً استطالة الجذر.

منطقة فعّالة Trp operon Trp في بكتيريا *E. Coli*؛ المنطقة الفعّالة التي تحوي جينات مشفرة للأنزيمات التي تصنع التربتوفان.

منطقة فعالة lac operon lac في بكتيريا*E. Coli* تحتوي المنطقة الفعالة على الجينات المسؤولة عن تصنيع الأنزيمات اللازمة لعمليات الأيض للاكتوز.

منطقة النضج zone of maturation في النبات، جزء من الجذر يقع خلف منطقة الاستطالة. تتمايز خلايا هذه المنطقة لإعطاء أنواع خلايا متخصصة.

منطقة انقسام الخلية zone of cell division في النبات، جزء من الجذر الناشئ الذي يضم المرستيم القمي الجذري والخلايا التي تقع خلفها. عادة الخلايا التي تقع في هذه المنطقة تنقسم كل 12-36 ساعة.

منطقة شفافة Zona pellucid الغشاء الخارجي الذي يغلف بيضة الثدييات.

منطقة عابرة للغشاء transmembrane domain منطقة كارهة للماء في البروتين العابر للغشاء تعمل على تثبيت البروتين بالغشاء. غالبًا ما يكون حلزوني ألفا، لكن أحيانًا تمتلك مناطق بيتا لتشكل ثقوبًا أسطوانية الشكل.

منطقة فعّالة operon تجمع للجينات القريبة تركيبيًّا التي تنسخ بوصفها وحدة واحدة إلى جزيء RNA رسول واحد.

منطقة ما تحت الفلقات hypocotyl المنطقة الواقعة مباشرة تحت مكان اتصال الفلقات.

مهاد thalamus جزء من أجزاء الدماغ الأمامي يقع خلف المخ، يتحكم في تدفق المعلومات إلى المخ من جميع الأجزاء الأخرى للجهاز العصبي.

موت الخليّة المبرمج apoptosis عملية برمجة لموت الخلية، من خلالها الخلايا التي تحتضر تذبل وتنكمش. هذه الطريقة لتطوير الخلايا الحيوانية، بحيث تتخلص بطريقة منظمة ومخطط لها من الخلايا التي من المفروض ألا تكون موجودة في النسيج النهائي.

موتيف motif تحت تركيب في البروتين يمنح البروتين وظيفته، أحد الأمثلة موتيف حلزون- لفة –حلزون الموجود في عدد من البروتينات التي تستخدم لربط DNA.

موتيف الرابط لـ DNA لا يوجد لها معنى منطقة موجودة على بروتين تنظيمي قادرة على الاتصال بتسلسل معين من القواعد الموجودة على DNA، جزء مهم في نطاق البروتين المرتبط بـ DNA.

موتيف المنطقة المتجانسة Homeodomain motif مجموعة خاصة من موتيفات حلزون – لفة – حلزون توجد في البروتينات التنظيمية التي تتحكم في التطور الجنيني في حقيقيات النوى.

موتيف سحّاب لوسين المنزلق leucine zipper motif موتيف في البروتينات المنظمة يشترك فيه تحت وحدتين بروتينيتين مختلفتين لتشكلا موقع ارتباط واحد لـ DNA؛ ترتبط تحت الوحدتين مع بعضهما عن طريق الارتباط بين المناطق الكارهة للماء المحتوية على لوسين («على شكل سحاب»).

موطن Habitat بيئة المخلوق، المكان الذي يوجد به المخلوق عادة.

موقع locus موقع على الكروموسوم حيث يوجد الجين.

موقع A site A الأمينوأسيل Aminoacyl في الرايبوسوم الذي يرتبط مع الناقل tRNA الحامل للحمض الأميني المراد إضافته إلى سلسلة البوليببتيدات.

موقع E-site E في الرايبوسومات، مكان الخروج الذي يرتبط به RNA الناقل الذي حمل الحمض الأميني السابق الذي تمت إضافته لسلسة عديد الببتيد.

موقع P–site P (الببتديل)في الرايبوسوم، موقع الببتديل الذي يرتبط بـ tRNA المرتبط بالببتيد قيد النمو.

موقع مغاير allosteric site موقع خاص على الأنزيم يعمل بوصفه منظم بدء وإيقاف، فارتباط مادة في هذا الموقع يغير وضع أنزيم من شكل نشط إلى خامل أو بالعكس، تبعًا للمادة المرتبطة إذا كانت منشطة أو مثبطة.

موقع نشط active site منطقة على سطح الأنزيم الذي يربط مجموعة من مادة التفاعل (الأساسي)، وتخفيض طاقة التنشيط اللازمة لتفاعل كيميائي معين، وتيسير ذلك.

موقع مُعلم التعاقب sequence tagged site (STS) قطعة صغيرة فريدة من DNA في المحتوى الجيني، تحدث مرة واحدة، ويستفاد منها بوصفها علامة فيزيائية فارقة في الخريطة الجينية.

مول mole وزن المادة بالجرامات المعادل للكتل الذرية للذرات جميعها في جزيء من تلك المادة. يحتوي المول الواحد من المركب 6.023×10^{23} جزيء من المادة.

مولد الضد antigen مواد غريبة، عادة بروتين أو بروتينات سكرية تحفز الاستجابة المناعية.

مولدة الألياف Fibroblast خلايا مسطحة متشعبة بشكل غير منتظم موجودة في النسيج الضام، تقوم بإفراز بروتينات بنائية قوية في المادة البينية بين الخلايا.

مونمر monomer وحدات كيميائية صغيرة تكوّن المبلمر. السكر الأحادي ألفا جلوكوز مونمر موجود في النشا النباتي العديد التبلمر.

مؤكسد رايبولوز ثنائي الفوسفات 1،5 ribulose bisphosphate carboxylase oxygenase أنزيم ضخم مكون من 4 وحدات موجود في البلاستيدات الخضراء يحفز تفاعل تثبيت الكربون، وتفاعل ارتباط ثاني أكسيد الكربون بالرايبولوز 1و5 ثنائي الفوسفات.

ميدوزا medusa شكل من أشكال الجسم يشبه المظلة، حر السباحة، ويوجد في الحيوانات اللاسعة، مثل هلام البحر.

ميراسيديوم miracidium يرقة المرحلة الأولى المهدبة الموجودة داخل بويضة دودة الكبد الشرقية، تخرج البويضة مع البراز وعندما تصل إلى الماء يمكن أن تُؤكل عن طريق القوقع المضيف حيث تكمل دورة حياتها داخله.

ميزة الخليط heterozygote advantage حالة يكون بها الفرد غير متماثل الجينات لصفة ما له ميزة (أفضلية) انتقائية مقارنة مع الفرد ذي التماثل الجيني لتلك الصفة. مثال فقر دم الخلايا المنجلية.

ميزودرم mesoderm واحدة من الطبقات الجرثومية الثلاث الجنينية تتشكل في أثناء عملية تكون الجاسترولا (التبطين) وتعطي العضلات، والعظام والأنسجة الضامة الأخرى، والغشاء المبطن للتجويف البطني، وجهاز الدوران، وأغلب أجهزة الإخراج والأجهزة التناسلية (التكاثرية).

ميسم stigma (1) في زهرة النباتات مغطاة البذور، منطقة في الكربلة تشكل سطح استقبال لحبوب اللقاح. (2) في الطحالب، بؤرة البصر الحساسة للضوء.

ميجا باسكال megapascal MPa وحدة قياس تستخدم لقياس ضغط الماء في أثناء الإجهاد المائي.

ميورين كاذب Pseudomurien مُكوِّن للجدار الخلوي في البكتيريا القديمة، يشبه الببتيدوجلايكان في التركيب والوظيفة، ولكنه يحتوي على مكونات مختلفة.

ميوسين myosin أحد البروتينين المكونين للخيوط الدقيقة (الآخر الأكتين)، والمكوّن الأساسي لعضلات الفقريات.

ن

نترتة Nitrification عملية أكسدة الأمونيا أو NO_3- لإنتاج NH3 أو نيترات، وشكل النيتروجين الذي تأخذه النباتات،

بعض البكتيريا قادرة على عمل النترتة.

نازع هيدروجين NADH dehydrogenase NADH أنزيم يقع على الغشاء الداخلي للميتوكندريا يحفز أكسدة البيروفيت إلى أستيل مرافق الأنزيم عن طريق NAD. هذا التفاعل يربط بين التحلل الجلايكولي ودورة كربس.

ناسخ عكسي Reverse transcriptase أنزيم فيروسي يوجد في الفيروسات الراجعة، له القدرة على تحويل المحتوى الجيني المكون من RNA إلى نسخة DNA.

ناقل RNA transfer RNA صنف من أصناف RNA الصغير (تقريباً 80 نيوكليوتيدًا) فيه موقعان فعالان، عند أحد هذين الموقعين، يضيف «أنزيم نشط» حامضًا أمينيًّا معينًا، في حين يحمل الموقع الآخر الشيفرة الثلاثية (الكودون المضاد) الخاصة بهذا الحمض الأميني.

ناقل الببتيديل peptidyl transferase في عملية الترجمة، الأنزيم المسؤول عن تحفيز تكوين (تشكيل) الروابط الببتيدية بين كل حمض أميني جديد والحمض الأميني السابق في سلسلة عديد الببتيد النامية.

نبات الذروة climax vegetation نبات موجود في مجتمعات ذاتية –الإدامة مر في جميع مراحل التعاقب البيئي حتى وصل إلى حالة الاستقرار.

نباتات ذات الفلقة الواحدة Monocot أو Monocot yledon نباتات زهرية، يحوي الجنين فيها فلقة واحدة فقط، الأجزاء الزهرية غالبًا ما تكون ثلاثية، والأوراق متوازية العروق.

نباتات متحملة للملوحة Halophyte نباتات قادرة على تحمل شدة الملوحة.

نتح transpiration فقدان بخار الماء من أجزاء النباتات، أغلب النتح يحدث عن طريق الثغور.

نجم aster ترتيب للأنيبيبات الدقيقة في الانقسام المتساوي للخلايا الحيوانية، تمد السنتريولات شعاعيًّا عددًا كبيرًا من الأنيبيبات الدقيقة نحو الغشاء الخلوي المجاور عندما تصل قطبي الخلية. ومع أن وظيفة النجم غير مُتحقّق عليها تمامًا، فمن المُحتمل أنّهُ يُثبّت السنتريولات قبالة الغشاء الخلوي، ويُصلّب نقطة ارتباط الأنيبيبات الدقيقة في أثناء انكماش المغزل.

نجمي Satellite DNA منطقة غير قابلة للنسخ من الكروموسوم، تمتلك تركيب قواعد مميزًا؛ تسلسل قصير من النيوكليوتيدات يتكرر آلاف المرات.

نخاع Pith النسيج الأساسي الذي يحتل مركز الساق أو الجذر ضمن الأسطوانة الوعائية. نسبة المساحة السطحية إلى الحجم، العلاقة بين مساحة سطح تركيب ما، كالخلية إلى الحجم الذي تحتويه.

نزع الأمين deamination إزالة مجموعة الأمين؛ جزء من عملية تحطيم البروتين إلى مركبات قادرة على دخول دورة كربس.

نزع الهيدروجين dehydrogenation تفاعل كيميائي يتضمن فقدان ذرة هيدروجين. يُعدّ هذا نوعًا من التأكسد، حيث يجمع فقدان إلكترون مع فقدان بروتون.

نسبة مندلية Mendelian Ratio نسبة الطرز الشكلية السائدة إلى المتنحية التي لاحظها مندل في تجاربه الوراثية، على سبيل المثال، النسل الثاني (F_2) الناتج من التزاوج أحادي الهجين يظهر ما نسبته 1:3، النسل الثاني (F_2) في التزاوج ثنائي الهجين يظهر ما نسبته 1:3:3:9.

نسخة أولية primary transcript جزيء mRNA البدائي الذي تم نسخه من جين معين عن طريق مبلمر RNA، يحتوي على نسخة (مخلصة) عن كامل الجين بما يتضمنه من قطع التعاقبات المعترضة والمشفّرة.

نسيج Tissue مجموعة من الخلايا المتشابهة تنتظم في وحدات بنائية ووظيفية.

نسيج أدمي dermal tissue في المخلوقات متعددة الخلايا نوع من الأنسجة يشكل الطبقة الخارجية للجسم، وهو على اتصال مع البيئة المحيطة، له دور في حماية الجسم.

نسيج أساسيّ Ground tissue في النبات، نوع من الأنسجة قادر على القيام بمجموعة من الوظائف، تضم هذه الوظائف: الدعم، والتخزين، والإفراز، والتمثيل الضوئي؛ ربما يتكون من أنواع عدة من الخلايا.

نسيج طلائيّ Epithelium في الحيوانات، نوع من الأنسجة يغطي السطح الخارجي، أو يبطن الأنابيب أو التجاويف.

نسيج هوائيّ aerenchyma نسيج برانشيمي ذو خلايا غير متراصة، وذو فراغات هوائية كبيرة. عادة توجد في النباتات المائية. تمتلك زنابق الماء وكثير من النباتات المائية نسيجًا هوائيًّا كبيرًا. ويمكن أن ينقل الأكسجين من الأجزاء النباتية الموجودة فوق سطح الماء إلى المناطق السفلى من خلال مرورها عبر النسيج الهوائي، ويسمح هذا الأكسجين بحصول الأكسدة التنفسية حتى في الأجزاء المغمورة من النبات.

نسيج أدمي أول protoderm الأنسجة المولدة الأولية التي تعطي النسيج الأدمي (البَشْري).

نسيج أولي primordium في النباتات، انتفاخ على السيقان الناشئة ينتج عن طريق المرستيم القمي، ويمكن أن يتمايز إلى أوراق، وأزهار، وسيقان أخرى.

نسيج أولي سابق الكامبيوم procambium في النباتات الوعائية، النسيج المولد الأولي يعطي الأنسجة الوعائية الأولية.

نسيج برنشيمي إسفنجي spongy parenchyma نسيج في الورقة يتكون من خلايا (تحمل البلاستيدات) مرتبة بشكل متباعد.

نسيج كولنشيمي collenchyma في النباتات، الخلايا التي تشكل أنسجة داعمة يسمى النسيج الكولنشيما، يوجد غالبا في مناطق النمو الأولية في الساق وفي بعض الأوراق.

نسيج متوسط mesophyll النسيج البرنشمي القادر على القيام بالبناء الضوئي في الورقة، يقع في البشرة.

نصل blade الجزء العريض الواسع من الورقة النباتية؛ يسمى أيضًا الصفيحة.

نطاق (1) Domain منطقة مميزة في البروتين تقوم بعمل وظيفة محددة في أثناء عمل البروتين، مثل النطاق التنظيمي أو النطاق المرتبط بـ DNA (2) في علم التصنيف، المستوى الأعلى من المملكة. ثلاثة نطاقات معروفة في الوقت الحاضر هي: البكتيريا، والبكتيريا البدائية، وحقيقيات النوى.

نظام بيئي Ecosystem نظام تفاعلي رئيس يضم المخلوقات الحية وبيئتها غير الحية.

نظام التدرج Gradualism تغيّر النوع ببطء شديد لا يكون ملاحظًا من جيل إلى آخر، إلا أن تراكم هذه التغيرات يؤدي عبر آلاف أو ملاين السنين إلى تغيّر كبير.

نظام الخط الجانبي lateral line system جهاز إحساس في الأسماك، يتم من خلاله الإحساس بالحركة عن طريق المستقبلات الميكانيكية الموجودة على جسم السمكة الجانبي.

نظام أدينوسين أحادي الفوسفات الحلقي cyclic AMP (cAMP) شكل من جزيئات أدينوسين أحادي الفوسفات (AMP) الذي فيه ذرات مجموعة الفوسفات تشكل حلقة، وجدت في جميع المخلوقات الحية، (cAMP) يعمل بوصفه رسولًا ثانيًا خارج الخلايا التي تنظم مجموعة متنوعة من الأنشطة الأيضية.

نظام جذري root system في النبات، الجزء الذي يثبت النبات ويمتص الأيونات والماء.

نظام ضوئي photosystem معقد منظم من الكلوروفيل، وصبغات أخرى، وبروتينات تعمل على امتصاص الطاقة الضوئية على شكل إلكترونات متهيجة. تمتلك النباتات نظاميين ضوئيين مرتبطين في أغشية الثايلاكويد للبلاستيدات الخضراء. النظام الضوئي الثاني يمرر الإلكترونات المهيجة خلال سلسلة نقل الإلكترونات للنظام الضوئي الأول لتحل محل الإلكترونات المهيجة التي مررت إلى NADPH. الإلكترونات التي تُفقد من النظام الضوئي الثاني تستبدل عن طريق أكسدة الماء.

نظام مائي وعائي water vascular system نظام مملوء بالماء، يوجد فقط في شوكيات الجلد، حيث يُزود الجسم بالدعامة وبنوع فريد من الحركة، حيث يستخدم امتدادات تسمى أقدامًا أنبوبية.

نظام متمم complement system مواد كيميائية مناعية فعالة في أجسام الفقريات التي تتألف من سلسلة من البروتينات التي تصبح نشطة من خلال جدران البكتيريا والفطريات.

نظائر isotope أشكال مختلفة للعنصر نفسه، تمتلك عدد البروتونات نفسه إلاّ أنها تختلف في عدد النيوترونات.

نظائر الأقدام parapodia أحد أزواج الزوائد الجانبية على كل طرف من القطع المكونة للديدان متعددة الأشواك.

نظائر مشعة radioactive isotopes نظائر غير مستقرة تظهر انحلالًا إشعاعيًّا مطلقةً طاقة.

نظرية الكروموسومات للوراثة theory of inherit-ance نظرية تنص على أن الصفات الوراثية تحمل على الكروموسومات.

نظير الجنس parasexuality في بعض الفطريات، اندماج الأنوية أحادية المجموعة الكروموسومية المتغايرة وانفصالها لإنتاج أنوية مُهجنة.

نظير النواة Nucleoid منطقة في الخلايا بدائية النوى، عادةً ما تقع قرب المركز، حيث تحتوي على المحتوى الجيني على شكل DNA ملتصق ببروتين.

نفاذية انتقائية selective permeable حالة يكون فيها الغشاء منفذًا لبعض المواد وغير منفذ لمواد أخرى.

نفرون nephron الوحدة الوظيفية في كلية الفقريات، واحد من الكثير من الأنيبيبات تعمل على ترشيح وإعادة الامتصاص الاختياري للدم، كل نفرون يتكون من محفظة بومان، يحيط (يغلف) بالكبيبة، وأنبوب طويل متصل بها. في الإنسان تسمى الأنيبيبات الكلوية.

نفريديا nephridia في اللافقريات، تراكيب إخراجية أنبوبية.

نقطة الاتصال kinetochore تركيب قرصي بروتيني في داخل السنترومير ترتبط به الخيوط المغزلية (الأنيبيبات الدقيقة) خلال الانقسام الخلوي المتساوي أو الانقسام الاختزالي (المنصف). انظر إلى سنترومير.

نقطة الضبط G_1/s Checkpoint G_1/s نقطة السيطرة الأولية التي «تقرر» الخلية عندها ما إذا كانت ستنقسم أم لا. تسمى أيضًا نقطة البداية ونقطة التقييد.

نقطة الضبط G_2/ M Checkpoint G_2/M نقطة التحكم الثانية في الانقسام الخلوي. تقيّم هذه النقطة نجاح تضاعف DNA. عند هذه النقطة، تستطيع الخلية إيقاف الدورة إذا لم يتضاعف DNA على النحو المطلوب أو حدث له تلف.

نقطة الضبط المغزلية spindle check point نقطة الضبط الثالثة في الانقسام الخلوي. عند هذه النقطة، يجب على جميع الكروموسومات الارتباط بالخيوط المغزلية. المرور من هذه النقطة يعني استعداد الخلية للطور الانفصالي.

نقل الميسر Facilitated diffusion انتشار ميسر عبر الغشاء للجزيئات عن طريق نواقل (أو قنوات) من المناطق ذات التركيز العالي إلى المناطق ذات التركيز المنخفض؛ تُدفع العملية عن طريق فرق التركيز للمواد، ولا تحتاج إلى طاقة خلوية من جزيء ATP.

نقل نشط active transport نقل المواد عبر الغشاء، وذلك عكس التركيز. تحتاج هذه العملية إلى طاقة على شكل أدينوسين ثلاثي الفوسفات.

نقل النواة للخلايا الجسمية somatic cell nuclear trans-fer SCNT) نقل نواة الخلية الجسمية إلى بويضة دون نواة (enucleated) التي تخضع فيما بعد للتطور والنمو. يمكن أن تستخدم لتصنيع خلايا جذعية جنينية ولإنتاج حيوانات مستنسخة.

نقل وثبي salutatory conduction نقل سريع جدًا للسيالات العصبية، حيث يقفز السيال العصبي من عقدة إلى أخرى عبر منطقة معزولة.

نقل سلبي passive transport حركة المواد خلال غشاء الخلية دون الحاجة إلى الطاقة.

نقير micropyle في بويضات النباتات البذرية، وفتحات في الأغلفة يستطيع أنبوب اللقاح أن يدخل من خلالها عادةً.

نمط الفعل الثابت Fixed Action Pattern استجابة حيوانية سلوكية نمطية، يعتقد علماء السلوك أن سببها هو دوائر عصبية مبرمجة.

نمط نووي karyotype شكل الكروموسومات لمخلوق ما عند مشاهدتها بالمجهر الضوئي.

نمو أولي primary growth في النباتات الوعائية، النمو الذي يبدأ من المرستيم القمي للسيقان والجذور، ويسبب زيادة في الطول.

نمو ثانوي secondary growth في النباتات الوعائية، زيادة في قطر الساق والجذر عن طريق انقسام المرستيم الجانبي.

نمو مُختلف الأقيسة نمو الأعضاء أو المكونات بعد الولادة بمعدلات مُختلفة.

نموذج شبه محافظ Semiconservetive model Replication عملية تضاعف لـ DNA ، يمثل فيها كل شريط من شريطي DNA الأبوي قالبًا لبناء شريط جديد بنوي مكمّل للشريط الأبوي. وعليه، فإن الشريط الأبوي تم حفظه بشكل جزئي في كل جزيء DNA من الجزيئين الجديدين.

نواة Nucleus في الذرات، اللب المركزي، تحتوي على البروتونات موجبة الشحنة (ماعدا الهيدروجين) ونيوترونات متعادلة الشحنة؛ في الخلايا حقيقية النوى، عضية محاطة بغشاء تحتوي على DNA الكروموسومي، في الجهاز العصبي المركزي، تجمع من أجسام الخلايا العصبية.

نواة الإندوسبيرم الأولية primary endosperm nucleus في النباتات الزهرية، ناتج التحام نواة حيوان منوي و(عادة) نواتين قطبيتين.

نواقل أحادية uniporter بروتين ناقل موجود في غشاء الخلية يقوم فقط بنقل نوع محدد من الجزيئات أو الأيونات.

نواقل بروتينية بروتين في الغشاء الخلوي يرتبط مع جزيء خاص لا يستطيع المرور خلال الغشاء الخلوي، ويسمح بمروره عبر الغشاء.

نواقل عصبية neurotransmitter مادة كيميائية تفرز عند نهاية محور الخلية العصبية، وتنقل عبر الشق التشابكي، ترتبط مع مستقبلات خاصة في الجانب الآخر، واعتمادًا على طبيعة المستقبل، يعمل على إزالة الاستقطاب أو زيادته لخلية عصبية ثانية، أو للعضلات، أو لخلية غدية.

نواقل موحدة الاتجاه symporter نواقل بروتينية في غشاء الخلية، تنقل جزيئين أو أيونين عبر الغشاء في الاتجاه نفسه.

نوبليس nauplius شكل اليرقة المميز للقشريات.

نوع بري wild type في الوراثة، الطراز الشكلي أو الجيني الذي يصف (يمثل) غالبية الأفراد لنوع معين في البيئة الطبيعية.

نووي الصغير RNA Small nuclear RNA (sn RNA) في حقيقيات النوى، تسلسل صغير من RNA، يقوم بتسهيل التعرف إلى التعاقبات المعترضة وإزالة قطعها؛ لأنه جزء من مُعقد البروتين النووي الرايبوزي الصغير، عن طريق التزاوج القاعدي مع الطرف 5> من التعاقب المعترض أو عند موقع التفرع لهذا التعاقب المعترض.

نوية Nucleolus في الخلايا حقيقية النوى، مكان تصنيع RNA الرايبوسومي، وجسم كروي يتكون بشكل رئيس من RNA الرايبوسومي عن طريق نسخ عدة من جينات RNA الرايبوسومي.

نيكوتين أميد أدنين ثنائي النيوكليوتيد nicotinamide adenine dinucleotide جزيء يُختزل إلى NADH عند نقل الإلكترونات عالية الطاقة من الجزيئات المؤكسدة وإيصالها إلى مسار إنتاج ATP.

نيوسيلة Nucellus النسيج المكون للجزء الرئيس من زوج البيوض اليافعة الذي يتطور فيه الكيس الجنيني؛ مكافئ للكيس البوغي الكبير.

نيوكليوتيد nucleotide وحدة منفردة من الأحماض النووية، تتكون من فوسفات، وسكر خماسي الكربون (سواء منقوص أو غير منقوص الأكسجين)، وبيورين أو بيريميدين.

نيوكليوتيد ثنائي عديم الهيدروكسيل dideoxynucleotide نيوكليوتيد لا يحتوي على مجموعات هيدروكسيل في الموقعين 2 و3؛ يُستخدم هذا النيوكليوتيد بوصفه موقفًا للسلسلة في أثناء عمل التسلسل النيوكليوتيدي لِـ DNA باستخدام الأنزيمات.

هـ

هجين recomninant DNA قطع من DNA تؤخذ من أنواع مختلفة مثل البكتيريا والثدييات، توصل معًا في المختبر لتعطي جزيئًا واحدًا.

هجين ثنائي dihybrid فرد غير متماثل الجينات في موقعين مختلفين. مثل A/a B/b.

هدب cilium زوائد خلوية قصيرة تمتد من سطح خلية حقيقية النواة لها النمط التركيبي الداخلي نفسه للأنيبيبات الدقيقة في التنظيم (9+2) كما يرى في السوط.

هرِم Senescent طاعن، أو متقدم في السن.

هرمون hormone جزيء، عادة ما يكون ببتيدًا أو ستيرويدًا، ينتج في جزء من جسم المخلوق وينشط تفاعلًا خلويًا خاصًا في النسيج والعضو الهدف البعيدين.

هرمون الإكدايسون Ecdysone هرمون الانسلاخ في المفصليات، يحفز حدوث عملية الانسلاخ.

هرمون قابض Vasopressin هرمون يفرز من الغدة النخامية الخلفية، ينظم إعادة امتصاص الماء في الكلية.

هستونات Histone واحدة من مجموعة بروتينات صغيرة نسبيًا، وهي عديدات ببتيد قاعدية جدًا، غنية بالآرجنين أو اللايسين؛ تشكل الجزء المركزي للجسيمات النووية التي يتراص عليها DNA في أول مرحلة من مراحل تكثيف الكروموسوم.

هلام متوسط mesohyl مادة جيلاتينية غنية بالبروتين توجد بين طبقة الخلايا المطوقة السوطية والطبقة الطلائية لجسم الإسفنجيات، توجد في هذه الطبقة أنواع عدة من الخلايا الأميبية.

هوائي الحاجة إلى الأكسجين لإتمام عمليات حيوية، معظم العمليات البيولوجية تحدث بوجود غاز الأكسجين، مثل التنفس الهوائي.

هيكل خارجي Exoskeleton الهيكل الخارجي كما هو في المفصليات.

هيكل الهيدروستاتيكي hydrostatic skeleton هيكل معظم اللافقريات ذات الأجسام اللينة التي لا تمتلك هيكلا خارجيًا أو داخليًا. تستخدم هذه المخلوقات خاصية عدم قابلية الماء للانضغاط في أجسامها بوصفه نوعًا من أنواع الهياكل.

هيكل خلوي cytoskeleton شبكة من البروتين في السيتوبلازم تتكون من الأنيبيبات الدقيقة والخيوط الدقيقة والخيوط الوسطيّة ضمن السيتوبلازم في خلية حقيقية النواة. تحافظ على شكل الخلية، وتثبت العضيات، وتشارك في حركة الخلايا الحيوانية.

هيموجلوبين Hemoglobin بروتين كروي في خلايا الدم الحمراء في الفقريات وفي بلازما الكثير من اللافقريات؛ يعمل على حمل الأكسجين وثاني أكسيد الكربون.

و

وصْل متبادل alternative splicing في حقيقيات النوى بالإمكان إنتاج نسخ مختلفة من mRNA من النسخة الأولية بتضمين مجموعات من التعاقبات المشفِّرة (الإكسونات exons).

وتر Tendon شريط من الغضروف يربط العضلات مع العظم.

وحدة تضاعف Replicon منشأ عملية تضاعف DNA، وDNA الذي يتم التحكم في تضاعفه عن طريق هذا المنشأ. في كروموسومات الخلايا بدائية النوى هنالك وحدة منشأ واحدة، أما في كروموسومات الخلايا حقيقية النوى فيوجد أكثر من وحدة منشأ للتضاعف.

وحدة خريطة map unit كل 1% من إعادة الاتحاد بين موقعين جينيين، تسمى هذه الوحدة بالسنتيمورجان (cM) أو ببساطة وحدة الخريطة الكروموسومية (u.m).

وحيدة الأصل Monophylatic في تصنيف شجرة نشوء الأنواع، المجموعة التي تضم السلف المشترك الأحدث للمجموعة وكل ما يتحدّر منه. السلالة مجموعة وحيدة الأصل.

وحيدة المسلك monotremes ثدييات واضعة للبيوض.

وراثة أمية maternal inheritance نمط وراثي أحادي الأبوين يكون من الأم فقط، على سبيل المثال، في ميتوكندريا الإنسان، المادة الوراثية المحتواة فيها تورّث من الأم.

وراثة الصفات المكتسبة inheritance of acquired characteristics تعرف باللاماركية، نظرية تم إثبات خطئها، تنص على أن الفرد يمرر وراثيًا لأبنائه التغيرات الجسمية والسلوكية التي اكتسبها خلال حياته.

وراثة المجموعات السكانية Population genetics دراسة خصائص الجينات في المجموعات السكانية.

وراثة عكسية reverse genetics طريقة يستخدم فيها الباحث الجين المستنسخ غير معروف الوظيفة لعمل طفرة، ومن ثم إدخال الجين المطفر إلى المخلوق الحي ليتم تقييم أثر الطفرة.

وراثة متعددة الجينات Polygenic inheritance وصف لنمط من التوارث حيث يؤثر أكثر من جين واحد في صفة معينة، مثل صفة الطول في الإنسان. الوراثة متعددة الجينات قد تُنتِج توزيعًا متواصلًا من قيم الطرز الشكلية، بدلًا من قيم منفصلة.

ورقة دقيقة microphyll في النبات، الورقة التي تمتلك عرقًا واحدًا فقط يتصل بالأسطوانة الوعائية للساق. الحزازيات الصولجانية تمتلك أوراقًا دقيقة.

وصل RNA splicing RNA عملية نووية يتم بها قطع التعاقبات المعترضة في mRNA الأولي المنسوخ وربط (وصل) التعاقبات المشفرة مع بعضها لإعطاء الروابط الصحيحة للمعلومات الوراثية، التي ستُستخدم من أجل تصنيع البروتين.

وعاء ناقل Vas deferens في الثدييات، أنبوب يحمل الحيوانات المنوية من الخصية إلى الإحليل.

ولادة البيوض ovoviviparity تعود لنوع من أنواع التكاثر تبقى فيه صغار تفقس من البيوض المحفوظة داخل رحم الام.

ي

يرقة larva مرحلة اليرقات في تطور الحشرات.

يرقة instar مرحلة تطورية لا تشبه المخلوق البالغ، تحدث في المخلوقات التي يحدث بها تحول. يتطور الجنين إلى يرقة تنتج بدورها المخلوق البالغ عن طريق عملية التحول.

يوبيكويتين Ubiquitin بروتين يتكون من 76 حمضًا أمينيًا، وترتبطه جميع الخلايا الحقيقية النوى بوصفها علامة للبروتينات المراد تحطيمها.

فهرست

A

Aardvark, 520, 520f آكل نمل
Aarskog-Scott syndrome, 246f تناذر إرشوغ- سكوت
Abalone, 655 أذن البحر
A band, 953–54, 953–54f شريط أ
ABC model, of floral organ specification, 834–36, 835f نموذج A B C لتحديد (تخصيص) أعضاء الزّهرة
Abdominopelvic cavity, 852, 853f تجويف بطني حوضي
Abiotic realm, 1190 بيئة غير حية
ABO blood group, 88t, 230t,231, 232–33, 233f, 376, 1060 زمر الدم ABO
Abomasum, 973, 973–74f منفحة
Abortion, spontaneous, 249, 1110 إجهاض، تلقائي
Abscisic acid, 754, 767, 767f,812–13, 814t, 823–24, 824f حمض أبسيسيك
Abscission, 811, 811f فصل
prevention, 818 منع الفصل
Abscission zone, 811 منطقة الفصل
Absolute dating, 422 تقدير العمر المطلق
Absorption, امتصاص
in digestive tract, 946, 970–72 في القناة الهضمية
water and minerals in plants, 763–64, 763f الماء والأملاح المعدنية في النباتات
Absorption maximum, 913 امتصاص أقصى
Absorption spectrum, of photosynthetic pigments, 148–49, 148f طيف الامتصاص لصبغات البناء الضوئي
Abstinence, 1081 امتناع عن الجماع
Acacia, mutualism with ants, 795,795f, 1180–81, 1180f أشجار البطمة (الأكاسيا)، تبادل المنفعة مع النمل
Acanthodian, 687t, 688 أسماك شوكية
Acari (order), 670 حلم الجبن (رتبة)
Acceptor stem, 290–91, 291f ساق مستقبلة
Accessory digestive organs, 965f,970–71, 971f, 976–77 أعضاء مساعدة على الهضم
Accessory pigment, 149–50, 150f,154–55 صبغة مساعدة (أو ثانوية)
Accessory sex organs، أعضاء تناسلية ملحقة (مساعدة)
female 1,080 في الأنثى
male 1074–75, 1075f في الذكر
Acellular bone 949 عظم لاخلوي
Acetaldehyde 34f, 127f,137, 137f أستالديهاد
Acetic acid 34 f حمض الأستيك
Acetylation, of histones 316, 316f إضافة أستيل إلى الهستونات
Acetylcholine (ACh), 879–80,879f, 892t, 893–94, 894f, 956, 995 أستيل كولين (Ach)
Acetylcholine (ACh) receptor, 170, 875f, 893–94, 894f مستقبل أستيل كولين
Acetylcholinesterase 880 أستيل كولين إستريز
Acetyl-CoA أستيل مرافق أنزيم أ
from fat catabolism, 138,138–39f من هدم الدهون
oxidation in Krebs cycle 128–31, 130f عملية الأكسدة في دورة كربس
from protein catabolism, 138f من هدم البروتينات
from pyruvate, 124, 127–28,127–28f من البيروفيت
uses of, 139 يستخدم في
ACh. See Acetylcholine ACH انظر أستيل كولين
achaete-scute (transcriptionfactor), 495 (عامل الاستنساخ)
AChE. See Acetylcholinesterase, AChE. انظر أستيل كولين إستريز
Achiasmate segregation, 211 انفصال غير تصالبي
Acid, 29–30 حمض
Acid growth hypothesis, 818, 818f فرضية النمو الحمضي
Acid precipitation, 1228, 1228f, 1247 هطل حمضي
Acid soil, 776 تربة حمضية
Acinar cells, 975f خلايا عنبية
Acini, 970 عُنيبات
Acoela, 629f, 637f, 647, 647f لاسيلومية (عديمة السيلوم)
Acoelomate, 625, 625f, 629f,636, 636f, 644–48, 645–48f عديمة السيلوم
Acoelomorpha, 647 لاسيلومية
Aconitase, 130 f أكونيتيز
Acorn, 752 ثمرة البلوط
Acorn worm, 631t دودة بلوطية
Acquired characteristics, inheritance of, 396, 396f توريث الصفات المكتسبة
Acquired immunity, *See* Active immunity مناعة مكتسبة. انظر مناعة نشطة
Acquired immunodeficiency, syndrome. *See* AIDS، متلازمة نقص المناعة المكتسبة. انظر الإيدز
Acromegaly, 933 تضخم النهايات
Acrosome, 1088 جسم قمّي (طرفي)
Acrosomal process, 1074, 1074f, 1088 زائدة الجسم القمي
ACTH. *See* Adrenocorticotropichormone, ACTH. انظرهرمون القشرة الكظرية
Actin, 44f, 45, 45t, 77–78, 187, 858, 953–55, 954 f أكتين
Actin filament, (*See also* Thin myofilament) 77–78, 77f, 80,87, 182, 196, 389, 576 خيط أكتين
Actinobacteria, 545f Actinobacteria بكتيريا خيطية
Actinomyces, 545f *Actinomyces*
Actinopoda (phylum), 577 Actinopoda (phylum)
Actinopterygii (class), 687t 686f 690, 690f أسماك شعاعية الزعانف (طائفة)
Actinosphaerium, 577f *Actinosphaerium*
Action potential, 875–77 جهد الفعل
all-or-none law, 876 قانون الكل - أو- العدم
falling phase of, 875–76, 876f طور الهبوط في
generation of 875–77, 876–78f, 900f إنتاج
propagation of, 877, 877f سريان
rising phase of, 875–76, 876f طور الارتفاع في
undershoot of, 875–76, 876f تجاوز نحو الأسفل
Action spectrum 149 طيف فعل البناء الضوئي
of chlorophyll, 148f, 149 للكلوروفيل
Activation energy, 109, 109f, 111–12 طاقة التنشيط
Activator 114, 307, 313, 314,314–315f, 316 منشط
allosteric 114 موقع مغاير
Active immunity, 1046, 1055F مناعة نشطة
Active site, 112, 112f موقع نشط
Active transport, 97–100, 102t, 758f نقل نشط
Activin 1104 أكتيفن
Acute-phase proteins 1043 بروتينات مرحلة الاستجابة المناعية الحادة
Acute-phase response 1042 مرحلة الاستجابة المناعية الحادة
Adaptation, to different environments 1147, 1147f تكيف، لبيئات مختلفة
Adapter protein, 173, 175 بروتين وصيل
Adaptive radiation, 443–44, 443f, 446–47, 447f إشعاع تكيفي
Adaptive significance, of behavior 1130–31 أهمية تكيفية، للسلوك
Adaptive value, of egg coloration 1130, 1131f القيمة التكيفية لألوان البيضة
Adder 699 الصل
Adder's tongue fern, 188t خنشار لسان الأفعى
Addiction. *See* Drug addiction إدمان. انظر إدمان العقاقير
Adenine 41, 258, 258f, 819, 819f أدنين
Adenohypophysis 921f, 922t, 928, 934f, 937f نخامية أمامية (نخامية غدية)
Adenosine deaminase deficiency, 342 فقر المناعة الحاد المركب
Adenosine diphosphate. *See* ADP أدنيوسين ثنائي الفوسفات، انظر ADP
Adenosine monophosphate. *See* AMP أدنيوسين أحادي الفوسفات، انظر AMP
Adenosine triphosphate. *See* ATP أدنيوسين ثلاثي الفوسفات، انظر ATP
Adenovirus 515f, 526f فيروس غدّي (فيروس رئوي)
Adenylyl cyclase, 176, 177–78f, 178–79, 928 أنزيم محلق الأدنيل
ADH. *See* Antidiuretic hormone 929, 929f *ADH*. انظر الهرمون المانع لإدرار البول
Adherens junction 181t, 182 مفاصل معلقة
Adhesion 27, 27f, 758 تلاصق
ADH gene, 397 جين *ADH*
Adipose cells, 856, 857t خلايا دهنية
Adipose tissue 856, 856f نسيج دهني
ADP 110, 110f (أدنيوسين ثنائي الفوسفات). ADP
Adrenal cortex, 923t, 936, 937f, 1035 قشرة الكظرية
Adrenal gland, 862f, 893, 921f, 936, 937f غدة كظرية
Adrenal hypoplasia, 246f Adrenal hypoplasia
Adrenaline.*See* Epinephrine Adrenal medulla 921f, 923t, 936,937f, 1102 أدرنالين انظر إبينفرين، نخاع الكظرية
Adrenocorticotropic hormone(ACTH) 922t, 930, 933,936, 937 هرمون منشط القشرة الكظرية (منشط القشرة)
Adrenoleukodystrophy 246f Adrenoleukodystrophy
Adrenomyeloneuropathy 246f Adrenomyeloneuropathy
Adult stem cells 380, 380f خلايا جذعية ناضجة
Adventitious plantlet, 846, 846f نبتات صغيرة عرضية
Adventitious root, 730f, 731, 735, 754f, 768, 828, 829f, 833f جذر عرضي
Aerenchyma 768, 768–69f نسيج هوائي
Aerial root, 730 f جذر هوائي،
Aerobic capacity, 958 سعة هوائية
Aerobic respiration, 121, 127, 133f تنفس هوائي
ATP yield from, 134–35, 134f ناتج ATP
evolution of, 140 نشوء
regulation of, 135, 135f تنظيم
Aesthetic value of biodiversity 1244 القيم الأخلاقية، للتنوع الحيوي
Afferent arteriole 1030 شُرَيِّن صغير وارد
Afferent neuron. *See* Sensory neuron عصبون وارد، انظر العصبون الحسّي
Aflatoxin, 618, 618f أفلاتوكسين
Africa, human migration out of 712 إفريقيا، هجرة الإنسان إلى الخارج
African boomslang 699 أفعى الأشجار الإفريقية
African sleeping sickness. *See*

Trypanosomiasis مرض النوم الإفريقي. انظر تريبانوسومايسس
African violet 736f بنفسج إفريقي
Afrotheria 520 وحوش إفريقيا
Afrovenator 697f Afrovenator
Afterbirth 1111 الخلاصة
Agammaglobulinemia 246f نقص البروتينات الكروية
Age, at first reproduction 1155–56 العمر، عند أول تكاثر
Agent Orange, 818 العامل البرتقالي
Age of Amphibians 693 عصر البرمائيات
Age of Mammals, 706 عصر الثدييات
Age structure تركيب عمري
of population 1152- 54 للجماعة
population pyramids 1162, 63-1162f أهرام الجماعة
Agglutination reaction 1054, 1054f تفاعل تخثري
blood typing by 1060 تحديد زمرة الدم
Aggregate fruit, 751 f ثمار متجمعة
Aging, telomerase and, 272 الهرم، القطع الطرفية
Agonist (muscle), 952 عضلة رائدة
Agnatha (superclass), 687 أسماك الجريث (طائفة)
Agriculture زراعة
applications of genetic engineering to 343–46f, 345–46 تطبيقات الهندسة الوراثية
applications of genomics 365–66, 365–66f, 486 تطبيقات الجينومات
effect of global warming on, 782- 83, 782- 83f, 1234 تأثير الانحباس الحراري العالمي في
pollution due to, 1227, 1252 يعزى التلوث إلى
Agrobacterium tumefaciens 343, 343f, 820, 820f Agrobacterium tumefaciens
Aicardi syndrome, 246f Aicardi syndrome تناذر إيكاردي
AIDS 467–68, 526, 527t, 529, 33- ,1163 إيدز
deaths in United States, 529 الوفيات في الولايات المتحدة
fatality rate of, 1064 معدل الوفاة
gene therapy for, 342 t العلاج الجيني
monitoring CD4 count 1062 برصد عدد خلايا CD4
in United States, 1064 في الولايات المتحدة
vaccine against 532f, 533 المعالجة باستخدام المطاعيم
Air pollution, monitoring with lichens 615 تلوث الهواء، المراقبة بالأشنات
Air sac, 1007, 1007f كيس هوائي
Akiapolaau 1251f حسون أكيابولاو
Alanine 34f, 46, 46f ألانين
Alarm call, 1128, 1130, 1137–39 نداء إنذار
Alaskan near-shore habitat, 1252, 1253f البيئة القريبة من الشاطئ في ألاسكا
Albatross 701t, 1154f قطرس
Albinism 225t, 226, 226f مهَق
Albinism-deafness syndrome ,246f تناذر المهق- الصمم
Albumin 45t, 97, 346, 997 ألبيومين
Albuminous cells, 726 خلايا ألبومينية
Alcohol abuse, 976 إدمان على الكحول
Alder 1184–85 شجيرات
Aldolase 126f ألدوليز
Aldose reductase, 364 f أنزيم مختزل الآلدوز
Aldosterone 921, 923t, 936, 939,996, 1034, 1035–36, 1036f ألدوستيرون
Aleurone 753f, 754 أليرون
Alfalfa 779 f فصة
Alfalfa butterfly (Colias) 674f فراشة الفصة (الجنس Colias)
Alfalfa plant bug, 790, 790f حشرة نبات الفصة
Algae, sexual life cycle in, 206, 207f طحالب، دورة التكاثر الجنسي في
Alkaloid 614, 792–94, 793t,1176, 1176f مادة قاعدية
Alkaptonuria 225t, 278 كابتونيوريا
Allantoin 1029 ألانتوين
Allantois 694–95, 694f, 704f, 1072, 1098, 1098f ممبار (غشاء الممبار)
Allee, Warder, 1159 واردر آلي
Allee effect, 1159, 1254 تأثير آلي
Allele 224 أليل
multiple, 230t, 231–33, 233f متعدد
temperature-sensitive 233, 233 f حساس للحرارة
Allele frequency, 396–98 تكرار الأليل
changes in populations, 398–403, 398f تغير في الجماعات
Allelopathy, 792–93, 792f الإمراض المقابل
Allen's Rule, 1147 قاعدة ألن
Allergen, 1058–59f, 1059 مولد حساسية
Allergy, 165, 1046, 1058–59,1058–59f حساسية
to mold, 618 للفطريات
Alligator, 687f, 695t, 699, 1183 تمساح
Allolactose, 308, 309 f ألولاكتوز
Allometric growth, 1111–12, 1112f نمو مُختلف الأقيسة
Allomyces, 607t, 608f Allomyces
Allopatric speciation, 439 - 41, 441 f التنوع مختلف الموطن
Allophycocyanin, 575 صبغة ألوفايكوسيانين
Allopolyploidy, 442, 442f, 475–77, 475–76f تعدد كروموسومي
Allosteric inhibitor, 114 مثبط في الموقع المغاير
Allosteric site, 114 الموقع المغاير
Alper, 536 ألبر
Alpha-1-antitrypsin defiency, 342 t فقر مضاد التربسين فئة ألفا 1
a cells, 938, 938f, 971f, 977f خلايا ألفا (a)
Alpha helix, 48 لولب ألفا
Alpha wave, 888 موجة ألفا
Alport syndrome, 246 f تناذر ألبورت
Alternate leaf, 732, 732f ورقة بديلة
Alternation of generations, 838 تبادل الأجيال
Alternative splicing, 290, 319,319f, 358, 358f الوَصْل البديل
Altitude، الارتفاع
air pressure and, 1004, 1005f الضغط الجوي و
altitudinal, istribution of trees, 1148f توزيع الأشجار
climate and, 1215, 1215 f المناخ و
physiological changes at high altitude, 1146, 1146 t التغيرات الفسيولوجية على ارتفاعات عالية
Altitude sickness, 1146, 1146 t مرض المرتفعات
Alton giant, 932f عملاق آلتون
Altricial young, 1136 متأخر النضج
Altruism, 1137–40, 1138–40f إيثار
reciprocal 1138, 1138f تبادلي
Aluminum, in soil and plants, 776, 778 الألمنيوم، في التربة والنباتات
Alveolar duct, 1111 قنوات حويصلية
Alveolar sac, 1006f كيس حويصلي
Alveolata 510f, 562f, 569 - 73, 569-72 f أعضاء الحويصليات
Alveoli 1001f, 1006, 1006f حويصلة هوائية
Alveoli, of protists, 569, 569f حويصلات، الطلائعيات
Alzheimer disease, 51, 366, 889 مرض الزهايمر
Amacrine cells, 913, 913 f خلايا عديمة الزوائد الطويلة
Amanita muscaria, 604f أغاريك الذباب
Amborella, 597f Amborella
Amborella trichopoda, 517 -18, 517 -18f Amborella trichopoda
Ambulocetus natans, 423f Ambulocetus natans
American basswood, 824f نبات الزيزفون الأمريكي
American redstart, 1249f, 1257,1249 الطيور ذات المقدمة الحمراء الأمريكية
American woodcock, 915 ديك الشجر الأمريكي
Amine, biogenic, 881, 921 أمينات منتجة حيويًا
Amine hormone 921 هرمون أميني
Amino acid, 45 حمض أميني
abbreviations for, 47f مختصرات
absorption in small intestine, 971f, 972 الامتصاص في الأمعاء الدقيقة
catabolism, 1028 هدم
chemical classes of, 46, 47f المجموعات الكيميائية
essential, 980 أساسي
genetic code, 280–82, 281t الشيفرة الوراثية
glucose production from, 977 إنتاج الجلوكوز من
as neurotransmitters, 880 بوصفها نواقل عصبية
in nitrogen cycle, 1193 في دورة النيتروجين
prebiotic chemistry, 506 كيمياء ما قبل الحياة
in proteins, 36f, 45 في البروتينات
reabsorption in kidney, 1026f, 1032 إعادة الامتصاص في الكلية
structure of, 45–46, 47 f تركيب
twenty common, 47f العشرون الشائعة
Aminoacyl-tRNA synthetase, 290–92, 291f - tRNA أنزيم مخلق معقد أمينواستيل
Amino group, 34, 34f, 46, 46f مجموعة الأمين
Amish population, 401 جماعة أميش
Amiskwia, 362f Amiskwia
Ammonia, 557, 976, 1028, 1029f, 1193, 1193f أمونيا
Ammonite, 659 قرنيات
Amniocentesis, 251–52, 251f بزل السائل الرهلي
Amnion, 694–95, 694f, 704f, 1072, 1097–98, 1098f, 1108f رهل
Amniote, 695 رهلي
Amniotic egg, 694–95, 694f, 704f, 1072 بيضة رهلية
Amniotic fluid, 1098 سائل رهلي
Amniotic membrane, 1097–98 غشاء رهلي
Amoeba, 565, 576–77, 576f أميبا
slime mold, 578, 578f فطر غروي
Amoeba proteus, 576f Amoeba proteus
Amoebocyte, 639 f خلية أميبية
AMP 110f, 111 AMP أدينوسين أحادي الفوسفات
Amphibia (class), 686f, 691–94,692–94f برمائيات (طائفة)
Amphibian, 630t, 691–94, 692–94f البرمائي
brain of, 886, 886f دماغ
characteristics of, 691, 691t خصائص
chytridiomycosis in, 618, 618f فطريات الكايتريديا في
circulation in, 691–92, 985- 86, 986 f الدوران في
classification of, 693–94, 693f تصنيف
cleavage in, 1092, 1093f التفلّج
development in, 934, 934f, 1071, 1071f التحول في البرمائيات
die-offs of, 608, 618 موت
evolution of, 685, 692–93, 692f تطور
fertilization in, 1070–71, 1070f الإخصاب في
first, 692 الأولى
gastrulation in, 1096, 1096f تكوين الجاسترولا في
heart of, 691, 985–86, 986f قلب
invasion of land by, 691–93,692–93f، غزو الأرض من قبل
kidney of, 1027–28 الكلية في
legs of, 691–92, 692–93f أرجل
lungs of, 691, 1004–5 رئات
metamorphosis in, 934, 934f, 1071 التحول البعدي
nitrogenous wastes, 1029, 1029f الفضلات النيتروجينية في
nuclear transplantation in, 376–77 استنسال
population declines in, 618,1239t, 1245–46, 1245–46f، تراجع أعداد الجماعات في
reproduction in, 692, 694, 1070 f, 1071 التكاثر في
respiration in, 691–93, 1001f,1002–3, 1005f التنفس في
swimming in, 959 السباحة في
Amphioxus. *See* Branchiostoma، السهيم. انظر تحت قبيلة ذيلية الحبل
Amphipoda (order), 671 مزدوجة الأرجل
DNA Amplification, of DNA, 338 تكثير
Ampulla (inner ear), 907, 907f الأذن الداخلية
Ampulla (tube feet), 677, 677f حوصلة (قدم أنبوبة)
Ampullae of Lorenzini, 898t, 916 حويصلات لورنزيني
Amygdala, 888–89 أجسام لوزية
Amylase, 970 أنزيم أميليز
pancreatic، البنكرياس
salivary, 967, 976 t اللعاب
a-Amylase, 753f, 754, 820 ألفا أميليز
Amyloid plaque, 51, 889 بقع أميلويد
b-Amyloid protein, 889 بيتا بروتين أميلويد
Amylopectin, 39, 39f أميلوبكتين
Amyloplast, 75, 727, 753,806–7, 807f بلاستيدات نشوية (بلاستيدات النشا) (بلاستيدات مخزنة للنشا)
Amylose, 39, 39f أميلوز
Anabaena, 557 - 58 Anabaena
Anabolism, 114 بناء
Anaerobic respiration, 121, 177 تنفس لاهوائي
Analogous structures, 11, 498, 498f تراكيب متناظرة

Anaphase، طور انفصالي
Meiosis1، 209، 210f، 211، 212f، 214–15f، 216 انقسام اختزالي (منصف) أول
meiosis II، 211، 213f، 215f، 216 انقسام اختزالي (منصف) ثاني
Mitotic، 191f، 194–95، 195f، 214f متساو
Anaphase A،، 194، 195f طور انفصالي أول
Anaphase B، 194، 195f طور انفصالي ثان
Anaphase-promoting complex (APC)، 199–200، 199–200f المعقد المُعزز للطور الانفصالي
Anaphylactic shock، 1059 صدمة فرط الحساسية
Anaphylaxis، 1059 فرط حساسية
local، محلي
systemic، 1059 جهازي
Anatomical dead space، 1008 حيز ميت تشريحي
Ancestral characters، 455–56 صفات السلف
Anchitherium، 424f Anchitherium، الحصان القديم
Anchoring junction، 180t، 181–82، 181f مفصل معلق
Andrews، Tommie Lee، 334–35، 334f تومي لي أندروز
Androecium، 598، 598f، 836، 836f أعضاء التذكير (الطلع)
Androgen، 938–39 أندروجين
Androgen insensitivity، 240، 246f انعدام الحساسية للهرمونات الذكرية
Anemia، 246f فقر الدم
Anesthetic، 888 مادة مخدرة
Aneuploidy، 214، 249، 479 اختلال تضاعف العدد الكروموسومي
Angelfish، 690f السمكة الملاك الكورية
Angelman syndrome، 250–51 متلازمة أنجلمان
Angina pectoris، 171، 994 ذبحة صدرية
Angiosperm. *See* Flowering plant
Angiosperm 1036، 1036f مغطاة البذور. انظر النباتات الزهرية
Angiotensin 1، أنجيوتنسين 1
Angiotensin11، 936، 1036، 1036f أنجيوتنسين 11
Angiotensinogen، 1036f مولد أنجيوتنسين
Angular acceleration، detection، 906–7f، 907 تسارع زاوي، الكشف عن
Anhidrotic ectodermal dysplasia، 246f Anhidrotic ectodermal dysplasia
Animal(s)، الحيوان (الحيوانات)
body plan of، evolution of، 624–27، f 27 - 624 تطور خطة بناء الجسم
classification of، 518–20، 628 تصنيف
coevolution of animals and plants، 795، 1178، 1180 التطور المشترك للحيوانات والنباتات
communication and، 1127–30، 1127–30f تواصل و
development in، 370، 370f، 623t، 1087–1112 التكوين الجيني في
diversity in، 621–32 التنوع في
evolution of، 576، 629f تطور
fruit dispersal by، 752، 752f، 1149f انتشار الفاكهة عن طريق
general features of، 622، 622–23t الخصائص العامة
habitats of، 623t مواطن الـ
invasion of land by، 691–93، 692–93f غزو الأرض من قبل
movement in، 622t الحركة في
multicellularity in، 622t تعدد الخلايا في
obtaining nutrients، 622t الحصول على الطعام
phylogeny of، 629f شجرة نشوء
pollination by، 840–42، 840–42f التلقيح عن طريق
problem solving by، 1124، 1124f حل المشكلة عن طريق
sexual life cycle in، 206، 207f دورة الحياة الجنسية في
sexual reproduction in، 514، 623t التكاثر الجنسي
transgenic، 339 عابر الجينات
Animal breeding، 412، 412f،420–21، 421f، تكثير الحيوانات
thoroughbred horses، 412، 412f سلالات الخيول الأصيلة
Animal cells، 187f الخلايا الحيوانية
cell division in، 187f انقسام الخلية في
cytokinesis in، 196، 196f انقسام السيتوبلازم في
lack of cell walls، 622t تفتقر للجدارية الخلوية
structure of، 66f، 82t تركيب
Animal cognition، 1124–25، 1124f إدراك الحيوان
Animalcules، 60 حييوينات
Animal disease، مرض حيواني
fungal، 614، 618، 618f فطري
prion، 536 بريونات
viral، 534–35 فيروسي
Animalia (kingdom)، 13f، 14،508f، 510، 513f، 514t المملكة الحيوانية
Animal pole، 1092–93، 1092–93f، 1096f قطب حيواني
Anion، 19، 94 أيون سالب الشحنة
Annelid، 637، 637f، 660–63، 660–63f الدودة الحلقية
body plan of، 661، 661f خطة جسم الـ
classes of، 661–63 طوائف
connections between segments، 661 الوصلات بين القطع
excretory organs of، 1025 f أعضاء إخراجية لـ
nervous system of، 884، 884f الجهاز العصبي
segmentation in، 518، 519f، 626–27، 627f، 660 التقسيم في
Annelida (phylum)، 629f، 630t،637، 660–63، 660–63f، الحلقيات قبيلة (شعبة)
Annotation، 356 إضافة الحواشي
Annual growth layers، 733f طبقات النمو السنوي
Annual plant، 812، 848، 848f نبات حولي
Anole، 699 الوزغة (أبو بريص)
Anolis lizard، *Anolis* سحلية
courtship of، 440، 440f عرض المغازلة
display of، 440،440f
dewlap of، غبب
interspecific competition in، 1173 تنافس بين الأنواع
malaria in، 1182 الملاريا في
resource partitioning among species of، 1172f تقسيم المصادر بين الأنواع
thermoregulation in، 1147، 1147f التنظيم الحراري
Anomalocaris، 632f Anomalocaris
Anonymous marker، 246 علامات مجهولة
Anopheles mosquito، 355f، 473t بعوضة أنوفيليس
Anorexia nervosa، 979، 1084 فقدان الشهية العصبي
Anoxygenic photosynthesis، 144، 541–42، 553 بناء ضوئي لاهوائي
Anseriformes (order)، 701t Anseriformes (رتبة)
Ant 673t، 1128، 1141، 1251 نملة
ant farmer-fungi symbiosis، 617، 617f التعايش بين النمل قاطع الأوراق والفطريات
flatworm parasites of، 1181، 1181f الدودة المسطحة الطفيلية
mutualism with acacias، 795، 795f، 1180–81، 1180f علاقة التقايض مع أشجار الأكاسيا
mutualism with aphids، 1180 علاقة التقايض مع المن
Antagonist (muscle)، 952، 952f عضلة مضادة
Antagonistic effector، 865 -66، 865 f مستجيب متعارض
Antarctic circumpolar Current، 1214f تيار القطب الجنوبي
Anteater، 428f، 520، 520f، 708t آكل النمل
Antelope، 705، 1192 وعل
Antenna، 668f قرون استشعار
Antenna complex (photosynthesis)، 151–52، 151f، 154 معقد هوائي (بناء ضوئي)
Antennal gland، 1025 غدة قرون الاستشعار
Antennapedia complex، 385–86، 386f معقد قرون الاستشعار القدمية
Antennapedia gene، 385، 491، 1099 جين قرون الاستشعار القدمية
Anterior end، 624، 624f نهاية أمامية
Anterior pituitary، 921f، 928،929–33، 931–32f، 1075 نخامية أمامية
ANT gene، 390 جين ANT
Anther، 598، 598f، 834، 836f،837–39، 838f، 843f متك
Antheridium، 587–88، 587f، 593 محفظة جاميتية ذكرية
Anthocerotophyta (phylum)، 586، 587f (قبيلة)Anthocerotophyta،
Anthocyanin، 233، 811، 836 أنثوسيانين
Anthophyta (phylum) 589t النباتات الزهرية (قبيلة)
Anthozoa (class)، 643، 643f الزهريات (الحيوانات الزهرية) (طائفة)
Anthrax، 365، 365t، 548، 555t، 557 الجمرة الخبيثة
Anthropoid، 709، 709–10f شبيهة الإنسان
Antibiotic resistance، 552–53 مقاوم للمضادات الحيوية
Antibody، 1046، 1051–58،1052–57f جسم مضاد *See also* Immunoglobulin (Ig) البروتينات الكروية المناعية
antigen-binding site on، 1053–54، 1053–54f موقع ارتباط مولّد الضد على
in medical treatment and diagnosis 1060–63، 1061–62f في العلاج الطبي والتشخيص
monoclonal. *See* Monoclonal antibody
1061 1062f وحيد السلالة، انظر أيضًا الجسم المضاد وحيد السلالة
polyclonal، 1061 جسم مضاد عديد السلالة
recombinant، 346 هجين
specificity of 1053 تحدّد نوعية
structure of، 1052- 54، 1053 f تركيب
Anticoagulant، of medicinal leech 663، 663f مواد مانعة للتخثر، من العلق الطبي
Anticodon 294، 295f كودون مضاد
Anticodon loop، 290–91، 291f عروة الكودون المضاد
Antidepressant drug 881 عقار مضاد للاكتئاب
Antidiuretic hormone (*ADH*)، 45t، 921، 922t، 929، 929f، 996، 1034–35، 1035f، 1119 هرمون مانع لإدرار البول (*ADH*)
Antifreeze، 812، 1146 مضاد للتجمد
Antigen، 45t، 1045، 1062f مولّد الضد
Antigen-binding site، 1053–54، 1053–54f موقع ارتباط مولّد الضد
Antigenic determinant site 1045، 1045f محدد مولد الضد أو موقع محدد لمولد الضد
Antigen drift، 1063 انجراف مولد الضد
Antigen-presenting cells، 1045f، 1049، 1049t، 1051 خلايا مشهرة لمولّد الضد
Antigen shift، 1063 تغير (تحول) مولد الضد
Antihistamine، 165 مضاد الهستامين
Antiparallel strands، in DNA، 261–62، 261f أشرطة التوازي المتعاكس، في DNA
Antipodal، 599، 599f، 838–39f، 839، 844f نواة نقيضة
Antiporter، 98 ناقل متضاد الاتجاه
Antisense RNA، 823، 823 f mRNA الرسول غير المنطقي
Antler، 705، 1134–35 قرن
Anura (order)، 691، 691t، 693–94، 693f عديمة الذيل (رتبة)
Anus، 964–65، 964–65f، 973،974f، 984f شرج
Aorta 986، 986–87f، 988 أبهر
Aortic arch، 902 قوس الأبهر
Aortic body 1009–10، 1010f جسم أبهري
Aortic valve، 988، 988f صمام أبهري
Apaf1 gene 388، 389f عامل منشط أنزيم محلل البروتين للموت المبرمج
APC. *See* Anaphase-promoting complex
APC. انظر المعقد المُعزز للطور الانفصالي
Ape، 708t، 709–14، 979 قردة
compared to hominids 710 مقارنة بعائلة الإنسان
evolution of 709–14 تطور
Aperture (pollen grain)، 600 فتحة (حبة اللقاح)
APETALA1 gene 834 جين APETALA1
AP gene، in plants 496–97،496–97f، جين AP، في النباتات
Aphasia، 888 حَبْسَة
Aphid، 769–70، حشرة
feeding on phloem 769f حشرة المن تتغذى على اللحاء
mutualism with ants 1180 تقايض مع النمل
Aphotic zone 1221f المنطقة المعتمة
Apical bud 819f برعم قمي
Apical complex، 570–71 معقد قمي
Apical dominance 832f، 833 قمة سائدة
Apical meristem 390، 391f، 720، 720–21f، 725، 727، 727f،730f، 732، 732f، 743f، 744، 819f مرستيم قمي
Apicomplexans 569، 570–71،570–71f معقدات القمة
Apicoplast، 485، 485f بلاستيد قمي
Aplysina longissima 639f Aplysina longissima
apoB gene 319 جين aPOB
Apocynaceae (family)، 1175 نباتات قاتل الكلب (عائلة)
Apoda (order)، 691، 691t، 693f، 694 برمائيات عديمة الأطراف (رتبة)
Apodiformes (order)، 701t (رتبة)

Apodiformes
Apolipoprotein B، 319 بروتين دهني كلي B
Apomixis، 845–46 تكاثر لاإخصابي
Apoplast route 763، 763f، 770 مسار لاحيوي
Apoprotein 802 بروتين كلي
Apoptosis 304، 1041، 1042 f، 1046، 1050 نظام الموت المبرمج للخلايا
in development 388، 389f في التكوين الجنيني
genetic control of، 388، 389f سيطرة جينية
mechanism of، 388 آلية
Appendicitis، 427 التهاب الزائدة الدودية
Appendicular locomotion 958 حركة الأطراف
Appendicular skeleton، 945f، 946 هيكل طرفي
Appendix، 427، 965f، 972، 972f زائدة دودية
Appetite، 978–79، 979f شهية
Apple، 724، 818، 846 تفاح
Applied research، 7–8 بحوث تطبيقية
Aquaculture، 1229–30 زراعة مائية
Aquaporin، 96، 102t، 760،761f، 1035 قناة مائية
Aqueous solution 95 محلول مائي
Aquifer، 1192 طبقة صخور مائية
Aquifex، 510f، 511، 544f Aquifex
Aquificae، 544 f Aquificae
Arabidopsis، نبات رشاد الجدران
Apetala1 mutant in، 492 طفرة Apetaial في
aquaporins of، 760 الثقوب المائية لـ
auxin transport in، 818 نقل الأكسين في
CONSTANS gene in، 831–32 جين *CONSTANS* في
det2 mutant in 803، 803f طفرة *det2* في
development in، 391f، 745f التكوين الجنيني في
EMBRYONIC FLOWER gene in، 829، 829f جين الزهرة الجنينية في
genome of، 355f، 359، 361–62،473t، 474–75، 477f، 484، 486 جينوم الـ
GLABROUS3 mutant in 723 طفرة GLABROUS3 في
HOBBIT gene in، 746–47، 746f جين *HOBBIT* في
hot mutants in 813 طفرات جينات *hot* في
KANADI gene in 736f جين *KANADI* في
LEAFY COTYLEDON gene in، 747 جين *LEAFY COTYLEDON*
LEAFY gene in 832–34 829، 829f جين *LEAFY* في
MONOPTEROS gene in 746،746f جين *MONOPTEROS* في
PHABULOSA gene in، 736f جين *PHABULOSA* في
PHAVOLUTA gene in 736f جين *PHAVOLUTA* في
response to touch 809 الاستجابة للمس
scarecrow mutant in 728، 728f، 807، 807f جين طفرة الفزاعة SCARECROW في
shootmeristemless mutant in، 744–46، 745f طفرة عدم وجود النسيج المولد في
short root mutant in 807، 807f طفرة الجذر القصير في
small RNAs in 317 RNAs الصغير في
suspensor mutant in، 743–44، 744f طفرة الحامل في
tissue-specific gene expression in، 728f التعبير عن الجين النسيجي المتخصص
too many mouths mutant in، 722، 722f الطفرة متعددة الأفواه في
trichome mutation in 723f طفرات الشعيرة في
vernalization in 832 فترة الارتباع في
WEREWOLF gene in، 728–29، 728f جين WEREWOLE في
WOODEN LEG gene in، 747، 747f جين WOODENLEG في
YABBY gene in، 736f جينYABBY في
Arachidonic acid 925 حمض أراكونيديك
Arachnid، 666t، 669–70، 670f عنكبوت
Arachnida (class) 666t، 669–70، 670f العنكبوتيات (طائفة)
Araneae (order)، 669–70، 670f Araneae (رتبة)
Arbuscular mycorrhizae 610،616، 616f، الفطريات الجذرية الشجيرية
Archaea (domain)، 13، 13f، 482، 510 F، 511–12، 511t، 541، 545 f البكتيريا القديمة (فوق مملكة)
Archaea (kingdom)، 511 البكتيريا القديمة (المتطرفة) (مملكة)
Archaebacteria، 511، 15–545f *See also* Prokaryote البكتيريا القديمة. انظر أيضًا بدائية النوى
cell wall of، 64، 543 الجدار الخلوي في
characteristics of، 511–12، 511t صفات
gene architecture in 543 جين التركيب البنائي في
membrane lipids of 543، 543f دهون الغشاء في
nonextreme، 511–12 غير متطرفة
plasma membrane of 64، 543 الغشاء البلازمي في
Archaebacteria (kingdom)، 513f، 514t البكتيريا القديمة (مملكة)
Archaefructus، 596–97، 597f Archaefructus
Archaeopteryx، 422–23، 423f، 464f، 700–701، 700f، 702f Archaeopteryx أركيوبتركس
Archegonium، 587–88، 587f، 593–94 محفظة جاميتية أنثوية
Archenteron، 626، 627f، 1095–96f، 1096 معي ابتدائي (معي قديم)
Archosaur، 459f، 696–97 زاحف ذو الأقواس (أركو صور)
Arcyria، 578 f Arcyria
Arenavirus، 365t Arenavirus
ARF. *See* Auxin response factor، ARF انظر عامل استجابة الأكسين
Argentine hemorrhagic fever، 365t حمى أرجنتين النزفية
Arginine، 47f آرجنين
Arginine vasotocin، 929 آرجنين فاسوتوسين
Arithmetic progression، 9–10، 10f متوالية حسابية (عددية)
Armadillo، 520، 520f، 708t، 1203 المدرع
Armillaria، 603، 617f فطر آرميلاريا
Armored fish، 687t أسماك مدرعة
Arousal، 929 استيقاظ
sexual، جنسي
state of consciousness، 888 حالة الوعي
Arrow worm، 631t ديدان سهمية
Arsenic، 786 زرنيخ
ART. *See* Assisted reproductive technology، ART. انظر تقنية مساعدة على الإخصاب
Arteriole، 991–92، 993f شُرَيّن
Arteriosclerosis، 995 تصلُّب الشرايين
Artery، 862 f، 986 f، 991–92، 991 f شريان
Arthritis، 925 آلام المفاصل
Arthropod، 630t، 637–38، 637f، 666–75، 666–75f المفصليات
body plan of، 667–69، 667–69f خطة الجسم في
circulatory system of، 668، 668f الجهاز الدوري في
classification of، 518–20، 519f تصنيف الـ
economic importance of، 666 الأهمية الاقتصادية لـ
excretory system of، 668f، 669 جهاز الإخراج
exoskeleton of، 945، 945f الهيكل الخارجي الصلب لـ
groups of، 666t مجموعات
jointed appendages of، 667 الزوائد المفصلية لـ
locomotion in، 959–60 الحركة في
molting in، 667، 945 الانسلاخ في
nervous system of، 668، 668f، 884–85، 884f الجهاز العصبي في
reproduction in، 1068 التكاثر في
respiratory system of، 668–69، 669f، 1004 الجهاز التنفسي لـ
segmentation in، 518، 519f، 627، 627f التقسيم في
taste receptors in، 908–9f، 909 مستقبلات التذوق في
Arthropoda (phylum)، 629f، 630t،637–38، 666–75، 666–75f المفصليات (شعبة)
Articular cartilage، 950f غضروف للربط
Artificial insemination، 1084 تلقيح صناعي
Artificial selection، 10، 402، 419–21، 420 – 21 f، 838 انتخاب صناعي
domestication، 420–21،420–21f تدجين
laboratory experiments، 420، 420f تجارب مخبرية
Artiodactyla (order)، 520، 708t زوجية الأصابع (مزدوجة الحافر) (رتبة)
Ascaris، 206، 630t، 650 أسكارس
Ascidian، 493، 493f زقيات
Asclepiadaceae (family)، 1175 الصقلابية (عائلة)
Ascocarp، 610، 611f، 613 ثمرة زقّيّة
Ascogonium، 611f محفظة زقية
Ascomycetes، 604، 604f،610–12، 611f الفطريات الزقيّة
Ascomycota (phylum)، 607f، 607t،608، 610 الفطريات الزقية (قبيلة)
Ascospore، 610، 611f بوغة زقية
Ascus، 610، 611f زقّ
Asexual reproduction، 566، 1068 تكاثر لاجنسي
in cnidarians، 1068، 1068f في اللاسعات
in plants، 845–47، 846–47f في النباتات
in protists، 566، 1068 في الطلائعيات
Ash، 736،751f، 752 سدر
Ashkenazi Jews، 247t يهود أشكناز
Asian flu، 534 إنفلونزا آسيوية
Asparagine، 47f أسبراجين
Aspartic acid، 47f حمض الأسبارتيك
Aspen، 848 حور
transgenic، 829، 829f معدّل وراثيًّا
Aspergillus flavus، 613، 618، 618f أسبرجيلاس فليفس
Aspirin، 925، 1058 أسبرين
Assemblage، 1168 تجمُّع
Assembly، of virus particle، 528 تجميع جسيمات الفيروس
Assisted reproductive technology (ART)، 1084 تقنية مساعدة على الإخصاب (ART)
Association cortex، 888 قشرة ارتباطية
Association neuron. *See* Interneuron، عصبون رابط. انظر العصبون البيني
Associative activity، 886f نشاط ارتباطي
Associative learning، 1120–21، 1121f تعلم ارتباطي
Assortative mating، 400–401 تزاوج متجانس
Aster (mitosis)، 193، 194f نجم (الانقسام المتساوي)
Asteroidea (class)، 678، 678f نجميات (طائفة)
Asthma، 1010، 1046 ربو
Atherosclerosis، 55، 994f، 995 تصلب دهني
Athlete's foot، 618 قدم الرياضي
Atmosphere، 505 غلاف جوي
of early Earth، للأرض المبكرة (الأرض البدائية)
reducing، 505 مختزل
Atmosphere (pressure unit)، 1004 غلاف جوي (وحدة ضغط)
Atmospheric circulation، 1212–16، 1212–13f،1225، 1231 دورات الغلاف الجوي
Atmospheric pressure 1004، 1005f ضغط جوي
Atom 2f، 3، 18–19، 18f الذرة
chemical behavior of، 19–20، 20f السلوك الكيميائي لـ
energy within 20–21، 21f الطاقة في
isotopes of، 19، 19f نظائر
neutral 19 متعادل
scanning tunneling microscopy of 18f تصوير بالمجهر النفقي الماسح
structure of، 18–19، 18f تركيب
Atomic mass، 19 الكتلة الذرية
Atomic number، 18 العدد الذري
ATP 43، 110 ATP
energy storage molecule، 110–11 جزيء مختزن للطاقة
production of، 111، 111f، *See also* ATP synthase إنتاج، انظر أيضًا أنزيم بناء ATP
in electron transport chain، 122–24، 123f، 131–35،132–34f في سلسلة نقل الإلكترون
in fat catabolism، 138، 139f في هدم الدهون
in glycolysis، 122، 124،125f، 134–35، 134f في التحلل الجلايكولي
in Krebs cycle، 124،129–31، 129–30f في دورة كربس
in photosynthesis، 145،145f، 147، 152–56، 153f،155–56f، 161–62، 162f في البناء الضوئي
regulation of aerobic respiration، 135، 135f تنظيم التنفس الهوائي
structure of، 43f، 110، 110f تركيب
uses of، 98، 98f استخدامات
in active transport، النقل النشط
in endergonic reactions، 111، 111f تفاعلات مستهلكة للطاقة
in muscle contraction، 954، 955f في انقباض العضلات
in nitrogen fi xation، 779 في تثبيت النيتروجين
in phloem transport، 770 في النقل في اللحاء
in protein folding، 51، 52f في طي البروتين
in protein phosphorylation، 168، 168f في فسفرة البروتين

in protein synthesis، 291، 291f في تخليق البروتين
in sodium-potassium pump، 98-99، 98f، 873f في مضخة صوديوم - بوتاسيوم
in transcription، 285 f في الاستنساخ
ATP cycle، 111، 111f دورة ATP
ATP synthase، 122، 123f، 132-34، 132-33f، 152، 156-57، 156-57f أنزيم بناء ATP (مخلّق ATP)
Atrial natriuretic hormone، 939، 996، 1036، 1036f هرمون أذيني مدر للصوديوم
Atrial peptide، 341 ببتيد أذيني
genetically engineered، 341 مهندسة وراثيًا
Atriopore، 683f فتح الدهليز
Atrioventricular (AV) bundle. *See* Bundle of His، حزمة أذينية بطينية. انظر حزمة هسّ
Atrioventricular (AV) node، 990-91، 990f، 995 عقدة أذينية بطينية
Atrioventricular (AV) valve، 988، 988f صمام أذيني بطيني
Atrium، 985-87، 985f أذين
left، 985-87، 986-87f أيسر
right، 985-87، 986-87f أيمن
Attachment، of virus to host، 528 ارتباط، الفيروس بالعائل
Auditory channel، 904f قناة سمعية
Auditory cortex، 887 قشرة سمعية
Auditory nerve، 904-5f عصب سمعي
Auk، 701t أوك
Aurelia aurita، 642f هلام البحر Aurelia aurita
Australopithecine، 710-11 القردة الجنوبية الأولى
Australopithecus، 711 القردة الجنوبية Australopithecus،
Australopithecus afarensis، 711 Australopithecus afarensis
Australopithecus boisei، 711 Australopithecus boiseI
Autocrine signaling، 166 الترميز عن طريق الإفراز الذاتي
Autoimmune disease، 1058 مرض مناعة ذاتية
Autologous blood donation، 1060 نقل دم ذاتي
Automated DNA sequencer، 336f، 337، 353، 353f تحليل تسلسل DNA الآلي
Autonomic nervous system، 870، 871f، 891-93، 891-94f، 894t جهاز عصبي ذاتي
Autophosphorylation، 173، 173f، 804، 805f عملية فسفرة ذاتية
Autopolyploidy، 441-42، 475، 477f تعدد كروموسومي ذاتي
Autorhythmic fibers، 989-90 ألياف ذاتية الإيقاع
Autosome، 239 كروموسوم جسمي
nondisjunction involving، 249-50، 249f عدم انفصال
Autotroph، 120، 553، 1196 ذاتي التغذية
Autumnal equinox، 1212f اعتدال خريفي
Aux/IAA protein 816-17، 817f بروتين AUX / IAA
Auxin 727، 813-22، 814t، 819-20f أوكسين
acid growth hypothesis، 818، 818f فرضية النمو الحمضي
discovery of، 813-16، 813f، 815f اكتشاف
effects of، 816، 816f، 818f تأثيرات
gravitropism and، 806-8 تأود أرضي و
mechanism of action of، 816-18، 817-18f آلية عمل
phototropism and، 816f، 820 التأود الضوئي
synthetic، 816، 817f، 818 مخلّق
thigmotropism and، 808 التّأوّد اللّمسيّ
Auxin binding protein، 816 بروتين رابط الأوكسين
Auxin receptor، 817، 817f مستقبل الأوكسين
Auxin response factor (ARF)، 816-17، 817f عامل استجابة الأوكسين
Auxotroph، 553 الطفرة الغذائية
Avascular bone، 949 عظم لاوعائي
Avery، Oswald، 257 أزولد آفري
Aves (class)، 687f، 700-703، 700-703f الطيور (طائفة)
Avian cholera، 1045 كوليرا الطيور
Avian influenza، 534، 1063 إنفلونزا الطيور
Avirulent pathogen، 797f عامل ممرض غير نشط
AV node. *See* Atrioventricular node، عقدة AV. انظر أيضًا عقدة أذينية بطينية
Avoidance، of predators، 1132 تجنب المفترسات
avr gene، 797 جين AVr
AV valve. *See* Atrioventricular valve، صمام AV. انظر أيضًا صمامًا أذينيًا بطينيًا
Axial locomotion، 958 حركة دودية (حركة محورية)
Axial skeleton، 945f، 946 هيكل محوري
Axil، 732 إبط
Axillary bud، 718f، 732، 732f، 790، 832f، 833 برعم إبطي
Axolotl، 1002 سلمندر
Axon، 388، 860، 860t، 870 - 72 f، 871 محور
conduction velocities of، 877-78، 877t سرعات التوصيل في
diameter of، 877-78 قطر المحور
myelinated، 872، 877t، 878، 878f، 891f، مغمّد (ذو غمد)
unmyelinated، 872، 877-78f، 877t غير مغمّد
Axopodia، 565 أقدام محورية
Aysheaia، 632f Aysheaia
Aznalcóllar mine spill (Spain)، 786f تسرب نفايات منجم أزنالكولار (إسبانيا)
Azolla، 591 Azolla
Azospirillum، 791 Azospirillum
AZT، 532-33، 532f نظير AZT

B

Bacillary dysentery، 554 زحار بكتيري
Bacillus، 544f، 546 البكتيريا عصوية
Bacillus anthracis، 365t، 544f، 555t Bacillus anthracis
Bacillus subtilis، 186 Bacillus subtilis
Bacillus thuringiensis insecticidal protein، 344-45 بروتين سام منتج من بكتيريا Bacillus thuringiensis
Bacteria، 544-45f *See also* Prokaryote، البكتيريا. انظر أيضًا بدائية النوى
ancient، 540، 540f القديمة
archaebacteria، 541 البكتيريا القديمة (المتطرفة)
as bioweapons، 557 أسلحة حيوية
cell wall of، 64، 543 جدار خلوي
flagella of، 65، 65f أسواط
genetically engineered، 558 مهندسة وراثيًا
Gram staining of، 64 طريقة صبغة جرام
intestinal، 558، 972 معوية
photosynthetic، 147، 153، 153f، 513f، بناء ضوئي (تمثيل ضوئي)
plasma membrane of، 543 غشاء بلازمي
soil، 791 تربة
Bacteria (domain)، 13، 13f، 482، 510f، 511، 511t، 541، 545f البكتيريا (فوق مملكة)
Bacteria (kingdom)، 511، 513f، 514t، بكتيريا (مملكة)
Bacterial artificial chromosome (BAC)، 330، 354 الكروموسومات البكتيرية الصناعية (BAC)
Bacterial disease، 554-57، 555t مرض بكتيري
in humans، 552 في الإنسان
in plants، 554، 797f في النباتات
Bacteriochlorophyll، 553 كلوروفيل بكتيري
Bacteriophage، 257، 523، 524-25f، 525، 526-29، فيروس آكل البكتيريا
cloning vector، 328-29، 329-30f حامل استنسال
Hershey-Chase experiment with، 257، 257f تجربة هيرشي وتشيس
induction of، 528، 529 حث
lysogenic cycle of، 528، 529f، 551 دورة معتدلة (مولدة للتحلل)
lytic cycle of، 528، 529f، 551 دورة تحللية
temperate، 528 معتدلة (مولدة للتحلل)
transducing، 550-51، 550-51f تحول (تأيير)
virulent، 528 فيروسات ممرضة
Bacteriophage lambda، 329، 528، 551، فيروس بكتيري لامدا (l)
cloning vector، 329، 329 f حامل استنسال (حامل الفيروس)
Bacteriophage T_2، 526f فيروس آكل البكتيريا (بكتيري T_2)
Bacteriophage T_4، 515f، 525f، 528 فيروس آكل البكتيريا (بكتيري T_4)
Bacteriorhodopsin، 92، 92f رودبسين بكتيري
Bacteroid، 779f شبيه البكتيريا
Bakanae، 820 مرض البادرات الحمقاء
Balance، 907-8 توازن
Bald eagle، 392، 1227، 1227f النسر الأصلع
Baleen whale، 427، 427f، 1249-50 حوت البالين
Ball-and-socket joint، 951، 951f مفصل الكرة - المحجر
Ballast water، 655 ماء الصابورة
Balsam poplar، 437 حور البلسم
Bamboo، 848 بامبو
Banana، 477، 750، 822، 846 موز
Banana slug (Ariolimax columbia- nus)، 654f بزاقة موزية (Ariolimaxcolumbianus)
Bank (fishing on continental shelf)، 1224 منحدر
Barb (feather)، 700، 700f شعرات (ريش)
Barbiturate، 888 مواد منومة
Barbule (feather) 700، 700f شعيرات (ريش)
Bark، 720، 790 قلف
outer، 734، 734f القفل الخارجي
Barley، genome of، 486 شعير، المحتوى الجيني
genome of، 477f المحتوى الجيني
Barnacle 672، 672f، 1179 برنقيل
competition among species of، 1170، 1170f تنافس بين الأنواع
Barometer، 1004 جهاز مقياس الضغط
Barn owl، 701t بوم الحظائر
Baroreceptor، 898t، 902، 929f، 995-96، 996f مستقبل ضغط
Baroreceptor reflex، 995-96، 996f منعكس مستقبلات الضغط
Barr body، 241، 241f، 250 جسم بار
Barrel sponge، 630t إسفنج برميلي
Barro Colorado Island، 1203 جزيرة Barro Colorado
Basal body، 80، 80f جسم قاعدي
Basal ganglia، 885t، 888 عقد قاعدية
Basal metabolic rate (BMR)، 934-35، 977 معدل الأيض القاعدي (BMR)
Base، 29-30 قاعدة
Base-pairs، 260، 261f أزواج القواعد
Base substitution، 298، 299f استبدال قاعدة
Basic research، 7-8 البحث الأساسي
Basidiocarp، 612f، 613 جسم ثمري بازيدي
Basidiomycetes، 604، 604f، 612-13، 612f الفطريات البازيدية
Basidiomycota (phylum) 605، 607f، 607t، الفطريات البازيدية (قبيلة)
Basidiospore، 612، 612f بوغة بازيدية
Basidium، 612، 612f بازيديم
Basilar membrane، 904-5f، 905 غشاء قاعدي
Basket sponge، 630t إسفنج السلة
Basking، 1020، 1146f، 1147، 1147f، تشمس
Basophils، 997-98f، 1044، 1046، 1047t، 1059 خلايا قاعدية
Bat 459f، 520f، 535، 705-6، 705f، 708t، 1149 خفاش
echolocation in، 906-7، 960 تحديد الموقع بالصدى
pollination by 841، 1178، 1178f، 1253-54، 1254f التلقيح عن طريق
seed dispersal by 1253-54 نشر البذور عن طريق
wings of، 960، 960f أجنحة
Bates، Henry، 1177 هنري بيتس
Batesian mimicry، 1177-78، 1177f محاكاة باتيسية
Bathtub sponge، 639 إسفنج الحمام
Batrachochytrium dendrobatidis، 618 فطر الكايتريديا
B cell(s) 998f، 1045f، 1046-48، 1047t، 1049t، 1051-58، 1052-57f، خلية (خلايا) ليمفاوية B (ليمفية بائية)
B cell receptor، 1051 مستقبل خلية ليمفاوية B (ليمفية بائية)
bcl genes، 388، 389f جينات bcl
Bdellovibrio، 545f Bdellovibrio
Beach flea، 671 برغوث الشاطئ
Beaded lizard، 699 العظاءة ذات الخرز
Beadle، George، 278-79 جورج بيدل
Beadle and Tatum experiment، 278-79، 278f تجربة بيدل وتاتم
Beak، 408، 409f، 703 منقار
of bird، Darwin's finches، 8، 9f، 407، 416-17، 416-17f، 438، 444-45، 444 - 45f، 1173، 1173f الطائر حسون داروين
of turtle، 698 السلحفاة
Bean، 748، 748f، 751f، 754، 786، 810، 848 فول
Bear 507f، 649f، 708t، 964، 1220 دب
Beaver 705f، 708t، 1183، 1183f، 1220، 1257 قندس
Becker muscular dystrophy، 246 f Becker muscular dystrophy
Bedbug، 673t بق الفراش
Bee 239t، 667f، 673t، 916، 1141، 1176 نحلة
African، 1256 إفريقي

عدد chromosome number in، 188t
الكروموسومات في
،pollination by، 840،840–41f، 843 f
التلقيح عن طريق
النحل المنفرد solitary، 840
Beef tapeworm (Taenia saginata)، 647،
647f الدودة الشريطية البقرية
صناعة المشروبات Beer-making، 137، 610
الكحولية
أرجواني النحل Bee's purple،" 841، 841f"
شمع النحل Beeswax، 53
بنجر Beet، 731، 848
خنافس Beetle، 630t، 673t، 674، 1146
غنى species richness in، 466–67، 466f
الأنواع في
Behavior، 1115–42 *See also specific types*
سلوك 6 انظر أيضًا أنواعًا محددة
adaptation to environmental change،
1146–47، 1147f التكيف مع التغير البيئي
الأهمية adaptive significance of، 1130
التكيفية لـ
الإيثار altruism، 1137–40، 1138–40f
إدراكي cognitive، 1124–25
communication and، 1127–30،
1127–30f، الاتصال و
تطور الـ development of، 1122–23
تغذية feeding، 1118
جمع الغذاء foraging، 1131–32، 1131f
فطري innate، 1116–17، 1116–17f
(غريزي)
التعلم و learning and، 1120–21، 1121f
الهجرة migratory 1125–27، 1126f
reproductive strategies، 1133–37،
1133–36f إستراتيجيات التكاثر
دراسة study of، 1116–17، 1116–17f
الـ
القيمة البقائية لِـ survival value of، 1130
temperature regulating، 1019–20،
1020f تنظيم درجة الحرارة
الإقليمية territorial، 1132–33، 1132f
(سلوك الإقليم الخاص)
علم البيئة Behavioral ecology، 1130–33
السلوكي
Behavioral genetics، 1117–20،
1118–19f، علم وراثة السلوك
في ذبابة الفاكهة in fruit flies، 1118
في الفئران in mice، 1118–19، 1119f
علم جينومات Behavioral genomics، 366
السلوك
،Behavioral isolation، 435t ،436، 436f
الانعزال السلوكي
سناجب Belding's ground squirrel، 1139
بلدنج الأرضية
سهيمات Belemnite 659
،Belt، Thomas، 1180 Belt، Thomas
جسم بلتي Beltian body، 1180، 1180f
Bent grass (Agrostis tenuis)، metal
الحشيش المنحنى، tolerance in، 405، 405f
تحمل المعادن في
المنطقة القاعية Benthic zone، 1223f
6-Benzylaminopurine 819f
6- بنزيلامينوبيورين
Bergey's Manual of Systematic
دليل بيرجي لتصنيف Bacteriology، 544–45
البكتيريا
البري بري Beriberi، 980t
العنبية الحقيقية Berry، true، 751f
بيتا- ألفا- بيتا- موتيف BAB motif، 51f
b برميل b barrel، 50، 93، 93f
b cells، 937، 938f، 971f، 977، 977f
خلايا بيتا b
بيتا سيانين Betacyanin، 811
أكسدة بيتا β-oxidation، 138، 138–39f

صفائح Beta-pleated sheet، 48، 93، 93f
بيتا المثناة
موجة بيتا Beta wave، 888
Bicarbonate، 30، 1012–14، 1014f
بيكربونات
في in carbon cycle، 1190–91، 1190f
دورة الكربون
in pancreatic juice، 965، 970،975f،
976t، في العصارة البنكرياسية
reabsorption in kidney، 1034، 1034f
إعادة الامتصاص في الكلية
عضلة ذات الرأسين Biceps muscle، 862f
جين بايكويد bicoid gene، 382، 383f
bicoid
Bicoid protein، 382–84، 382–83f
بروتين بايكود bicoid
Bicuspid (mitral) valve، 987–88f، 988
صمام ثنائي الشرفات (ذو الشرفتين)
نبات ثنائي الحول Biennial plant، 848 848
Bilaterally symmetrical flower، 495–
96، 837، 837f زهرة ثنائية التماثل الجانبي
Bilateral symmetry، 624–25، 624f،
644، تماثل جانبي ثنائي
ذات التماثل Bilateria، 644–48، 645–48f
الجانبي
عصارة Bile، 965، 970–71، 971f، 976
الصفراء
أصباغ Bile pigment، 970–71، 971f
الصفراء
ملح الصفراء Bile salt، 970–71، 971f
بيليروبين Bilirubin، 1061
سمك الخرمان Billifish، 1203
الانشطار Binary fission، 186، 186f، 542
الثنائي
لبلاب Bindweed، 808
الرؤية الثنائية Binocular vision، 709، 915
بالعينين (ثنائية العينين)
امتداد Binominal expansion، 398 - 99
ذو حدين
التسمية الثنائية Binomial name، 507
مسلك Biochemical pathway، 115، 115f
كيميائي حيوي
نشوء الـ evolution of، 115–16، 412
intermediates that connect، 138f، 139
جزيئات الوسطية تربط
تنظيم الـ regulation of، 116، 116f
Biodiversity، 1205–7 *See also* Species
richness، تنوع حيوي. انظر أيضًا غنى الأنواع
biodiversity crisis، 1238–42، 1238–
41f أزمة التنوع الحيوي
قيمة ،conservation biology، 1237–58
التنوع الحيوي
economic value of، 1242–44، 1242–
44f، القيمة الاقتصادية
ethical and aesthetic values of، 1244
القيم الأخلاقية والجمالية
factors responsible for extinction،
1245–55، 1245–55f العوامل المسببة
لعملية الانقراض
preserving endangered species، 1256–
57، 1256–57f طرائق المحافظة على الأنواع
المهددة بالانقراض
في الغابات المطرية in rain forests 1218
speciation and extinction through time
448–49، 449f التنوع والانقراض عبر الزمن
طاقة حيوية Bioenergetics، 105
أمين حيوي Biogenic amine، 881، 921
رقاقة حيوية (طبقة Biofilm، 542، 555–56
رقيقة)
Biogeochemical cycle، 1190–95،
1190–95f دورة بيوجيوكيميائية
in forest ecosystem، 1194–95، 1195f
في النظام البيئي للغابات

الجغرافية الحيوية Biogeography، 428–29
جزيرة island، 1208، 1208f
patterns of species diversity، 1207،
1207f أنماط تنوع الأنواع
المعلوماتية الحياتية Bioinformatics، 356
عامل Biological control agent، 486
المقاومة البيولوجية
Biological magnification، 1227، 1227f
التضخيم البيولوجي
Biological species concept، 434–38،
460–61 مفهوم النوع البيولوجي
عوامل الضعف weaknesses in، 437–38
الأسلحة البيولوجية Biological weapons، 365
Bioluminescence، 569f، 1128f، 1226،
1226f مضيئة حيويًّا
مؤشر حيوي Biomarker، 541
كتلة حيوية Biomass، 1197
إقليم Biome، 1216–20، 1216–19f
حيوي
المناخ و climate and، 1217، 1217f
توزيع distribution of، 1216f
predictors of biome distribution، 1217،
1217f تنبؤ بتوزيع الأقاليم الحيوية
الصيدلة الحيوية Biopharming، 345–46
Bioremediation، 558، 558f، 607
المعالجة الحيوية للتلوث
Biosphere، 3f، 4، 1163، 1211–34
محيط حيوي (غلاف حيوي)
influence of human activity on، 1227–
31 تأثير النشاط البشري في
تنبيه حيوي Biostimulation 558
التقانة الحيوية Biotechnology، 325–46
الإرهاب Bioterrorism، 365، 365t، 618
البيولوجي
جهد حيوي Biotic potential، 1156–57
بيوتين Biotin، 980t
الأسلحة الحيوية (الأسلحة Bioweapons، 557
البيولوجية)
السير على رجلين Bipedalism، 710–11
خلايا Bipolar cells، 913، 913–14f، 915
ثنائية القطب
Biramous appendage، 518–19، 519f،
666t، 670–71 زوائد ثنائية الشعب
Birch (Betula)، 736، 842، 842f Birch
(Betula) بتولا
Bird، 630t، 687f، 700–703،
700–703f الطائر
إيثار في altruism in، 1137–38
عظام الـ bones of، 700
دماغ الـ brain of، 886، 886f
صفات الـ characteristics of، 700، 703
دورة circulation in، 703، 986–87، 987f
دموية في
التفلج في cleavage in، 1093–94
cognitive behavior in، 1124–25،
1125f سلوك تعرفي إدراكي في
تكوين development in، 1071–72
القناة digestive tract of، 966، 966f
الهضمية لـ
بيوض eggs of، 1071، 1071f
evolution of، 422–23، 423f، 460،
462، 464f، 685، 700–703، 700f،
702f تطور
extinctions، 1239، 1239t، 1245t
انقراض
عيون eyes of، 915
إخصاب fertilization in، 1071–72
سلوك flocking behavior in، 1140، 1141f
الأسراب في
تكوين gastrulation in، 1096–97، 1097f
الجاسترولا
التعود في habituation in، 1121
القلب heart of، 986–87، 987f

الكلية kidney of، 1028، 1028f
mating systems in، 1136–37، 1136f
أنظمة التزاوج
migration of، 916، 1125–27، 1126f،
1248–49 هجرة
nectar-feeding، 1132–33، 1132f
التغذية على الرحيق
nitrogenous wastes of 1029، 1029f
الفضلات النيتروجينية
الرعاية parental care in، 461–62، 462f
الأبوية
التلقيح pollination by، 840–41، 841f
عن طريق
اليوم present day، 703
respiration in، 703، 1006–7، 1007f
التنفس في
الكروموسومات sex chromosomes of، 239t
الجنسية في
السباحة في swimming in، 959
territorial behavior in، 1132–33،
1132f سلوك الإقليم في
التنظيم الحراري thermoregulation in، 703
في
حاجة vitamin K requirement of، 975
فيتامين K إلى
الأجنحة في wings of، 960، 960f
إنفلونزا الطيور Bird flu، 534، 1063
طيور مفترسة Birds of prey، 701t
Bird song 1123، 1123f، 1128، 1132
تغريد الطائر
Birth control، 1080–83، 1081f،
1082t، 1083f تنظيم الحمل
Birth control pill. *See* Oral contraceptives
أقراص منع الحمل. انظر أقراص موانع الحمل عن
طريق الفم
معدل الولادة Birthrate، 1156، 1161
الإنسان human، 1161
وزن Birth weight، in humans 409، 409f
المواليد، في الإنسان
الثور الأمريكي Bison، 1220
1،3-Bisphosphoglycerate، 124، 126f،
158f جليسرات 1، 3 ثنائي الفوسفات
Bithorax complex، 385–86، 385–86f،
491 معقد ثنائي الصدر
الواق Bittern، 701t
التذوق المر Bitter taste، 908–9
Bivalve mollusk ، 655f، 658–59، 659f
رخويات ثنائية المصراع
ثنائية Bivalvia (class)، 658–59، 659f
المصراع (طائفة)
الرؤية Black-and-white vision، 912
البيضاء والسوداء
التوت الأسود Blackberry، 751f، 846
Black-bellied seedcracker finch
الحسون (Pyrenestes ostrinus)، 408، 409f
الإفريقي أسود البطن
Black cherry (Prunus serotina)، 1239
الكرز الأسود (Prunus serotina)
الموت Black Death. *See* Bubonic plague
الأسود. انظر الطاعون
Black locust (Robinia pseudo-acacia)،
736 الجراد الأسود (Robinia pseudo-
acacia)
بلاكمان Blackman، F. F.، 146
Black walnut (Juglans nigra)، 792، 792f
الجوز الأسود (Juglans nigra)
Black widow spider (Latrodectus
الأرملة السوداء mactans)، 669–70، 670f
الجنوبية (Latrodectus mactans)
،Bladder مثانة
،swim. *See* Swim bladder السباحة. انظر
مثانة السباحة
،urinary. *See* Urinary bladder بولي. انظر

مثانة بولية
Bladderwort (Utricularia), 781 (حشيشة المثانة)
نصل، Blade, of leaf, 718f, 732f, 736 الورقة
خوارزميات BLAST algorithm, 356 BLAST
Blastocoel, 1092–93, 1093–94f, 1096f تجويف البلاستيولة
Blastocyst, 372, 372f, 1088t, 1092, 1094, 1094f, 1108 (كيس بلاستيولي)
أدمة Blastoderm, 1096, 1097f البلاستيولة (أدمة البلاستيولا)
cellular, 381, 381f, 1092 الخلوية
syncytial, 381, 381f, 1092 المدمجة
قرص بلاستيولي Blastodisc, 1093, 1094f
Blastomere, 370, 370f, 1092, 1094 قطع البلاستيولا، الفلجة (القطعة)
Blastopore, 390f, 623, 626, 627f, 1095–96f, 1096, 1104 (ثقب البلاستيولة)
مصير fate of, 626, 627f
Blastula, 623, 626, 627f, 1092–93, 1093f, 1103f, 1104 بلاستيولا (بلاستيولة) (عصيفة)
تفاعل التبييض Bleaching reaction, 914 (القصر)
الوراثة المزيج Blending inheritance, 398
اللفحة (مرض Blights (plant disease), 554 نباتي)
بقعة عمياء Blind spot, 427, 427f
رمش العين Blinking, 890
Blood, 856, 857t, 858, 997–1000, 997–99f الدم
وظائف الـ functions of, 997
pH of, 30, 910, 1012–14, 1013f الرقم الهيدروجيني PH لـ
Blood cells, 997f خلايا الدم
Blood clotting, 430, 866, 980t, 997, 999–1000, 999f تجلط (تخثر) الدم
نقل Blood donation, autologous, 1060 الدم، الذاتي
Blood flow, 995–97 تدفق الدم
مقاومة resistance to, 992
ديدان Blood fluke (Schistosoma), 646 الدم المنبسطة (Schistosoma)
زمر الدم Blood group, 1060 ABO
ABO 230t, 231, 232–33, 233f, 397, 1060, ABO
التنوع الجيني في genetic variation in, 397
العامل الرايزيسي Rh, 1060
Blood pressure, 929f, 936, 989, 1032, 1035–36, 1036f ضغط الدم
baroreceptor reflex and, 902, 995–96, 996 f منعكس مستقبل الضغط و
قياس measurement of, 989, 989f
رصد لـ sensing of, 898t, 902
زمر الدم Blood typing 1060
وعاء دموي Blood vessel, 988–91
characteristics of, 991–95, 991–94f خصائص الـ
التغذية العصبية innervation of, 894 t
تنظيم paracrine regulation of, 924–25 عن طريق المنظمات نظيرة الصماء
جدران الـ walls of, 858, 991–92, 991f
Blood volume, 929f, 936, 995, 1032, 1035–36, 1036f حجم الدم
تنظيم regulation of, 996–97
ذبابة السرء Blowfly, 909f
أسماك الطن (التونة) Bluefin tuna, 1249 ذات الزعنفة الزرقاء
الطائر الأطيش ذو Blue-footed booby, 436f الأقدام الزرقاء
Bluehead wrasse (Thalassomabifasciatium), 1068f السمكة ذات الرأس الأزرق Thalassomabifasciatium
الزرياب الأزرق Blue jay, 1176f
Blue-light receptor, in plants, 805, 805f مستقبل الضوء الأزرق، في النباتات
Blue-ringed octopus (Hapalochlaena maculosa), 654f الأخطبوط ذو الحلقة الزرقاء Hapalochlaena maculosa
القرش الأزرق Blue shark, 688f
BMI. *See* Body mass index BMI. انظر مؤشر كتلة الجسم
BMR. *See* Basal metabolic rate BMR. انظر معدل الأيض القاعدي
الأصلة العاصرة Boa constrictor, 427
Bobolink (Dolichonyz oryzivorus), 703f, 1125–26, 1126f الممراح
باني الجسم Bodybuilder, 939
تجويف الجسم Body cavity
تطور evolution of, 625–26, 625f
أنواع kinds of, 625
لون Body color, in fruit fly, 244f, 245 الجسم، في ذبابة الفاكهة
مؤشر كتلة Body mass index (BMI), 977 الجسم (BMI)
خطة الجسم Body plan
animal, evolution of, 624–27, 624–27f الحيوان، تطور
of vertebrates 852, 852–53f,862–63f فقريات
Body position, sensing of 902, 906–7f, 907–8 موقع الجسم، الإحساس بـ
حجم الجسم Body size
circulatory and respiratory adaptations to, 985–87 تكيفات في الجهازين؛ الدوري والتنفسي
زمن generation time and, 1152, 1152f الجيل و
معدل metabolic rate and, 1021, 1021f الأيض و
Body temperature, regulation of *See* Thermoregulation حرارة الجسم، تنظيم. انظر التنظيم الحراري
Bog 1220 مستنقع
تأثير بور Bohr effect, 1012
Boll weevil (Anthonomus grandis), 672–73f خنافس القطن
لقمة غذائية Bolus 968, 968f
بومبيكول Bombykol, 1128
العظم Bone, 856, 857t, 858, 946–50
لاوعائي avascular 949
صلب (مصمت) compact, 948f, 949
تكوين development of, 946–49
الغضروفي endochondral, 947f, 948 الداخلي
داخل intramembranous, 946, 947f الغشائي
تكوّن formation of, 858
نخاعية medullary, 949
remodeling of, 948,949–50, 949f إعادة التشكيل
إسفنجي spongy, 948f, 949
تركيب structure of, 948f, 949
وعائي vascular, 949
Bone marrow, 863f, 949, 1046, 1047f, 1049 نخاع العظم
Bone morphogenetic protein 4, 1106 بروتين مشكّل العظم
أسماك Bony fish 689–90, 689–90f عظمية
رئات كتبية Book lungs, 669
إسفنج ثاقب Boring sponge, 630t
البورون، في Boron, in plants 776, 777t النباتات
Borrelia burgdorferi, 544f, 555t Borrelia burgdorferi
Bosmina longirostris, 1158f Bosmina longirostris
تأثير Bottleneck effect, 401–2, 401–2f عنق الزجاجة
Bottom-up effect, 1201, 1204–5, 1204f, 1226 تأثير أدنى - أعلى
تسمّم وشيقي Botulism, 365t, 548, 555t
Bovine spongiformencephalopathy, 536 اعتلال الدماغ الإسفنجي في البقر
Bowerbankia 630t Bowerbankia
الحوت ذو رأس Bowhead whale, 1250 القوس
Bowman's capsule, 1026, 1031, 1031f, 1033f محفظة بومان
البيلسان الصندوقي Box elder, 736
هلام البحر Box jellyfish, 643, 643f الصندوقي
بيتر بويسين Boysen-Jensen, Peter, 815 - جنسن
بروتين B7 B7 protein, 1051
الشريان Brachial artery, 989, 989f العضدي
Brachiopoda (phylum), 629f, 631 عضدية 637, 637f, 664–65, 664–65f الأقدام (عضدية القدم) (ذراعية القدم) (قبيلة)
قصر الأصابع Brachydactyly, 225t
جين Brachyury gene, 493–94, 493f Brachyury
قنابة Bract, 737
براديكانين Bradykinin, 924, 1042
دماغ Brain 860t, 862f, 870–71f, 885t
البرمائيات of amphibians, 886, 886f
الطيور of birds, 886, 886f
أقسام divisions of, 885–86, 885t
الثدييات of mammals 886, 886f
الزواحف of reptiles, 886, 886f
حجم size of, 711, 886, 886f
الفقاريات of vertebrates, 885f
هرمون الدماغ Brain hormone, 940f
حجرة خيشومية Branchial chamber, 1002
Branching diagrams, 454–55, 454f مخططات متفرعة
تشكل Branching morphogenesis, 1100 فرعي
سُهيم Branchiostoma, 684, 684f Branchiostoma
في *Hox* جينات *Hox* genes in, 386
جين brachless gene, in *Drosophila*, 1100 عدم التفرع، في ذبابة الفاكهة
Branch point (nucleotide), 289, 289f نقطة تفرع (نيوكليوتيد)
*Brassica*ceae (family), 492, 1175 الخردلية *Brassica*ceae (عائلة)
Brassica, 821 *Brassica*
المحتوى الجيني genome of, 477f
تطور evolution of, 492, 492f
Brassica juncea, 786 *Brassica* juncea
براسينوليد Brassinolide, 822f
Brassinosteroid, 803, 813, 814t, 821–22, 822f هرمون براسينوستيرويد
صنع الخبز Bread-making 611
فطر عفن الخبز Bread mold, 609, 609f
سرطان الثدي Breast cancer 794, 1083
الرضاعة الطبيعية Breast-feeding, 929
إيقاف التنفس Breath holding, 1009
Breathing, 1000, 1004, 1007–10, 1008–10f التنفس
في in amphibians, 1002, 1005f البرمائيات
في الطيور in birds, 1007, 1007f
آلية mechanics of, 1008, 1009f
ضغط سلبي negative pressure, 1005
ضغط positive pressure 1005, 1005f إيجابي
معدل rate of, 1008–9
regulation of 910, 1009–10, 1010f تنظيم
مسح الطيور Breeding Bird Survey, 1248 المتكاثرة
موسم التكاثر Breeding season, 436
وينسلو برجز Briggs, Winslow, 816, 816f
مجهر المجال Bright-field microscope, 62t المضيء
Bristlecone pine (Pinus longaeva), 594, 847 الصنوبر (المخروط) المُهلّب Pinus longaeva
Bristle number, in *Drosophila*, 420, 420f عدد الأهلاب في *Drosophila*
Bristleworm (Oenone fulgida), 662f الدودة الهلبية اللامعة Oenone fulgida
نجم Brittle star, 622t, 676–78, 678f البحر الهش
منطقة بروكا Broca's area, 887f, 888–89
بروكلي Broccoli, 844
شعبة هوائية Bronchi, 1006, 1006f
شعيبة هوائية Bronchiole, 1006, 1006f
متطفل Brood parasite 1123, 1123f حضانة
بقعة الحضانة Brood patch, 933
Brosimum alicastrum, 1150f Brosimum alicastrum
روبرت بروان Brown, Robert, 65
Brown algae 512, 512–13f, 564, 573–74, 573–74f طحالب بنية
دهن بني Brown fat, 1021
البجع البني Brown pelican, 1227
Brown recluse spider (Loxosceles reclusa), 669–70, 670f العنكبوت البني الناسك
أفعى الشجرة البنية Brown tree snake, 1251
السلمون البني Brown trout, 1201–2
ريتشارد بروسكا Brusca, Richard, 519
حافة الفرشاة Brush border, 970
الكُرُنْب المسوَّق Brussels sprouts, 492
Bryophyta (phylum), 586–88, 586–87f الحزازيات (قبيلة)
Bryophyte, 460f, 586–88, 586–87f حزازي
Bryozoa (phylum), 629f, 630t, 637, 637f, 664–65, 664f الزهريات (الحيوانات الزهرية) (خارجية الشرج) (قبيلة)
Bt محاصيل Bt crops, 344–45
الطاعون Bubonic plague, 553, 1161f (الموت الأسود)
تجويف فمي Buccal cavity, 1002f, 1005f
كستناء الحصان Buckeye (Aesculus), 737 (Aesculus)
برعم Bud, 736
قمي apical, 819f
axillary, 718f, 732, 732f, 790, 832f, 833 إبطي
جانبي lateral, 819f, 824
طرفي terminal, 732, 732f
شتاء winter, 824
التبرعم Budding
asexual reproduction in animals, 1068, 1068f تكاثر لاجنسي في الحيوانات
خروج virus release from cells, 530 الفيروسات من الخلايا
في الخميرة in yeast, 610, 611f
بادئ البرعم Bud primordium, 730f
حرشفة برعمية Bud scale, 733, 824f

Bud scale scar، 732f، 733 ندبة حرشفية برعمية
Buffalo، 705 جاموس
Buffer، 30، 30f محلول منظم
Bug، true، 673t بق، حقيقي
Bulb (plant)، 734، 735f، 846 بصلة (النبات)
Bulbourethral gland، 1073f، 1075 غدة كوبر (غدة إحليلية منتفخة)
Bulimia، 979 شهية كلبية
Bullfrog، 891f، 1128 الضفدع الأمريكي الكبير
Bumblebee (Bombus)، 840f، 1121f النمل الطنان Bombus
Bundle of His، 990f، 991 حزمة هِسّ
Bundle scar، 732f، 733 ندبة الحزمَة
Bundle-sheath cells، 161–62، 161–62f خلايا محيطة بالحزمة الوعائية
Bunting، 1248 الدرسة
Bushmaster، 699 سيدة الأجمات
Bushmeat، 468 تسويق اللحم
Buttercup (Ranunculus)، 729f، 837 الحَوْذان Ranunculus
alpine، New Zealand، 446–47، 447f الجبلي، نيوزلندا
Butterfly، 673t، 674، 675f، 795، 840، 1218 فراشة
Batesian mimicry in، 1177، 1177f المحاكاة الباتيسية في
effect of global warming on، 1233، 1233f تأثير الاحتباس الحراري على
eyespot on wings of 495، 495f البقعة العينية على أجنحة
Buttress root، 730–31f، 731 جذر دعامي

C

Cabbage، 492، 848، 1175 ملفوف
Cabbage butterfly (Pieris rapae)، 1175
(Pieris rapae) f 1175 ،76– فراشة الملفوف
Cabbage palmetto، 736f البلميط
Cactoblastis cactorum، 1175 عث Cactoblastis cactorum
Cactus، 162، 724، 735، 737 صبّار
Cactus finch (Geospiza scandens)، 9f، 416f، 438، 444f، 445 (Geospiza scandens) حسّون الصبار
Cadherin، 181–82، 181–82f، 388–89، 1103 بروتين كادهرين
Cadherin domain، 389 منطقة كادهرين
Cadmium، 786 كادميوم
Caecilian، 691، 691t، 693f، 694 ديدان عمياء
Caecilia tentaculata، 693f Caecilia tentaculata
Caenorhabditis elegans، 649 *Caenorhabditis elegans*
development in، 370–72، 371f، 388، 389f، 391 التكوين الجنيني في
genome of، 355f، 359، 480 الجينوم في
small RNAs in، 317 RNA الصغير في
CAF، 532f، 533 CAF عامل مضاد للفيروس
Caffeine، 792 كافيين
Caiman، 699 الكيمن الأمريكي
Calciferol. *See* Vitamin D 922، 934–35 كالسيفيرول. انظر فيتامين د
Calcitonin 319، 319f، 922، 934–35 كالسيفيرول
Calcitonin gene-related peptide (CGRP)، 922، 934–35 الببتيد المرتبط بجين كالسيتونين (CGRP)
Calcitonin 935f، 936 كالسيوم
blood in extracellular fluid، 935–936، 935f 1024 الدم في السائل خارج الخلوي
in fertilization، 1090، 1090f في الإخصاب
homeostasis، 935–36، 935f الاتزان الداخلي
intestinal absorption of، 935–36، 935f امتصاص من الأمعاء
in muscle contraction، 954–57، 955–56f في انقباض العضلات
cardiacmuscle 991 عضلات القلب
in plants، 765، 777t في النباتات
reabsorption in kidneys، 935f، 936 إعادة الامتصاص في الكلى
release from bone، 935–36، 935f تحرر من العظم
as second messenger، 178، 178f بوصفه رسولًا ثانيًا
in synapse، 878، 879f في التشابك العصبي
Calcium carbonate، 643، 656، 907، 946 كربونات كالسيوم
Calcium channel، 170 قناة كالسيوم
Calcium phosphate، 935 فوسفات كالسيوم
Calico cat، 241، 241f قط الكاليكو
California condor (Gymnogyps californianus)، 1257 نسر كندرو كاليفورنيا Gymnogyps californianus
Callus (plant)، 847، 847f الجُسّأة أو الكالوس (في النباتات)
Calmodulin، 45t، 178، 178f، 364 كالموديولين
Caloric intake، 978 السعرات الحرارية المأخوذة
Calvin، Melvin، 157 ملفن كالفن
Calvin cycle، 157–60، 158f، 782 دورة كالفن
carbon fixation in، 157–60، 158f، 541 تثبيت الكربون في
discovery of، 157 اكتشاف
Calyx، 836، 836f كأس
Cambium 720، 721f، 723، 730، 730f، 733، 734f كمبيوم
cork، فلين
vascular، 720، 721f، 730، 733–34، 734f وعائي
Cambrian explosion، 632، 632f الانفجار الكمبري
Camel، 520، 1028، 1219، 1238، 1238f الجمل
Camouflage، 403، 403f، 704، 1175، 1177 تمويه
cAMP. *See* Cyclic AMP جوانوسين أحادي الفوسفات الحلقي
CAM plants، 161–62، 162f، 767 نباتات أيض حمض الكراسوليشين
Camptodactyly، 225t انكماش الأصابع
Canada lynx (*Lynx canadensis*)،
population cycles of، 1160، 1160f الوشق الكندي *Lynx canadensis*، دورة الجماعات في *Canadia*، 632f *Canadia*
Canaliculi، 858، 946، 947–48f قُنيّات
Cancer، 201 سرطان
of breast، 794، 1083 الثدي
cell cycle control in، 201–2، 202f ضبط الدورة الخلوية في
of cervix، 535، 1083 عنق الرحم
of colon، 973 القولون
endometrial، 1083 بطانة الرحم
hormonal responses in، 940 الاستجابة الهرمونية في
of liver، 535 الكبد
of lung، 1011، 1011f الرئة
microarray analysis and، 362 تحليل
of ovary، 1083 التركيب الدقيق و المبيض
of prostate، 794 البروستات
of skin، 1230 الجلد
T cells in surveillance against، 1051t الخلايا التائية في المراقبة ضد
telomerase and، 272 أنزيم القطع الطرفية و
treatment of، gene therapy، 342t المعالجة المعالجة الجينية
immunotoxin، 1062–63، 1062f سم مناعي
viruses and، 535 الفيروسات و
Candida، 618 Candida
Candida milleri، 611 *Candida milleri*
Canine teeth. *See* Cuspid، 532 أنياب
Canola، transgenic، 344 كانولا، عابرة للجينات
CAP. *See* Catabolite activator protein،
Cap، mRNA „5، 288، 288f CAP. انظر البروتين المنشط لنواتج الهدم، طرف 5" من mRNA
Capillary، 991–92، 991f شعيرة دموية
Capillary action، 27، 27f فعل شعري
Capsaicin، 901 كابسيسين
Capsid، viral، 524، 524f مُحيفظة، فيروسية
Capsule، 63f، 64، 548 كبسولة
of bacteria، في البكتيريا
surrounding organs، 856 تغلّف الأعضاء
Captive breeding، 1257، 1257f التكاثر بالأسر
Carapace، of turtle shell، 698 الدَّبل، صدفة السلحفاة
Carbohydrates، 33، 35، 35t، 36f، 37–40 كربوهيدرات
catabolism of، 121 هدم
structure of، 35t تركيب
Carbon، الكربون
chemistry of، 24، 34–37 كيمياء
isotopes of، 19، 19f نظائر
in plants، 776، 777t في النباتات
Carbon-13 19، 19f كربون 13-
Carbon-14 19، 19f كربون 14 -
Carbon cycle، 557، 1190–91، 1190f دورة الكربون
Carbon dioxide، ثاني أكسيد الكربون
arrest of fruit ripening، 823 تثبيط نضج الثمار
atmospheric، 765، 782–83، 782–83f، 1004، 1190–91، 1190f، 1232–33، 1 232f في الغلاف الجوي
in carbon cycle، 1190–91، 1190f في دورة الكربون
diffusion from tissue، 1014f الانتشار من النسيج
diffusion into alveoli، 1014f الانتشار إلى الحويصلة الهوائية
as electron acceptor، 136 بوصفه مستقبل إلكترون
entry into plants، 765–66، 766f إدخال إلى النباتات
from ethanol fermentation، 137، 137f من التخمر الكحولي
from Krebs cycle، 128–31، 130f من حلقة كربس
partial pressure in blood، 1009–10، 1010f ضغط جزئي في الدم
from photorespiration، 160–62، 161–62f من التنفس الضوئيّ
from pyruvate oxidation، 128، 128f من أكسدة البيروفيت
regulation of stomatal opening and closing، 767 تنظيم فتح الثغور وإغلاقها
transport in blood، 1000–1014، 1012–14f النقل في الدم
use in photosynthesis، 144–47، 145f، 158–61، 158–59f، 776، 782 يستخدم في البناء الضوئي
Carbon fixation، 147، 157–63، 158f، 161–63f، 557، 1190f، 1191 تثبيت الكربون
in ancient cells، 540–41 في الخلايا القديمة
Carbonic acid، 30، 1012–14، 1014f حمض الكربونيك
Carbonic anhydrase، 112، 1013–14، 1014f أنزيم مجفف حمض الكربونيك
Carbon monoxide poisoning، 1014 تسمم بأول أكسيد الكربون
Carbonyl group، 34، 34f مجموعة الكاربونيل
Carboxyl group، 34، 34f، 46، 46f مجموعة الكاربوكسيل
Carboxypeptidase، 114 كاربوكسيبيبتديز
Cardiac cycle، 988، 989–90f دورة قلبية
Cardiac glycoside، 1175–76 سكر قلبي
Cardiac muscle، 858–59، 859t، 989–91 عضلة قلبية
Cardiac output، 995–96 ناتج قلبي
exercise and، 995 التمرين و
Cardiac vein، 989f وريد قلبي
Cardioacceleratory center، 995 مركز مُسرّع للقلب
Cardioinhibitory center، 995 مركز مبطئ للقلب
Cardiovascular disease، 994–95، 994f مرض قلبي وعائي
Caribou، 1220 غزال الرنة
Carnivora (order)، 708t آكلة اللحوم
Carnivore، 520، 520f، 622t، 708t، 964 لاحم التغذية أو لاحم (آكلة لحوم)
digestive system of، 974f الجهاز الهضمي
human removal of، 1203 إزالة الإنسان لِ
primary، 1196، 1197–98f، 1199، 1201–2، 1204f أولي
saber-toothed، 462، 463f أسنان مسيفة
secondary، 1196، 1197–98f، 1199–1200، 120 ثانوي
teeth of، 715، 715f، 966، 966f أسنان
tertiary، 1200 المستوى الثالث
top، 1200، 1227 قمة
Carnivorous plant، 780–81، 780–81f نبات آكل حيوانات
Carotene، 150، 345، 345f، 912 كاروتين
Carotenoid، 148f، 150، 150f، 568، 570، 574، 841 كاروتينويد
Carotid body، 1009–10، 1010f جسم سباتي
Carotid sinus، 902 جيب سباتي
Carp، 1227 الشبوط
Carpel، 596، 598، 598f، 750f، 834، 835–36f، 837، 844f خباء، (كربلة)
Carrier (gene disorder)، 240، 241f حامل، (اضطراب وراثي)
Carrier protein، 94–95، 94f، 102t ناقل بروتيني
Carroll، Sean، 382f شون كارول
Carrot، 731، 848 جزر
Carrying capacity، 1157–58، 1157–58f، 1161 قدرة الحمل
Cartilage، 856–58، 857t، 946 غضروف
articular، 950f للربط
Cartilaginous fish، 686f، 688–89، 1027 الأسماك الغضروفية
Cartilaginous joint، 950–51، 950f مفصل غضروفي

Casein كازين، 45t
Casparian strip، 729، 729f، 763، 764f شريط كاسبر
Cassava (*Mannihot esculenta*)، 792، 793t كاسافا (*Mannihot esculenta*)
Caste، insect، 1141 طبقة اجتماعية، حشرة
Casting، earthworm، 662 إخراج، دودة الأرض
Castor bean (*Ricinus*)، 794، 794f بذرة خروع (*Ricinus*)
Cat، 708t، 945f، 1080 قطة
coatcolor in، 230t، 233، 233f، 241، 241f، 398، 398f لون الغراء
Catabolism، 115 هدم
Catabolite activator protein (CAP)، 309–10، 310f البروتين المنشط لنواتج الهدم، (CAP)
Catalyst، 25، 43–44، 44f، 109–10، 109f عامل مساعد (محفِّز)
Catbird، 1248 كتبرد
Catecholamine، 881، 921، 937f كاتيكولأمين
Caterpillar، 795–96، 1175، 1175f يرقة الفراش
Catfish، 904 أسماك القط
Cation، 19، 94، 874f أيون موجب الشحنة
Cattle، 520f، 708t، 964–66، 973،973f، 1080 أبقار (ماشية)
Cattle egret، 1149، 1149f بلشون الماشية
Caudal protein، 383–84، 383f بروتين الذيلي
Caudata. *See* Urodela (order)،،Caudata انظر Urodela (رتبة)
Caudipteryx، 464f، 702، 702f، *Caudipteryx*
Causation، مُسبب
proximate، 1116 قريب
ultimate، 1116 نهائي
Cave bear، 706t دب الكهف
Cave fish، 427، 499، 499f، 903 أسماك الكهف
Cave painting، 713، 713f رسوم الكهوف
Cavitation، 765، 765f تجوّف
Cayuga Lake، 1200، 1200f بحيرة كايوغا
C_3b protein، 1043–44، 1065 بروتين C_3b
CCK. *See* Cholecystokinin المستقبل
CCR5 كوليسيستوكاينين
CCR5 receptor، 530–31، 531–32f، 533 انظر مستقبل كوليسيستوكاينين CCR5
CD4 cells، 530، 1049، 1049t،1051، 1064، 1064f خلايا تائية مساعدة CD4
CD8 coreceptor، 1049، 1049t مستقبل CD8 خلية تائية سامة (قاتلة)
CD28 protein، 1051 بروتين CD28
cdc2 gene، 198 جين cdc2
Cdc2 kinase، 199، 199–200f مفسفر Cdc2
Cdk. *See* Cyclin-dependent protein kinase، cdk انظر مفسفر بروتين معتمدًا على السايكلن
cDNA library، 329–30، 331f مكتبة جينية مكملة
Cech، Thomas، 113 توماس تشيك
Cecum، 427، 705، 965f، 966،972–74، 972f، 974f أعور
Cedar، 594، 1249 أرز
Cedar Creek experimental fields، 1205–6، 1205f قطع أراضي سيدار كريك التجريبية
ced genes، 388، 389f Ced جينات
Cell(s)، 852f الخلية (الخلايا)
earliest، 540–41، 540f الأقدم
in hierarchical organization of living things، 2f، 3 في التنظيم التراتبي في الأنظمة الحية
as information-processing systems، 14 بوصفه أنظمة لمعالجة المعلومات
origin of 507، 540–41، 540f أصل
shape of، 388 شكل
size of، 60، 61f حجم
in prokaryotes، 542 في البدائيات
visualizing structure of، 60–62 مشاهدة تركيب
Cell adhesion، 180–82، 180t، 181f ربط الخلايا
Cell adhesion protein، 91، 91f، 1103 بروتينات ربط الخلايا بعضها ببعض
Cell body، of neuron، 860، 860f،870–71، 870–71f جسم الخلية، للعصبون
Cell-cell interactions، 180–82، 180t تفاعلات بين خلية وأخرى
in development، 1103f، 1104–6، 1107f في التكوين الجيني
Cell communication، 165–82 التواصل بين الخلايا
Cell cycle، 191–97، 371f دورة الخلية
duration of، 191، 200 أمد
genetic analysis of، 198 التحليل الوراثي
growth factors and، 200 عوامل النمو و
Cell cycle control، 197–202 ضبط عمل الدورة الخلوية
in cancer cells، 201–2، 202f في الخلايا السرطانية
checkpoints، 197–99، 198–99f نقاط الضبط
history of investigation into، 197–98 تاريخ البحث في
in multicellular eukaryotes، 200–201، 200f في حقيقية النوى متعددة الخلايا
Cell determination، 1099 تحديد خلوي
Cell division، 185–202، 370–73،370–72f. *See also* Cell cycle انقسام الخلية. انظر أيضًا دورة الخلية
in animal cells، 187f في الخلايا الحيوانية
during development، 370–73،370–72f، 387–88 خلال التكوين الجيني
in prokaryotes، 186–87، 186–87f، 542 في بدائية النوى
in protists، 187f في الطلائعيات
in yeast، 187f في الخميرة
Cell identity، 180، 180t هوية الخلية
Cell junction، 180–82، 180t، 181f مفاصل الخلايا
Cell-mediated immune response، 1046، 1049–51، 1051t استجابة مناعية خلوية
Cell membrane، 82t.*See also* Plasma membrane غشاء خلوي (انظر أيضًا الغشاء البلازمي)
of archaebacteria، 511 في البكتيريا القديمة
Cell migration، in development، 388–90 هجرة الخلية، في التكوين الجيني
Cell plate، 195f، 196، 196f، 747 صفيحة الخلية
Cell signaling، 920–40 الترميز الخلوي
between cells، بين الخلايا
autocrine signaling، 166 عن طريق الإفراز الذاتي
by direct contact، 166، 167f بالاتصال (التماس) المباشر
endocrine signaling، 167، 167f ترميز بهرمونات الغدد الصماء
paracrine signaling، 166، 167f ترميز جواري
synaptic signaling، 167، 167f ترميز تشابكي
intracellular، growth factors in 200 داخل الخلايا، عوامل النمو
receptor proteins and، 168–75 المستقبلات البروتينية و
Cell surface، 60، 60f سطح الخلية
of prokaryotes، 548 في بدائية النوى
of protists، 565 في الطلائعيات
Cell surface marker، 63، 87، 88t، 91، 91f، 180 علامة على سطح الخلية
Cell surface receptor، 91، 91f، 168–70، 169t،. *See also* Receptor protein، مستقبل على سطح الخلية. انظر أيضًا البروتين المستقبل
Cell theory، 12، 60–63 نظرية الخلية
Cell-to-substrate interactions، 388 ارتباط الخلية بالأساس
Cellular blastoderm، 381، 381f، 1092 أدمة البلاستيولا (البلاستيولا) الخلوية
Cellular bone، 949 عظم خلوي
Cellular immune response، 342 استجابة مناعية خلوية
Cellular organization، as charac- teristic of life، 2–3f، 3 التنظيم الخلوي، بوصفه خاصية
Cellular respiration، 120، 1000 تنفس خلوي
Cellular slime mold، 578، 578f فطر غروي خلوي
Cellulase، 558 محلّل السليولوز
Cellulose، 35t، 39–40، 40f، 196، 390 السليلوز
breakdown of، 40، 566، 606–7، 614، 705، 965–66، 973 تحطيم
in plant cell walls، 718، 719f في الجدار الخلوي النباتي
Cell wall، 63–64، 514t، 622t الجدار الخلوي
of archaebacteria، 64، 511، 543 للبكتيريا القديمة
of bacteria، 64، 543 للبكتيريا
of eukaryotes، 67f، 79t، 82t للخلايا حقيقية النوى
of fungi، 604–5 للفطريات
of plant cells، 40، 81، 81f، 390،718، 719f، 822 للخلايا النباتية
primary، 81، 81f أولي
of prokaryotes، 63، 63f، 82t،546، 546f لبدائية النوى
secondary، 81، 81f ثانوي
Cementum، 967f أسمنت
Centimorgan، 244، 351 سنتيمورغان
Centipede، 518، 630t، 666t،670–71، 670f ذات المئة قدم
Central chemoreceptor، 910 مستقبل كيميائي مركزي
Central Dogma، 279، 279f عقيدة محورية
Central nervous system، 860–61،870، 871f، 884–91، 884–91f جهاز عصبي مركزي
Central sulcus، 887f شق مركزي
Central vacuole، 65، 73–74، 73f فجوة مركزية
Centriole، 66f، 78، 78f، 82t،187f،192–93، 565، 605 مريكز (سنتريول)
Centrolecithal cleavage، 1093t تفلج بيوض مركزية المح
Centromere، 190f، 192–93، 192f،194f، 210 سنترومير
Centrosome، 78 جسم مركزي
Centrum، 685f جسم الفقرة
Cephalaspidomorphi (class)، 686f، 687t ذات الرأس المدرع (طائفة) Cephalaspidomorphi
Cephalization، 625 ظهور الرأس
Cephalochordata (subphylum)، 629f، 683–84، 684f رأسية الحبل (تحت قبيلة)
Cephalopoda (class)، 655f،659–60 رأسية القدم (طائفة)
Cephalothorax، 667 الرأس صدر
Ceratium، 569f *Ceratium*
ercariae، 646، 646f سركاريا
Cereal grains، genome analysis of، 360، 360–61f تحليل جينوم الحبوب
Cerebellum، 884–87f، 885، 885t مخيخ
Cerebral cortex، 885t، 886–87f،887، 915، 915f قشرة الدماغ
Cerebral hemisphere، 886f،887–88 نصف كرة مخي
dominant hemisphere، 888 نصف كرة مسيطر
Cerebrospinal fluid، pH of 910،1010، 1010f السائل الدماغي النخاعي (الشوكي) الرقم الهيدروجيني (درجة الحموضة)
Cerebrum، 884–87f، 885t، 886–88 مخ
Cerebrus protein، 1106 بروتين سيريبرس
Cervical cancer، 535، 1083 سرطان عنق الرحم
Cervical cap، 1081، 1082t غطاء عنق الرحم
Cervical nerves، 884f أعصاب عنق الرحم
Cervix، 1077f، 1080، 1080f، 1111f عنق الرحم
Cestoda (class) 645–47، 647f الديدان الشريطية (طائفة)
Cetacea (order)، 708t الحوتيات (رتبة)
CGMP. *See* Cyclic GMP، cGMP انظر أحادي فوسفات جوانوسين الحلقي
CGRP. *See* Calcitonin gene- related peptide، CGRP انظر الببتيد المرتبط بجين كالسيتونين
Chaetae، 661، 661f، 944 هُلْب، أشواك
Chaetognatha (phylum)، 629f، 631t شوكية الفم (شوكية الفكوك) (قبيلة)
Chagas disease، 485–86، 568 مرض شاجاس
Chain terminator، 335 موقف السلسلة
Chambered *Nautilus* (*Nautilus pompilius*)، 654f، 659–60 الحبّار أو النوتي ذو الحجرة (*Nautilus pompilius*)
Chameleon، 699 حرباء
Chamguava schippii، 1150f *Chamguava schippii*
Chancre، 556 تقرح صغير
Channel protein، 94، 102t قناة بروتينية
Channel-linked receptor، ، 169–70، 169f، 169t مستقبل مرتبط بقناة
Chaparral، 1216f، 1217 أدغال (أجمات)
Chaperone protein، 51–52، 52f بروتين الشبيرون
Chaperonin، 51–52 شبرونين
*Char*acter، 220 صفة
*Char*acter displacement، 443، 443f، 1172–73، 1173f إزاحة الصفات
*Char*acter state، 455 حالة الصفة
Chara، 585–86، 585f *Chara*
*Chara*driiformes (order)، 701t (رتبة) *Chara*driiformes (order)
*Chara*les، 516f، 517، 585–86، 585f *Chara*les
Charcot-Marie-Tooth disease، 246f Charcot-Marie-Tooth disease
Chargaff، Erwin، 259 إيروين تشارغاف
Chargaff's rules، 259 قواعد تشارغاف
Charophyte، 582، 585–86، 585f طحلب الكارا

Checkpoint، cell cycle، 197–99، 198–99f نقطة ضبط، دورة حياة الخلية
Cheese، 613 جبن
Chelicerae، 666t، 669 خطافات
Chelonia (order)، 695t، 698، 698f السلاحف (رتبة)
Chemical bond، 23. *See also specific types of bonds*، رابطة كيميائية (انظر أيضًا الأنواع الرئيسة للروابط)
Chemical-bond energy، 1198f، 1199 طاقة الرابطة الكيميائية
Chemical defenses، الدفاعات الكيميائية
of animals، 1176، 1176f في الحيوانات
of plants، 1175 في النباتات
Chemical digestion، 964 الهضم الكيميائي
Chemically gated ion channel، 874 قناة أيونية مبوبة كيميائيًّا
Chemical messenger، 920–21 رسول كيميائي
Chemical reaction، 25 تفاعل كيميائي
activation energy، 109، 109f، 111–12 طاقة التنشيط
energy changes in، 108–9، 109f تغيرات الطاقة في
Chemical synapse 167، 878 تشابك كيميائي
Chemiosmosis، 124، 132–33، 152، 155–56 أسموزية كيميائية
Chemoheterotroph، 553 مخلوق غير ذاتي التغذية الكيميائية
Chemokine، 533 محرك كيميائي
HIV-inhibiting، 532f، 533 تثبيط فيروس نقص المناعة المكتسبة
Chemolithoautotroph، 553 ذاتية التغذية اللاعضوية
Chemolithotroph، 542 تغذية غير عضوية
Chemoreceptor، 899، 908–10، 908–9f مستقبل كيميائي
central، 910 مركزي
internal، 910 داخلي
peripheral، 910 خارجي (محيطي)
Cherry (*Prunus cerasifera*)، 734f، 751f، 846 كرز (*Prunus cerasifera*)
Chesapeake Bay، 1230 خليج تشيسابيك
Chestnut blight (*Cryphonectria parasitica*)، 610 لفحة الكستناء (*Cryphonectria parasitica*)
Chest pain، 994 ألم الصدر
Chewing، 951، 964، 966 مضغ
Chewing the cud، "973" مضغ قطع الغذاء الراجعة من المعدة
Chiasmata، 209–10، 210f، 215–16 التصالبات (الكيازماتا)
terminal، 210 طرفية
Chicken، 188t، 701t، 929، 958 دجاجة
clutch size in، 412 تضع بيضًا كثيرًا
genome of، 480 المحتوى الجيني
Chicken pox، 524، 527t، 1044، 1058 جدري الماء
Chief cells 968، 969f، 975f خلايا رئيسة
Childbirth، 929، 1110–11، 1111f *See also* Uterine contractions الولادة. انظر أيضًا انقباضات الرحم
Chilling، of plant، 812 البرودة المفاجئة في النبات
Chilopoda (class)، 670–71، 670f شفوية القدم (طائفة)
Chimpanzee (Pan)، 454، 709–14، 710f، 1112، 1112f الشمبانزي (Pan)
chromosome number in، 188t عدد الكروموسومات في
cognitive behavior in، 1124، 1124f سلوك تعرفي إدراكيّ
gene expression in، 483 التعبير عن الجين في
genome of، 360، 472t، 474، 480–81، 480–81f، 483 المحتوى الجيني
language in، 1129 اللغة في
tool use، 1124، 1124f استعمال الأدوات
Chinchilla، 1249 الشنشيلا
Chiral molecule، 35، 35f جزيء غير متناظر (كايرال)
Chironex fleckeri، 643f هلام بحر صندوقي *Chironex fleckeri*
Chiroptera (order)، 708t مجنحة الأيدي (الخفاشيات) (رتبة)
Chitin، 35t، 40، 40f، 604–5، 663–64، 945، 945f كايتين
Chitinase، 40 الكايتينيز
Chiton، 654، 655–56f، 657–58، 658f الكايتون
Chlamydia، 555t الكلاميديا
heart disease and، 557 أمراض القلب و
sexually transmitted disease، 556–57، 556f الأمراض المنقولة جنسيًّا
Chlamydia trachomatis، 555t *Chlamydia trachomatis*
Chlamydomonas، 242، 584، 584f *Chlamydomonas*
Chloramphenicol، 511t، 548 Chloramphenicol
Chlorella، 151، 584–85 *Chlorella*
Chlorenchyma، 724، 737 نسيج كلورنشيمي
Chloride، 873t، 1024 أيونات الكلور
in cytoplasm and extracellular fluid، في السيتوبلازم والسوائل خارج الخلوية
in guard cells، 766–67، 767f في الخلايا الحارسة
reabsorption in kidney، 1026f، 1033–34، 1033f، 1036f إعادة الامتصاص في الكلية
Chloride channel، 880 قناة أيون الكلور
Chloride shift، 1013 انتقال الكلوريد
Chlorine، in plants، 776، 777t الكلور، في النباتات
deficiency of، 777f نقص
Chlorofluorocarbons، 1231 مركبات كلوروفلوروكربون
Chlorokybales، 516f Chlorokybales
Chlorophyll، 144–45f، 145، 151–52، 152f الكلوروفيل
action spectrum of، 148f، 149 طيف النشاط
structure of، 149، 149f تركيب
Chlorophyll *a*، 148f، 149، 151، 154–55، 553، 568، 574، 584 كلوروفيل أ
Chlorophyll *b*، 148f، 149، 568، 584 كلوروفيل ب
Chlorophyll *c*، 570، 574 كلوروفيل ج
Chlorophyta (phylum)، 516f، 517، 562–63f، 582، 582f، 584–85، 584f طحالب خضراء (قبيلة)
colonial، 584f، 585 مستعمرات
multicellular، 585، 585f متعدد الخلايا
Chloroplast، 67f، 75، 75f، 79t، 82t، 145، 514t البلاستيدات الخضراء
diversity of، 564 تنوع
DNA of، 75، 75f DNA
of euglenoids، 567–68، 568f نظيرة اليوغلينا
genetic code in، 282 الشيفرة الوراثية في
genome of، 360–61 المحتوى الجيني
maternal inheritance، 242 الوراثة الأمّيّة
origin of، 512، 512–13f، 564–65، 564f نشوء
photosynthesis، 143–62 البناء الضوئي
Chlorpromazine، 881 كلوربرومازين
Choanocyte، 630t، 638–39، 639f الخلايا المطوقة
Choanoflagellate، 515–16، 563f، 576، 576f، 629f، 632 سوطيات طوقية (ذات الأهداب الدوارة)
Cholecystokinin (CCK)، 975، 975f، 976t، 978–79، 979f كوليسيستوكاينين (cck)
Cholera، 177، 528–29، 554، 555t، 1234 كوليرا
avian، 1045 الطيور
Cholesterol، 54، 980 كوليسترول (كوليسترول)
blood، 995 الدم
in cardiovascular disease، 995 في أمراض القلب والأوعية الدموية
hormones derived from، 925f الهرمونات المشتقة من
in membranes، 87، 87f في الأغشية
structure of، 54f تركيب
uptake by cells، 101 الإدخال عن طريق الخلايا
Cholesterol receptor، 247t مستقبل كوليسترول
Chondrichthyes (class)، 686f، 687t، 688–89، 688–89f أسماك غضروفية (طائفة)
Chondroblasts 947f خلايا بانية الغضروف
Chondrocytes، 857t، 858، 947f خلايا غضروفية
Chondrodysplasia punctata، 246f تكون الغضروف المنقط
Chondroitin، 856 غضروفين
Chordata (phylum)، 508f، 630t، 682–83 حبليات (قبيلة)
Chordate، 630t، 637f، 682–83، 682f حبلي
Characteristics of، 682–83، 682f خصائص
nonvertebrate، 683–84، 683–84f اللافقاريات
segmentation in، 518، 519f التقسيم في
vertebrate، 684–85، 685f الفقاريات
Chordin protein، 1106، 1106f بروتين كورودين
Chorioderemia، 246f Chorioderemia
Chorion، 694–95، 694f، 704f، 1072، 1088، 1098f، 1108، 1108f كوريون
Chorioallantoic membrane، 1098 غشاء الكوريون الممباري
Chorionic frondosum، 1098f، 1108f خملات الكوريون (خملات كوريونية)
Chorionic membrane، 1098 غشاء الكوريون
Chorionic villi sampling، 252، 252f عينات من خملات الكوريون
Chromatid، 190، 192. *See also* Sister chromatid(s) كروماتيد
Chromatin، 68–69، 68f، 188–89، 192، 315–16، 316f انظر أيضًا التصاق الكروماتيدات الشقيقة الكروماتين
Chromation remodeling complex، 316 معقدات إعادة نمذجة الكروماتين
Chromatophore، 660 حاملات الصبغة
Chromosomal mutation، 299، 300f طفرة كروموسومية
Chromosomal rearrangement، 299، 300 إعادة ترتيب كروموسومي
Chromosomal theory of inheritance، 238–39، 238f نظرية الوراثة الكروموسوميّة
exceptions to، 242 استثناءات
Chromosome، 65، 79t، 82t، 192، 270f الكروموسوم
See also Karyotype artificial. *See* Bacterial artificial chromosome (BAC); Yeast artificial chromosome (YAC) انظر أيضًا النمط النووي الصناعي. انظر الكروموسوم البكتيري الصناعي (BAC)، وكروموسوم الخميرة الصناعي (YAC)،
banding patterns 350–51، 351f أنماط الأشرطة
discovery of، 188 اكتشاف
duplication of، 479 تضاعف
of eukaryotes، 65، 69، 69f، 188–90، 188–90f، 542 في حقيقية النوى
fusion of، 480 اتحاد
homologous، 190، 190f، 208–9، 208f متماثلة
human *See* Human chromosomes الإنسان. انظر كروموسومات الإنسان
of prokaryotes 542 الخلايا البدائية
structure of، 188–90، 189–90f تركيب
Chromosome number، 188، 188t، 206، 249–50، 249–50f عدد الكروموسومات
human، alterations in، 249–50، 249–50f الإنسان، التعديلات في
Chronic granulomatous disease، 246f، 342t المرض الحبيبي المزمن
Chronic myelogenous، leukemia، 351 مرض اللوكيميا النخاعية المزمن
Chronic obstructive pulmonary disease (COPD)، 1010 مرض الانسداد الرئوي المزمن (COPD)
Chronic wasting disease، 536 مرض الهزال المزمن
Chrysalis، 675 العذراء (الخادرة)
Chrysanthemum، 831 أقحوانة
Chrysophyta (phylum)، 574 الطحالب الذهبية (قبيلة)
Chthamalus stellatus، 1170، 1170f *Chthamalus stellatus*
Chylomicron، 971f، 972 كيلومايكرونات
Chyme، 968–69، 975 كايموس
Chymotrypsin، 970، 976t كيموتربسين
Chytrid، 604، 604f، 606، 608، 608f، 618 الكايتريد
Chytridiomycosis، 618، 618f فطريات الكايتريديا
Chytridiomycota (phylum)، 604، 604f، 607f، 607t، 608، 608f الفطريات الكايتريدية (قبيلة)
Cicada، 674–75، 939f سيكادا
Cichlid fish، أسماك البلطي
Lake Barombi Mbo، 442 بحيرة بارومبي
Lake Malawi، 492–93، 493f بحيرة مالاوي
Lake Victoria، ، 445–46، 446f، 1251–52، 1256 بحيرة فكتوريا
pike cichlid، 410–11، 410f سمكة البلطي المستدقة
Ciconiiformes (order)، 701t (رتبة) Ciconiiformes
Cigarette smoking. *See* Smoking Cilia 66f، 80–81، 80–81f، 82t، *See also* Ciliate تدخين السجائر. انظر أهداب التدخين انظر أيضًا أهداب
of ctenophores 643 المشطيات
Ciliary muscle، 911، 911f عضلة هدبية
Ciliate، 282، 565، 569، 571–73، 572f الهدبيات
Cinchona، 793t، 795 شجر الكينا
Circadian rhythm، in plants، 805، 810، 810f، 830 إيقاعات يومية، في النباتات
Circulation، 984–1000 دوران
Circular muscles، 944، 944f عضلات

دائرية
Circulatory system، 625، 861،862f، 984–1000 الجهاز الدوري (الدوراني)
of amphibians، 691،985–86، 986f في البرمائيات
of annelids، 661، 661f، 985 في الحلقيات
of arthropods، 668، 668f في المفصليات
of birds، 703، 986–87، 987f في الطيور
closed، 625–26، 657، 661،984f، 985 المغلق
of fish، 687، 697f، 985، 985f في الأسماك
functions of، 992f وظائف
of invertebrates، 984–85، 984f في اللافقاريات
of mammals 986–87، 987f في الثدييات
of mollusks، 657 في الرخويات
open، 625، 657، 984f، 985 المفتوح
of reptiles، 697، 697f، 985–86 في الزواحف
of vertebrates، 985–87، 985–87f في الفقريات
Cirrhosis، 976 تشمع الكبد
Cirripedia (order)، 672 ذات الشعر المموج والأقدام (رتبة)
Cisternae، of Golgi body، 72، 72f أكياس أجسام جولجي
Cisternal space، 70 فراغ كيسي
Citrate، 129، 130f السترات
inhibition of phosphofructokinase، 135، 135f تثبيط فوسفوفركتوكاينيز
metal transport in xylem، 786 نقل المعادن في الخشب
Citrate synthetase، 130f،135، 135f بناء السترات
Citric acid cycle. *See* Krebs cycle، حلقة حمض الستريك. انظر حلقة كربس
Clade، 456 سلالة أو فرع حيوي
Cladistics 455–58 التفرع التطوري
Cladogenesis، 438 توليد الفروع
Cladogram، 456، 456–57f مخطط التفرع التطوري
Cladophyll، 735، 735f ساق ورقية
Clam، 654–55، 658–59، 659f محار
Clamworm، 662 دودة المحار
Clark's nutcracker (*Nucifraga columbiana*)، 1121، 1121f طائر كسارة الجوز (*Nucifraga columbiana*)
Class (taxonomic)، 508f، 509 طائفة (تصنيفيّ)
Classical (pavlovian) conditioning 1120 ارتباط تقليدي (ارتباط بافلوف)
Classification، 458، 507–9 التصنيف
of animals، 518–20، 628 في الحيوانات
of flatworms، 645–47 في الديدان المسطحة
grouping organisms، 509–15 المخلوقات الحية في مجموعات
of mammals، 520، 520f في الثدييات
of organisms، 507–9 في المخلوقات الحية
of plants، 516f في النباتات
of prokaryotes، 543 في بدائية النوى
of protists، 515–16، 515f، 562f في الطلائعيات
systematics and، 458–61،459–61f التصنيف التطوري و
of viruses، 514–15 في الفيروسات
Clathrin، 88t، 100f، 101 كلاثرين
Cleaner fish، 1130، 1130f السمكة المُنظِّفة
Clear-cut harvesting of timber، 1247 الحصد "الواضح" للخشب
Cleavage، 370، 370f، 623t،626، 627f، 1078f، 1088t،1092–94، 1093–94f، 1093t تفلج
in amphibians، 1092، 1093f في البرمائيات
in birds، 1093–94 في الطيور
in fish، 1092–93 في الأسماك
holoblastic، 1092–93، 1093f كامل الانشطار
in insects، 1092 في الحشرات
in mammals، 1094، 1094f في الثدييات
meroblastic، 1093t، 1094، 1094f جزئي الانشطار
patterns of، 1092–94، 1093t أنماط
radial، 626، 627f شعاعي
in reptiles، 1093–94 في الزواحف
spiral، 626، 627f حلزوني
Cleavage furrow، 195f، 196 ثلم (أخدود) الانشطار
Cleft palate، 246f Cleft palate Clematis، 808 ياسمين
Clements، F. E.، 1168 كلمنتس
Climate. *See also* Global climate change; Global warming المناخ. انظر أيضًا التغير العالمي في المناخ، احتباس حراري (الدفيئة)
biomes and، 1217، 1217f الأقاليم الحيوية
effects on ecosystems، 1212–16، 1212–15f والتأثير في الأنظمة البيئية
elevation and، 1215، 1215f الارتفاع و
El Niño and، 1225–26، 1226f إلنينو و
latitude and، 1212–13، 1213f خطوط العرض
microclimate، 1216 المناخ الدقيق (المحلي)
regional، 1214–15 الإقليمي
selection to match climatic conditions، 403 الانتخاب للتماشي مع الظروف المناخية
solar energy and، 1212–14،1212–13f الطاقة الشمسية و
species richness and، 1206–7،1206f غنى الأنواع
Clitellum، 661f، 663 سرج
Clitoris، 1076، 1077f، 1080 بظر
Cloaca، 964f، 965، 973، 1028، 1071 مذرق
Clomiphine، 1084 كلوميفين
Clonal selection، 1046، 1057 اختيار سلالي
Clone-by-clone sequencing، 354، 354f تعاقب سلالة إثر سلالة
Cloning، استنسال (استنساخ)
DNA libraries، 330، 330f المكتبات الوراثية
host/vector systems، 328–30، 329f أنظمة العائل - الحامل
identifying specific DNA in complex mixtures، 331–32 تعريف حمض نووي رايبوزي منقوص الأكسجين في خلائط معقدة
isolating specific clones from library، 331–32، 332f عزل مستنسلات محددة من المكتبة الوراثية
of plants، 846–47، 847f النباتات
reproductive، 378–79، 378–79f تكاثري
of sheep، 376–78، 376–77f في النعاج
therapeutic، 378–79، 378–79f علاجي
Cloning vector، 328 حامل استنسال
expression vectors، 339 حوامل التفعيل
phages، 328–29، 329–30f فيروسات بكتيرية
plasmids، 328–29، 329–30f بلازميدات
Closed circulatory system، 625–26، 657، 984f، 985 جهاز دوري مغلق
Clostridium botulinum، 365t،544f، 555t *Clostridium botulinum*
Clover، 830f، 831 برسيم
Clownfish، 1179 السمكة المهرجة
Club fungi، 612–13، 612f فطر صولجاني
Club moss، 588، 589t، 590، 590f حزاز صولجاني
Clutch size، in birds، 412، 1155 حضنة بيض في الطيور
Cnidaria (phylum)، 623t، 624f، 629f، 630t لاسعات (قبيلة)
Cnidarian، 626، 630t، 637f، 640–44، 640–41f، 964f، 984 لاسع
body plan of، 640، 640f خطة الجسم
body structure of، 641، 641f تركيب الجسم
classes of، 641–44 صفوف
digestive cavity of، 964، 964f التجويف الهضمي
nervous system of، 884، 884f الجهاز العصبي
reproduction in، 1068، 1068f التكاثر في
Cnidocyte، 630t، 641، 641f خلية لاسعة
Coactivator، 171، 314، 315f، 316 منشط مرافق، (مرافق منشط)
Coal، 1190f، 1191 فحم
Coastal redwood (*Sequoia sempervirens*)، 594 الخشب الأحمر الساحلي (*Sequoia sempervirens*)
Coat color، 704 لون الفراء
in cats، 233، 233f، 241، 241f في القطط
in dogs، 234 في الكلاب
in mice، 403، 403f في الفئران
in rabbits، 233 في الأرانب
Coated pit، 88t، 100f، 101 حفرة مبطنة
Coatimundi، 1203 الخنزير البقري ذو الطوق
Cobra، 699 كوبرا
Cocaine، 792، 882–83، 882f كوكائين
Coccidioides posadasii، 612 *Coccidioides posadasii*
Coccoloba coronata، 1150f *Coccoloba coronata*
Coccus، 546 بكتيريا كروية
Coccyx، 683 العصعص
Cochlea، 904f، 905، 906f قوقعة
frequency localization in، 904–5f، 905–6 تحديد موقع التردد في
transduction in، 905–6 تحويل الإشارة السمعية في
Cochlear duct، 905، 905f قناة القوقعة
Cockatoo، 701t ببغاء ذات العرف
Cocklebur، 830f برسيم
Cockroach، 1125 صرصور
Coconut (*Cocos nucifera*)، 748، 752، 752f، 1160 جوز الهند (*Cocos nucifera*)
Coconut milk، 748، 820 حليب جوز الهند
Coconut oil، 53، 55 زيت جوز الهند
Cocoon، earthworm، 663 شرنقة، دودة الأرض
Cod، 1203، 1229، 1229f، 1249 سمك القد
Coding strand، 282، 285f شريط التشفير
Codominance، 230t، 232، 233f السيادة المشتركة
Codon، 280، 281t، 297 كودون (وحدة شيفرة)
start، 281 بدء
stop (nonsense)، 281، 295، 295f توقف
Coelacanth (*Latimeria chalumnae*)، 690، 690f الأسماك ذات الأشواك المجوفة (*Latimeria chalumnae*)
Coelom، 625، 625f، 654، 852–53، 1101 سليوم
extraembryonic، 1098 المحيط بالجنين خارجيًّا
formation of، 626، 627f تكوين
Coelomate، 625، 625f، 627f، 630t، 636، 636f ذات تجويف الجسم (ذات السليوم)
Coelophysis، 464f *Coelophysis*
Coelurosaur، 702 متحجرات زاحف
Coenzyme، 115 مرافق الأنزيم
Coevolution، 1175–76 تطور مشترك
of insects and plants، 792، 840 في الحشرات والنباتات
of plants and animals 795،1175، 1178، 1180 في النباتات والحيوانات
symbiosis and، 1178 التكافل و
Cofactor، 114–15 عامل مرافق
Cognition، animal، 1124–25، 1124f إدراك، حيوان
Cognitive behavior، 1124–25، 1124–25f سلوك تعرفي إدراكي
Cohesin، 190، 190f، 192، 192f،199، 208، 215 اللاصق
Cohesion 26، 27f، 27t،758، 762f، 765 تلاصق
Cohort، 1152 عصبة
Coiling، of gastropod shell، 568 الالتفاف، في صدفة معدية القدم
Cold receptor، 898t، 901 مستقبل برودة
Coleochaetales، 516f، 517،585–86، 585f Coleochaetales
Coleoptera (order)، 672–73f، 673t غمدية الأجنحة (رتبة)
Coleoptile، 754، 754f غمد الريشة
Coleorhiza، 754، 754f غمد الجذر
Collagen، 45t، 82، 82f، 856، 856f كولاجين
Collar cell. *See* Choanocyte Collared flycatcher، 439، 439f،1155، 1155f خلية مطوقة. انظر صائد الذباب المطوق (صائد الحشرات المطوّق)
Collecting duct، 1026f، 1030–31f، 1032، 1033f، 1034–35 قناة جامعة
Collenchyma، 724 نسيج كولنشيمي
Collenchyma cells، 724، 724f خلايا النسيج الكولنشيمي
Colloblast، 643 مولدة المادة الغروية
Colon. *See* Large intestine، قولون، انظر الأمعاء الغليظة
Colon cancer، 973 سرطان القولون
Colonial flagellate hypothesis، for origin of metazoans، 632 فرضية السوطيات المكونة للمستعمرات، عن أصل الحيوانات البعدية
Colonization، 1250 استيطان
human influence on، 1250–51 تأثير الإنسان في
of island، 1208، 1208f في الجزيرة
Colorado River، 1227 نهر كولورادو
Coloration، تلون
selection to avoid predators، 402–3، 403f الانتخاب لتجنب المفترس
warning، 1177 تحذيري
Color blindness، 225t، 240، 246f، 915 عمى الألوان
Colorectal cancer، *See* Colon cancer سرطان الأمعاء الغليظة. انظر سرطان القولون
Color vision، 913، 913f رؤية ملونة
Colostrum، 1111 لبأ
Colubrid، 699 ثعبان
Columbiformes (order)، 701t (رتبة) Columbiformes
Columella root cap، 727، 727f الخلايا العمودية في قلنسوة الجذر
Columnar epithelium، 854، 855t نسيج عمادي طلائي
pseudostratified، 855t كاذب
simple، 854، 855t بسيط

Combination joint، 951، 951f مفصل مركب
Combination therapy، for HIV، 532–33، 532f المعالجة المركبة لفيروس نقص المناعة المكتسبة
Comb jelly، 631t، 640، 643–44، 643f هلام مشطي
Commensalism، 558، 614،1179–80، 1179f الترمم أو المؤاكلة (تعايش)
Common ancestor، 454–55،459f، 510f سلف مشترك
Common bile duct، 971، 971f القناة الصفراوية المشتركة (قناة الصفراء المشتركة)
Common name، 507، 507f الاسم الشائع
Communicating junction، 180t، 181–82f، 182 مفاصل تفاهمية
Communication، اتصال
animal، 1127–30، 1127–30f الحيوان
behavior and، 1127–30،1127–30f سلوك و
group living، 1128–30، 1128–29f عيش الجماعة
level of specificity of، 1127–28، 1130 مستوى نوعية
long-distance، 1127–28 بعيد المدى
Community، 3f، 4، 1168–69، 1168f مجتمع
across space and time، 1168–69، 1169f عبر المكان والزمان
concepts of، 1168–69 مفاهيم
fossil records of، 1169 سجلات أحفورية
Community ecology، 1167–86 بيئة المجتمعات
Compact bone، 948f، 949 عظم صلب (مصمت)
Compaction، 1094 تراصّ
Companion cells، 726، 726f خلايا مرافقة
Comparative anatomy، 11، 11f، 426–27، 426–27f التشريح المقارن
Comparative biology، 461–67، 462–66f علم الأحياء المقارن
Comparative endocrinology، 933 حقل الغدد الصماء المقارن
Comparative genomics، 359–60، 471–85، 472–73t علم الجينومات المقارن
medical applications of، 485–86 تطبيقات طبية لـ
Comparator، 864، 864–65f المقارن
Compartmentalization، التقسيم إلى حجرات
in eukaryotes، 513، 542 في حقيقية النوى
in prokaryotes، 542 في بدائية النوى
Competition، التنافس
among barnacle species، 1170، 1170f بين نوعين من البرناقيل
effect of parasitism on، 1182 تأثير التطفل في
experimental studies of، 1173–74، 1173f الدراسات التجريبية
exploitative، 1170 استغلالي
interference، 1170 تداخلي
interspecific، 1170، 1170f،1173–74، 1173f بين الأنواع
reduction by predation، 1182، 1182f التقليل بسبب الافتراس
resource، 1150، 1158،1172–73، 1172f مصدر
sperm، 1135 حيوان منوي
Competitive exclusion، 1171–72،1171f، 1182 إقصاء تنافسي
Competitive inhibitor، 114، 115f مثبط تنافسي
Complementary base-pairing، 13f، 42، 42f، 260–61، 261f، 264، 264f. *See also* Base-pairs ازدواج قاعدي متمِّم (تكاملي). انظر أيضًا أزواجًا قاعدية
wobble pairing، 294 الازدواج المتذبذب
Complement system، 1043–44 نظام متمِّم
Complete digestive system، 648 جهاز هضمي كامل
Complete flower، 836، 836f زهرة كاملة
Complete metamorphosis، 675 تحول كامل
Complexity، as *Char*acteristic of life، 3 التعقيد، بوصفه خاصية للحياة
Compound، 23 مركب
Compound eye، 412، 412f،668، 668f عين مركبة
Compound leaf، 736–37، 737f ورقة مركبة
Compound microscope 61 مجهر مركب
Compsognathus، 712 *Compsognathus*
Concentration gradient، 93، 97–100 فرق التركيز
Concurrent flow، 1003، 1003f تدفق مترافق
Condensation، of chromosomes، 192 تكاثف كروموسومات
Condensation، in water cycle، 1191f، 1192 التكاثف، في دورة الماء
Condensin، 189، 192، 200 مكثف
Conditioned stimulus، 1120 منبه شرطي
Conditioning شرطي (ارتباط)
classical (pavlovian)، 1120 تقليدي (بافلوفي)
operant، 1120–21 فاعل
Condom، 1081، 1081f، 1082t واقٍ ذكري
Conduction (heat transfer)، 1018، 1019f توصيل (انتقال الحرارة)
Cone (eye)، 860t، 898t، 912–15، 912–13f مخروط (العين)
Cone (plant)، 594–95، 595f، 749، 749f مخروط (النبات)
Confocal microscope، 62t مجهر متحد البؤرة
Conformer، 1146 متكيفة
Confuciornis، 702f *Confuciornis*
Congression، 193 جماع
Conidia، 610، 611f كونيديا
Conidiophore، 610 حامل الكونيديا
Conifer، 589t، 594، 594f، 597f، 840، 848 مخروط
Coniferophyta (phylum)، 589t، 594، 594f النباتات المخروطية (قبيلة)
Conjugation، اقتران
in bacteria، 548–50، 549f في البكتيريا
gene transfer by، 549–50 نقل الجين عن طريق
in ciliates، 572–73، 572f في الهدبيات
Conjugation bridge، 549، 549f جسر الاقتران
Conjugation map، of *Escherichia coli*، 550f خريطة المحتوى الجيني في *Escherichia coli*
Connective tissue، 852، 856–58، 856f، 857t نسيج ضام
dense، 856، 857t كثيف
dense irregular، 856 كثيف غير منتظم
dense regular، 856 كثيف منتظم
loose، 856، 857t مفكك
special، 856–58 خاص
Connective tissue proper، 856 نسيج ضام أصيل
Connell، J. H.، 1170، 1170f كونل
Consciousness، 888 وعي
Consensus sequence، 354 تعاقب إجماعي
Conservation biology، 1237–58 الحفاظ الحيوي (المحافظة الحيوية)
Conservation of synteny، 480، 481f المحافظة على الموقع
Conservative replication، 262–64، 262f تضاعف محافظ
Conservation tillage، 775 حراثة محافظة
Conspecific male، 1127 ذكر من النوع ذاته
CONSTANS gene، of *Arabidopsis*، 831–32 جين (*CONSTANS*) في رشاد الجدران
Constant region، of immunoglobulin، 1053–54، 1053f منطقة ثابتة في البروتين الكروي المناعي
Constitutive heterochromatin، 356 كروماتين متباين تركيبي
Consumer، 1196، 1197f مستهلك
Contact dermatitis، 1059–60 التهاب الجلد باللمس
Contig، 350، 354 سلسلة متصلة
Continental drift، 429 انجراف قاري
Continental shelf، 1223–25، 1223–24f رف قاري
Continuous variation، 231، 231f متغير متواصل
Contraception. *See* Birth control منع الحمل. انظر تنظيم الحمل
Contraceptive implant، 1082t كبسولات مزروعة لتنظيم النسل
Contractile root، 731 جذر انقباضي
Contractile vacuole، 74، 97، 97f، 568، 568f، 572 فجوة منقبضة
Control experiment، 6 تجربة ضابطة
Controlling element، 479 عنصر ضابط
Conus arteriosus، 985–86، 985–86f مخروط شرياني
Convection (heat transfer)، 1018، 1019f حمل (نقل الحرارة)
Convergent evolution، 428، 428f،455، 462، 495–96، 495f، 498 تطور تلقائي أو تقاربي
Cookeina tricholoma، 604f فطر الكأس
Cooksonia، 584، 584f *Cooksonia*
Coot، 701t الكُركي
COPD. *See* Chronic obstructive pulmonary disease، 671، 671f COPD انظر مرض الانسداد الرئويّ المُزمن
Copepoda (order)، مجذافية الأرجل (رتبة)
Copper، 1012 نحاس
in plants، 776، 777t في النباتات
deficiency of، 777f نقص
Copperhead، 699 أفعى ذات الرأس النحاسي
Coprophagy، 974 آكلة الروث
Copulation، 1071، 1071f جماع
extra-pair، 1136f، 1137 تلقيح خارج الزوجين
Copulatory organ، 436 أعضاء الاتصال الجنسي
Coral، 624، 630t، 640، 643،1224–25 مرجان
Coral reef، 643، 1223، 1224–25،1225f، 1233 حيد مرجاني
Coral snake، 699 أفعى المرجان
Corepressor، 311، 316 مرافق المثبط
Coriolis effect، 1213–14، 1213f تأثير كوريولس
Cork، 734f فلين
Cork cambium، 720، 721f، 723،730، 730f، 734، 734f كمبيوم الفلين
Cork cells، 723، 734 خلايا فلين
Corm، 734، 846 كورمة (ساق كعبية)
Corn (*Zea mays*)، 161، 366f،507f، 720، 722f، 730f،733f، 754، 768، 776، 820، 838، 842، 848 الذرة (*Zea mays*)
artificial selection in، 420، 421f الانتخاب الصناعي في
chromosome number in، 188t عدد الكروموسومات في
endosperm of، 748، 748f إندوسبرم
epistasis in 233–34، 234f سيطرة فوقية أو سيادة فوق تامة
genome of، 360f، 477f، 486 المحتوى الجيني في
grain color in، 230t، 233–34،234f، 243–44، 243f لون الحبوب في
recombination in، 243، 243f إعادة الاتحاد في
oil content of kernels، 420 محتوى الزيت في أكواز الذرة
transgenic، 344 عابرة للجينات
Cornea، 911، 911f قرنية
Corn oil، 53 زيت الذرة
Corolla، 836، 836f تويج (في الزهرة)
Corona، 650، 650f تويج
Coronary artery، 988،988–89f، 994f شريان تاجي
Coronavirus، 527t فيروس تويجي
Corpora allata، 940، 940f الأجسام الكبيرة
Corpora cavernosa، 1075–76، 1075f جسم كهفي
Corpus callosum، 885t، 886f،887–88 جسم صلب
Corpus luteum، 1077–79f، 1079،1108، 1110 جسم أصفر
Corpus spongiosum، 1075، 1075f جسم إسفنجي
Corrective lenses، 912f عدسات ضبط
Correns، Carl، 238، 242 كارل كورينز
Cortex (plant)، 729، 729f، 733 قشرة (النبات)
Cortical granule، 1090 حبيبة قشرية
Cortical nephron، 1030 أنبوبة كلوية قشرية
Corticosteroid، 921، 936، 1058 ستيرويد قشري
Corticotropin-releasing hormone (CRH)، 930، 931f الهرمون المفرز لمنشط قشرة الكظرية (CRH)
Cortisol، 170، 822f، 921، 923t، 925f، 936 كورتيزول (هيدروكورتيزون)
Corynebacterium diphtheriae، 529، 555t *Corynebacterium diphtheriae*
Costa Rica، biosphere reserves in، 1258، 1258f كوستاريكا، محمية الغلاف الحيوي في
Cost of reproduction، 1154–55،1154–56f، 1156 تكلفة التكاثر
Cotransduction frequency، 551 تكرار التأبير المرافق
Cotton، 726 قطن
Genome og، 447 f المحتوى الجيني
transgenic، 344 عابر للجينات
Cottonwood (*Populus*)، 437، 734f،752، 842 الحور القطني (خشب القطن)
Cotyledon، 390، 599f، 743f، 747،748–49f، 753–54f، 754 فلقة
Countercurrent exchange، 1001f، 1003f التيار المعاكس
Countercurrent flow، 1002–3،1002–3f تدفق التيار المتعاكس
Countercurrent heat exchange، 1020، 1020f تبادل حراري باستخدام التيار المتعاكس
Countercurrent multiplier system، 1034 التيار المتعاكس المُضاعف
Countertransport، 99–100 نقل مُتضاد الاتجاه
Coupled transport، 99، 99f، 102t نقل مقترن

Courtship behavior/signaling، 436،
436f،440،1088،1127–28، 1127–
28f، 1130،1135f سلوك طقوس التزاوج
(الغزل)/ إرسال
Anolis زواحف of *Anolis* lizards، 440، 440f
الطائر of blue-footed boobies، 436f
الأطيش ذو الأقدام الزرقاء
شبكية الأجنحة of lacewings، 436، 436f
تغريد Courtship song، 1123، 1123f
الغزل
رابطة Covalent bond، 23–24، 23t، 24f
تساهمية
Cow(s). *See* Cattle Cowper's gland. *See*
Bulbourethral gland، بقرة (أبقار). انظر
أبقار (ماشية)
ماشية Cowpox، 1044f، 1045، 1057f
Cox. *See* Cyclooxygenase،
(سايكلوأوكسجينيز) انظر المؤكسج الحلقيCox
مثبط المؤكسج الحلقي Cox-2 inhibitor، 925
قيوط Coyote، 1149، 1174
C_3 photosynthesis، 158، 160–
C_3 البناء الضوئي نوع 62،161–62f، 783
C_4 photosynthesis، 160–62،161–62f،
C_4 البناء الضوئي نوع 737، 782–83، 782f
Crab، 630t، 667، 672، 945، 959، 964
سلطعون
الغراء Crane، 701t
خلايا Cranial neural crest cells، 1102–3
العرف العصبي القحفية
Crassulacean acid pathway.*See* CAM
plants مسار حمض الكراسوليسين. انظر نباتات
عائلة السيدوم CAM
زحف، خلوي Crawling، cellular، 80
جمبري Crayfish، 672
فوسفات الكرياتين Creatine phosphate، 958
Creighton، Harriet، 243–44، 243f
هارييت كرايتون
Crematogaster nigriceps، 1180
Crematogaster nigriceps
Crenarchaeota، 544f Crenarchaeota
شجيرة Creosote bush، 848، 1150
الكريوسوت
البطريق ذو العرف Crested penguin، 1071f
الفدامة Cretinism، 935
مرض Creutzfeldt-Jakob disease، 536
كروتزفيلدت - جاكوب
CRH. *See* Corticotropin- releasing
hormone CRH انظر الهرمون المفرز لمنشط
قشرة الكظرية
Crick، Francis، 260–63، 260f،279–
80 فرانسيس كريك
صرصار الليل Cricket، 673t، 674–75 ف
متلازمة Cri-du-chat syndrome، 299
صراخ القطة
الزنبقيات Crinoidea، 678، 678f
أعراف، Cristae، of mitochondria، 74، 74f
الميتوكندريا
Crocodile، 687f، 695t، 697،
تمساح 698f،699، 986–87، 1028
الرعاية parental care in، 461–62، 462f
الأبوية في
التماسيح Crocodylia (order)، 695t، 699
(رتبة)
زعفران Crocus، 734
إنسان وادي Cro-Magnons، 712، 713f
كرو - ماغنون
حوصلة Crop، 661
الحلقيات، of annelids
الطيور of birds، 966f
دودة الأرض of earthworm، 964f
الحشرات of insects، 668f
"حليب الحوصلة" Crop milk،" 933"
See also نبات محاصيل Crop plant، 848
،*specific crops*
انتخاب artificial selection in، 420، 420f
اصطناعي في
تكثير breeding of، 365، 486، 492
effect of global warming on، 782–83،
782–83f، 1234 تأثير الانحباس الحراري
العالمي في
transgenic، 343–46، عابر الجينات
See also Transgenic plants، انظر أيضًا نباتات
عابرة الجينات
أقارب برية wild relatives of، 1242
Crop productivity، 365–66، 366f
إنتاجية المحصول
Cross-bridge، 953–54، 954f،955،
955f جسر عرضي
دورة Cross-bridge cycle، 954، 955f
الجسور العريضة
يتقاطع مع التيار Cross-current flow، 1007f
المتدفق
الإخصاب Cross-fertilization، 221، 221f
الخلطي
تبن هجين Cross-fostering، 1122–23
Crossing over، 208f، 209–10،210f،
العبور 212f، 215، 216f،242–44، 243f
عبور multiple crossovers، 245، 245f
متعدد
تلقيح خلطي Cross-pollination، 839
إشهار تقاطعي Cross-presentation، 1050
غراب Crow، 701t
جماعات Crowded population، 1158
مزدحمة
تضخم تاجي Crown gall، 820، 820f
CRP. *See* Cyclic AMP response protein
CRP. انظر البروتين المستجيب لـ cAMP
Crustacea (class)، 666 t،670–
71،670–71f القشريات (صف)
Crustacean، 666t، 670–71،670–71f،
945 قشري
خطة الجسم في body plan in، 671
عشري الأقدام decapod، 672، 672f
مواطن الـ habitats of، 671
الحركة في locomotion in، 959
التكاثر في reproduction in، 671
التنفس في respiration in، 1002
كربتوكروم Cryptochrome، 831
البنفسجي البلّوري Crystal violet، 546f
خياشيم مشطية Ctenidia، 655–56
Ctenophora (phylum)، 629f،
631t،636، 637f، 640، 643–44،
حاملات الأمشاط (قبيلة) 643f
حامل المشط Ctenophore، 628
خلية Cuboidal epithelium، 854، 855t
طلائية مكعبة
بسيطة simple، 854، 855t
المكعبات Cubozoa (class)، 643، 643f
(الحيوانات المكعبة) (طائفة)
وقواق Cuckoo، 1123، 1123f
قطع الغذاء Cud، 973
Culex، 674f (*Culex*)
زراعة ultivation، 775، 775f
تطور حضاري Cultural evolution، 713
Cup fungus، 208f، 604f، 610، 611f
فطر كأسي
Cupula، 898t، 903، 903f،907–8،
كؤيس 907f
ناب Cuspid، 705f، 966، 966f، 1135
شرفة السن Cusp of tooth، 967f
مستقبل Cutaneous receptor، 900، 901f
جلدي
Cutaneous respiration، 691،
تنفس 986،1001f، 1002، 1003–4
جلدي
فعل منعكس Cutaneous spinal reflex، 891f
شوكي جلدي
Cuticle، كيوتكل (جليد)
جليد of arthropods، 675
الديدان الخيطية of nematodes، 649، 649f
of plant، 582، 588، 722، 737، 738f
النبات
كيوتين (جليدين) Cutin، 721–22، 790
حبار Cuttlefish، 654، 656
CXCR4 receptor، 530، 530f، 533
المستقبل CXCR4
Cyanobacteria، 64، 64f، 140،144،
149، 510f، 512، 542،545f، 548f،
553، 557، 564. البكتيريا الخضراء المزرقة.
انظر أيضًا أشنة
See also Lichen
Cyanocobalamin. *See* Vitamin B_6
سكر Cyanogenic glycoside، 792، 793t
سيانيدي، انظر أيضًا فيتامين B_6
ycad، 589t، 593، 595–96،595f،
597f سيكاد
Cycadophyta (phylum)، 589t،595–
96، 595f النباتات السيكادية (قبيلة)
أدينوسين Cyclic AMP (cAMP)، 927
أحادي الفوسفات الحلقي
في in glucose repression، 309–10، 310f
تثبيط الجلوكوز
as second messenger، 170،176–79،
177–79f، 927–28 بوصفه رسولًا ثانيًا
in slime mold slug formation، 578، 578f
في تكوّن الكتلة الرخوية للفطر الغروي
Cyclic AMP (cAMP) response protein
(CRP)، 309–10، 310f البروتين
المستجيب لجوانوسين أحادي الفوسفات الحلقي
أحادي Cyclic GMP (cGMP)، 171، 914
فوسفات جوانوسين الحلقي (cGMP)
signal transduction in photoreceptors،
914، 914f تحويل الإشارة في المستقبلات
الضوئية
تحفيز دورة الإباضة Cyclic ovulator، 1072
Cyclic photophosphorylation، 153،
153f، 156 فسفرة ضوئية حلقية
Cyclin، 197f، 198–200، 199–201f،
370، 371f سايكلين
تحطيم degradation of، 322
اكتشاف discovery of، 198
سايكلين بـ Cyclin B، 216
Cyclin-dependent protein kinase
(Cdk)، 197f، 198–200، 199–200f،
370، 371f، 373 مفسفر بروتين معتمد على
السايكلين (CdK)
Cycliophora (phylum)، 629f، 631t،
637f، 648، 648f حاملة العجل سايكليفورا
(قبيلة)
CYCLOIDIA gene، of snapdragons،
CYCLOIDIA جين 495–96، 837–38
المؤكسج Cyclooxygenase-1 (cox-1)، 925
الحلقي 1- (سايكلوأوكسجينيز 1-) (cox -1)
المؤكسج Cyclooxygenase-2 (cox-2)، 925
الحلقي 2- (سايكلوأوكسجينيز 2-) (cox -2)
سيكلوسبورين Cyclosporin، 1051
السرو Cypress، 594
سيستين Cysteine، 34f
Cystic fibrosis، 51، 230t، 231،247t،
483 تليف كيسي
المعالجة الجينية لِ gene therapy for، 342t
سيتوكروم Cytochrome، 45t
معقد سيتوكروم Cytochrome bc 132، 132f
bc
Cytochrome b_6–*f*، 154–55،155–57f،
157 معقّد سيتوكروم b_6–*f*
c سيتوكروم Cytochrome c، 132، 132f
أكسيديز Cytochrome oxidase، 132، 132f
السيتوكروم
Cytokine 924، 1050 –51، 1052 f،
1057 محرك خلوي
Cytokinesis، 191، 191f، 195f،196،
211، 212–13f، 820 انقسام السيتوبلازم
في الخلايا in animal cells، 196، 196f
الحيوانية
في الفطريات in fungi، 196
في الخلايا النباتية in plant cells، 196، 196f
في الطلائعيات in protists، 196
غير متساو unequal، 387–88
Cytokinin، 768، 813، 814t،818–20،
819–20f سايتوكاينين
تصنيع synthetic، 819f
السيتوبلازم Cytoplasm، 62
المكونات الأيونية لِ ion composition of 873t
حركة Cytoplasmic streaming، 605f
السيتوبلازم
شرج خلوي Cytoproct، 572، 572f
سايتوسين Cytosine، 41، 258، 258f
Cytoskeleton، 65، 66–67f، 76–
78،77f، 79t، 514t هيكل خلوي
الارتباط بِ attachments to، 91، 91f
سائل خلوي Cytosol، 62
Cytotoxic T cells، 1047t، 1049،
1049t، 1050،
خلايا تائية سامة 51f، 1051t–1050
(قاتلة)

D

2،4-D، 817f، 818 2،4D (ثنائي
كلوروفينوكسي حمض الخليك)
كلب الدشهند Dachshund، 421f
العنكبوت ذو الأرجل Daddy longlegs، 669
الطويلة
دالتون (وحدة Dalton (unit of mass)، 19
الكتلة)
الذبابة الشابة Damselfly، 674، 1202
Dance language، of honeybees، 1128–
29، 1129f لغة الرقص عند نحل العسل
Dandelion 731، 752،845–46، 1157
هندباء
داريفسكي Darevsky، Ilya، 1068
مجهر المجال Dark-field microscope، 62t
المعتم
لحم داكن Dark meat، "958"
شارلس Darwin، Charles، 416–17، 416f
داروين
See also Galápagos *entries* critics of،
429–31 انظر أيضًا نقد إدخالات غالاباغوس
invention of theory of natural selection،
10–12 وضع نظرية الانتخاب الطبيعي
مالثوس و Malthus and، 9–10
On the Origin of Species، 8،396، 454f
حول أصل الأنواع
صفحة من دفتر page from notebook، 454f
ملاحظات
صورة photograph of، 8f
دراسة النباتات plant studies، 813
قوة Power of Movement of Plants، 813f
حركة النباتات
نظرية التطور theory of evolution، 8–10
رحلة voyage on *Beagle*، 1، 1f، 8، 9f، 416
على متن السفينة بيجل
فرانسيس Darwin، Francis، 813، 813f
داروين
ضفدع داروين Darwin's frog، 1071f
Dating، of fossils، 422، 422f،540–41
عمر المستحاثات
نبات Day-neutral plant، 830–31، 833
اليوم المتعادل
DDT، 392، 571، 1227،1227f، 1257
د. د. ت
الحيز Dead space، anatomical، 1008

الميت التشريحي
Deafness with stapes fixation، 246f
Deafness with stapes fixation
Deamination، 138، 1028 نزع مجموعة الأمين
of amino acids، 138، 138–39f في الأحماض الأمينية
Death cap mushroom (*Amanita phalloides*)، 612 عش الغراب من نوع قلنسوة الموت phalloides Amanita
Death rate، 1156، 1161 معدل الوفاة (الموت) (الفناء)
human، 1161 البشر
Decapentaplegic protein، in *Drosophila*، 1099، 1099f بروتين شلل الخمسة عشر في ذبابة الفاكهة
Decapod crustacean، 672، 672f القشريات عشرية الأقدام
Decidua basalis، 1108f الغشاء المتساقط
Deciduous forest، 1220 غابة متساقطة الأوراق
temperate. *See* Temperate deciduous forest، معتدلة. انظر غابة متساقطة الأوراق معتدلة
Deciduous plant، 811، 848 نبات متساقط الأوراق
Deciduous teeth، 966 أسنان متساقطة
Decomposer، 557، 614، 1197 محلِّل
Decomposition، 557، 1197 تحلّل
in carbon cycle، 1190f، 1191 في دورة الكربون
in nitrogen cycle، 1193، 1193f في دورة النيتروجين
in phosphorus cycle، 1194، 1194f في دورة الفوسفور
Deductive reasoning، 4–5، 5f التعليل الاستنتاجي
Deep sea، 1226، 1226f بحر عميق
Deep-sea hydrothermal vent، 52،1226، 1226f مجتمعات شقوق الماء الساخن في قاع البحر
Deer، 520f، 708t، 1035، 1072f، 1220 غزال
Deer mouse، 535 فأر الغزال
De-etiolated mutant، of *Arabidopsis*، 803، 803f طفرة عدم النمو في العتمة، نبات رشاد الجدران *Arabidopsis*
Defecation 973 عملية التبرز
Defoliant، 818 مركب يعري أشجار الغابات
Deforestation، 1192، 1192f،1194–95، 1195f، 1228–29 1228f، 1247، 1247f إزالة الغابات
Dehydration، 929f، 995–96،1035، 1035f نزع الماء
Dehydration synthesis، 35، 37، 37f تصنيع بإزالة الماء
Dehydrogenation، 120 تفاعل نزع الهيدروجين
Deinococcus، 544f *Deinococcus*
Delamination، 1095 انفصال الصفائح
Delayed hypersensitivity، 1059–60 فرط الحساسية المتأخرة
Deletion، 280، 299، 300f إزالة
DELLA proteins، 821f بروتينات DELLA
Delta wave، 888 أمواج دلتا
De Mairan، Jean، 805 جين دي ميران
Demography، 1152–54 ديموغرافيا
Denaturation، of proteins، 52–53، 52f تمسّخ البروتينات
Dendrite 860، 860t، 870–71،870–71f زائدة شجرية
Dendritic cells، 1046، 1047t،1048f، 1050–51 خلايا شجرية
Dendritic spine، 871 شوكة شجرية
Dendrobatidae (family)، 1176، 1176f (عائلة) Dendrobatidae
Dengue fever، 1234 حمى الضنك
Denitrification، 1193، 1193f إزالة النترتة
Denitrifier، 557 مطلقة النيتروجين
Dense connective tissue، 856، 857t نسيج ضام كثيف
Dense irregular connective tissue، 856 نسيج ضام كثيف غير منتظم
Dense regular connective tissue، 856 نسيج ضام كثيف منتظم
Density-dependent effect، 1158–59، 1158–59f تأثير معتمد على الكثافة
Density-gradient centrifugation، 263–64، 263f تدرج كثافة بالطرد المركزي
Density-independent effect، 1159، 1159f تأثير غير معتمد على الكثافة
Dental caries، 555–56، 555t تسوس الأسنان
Dental plaque، 555 طبقة بكتيرية على الأسنان
Dentin، 967f عاج
Deoxyhemoglobin، 1012 هيموجلوبين منزوع الأكسجين
Deoxyribonucleic acid. *See* DNA، الحمض النووي منقوص الأكسجين. انظر DNA
Deoxyribose 47f،41f،43f منقوص الرايبوز
Dephosphorylation، of proteins 167، 873f إزالة الفسفرة في البروتينات
Depolarization، 874–75، 876f، 900f إزالة الاستقطاب
Depo-Provera، 1081f، 1082t Depo-Provera
Derepression، 312 مزالة التثبيط
Derived *Chara*cters، 455، 456f صفات مشتقة
shared، 455، 460–61 مشتركة
Dermal tissue، of plants، 7 718–19،721–23، 722–23f، 744، 747،790–91 النسيج الأدمي، في النباتات
Dermatitis، contact، 1059–60 التهاب الجلد، باللمس
Dermis، 1040 أدمة
Descent with modification، ” 396” التحدر مع التحوير
Desert، 1215–16، 1215–16f،1218f، 1219 صحراء
animals of، 403، 403f،1147، 1219 حيوانات
plants of، 718–19، 768 نباتات
Desertification، 776 تصحر
Desiccation، 582، 586، 1069، 1072 جفاف
Desmosome، 180t، 181–82، 181–82f دسموسومات
Detergent، 1194 منظف
Determinate development، 626، 627f تكوين جيني مُحدّد
Determination، 373–76،373–76f، 1107 تحديد المصير
floral، 833f، 834 الزهري
molecular basis of، 374 الأساس الجزيئي
reversal of، 376–78 انعكاس
standard test for 373–74، 373f الاختبار النموذجي
Detoxification، 70–71، 976 نزع السمّية
Detritivore، 622t، 1197، 1197–98f رُمي (آكل حتات)
Detritus، 1197 حُتات
Deuteromycetes، 604، 608،613، 613f الفطريات الناقصة
Deuterostome، 518، 626،627f، 629f، 630t،636، 636،37f، 1096 تالية (ثانوية) الفم
Developed countries، 1163–64،1163–64f، 1163t الدول المتطورة
Developing countries، 1163–64،1163–64f، 1163t الدول النامية
Development، التكوين الجيني
in amphibians، 934، 934f، 1071، 1071f في البرمائيات
in animals، 370، 370f، 623t، 1087–1112 في الحيوانات
apoptosis in 388، 389f الموت المبرمج في
of behavior، 1122–23 للسلوك
in birds، 1071–72 في الطيور
in *Caenorhabditis elegans*، 370–72، 371f، 388، 389f، 391 في *Caenorhabditis elegans*
cell differentiation in، 373–80،373–80f تمايز الخلايا في
cell division in، 370–73،370–72f، 387–88 الانقسام الخلوي في
cell migration in، 388–90 هجرة الخلايا في
cellular mechanisms of، 369–92 الآليات الخلوية
as *Chara*cteristic of life، 3 بوصفه خاصية للحياة
defined، 370 تعريف
determinate، 626، 627f محدد
determination، 373–76، 373–76f تحديد
in *Drosophila*، 391، 491،1099 - 1100، 1099 - 1100 f في ذبابة الفاكهة
in echinoderms، 676 شوكيات الجلد
environmental effects on، 391–92 تأثير البيئة في
evidence for evolution، 426f دليل على التطور
evolution of، 489–500،493–94f، 626، 627f، 1103 تطور
of eye، 499–500، 499–500f،1107، 1107f للعين
in frogs، 370f في الضفادع
gene expression in، 304 التعبير الجيني في
in humans، 1107–12، 1108–12f في الإنسان
indeterminate، 626، 627f غير محدد
induction، 375–76، 375f، 1107 تحفيز
of limbs، 494، 494f الأطراف
morphogenesis، 387–90،388–91f التشكل
in nematodes، 649 في الديدان الخيطية
overview of، 370 نظرة عامة
pattern formation، 380–87،381–86f تكوين النمط
in plants، 372–73، 390–92، 391f في النباتات
embryonic، 742–48،742–47f في الجنين
food storage، 748، 748f خزن الطعام
morphogenesis، 390، 391f، 748 التشكّل
seed formation، 748–49، 749f تكوين البذرة
postnatal، 1111–12، 1112f بعد الولادة
in sea urchins، 490، 490f في قنافذ البحر
in slime molds، 578، 578f في الفطريات الغروية
in tunicates، 374–75، 374–76f في الزقيات
in vertebrates، 685، 1088t في الفقاريات
of wings، 494، 494f الأجنحة
Devil's Hole pupfish، 1148، 1148f سمكة ثقب الشيطان
Dew، 764 ندى
Dewlap، of *Anolis* lizards، 440، 440f غَبَب (لُغد) في زواحف *Anolis*
Diabetes insipidus، 246f، 1035 سكري كاذب أو سكري عديم الطعم
Diabetes mellitus، 937، 977، 1032 مرض السكري
treatment of، 938 معالجة
type I (insulin-dependent)، 938 النوع الأول (معتمد على أنسولين)
type II (non-insulin- dependent)، 938 النوع الثاني (غير معتمد على أنسولين)
Diacylglycerol، 177، 177–78f جليسرول ثنائي الأحماض (DAG)
Diagnostics، 365، 1060–63،1061–62f وسائل التشخيص
Diaphragm (birth control)، 1081،1081f، 1082t الحجاب الحاجز (منع الحمل)
Diaphragm (muscle)، 704، 1006f،1008–9، 1009f حجاب حاجز (عضلة)
Diapsid، 696–97، 696–97f زاحف ذو القوسين
Diastole، 988 انبساط بُطينيّ
Diastolic pressure، 989، 989f ضغط الانبساط
Diatom، 565، 573، 574–75،574–75f دياتوم
Diazepam، 880 عقار ديازيبام
Dicer، 318f أنزيم مُقطع
Dichlorophenoxyacetic acid. *See* 2،4-D، ثنائي الكلور فينوكسي حمض الخليك، انظر 4-D، و 2
Dichogamous plant، 843، 843f نبات ثنائي التزاوج
Dichromat، 915 ثنائي الألوان
Dickkopf protein، 1106 بروتين الدِّكويف
Dicot
broad-leaved، 818 ذات الفلقتين عريضة الأوراق
leaves of، 736f أوراق
root of، 729f، 730 جذر
shoot development in، 754f تكوين الساق في
stem of، 733f ساق
Dicrocoelium denditicum، 1181، 1181f *Dicrocoelium denditicum*
Dictyostelium discoideum، 355f،578، 578f *Dictyostelium discoideum*
Dideoxynucleotide، 335–37 نيوكليوتيدات ثنائية منقوصة الأكسجين
Didinium، 1174، 1174f *Didinium*
Diencephalon، 885t، 886 دماغ بيني
Diethylstilbestrol 392، 940 ثنائي إيثيل ستلبسترول
Differential-interference-contrast microscope، 62t مجهر التباين التداخلي التفاضلي
Differentiation، 14، 370، 373–80،373–80f تمايز
Diffuse pollution، 1227 تلوث مشتت
Diffusion، 93–94، 93f، 102t الانتشار
facilitated، 94–95، 94f، 102t الميسر
Fick's Law of، 1000 قانون فك
Digestion، 120، 963–82 هضم
chemical، 964 كيميائي
in cnidarians، 640، 641f اللاسعات
external، 606 خارجي
extracellular، 640، 641f، 964 خارج الخلايا
of plant material، 705 لمواد النبات
in small intestine، 970–71، 970f في الأمعاء الدقيقة
in stomach، 968–69 في المعدة

Digestive enzymes، 72–73.970. 976t أنزيمات الهضم
Digestive system، 861، 862f. 963–82 الجهاز الهضمي
of annelids، 661 في الحلقيات
of birds، 966. 966f في الطيور
of carnivores، 974f في آكلات اللحوم
complete، 648 كامل
of flatworms، 644. 645f في الديدان المسطحة
of herbivores، 974f في آكلات الأعشاب
of insectivores، 974f في آكلات الحشرات
of insects، 674–75 في الحشرات
of invertebrates، 649. 649 f في اللافقاريات
of nematodes، 649. 649f في الديدان الخيطية
of ruminants، 973. 974f في المُجترات
types of، 964–66. 964f أنواع
of vertebrates، 964–66. 964f - 65 f الفقاريات
variations in، 973–75.973–74f الاختلافات في
Digestive tract، 965f القناة الهضمية
as barrier to infection، 968. 1040 حاجز ضد العدوى
innervation of، 894t تغذية عصبية
layers of، 965. 965f طبقات
neural and hormonal regulation of، 975–76.975f. 976t التنظيم العصبي والهرموني
Dihybrid cross، 227–29.227f. 230t تزاوج ثنائي الهجين
Dihydroxyacetone phosphate، 126f ثنائي هيدروكسي أسيتون فوسفات
1،25-Dihydroxyvitamin D، 936 1.25 ثنائي هيدروكسي فيتامين د
Dikaryon، 604. 606 ثنائية النواة
Dikaryotic hyphae، 605 خيط فطري ثنائي النواة
Dimetrodon، 696f *Dimetrodon*
Dinoflagellate، 569–70.569–70f. 654f السوطيات الثنائية الدوارة
Dinomischus، 632f *Dinomischus*
Dinornithiformes (order)، 701t (رتبة) Dinornithiformes
Dinosaur، 422f. 449. 685. 695t.697. 697f. 702. 702f الديناصور
feathered، 702 ذو ريش
parental care in، 461–62. 462f الرعاية الأبوية في
Dioecious plant، 596. 843 نبات ثنائي المسكن
Dioxin، 392. 818 الدايوكسين
Diphtheria، 529. 554. 555t الدفتيريا (الخناق)
Diploblastic animal، 628 حيوان ثنائي الطبقات
Diploid (2n)، 190. 206. 206–7f.224. 1068. 1091 ثنائية الكروموسومات (تركيب جيني) (2n)
partial، 550 جزئي
Diplontic life cycle، 583 دورة حياة ثنائية الكروموسومات
Diplomonads، 562f.566–67. 567f ثنائية الأنوية المتساوية
Diplopoda (class)، 670–71. 670f مزدوجة الأقدام (طائفة)
Diptera (order)، 673f. 673t ثنائية الأجنحة (رتبة)
Direct contact، cell signaling by، 166. 166f الاتصال (التماس) المباشر، الترميز بين الخلايا عن طريق
Direct effect، 932 تأثير مباشر
Directional selection، 408–9f. 409 انتخاب موجه
Disaccharide، 38. 39f سكر ثنائي التسكُّر
Disassortative mating، 401 تزاوج منوّع
Discoidal cleavage، 1093t تفلج قرصي
Disease مرض
causes of، 485 أسباب
evolution of pathogens، 467–68. 467–68f تطور مسببات المرض
pathogen-host genome differences، 485–86 الفروق في المحتوى الجيني للكائن الممرض والعائل
Dispersive replication، 262–64. 262f التضاعف التشتتي
Disruptive selection، 408.408–9f. 442 الانتخاب المسبب للاضطراب
Dissociation، 53 تفكك
of proteins، 53 البروتينات
Distal convoluted tubule، 1026f.1031f. 1032، 1033–34f.1034–35 أنيبيب ملتوٍ بعيد
Distal-less gene، 519. 519f الجين *Distal-less*
Disulfide bridge، 48f رابطة كبريتية ثنائية
Diving، by elephant seals، 1000f الغوص، عن طريق فقمة البحر
DNA، 12. 36f. 41، 255–74. DNA
See also Gene، انظر أيضًا الجين
antiparallel strands، 261–62. 261f أشرطة التوازي المتعاكس
analysis of، 332–39 تحليل
central dogma، 279. 279f المبدأ الرئيس
of chloroplasts، 75. 75f البلاستيدات الخضراء
in chromosomes. *See* Chromosome في الكروموسومات. انظر كروموسوم.
cloning of. *See* Cloning انظر الاستنساخ
coding strand، 282. 285f شريط تشفير
complementary. *See* cDNA library متكامل، انظر مكتبة DNA
double helix، 13f. 41–42f. 42،260–62، 261f حلزون مزدوج (ثنائي حلزوني)
functions of، 35t وظائف
gel electrophoresis of، 327–28. 327f التهجير الكهربائي بالهلام
genetic engineering. *See* Genetic engineering، الهندسة الوراثية. انظر الهندسة الوراثية
hormone response elements، 926f عناصر استجابة الهرمون
junk. *See* DNA، noncoding خردة. انظر DNA غير المشفر
looping caused by regulatory proteins، 314. 314f تكوين ثنية DNA عن طريق البروتينات
manipulation of، 325–46 تحوير وتعديل
major groove of، 261f. 305. 305f الأخدود الرئيس
methylation of، 251، 316. 316f. 479 إضافة مجموعة الميثيل
minor groove of، 261f الأخدود الثانوي
of mitochondria، 75.338، 565 في الميتوكندريا
mutations in. *See* Mutation، الطفرات في. انظر الطفرة
noncoding، 356–58. 484 غير مشفرة
polymorphisms in، 397 تعدد الأشكال في
of prokaryotes، 62 بدائية النوى
proof that it is genetic material، 256–58، 256–57f دليل على أنه المادة الوراثية
protein-coding، 356–58 تشفير بروتين
recombinant. *See* Recombinant DNA، 484 معاد الاتحاد. انظر DNA معاد الاتحاد
repetitive، متسم بالتكرار
replication of، 43. 43f تضاعف
segmental duplications، 356. 357t تضاعفات قطعية
sequencing of. of، 335، 335–36f.353، 353f
تسلسل. انظر *See also* Genome sequencing أيضًا تسلسل المحتوى الجيني
simple sequence repeats، 357. 357t تكرارات بسيطة التعاقب
with sticky ends، 326. 326f حاملة نهايات لزجة
structural 356. 357t البنائي
structure of، 35t، 41–43. 42f.258–62، 258–61f تركيب
supercoiling of، 266. 266f التفاف فائق
template strand، 264، 282.285. 285f شريط قالب
three-dimensional structure of 260–62، 260–61f تركيب ثلاثي الأبعاد
topological state of، 266 حالة طبولوجية
in transformation. *See* Transformation في التحول الوراثي. انظر التحول الوراثي
X-ray diffraction pattern of، 259- 60، 259 f نمط انحراف الأشعة السينية
DNA-binding motifs، in regulatory proteins، 305–7. 306f. 491 موتيفات ربط DNA- في بروتينات التنظيم
DNA-binding proteins، 48 البروتينات المرتبطة بـ DNA
DNA fingerprint، 334–35. 334f. 1136f بصمة DNA
DNA gyrase، 266. 266f. 267t، 268. 269f أنزيم الالتفاف (الجايريز)
DNA helicase، 266. 267t، 268f محلل الحلزون
DNA library، 330–32. 330f. 332f مكتبة DNA
DNA ligase، 267t، 268. 268–69f. 326–27، 326f. 329f أنزيم اللاحم (الرابط)
DNA microarray، 361 ذو الترتيب الدقيق DNA
analysis of cancer، 362 تحليل السرطان
preparation of، 361–62. 362f تحضير
DNA polymerase، 264–65. 265f أنزيم مبلمر DNA
proofreading function of، 272 وظيفة تدقيق القراءة
Taq polymerase، 338 أنزيم مبلمر Taq
DNA polymerase I، 265–66.267t، 268f مبلمر DNA الأول
DNA polymerase II، 265–66 مبلمِر DNA الثاني
DNA polymerase III، 264f.265–68، 267t، 268–69f مبلمر DNA الثالث
beta subunit of، 267–68. 267f تحت وحدة بيتا
sliding clamp، 267. 267–68f لاقط منزلق
DNA polymerase delta، 271 مبلمِر DNA دلتا
DNA polymerase epsilon، 271 مبلمِر DNA إيبسيلون
DNA primase، 267–68. 267–68t، 271 صانع البادئ DNA
DNA rearrangement، 1055–56 إعادة ترتيب المادة الوراثية DNA
DNA repair، 272–74. 273–74f إصلاح DNA
DNA vaccine، 341–42 مطعوم DNA
DNA virus، 524. 524f. 527t فيروس DNA
Docking (protein on ER)، 296. 296f عملية الرّسو (بروتين الشبكة الإندبلازمية الخشنة)
Dodder (*Cuscuta*)، 731. 781.808. 1181f هالوك (*Cuscuta*)
Doering، William، 795 وليام دورنغ
Dog، 705f. 708t، 1080 كلب
breeds of، 420–21. 420f تزاوج
chromosome number in، 188t عدد الكروموسومات في
coat color in، 233 لون الفراء
hearing in، 906 السماع في
pavlovian conditioning in 1120 ارتباط بافلوف بـ
Dogbane، 1175 نبات قاتل الكلب
Dogwood، 737 نبات القرانيا
Dolly" (cloned sheep)، 376–78." 376–77f دوللي (نعجة مستنسلة)
Dolphin (Delphinus delphis)، 707f.708t، 906. 1148 الدولفين العادي (Delphinus delphis)
Domain (protein)، 50–51. 51f حقل (بروتين)
Domain (taxonomic)، 508f. 509 فوق المملكة (تصنيفيًا)
Domestication، 420–21. 421f تدجين
Dominant hemisphere، 888 نصف الكرة السائد
Dominant trait، 223–26. 223f صفة سائدة
in humans، 225t في الإنسان
incomplete dominance، 230t،232، 232f سيادة غير كاملة
L-Dopa، 881 ثنائي هيدروكسي فينل ألانين
Dopamine، 881–83. 882f دوبامين
Dormancy، سكون
in plants، 767. 810–12. 811–12f. 824. 824f في النباتات
in seeds، 811–12. 812f. 824. 824f في البذور
Dosage compensation، 241 تثبيط معادلة الجرعة
Dorsal body cavity، 852. 853f تجويف الجسم الظهري
Dorsal lip transplant experiment، 1103f. 1104–6 تجربة زراعة شفة ظهرية
Dorsal nerve cord، 1100 الحبل العصبي الظهري
Dorsal Portion، 384. 384 f جزء ظهري
Dorsal protein، 624. 624f بروتين ظهري
Dorsal root، 891 جذر ظهري
Dorsal root ganglia، 890f. 892. 1102 عقد الجذر الظهري
Dorsal-ventral axis، 1104–6.1104–6f محور ظهري بطني
Double bond، 24. 24f رابطة ثنائية
Double circulation، 985–86 دورة مزدوجة
Double fertilization، 599f. 600.839. 844–45. 844–45f إخصاب مزدوج
Double helix، 13f. 41 - 42 f. 42، 260 - 62، 260 - 61f لولبي ثنائي
Douche، 1081–82 دشّ مهبلي
Dove، 701t حمامة
Down، J. Langdon، 249 لانغدون داون
Down feather، 464f ريش زغب
Down syndrome، 249. 249f متلازمة داون
maternal age and، 249–50. 249f عمر الأم و
translocation، 249 الانتقالية
Dragonfly 673t، 674 يعسوب
Drone (insect)، 1068. 1141 ذكر النحل (حشرة)

Drought tolerance، in plants، 767–68، 768f تحمل الجفاف، في النباتات
Drug abuse، 976 إدمان الدواء
Drug addiction، 882–83،882–83f إدمان العقاقير
Drug development، 485–86 تطوير الأدوية
Drupe، 751f الحسلة البسيطة
D segment، of immunoglobulin genes، 1055–56، 1056f قطع D- في الجينات الكروية المناعية
Duchenne muscular dystrophy، 225t، 246f، 247t الحثل العضلي من نمط دوشين
Duck، 701t، 959 بطة
Duck-billed platypus، 706–7،916، 959، 1072، 1072f منقار البط
Dugesia، 645، 645f *Dugesia*
Duke Experimental Forest، 783، 783f غابة ديوك التجريبية
Dung beetle، 1137 خنفسة الروث
Dunnock، 1136f، 1137 طائر الشحرور
Duodenal ulcer، 969 (قرحة الاثنا عشر)
Duodenum، 969–72، 969f، 971f،975f، 976t اثنا عشر
Duplication (mutation)، 299،300f، 356–57، 478–79، 478f المضاعفة (الطفرة)
Dusky seaside sparrow، 1254، 1254f عصفور دوري
Dutch elm disease (*Ophiostoma ulmi*)، 610 مرض شجرة القيقب الألمانية
Dwarfism، pituitary، 933 قزمية النخامية
Dye، fungal، 615 صبغة فطرية
Dynactin، 78، 78f ديناكتين
Dynein، 78، 78f، 80f، 193 داينين
Dyskeratosis congenita، 246f Dyskeratosis congenita
Dysmenorrhea، 925 عسر الطمث

E

Eagle، 701t، 964 نسر
Ear، 904–5، 904–5f الأذن
muscles for wiggling، 427 عضلات لتحريك
sensing gravity and acceleration، 906–7f، 907–8 الإحساس بالجاذبية والتسارع
structure of، 903–5، 904–5f تركيب
Ear canal، 904f قناة الأذن
Eardrum، 904، 904f طبلة الأذن
Ear popping، 904 صوت حركة الهواء في الأذن
Earth، الأرض
age of، 11 عمر
atmosphere of early Earth، 505 الغلاف الجوي للأرض البدائية (المبكرة)
circumference of، 4–5، 5f محيط
formation of، 17 تكوين
orbit around Sun، 1212، 1212f تدور حول الشمس
origin of life on، 505–7 نشأة الحياة على
rotation of، 1212–14، 1212–13f دورة الأرض (حول محورها)
Earthworm، 630t، 637، 661–63، 663f، 885، 984f، 985
digestive tract of، 964، 964f القناة الهضمية في
locomotion in، 944، 944f الحركة في
nephridia of، 1025، 1025f نفريديا
reproduction in، 1068 التكاثر في
Ear wax، 53 شمع الأذن
Easter lily (*Lilium candidum*)، 839f زنبق عيد الفصح *Lilium candidum*
Eastern gray squirrel (*Sciurus carolinensis*)، 508f السنجاب الرمادي الشرقي *Sciurus carolinensis*
Eastern milk snake (*Lampropeltis triangulum triangulum*)، 434f أفعى الحليب الشرقية *Lampropeltis triangulum triangulum*
Eating disorder، 979 اضطراب ناتج عن تناول الغذاء
Ebola hemorrhagic fever، 365t، 527t حمى إيبولا النزفية
Ebola virus، 515f، 535، 535f فيروس إيبولا
Ecdysis، 667 انسلاخ
Ecdysone. *See* Molting hormone، إكدايسون (مسبب الانسلاخ). انظر هرمون الانسلاخ
Ecdysozoan، 518، 629، 629f، 637،637f، 648–50، 649f، 666 حيوان انسلاخي
ECG. *See* Electrocardiogram ECG انظر التخطيط الكهربائي للقلب
Echidna، 706–7، 707f، 1072 آكل النمل
Echinoderm، 630t، 637f، 676–78،677–78f شوكي الجلد
body cavity of، 677 تجويف الجسم
body plan of، 676–78، 677f خطة الجسم
classes of، 678 طوائف
development in، 676 التطور في
endoskeleton of، 676، 945–46 هيكل داخلي
myzostomid–echinoderm relationship، 628 العلاقة بين ذوات الفم الماص وشوكيات الجلد
nervous system of، 884f الجهاز العصبي
regeneration in، 677–78 التجديد في
reproduction in، 677–78 التكاثر في
respiration in، 1001f التنفس في
water-vascular system of، 676، 677f النظام الوعائي المائي
Echinodermata (phylum)، 629f،630t، 676–78، 677–78f شوكيات الجلد (قبيلة)
Echinoidea (class)، 678، 678f الشوكيات (طائفة)
Echolocation، 706، 906–7، 960 تحديد الموقع بالصدى
Ecological economics، 1244 علم الاقتصاد الزراعي
Ecological footprint، 1164، 1164f بصمة القدم البيئية
Ecological isolation، 435، 435f، 435t العزل البيئي
Ecological processes، interactions among، 1182–83، 1182–83f العمليات البيئية، التفاعلات بين
Ecological pyramid، 1200–1201، 1201f الهرم البيئي
inverted، 1200، 1201f مقلوب
Ecological species concept، 438 مفهوم النوع البيئي
Ecology، 1145 علم البيئة
behavioral، 1130–33 سلوكي
community، 1167–86 مجتمع
of fungi، 614–17، 614–17f للفطريات
population، 1145–64 جماعة
Economic value، of biodiversity، 1242–44، 1243–44f القيمة الاقتصادية، للتنوع البيولوجي
Ecosystem، *See also specific types*، 3f، 4، 1190 نظام بيئي، انظر أيضًا أنواعًا خاصة
biogeochemical cycles in، 1190–95، 1190–95f دورات بيوجيوكيميائية في
climate effects on، 1212–16،1212–15f تأثيرات المناخ في
conservation of، 1258، 1258f المحافظة على
disruption of، 1252، 1253f تعكر
dynamics of، 1189–1200 ديناميكيات
effect of human activity on، 1227–31 تأثير نشاط الإنسان في
energy flow through، 1196–1201 تدفق الطاقة في
stability of، 1205–7 ثبات
trophic levels in، 1196–99، 1197f، 1201–5، 1202–4f المستويات الغذائية في
Ecotone، 1169، 1169f مجتمعين
Ectoderm، 625، 625f، 628، 640،852، 1088t، 1095–97،1095t، 1096–97f، 1101f، 1103f، 1107f إكتودرم
Ectomycorrhizae، 616، 616f الفطريات الجذرية الخارجية
Ectoparasite، 1181، 1181f طُفيل خارجي
Ectoprocta (phylum)، 664 خارجية الشرج (قبيلة)
Ectotherm، 697، 1019–20، 1020f حيوان خارجي الحرارة
Edema، 976، 993 استسقاء
Edentata (order)، 708t المدرعات (رتبة)
Edge effect، 1248 تأثير الحافة
EEG. *See* Electroencephalogram EEG. انظر التخطيط الكهربائي للدماغ
Eel، 916، 959، 959f حنكليس
Eel River (California)، 1204f نهر الحنكليس (كاليفورنيا)
Effector، 308، 864f، 865،891f، 892t المستجيب
antagonistic، 865–66، 865f المتعارض
Effector protein، 176–78 بروتين مستجيب
Efferent arteriole، 1031 شُرين صغير صادر
Efferent neuron. *See* Motor neuron، عصبون صادر. انظر العصبون الحركي
EGF. *See* Epidermal growth factor، 206، 206–7f، 1068 EGF. انظر عامل النمو البشري
Egg، بيضة (بويضة)
amniotic. *See* Amniotic egg، رهلي. انظر بيضة رهلية
of bird، 1071، 1071f للطائر
of dinosaurs، 462، 462f للديناصورات
fertilization، 1088–92، 1088t،1089–91f الإخصاب
incubation by birds، 1071f الحضانة عن طريق الطيور
of monotremes، 1072، 1072f وحيدة المسلك
of reptiles، 694–95، 694f، 1071 للزواحف
yolk distribution in، 1092، 1092f توزيع المحّ في
Egg activation، 1088–90، 1091 تحفيز البيضة
Egg cells، plant، 599، 599f خلايا بيضة، النبات
Egg coloration، adaptive value of، 1130، 1131f ألوان البيضة، القيمة التكيفية
Egg-rolling response، in geese، 1116–17، 1116f استجابة دحرجة البيضة الغريزية، في الإوز
Eggshell، 1071 قشرة البيضة
coloration of، 1130، 1131f ألوان
effect of DDT on، 1227، 1227f تأثير د. د. ت في
eggshell removal behavior، 1130 سلوك إزالة قشور البيض
of reptilian egg، 694f بيضة الزاحف
Egg white، 1071 بياض البيضة
Ejaculation، 1075، 1080 قذف
Ejaculatory duct، 1073f، 1074 قناة قذف
EKG. *See* Electrocardiogram، EKG. انظر التخطيط الكهربائي للقلب
Elapid، 699 أفعى ذات أنياب ثابتة
Elasmobranch، 1027 أسماك غضروفية الخياشيم
Elastin، 856 الإستين
Elderberry (*Sambucus canadensis*)، 724f، 734f نبات البيلسان (*Sambucus canadensis*)
Eldonia، 632f *Eldonia*
Eldredge، Niles، 447 نيلر إلدرج
Electrical fish، 436، 899، 916 السمكة الكهربائية
Electrical synapse، 878 تشابك كهربائي
Electricity، detection of، 898t، 916 كهرباء، رصد
Electrocardiogram (ECG، EKG)، 990f، 991 التخطيط الكهربائي للقلب (EKG، ECG)
Electroencephalogram (EEG)، 888 تخطيط كهربائي للدماغ (EEG)
Electromagnetic spectrum، 147–48 طيف كهرومغناطيسي
Electron، 18–19، 18f إلكترون
in chemical behavior of atoms، 19–20، 20f السلوك الكيميائي ذرات
energy level of، 20–21، 21–22f مستوى الطاقة
valence 21 تكافؤ
Electron acceptor، 121–22 مستقبل الإلكترون
Electronegativity، 24، 24t، 34 السالبية الكهربائية
Electron microscope، 61، 62t المجهر الإلكتروني
microscopy of plasma membrane، 88–89، 89f النظر إلى الغشاء الخلوي باستخدام المجهر
scanning، 61، 62t، 88 الماسح
transmission، 61، 62t، 88 النفاذ
Electron orbital، 19–22، 20f مدار الإلكترون
Electron transport chain، 121f،122، 123f، 127f، 131 سلسلة نقل الإلكترون
ATP production in، 131–35،132–34f إنتاج ATP في
photosynthetic، 152 البناء الضوئي
production of ATP by chemiosmosis، 132–33 إنتاج ATP عن طريق الأسموزية الكيميائية
Electroreceptor، 436، 916 الاستقبال الكهربائي
Element، 18 عنصر
inert، 21 خامل
in living systems، 21–22 في الأنظمة الحية
periodic table، 21، 22f الجدول الدوري للعناصر
Elephant، 520، 520f، 705، 705f،708t، 1021 فيل
Elephant bird (*Aepyornis*)، 1239 طائر الفيل (*Aepyornis*)
Elephantiasis، 650 مرض الفيل
Elephant seal، 401–2، 402f،1000f، 1134، 1135f الفقمة الفيل
Elevation، climate and، 1215، 1215f الارتفاع، المناخ و
Elk، 1220، 1257 ألكة
Elm، 751f، 752 الدردار
El Niño، 1225–26، 1226f، 1234 ظاهرة إلنينو
Elongation factor، 294، 295f عامل الاستطالة
EF-Tu، 294، 295f EF - Tu
Embryogenesis، 380 التكوين الجنيني
Embryonic development، التكوين الجنيني
human، 1107–12، 1108–12f في

الإنسان
في in plants، 742–48، 742–47f، 839
النباتات
EMBRYONIC FLOWER gene، of
جين الزهرة الجنينية *Arabidopsis* 829، 829f
في نبات رشاد الجدران
Embryonic stem cells، 340، 341f، 372،
خلايا جذعية جنينية 372f، 379–80، 379f
Embryo sac، 599، 599f، 838–
كيس الجنين (كيس جنيني) 39،838f، 845
نقل الجنين Embryo transfer، 1084
الخصائص Emergent properties، 4، 14
البارزة
فيروسات Emerging viruses، 534–35
ناشئة
ر. P. إيميرسون Emerson، R. A.، 233
Emery–Dreifuss muscular dystrophy،
246f Emery–Dreifuss muscular
dystrophy
نزوح Emigration، 1158
حالة عاطفية Emotional state، 888
إمفيزيما (انتفاخ Emphysema، 1010–11
الرئة)
استحلاب Emulsification، 971
مينا Enamel، 555، 967f
متضاد ضوئي Enantiomer، 35، 35f
Encephalitozoon cuniculi، 355f
Encephalitozoon cuniculi
أنواع مهددة بالانقراض Endangered species
بيولوجيا conservation biology، 1256–57
المحافظة
preservation of، 1256 -57، 1256 - 57
حفظ f
Endemic species، 1239–42،1240f،
أنواع مستوطنة 1241t
تفاعل Endergonic reaction، 108، 109f
مستهلك للطاقة
غلاف داخلي Endocarp، 750–51f
Endochondral development، of bone،
تكوين غضروفي داخلي للعظم 948–49
Endocrine–disrupting chemical، (EDC)،
392 المواد الكيميائية المسببة لاضطراب الغدد
الصماء
Endocrine gland، 854، 920،920–21f،
specific glands 922–23t، غدة صماء. انظر
أيضًا غدد متخصصة
التزميز Endocrine signaling، 167، 167f
بالغدد الصماء
Endocrine system، 861، 862f،920–40
جهاز الغدد الصماء
Endocytosis، 100–101، 100f، 102t
إدخال خلوي
receptor–mediated، 100f،101، 102t
عبر المستقبلات
Endoderm، 625، 625f، 628،
640،852، 1088t، 1095–98،1095t،
إندودرم 1096–97f،1101f، 1103f
Endodermis، 728–29f، 729،763–64،
بشرة داخلية 764f
أفيون منتج داخليًا Endogenous opiate، 881
ليمف داخلي Endolymph، 907، 907f
Endomembrane system، 65،70–
جهاز أغشية داخلية 74،512
بطانة الرحم Endometrium، 1079
سرطان الرحم Endometrial cancer، 1083
التهاب Endometriosis، 925، 1083–84
بطانة الرحم
محطم داخلي Endonuclease، 266
طفيل داخلي Endoparasite، 1181
فطريات النابت Endophyte، 614، 614f
الداخلي
Endoplasmic reticulum (ER)، 68،70–
الشبكة الإندوبلازمية 72، 79t، 82t
أصل origin of، 563، 563f
proteins targeted to، 295–96، 296f
البروتينات موجّهة نحو
الخشنة rough، 70، 70–71f
الناعمة smooth، 70–71، 70f
إندورفين Endorphin، 881
Endoskeleton، ، 676، 944، 945–
هيكل داخلي 46،945f، 952f
شوكيات الجلد of echinoderms، 676
لافقاريات of vertebrates، 684–85
Endosperm، 599f، 600، 742،
742f،748، 748–49f، 753f،
إندوسبيرم 839،844–45، 844–45f
نسيج Endosperm tissue، 599f، 600
الإندوسبرم
بوغة داخلية Endospore، 548
سمحاق داخلي Endosteum، 949
رمح داخلي Endostyle، 683، 683f
Endo*Symbion*t theory، 76، 76f،564–
نظرية التكافل الداخلي 65، 564f
Endosymbiosis، 76، 512،564–65،
تكافل داخلي 564f
ثانوي secondary، 564
إندوثيلين Endothelin، 924
إندوثيليوم Endothelium، 924، 991، 991f
Endotherm، 697، 703، 865،987،
حيوان 992f، 1005،1019–21، 1021f
داخلي الحرارة
سم داخلي (إندوتوكسين) Endotoxin، 1022
تمارين التحمل Endurance training، 958
الطاقة Energy، 106
التدفق في flow in living things، 3، 106–7
المخلوقات الحية
flow through ecosystem، 1196–1201
التدفق في النظام البيئي
في سلاسل الغذاء in food chains، 1198
أشكال forms of، 106، 1196
حصاد عن harvesting by cells، 159–84
طريق الخلايا
قوانين laws of thermodynamics، 107–8
الديناميكا الحرارية
للحركة for movement، 954، 955f
للنقل في اللحاء for phloem transport، 770
مستقبل Energy–detecting receptor، 899
يرصد الطاقة
إنفاق الطاقة Energy expenditure، 977
تناول Energy intake، 1131–32، 1131f
الطاقة
يزيد إلى الحد الأقصى maximizing، 1132
مستوى طاقة Energy level، 20–21، 21f
جين المُسَنَّن *engrailed* gene، 382f، 385
التأثير Enhancement effect، 154، 154f
المحسن
معزز Enhancer، 313–14، 314–15f
إنكيفالين Enkephalin، 881
إينوليز Enolase، 126f
بكتيريا الأحشاء Enteric bacteria، 545f
إنتروجاسترون Enterogastrone، 975
(المعدي المعوي)
فيروس معوي Enterovirus، 527t
محتوى الحرارة Enthalpy، 108
داخلية الشرج Entoprocta، 629f، 637f
تبدّد الطاقة Entropy، 107–8، 108f
(الفوضى أو العشوائية)
غلاف، فيروسي Envelope، viral، 524، 524f
Environment، البيئة
تأثير في effect on development، 391–92
التكوين الجنيني
effect on gene expression، 230t، 233،
تأثير في التعبير الجيني 233f، 307–8
endocrine–disrupting chemicals in، 392
مواد كيميائية مسببة لاضطراب الغدد الصماء
،individual responses to changes in
استجابات المخلوق للتغيرات في 1146–47
limitations on population growth،
الحدود على نمو الجماعة 1156–58
التغيرات البيئية ،Environmental variation
التلاؤم مع coping with، 1146–47
استجابة evolutionary response to، 1147
تطورية
خنزير بيئي EnviroPig، 346
Enzymatic receptor، 169f، 169t، 170
مستقبل أنزيمي
الأنزيم Enzyme، 43–44، 45t، 111–15
مرتبط attached to membranes، 91، 91f
بالأغشية
عوامل مرافقة cofactors، 114–15
نموذج computer–generated model 364f
مُخلّق حاسوبيًّا
اختلالات في defects in gene disorders، 278
الاضطرابات الجينية
تهجير كهربائي electrophoresis of، 397
اختلافات وراثية genetic variation in، 397
في
inhibitors and activators of، 114–16،
مثبطات ومنشطات 115–16f
mechanism of action of، 112، 112 - 13
آلية عمل f
multienzyme complex، 112، 113f، 128
معقد متعدد الأنزيمات
تأثير الرقم pH effect on، 52، 114، 114f
الهيدروجيني في
متعدد الأشكال polymorphic، 397
RNA، 112–13 RNA
temperature effect on، 52، 114،114f،
تأثير الحرارة في 403، 1018
Enzyme–substrate complex، 112،112–
معقّد الأنزيم، والمادة الأساس 13f
Eosinophils، 997–98f، 1046، 1047t
خلايا بيضاء حمضية
Ephedra، 589t، 596 *Ephedra*
إيفيدرين Ephedrine، 596
Ephemeral، 831 Ephemeral
فوق الفلقات Epicotyl، 754f
Epidermal cells، of plants، 722،728f،
خلايا البشرة، في النباتات 729
Epidermal growth factor (EGF)، 172،
عامل النمو البشري (EGF) 201، 924
بشرة Epidermis
الحيوانات of animals، 1001f
of plant، 718، 721، 729f، 737 f، 737
النبات f
الجلد of skin، 854، 992f، 1040
بربخ Epididymis، 1073f، 1074
لسان المزمار Epiglottis، 967، 967f
طبقة علوية Epilimnion، 1222، 1222f
Epinephrine، 167، 179، 881،
893،921، 923t، 927–28، 936،937f،
إبينفرين 1022، 1102
مستقبل Epinephrine receptor، 179
إبينفرين
طفيل فوقي Epiparasite، 616
صفيحة نمو Epiphyseal growth plate، 948
الكردوس
كردوس Epiphyses، 948، 948f
نبات متطفل ،Epiphyte 517–18، 1179
Epistasis، 230t، 233–34، 234f،241،
سيطرة فوقية (سيادة فوق تامة) 241f، 412
Epithelial tissue، 852–54، 855f، 855t
نسيج طلائي
عمادي columnar، 854، 855t
مكعب cuboidal، 854، 856t
كيراتيني keratinized، 854
تجدّد regeneration of، 854
بسيط simple، 854، 855t
حرشفي squamous، 854، 855t
طبقي stratified، 854، 855t
غشاء طلائي (طلائية) Epithelium، 853
مُحدِّد Epitope، 1045، 1045f
انظر .*See* Excitatory postsynaptic EPSP .
الجهد بعد التشابكي المهيج
جهد potential
فيروس إيبستاين Epstein–Barr virus، 527t
– بار
تيار Equatorial countercurrent، 1214f
استوائي معاكس
ثابت الاتزان Equilibrium constant، 109
Equilibrium model، of island
نموذج اتزان biogeography، 1208، 1208f
الجغرافية الحيوية للجزر
فرق Equilibrium potential، 873، 873t
جهد الاتزان (التوازن)
Equisetum، 591، 591f *Equisetum*
Equus، 423–24، 425f *Equus*
انظر .ER. *See* Endoplasmic reticulum ER
الشبكة الإندوبلازمية
إيراتوستينز Eratosthenes، 4–5، 5f
انتصاب Erection، 881، 1075
Erythrocytes، ، 857t، 858، 997f،999،
خلايا الدم الحمراء 999f
الانتشار المسهل facilitated diffusion in، 95
في
غشاء membrane of، 88t
تكوّن خلايا الدم Erythropoiesis، 999
الحمراء
Erythropoietin، 201، 939، 999
إريثروبويتين
مهندس وراثيًّا genetically engineered، 341
Escherichia coli، 545f *Escherichia coli*
إشريشياكولاي
cell division in، 186–87، 186 - 87 f
الانقسام الخلوي في
خريطة conjugation map of، 550، 550f
الاقتران لـ
درجات حرارة at high temperature، 1147
عالية
lac operon of، 308–10، 308–10f
المنطقة الفعالة *lac*
الطفرات في mutations in، 552
تضاعف في replication in، 265–69
Esophagus، 661، 862f، 964–
مريء 65f،965، 967–69f، 968، 974f
Essay on the Principle of Population
مقالة في مبادئ (Malthus)، 9–10
المجموعات السكانية (مالثوس)
أحماض أمينية Essential amino acid، 980
أساسية
معادن أساسية Essential mineral، 980
مادة Essential nutrient، 979–80، 980t
غذائية أساسية
في النباتات in plants، 777t
EST. *See* Expressed sequence tag EST.
انظر *See* Expressed sequence tag EST
علامات التعاقبات المعبَّر عنها
Estradiol، 822f، 921، 923t،
1075t،1076، 1077f، 1078–
إستراديول 79،1084، 1110–11
Estrogen، 54، 170، 794، 926،
إستروجين 932،938، 1110f
مستقبل Estrogen receptor، 1084
الإستروجين
دورة Estrous cycle، 1072، 1079–80
الشبق
شَبَق Estrus، 1072
مصب النهر Estuary، 1223–24، 1230
إيثانول (كحول إيثيلي) Ethanol، 34f
Ethanol fermentation، 127f، 137،137f،
تخمر كحولي 610–11
أخلاقيات ،Ethics

ownership of genomic information، 366 ملكية المعلومات الوراثية
of stem cell research، 379–80 أبحاث الخلايا الجذعية
value of biodiversity، 1244 قيمة التنوع الحيوي
Ethylene، 344، 768، 808، 813،814t، 822–23، 823f إيثيلين
Ethylene receptor، 822 مستقبل الإيثيلين
Etiolation، 803، 803f استطالة في العتمة
Eucalyptus، 616 f، 737 يوكاليبتوس
Euchromatin، 189 كروماتين حقيقي
Eudicot، 496، 597 f،598، 729 f ذو فلقتين حقيقي
leaf of، 732، 732f، 736–37 ورقة
Euglena، 568، 568f *Euglena*
Euglenoid، 567–68، 568f نظيرة اليوغلينا
Euglenozoa، ، 562f، 567–69، 568f اليوغلينات
Eukarya (domain)، 13، 13f، 482،508f، 510f، 511–14،511t، 545f حقيقية النوى (فوق مملكة)
Eukaryote، 13، 512، 539، 561، 563 حقيقية النواة
cell division in، 542 انقسام الخلية في
cell structure in، 65–78، 79t تركيب الخلية في
cell wall of، 67f، 79t، 82t الجدار الخلوي في
chromosomes of، 65، 69، 69f،188–90، 188–90f، 542 كروموسومات في
compartmentalization in، 513، 542 التقسيم إلى حجرات في
cytoskeleton of، 65، 76–78، 77f هيكل خلوي في
endomembrane system of، 65، 70–74 نظام الأغشية الداخلية
evolution of، 76، 76f، 187،563–65، 563–65f نشوء
flagella of، 66f، 79t، 80–81،80–81f، 82t، 542 أسواط
gene expression in، 297، 298t،304، 312–15، 313–15f التعبير الجيني في
genome of، 355f المحتوى الجيني
gene organization in، 357t تنظيم الجين في
noncoding DNA in، 356–57 DNA غير المشفر في
key *Characteristics* of، 514t الخصائص الرئيسة
multicellularity in، 513، 514t تعدد الخلايا في
origin of، 512، 513f نشوء
posttranscriptional control in، 317–21، 317–20f التنظيم بعد النسخ في
prokaryotes versus، 82t،541–43 بدائية النواة مقابل
promoters of، 287، 313–14، 314f محفزات
replication in، 270–72،270–72f التضاعف في
ribosomes of، 69، 69f رايبوسومات
sexual reproduction in، 512 التكاثر الجنسي في
transcriptional control in، 304،312–16 التحكم في الاستنساخ عند
transcription in، 286–88،287–88f الاستنساخ في
translation in، 293–94 الترجمة في
vacuoles of، 82t فجوات
Eumelanin، 234 صبغة يوميلانين (الميلانين الحقيقي)
Eumetazoa (subkingdom)، 626،629f، 640–44، 641–43f الحيوانات البعدية الحقيقية
Euparkeria، 697f *Euparkeria*
European starling، 960f الزرزور الأوروبي
Euryarchaeota، 544f Euryarchaeota
Eusocial system، 1140، 1140f نظام اجتماعي حقيقي
Eustachian tube، 683، 904، 904f أنبوب إستاكيوس
Eutely، 649 ثبات عدد الخلايا
Eutherian، 520، 520f ثديي حقيقي
Eutrophic lake، 1164، 1222–23، 1227 بحيرة غنية بالمواد الغذائية
Evaporation، 1191 f، 1192 تبخير
Evaporative cooling، 1018، 1019f، 1021 تبريد التبخر
Evening primrose، 810، 840، 847 f، 848 زهرة الربيع المسائية
even-skipped gene 382f جين التخطي
Evergreen forest temperate. *See* Temperate evergreen forest غابة دائمة الخضرة معتدلة. انظر غابة دائمة الخضرة
warm moist، 1216f، 1217 دافئة رطبة
Evergreen plant، 848، 1220 نبات دائم الخضرة
Evolution، 396، 506f التطور.
See also. Coevolution انظر أيضًا التطور المشترك
of aerobic respiration، 140 التنفس الهوائي
agents of، 400–403، 400–403f عوامل
interactions among، 405–6، 405f التفاعلات بين
of amphibians، 685 في البرمائيات
of animal body plan، 624–27، 624 - 27 f خطة جسم الحيوان
of animals، 576، 628–29، 629f في الحيوانات
of bilateral symmetry، 624 تماثل جانبي ثنائي
of biochemical pathways، 115–16 المسلك الكيميائي الحيوي
of birds، 422–23، 423f، 460،462، 464f، 685، 700–703، 700f، 702f في الطيور
of body cavity، 625–26، 625f تجويف الجسم
of *Brassica*، 492 *Brassica*
of complex *Characters*، 462، 464f الصفات المعقدة
controversial nature of theory of، 429–30 الطبيعة الجدلية للنظرية
convergent، 428، 428f، 455،462، 495–96، 495f، 498 الالتقائي
cultural، 713 الثقافي
Darwin's theory of، 8–10 نظرية داروين في
of development، 489–500،626، 627f، 1103 التكوين الجنيني
of diseases، 467–68، 467–68f الأمراض
of endothermy، 987 ذوات الدم الحار
of eukaryotes، 76، 76f، 187،563–65، 563–65f حقيقية النوى
evidence for، 415–30 أدلة
age of Earth، 11 عصر الكرة الأرضية
anatomical record، 426–27، 426- 27 f السجل التشريحي
biogeographical studies، 429 الدراسات الجغرافية الحيوية
comparative anatomy، 11، 11f التشريح المقارن
convergence، 428، 428f الالتقائي
development، 426f التكوين الجنيني
experimental tests، 410–11،410–11f، 420، 420f الدراسات التجريبية
fossil record 10، 421–26،422–26f سجل أحفوري (المتحجرات)
homologous structures، 426، 426f تراكيب متماثلة
imperfect structures، 426–27، 427f تركيب غير كامل
molecular biology، 11، 11f الأحياء الجزيئية
vestigial structures، 427، 427f تراكيب مختزلة
of eye، 412، 412f، 427، 427f،498–500، 499–500f،910–11، 911f العين
of eyespot on butterflywings، 495f بقعة عينية من أجنحة الفراشة
of fish، 685–86، 688، 688f، 690 الأسماك
of flight، 464f، 960 للطيران
of flowers 466–67، 495–97،496–97f، 836–38، 840 للأزهار
future of، 450، 450f مستقبل الـ
of gas exchange، 1001–2، 1001f تبادل الغازات
gene flow and، 400، 400f،405–6، 405f حركة الجين
genetic drift and، 400–402f،401–2، 405 انجراف وراثي
genetic variation and، ، 396–97، 396 - 97 f، 412، 412 f تغيّر وراثي
of genomes 471–86 للمحتوى الجيني
of glycolysis، 125، 140 تحلل جلايكولي
of *homeobox* genes، 386–87 جينات الصندوق المتجانس
of hominids، 711–13 عائلة الإنسان
of horses، 412، 412f، 423–25، 424–25f الخيول
of humans. *See* Human evolution البشر، انظر تطور الإنسان
human impact on، 449 تأثير الإنسان في
of immune system، 1049 جهاز المناعة
on islands، 428–29، 441–42،441f، 712، 713f، 1175 على الجزر
of jaws، 685، 688، 688f الفكوك
of land plants، 516f، 582–83 نباتات اليابسة
of mammals، 520، 520f، 685،706، 706t الثدييات
marsupial _placental convergence، 428، 428f الالتقاء التطوري للجرابيات _ المشيميات
of mitosis، 565 الانقسام المتساوي
of mollusks، 655 الرخويات
of multicellularity، 513 تعدد الخلايا
mutation and، 300، 400،400f، 405 الطفرة و
natural selection and. *See* Natural selection الانتخاب الطبيعي و. انظر الانتخاب الطبيعي
of nitrogen fixation، 140 تثبيت النيتروجين
of oysters، 423 المحار
of photosynthesis، 136–37،153، 182 البناء الضوئي
of plants، 387، 516–18،516–18f، 593، 596–97، 597f للنباتات
of primates، 709–14، 709–14f للرئيسات
of prosimians، 709 قبل القردة
rate of، 443–48، 443–48f، 458 سرعة الـ
of reproductive isolation، 438–49، 439f العزل التكاثري
of reptiles، 685، 696–98، 696–98f الزواحف
responses to environmental variation، 1147 الاستجابات للتغيرات البيئية
of segmentation in animals، 518، 519f، 626–27، 627f التقسيم في الحيوانات
of sharks، 689 أسماك القرش
of snakes، 423 الأفاعي
of social behavior، 1140–42 السلوك الاجتماعي
in spurts، 447–48 على صورة انفجارات
of tissues، 624 الأنسجة
of tobacco، 475f، 478–79، 478f التبغ
use of comparative genomics، 359–60 استخدام علم الجينومات المقارن
of vertebrates، 685–86، 686، 87 f الفقاريات
of whales، 423، 423f الحيتان
of wheat، 476f القمح
of wings، 494 الأجنحة
Evolutionary age، species richness and، 1207 العمر التطوري، غنى الأنواع و
Evolutionary conservation، 14 المحافظة (الثبات) التطورية
Excision repair، 274، 274f الإصلاح الاستئصالي
Excitation-contraction coupling، 956 انقباض العضلة مزدوج الاستثارة - الانقباض
Excitatory postsynaptic potential (EPSP)، 880–82، 880–81f،900–901 جهد بعد تشابكي مهيج (EPSP)
Excretion، by kidney، 1032 الإفراز عن طريق الكلية
Excretory duct، 649f قناة إخراجية
Excretory organs أعضاء الإخراج
of annelids، 1025f للحلقيات
of insects، 1025–26، 1025f للحشرات
Excretory pore، 649f، 1025f فتحة إخراجية
Excretory system جهاز الإخراج
of annelids، 661، 661f للحلقيات
of arthropods 668f، 669 للمفصليات
of flatworms، 644، 645f 644، 645f للديدان المسطحة
of mollusks، 656–57 للرخويات
Exercise تمارين
cardiac output and، 995 الناتج القلبي و
effect on metabolic rate، 977 التأثير في معدل الأيض
muscle metabolism during 958 أيض العضلات خلال
oxygen requirement for، 1012 احتياجات الأكسجين
Exergonic reaction، 108–9، 109f تفاعل مطلق للطاقة
Exhalant siphon، 659،659f، 984f سيفون الزفير
Exhalation. *See* Expiration شهيق. انظر الزفير
Exocarp، 750–51f غلاف خارجي
Exocrine gland، 854، 921 الغدة خارجية الإفراز
Exocytosis، 100–101، 101f، 102t إخراج خلوي
Exon، 288–90، 289f، 319، 319f، 356 المشفّرة
Exon shuffling، 290 التعاقب المشفر
Exonuclease، 266، 268 محطم خارجي
Exoskeleton، 40، 40f، 667،939–40، 944–45، 945f، 952f هيكل خارجي
Experiment، 5f، 6 تجربة
control، 6 ضابطة
test، 6 اختبارية
Expiration، 1007–9، 1009f زفير
Exploitative competition، 1170 تنافس استغلالي
Extension (joint)، 952f مد (المفصل)
Expressed sequence tag (EST)، 358 علامات التعاقبات المعبَّر عنها (EST)

حامل التفعيل Expression vector، 339
عضلات باسطة Extensor muscles، 952f
هضم خارجي External digestion، 606
External environment، sensing of 899f
البيئة الخارجية، الإحساس بـ
External fertilization، 1069–
71،1070f، 1088 إخصاب خارجي
عضوا التناسل External genitalia، 1073f
الخارجيان
خياشيم خارجية External gills، 985f، 1002
مستقبل خارجي Exteroreceptor، 898t، 899
الانقراض Extinction، 448–49، 449f
الحفاظ conservation biology، 1237–58
الحيوي (المحافظة الحيوية)
disruption of ecosystems and، 1252،
1253f توزيع النظام البيئي
due to human activities 449، بسبب أنشطة
الإنسان
due to prehistoric humans، 1238–39،
1238f بسبب الإنسان الأول (الإنسان البدائي)
factors responsible for، 1245–55،
1245–55f العوامل المسببة لـ
genetic variation and، 1254 التنوع الوراثي و
habitat loss and، 1245t، 1247 - 49
الموقع (البيئة التي تعيش بها)
in historical time 1239، 1239t في
العصور التاريخية
introduced species and، 1245t، 1250 -
52 إدخال نوع و
on island، 1208، 1208f على الجزيرة
of Lake Victoria cichlid fish، 445–46،
1251–52، 1256 سمك البلطي في بحيرة
فكتوريا
loss of keystone species، 1252–54 فقدان
الأنواع الجوهرية
overexploitation and 1245t، 1249–50
استغلال زائد
over time، 448–49 عبر الزمن
population size and، 1254–55، 1254 -
55 f حجم الجماعة و
in prehistoric time، 1238–39، 1238f
أزمان ما قبل التاريخ
دوامة الانقراض Extinction vortex، 1254
Extracellular compartment، 1023،
1023f جزء خارج خلوي
Extracellular digestion، 640، 641f، 964
هضم خارج الخلايا
سائل خارج خلوي Extracellular fluid، 1024
ion composition of، 873t، 1024 المكونات
الأيونية لـ
Extracellular matrix، 82، 82f،388–90،
390f، 856، 1103 مادة بينية
Extracellular regulated kinase، 175f
المفسفر المنظم من خارج الخلايا
سيلوم Extraembryonic coelom، 1098
جنيني إضافي
Extraembryonic membranes، 1097–
98، 1098f أغشية جنينية خارجية
Extra-pair copulation، 1136f، 1137
تلقيح خارج الأبوين
حياة خارج Extraterrestrial life، 504، 504f
الكرة الأرضية
محب للتطرف Extremophile، 512، 541
(متطرف)
إخراج Extrusion، 97، 97f
عين Eye، 910–15، 910–15f
of cephalopods، 659 رأسية القدم
compound، 668، 668f مركبة
development of، 498–500،499 -
500f، 1107، 1107 f التكوين الجنيني
evolution of، 412، 412f، 427،427f،
498–500، 499–500f،910–11،
911f التطور
التبئير focusing of، 912f
التغذية العصبية innervation of، 894t
of insects، 412، 412f، 498، 498f،
668، 688 f الحشرات
of planarian، 498، 498f البلاناريا
of mollusks، 427، 427f، 498، 498f
الرخويات
simple، 668 بسيطة
structure of، 910–11، 910–11f تركيب
of vertebrates، 427، 427f، 498، 498 f،
911 - 12، 911 - 12f اللافقاريات
لون العيون Eye color
in fruit fly، 238–39، 238f في ذبابة
الفاكهة
in humans، 230t، 231 في الإنسان
eyeless gene، 498–99، 499f جين لا عين
eyeless
عضلات العين Eye muscles، 911، 957f
عين البطاطا Eye of potato، 735، 846
Eyespot بقعة عينية
on butterfly wings، 495f على أجنحة
الفراشة
of flatworms، 645، 910، 910f على
الديدان المسطحة
of green algae، 584 على الطحالب الخضراء
of planarian، 498، 498f، 500، 500f
بلاناريا
regeneration in ribbon worm، 499–
500، 500f التجديد في الدودة الشريطية

F

Fabry disease، 246f Fabry disease
تذكّر الوجوه Facial recognition، 889
Facilitated diffusion، 94–95،94f، 102t
انتشار ميسَّر
تسهيل Facilitation، 1185
8 العامل رقم Factor VIII، 247t
التعايش Facultative symbiosis، 614
الاختياري
FAD، 43، 980t فلافين أدينين ثنائي
النيوكليوتيد (FAD)
$FADH_2$، $FADH_2$
contributing electrons to electron
transport chain، 132، 132f منح
الإلكترونات إلى سلسلة نقل الإلكترون
from Krebs cycle، 129،129–30f، 131،
133–34f من دورة كربس
صقر Falcon، 701t
Falconiformes (order)، 701t
Falconiformes (رتبة)
Fallopian tube، 863f، 1077–
80f،1078–79، 1080،1083، 1083f
قناة فالوب
انقلاب Fall overturn، 1222، 1222f
خريفي
False dandelion (*Pyrrhopappus*
carolinianus)، 752f الهندباء الكاذب
(*Pyrrhopappus carolinianus*)
عائلة Family (taxonomic)، 508f، 509
(تصنيف)
برنامج Family planning program 1164
تخطيط الأسرة
تشابه Family resemblance، 220، 220f
عائلي
فقر دم فانكوني Fanconi anemia، 342t
طول البصر Farsightedness، 912، 912f
صوم Fasting، 936، 977
Fast-twitch muscle fiber، 957–58،
957f ليف عضلي الومضة السريعة
دهن (دهون) Fat(s)، 35t
absorption in small intestine، 972
الامتصاص في الأمعاء الدقيقة
caloric content of، 54 محتوى السعرات
الحرارية
digestion of، 970–71،975–76، 976t
هضم
as energy-storage molecules، 54 بوصفها
جزيئات تخزين للطاقة
structure of، 54–55، 54f تركيب
كرية دهنية Fat globule، 856f
الحمض Fatty acid(s)، 36f، 89، 856
الدهني (الأحماض دهنية)
absorption in small intestine، 971f، 972
الامتصاص في الأمعاء الدقيقة
catabolism of، 38، 138–39f هدم
polyunsaturated، 54، 54f متعدد غير مشبع
saturated، 54–55، 54f، 90 مشبع
trans-fatty acids، 55 أحماض دهنية من نوع
ترانس
unsaturated، 54–55، 54f غير مشبعة
أنزيمات Fatty acid desaturase، 90، 812
مزيلة إشباع الأحماض الدهنية
Fatty acid synthetase، 112 بناء الحمض
الدهني
ريش Feather، 464f، 700، 700f، 702f
evolution of، 462، 464f، 702 تطور
النجم الريشي Feather star، 678
براز Feces، 965، 972–73
خصوبة Fecundity، 1152، 1155–56
Feedback inhibition، 116، 116f،135،
930، 931f تثبيط بالتغذية الراجعة
الطور المتغذي Feeding phase، 578
Female reproduction، hormonal control
of، 1075t الجهاز التناسلي الأنثوي (التنظيم
الهرموني)
Female reproductive system،
863f،1072، 1076–80، 1077–81f
الجهاز التناسلي الأنثوي (جهاز التكاثر الأنثوي)
Femoral nerve 884f عصب فخذي
عظم الفخذ Femur، 692f، 862f، 945f
تخمر Fermentation، 127، 137، 137f
ethanol، 127f، 137، 137f،610–11
إيثانول
Fern، 582f، 583–84، 588،
589t،590–93، 591–93f، 735، 821
سرخس (خنشار)
فيريدوكسين Ferredoxin، 155، 155–56f
الحديد Ferritin، 45t
Fertilization، 206، 206–7f،
370،1069–72، 1078f، 1088–
92،1088t، 1089–91f إخصاب
in amphibians، 1070–71، 1070f في
البرمائيات
in birds، 1071–72 في الطيور
double، 599f، 600، 839،844–45،
844–45f المزدوج
external، 657، 1069–71،1070f،
1088 الخارجي
in fish، 1069–70، 1070f في الأسماك
internal، 657، 1070–72، 1088 الداخلي
in plants، 599f، 600، 844–45،844–
45f في النباتات
in reptiles، 1071، 1071f في الزواحف
غلاف Fertilization envelope، 1090
الإخصاب
Fertilizer سماد
nitrogen، 1193، 1193f النيتروجين
phosphorus، 1194، 1194f الفوسفور
pollution from، 775،1222–23، 1227
التلوث من
variable-rate applicators، 776 التطبيق
متباين المعدل
Fetal development، human، 1107–10
التكوين الجنيني في الإنسان
حمى Fever، 1022، 1043
F_1 generation. *See* First filial generation
F_1 الجيل، انظر الجيل البنوي الأول
F_2 generation. *See* Second filial
generation الجيل F_2،انظر الجيل البنوي الثاني
F_3 generation. *See* Third filial generation
الجيل F_3،انظر الجيل البنوي الثالث
Fiber (dietary)، 972–73 ألياف (غذائية)
Fiber (sclerenchyma)، 724–25 ألياف
(نسيج سكلارنشيمي)
فايبرين Fibrin، 45t، 999–1000، 999f
مولد Fibrinogen، 997، 999f، 1000
الفايبرين
مولدة Fibroblast(s)، 856، 857t، 947f
ألياف
Fibroblast growth factor، 375–
76،375–76f، 891، 1100 عامل نموّ
الخلايا المولدة للألياف
Fibronectin، 82، 82f، 390، 390f
فايبرونكتين
مفصل ليفي Fibrous joint، 950f
مجموع جذري Fibrous root system، 731
ليفي
شظية Fibula، 692f، 945f
قانون فِك Fick's Law of Diffusion، 1000
للانتشار
شديدة الالتفاف Fiddlehead، 592، 592f
تين Fig، 730–31f
Fight or flight" response، 881، 936"
استجابتا "الكر أو الفر"
Filament (flower)، 598، 598f،836f،
837 خيط (الزهرة)
Filaria، 630t *Filaria*
داء الفيلاريا Filariasis، 650
المحار المبرد File clam، 659
انطباع البنوة Filial imprinting، 1122
أقدام Filopodia، 565، 1095، 1095f
خيطية
Filovirus، 365t، 527t، 535، 535f
فيروس خيطي
متغذٍّ Filter feeder 659، 683، 1103
بالترشيح (ترشيحي التغذية) (تغذية عن طريق
الترشيح)
ترشيح Filtration، 1025
في الكلية in kidney، 1030، 1031f
قمع Fimbriae، 1079f
حسّون، دارون Finch، Darwin's 8، 9f
beaks of،، 407، 416–17، 416f،438،
1173، 1173f مناقير
إصبع، قابض Finger، grasping، 709
ظفر Fingernail، 863f
حوت الزعنفة Fin whale، 1250، 1250f
التنوب Fir، 589t، 594، 1220
اللفحة النارية Fire blight، 554
يراعة مضيئة Firefly، 1127، 1128f
Fireweed (*Epilobium angustifolium*)،
Epilobium angustifolium عشبة النار 843f
First filial generation، 222–23، 223f،
227–28، 227f الجيل البنوي الأول
First Law of Thermodynamics، 107،
1196 القانون الأول للديناميكا الحرارية
First trimester، 1107–10، 1108–10f
الثلث الأول
سمك Fish، 630t، 686–90، 686–90f
الزراعة المائية aquaculture، 1229–30
مدرع armored، 687t
عظمي bony، 689–90، 689–90f، 886f
cartilaginous، 686f، 688–89، 1027
غضروفي
صفات لـ *Char*acteristics of 686–90
الدفاعات chemical defenses of، 1176
الكيميائية
circulation in، 687، 697f، 985، 985f
الدورة الدموية في
كهربائي electrical، 916

evolution of، 685–86، 688، 688f،
690 تطور
extinctions، extinctions، 1239t، 1245t
انقراض
fertilization in، 1069–70، 1070f
الإخصاب في
hearing in، 904 السمع في
heart in، 985، 985f القلب في
jawed، 685–87، 688f ذات الفكوك
jawless، 687، 886f عديمة الفكوك
kidney of الكلية في
cartilaginous fish، 1027 الأسماك
الغضروفية
freshwater fish، 1026–27، 1027f
أسماك المياه العذبة
marine bony fish، 1027، 1027f أسماك
عظمية بحرية
lateral line system of، 903، 903f نظام
الخط الجانبي
lobe-finned، 686f، 687t، 690،690f،
692، 692f الأسماك مفصصة الزعانف
nervous system of، 885f الجهاز العصبي
nitrogenous wastes of، 1029، 1029f
الفضلات النيتروجينية
path to land، 690، 690f المسار نحو اليابسة
prostaglandins in 925 البروستاجلاندينات
ray-finned، 686f، 687t، 690، 690f
الأسماك شعاعية الزعانف
reproduction in، 1070 التكاثر في
respiration in، 985، 1001–3f،1002–
3 التنفس في
spiny، 687t، 688 شوكية
swimming by 959، 959f السباحة عن طريق
thermoregulation in، 1020، 1020f
التنظيم الحراري في
viviparous، 1070f ولودة
FISH. *See* Fluorescent in situ FISH. انظر
التهجين اللاسع في الموقع
hybridization
Fisheries/commercial fishing، 570،
1203، 1224–25، 1229،1249–50
الصيد التجاري
Fission، 1068 انشطار
Fitness، 404، 404f، 412، 1131 تلاؤم
Fixed action pattern، 1116–17، 1116f
نمط الفعل الثابت
Flagella، 65 الأسواط
of bacteria، 65، 65f، 548 البكتيريا
of dinoflagellates، 569 السوطيات الثنائية
الدوارة
of eukaryotes، 66f، 79t، 80–81،80–
81f، 82t، 542 حقيقية النواة
of prokaryotes، 63f، 82t، 542،542f،
546، 548 بدائية النواة
of protists، 565، 568f الطلائعيات
Flagellar motor، 547f محرك سوطي
Flagellin، 547f، 548 بروتين فلاجلين
Flame cells، 644، 1024–25، 1025f
خلايا لهبية
Flame scallop (*Lima scabra*)، 654f
الإسكالوب اللهبي (*Lima scabra*)
Flatworm، 630t، 644–47،645–47f،
959 دودة مسطّحة
classification of، 645–47 تصنيف الـ
digestive cavity of، 644، 645f التجويف
الهضمي
excretion and osmoregulation in، 644،
645f، 1025، 1025f الإخراج والتنظيم
الإسموزي في
eyespot of، 645، 645f، 910، 910f بقعة
عينية
free-living، 645 حرة المعيشة
nervous system of، 645، 645f،884
884f الجهاز العصبي لـ
parasitic، 1181، 1181f طفيلية
reproduction in، 645، 645f التكاثر في
Flavin adenine dinucleotide. *See* FAD
فلافين أدنين ثنائي النيوكليوتيد (FAD)
Flavivirus، 526f، 527t فيروس الحمى
الصفراء
Flavobacteria، 510f Flavobacteria
Flavonoid، 779f فلافونويد
Flavr Savr tomato، 344 (طماطم) بندورة
محتفظة بالنكهة
Flax، 724–25 كتان
Flea 673t، 674 برغوث
Fleming، Walther، 188 والثر فليمنغ
Fleshy fruit، 1149f ثمرة لحمية
Flexion، 952f ثني
Flexor muscles، 952f عضلات قابضة
Flight، 622t، 960، 960f الطيران
evolution of، 464f، 960 تطور
in mammals 705–6، 705f في الثدييات
Flight muscles، 960 عضلات الطيران
Flight skeleton، 700 هيكل الطيران
Flipper، 959 زعنفة
Flocking behavior، in birds، 1140،
1141f سلوك الأسراب، في الطيور
Flooding، plant responses to، 768،
768–69f مغمورة، استجابة النبات
Flor، H. H.، 797 هـ. هـ. فلور
Floral determination، 833f، 834 تحديد
زهري
Floral leaf، 737 ورقة زهرية
Floral meristem، 834، 834–35f مرستيم
زهري
Floral meristem identity genes، 834–36
جينات هوية المرستيم الزهري
Floral organ identity genes، 834–36،
835f جينات هوية الأعضاء الزّهريّة
Florigen 832 فلوريجين
Flour beetle (*Tribolium*)، 1182 الخنفساء
الدقيق
Flower، 590، 718f زهرة
complete، 836، 836f كاملة
evolution 495–97، 496–97f،836–
38، 840، 1180 تطور
floral specialization، 837، 837f تخصص
زهري
floral symmetry، 495–96،837–38،
837f تماثل زهري
incomplete، 836 غير كاملة
initiation of flowering، 828–29، 828f
تنشيط الإزهار
morphology of، 598، 598f، 840 شكل
pistillate، 843، 843f أنوثة
production of 830–36، 830–35f إنتاج
autonomous pathway of، 832–34f،
833–34 مسار ذاتي
flowering hormone، 832 هرمون الإزهار
formation of floral meristems and floral
organs، 834–36، 834–36f تكوين
المرستيمات الزهرية والأعضاء الزهرية
gibberellin-dependent pathway، 833
المسار المعتمد على الجبريلين
phase change and، 828–29،829f تحول
المرحلة
light-dependent pathway، 830–32،
830–31f، 834f المسار المعتمد على الضوء
temperature-dependent pathway of،
832، 834f المسار المعتمد على درجة الحرارة
separation of male and female structures،
843 فصل التراكيب الذكرية عن التراكيب الأنثوية
shape of، 495–96 الشكل
staminate، 843، 843f سداة
structure of، 598–99، 598f، 836–37،
836f تركيب
Flower color، 836، 841 لون الزهرة
in four o'clocks، 230t، 232،232f، 242
الساعة الرابعة
in garden pea، 222–26، 223f، 225f،
229–30، 229f بازلاء الحديقة
Flowering hormone، 832 هرمون الإزهار
Flowering plant، 582f، 589t،596–
600، 596–99f نبات زهري
dichogamous، 843، 843f ثنائية التزاوج
dioecious، 843 ثنائية المسكن
evolution of 466–67 تطور
extinctions، 1239t انقراض
fertilization in، 844–45، 844–45f
الإخصاب في
gamete formation in، 838–39 تكوين،
الجاميتات
life cycle of، 598–600، 599f دورة الحياة،
monoecious، 843 أحادية المسكن
pollination in. *See* Pollination التلقيح في.
انظر التلقيح
Fluidity، membrane، 90 حالة الغشاء السائلة
Fluid mosaic model، 86، 86–87f،89–
90 النموذج الفسيفسائي السائل
Fluke، 645–46، 646f دودة منبسطة
Fluorescence microscopy، 62t مجهر
الوميض (المجهر المُشع)
Fluorescent in situ hybridization
(FISH)، 351، 351f التهجين اللامع في
الموقع (FISH)
Fluoxetine، 881 فلوكسيتين
Fly 673t، 674، 909 ذبابة
Fly agaric، 604f أغاريك الذباب
Flying fox، 960f الثعلب الطائر
declining populations of، 1253–54،
1254f تناقص أعداد الجماعات
Flying phalanger، 428f الفلنجر الطائر
Flying squirrel، 428f السنجاب الطائر
FMN، 980t FMN
Folic acid، 980t حمض الفوليك
Foliose lichen، 615f أشن ورقي
Follicle-stimulating hormone (FSH)،
922t، 930، 933،1072، 1075،
1075t،1076–77f، 1079، 1084 هرمون
منبه (فوليوز) منبه (محفز) للحويصلة (FSH)
Food الغذاء
caloric content of، 977 كمية الطاقة
fortified، 778 مركّز
Food chain، 1196، 1197f، 1201 سلسلة
غذائية
trophic levels within، 1196–99، 1197f
المستويات الغذائية عبر
Food energy، 977–79 طاقة الغذاء
Food intake، regulation of، 978–79
تناول الغذاء، تنظيم
Food poisoning، 545f حالات التسمّم
Food security، 778 الأمن الغذائي
Food spoilage، 613، 618 فساد الطعام
Food storage، in plants، 748، 748f
تخزين الطعام في النباتات
Food storage root، 731 جذر خازن للغذاء
Food supply مصدر الغذاء
population cycles and، 1159–60 دورات
الجماعة
worldwide، 365–66، 365–66f في العالم
Food vacuole، 566، 572، 572f فجوة
غذائية
Foolish seedling disease، 820 البادرات
الحمقاء
Foot قدم
of birds 703 الطيور
of mollusks، 655f، 656، 959 الرخويات
Footprints، fossil، 711 بصمات رجل، أحفورة
Foraging behavior، 1131–32،1131f،
1142، 1142f سلوك جمع الغذاء
Foraminifera (phylum)، 565،577،
577f المثقبات (قبيلة)
Forebrain، 885–86، 885f، 885t دماغ
أمامي
human، 886–87f، 887–88، 889f في
الإنسان
Forelimb، of vertebrates، 11f،426،
426f الطرف الأمامي للفقاريات
Forensic science، 247، 334–35،334f،
365–66، 468 علم جنائي
Forest ecosystem النظام البيئي للغابة
biogeochemical cycles in، 1194–95،
1195f الدورات البيوجيوكيميائية في
effect of acid precipitation 1228 تأثير
الهطل الحمضي
fork head gene، in *Drosophila*، 1099 جين
رأس الشوكة، في ذبابة الفاكهة
Formed elements، 999 العناصر المشكلة
N-Formylmethionine، 293، 511t فورميل
الميثيونين
fosB gene، 1118–19، 1119f جين *fosB*
Fossil، dating of، 422، 422f، 540–41
الأحفورة، عمر
Fossil fuel، 1190f، 1191، 1228، 1232
وقود أحفوري
Fossil record، 421–26، 422–26f سجل
أحفوري
angiosperms، 596–97، 597f مغطاة
البذور
community، 1169 مجتمع
early eukaryotic 563، 563f حقيقية نوى
بدائية
evidence for evolution، 10،421–26،
422–26f دليل على التطور
gaps in، 423، 429 فجوات في
history of evolutionary change، 422–
23، 422 f تاريخ التغير التطوري
microfossils، 540، 540f مستحاثات دقيقة
Founder effect، 401 تأثير المؤسس
Four o'clock، 810 الساعة الرابعة
flower color in، 230t، 232، 232f، 242
لون الزهرة في
Fovea، 911f، 912، 915 حفرة
Fox، 1220 ثعلب
FOXP2 gene، 483 جين *FOXP2*
F plasmid، 549–50، 549f بلازميد
F الخصوبة
F′ plasmid، 550 خلية سالبة لحامل الخصوبة
Fragile-X syndrome، 246f، 299، 366
Fragile-X syndrome متلازمة x الهش
Frameshift mutation، 280، 298 طفرة
إزاحة الإطار
Francisella tularensis، 365t *Francisella*
tularensis
Frankia، 558 Frankia
Franklin، Rosalind، 259، 259f روزاليند
فرانكلين
Free energy، 108 طاقة حرة
Freely movable joint، 950f، 951 مفصل
حرّ الحركة
Free nerve ending، 901، 901f نهايات
عصبية حرة
Freeze-fracture microscopy، 88–89،
89f استخدام المجهر بعد عملية التجميد والكسر
Frequency-dependent selection، 406،
406f الانتخاب المعتمد على التكرار
Freshwater habitat، 1220–23، 1221–
22f بيئات المياه العذبة
changes with water depth، 1221–22،
1221–22f التغيرات مع عمق الماء
organic matter in، 1220–22 المادة

العضوية في
oxygen availability in، 1220–22 توافر
الأكسجين في
plant adaptations to، 768–69f تكيفات
النبات
pollution and resource use، 1227–28
التلوث واستهلاك المصادر
Frog (*Rana*)، 691، 691t، 693f، 964
ضفدع (*Rana*)
chromosome number in، 188t عدد
الكروموسومات في
declining populations of، 608،618،
618f تراجع أعداد التجمعات
desert adaptations in، 1147 التكيفات مع
الصحراء في
development in، 370f التكوين الجنيني في
fertilization in، 1070–71،1070f،
1091 الإخصاب في
gastrulation in، 1096، 1096f تكوين
الجاسترولا في
hybridization between species 436
التهجين بين الأنواع
locomotion by، 959، 960f الحركة عن
طريق
mating calls of، 1135f، 1136 نداءات
التزاوج
Froglet، 1071f الضفدع الصغير
Frond، 591–93، 592f ورقة ملتفة
Frontal lobe، 886f، 887 فص أمامي
Fructose، 37–39f، 38، 972 فركتوز
Fructose 1،6-bisphosphate، 126f فركتوز
1، 6 ثنائي الفوسفات
Fructose 6-phosphate، 126f، 159 فركتوز
6- فوسفات
Fruit، 590، 598، 724، 750 الثمرة
development of، 748، 750–52،750–
52f تطور الـ
dispersal of، 752، 752f انتشار
environmental adaptations of، 750–51
تحورات بيئية
formation of، 845 تكوّن
kinds of، 750–51f أنواع
ripening of، 822–23، 823f نضج
seedless، 816 دون بذور
Fruit bat، 1185، 1253–54 خفاش آكل
الفواكه (خفاش الفاكهة)
Fruit drop، 818 سقوط الثمار
Fruit fly (*Drosophila*) ذبابة الفاكهة
Drosophila
ADH genes of، 397 جينات *ADH*
behavioral genetics in، 1118 السلوك
الوراثي في
body color in، 244f، 245 لون الجسم
branchless gene in، 1100 جين عدم التفرع في
bristle number in، 420، 420f عدد الأهلاب
في
chromosome number in، 188t عدد
الكروموسومات في
development in، ، 391، 491، 1099–
1100، 1099–1100f التكوين الجنيني في
pattern formation، 380–87، 381–86f
تكوين النمط
eye of، 498–99، 498–99f عين
eye color in، 238–39، 238f لون العين في
fork head gene in، 1099 جين رأس الشوكة
genetic map of، 244–45، 244f الخريطة
الجينية
genome of، 355f، 359، 473t، 480،
484 المحتوى الجيني (الجينوم)
Hawaiian، 439، 444، 444f هاواي
heart development in، 1100، 1100f
التكوين الجنيني للقلب في
heterozygosity in، 397 عدم تماثل الجينات
في
homeotic genes in، ، 5، 385–87،386–
87f الجينات المتجانسة في
Morgan's experiments with، 238–39،
238f تجارب مورغان على
pattern formation in، 380–87،
381–86f تكوين النمط في
forming the axis، 381–85، 383–84f
تكوين المحور
producing the body plan، 382f، 385
إنتاج خطة الجسم
proteasome of، 322f جسيم تحطيم البروتين
salivary gland development in، 1099،
1099f التكوين الجنيني للغدة اللعابية في
segmentation in، 385–87، 386–87f
التقسيم في
selection for negative phototropism in،
409، 409f الانتخاب الموجه للانتحاء الضوئي
السلبي في
sex chromosomes of، 239، 239t
كروموسومات الجنس
sex combs reduced gene in، 1099، 1099f
جين مشط الجنس المختزل في
tinman gene in، 1100، 1100f جين
tinman
transposons in، 482 المناطق القافزة في
wing traits in، 244f، 245 أشكال الجناح في
X chromosome of، 239، 243 كروموسوم x
Fruticose lichen، 615f الأشن الثمري
(فروتيكوز)
FSH. *See* Follicle-stimulating hormone
FSH. انظر هرمونًا منبهًا (محفزًا) للحويصلة
FtsZ protein، 187، 187f FtsZ بروتين
Fumarase، 130f فيوميريز
Fumarate 130f، 131 فيوماريت
Functional genomics، 361–63،362f،
483، 497 علم الجينومات الوظيفية
Functional group، 34، 34f مجموعة وظيفية
Fundamental niche 1170، 1170f عشب
أساسي
Fungal disease، 614 أمراض فطرية
in animals، 618، 618f في الحيوان
in humans، 618 في الإنسان
in plants، 617–18، 790–91،791f،
797f في النباتات
Fungal garden، of leafcutter ants، 617،
617f، 1141–42،1141f، 1179 حديقة
فطرية، النمل قاطع أوراق الشجر
Fungi، Lichen; Mycorrhizae 604–18
فطريات. انظر أيضًا الأشن، الفطريات الجذرية
body of، 605، 605f جسم
carnivorous، 606–7، 606f آكل اللحوم
cell types in، 604 أنواع الخلايا في
cytokinesis in، 196 انقسام السيتوبلازم في
ecology of، 612–17f، 614–17 بيئة
الفطريات
endophytic، 614، 614f النابت داخليًّا
key *Char*acteristics of 604 الصفات الرئيسة
major groups of 607f، 607t المجموعات
الرئيسة
mating type in، 175 سلوك التزاوج في
mitosis in، 604–6 الانقسام المتساوي في
obtaining nutrients، 604،606–7، 606f
الحصول على الغذاء
phylogeny of، 607–8، 607f، 607t
العلاقات النشوئية
reproduction in، 604،606، 606f التكاثر
في
in rumen، 617 في المجتر
in symbioses، 614–17 في التعايش
Fungi (kingdom)، ، 13f، 14،
510،513f، 514t الفطريات (مملكة)
Fur، 704 الفراء
See also Coat color انظر أيضًا لون الفراء
thickness of، 1021، 1146، 1147f سُمك
Fur seal (*Callorhinus ursinus*)،
959،1158f فقمة الفراء (*Callorhinus ursinus*)
Fur trade، 1249 تجارة الفراء
Fusarium، 613، 618 الفيوزاريوم
fushi-tarazu gene، 382f جين *fushi-tarazu*
Fusion protein، 338f، 339 بروتين متحد
(مندمج)

G

GABA، 880 GABA (حمض جاما
أمينوبيوتيريك)
GABA receptor، 880 مستقبل جابا GABA
Galactose، 37f جلاكتوز
Galápagos finch، 8، 9f، 407،416–17،
416–17f، 438،444–45، 444–45f
حسون غالاباغوس
Gallbladder، 894t، 965، 965f،971،
971f، 975–76،975f، 976t المثانة البولية
Galliformes (order)، 701t (رتبة)
Galliformes
Gallstone، 971 حصوة
Gametangium، 587، 593–94،609،
609f محفظة جاميتات
Gamete، 205، 206، 206–7f، 1068
جاميت
plant، 583، 583f، 838–39،838–39f
النبات
prevention of fusion of، 435t، 437 منع
اتحاد
Gametic intrafallopian transfer (GIFT)،
1084 تقنية نقل الجاميتات داخل أنبوب فالوب
Gametocyte، 570f خلية جاميتية
Gametophyte، 583، 583f، 587،587f،
594، 599f، 838–39 طور جاميتي
Gametophytic self-incompatibil ity،
844، 844f عدم التوافق الذاتي للنبات الجاميتي
Ganglia، 861، 891 عقد عصبية
Ganglion cells، 870f، 913، 913f خلايا
عقدية
Gap genes، 382f، 385 جينات الفجوة
Gap junction، 180t، 182، 859 مفاصل
فجوية
Garden pea (*Pisum sativum*) بازلاء (بازلاء
الحديقة) (*Pisum sativum*)
chromosome number in، 188t عدد
الكروموسومات في
flower color in، 222–26، 223f،225f،
229–30، 229f لون الزهرة في
genome of، 478 المحتوى الجيني
Knight's experiments with، 220 تجارب
نايت على
Mendel's experiments with، 220–27،
220–27f تجارب مندل على
choice of garden pea، 221، 221f اختيار
بازلاء الحديقة
experimental design، 221–22 مخطط
تجارب
seed traits in، 222–23f، 227f صفات
البذور في
Garrold، Archibald، 278 أرشيبالد غارود
Gas exchange، 1000–1002 تبادل الغازات
in animals، 1001f في الحيوانات
in aquatic plants، 768، 768–69f في
النباتات المائية
evolution of، 1001–2، 1001f تطور
in leaves، 737 في الأوراق
in lungs، 1008–9، 1008f في الرئات
in single cell organisms، 1001f في
المخلوقات وحيدة الخلية
in tissues، 1008f في الأنسجة
Gastric bypass surgery، 978 تخطي المعدة
جراحيًّا
Gastric gland، 969f غدة معدية
Gastric inhibitory peptide (GIP)، 975،
975f، 976t،978–79، 979f البيتيد
المُثبِّط المعدي
Gastric juice، 968–69، 969f،973f،
975 عصارة معدية (GIP)
Gastric pit، 969f نقرة معدية
Gastric ulcer، 969 قرحة معدية
Gastrin، 975، 975f، 976t جاسترين
Gastrocnemius muscle، 862f، 957f
عضلة بطن الساق
Gastrodermis، 640، 640f، 1225 أدمة
معدية
Gastrointestinal tract. *See* العصارة المعدية
المعوية. انظر Digestive tract
القناة الهضمية
Gastropod، 655f، 656 معدي القدم
Gastropoda (class)، 658، 658f معدية
القدم (طائفة)
Gastrotricha 629f، 637f هدبية المعدة
Gastrovascular cavity، 640f، 964،964f،
984، 984f تجويف معدي وعائي (تجويف معوي
وعائي)
Gastrula، 623، 1103f جاسترولا
Gastrulation، 390، 390f،
1088t،1094–98، 1095–98f تكوين
الجاسترولا (التبطّن)
in amphibians، 1096، 1096f في
البرمائيات
in aquatic vertebrates، 1096f في الفقاريات
المائية
in birds، 1096–97، 1097f في الطيور
in humans، 1108 في الإنسان
in mammals، 1097، 1097f في الثدييات
in sea urchins، 1095–96، 1095f في
قنافذ البحر
Gated ion channel، 94، 874 قناة أيونية
مبوبة
GA-TRXN protein، 821f بروتين GA-
TRXN
Gaucher disease، 342t مرض جاوشر
Gause، G. F.، 1171 جاوس
Gavial، 699 الغربال الهندي
G_1 checkpoint، 201 نقطة الضبط G_1
GDP، 894f GDP
Gecko، 699 وزغة (أبو بريص)
Gehring، Walter، 498 والتر غيهرنغ
Gel electrophoresis 327–28، 327f
التهجير الكهربائي عن طريق الهلام
of DNA، لـ DNA
of enzymes، 397 للأنزيمات
Gene، 12، 13f، 224، 225t الجين
co-option of existing gene for new function،
493–94، 493f انتخاب جين موجود للقيام
بوظيفة جديدة
copy number، 484 عدد نسخ
inactivation of، 480–81، 481f عدم نشاط
migration from endosymbiotic
organelles، 565 الهجرة من عضيات التكافل
الداخلي
nature of، 278–79، 300 طبيعة
one-gene/*one*-polypeptide hypothesis،
279 فرضية جين واحد - عديد ببتيد واحد
pleiotropic effects of، 412 تأثير متعدد
الجينات
in populations، 395–412 في المجموعات
السكانية
protein-coding، 357t تشفير البروتين
segmental duplication، 356، 357t
التضاعفات القطعية
single-copy، 356 فردي النسخة
tandem clusters of، 356 مجاميع ترادفية

Gene disorder، 247–52، 247t اضطراب
جيني (مرض جيني)
enzyme deficiency in، 278 نقص أنزيمي في
gene therapy for. *See* Gene therapy،
المعالجة الجينية. انظر المعالجة الجينية
genetic counseling in، 251–52 الاستشارة
الوراثية في
important disorders، 225t، 247t أمراض
مهمة
prenatal diagnosis of، 251–52،251–
52f التشخيص قبل الولادة
protein changes in، 247–49،247–48f
تغيرات البروتين في
screening for، 366 الكشف عن
Gene duplication، 479–80، 479f،
496–97، 496–97f التضاعف الجيني
Gene expression، 277–300، 297f
التعبير الجيني (التعبير عن الجينات)
Central Dogma، 279، 279f المبدأ الرئيس
chromatin structure and، 315–16،
316f تركيب الكروماتين و
conserved genes expressed in different
organisms، 482–83 التعبير عن الجينات
المحافظة في الأنواع المختلفة
control of، 14، 303–22 التحكم
in development، 490–91، 1099 في
التكوين الجنيني
developmental decisions، 1099 تحديد
التكوين الجنيني
environmental effects on، 230t، 233،
233f، 307–8 التأثيرات البيئية في
in eukaryotes، 297، 298t، 304،312–
15، 313–15f، 320f في حقيقيات النوى
genetic code، 280–82، 281t الشيفرة
الوراثية
light-response genes، 803–4، 804f جينات
الاستجابة – للضوء
microarray technology، 361–62، 362f
تكنولوجيا الترتيب الدقيق
in polyploids، 479 في تعدد المجموعة
الكروموسومية
posttranscriptional control، 317–21،
317–20f التنظيم الذي يتم بعد النسخ
in prokaryotes، ، 297، 297t،
304،307–12، 308–12f في بدائيات
النوى
proteomics. *See* Proteomics علم
البروتيومات. انظر علم البروتيومات
regulatory proteins، 305–7، 305–7f
بروتينات التنظيم
tissue-specific، in plants، 728f النسيجي
المتخصص، في النباتات
transcriptional control، 304،307–10،
307–10f، 312–15 السيطرة على
الاستنساخ
translational control، 321 التحكم في
الترجمة
Gene flow، 400، 400f، 405–6، 405f،
450، 714 تدفق الجينات
interactions among evolutionary forces،
405–6، 405f التفاعل بين القوى التطوري
speciation and، 439 التنوع و
Gene-for-gene hypothesis، 797–98،
797–98f فرضية جين بجين
Gene gun، 344 المسدس الجيني
Gene interactions، 412 التفاعل بين الجينات
Gene pool، 434 مستودع جينات
Gene prospecting، 1243 سبر الجينات
Generalized transduction، 550–51 عملية
التأبير العامة
General transcription factor، 312–13،
313–15f عوامل الاستنساخ العامة
Generation time، 474،1152، 1152f
زمن الجيل
body size and، 1152، 1152f حجم الجسم
و
Generative cell، 594، 599f، 600،838f،
844f خلية مولدة
Gene-related patent، 366 براءة اختراع
الجين
Gene therapy، 342–43، 342t المعالجة
الجينية
Genetic code، 41–42، 280–82، 281t
الشيفرة الوراثية
in chloroplasts، 282 في البلاستيدات
الخضراء
in ciliates، 282 في الهُدبيات
deciphering of، 280–81 فك
degeneracy of، 281 تأرجح
in mitochondria، 282 في الميتوكندريا
triplet nature of، 280 الطبيعة الثلاثية
universality of، 281–82 عمومية
Genetic counseling 251–52 استشارة
وراثية
Genetic disease. *See* Gene disorder
أمراض وراثية، انظر اضطرابًا جينيًّا (مرضًا
جينيًّا)
Genetic drift، 400–402f، 401–2،
405، 439–40، 450 انجراف (إزاحة)
وراثي
Genetic engineering، 282، 282f،339–
40 الهندسة الوراثية
agricultural applications of، 343–46،
343–46f، 365–66 تطبيقات زراعية
bacteria and، 558، 558f البكتيريا و
human proteins produced in bacteria،
340–41 بروتينات الإنسان تنتج في البكتيريا
medical applications of، 340–43،
341–42f، 365 تطبيقات طبية
social issues raised by، 345 قضايا اجتماعية
طُرحت عن طريق
Genetic map، 242–47، 350–52
الخريطة الجينية
correlation with physical map، 352–53
العلاقة مع الخريطة الطبيعية
of *Drosophila*، 244–45، 244f ذبابة
الفاكهة
of *Escherichia coli*، 550f إشريشيا كولاي
of humans، 246–47، 246f في الإنسان
using recombination to make maps،
244–45، 244–45f استخدام إعادة الاتحاد
لعمل خرائط
Genetic mosaic، 241 فسيفسائية الوراثة
Genetic privacy، 366 الخصوصية الجينية
(الوراثية)
Genetic recombination. *See*
Recombination إعادة الاتحاد الوراثي. انظر
إعادة الاتحاد الوراثي
Genetics، علم الوراثة
behavioral، 1117–20، 1118–19f
السلوكي
population، 397 المجموعات السكانية
prokaryotic، 548–53، 549–52f
البدائيات
reverse، 340 عكسية
Genetic screen، 366 دراسة مسحية وراثية
Genetic template، 1123 قالب وراثي
Genetic variation، 216، 216f، 358 تنوع
وراثي
in crop plants، 1242 في نباتات المحاصيل
evolution and، 396–97، 396–97f،
412، 412f تطور و
genes within populations، 395–412
الجينات ضمن المجموعات السكانية
in human genome، 358 في جينوم الإنسان
maintenance of، 406–7، 406–7f
الحفاظ على
in nature، 397، 397f في الطبيعة
Gene transfer 549–50 انتقال الجين
horizontal، 481–82، 482f، 511،517–
18، 517–18f، 542، 563 أفقي
vertical 481 عمودي
Genistein 793t جنيستين
Genital pore، 649f فتحة تناسلية
Genome، 12 المحتوى الجيني
of chloroplasts، 360–61 للبلاستيدات
الخضراء
conserved regions in، 359–60 مناطق
محافظة في
downsizing of، 478، 478f انخفاض حجم
eukaryotic، 355f حقيقيات النوى
gene organization in، 357t التنظيم الجيني
في
noncoding DNA in، 356–57 غير المشفر
في DNA
evolution of، 471–86 تطور
finding genes in، 355–56 العثور على
الجينات في
gene swapping evidence in، 482 مقايضة
الجينات في
human. *See* Human genome الإنسان، انظر
الجينوم البشري
of mitochondria، 361 للميتوكندريا
prokaryotic، 355f بدائيات النوى
rearrangement of، 480، 480f إعادة ترتيب
size and complexity of، 355، 355f، 484
حجم تعقيد ودرجة
of virus، 524، 526 للفيروس
Genome map 350–53، 350–52f
خريطة الجينوم
genetic. *See* Genetic map جينية. انظر
الخريطة الجينية
physical. *See* Physical map طبيعية. انظر
خريطة الطبيعية
Genome sequencing، 353–55،353–
54f تعاقب الجينوم
clone-by-clone method، 354، 354f
طريقة سلالة إثر سلالة
databases، 355–56 قاعدة البيانات
evolutionary relationships from، 457،
457f العلاقات التطورية من
shotgun method، 354، 354f الطريقة
العشوائية
using artificial chromosomes، 353–54
استخدام الكروموسومات الاصطناعية
Genomic imprinting، 250–51، 378
البصمة الوراثية (الدمغة الوراثية)
Genomic library، 330 المكتبة الجينومية
Genomics، 349–66، 360–63f علم
الجينومات
agricultural applications of 486 تطبيقات
زراعية
applications of، 365–66، 365- 66f
تطبيقات
behavioral، 366 سلوكي
comparative، 359–60، 360–61f،
471–75، 472–73t، 485–86 مقارن
functional، 361–63، 362f، 483، 497
وظيفي
medical applications of، 485–86 تطبيقات
طبية
ownership of genomic information، 366
ملكية المعلومات الوراثية
Genotype، 224 الطراز الجيني
Genotype frequency، 398–99،398f
تكرار الطرز الجينية
Genotypic ratio، 224 نسبة الطراز الجيني
Genus، 507 جنس
Geobacter، 558 *Geobacter*
Georges Bank، 1224، 1224f، 1229
منحدر جورجيس
Geographic distribution، variation within
species، 434، 434f التوزيع الجغرافي،
الاختلافات بين الأنواع
Geographic isolation، 435t،450، 450f
العزل الجغرافي
Geography، of speciation، 440–
42،441–42f جغرافية التنوع
Geological timescale، 506f جدول الزمن
الجيولوجي
Geometric progression، 9–10، 10f
متوالية هندسية
Geranium، 732 الخبيزة
Gerbil، 1028 جربوع
Germ cells، 1073–74، 1073f خلايا
جرثومية
Germinal center، 994 مركز جرثومي
Germination، of seeds، 390–91،391f،
600، 749، 753–54،753–54f، 803،
812، 824 إنبات، البذور
Germ layer، 625، 625f، 852، 1095
طبقة جرثومية
developmental fates of، 1095t، 1103f
مصير في أثناء التكوين الجنيني
formation of، 1095، 1096–97f تكوين
Germ-line cells، 206، 207f، 1087 خلايا
الخط الجرثومي
Germ hypothesis، 6–7، 6f فرضية الجراثيم
GH. *See* Growth hormone GH. انظر
هرمون النمو
Gharial، 698f غريال
GHIH. *See* Growth hormone GHIH.
انظر الهرمون المثبط لهرمون النمو
Ghrelin، 933، 978، 979 غريلين
GHRH. *See* Grouth hormone، releasing
hormone GHRH. انظر الهرمون المفرز
لهرمون النمو
Giant clam (*Tridacna maxima*)، 654f
المحار العملاق (*Tridacna maxima*)
Giant ground sloth (*Megatherium*)،
706t، 1238، 1238f الكسلان الأرضي
الضخم (*Megatherium*)
Giant ragweed 848 الرجيد الضخم
Giant redwood (*Sequoiadendron
giganteum*)، 848f، 1215f شجرة الخشب
الأحمر العملاقة (*Sequoiadendron giganteum*)
Giant squid، 655 الحبار العملاق
Giardia، 566، 567f *Giardia*
Gibberellic acid، 753f، 754 حمض
الجبريليين
Gibberellin 768، 791، 813،
814t،820–21، 821f، 833، 834f
جبريلين
Gibbon (*Hylobates*)، 709، 710f الجابون
(*Hylobates*)
Gibbs' free energy. *See* Free energy
Gibbs. انظر طاقة حرة
GIFT. *See* Gametic intrafallopian
transfer، GIFT. انظر تقنية نقل الجاميتات
داخل أنبوب فالوب
Gigantism، 932، 932f، 940 عملقة
Gila monster، 699 وحش الهيليّة
Gill(s)، 1002 (خياشيم) (خيشوم)
of bivalves، 659 ثنائية المصراع
external، 1002 خارجي
of fish، 687، 690، 985،1001–3f،
1002–3 السمك
internal، 687 داخلي
of mollusks، 655، 655f، 659f الرخويات
of mushroom، 604f عش الغراب
Gill arch، 688، 688f، 1002، 1003f
قوس خيشومي

Gill chamber، 1103 غرفة خيشومية
Gill cover، 690 غطاء الخيشوم
Gill filament، 1002، 1003f خيوط خيشومية
Gill raker، 1003f مشط خيشومي
Gill slits، 683f، 688f، 966 شقوق خيشومية
Gingiva، 967f لثة
Gingko، 589t، 593، 595f، 596، 597f جنكو
Gingko biloba. *See* Maidenhair tree شعر البتول. انظر شجرة شعر البتول *Gingko biloba*
Ginkgophyta (phylum)، 589t، 593، 595f، 596 النباتات الجِنكيّة (قبيلة)
GIP. *See* Gastric inhibitory peptide، 396، 396f، 459f، 705، 708t GIP، انظر الببتيد المثبط المعدي
Giraffe (*Giraffa camelopardalis*)، زرافة (*Giraffa camelopardalis*)
Girdling of tree 726
Gizzard قانصة
of annelids، 661 في الحلقيات
of birds، 964، 966، 966f في الطيور
of earthworm، 662، 964، 964f في دودة الأرض
GLABROUS3 mutant، in *Arabidopsis*، 723 طفرة في نبات رشاد الجدران *GLABROUS3*
Glaciation، 446–47، 447f امتداد الجليد
Glacier، 1148، 1184، 1184f جليد
effect of global warming on، 1233–34، 1233f أثر الاحتباس الحراري العالمي في
Glacier Bay، Alaska، succession at، 1184، 1184f الخليج المتجمد، ألاسكا، التعاقب في
Gladiolus، 734 جلاديولا
Gland (animal) غدة (الحيوان)
endocrine، 854 الصماء
exocrine، 854 خارجية الإفراز
Gland (plant)، 736 غدة (نبات)
Glanville fritillary butterfly، 1151، 1151f فراشة جلانفيل
Glaucoma، juvenile، 226، 226f زَرَق العين اليافع
Gleaning bird، 1179–80، 1179f الطيور جامعة الفضلات
Gleason، H. A.، 1168 Gleason، H. A.
Gliding bacteria، 545f، 546 البكتيريا الانزلاقية
Gliding joint، Gliding joint، 951، 951f مفصل منزلق
Global climate change، 366f، 450، 1169، 1191 التغير العالمي في المناخ
crop production and، 782–84 إنتاج المحاصيل و
prehistoric، 1233 قبل التاريخ
Global warming، 392، 782–83 1191، 1196، 1231–34،1232–33f احتباس حراري (الدفيئة)
computer models of، 1232 نماذج حاسوب
effect on humans 1234 التأثير في الإنسان
effect on natural ecosystems، 1233، 1233f تأثير في الأنظمة البيئية الطبيعية
evidence for، 1233، 1233f دليل على
geographic variation in، 1231–32، 1231f التنوع الجغرافي في
Globular protein، 86 بروتين كروي
Globulin، 997 جلوبيولين
Glomeromycetes، 604، 604f، 610، 616 الفطريات الغلوميرية
Glomeromycota (phylum)، 607f،607t، 608 الفطريات الغلوميرية (قبيلة)
Glomerular filtrate 1026، 1032–33 الراشح
Glomerulus، 1026، 1026f، 1030–32، 1031f، 1033f كبّة
Glomus، 607t، 608 *Glomus*
Glottis، 967، 967f، 1005–6f، 1006 فتحة المزمار
Glucagon، 167، 923t، 938، 938f،971f، 976–77، 977f جلوجاكون
Glucocorticoid، 936، 937f ستيرويدات قشرية سكرية
Gluconate metabolism، 412 أيض جلوكونيت
Gluconeogenesis، 936، 977 تكوين (تخليق) الجلوكوز
Glucose الجلوكوز
alpha form of، 38، 38f شكل ألفا لـ
beta form of، 38، 38f شكل بيتا لـ
blood، 937–38، 1032 في الدم
regulation of، 938f،976–77، 977f تنظيم
catabolism of، 122–24 هدم
homeostasis، 936 اتزان داخلي
metabolism of، 936 عملية أيض
priming of، 124، 125f تحفيز
production in photosynthesis، 144–45، 145f، 147،157–60، 158f إنتاج في البناء الضوئي
reabsorption in kidney، 1032 إعادة الامتصاص في الكلية
structure of، 37–38f، 38 تركيب
urine، 937، 1032 البول
Glucose 1-phosphate، 159 جلوكوز 1- الفوسفات
Glucose 6-phosphate، 126f، 977 جلوكوز -6 الفوسفات
Glucose-6-phosphate dehydrogenase deficiency، 246f -Glucose-6-phosphate dehydrogenase deficiency
Glucose repression، 309–10، 310f التثبيط عن طريق الجلوكوز
Glucose transporter، 45t، 95، 99 جلوكوز ناقل (ناقل جلوكوز)
Glutamate، 138، 139f، 880، 901 جلوتاميت
Glutamic acid، 46، 47f حمض جلوتاميت
Glutamine، 47f جلوتامين
Glyceraldehyde 37f جليسر ألدهايد
Glyceraldehyde 3-phosphate، 124، 126f، 158–59، 158f جليسر ألديهايد - 3 فوسفات
Glycerol، 55، 56f، 89 جليسرول
Glycerol kinase deficiency، 246f Glycerol kinase deficiency
Glycerol phosphate، 34f فوسفات الجليسرول
Glycine، 46، 47f، 880 جلايسين
Glycogen، 35t، 39–40، 39f، 977 جلايكوجين
breakdown of، 179، 179f، 977f تحطيم
liver، 977 الكبد
muscle، 958 العضلة
synthesis of، 977f تكوين
Glycogen synthase، 173، 173f، 179 مخلق الجلايكوجين
Glycogenolysis، 977 تحلُّل الجلايكوجين
Glycogen phosphorylase، 179، 179f مضيف فوسفات جليكوجين
Glycolipid، 72، 87، 87f، 88t، 180 دهون سكرية
Glycolysis، 122–27، 123f، 133f تحلل جلايكولي
ATP production in، 134–35، 134f إنتاج (ATP) في
evolution of، 125 تطور
Glycophorin، 88t جلايكوفورين
Glycoprotein، 70، 72، 87، 87f،88t، 530 بروتين سكري
Glycoprotein hormone، 921، 922t، 930 هرمون البروتين السكري
Glyoxysome، 73 جلايوكيسوم
Glyphosate، 344، 344f جلايفوسيت
G2/M checkpoint، 198–99،198–200f نقطة الضبط G2/M
Gnathostomulida، 629f، 637f ذات الفم ذي الفكوك Gnathostomulida
Gnetophyta (phylum) 589t، 595f،596، 597f النباتات النيتوية (قبيلة)
Gnetum، 589t، 596 *Gnetum*
GnRH. *See* Gonadotropin releasing hormone GnRH، انظر هرمون منشط الغدد التناسلية
Goat، 705 ماعز
Goblet cells، 854 خلايا كأسية
Goiter، 932، 932f مرض الجويتر
Golden mean، 732 الوسيط الذهبي
Golden rice، 345، 345f، 365 الأرز الذهبي
Goldenrod، 831 عصا الذهب
Golden toad (*Bufo periglenes*)، 1245–46، 1245f الضفدع البرتقالي (*Bufo periglenes*)
Golgi، Camillo، 71 كاميلو، جولجي
Golgi apparatus، 71–72، 71f،79t، 82t جهاز جولجي
Golgi body، 71، 727 أجسام جولجي
Golgi tendon organ، 902 عضو جولجي في الوتر
Gonad، indifferent، 1069، 1069f عضو جنسي، غير متمايز
Gonadotropin، 930 غدة جنسية
Gonadotropin-releasing hormone (GnRH)، 930، 931f،1076، 1076f، 1084 هرمون منشط الغدد التناسلية (GnRH)
Gonorrhea، 555t، 556، 556f السيلان
Gonyaulax، 569f *Gonyaulax*
Goose، 701t، 959 إوزة
egg retrieval behavior in، 1116–17، 1116f سلوك استعادة بيضة في
imprinting in، 1122، 1122f انطباع في
Gooseneck barnacle (*Lepas anatifera*)، 672f برنقيل عنق الإوزة (*Lepas anatifera*)
Gorilla (*Gorilla*)، 454، 454f،709–14، 709–10f، 1129 الغوريلا
genome of، 480–81، 480f جينوم الـ
Gould، James 1129 جيمس جولد
Gould، Stephen Jay، 447 Gould، Stephen Jay
Gout، 246f، 1029 نقرس
gp120 glycoprotein، 530، 531f بروتين سكري gp120
G_0 phase، 191، 201 طور G_0
G_1 phase، 191، 191f طور فجوي أول (G_0)
G_2 phase، 191، 191f طور فجوي ثان (G_2)
G protein، 170، 176–79، 176f،893–94، 894f، 909، 914، 928 بروتين G
heterotrimeric، 176، 176f مختلف القطع الثلاث
G-protein-linked receptor، 92، 169f، 169t، 170، 176–79، 176f، 893–94، 909، 928 مستقبل مرتبط ببروتين G
Graafian follicle، 1077، 1078f حويصلة جراف
Graded potential، 874–75، 875f،900 جهود متدرجة
Gradualism، 447، 448f التدرج
Graft rejection 378–79، 1051 رفض النسيج الطعم (المنقول)
Grain color، in corn، 230t، 233–34، 234f، 243–44، 243f لون الحبوب، في الذرة
Gram، Hans Christian، 546f هانس كريستيان جرام
Gram-negative bacteria، 64، 546–47، 546–47f بكتيريا- سالبة جرام
Gram-positive bacteria، 64، 510f، 544f، 546- 47، 546- 47 f بكتيريا - موجبة جرام
Gram stain، 546–47، 546–47f صبغة جرام
Grana، 75، 75f، 144f، 145 جرانا
Grant، Peter، 417، 438 بيتر جرانت
Grant، Rosemary، 417، 438 روزماري، جرانت
Granular leukocytes، 999 خلايا دم بيضاء مُحبّبة
Granulosa cells، 1076، 1078f، 1089f خلايا حبيبية
Granzyme، 1041، 1042f، 1050 جرانزيمات
Grape، 735، 735f، 821، 821f العنب
Grasping fingers/toes، 709 أصابع يد وأصابع قدم قابضة
Grass، 735–36، 842، 842f، 845–46، 1219–20 عشب، حشيش
Grasshopper، 239t، 668f، 673f، 673t، 674–75، 945f، 960، 984f، 1197f النطاط
jumping of، 952f قفز
Grasshopper mouse، 428f الفأر النطاط
Grassland، temperate. *See* Temperate grassland، 1219 أراضي الحشائش المعتدلة. انظر أراضي الحشائش المعتدلة
Gravitropism، 806–8، 806–7f تأود أرضي
negative 806f، 807 سلبي
positive، 807 إيجابي
Gravity sensing، 898t الإحساس بالجاذبية
in animals، 906–7f، 907–8 في الحيوانات
in plants، 727 في النباتات
Gray crescent، 1091، 1091f، 1105 الهلال الرمادي
Gray matter، 872، 890، 890–91f مادة رمادية
Gray whale، 1250 الحوت الرمادي
Gray wolf (*Canis lupus*)، 1174، 1257 الذئب الرمادي (*Canis lupus*)
Grazing mammals، gleaning birds 1179–80، 1179f الثدييات العاشبة والطيور جامعة الفضلات
Greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*)، 705f الخفاش حذوة الحصان الأعظم (*Rhinolophus ferrumequinum*)
Great tit (*Parus major*)، 1132f، 1155f العصفور الكبير (*Parus major*)
Green algae، 460f، 512، 512–13f،515–17، 564، 582، 582f،584–86، 584–85f الطحالب الخضراء
See also Lichen الأشنات
Greenbriar (*Smilax*)، 729f البريار الأخضر (العليق) (*Smilax*)
Green fluorescent protein، 728f بروتين التوهج الأخضر
Greenhouse gas، 1196، 1232، 1232f غاز البيت الزجاجي
Greenling، 1252 أسماك الخضيري
Green manure، 776 السماد الأخضر
Green rod، 691 العصا الخضراء
Green sea turtle (*Chelonia mydas*)، 698، 1127 سلحفاة البحر الخضراء (*Chelonia*

(mydas
Green snake (*Liochlorophis vernalis*)، 698f الأفعى الخضراء (*Liochlorophis vernalis*)
Green sulfur bacteria، 541 بكتيريا خضراء كبريتية
Gregarine، 571، 571f جريجارين
Greyhound dog، 421f الكلب السلوقي
Griffith، Frederick، 256، 256f فريدريك جريفيث
Griffith، J 536 جريفيث
GroE chaperonin، 51، 52f شبرونين GroE
Gross primary productivity، 1197 إنتاجية أولية إجمالية
Ground finch، 445 الحسّون الأرضي
large ground finch (*Geospiza magnirostris*)، 9f، 416f الحسون الأرضي الضخم (*Geospiza magnirostris*)
medium ground finch (*Geospiza fortis*)، 417، 417f،438، 1173، 1173f الحسون الأرضي المتوسط (*Geospiza fortis*)
small ground finch (*Geospiza fuliginosa*)، 438، 1173، 1173f الحسون الأرضي الصغير (*Geospiza fuliginosa*)
Ground meristem، 720، 721f،727–28، 727f، 743f، 747 مرستيم أساسي (نسيج مولّد أساسي)
Ground squirrel، foraging behavior 1131 سنجاب الأرض، سلوك جمع الغذاء
Ground substance، 856 مادة أساسية
Ground tissue، 718–19، 721، 724–25، 724f، 727–28f،733f، 744، 747 النسيج الأساسي
Groundwater، 786، 1191f، 1192 مياه جوفية
contaminated، 558 ملوثة
Grouper، 1130f أخفس
Group living، 1128–30،1128–29f، 1150 عيش الجماعة
Group selection، 1137–38 انتخاب المجموعة
Grouse، 701t طيهوج
Growth، 370 النمو
Allometric، 1111–12، 1112f مختلف الأقيسة
as *Chara*cteristic of life، 3، 504 بوصفها خاصية للحياة
in plants، في النباتات
primary، 720، 733f أولي
secondary، 720، 733f ثانوي
Growth factor، 200–201، 201f،924، 930 عامل النمو
cell cycle and، 200، 201f الدورة الخلوية
*Chara*cteristics of، 200–201 خصائص
Growth factor receptor، 200، 202f مستقبل عامل النمو
Growth hormone (GH)، 921،922t، 930، 932f هرمون النمو
genetically engineered، 341،341f، 933 المهندس وراثيًّا
Growth hormone-inhibiting hormone (GHIH)، 930 الهرمون المثبط لهرمون النمو (GHIH)
Growth hormone-releasing hormone (GHRH)، 930 الهرمون المفرز لهرمون النمو (GHRH)
Growth media، 552 وسط غذائي
Gruiformes (order)، 701t (رتبة) Gruiformes
G_1/S checkpoint، 198–99،198–200f نقطة الضبط G_1/S
GTP، 130f، 131، 170، 288، 288f،293f، 294، 894f GTP جوانوسين ثلاثي الفوسفات
GTP-binding protein. *See* G protein بروتين مرتبط بجوانوسين ثلاثي الفوسفات GIP. انظر بروتين G
Guanine، 41، 258، 258f جوانين
Guano، 1029 جوانو
Guanylyl cyclase، 171 أنزيم محلق جوانيل
Guard cells، 160f، 722، 722f، 737،737f، 766، 766f، 824f خلايا حارسة
Guinea pig، 979 الخنزير الغيني
Gulf Stream، 1214f تيار الخليج
Gull، 701t، 1131f نورس
Gullet، of ciliates، 572، 572f مريء، الهدبيات
Guppy، 1135 سمكة الزينة الغطساء
selection on color in، 410–11 410–11f انتخاب على اللون في
Gurdon، John، 376 جون غوردون
Gurken protein، 384، 384f بروتين Gurken
GUS gene، 363f جين *GUS*
Gut، 964 أمعاء
Guttation، 764 إدماع
Gymnophiona. *See* Apoda (order) الديدان العمياء. انظر البرمائيات عديمة الأطراف (رتبة) Gymnophiona
Gymnosperm، 582f، 593–96، 597 f، 725 f مُعرّى بذور
Gynoecium، 598، 598f، 836f، 837 متاع
Gyre، 1214، 1214f حركة دائرية
Gyrus، 887 تلفيف (التواء)

H

HAART therapy، 532f، 533 المعالجة عالية الفعالية ضد الفيروس الراجع (HAART)
Haberlandt، Gottlieb، 818 جوتليب هابرلاندت
Habitat destruction، 1242، 1244–45، 1247f تدمير البيئة
Habitat fragmentation، 1245، 1248–49، 1248f، 1258 تجزء البيئة
Habitat loss، 1227–29، 1228f، 1233–34، 1238، 1245t، 1247–49، 1247f فقدان البيئة
Habitat restoration، 1256، 1256f استعادة البيئة
cleanup and rehabilitation، 1256 التنظيف وإعادة التأهيل
pristine، 1256 القديم (البدائي)
removal of introduced species، 1256 إزالة الأنواع الدخيلة
Habituation، 882، 1120 تعود
Haemophilus influenzae، 349–50، 349f، 355 *Haemophilus influenzae*
hairy gene، 382f، 385 جين وجود الشعر
Haldane، J. B. S.، 1138 ج. ب. س هالدين
Half-life، 19، 422 الزمن النصفي
Halichondrites، 632f *Halichondrites*
Hallucigenia، 632f *Hallucigenia*
Halobacterium، 92f، 510f، 544f *Halobacterium*
Halophile، 512، 513f محبة للملوحة
Halophyte، 769 محبة للملوحة
Halorespiration، 558 تنفس هالوجيني
Haltere، 674 الموازن
Hamilton، William D.، 1138 ويليام د. هاميلتون
Hamilton's rule، 1138–39 قاعدة هاملتون
Hamlet bass (*Hypoplectrus*)، 1068f سمكة هاملت باس (*Hypoplectrus*)
Hamstring muscles 952f عضلات باطن الركبة (المأبض)
Handicap hypothesis 1135 فرضية الإعاقة
Hansen disease، 555t مرض هانسن (الجذام)
Hantavirus، 535 فيروس هنّتا
Haplodiploidy، 1140، 1140f فردية - زوجية المجموعة الكروموسومية
Haplodiplontic life cycle 583،583f، 585، 589 دورة حياة أحادية ثنائية الكروموسومات
Haploid (*n*)، 190، 206،206–7f، 224، 622، 1068،1073، 1091 العدد الفردي (الأعداد الفردية) (أحادية الكروموسومات)
Haplopappus gracilis، 188t *Haplopappus gracilis*
Haplotype، genomic، 358، 359f الجينومات أحادية النوع
Harbor seal، 1252، 1253f فقمة الخليج
Hard palate، 967f سقف الحلق الصلب
Hardy، G. H.، 398 جودفري هاردي
Hardy-Weinberg equilibrium، هاردي - واينبرغ
Hardy-Weinberg principle، 398–99 مبدأ هاردي – واينبرغ
Hare، 708t، 973 الأرنب البري
Harlow، Harry، 1122 هاري هارلو
Harris tweed، 615 صوف هاريس
Hashimoto thyroiditis، 1058 مرض هاشيموتو
Haustoria، 731، 791 ماصات
Haversian canal، 948f، 949 قناة هافيرس
Haversian system، 947–48f، 949 نظام هافيرس
Hawaiian *Drosophila* 439، 444، 444 f ذبابة الفاكهة في هاواي
Hawaiian Islands، 752، 1239 جزر هاواي
Hawk، 459f، 701t، 1197f صقر
Hay fever، 1059 حمى القش
H band، 953–54، 953–54f شريط H
HCG. *See* Human chorionic gonadotropin HCG. انظر هرمون منشط للغدد التناسلية الكوريوني البشري
Head الرأس
of vertebrates، 684، 685f الفقاريات
postnatal development in humans، 1111–12، 1112f تطور الجنين في الإنسان بعد الولادة
Health effect، of global warming، 1234 تأثيرات في الصحة للاحتباس الحراري
Hearing 898t، 903–7، 903–7f سَمَع
Heart، 862f، 985 قلب
of amphibians، 691، 985–86، 986f البرمائيات
of birds، 986–87، 987f الطيور
cardiac cycle، 988، 989–90f الدورة القلبية
contraction of، 991 انقباض
development in *Drosophila*، 1100 التكوين الجنيني في ذبابة الفاكهة
electrical excitation in، 989–91، 990f التهيج الكهربائي في
embryonic، 1108 الجنين
of fish، 985، 985f الأسماك
four-chambered، 988–91 رباعي الحجرات
of humans، 989–90، 989–90f الإنسان
innervation of، 894t التغذية العصبية
of insects 668، 668f، 984f، 985 الحشرات
of mammals 986–87، 987f الثدييات
of reptiles، 697، 697f، 985–86 الزواحف
Heart attack، 994، 1000 جلطة قلبية
Heartbeat، 987 نبض القلب
fetal، 1108 الجنين
Heart disease، chlamydia and، 557 أمراض القلب، الكلاميديا و
Heart rate، 996 معدل ضربات القلب
Heart sounds، 988 أصوات القلب
Heat، 106–7، 1196، 1199 الحرارة
sensing by pit vipers، 916، 916f الإحساس عن طريق النقر السامة
Heath hen (Tympanuchus cupido) 1254، 1254f دجاج الطهيوج (Tympanuchus cupido)
Heat-losing center، 1022 مركز فقدان الحرارة
Heat loss، 992، 992f فقدان الحرارة
Heat of vaporization 28 حرارة التبخر
of water، 27t، 28 في الماء
Heat-promoting center، 1022 مركز تحفيز الحرارة
Heat receptor، 898t مستقبل حرارة
Heat sensing، 898t إحساس بالحرارة
Heat shock protein (HSP)، 51،812–13 بروتين الصدمة الحرارية (HSP)
Heat source، 1019 مصدر الحرارة
Heat transfer، 1018–19، 1019f نقل الحرارة
Heavy metal عنصر ثقيل
endocrine-disrupting chemicals، 392 مواد كيميائية مسببة لاضطراب الغدد الصماء
phytoremediation for، 786، 786f المعالجة النباتية للملوثات
tolerance in bent grass، 405، 405f التحمل في الحشيش المنحني
Hedgehog، 704 القنفذ
Height، 230t، 231، 231f طول
Helical virus، 525 فيروس حلزوني
Helicase. *See* DNA helicase محلل الحلزون. انظر محلّل DNA
Helicobacter، 545f Helicobacter
Helicobacter pylori، 555t، 556، 969 Helicobacter pylori
Heliconia imbricata، 841f Heliconia imbricata
Helioconius sara، 792 Helioconius sara
Heliotropism، 810، 810f تتبّع الشمس
Helium، 22f الهيليوم
Helix-turn-helix motif، 50، 51f،306، 306f، 311 موتيف حلزون - لفة - حلزون
Helpers at the nest، 1137–38 المساعدون في العش
Helper T cells، 530، 1047t، 1049–51، 1049t، 1052f،1059–60، 1064، 1064f خلايا T مساعدة
Hemagglutinin، 534، 1063 هيماجلوتينين بروتين المختّر الدموي (H)
Hematocrit، 999 هيماتوكريت
Hematopoiesis، 998f، 999، 1046، 1049 إنتاج خلايا الدم (تكوين الدم)
Heme group، 1011، 1012f مجموعة الهيم
Hemichordata (phylum)، 629f، 631t نصفية الحبل (قبيلة)
Hemiptera (order) 673t نصفية الأجنحة (رتبة)
Hemlock، 594، 794، 1185، 1220 الشوكران
Hemocyanin، 1012 هيموسيانين
Hemoglobin، 44f، 45t، 50، 53،247t، 999، 1011–14 هيموجلوبين
affinity for carbon dioxide، 1014f عشقه لثاني أكسيد الكربون
affinity for nitric oxide، 1014 عشقه لأكسيد النيتريك
effect of pH and temperature 1012–13، 1013f تأثير درجة الحموضة والحرارة
evolution of، 11، 11f تطور

structure of، 48، 50، 1012، 1012f تركيب
Hemoglobin E، 50 هيموجلوبين E
Hemolymph، 984f، 985 ليمف دموي (هيموليمف)
Hemolytic disease of the new- born، 1060 تحلّل الدم عند حديثي الولادة
Hemophilia، 225t، 240–41، 240f،246f، 247t نزف الدم الوراثي (الناعور)
gene therapy for، 342t المعالجة الجينية لـ
Royal pedigree، 240–41، 240f شجرة النسب الملكي
Hemorrhage، 995 نزف الدم
Hemorrhagic fever، 535 الحمى النزفية
Hemp، 726 القنب
Hensen's node، 1106 عقد هنْسن
Hepadnavirus، 527t فيروس الكَبِد الوبائي
Hepaticophyta (phylum)، 586 النباتات الكبدية (قبيلة)
Hepatic portal vein، 972، 976 وريد كبدي بابي
Hepatitis B، 527t، 535 التهاب الكبد الوبائي B
Hepatitis virus، 535 فيروس الكبد الوبائي
Herb، 589t، 811 عشب
Herbaceous plant، 847–48 نبات عشبي
Herbal remedies، 794–95 العلاجات العشبية
Herbicide، 817f، 818 مبيد عشبي
Herbicide resistance، in transgenic plants، 344، 344f، 363، 363f مقاومة المبيدات النباتية، في النباتات المعدلة جينيًّا
Herbivore، 622t، 705، 964 عاشب التغذية أو عاشب، آكل أعشاب
digestive system of، 974f الجهاز الهضمي
global climate change and، 783 تغير المناخ العالمي و
plant defenses against، 1175–76، 1175f دفاعات النبات ضد
teeth of، 705، 705f، 966، 966f أسنان
in trophic cascade، 1193f،1196، 1197–98f، 1199،1202–3، 1204f في الشلال الغذائي
Heredity *See also* Gene *entries*، 219–34. وراثة. انظر أيضًا الجينات
as *Char*acteristic of life، 504 بوصفها خاصية للحياة
mechanism as evidence for evolution 11 آلية بوصفها دليلًا للتطور
Hermaphrodite، 645، 657 خناث
Hermaphroditism، 1068–69، 1068f تخنث
sequential، 1068 تعاقبي
Hermit hummingbird، 841f طائر الطنان من النوع الناسك
Heroin، 881 هيروين
Heron، 701t البلشون (مالك الحزين)
Herpes simplex virus، 515f،526f، 527t فيروس القوباء
Herring، 1252، 1253f سمك الرنجة
Hershey–Chase experiment، 257–58، 257f تجربة هيرشي وتشيس
Heterochromatin، 189، 209 كروماتين متغاير (متباين)
constitutive، 356 التركيبي المتباين
Heterochrony، 491 اختلاف التزامن
Heterocyst، 558 خلية الكيس المختلف
Heterokaryon، 605، 613 فطر متغاير النوى
Heterosporous plant، 589–90، 589t نبات مختلف الأبواغ
Heterotherm، 1019 حيوان متباين الحرارة
Heterotrimeric G protein، 176، 176f بروتينات G مختلفة القطع الثلاث
Heterotroph، 120، 553، 604،1196، 1198f غير ذاتي التغذية، عضوية التغذية
Heterozygosity، 397 عدم تماثل الجينات
Heterozygote، 224، 225t، 398–99 غير متماثلة
Heterozygote advantag 407، 407f غير متماثل الجينات
Hexaploid، 476f سداسي المجموعة الكروموسومية
Hexapoda، 672، 674 سداسية الأرجل
Hexokinase 126f هيكسوكاينيز
Hexosaminidase A، 247t هيكسوزأمينيديز أ
Hfr cells، 549 f، 550 خلايا ذات قدرة خلط عالية
Hibernation، 1023 بيات شتوي
High-density lipoprotein (HDL) 995 بروتين دهني ذو كثافة عالية (HDL)
Hill، Robin، 147 روبن هيل
Himalayan rabbit، 233 أرنب هيملايا
Hindbrain، 885، 885 - 86f، 885 t دماغ خلفي
Hinge joint، 951، 951f مفصل رزي (ثنائي الاتجاه)
Hippocampus، 885، 885t،888، 889 قرن آمون
Hippopotamus، 520، 520f، 1239 فرس النهر
Hirudinea (class)، 662–63، 663f العلق الطبي (طائفة)
Histamine، 165، 1042، 1043f،1044، 1046، 1059، 1059f هستامين
Histidine، 47f هستيدين
Histogram، 231، 231f المخطط النسيجي
Histone، 68، 189، 189f، 315–16،316f، 514t هستون
Histone acetylase، 316، 316f أنزيم مضيف الأستيل (أستيليز) للهستون
HIV. *See* Human immunodeficiencyvirus HIV. انظر فيروس نقص المناعة المكتسبة الإنساني
HLA. *See* Human leukocyte HLA. انظر مولد ضد خلايا الدم البيضاء في الإنسان antigen مولد ضد
H.M.S. *Beagle* (Darwin's ship) 1.1f، 8، 9f، 416 السفينة بيجل (سفينة داروين)
HOBBIT gene، in *Arabidopsis*، 746–47، 746f جين *HOBBIT*، في نبات رشاد الجدران
Holistic concept، of communities، 1168 مبدأ الكلية (أو الشمولية) للجماعات
Holly، 818 نباتاتها
Hollyhock، 831 خطمي
Holoblastic cleavage، 1092–93،1093f تفلج كامل الانشطار
Holothuroidea (class)، 678، 678f كلية الصفائح (طائفة)
Holt-Oram syndrome، 494 تناذر Holt - Oram
Homeobox، 386 الصندوق المتجانس (الذاتي)
Homeobox genes، 5، 490، 632 جينات الصندوق المتجانس، (الذاتي)
Homeodomain، ، 306، 386–87،490، 518 المنطقة المتجانسة
Homeodomain motif، 306، 307f موتيف المنطقة المتجانسة
Homeodomain protein، 14، 14f بروتين المنطقة المتجانسة
Homeosis، 491 تأثر مكاني
Homeostasis، 14، 304، 864–66،864–66f، 929f، 1146 الاتزان الداخلي
as *Char*acteristic of life، 3، 504 بوصفها خاصية للحياة
Homeotherm، 1019 حيوان ثابت (ذاتي) الحرارة
Homeotic genes، 1104 الجينات المتجانسة
in *Drosophila*، 385–87، 386–87f، 1099 في ذبابة الفاكهة
evolution of، 386–87 تطور
in mouse، 386f في الفأر
Home range، 1132، 1248 نطاق البيت
Homing instinct، 1125 غريزة الوطن
Hominid، 709–11 عائلة الإنسان
compared to apes، 710 مقارنة بالقرود
evolution of، 710–13 تطور
Hominoid، 709–10، 710f الإنسانيات
Homo erectus، 712 الإنسان القائم Homo erectus
Homo ergaster، 711–12، 712f Homo ergaster
Homo floresiensis، 712، 713f إنسان فلورس Homo floresiensis
Homo habilis، 711–12 الإنسان الأول Homo habilis
Homo heidelbergensis 712 إنسان أثيوبيا Homo heidelbergensis
Homo neanderthalensis، 338، 712 إنسان وادي نيندر
Homo rudolfensis، 711–12 Homo rudolfensis
Homo sapiens، 712–13 الإنسان الحكيم Homo sapiens
Homogentisic acid، 278 حمض هوموجينيستك
Homokaryotic hyphae، 605 خيوط مثلية النوى
Homologous chromosomes، 190،190f، 208–9، 208f كروموسومات متماثلة
Homologous structures، 11، 11f،426، 426f، 461–62، 494، 1076 تراكيب متماثلة
Homologues، 190 متماثلة
Homoplasy، 456–58، 457f،461–62، 463f، 495، 498 تجانس التقويم والشكل
Homoptera (order)، 672–73f متماثلة الأجنحة (رتبة)
Homosporous plant، 588، 589t متجانسة الأبواغ
Homozygote، 224، 225t متماثل الجينات
Honeybee (Apis mellifera)، 509،913، 1068، 1128،1140–41، 1140f نحل العسل (Apis mellifera)
dance language of، 1128–29، 1129f لغة الرقص في
Honeydew، 1180 النمل الندى العسلي
Honeyguide، 701t، 974 دليل المناحل
Honey locust (*Gleditsia triacanthos*) 737 نبات جراد العسل (*Gleditsia triacanthos*)
Honeysuckle (*Lonicera hispidula*)، 752f صريمة الجدي (*hispidula Lonicera*)
Hong Kong flu، 534 إنفلونزا هونج كونج
Hoof، 424، 705، 708t حافر
Hooke، Robert، 12، 60 روبرت هوك
Hookworm، 630t، 650 دودة خطافية
Hopping، 960f قفز
Horizontal cells، 913، 913f خلايا أفقية
Horizontal gene transfer، 481–82، 482f، 511، 517–18،517–18f، 542، 563 انتقال الجينات الأفقي (الانتقال الأفقي للمادة الوراثية)
Hormonal control التحكم الهرموني (السيطرة الهرمونية)
of digestive tract، 975–76، 975f في القناة الهضمية
of osmoregulatory functions، 1034–36، 1035–36f للتنظيم الأسموزي
Hormone 45، 45t، 167، 167f،854، 920، 920f، 922–23t، هرمون
cancer and، 940 السرطان و
chemical classes of، 921 طوائف
lipophilic، 921–27، 924–26f محبة للدهون
plant. *See* Plant hormone النبات، انظر هرمون النبات
protein، 45t بروتين
that do not enter cells، 928–29، 928f التي لا تدخل الخلايا
that enter cells، 925–27، 926f التي تدخل الخلايا
transport in blood، 997 النقل في الدم
Hormone-receptor complex، 920،926f، 928–29، 928f معقد الهرمون – المستقبل
Hormone response element، 926 عنصر استجابة الهرمون
Horn (animal)، 705، 1134–35 قرن (حيوان)
Horned lizard، 1251 السحلية المقرنة
Hornwort، 460f، 582f،586–87، 587f حشيشة قرنية
Horse، 520، 520f، 705، 708t، 964 حصان
chromosome number in، 188t عدد الكروموسومات في
evolution of، 412، 412f،423–25، 424–25f، 1238 تطور
thoroughbred، 412، 412f سلالة أصلية
Horseshoe crab، 669، 1044 سلطعون
Horsetail، 188t، 589–91، 589t،591f، 720 ذيل الحصان
Host range، of virus، 524 مدى العائل، للفيروس
Host restriction، 326 محدودية العائل
hot mutant، in *Arabidopsis*، 813 طفرة *hot* في نبات رشاد الجدران
Hotspot، 1240–42، 1241f موقع ساخن
population growth in، 1241–42، 1241f نمو جماعة البشر
Hot springs، 136f، 541 ينابيع ساخنة (ينابيع حارة)
Housefly (*Musca domestica*)، 674f، 1157 ذبابة المنزل (*Musca domestica*)
pesticide resistance in، 403، 403f مقاومة مبيدات الآفات في
Hox genes، 386–87، 490–91،518–19، 519f، 632، 1104 جينات *Hox* (جينات الصندوق الذاتي)
HSP. *See* Heat shock protein HSP. انظر الصدمة الحرارية
5-HT serotonin receptor، 319–20 مستقبل سيروتونين 5- HT
Hubbard Brook Experimental Forest، 1194–95، 1195f، 1229 غابة هبارد بروك التجريبية
Human، 708t الإنسان
birth weight in، 409، 409f الوزن عند الولادة
cleavage in، 1107 التفلج في
development in، 1107–12، 1108–12f التكوين الجنيني في
effect of global warming 1234 تأثير الاحتباس الحراري
effect on biosphere، 1227–31 تأثير في الغلاف الجوي
environmental problems 1227–31 مشكلات بيئية
caused by، 1203، 1247–49 تسبب عن طريق
essential nutrients for، 979–80، 980t مغذيات أساسية لـ

extinctions due to عمليات الانقراض تعود إلى
in historical time، 1239، 1239t في
العصور التاريخية الراهنة
in prehistoric times، 1238، 1238f في
أزمان ما قبل التاريخ
forebrain of، 886–87f، 887–88، 889f
الدماغ الأمامي
gastrulation in، 1108 عملية تكوين
الجاسترولا في
gene disorders in. *See* Gene disorder،
مرض (اضطراب) وراثي. انظر مرضًا (اضطرابًا)
وراثيًّا
genetic map of، 246–47، 246f الخريطة
الجينية
migration from Africa، 712 الهجرة من
إفريقيا
milk of، 704 حليب
species introductions، 1245t، 1250–
52 إدخال الأنواع
survivorship curve for، 1153، 1153f
منحنى البقائية لـ
teeth of، 966، 967f أسنان
Human artificial chromosome، 354
كروموسوم الإنسان الاصطناعي
Human chorionic gonadotropin (hCG)،
1061–62، 1062f، 1079، 1108،
1110، 1110f هرمون منشط الغدد التناسلية
الكوريوني البشري (hcG)
Human chromosomes، 188–90
188f، 188t، 190f، 239–40، 270f
كروموسومات الإنسان
alterations in chromosome number،
249–50، 249–50f تغيرات في عدد
الكروموسومات
chromosome number، 188t عدد
الكروموسومات
karyotype، 190f النمط النووي
sex chromosomes، 239–41،239t،
246f الكروموسومات الجنسية
Human disease أمراض الإنسان
bacterial، 552، 554–57،554f، 555t
بكتيرية
effect of global warming on 1234 تأثير
الاحتباس الحراري في
fungal، 618 فطرية
nematodes، 649f، 650 الديدان الخيطية
viral، 534–35 فيروسي
Human evolution، 401، 454–
55،454f، 709–14، 709–14f تطور
الإنسان
future of، 450 مستقبل
human races، 714، 714f السلالات البشرية
Human Gene Mutation Database، 248
قاعدة بيانات الطفرات لجين الإنسان
Human genetics. *See* Gene disorder،
الوراثة البشرية، انظر مرضًا (اضطرابًا وراثيًّا)
Human genome، 355f، 359، 480f جينوم
الإنسان (المحتوى الجيني للإنسان)
comparative genomics، 472–74، 472t
علم المحتوى الجيني المقارن
genetic privacy، 366 الخصوصية الوراثية
noncoding DNA in، 356–57 غير المشفر
في
segmental duplication in، 479f تضاعف
القطع في
single nucleotide polymorphisms
in، 246–47، 358، 359f تعدد أشكال
النيوكليوتيد الواحد في
transposable elements in، 482 مناطق
قافزة في
Human Genome Project، 252، 354–
56 مشروع جينوم الإنسان
Human immunodeficiency virus (HIV)،
515f، 526، 526f، 527t، 529–33،
1064، 1064f فيروس نقص المناعة المكتسبة
الإنساني (HIV)
effect on immune system، 530 تأثير الجهاز
المناعي
evolution of، 467–68، 468f تطور
during infection، 531–32 خلال الإصابة
infection cycle of، 530–31، 531f،
1064 دورة الإصابة
latency period in humans، 530، 1064
فترة الكمون في الإنسان
testing for presence of، 530 الكشف عن
وجود
tracking evolution of AIDS among
individuals، 468، 468f تتبع تطور مرض
الإيدز بين الأفراد
transmission of، 530 انتشار
treatment of، 532–33، 532f معالجة
blocking or disabling receptors، 532f،
533 إقفال أو تعطيل المستقبلات
chemokines and CAF، 532f، 533
المحركات الكيميائية وعامل CAF
combination therapy، 532–33 المعالجة
المركبة
HAART therapy، 533 المعالجة عالية
الفعالية ضد الفيروس الراجع HAART
vaccine therapy، 532f، 533 المعالجة
بالمطاعيم
tuberculosis and، 554–55 السل الرئوي و
Human leukocyte antigen (HLA)،
1049 مولد ضد خلايا الدم البيضاء في الإنسان
(HLA)
Human population (HLA)، جماعة الإنسان
(جماعة البشر)
in developing and developed countries،
1163، 1163f، 1163 t في الدول النامية
والدول المتطورة
growth of، 1161–64، 1161–64f نمو
decline in growth rate، 1164 التناقص في
معدل النمو
exponential، 1161–62، 1161f أُسي
future situation، 1163–64 الوضع
المستقبلي
in hotspots، 1241–42، 1241f في المواقع
الساخنة
population pyramids، 1162–63،
1162f أهرام الجماعة
Human remains، identification of،
365–66 تعرف بقايا الإنسان
Humboldt Current، 1214f تيار همبولدت
Humerus، 692f، 945f، 948f عضد
Humidity، effect on transpiration، 767
الرطوبة، التأثير في عملية النتح
Hummingbird، 701t، 840–41، 841f،
1022، 1132، 1132f الطائر الطنان
Humoral immune response، 1046
استجابة المناعة السائلة
Humoral immunity، 1046 مناعة سائلة
Humpback whale، 1250، 1250f الحوت
الأحدب
Humus، 774 دبال
hunchback gene، 382–83f، 383، 385
جين الحدباء
Hunchback protein 383–84، 383f
بروتين الحدباء
Hunger، 888 جوع
Hunter syndrome، 246f، 342t مرض هنتر
Hunting، 1238، 1249 صيد
Huntington disease، 225t، 247t، 298
مرض هنتنجتون
Hurricane، 1234 إعصار
Hurricane Katrina 1230 إعصار كاترينا
Hyalin، 1090 مادة زجاجية (هيالين)
Hybrid inviability، 435t عدم حيوية الهجين
Hybridization (between species)، 220،
434–38، 435f تهجين، تزاوج (بين الأنواع)
Hybridization (nucleic acid)، 331،
331–32f تهجين (الحمض النووي)
Hybridoma، 1061، 1061f ورم هجين
Hybrid sterility، 435t عقم الهجين
Hydra، 630t، 641f، 642، 964f،984،
984f، 1153f، 1154 هيدرا
Hydration shell، 28، 28f، 95، 95f غلاف
مائي
Hydrocarbon، 34 هيدروكربون
in ancient rocks، 541 في الصخور القديمة
Hydrochloric acid، gastric، 968–69،
975، 975f، 976t حمض الهيدروكلوريك،
المعدة
Hydrocortisone. *See* Cortisol،
هيدروكورتيزون. انظر كورتيزول
Hydrogen، 23–24، 24f هيدروجين
in plants، 776، 777t في النباتات
Hydrogenated oils، 55 زيوت مهدرجة
Hydrogen bond، 23t، 26 رابطة هيدروجينية
in DNA، 261، 261f في DNA
in proteins، 48، 48f في البروتينات
in water، 26، 26–27f في الماء
Hydrogen ion، 29–30 أيون الهيدروجين
excretion into urine، 1034، 1034f
الإفراز إلى البول
Hydrogen peroxide، 73، 73f، 798 فوق
أكسيد الهيدروجين
Hydrogen sulfide، 136، 140، 147،
553، 1226f كبريتيد الهيدروجين
Hydroid، 640، 642، 642f الهدريات
Hydrolysis 35، 37، 37f تحلل مائي
Hydrophilic molecule، 29 جزيئة محبة للماء
Hydrophobic exclusion، 29،48f، 49
إقصاء كاره للماء
Hydrophobic interaction، 23t تفاعل كاره
للماء
Hydrophobic molecule، 29 جزيئة كارهة
للماء
Hydroponic culture، 776–77،
777–78f ثقافة مائية
Hydrostatic pressure، 96، 96f ضغط
هيدروستاتيكي
Hydrostatic skeleton 661،944، 944f
هيكل هيدروستاتيكي
Hydrothermal vent، 662، 662f شق ماء
سخن
Hydroxide ion، 29 أيون هيدروكسيد
Hydroxyapatite، 946، 949 هيدروكسي
أباتيت
Hydroxyl group، 34، 34f مجموعة
هيدروكسيل
Hydrozoa (class)، 642، 642f الحيوانات
الهدرية (طائفة)
Hymen، 1080 غشاء البكارة
Hymenoptera (order) 673t غشائية
الأجنحة (رتبة)
social systems in، 1140–42،1140–
41f النظام الاجتماعي في
Hyoseris longiloba، 839f *Hyoseris longiloba*
Hyperaccumulating plant، 786 نبات ذو
قدرة عالية على التراكم والتجميع
Hypercholesterolemia 101،
225t،247t، 342t فرط الكوليسترول في الدم
Hyperosmotic solution، 96، 96f محلول
عالي التركيز
Hyperpolarization، 874–75 زيادة
الاستقطاب
Hypersensitive response in
plants، 797–98f، 798، 822 النباتات، تحفيز
الاستجابة مُفرطة الحساسية
Hypersensitivity الحساسية المفرطة
delayed، 1059–60 المتأخرة
immediate، 1058–59 المفرطة
Hypertension 989، 992 ارتفاع ضغط الدَّم
Hyperthyroidism، 934، 940 إفراط في
إفراز الدرقية
Hypertonic solution، 96،96f، 1024
محلول عالي التركيز بالمواد المذابة (محلول ذو
تركيز عالٍ من المذاب)
Hypertrophy، 958 تضخم العضلة
Hyperventilation، 1008–9 زيادة التهوية
Hyphae، 604، 604f، 605،605f، 791f
خيوط فطرية
Hypocotyl، 743–44f، 754f تحت الفلقات
Hypogonadotropic hypogonadism 1084
قصور الغدد التناسلية الناتجة عن نقص الهرمون
المفرز للهرمون المنشط للغدد التناسلية
Hypolimnion، 1222، 1222f طبقة سفلية
Hypomagnesemia، 246f نقص فوسفات الدم
Hypoosmotic solution، 96، 96f محلول
منخفض التركيز
Hypophosphatemia، 246f
Hypophosphatemia
Hypophysectomy، 932 قطع النخامية
Hypophysis، 928 نمو سفلي
Hyposensitization التحسس
treatment، 1059 معالجة
Hypothalamohypophyseal portal system،
930، 931f النظام تحت المهادي النخامي
البابي
Hypothalamus، 862f، 865، 865f،885f،
885t، 886، 888، 901،921f، 922t،
928، 929f، 934f، 979f، 1035 تحت
المهاد
control of anterior pituitary by، 930،
931f السيطرة على النخامية الأمامية عن طريق
in thermoregulation، 1022–23، 1022f
في التنظيم الحراري
tissue-specific alternative splicing، 319،
319f الوصل البديل المحدد بالنسيج
Hypothesis، 5–6، 5f فرضية
Hypothyroidism، 934–35 نقص إفراز
الدرقية
Hypotonic solution، 96، 96f، 1024
محلول منخفض التركيز بالمواد المذابة (محلول
ذو تركيز قليل من المذاب)
Hypoventilation، 1008 نقص التهوية
Hyracotherium، 424–25، 424f
Hyracotherium

I

IAA. *See* Indoleacetic acid IAA. انظر إندول
حمض الخليك
IBA. *See* Indolebutyric acid IBA. انظر
إندول حمض بيوتايريك
I band، 953–54، 953–54f شريط
(حزمة I)
Ibis، 701t لقلق
Ibuprofen، 925 أيبوبروفين
ICAM-1، 530 البروتين الغشائي ICAM-1
Ice، 25f، 27t جليد
Ice Age، 1169، 1233، 1238 عصر
جليدي
Ichthyosauria (order)، 695t الزواحف
الطيور (رتبة)
Ichthyosis، 246f Ichthyosis
Ichthyostega، 692، 693f متحجرة إكثيوستيجا
Icosahedron، 525، 525f فيروس عشريني
الأوجه
ICSI. *See* Intracytoplasmic sperm
injection، ICSI. انظر تطعيم مجهري للبيضة
بالحيوانات المنوية

Ig. See Immunoglobulin (Ig). Ig انظر بروتينًا كرويًا مناعيًا
I gene (*ABO blood group*), 1060 جين I (زمر الدم ABO)
Iguana, 699, 1022 إيجوانا
marine, 1020 بحرية
Ileocecal valve, 972f الصمام الأعوري اللفائفي
Ileum, 969–72 لفائفي
Immediate hypersensitivity, 1058–59 فرط الحساسية الآنية
Immigration, 1156 الهجرة
Immovable joint, 950, 950f مفصل عديم الحركة
Immune response, 1046 استجابة مناعية
cell-mediated, 1046, 1049–51 خلوية
cells involved in, 1046, 1047t خلايا
concepts of specific immunity, 1046 مفاهيم المناعة النوعية
humoral, 1046 السائلة
primary, 1055f, 1057–58, 1057f أولية
secondary, 1055f, 1057–58, 1057f ثانوية
Immune surveillance, 1042 مراقبة مناعية
Immune system, 861, 863f, 1039–64 الجهاز المناعي (جهاز المناعة)
cells of, 997f خلايا
defeat of, 1063–64, 1064f هزم
effect of HIV on, 530 تأثير فيروس HIV في
pathogens that invade, 1063–64, 1064f مسببات المرض التي تتهرب من المناعة
Immunity مناعة
active, 1046, 1055f نشطة
evolution of, 1049 تطور
passive, 1046 سلبية
Immunodeficiency, X-linked with hyper IgM, 246f Immunodeficiency, X-linked with hyper IgM
Immunoglobulin (Ig), 45t, 1046. بروتين كروي مناعي (Ig) (بروتين مناعي كروي) *See also* Antibody انظر أيضًا جسمًا مضادًّا
classes of, 1054–55, 1055t مجموعات
diversity of, 1055–57 تنوع
Immunoglobulin A (IgA), 1055, 1055t, 1057 بروتين كروي مناعي A
Immunoglobulin D (IgD), 1054, 1055t بروتين كروي مناعي D
Immunoglobulin E (IgE), 1055, 1055t, 1057, 1059f بروتين كروي مناعي E
in allergy, 1058–59 في الحساسية
Immunoglobulin G (IgG), 1054–55, 1055t, 1057 بروتين كروي مناعي G
Immunoglobulin M (IgM), 1054, 1055t, 1058 بروتين كروي مناعي M
Immunoglobulin genes, 1055–57, 1056f جينات البروتين الكروي المناعي
DNA rearrangements, 1055–56 إعادة ترتيب DNA
transcription and translation, 1056–57, 1056f النسخ والترجمة
Immunohistochemistry, 62 كيميائية الأنسجة المناعية
Immunological tolerance, 1058 تحمل مناعي
Immunotoxin, 1062–63, 1062f سم مناعي
Impala (*Aepyceros melampus*), 1134, 1179f الوعل الإفريقي
Implantation, 1079f, 1108 انغراس
prevention of, 1083 منع
Imprinting (behavior) 1122, 1122f انطباع أو دمغ (سلوك)
filial, 1122 البنوة
sexual, 1122–23 جنسي
Inchworm caterpillar (*Necophora quernaria*) 1177f يرقة دودة الإنش (*Necophora quernaria*)
Incisor, 705, 705f, 966, 966f قاطع
Incomplete dominance, 230t, 232, 232f السيادة غير الكاملة
Incomplete flower, 836 زهرة غير كاملة
Incontinentia pigmenti, 246f Incontinentia pigmenti
Incus, 904, 904f سندان
Independent assortment, 211, 216, 216f, 227–28, 227f التوزيع الحر (التوزيع المستقل)
Indeterminate development, 626, 627f تكوين جنيني غير محدد
Indian pipe (*Hypopitys uniflora*), 781, 781f نبات المزمار الهندي (*Hypopitys uniflora*)
Indifferent gonad, 1069, 1069f أعضاء جنسية غير متمايزة
Indigo bunting, 703f الدرس النيلي
migratory behavior in, 1126 سلوك الهجرة في
Indirect effect, 932, 1182, 1183f تأثير غير مباشر
Individualistic concept, of communities, 1168 مبدأ الاستقلالية للجماعات
Indoleacetic acid (IAA), 816–17, 817f إندول حمض الخليك
Indolebutyric acid (IBA) 818 إندول حمض بيوتايريك
Indomethacin, 925 إندوميثاسين
Induced fit, 112, 112f تلاؤم مستحدث
Induced ovulator, 1072 تحفيزية الإباضة
Inducer exclusion, 310 إقصاء المحفز
Induction (development), 375–76, 375f, 1099, 1107f حث أو تحفيز (تكوين جنيني)
primary, 1107 أولي
secondary, 1107 ثانوي
Induction of phage, 528, 528f حث الفيروس البكتيري
Induction of protein, 308 حث أو تحفيز البروتين
Inductive reasoning, 5 التعليل الاستقرائي
Industrialized countries. *See* Developed countries، الدول الصناعية. انظر الدول المتطورة
Industrial melanism, 418–19, 418–19f الاصطباغ الصناعي بالميلانين
in peppered moth, 418–19, 418–19f في العث المفلفل
Industrial pollution, 1227 التلوث الصناعي
Industrial Revolution 1161f الثورة الصناعية
Inert element, 21 عنصر خامل
Infant, growth of, 1111–12 نمو المولود
Infant social attachment, 1122 ارتباط اجتماعي للمولود
Infection thread, 779f خيط الإصابة
Inferior vena cava, 987f, 989 وريد أجوف سفلي
Infertility, 1081, 1083 عقم
female, 1083–84 الأنثى
male, 1084 الذكر
treatment of, 1084 العلاج
Inflammatory bowel disease, 1046 مرض الأمعاء الالتهابي
Inflammatory response, 925, 1042–43, 1043f, 1058 استجابة مناعية التهابية
Influenza, 527t, 534 إنفلونزا
bird flu, 534, 1063 إنفلونزا الطيور
Influenza virus, 515f, 524f, 526f, 527t, 534 فيروس الإنفلونزا
antigen shifting in, 1063 تغيّر (تحول) مولد الضد في
H subtypes, 534 H تحت نوع
H5N1 strain, 534, 1063 سلالة H5N1
N subtypes, 534 N تحت نوع
origin of new strains, 534 أصل السلالات الجديدة
recombination in, 534 خلط في
types and subtypes of, 534 نوع وتحت النوع
Infrared radiation, sensing of, 916, 916f رصد (الإحساس) الأشعة تحت الحمراء
Ingen-Housz, Jan, 146 إنجن- هاوس
Ingression, 1095 دخول
Inguinal canal, 1073–74 القناة الأربية
Inhalant siphon 659, 659f, 984f سيفون الشهيق
Inhalation. *See* Inspiration شهيق، انظر الزفير
In heat, "1072" وضع التهيج الجنسي
Inheritance وراثة
of acquired *Charac*teristics, 396, 396f الصفات المكتسبة
blending, 398 المزيج
patterns of, 219–34 أنماط
Inhibin, 1076, 1076f تثبيط
Inhibiting hormone, 930 هرمون مثبط الإفراز
Inhibitor, 114 مثبط
allosteric, 114 الموقع المغاير
competitive, 114, 115f تنافسي
noncompetitive, 114, 115f غير تنافسي
Inhibitory postsynaptic potential (IPSP), 880–82, 880–81f, 892 جهد بعد تشابكي مثبط
Initiation complex, 283, 287–88, 287f, 293–94, 293f, 313, 313f معقد استهلال
Initiation factor 283, 293, 293f عامل استهلال
Injectable contraceptive, 1082t حقن مادة مانعة للحمل
Innate behavior, 1116–17, 1116–17f السلوك فطري أو غريزي
Innate releasing mechanism 1116 آلية إطلاق الغريزة
Inner cell mass, , 372f, 1094, 1094f, 1108 كتلة الخلايا الداخلية
Inner ear, 904, 904f, 907–8 أذن داخلية
Inner membrane غشاء داخلي
of chloroplasts, 74f, 144f للبلاستيدات الخضراء
of mitochondria, 74f للميتوكندريا
Inonotus tomentosus, 605f *Inonotus tomentosus*
Inositol triphosphate (IP_3), 177–78, 177–78f إينوسايتول ثلاثي الفوسفات (IP_3)
Inositol triphosphate (IP_3)/calcium second-messenger system, 177–78, 177–78f إينوسايتول ثلاثي الفوسفات/ نظام أيونات الكالسيوم بوصفه رسولًا ثانيًا
Insect, 666t, 672–75, 672–75f, 673t حشرة
chromosome number in, 188t عدد الكروموسومات في
cleavage in, 1092 التفلّج
coevolution of insects and plants, 792, 840 التطور المشترك للحشرات والنباتات
digestive system of 674–75 الجهاز الهضمي
diversity among 672–73f التنوع بين
excretory organs in, 1025–26, 1025f الأعضاء الإخراجية في
exoskeleton of, 945, 945f الهيكل الخارجي
external features of, 674, 674f الصفات الخارجية
eyes of, 412, 412f, 498, 498f, 668, 668f, 911f عيون
heart of, 985 قلب
internal organization of, 674–75 التنظيم الداخلي
locomotion in, 959–60 الحركة في
metamorphosis in, 380, 675, 939–40, 940f التحول في
molting in, 939–40, 939–40f, 945 الانسلاخ في
nitrogenous wastes of, 1029f الفضلات النيتروجينية
orders of, 673t رتب
pheromones of, 675 فرومونات
pollination by, 840, 840–41f, 1171 التلقيح عن طريق
respiration in, 1001f, 1004 التنفس في
selection for pesticide resistance in, 403, 403f الانتخاب لمقاومة مبيدات الآفات
sense receptors of, 675 المستقبلات الحسية
sex chromosomes of, 239, 239t الكروموسومات الجنسية
social, 1128, 1129f, 1140, 1140f اجتماعي
thermoregulation in, 1019–20, 1020f التنظيم الحراري في
wings of, 495, 495f, 667, 674, 675f, 960 الأجنحة لـ
Insectivora (order), 708t آكلة الحشرات (رتبة)
Insectivore, digestive system 974f آكل الحشرات، الجهاز الهضمي
Insectivorous leaf, 738 ورقة نبات آكل الحشرات
Insect sting, 1059 سموم الحشرات
Insertional inactivation 328 التعطيل الإدخالي
Insertion of muscle, 952 مرتكز العضلة
Insertion sequence (IS), 549f, 550 تسلسل الإدخال
In situ hybridization, 351 التهجين في الموقع
Inspiration, 1007–9, 1009f شهيق
Instinct, learning and, 1121, 1121f, 1123, 1123f الغريزة (الفطرة)، التعلم و
Insulating substances, 1019, 1021 مواد عازلة
Insulin, 44f, 45t, 173, 173f, 921, 923t, 927, 937, 938f, 971f, 976–79, 977f, 979f الأنسولين
genetically engineered 938 مهندس وراثيًّا
Insulin-like growth factor, 924, 933 عامل نمو شبيه أنسولين
Insulin receptor, 173, 173f مستقبل أنسولين
Insulin response protein, 173 بروتين استجابة أنسولين
Integral membrane protein, 87, 87f, 92 بروتين غشائي مكمّل
Integrated nutrient management, 776 إدارة التغذية المتكاملة
Integrin, 82, 82f, 182, 388, 389–90, 1103 متكامل (إنتجرين) (مكامل)
Integument (flower), 598, 749 غُلُف (الزهرة)
Integumentary system, 861, 863f, 1040–41 جهاز غطائي (جلدي)
Intelligent design theory, against theory of evolution, 430 نظرية التصميم الذكي ضد

نظرية التطور
Intercalary meristem، 720، 743f مرستيم سلامي
Intercalated disc 859، 859t، 990 أقراص مقحمة (بينية)
Intercostal muscles، 1008–9، 1009f أضلاع خارجية
Intercropping، 775 الدورة الزراعية
Interference competition، 1170 تنافس تداخلي
Interferon، 1043–44 إنترفيرون
alpha-interferon، 1044 ألفا - إنترفيرون
beta-interferon، 1044 بيتا - إنترفيرون
gamma-interferon، 1044، 1052f جاما - إنترفيرون
Intergovernmental Panel on Climate Change، 782 الهيئة الدولية للتغيّر المناخي
Interleukin، 1050 إنترلوكين
Interleukin-1، 1042، 1050 إنترلوكين 1-
Interleukin-4، 1052f، 1059 إنترلوكين 4-
Interleukin-12، 1051 إنترلوكين 12-
Intermediate filament 77، 77f،87f، 181–82، 181–82f خيط وسطي
Intermembrane space، of mitochondria، 74f، 75 الفراغ بين الغشاءين في الميتوكندريا
Internal environment، sensing، 899f الإحساس بالبيئة الداخلية
Internal fertilization، 1070–72،1088 إخصاب داخلي
Internal membranes، of prokaryotes، 548، 548f الأغشية الداخلية للبدائيات
International Human Genome Sequencing Consortium، 355 الائتلاف الدولي لتحديد تعاقب جينوم الإنسان
International Whaling Commission، 1250 الوكالة الدولية لصيد الحيتان
Interneuron، 860t، 870، 870f، 891f عصبون بيني
Internodal pathway، 990f المسار بين العقد
Internode، 718f، 732، 732f سلامية
Interoceptor، 898t، 899 مستقبل داخلي
Interphase، 191–92، 191–92f، 194f الطور البيني
Intersexual selection، 1134–36 انتخاب جنسي بيني
Interspecific competition، 1170،1170f، 1173–74، 1173f تنافس بين الأنواع (بين النوعي)
Interstitial fluid، 993–94، 993f، 997 سائل بين خلوي
Intertidal region، 1018، 1182، 1223f، 1224 منطقة ما بين المدّ والجزر
Intervertebral disc، 950f، 951 قرص بين الفقرات
Intestinal roundworm (*Ascaris*)، 650 دودة أسطوانية معوية *Ascaris*
Intestine، 964f، *See also* Large intestine; Small intestine أمعاء، انظر أيضًا الأمعاء الغليظة، والأمعاء الدقيقة
bacteria in، 558، 969، 972 البكتيريا في
Intracellular compartment، 1023f جزء بين خلوي
Intracellular digestion، 964 هضم داخل الخلية
Intracellular receptor، 168–71،169f، 169t، 171f مستقبل داخل الخلية
Intracytoplasmic sperm injection (ICSI)، 1084 تطعيم مجهري للبيضة بالحيوانات المنوية (ICSI)
Intramembranous development، تكوين داخل غشائي
of bone، 847f، 946 في العظم
Intrasexual selection، 1134–36 انتخاب جنسي داخلي
Intrauterine device (IUD)، 1082t، 1083 أداة داخل الرحم (IUD)
Intrinsic factor، 968 عامل داخلي
Introduced species، 1228، 1245t، أنواع دخيلة
efforts to combat، 1251 الجهود لتقبّل
Intron، 288–90، 289f، 298t، 319، 319f، 356، 357t، 484، 511t المتدخلات (الأجزاء غير المشفّرة) الجينات غير الفاعلة
distribution of، 290 توزيع
Invagination، 1095 انغماد
Inversion، 299، 300f انقلاب
Invertebrate، 623، 653–78 لافقاريات
circulation in، 984f، 985 الدوران في
digestive system of، 964، 964f الجهاز الهضمي
Extinctions، 1239t الانقراضات
locomotion in، 944–45، 945f، 959–60 الحركة في
marine، loss of larval stage، 465–66، 466 f بحري، فقدان المراحل اليرقية
noncoelomate، 635–50 لاسيلومي
osmoregulatory organs of، 1024–25، 1025f الأعضاء المنظمة للأسموزية
phylogeny of، 636–38،636–37f شجرة النشوء
respiration in، 1000–1001 التنفس في
In vitro fertilization، 1084 إخصاب خارج الرحم أو داخل أنابيب الاختبار
Invitro mutagenesis 339 التطفير في المختبر
Involution، 1095 التفاف
Iodine، deficiency of، 931–32، 932f اليود، نقص
Ion(s)، 19 أيون (أيونات)
Ion channel، 88t، 94، 94f،169–70، 169f، 169t، 758f قناة أيونية
gated، 94، 875 مبوّبة
ligand-gated، 874 مبوبة بالرابط
stimulus-gated، 899–900، 900f مبوبة بالمنبه
voltage-gated، 875، 876f،880، 900f مبوبة بفرق الجهد
Ionic bond، 23، 23f، 23t، 48f، 49 رابطة أيونية
Ionization، of water، 29 تأين، الماء
Ion leakage channel، 872 قنوات التسريب الأيونية
. *See* Inositol triphosphate, IP_3 . انظر أينوسايتول ثلاثي الفوسفات IP_3
IPSP. *See* Inhibitory postsynaptic potential، IPSP. انظر الجهد بعد التشابكي المثبط
Iris (eye)، 858، 911، 911f قزحية (العين)
Iris (plant)، 735، 735f، 831، 846 سوسن (النبات)
Irish elk (*Megaloceros*)، 706t الأيل (الإلكة) الأيرلندي (*Megaloceros*)
Irish Potato famine، 575 مجاعة البطاطا الأيرلندية
Iron الحديد
blood، 1043 في الدم
in hemoglobin، 1011، 1012f في الهيموجلوبين
in ocean، 1194، 1195f، 1223 في المحيط
in plants، 765، 776، 777t، 778 في النباتات
Irreducible complexity argument، against theory of evolution، 430 حجة التعقيد غير قابل للاختزال ضد نظرية التطور
Irrigation، 776 الري
IS. *See* Insertion sequence IS. انظر تسلسل الإدخال
Island جزيرة
biogeography of، 1208، 1208f الجغرافية الحيوية
evolution on، 428–29، 441f،443–44، 444f، 712،713f، 1175 التطور على
extinctions on، 1239، 1247، 1247f الانقراض
species introductions، 1251، 1251f إدخال الأنواع
Island dwarfism، 712، 713f القزم في الجزر
Islets of Langerhans، 937–38، 938 f، 970، 971 f، 977، 977 f جزر لانجرهانز
Isocitrate، 130f، 131 آيزوسترات
Isocitrate dehydrogenase، 130f نازع هيدروجين آيزوسترات
Isolating mechanism، 434–35، 435t آليات العزل
as by-product of evolutionary change، 438–39، 439f بوصفه ناتجًا ثانويًا ثانوي للتغير التطوري
postzygotic، 435، 435t،437، 437f بعد الزيجوتية
prezygotic، 435–37،435–36f، 435t قبل الزيجوتية
Isolecithal cleavage، 1093t بيوض متساوية المح
Isoleucine، 47f آيزوليوسين
Isomer، 35 المصاوغ
of sugars، 38، 38f للسكريات
Isomerase، 126f أنزيم أيزوميرز
Isometric contraction، 952 انقباض متساوي الطول (القياسي)
Isopod، 671 متساوي الأرجل
Isopoda (order)، 671 متساوي الأرجل (رتبة)
Isoptera (order)، 673f، 673t، 1141 متساوية الأجنحة (رتبة)
Isosmotic solution، 96، 96f محلول متعادل التركيز
Isosmotic regulation، 97 تنظيم أسموزي متساوي التركيز
Isotonic contraction، 952 انقباض متساوي التوتر (تواتري)
Isotonic solution، 96، 96f، 1024 محلول متعادل التركيز
Isotope، 19، 19f نظير
radioactive، 19 انحلال مشع
Italian ryegrass (*Lolium multi- florum*)، 614 الجاودار (*Lolium multi- florum*)
Iteroparity، 1156 إنجابية متكررة
IUD. *See* Intrauterine device Ivy 732f، 735، 828، 829f، 830 IVD. انظر أداة داخل الرحم

J

Jack pine، 391، 749f صنوبر جاك
Jacob، Francois، 308 فرانسو جاكوب
Jacob syndrome، 250 متلازمة جاكوب
Jaguar، 1203 نمر مرقط
Jasmonic acid، 796–98، 797f حمض الجاسمونيك
Jaundice 971 يرقان
Jaw(s) فك (فكوك)
of cichlid fish، 446، 446f،492–93، 493f أسماك البلطي
evolution of 685، 688، 688f تطور
of fish، 686–87 الأسماك
of mammals، 706 الثدييات
movement of، 951 حركة الـ
Jawed fish، 688f الأسماك ذوات الفكوك
Jawless fish، 685، 688f، 1049 الأسماك عديمة فكوك
Jejunum، 969–72 صائم
Jellyfish، 623t، 624، 630t، 640،642، 642f، 944–45، 945f البحر (قنديل البحر)
Jelly fungi، 612 فطريات هلامية
Jelly layer، 1088 طبقة هلامية
Jenner، Edward، 341، 1044،1044f، 1055f إدوارد جينر
Jet lag، 806، 939 اختلاف التوقيت
Jet-swimming، 944–45، 945f، 959 السباحة النفاثة
Jimsonweed، 840 أزهار الداتورا
Joint، 950 مفصل
movement at، 951، 951f الحركة
types of، 950–52، 950–51f أنواع الـ
Jointed appendages، 959 زوائد مفصلية
of arthropods، 667 في المفصليات
Joule، 106 الجول
J segment، of immunoglobulin genes، 1055–56، 1056f قطع J من الجينات الكروية المناعية
Juvenile hormone، 940، 940f هرمون الأحداث
Juxtaglomerular apparatus، 1036، 1036f جهاز قرب كبيبي
Juxtamedullary nephron، 1030، 1030f وحدة أنبوبية كلوية قرب النّخاعية

k

Kaapvaal craton، 540 نواة القشرة القارية لكابافال
Kalanchoë، 738، 846، 846f *Kalanchoë*
Kale، 492 لفت
Kallmann syndrome، 246f Kallmann syndrome تناذر كالمان
KANADI gene، in *Arabidopsis*، 736f جين *KANADI* في نبات رشاد الجدران
Kangaroo، ، 520f، 707f، 960،1072، 1072f (الكنغار) الكنغر
Kangaroo rat، 1028 الجرذ الكنغاري
effect on smaller، seed-eating rodents، 1173، 1173f،1182، 1183f أثر في القوارض الأصغر، آكلة الحبوب
Kaposi's sarcoma، 1064 سرطان كابوكسي
Karyogamy، 609–10،611–12f، 612 اندماج الأنوية
Karyotype، 190، 190f النمط النووي
human، 190f الإنسان
Katydid، 795f جندب
Kaufmann، Thomas 385 توماس كوفمان
Kelp، giant، 573f عشب البحر، عملاق
Kelp forest، 1252، 1253f غابة طحالب عشب البحر
Kenaf، 726 التيل
Kennedy disease، 246f Kennedy disease
Keratin، 44f، 45t، 77، 704–5، 854 كيراتين
Keratinized epithelium، 854 طلائية متقرنة
a-Ketoglutarate 130f، 131،138، 139f ألفا - كيتوجلوتيريت
dehydrogenase، 130f نازع هيدروجين ألفا - كيتو جلوتيريت
Kettlewell، Bernard، 418 بيرنارد كتلول
Key innovation، 443 ابتكار أساسي
Keystone species، 1183، 1183f، 1252–54 أنواع أساسية (جوهرية)
loss of، 1252–54 فقدان
Khorana، Har Gobind، 281 هـ. غوبايند خورانا
Kidney، 863f الكلية
of amphibians، 1027–28 في البرمائيات
of birds، 1028، 1028f في الطيور
excretion in، 1032 الإفراز في
filtration in، 1030، 1031f الترشيح في
of fish في الأسماك

cartilaginous fish، 1027 الأسماك الغضروفية
freshwater fish، 1026–27، 1027f أسماك المياه العذبة
marine bony fish، 1027، 1027f الأسماك العظمية البحرية
hormonal regulation of، 1034 - 36 التنظيم الهرموني في
mammals، 1028، 1030–34 1030–34f الثدييات
reabsorption in، 1030، 1031f، 1032–33، 1033–34f إعادة الامتصاص في
of reptiles 1027–28 في الزواحف
secretion in، 1030، 1031f، 1032 الإفراز في
of vertebrates، 1026–28،1026–28f في الفقاريات
Killer strain، *Paramecium*، 572 سلالة قاتلة (البراميسيوم)
Killer whale، 1230، 1252، 1253f حوت قاتل
Killifish (*Rivulus hartii*)، 410–11، 410f السمكة القاتلة الصغيرة (*Rivulus hartii*)
Kilobase، 350 كيلو قاعدة
Kilocalorie، 106، 977 كيلو سعر
Kinase، 45t كاينيز
Kinase cascade، 173–75، 174–75f سلاسل الأنزيم المفسفر
Kinectin، 78 كاينيكتين
Kineses، 1125 تنشّط
Kinesin، 78 كاينيسين
Kinetic energy، 106، 106f طاقة الحركة
Kinetin، 819f كاينتين
Kinetochore، 187f، 190f، 192–94،192f، 194–95f، 210، 210f، 216 نقطة التعلق (الاتصال)
Kinetochore microtubules، 187f، 192f، 193، 194–95f، 212–13f أنيبيبات نقاط التعلق
Kinetoplastid، 568–69، 568f أنيبيبات كاينيتوبلاستيد
Kingdom (taxonomy)، 508f، 509 مملكة (تصنيفيًّا)
evolutionary relationships among kingdoms، 513f العلاقات التطورية بين الممالك
Kinocilium، 903–5، 903f، 906 f، 908 هدب حقيقي
Kinorhyncha (phylum)، 627، 650 ذات الخطم المتحرك
Kin selection، 1138–40،1139–40f انتخاب النسب
Kipukas، 444 Kipukas
Kiwi (bird)، 701t الكيوي (طائر)
Klebsormidiales، 516f Klebsormidiales
Klinefelter syndrome، 250، 250f متلازمة كلاينفلتر
Knee-jerk reflex، 890، 890f الفعل الانعكاسي لرجة الركبة
Knight، T. A.، 220 ت. أ. نايت
Knockout mice 339–40، 340–41f فئران عُطِّلت بعض جيناتها
knox genes، 387 جينات الصندوق المتجانس شبيه العقدة
Koelreuter، Josef، 220 جوزيف -كولرويتر
Komodo dragon (*Varanus komodoensis*)، 699، 1239 تنين كومودو (*Varanus komodoensis*)
Krait، 699 كُريت
Krakatau islands، succession after volcanic eruption، 1185، 1185f جزر كراكاتاو، تعاقب بعد انفجار بركاني
Krebs، C.، 1160 ك. كربس
Krebs cycle، 122، 124، 127–31، 133f، 138، 139f حلقة كربس
ATP production in، 129، 129f، 134–35، 134f إنتاج ATP في
products of، 130f نواتج
Krüppel gene، 382f جين كروبل
K-selected population، 1160–61، 1160t، 1185 جماعة منتخبة مقدرة الحمل
Kurosawa، Eiichi، 820 إيشاي كوروساوا
Kuru، 536 مرض كورو

L

Labia majora، 1076، 1077f، 1080 شفرتين كبيرتين
Labor (childbirth)، 1111 ولادة
Labrador Current، 1214f تيار لبرادور
Labrador retriever، coat color 234 سيادة فوق تامة في كلاب الصيد، لون الفراء
Labyrinth، 904، 907–8 تيه غشائي
Lacerta، 1068 *Lacerta*
Lacewing (*Chrysoperia*)، courtship song of، 436، 436f شبكية الأجنحة (*Chrysoperia*)، أغنية الغزل
lac operon، 308–10، 308–10f المنطقة Lac الفعالة
lac repressor، 45t، 308، 308–10f مثبط Lac
Lactase، 970، 976t أنزيم لاكتيز
Lactate، 127f، 556 لاكتيت
blood، 958 الدم
Lactate dehydrogenase، 403 مزيل هيدروجين اللاكتيك
Lactation، 1111 إنتاج الحليب، أو الإدرار
Lacteal، 970f وعاء لبني ليمفي
Lactic acid fermentation، 137، 137f تخمر حمض اللبن
Lactose، 38، 970 لاكتوز
Lactose intolerance، 970 عدم القدرة على تحمل اللاكتوز
Lacunae فجوة، المحفظة
within bone، 946، 947–48f في العظم
within cartilage 858 في الغضروف
LacZ,، gene، 329f محلل بيتا جلاكتوسايد، جين
Laetoli footprints، 711 بصمات رجل ليتولي
Lagging strand، 266،267–69f، 271f الشريط المتلكئ
Lagomorpha (order)، 708t الأرنبيات (رتبة)
Lake، 1191f، 1192، 1221–22،1221–22f بحيرة
eutrophic، 1184، 1222- 23، 1227 غنية بالمواد الغذائية (حقيقية التغذية)
oligotrophic، 1184، 1222 قليلة المواد الغذائية (قليلة التغذية)
thermal stratification of، 1222، 1222f التقسيم الطبقي الحراري
Lake Barombi Mbo cichlid fish، 442 سمك البلطي في بحيرة بارومبي
Lake Victoria cichlid fish، 445–46، 446f، 1251–52، 1256 سمك البلطي في بحيرة فكتوريا
Lamarck, *Jean-Baptiste*، 396 جين بابتست لامارك
Lamellae طبقات (صفائح)
of bone، 948f، 949 العظم
of gills، 1002، 1003f الخياشيم
Lamellipodia، 1095 أقدام صفائحية
Laminaria، 574f *Laminaria* لاميناريا
Lamprey، 686f، 687، 687t الجلكي
Lamp shell، صدفة مصباحية Brachiopoda (phylum)، ذراعية القدم (عضدية الأقدام) (قبيلة)
Lancelet، 684، 684f، 886f، 1103 السهيم
Land plants، evolution of، 516f نباتات اليابسة، تطور
Langerhans، Paul، 937 بول لانجرهانز
Language، 713، 888، 889f اللغة
development in humans، 483 التطور في الإنسان
of primates، 1129–30، 1129f في الرئيسيات
Lanugo 426 الزغب أو العقيقة
Larch، 594 اللارّكس
Large intestine 862f، 965، 965f،972–73، 972f، 974f أمعاء غليظة
Large offspring Syndrome 378 متلازمة النسل الكبير
Lariat structure 289f، 290 تركيب الوهق
Larva يرقة
of bivalves، 659 ثنائية المصراع
of echinoderms 677، 677f شوكيات (شوكية) الجلد
of insects، 380، 674، 674f في الحشرات
loss in marine invertebrates، 465–66، 466f فقدان في اللافقاريات البحرية
of snails، 464–65، 464–65f الحلازين
of tunicates، 683، 683f الزقيات
Larvacea، 684 يرقانيات
Larynx، 967، 967f، 1006، 1006f حنجرة (صندوق الصوت)
Lassa fever، 365t حمى لاسا
Late blight of potatoes، 575 اللفحة المتأخرة لمحصول البطاطا
Lateral bud، 819f، 824 برعم جانبي (إبطي)
Lateral bud primordium، 720f بادئة برعم جانبي
Lateral geniculate nucleus، 915، 915f النواة الركبية الجانبية
Lateral line organ، 898t عضو الخط الجانبي
Lateral line system، 689، 903، 903f نظام الخط الجانبي
Lateral meristem، 720، 725، 743f مرستيم جانبي
Lateral root cap، 727 قلنسوة الجذور الجانبية
Lateral sulcus، 887f شق جانبي
Lateral ventricle 886f بطين جانبي
Latitude، climate and، 1212–13، 1213f خط العرض، والمناخ و
Latitudinal cline، in species richness، 1207 الميل مع خطوط العرض، في غنى الأنواع
LDL. *See* Low-density lipoprotein LDL. انظر بروتينًا دهنيًّا قليل الكثافة
Lead، 786 رصاص
Leading strand، 266–67،267–69f، 271f الشريط القائد
Leaf، 718f ورقة
abscission of، 811، 811f، 818 الفصل لـ
alternate، 732، 732f متبادلة
of carnivorous plant، 780–81،780–81f نبات آكل للحيوانات
compound، 736–37، 737f مركبة
establishing top and bottom of، 736، 736f تكوين الجزأين العلوي والسفلي
external structure of، 736–37،736–37f التركيب الخارجي لـ
fall colors، 150f، 811، 811f ألوان الخريف
internal structure of، 737،737–38f التركيب الداخلي لـ
modified، 737–38 متحورة
opposite، 732، 732f متقابلة
palmately compound، 737، 737f مركبة راحية
pinnately compound، 737، 737f مركبة ريشية
simple، 736، 737f بسيطة
transpiration of water from *See* Transpiration، نتح الماء من. انظر النتح
whorled، 732، 732f على شكل دوائر (حلقية)
Leaf-cutter ant، 617، 617f،1141–42، 1141f، 1179 نمل قاطع الأوراق
Leafhopper، 673t، 674 نطاط الأوراق
Leaflet، 736 وريقة
Leaf litter، 774f مخلفات الأوراق
Leaf primordium، 720f،730f، 732f بادئ الورقة
Leaf scar، 732f، 733، 811 ندبة الورقة
LEAFY COTYLEDON gene، of *Arabidopsis*، 747 جين LEAFY COTYLEDON) في نبات رشاد الجدران
LEAFY gene، of *Arabidopsis*، 829،829f، 832–34 جين *LEAFY*، في نبات رشاد الجدران
Leafy spurge، 1250 الفربيون الورقي
Leak channel، 872–74 قناة تسرب
Learning، 889 تعلم
associative، 1120–21، 1121f ارتباطي
behavior and، 1120–21، 1121f سلوك
genetics of، 1117–18، 1118f وراثة
instinct and، 1121، 1121f، 1123، 1123f الغريزة (الفطرة) و
nonassociative، 1120 غير الارتباطي
Learning preparedness، 1121 الاستعداد التعلمي
Leber's hereditary optic neuropathy، 242 مرض العصب البصري الوراثي لليبر (LHON)
Leech، 630t، 662–63، 663f، 959 علق طبي
Leeuwenhoek، Antonie van، 12، 60 أنطون فان لوفنهوك
Leg(s)، of amphibians، 691–92، 692–93f رجل (أرجل) البرمائيات
Leghemoglobin، 779، 779f الهيموجلوبين البقولي
Legionella، 545f *Legionella*
Legume، 729، 750f، 779، 791، 809، 812 بقولي
Leishmaniasis، 486، 568 مرض الليشمانيا
Lemming، 1220 لاموس
Lemon، 823 ليمون
Lemon shark، 1070f قرش ليموني
Lemur، 428f، 708t، 709، 710f، 1239 ليمور
Lens، 911، 911f، 1107f عدسة
Lenticel، 734، 734f، 768، 769 مسامة عدسية
Leopard frog (*Rana*)، postzygotic isolation in، 437، 437f الضفدع الفهد، العزل بعد الزيجوتي
Leopold، Aldo، 1203 ليوبولد
Lepidoptera (order) 672–73f، 673t حرشفية الأجنحة (رتبة)
Lepidosaur، 687f، 698 زاحف حرشفي
Leprosy، 554، 555t الجذام
Leptin، 978–79، 978–79f ليبتن
Lesch-Nyhan syndrome، 246f تناذر ليش نيهان
Lettuce، 831 خس
genome of، 477f المحتوى الجيني
Leucine، 46، 47f ليوسين
Leucine zipper motif، 306–7، 307f موتيف زمام (سحّاب) لوسين المنزلق
Leucoplast، 75 البلاستيدات الشفافة

Leukemia، 299، 342–43، 1242 لوكيميا
chronic myelogenous، 351 النخاعية المزمن
Leukocytes، 185، 857t، 858، 997f، 999، 1041 خلايا الدم البيضاء
granular، 999 حبيبية
nongranular، 999 غير حبيبية
Level of specificity، 1127–28، 1130 مستوى التخصص والنوعية
Lewis، Edward، 385 إدوارد لويس
Leydig cells، 1073، 1076، 1076f خلايا لايدج
LH. *See* Luteinizing hormone LH. انظر الهرمون المكون للجسم الأصفر
Lichen، 614–15، 615f، 1178، 1184 الأشن
as air quality indicators، 615 كمؤشرات لنوعية الهواء
foliose، 615f الورقي (النوليوز)
fruticose 615f الثمري (الفروتيكوز)
Life، الحياة
*Char*acteristics of، 2–3f، 3–4، 504 الخصائص
diversity of، 13–14، 13f التنوع في
origin of. *See* Origin of life نشأة. انظر نشأة
science of، 2–4 علم
Life cycle دورة حياة
of ascomycetes، 611f الفطريات الزقية
of basidiomycetes 612، 612f الفطريات البازيديّة
of brown algae، 574f الطحالب البنية
of *Chlamydomonas*، 584f الكلاميدوموناس
of cnidarians 640 اللاسعات
of fern، 592، 592f الخنشار
of flowering plant، 828f نبات مزهر
of mollusk، 657، 657f الرخويات
of moss، 587f الحزاز الطحلبي
of *Obelia*، 642f أوبيليا
of *Paramecium*، 572f البراميسيوم
of pine، 594–95، 595f الصنوبر
of plants 583–84، 583f، 598–99، 599f النباتات
of *Plasmodium* 570f البلازموديوم
of *Rhizopus*، 609f عفن الخبز
of *Ulva*، 585f طحلب أو لفا
Life history، 1154–56، 1154–56f،1160–61، 1160t تاريخ الحياة
Life span، 1152، 1156 فترة الحياة
of plants، 847–48، 848f النباتات
Life table، 1153، 1153t جدول الحياة
Lift، 960 قوة رفع
Ligament، 856 رباط
Ligand، 166، 166f رابط
Ligand-gated channel، 873، 875f، 913–14، 914f قناة مبوبة بالرابط
Light، cue to flowering in plants، 830–32، 830–31f، 834f. الضوء، إشارة إلى الإزهار في النباتات
also Sunlight، أيضًا أشعة الشمس
Light-dependent reactions، of photosynthesis، 145، 145f، 152–57، 153–57f التفاعلات الضوئية، البناء الضوئي
Light-independent reactions، of photosynthesis، 145–46، 146f التفاعلات غير المرتبطة بالضوء، البناء الضوئي
Light microscope، 61، 62t مجهر ضوئي
Light-response genes، 803–4، 804f جينات الاستجابة للضوء
Lignification، 724 لجننة
Lignin، 606–7، 614، 724–25 لجنين
Lilac، 736 بنفسج
Lily، 731، 734، 839f زنبق
Limb، development of، 494، 494f التكوين الجنيني للطرف
Limb bud، 494، 1110 برعم الطرف
Limbic system، 882، 888 جهاز طرفي
Limestone، 577، 577f، 643 حجر جيري
Limiting nutrient، 1194 عنصر غذائي مُحدّد
Limnognathia، 631t *Limnognathia*
Limpet، evolutionary loss of larval stage، 465–66، 466f البطلينوس، الفقدان التطوري للمرحلة اليرقية
LINE. *See* Long interspersed element LINE. انظر العناصر المتناثرة الطويلة
Linen، 724 قماش
Lineus، 631t، 647f، 648 *Lineus*
Lingula 631t *Lingula*
Linkage disequilibrium 358 الربط غير المتزن
Linkage map. *See* Genetic map خريطة الارتباط. انظر الخريطة الوراثية
Linnaeus، Carolus، 507 كارلوس لينيوس
Lion (*Panthera leo*)، 435، 435f، 707f، 1137، 1238 أسد *Panthera leo*
Lipase، 970–71، 976t لايبيز (محلّل الدهون)
Lipid(s)، *See also* Fat(s) 33، 35، 36f، 53–56. *See* دهن (الدهون)
functions of، 53–56 وظائف
membrane، 511t، 543، 543f غشاء
of archaebacteria، 64،543، 543f البكتيريا القديمة
structure of، 53–56 تركيب
Lipid bilayer، 56، 56f، 63، 86، 86–87f، 88t، 89–90 طبقتا الدهون
fluidity of، 86، 90 سيولة
Lipid raft، 88 طوافة الدهون
Lipophilic hormone، 921–27، 924–26f هرمون محب للدهون
Lipopolysaccharide، 547، 547f متعددة التسكر الدهنية
Lipoteichoic acid، 547، 547f حمض التيكويك الدهني
Lithotroph، 541 بكتيريا غير عضوية التغذية
Littoral zone، 1221f منطقة ساحلية
Liver، 862f، 938f، 964–65f، 965، 970–71، 976 الكبد
innervation of، 894t تغذية عصبية
regulatory functions of، 976 تنظيم وظائف
Liver cancer، 535 سرطان الكبد
Liver disease، 993 أمراض الكبد
Liver fluke (*Clonorchis sinensis*)، 630t، 646، 646f دودة كبدية (*Clonorchis sinensis*)
Liverwort، 460f، 582f، 583، 586، 586f حشيشة الكبد
Lizard، 687f، 695t، 698f،699، 1028 سحلية (عضاءة)
parthenogenesis in، 1068 التكاثر العذري في
population dispersion، 1149 انتشار الجماعة
territories of، 1133 أقاليم
thermoregulation in، 1020، 1147 المحافظة على درجة الحرارة في
Lobe-finned fish، 686f، 687t، 690، 690f، 692، 692f الأسماك مفصصة الزعانف
Lobster، 667، 672f جراد البحر
cycliophorans on mouthparts 648، 648f حاملات العجل على أجزاء فم
Local anaphylaxis، 1059 فرط حساسية محلي
Locomotion، 958–60 الحركة
in air 960، 960f في الهواء
appendicular، 958 الأطراف
axial، 958 الدودية (المحورية)
on land، 959–60، 960f على اليابسة
in water، 959، 959f في الماء
Locomotor organelles، of protists، 565 العضيات المحركة في الطلائعيات
Logarithmic scale، 30 مقياس لوغاريتمي
Loggerhead sponge، 638 الإسفنج ذو الرأس الضخم
Logging، 1242، 1247–48 تقطيع الأشجار
Logistic growth model، 1157–58، 1158f نموذج النمو اللوجستي
Long bone، 948 عظم طويل
Long-day plant، 830–31، 830f نباتات النهار الطويل
facultative، 831 اختياري
obligate، 831 إجباري
Long interspersed element (LINE)، 357، 357f العناصر المتناثرة الطويلة (LINE)
Longitudinal muscles، 944، 944f عضلات طولية
Long-tailed shrike 1185 طائر الصُّرِّد
Long terminal repeat (LTR)، 357، 357f التكرارات الطرفية الطويلة (LTR)
Long-term memory، 889 ذاكرة طويلة المدى
Long-term potentiation (LTP)، 889 تضخيم طويل الأمد (LTP)
Loop of Henle، 1026f، 1028، 1031f، 1032–34، 1033f التواء هنلي
Loose connective tissue، 856، 857t نسيج ضام مفكك
Loosestrife (*Lythrum salicaria*)، 397f، 637، 664–65، 664–65f نبتة (*Lythrum salicaria*)
Lophophorate، 637، 644- 65، 664 - 65 f حاملة العرف
Lophophore، 631t، 637، 664–65، 664–65f حاملة العرف، حامل العجل (اللوفوفور)
Lophotrochozoan، 518، 628،629f، 637، 637f عجلية الخطم (ذات العرف المدوّر)
Loratadine، 165 لوراتادين
Lorenz، Konrad، 1122، 1122f كونراد لورينز
Loricifera (phylum)، 629f، 631t، 648، 650 تاجية الأسواط (لوريسيفيرا) (قبيلة)
Loris، 709، 710f لوريس
Louse، 555t، 674 قملة
Low-density lipoprotein (LDL)، 101، 995 بروتين دهني قليل الكثافة (LDL)
Lowe syndrome، 246f Lowe syndrome
LTP. *See* Long-term potentiation LTP. انظر تضخيمًا طويل الأمد
LTR. *See* Long terminal repeat LTR. انظر التكرارات الطرفية الطويلة
Lugworm، 662 الدودة الخرقاء
Lumbar nerves، 884f أعصاب قطنية
Luna moth (*Actias luna*)، 672–73f العث لونا (*Actias luna*)
Lumen، of digestive tract، 965 تجويف داخلي، للقناة الهضمية
Lung(s)، 863f، 1000، 1001f، 1004–7، 1005–7f الرئة، الرئتان
of amphibians، 691، 1004–5، 1005f في البرمائيات
of birds، 1006–7، 1007f في الطيور
book، 669 كتبية
innervation of، 894t تغذية عصبية
of mammals، 1005–6، 1006f في الثدييات
of reptiles 1004–5 في الزواحف
structure and function of، 1008 تركيب وظيفة
Lung cancer، 1011، 1011f سرطان الرئة
smoking and، 1011 التدخين و
Lung capacity، 1008–9 السعة الرئوية
Lungfish، 690 أسماك رئوية
Luteinizing hormone (LH)، 921، 922t، 930، 932، 1072، 1075، 1075t، 1076–77f، 1078، 1084 هرمون مكون للجسم الأصفر (LH)
Lycophyta (phylum)، 582f، 588، 589t، 590، 590f لايكوفايتا (قبيلة)
Lycopodium lucidulum، 590f *Lycopodium lucidulum*
Lyme disease، 554، 555t، 670 مرض ليمفاوي
Lymph، 994 ليمف
Lymphatic capillary، 971–72، 971f، 993f، 994 شعيرة ليمفاوية
Lymphatic duct، 970f قناة ليمفاوية
Lymphatic system، 863f، 993–94، 993–94f جهاز ليمفاوي
Lymphatic vessel، 863f، 994 وعاء ليمفوي
Lymph heart، 994 قلب ليمفاوي
Lymph node، 863f، 994، 1047f عقدة ليمفاوية
Lymphocyte(s)، 1045–46، 1045f خلية ليمفية (خلايا ليمفية)
Lymphoid organs أعضاء ليمفاوية
primary، 1046–48، 1047–48f أولية
secondary، 1047f، 1048 ثانوية
Lymphoid stem cells، 998f خلايا جذعية ليمفاوية
Lymphoproliferative syndrome، 246f تناذرانقسام الخلايا الليمفية
Lynx، 1220 وشق
Lysenko، T. D.، 832 ت. د. لايسينكو
Lysine، 47f لايسين
Lysogenic cycle، of bacterio phage، دورة تحلّلية في الفيروس البكتيري
Lysogeny، 528 توليد التحلل
Lysosome، 72–73، 72f، 79t، 82t، 321، 565، 1041 جسم حال
Lysosomal storage disorder، 72 علل خزن الأجسام الحالة
Lysozyme، 50، 1040 ليسوزايوم
Lytic cycle، of bacteriophage، 528، 529f، 551 الدورة التحللية، فيروس البكتيريا

M

MacArthur، Robert، 1172، 1208 ماك آرثر
macho-1 gene، 375–76، 375–76f جين *macho -1*
MacLeod، Colin، 257 كولن مكلويد
Macromolecule، 2f، 33، 35 ،35t، 36f جزيئة كبيرة
Macronucleus، 572–73، 572f نواة كبيرة
Macronutrients، in plants، 776، 777t المغذيات الكبيرة، في النباتات
Macrophage(s)، 856، 857t،1041، 1041–43f،1042،1044، 1046، 1047t، 1051،1059–60 مبلعم كبير (مبلعمات كبيرة) (خلية مبتلعة كبيرة)
HIV entry into، 530، 531f دخول فيروس نقص المناعة المكتسبة في
Madreporite، 676، 677f مصفاة
MADS-box genes، 387،490–91، 496 جينات صندوق مادس
Magnesium، in plants، 149، 776، 777t الماغنسيوم، في النباتات
Magnetic field حقل (مجال) مغناطيسي
migration of birds and، 1126 هجرة الطيور و
sensing of، sensing of، 898t، 916 إحساس

(رصد)
Magnetic receptor، 916 مستقبل مغناطيسي
Magnetite، 1126 ماغنيتايت
Magnolia، 597f ماجنوليا
Mahogany tree (*Swietenia mahogani*) 1228، 1249 شجرة ماهوجاني (*Swietenia mahogani*)
Maidenhair tree (*Gingko biloba*)، 595f، 596 شجرة شعر البتول (*Gingko biloba*)
Maize. *See* Corn (*Zea Mays*) الذرة. انظر الذرة (*Zea Mays*)
Major groove، 261f، 305، 305f أخدود كبير (رئيس)
Major histocompatibility complex (MHC)، 1048–51، 1048f، 1049t، 1050f، 1064 بروتينات معقد التوافق النسيجي (MHC)
MHC proteins، 45t، 88t، 180، 1049، 1049 t بروتينات (MHC)
Malaria، 570f، 571، 795، 1063، 1234 ملاريا
in *Anolis* lizards، 1182 في سحلية *Anolis*
avian، 1251 الطيور
drug development، 485 تطوير دواء
eradication of، 571 مكافحة
sickle cell anemia and، 248،407، 407f فقر الدم المنجلي و
Malate، 130f، 131، 161–62، 161–62f، 766–67، 766f ماليت
Malate dehydrogenase، 130f نازع هيدروجين ماليت
Male reproduction، hormonal control of، 1075–76، 1075 t، 1076 f التنظيم الهرموني للوظيفة التناسلية في الذكر
Male reproductive system، 863f، 1073–76، 1073–76f،1075t، 1081f جهاز تناسلي ذكري
Malleus، 904، 904f مطرقة
Malpighian tubule، 668f، 669،675، 1025–26، 1025f أنبوب ملبيجي
MALT. *See* Mucosa-associated lymphatic tissue، MALT. انظر نسيج ليمفي مصاحب للنسيج المخاطي
Maltase، 976t مالتيز
Malthus، Thomas، 9–10، 1163 ثوماس مالثوس
Maltose، 38f، 39 مالتوز
Mammal، 630t، 704–8، 704–8f الثدييات
brain of، 886، 886f دماغ
Characteristics of، 704–6، 704–5f خصائص
circulation in، 986–87، 987f الدورة الدموية
classification of، 520، 520f، 706–7، 707f تصنيف
cleavage in، 1094، 1094f الانشطار، التفلج
digestion of plants by، 705 هضم النباتات عن طريق
egg-laying. *See* Monotreme وضع البيض. انظر وحيدة المسلك
evolution of، 520f، 685،706، 706t تطور
extinctions، 706t، 1239،1239t، 1245t انقراض
flying، 705–6، 705f، 708t طيران
gastrulation in، 1097، 1097f تكوين الجاسترولا
heart of، 986–87، 987f قلب
kidney of، 1028، 1030–34، 1030–34f كلية
lungs of، 1005–6، 1006f رئات
marine، 708t بحرية
nitrogenous wastes of، 1029، 1029f الفضلات النيتروجينية
orders of، 708t رتب
placental. *See* Placental mammal مشيمة. انظر ثدييات مشيمية
pouched. *See* Marsupial كيسية جرابية. انظر جرابية
respiration in، 1001f، 1005–6، 1006f التنفس في
saber-toothed، 463f مُسيَّف الأسنان
sex determination in، 1069، 1069f تحديد الجنس في
thermoregulation in، 704 التنظيم الحراري في
Mammalia (class)، 508f، 686f،704–8، 704–8f ثدييات (طائفة)
Mammary gland، 704، 1111 غدة لبنية
Mammoth، 706t، 1238، 1238f ماموث
Manatee، 427 بقرة البحر
Manaus، Brazil، 1248، 1248f مانوس، البرازيل
Mandible، of crustaceans، 666t، 671 فكوك سفلية، للقشريات
Mandrill، 709f الميمون Mandrill
Manganese، 114 المنجنيز
in plants، 776، 777t، 778 في النباتات
Mangold، Hilde، 1104 هيلد مانجولد
Mangrove، 768–69، 769f، 1243–44، 1243f مانجروف
Mangrove swamp 1224، 1229–30 مستنقع مانجروف
Manic-depressive illness، 246f Manic-depressive illness مرض الهوس - الاكتئابي
Manihotoxin، 793t مانيهوت (مانيهوتوكسين)
Mantle، 655، 655f عباءة
Mantle cavity، 655f، 944، 945f، 1002 تجويف العباءة
Manual dexterity، 887 براعة في استخدام الأصابع
Maple، 736، 751f، 752 قيقب
Map unit، 244 وحدة خريطة
Marburg hemorrhagic fever، 365t حمى ماربيرغ النزفية
Marchantia، 586f ماركنتيا
Margulis، Lynn، 564 لِنْ مارجيولس
Marianas Trench، 1223 خندق ماريانس
Marine bird، 1028f طائر بحري
Marine habitat، 1223–26، 1223–26f بيئة بحرية
human impacts on، 1229–30، 1229f تأثير الإنسان في
plant adaptations to، 769f تكيف النباتات لِ
Markov، Georgi، 794 جورج ماركوف
Marrella، 632f *Marrella*
Marrow cavity، 949 فجوة النخاع
Mars، life on، 505f المريخ، الحياة على
Marsh، 1220 سبخة
Marsilea، 592 Marsilea
Marsupial،، 520f، 706–7، 707f، 1072، 1072f، 1080 جرابي
marsupial–placental convergence، 428، 428f التقاء تطوري للجرابيات والمشيميات
saber-toothed، 463f مُسيف الأسنان
Mass extinction، 448–49، 449f،693، 1238 الانقراض الجماعي
Mast cells، 856، 857t، 1044، 1046، 1047t، 1059، 1059f خلايا صارية
Mastiff، 421f كلب الدرواس
Mastodon، 1238f مستودون
Mate choice، 1133، 1134f، 1135–36 اختيار رفيق
Maternal age، Down syndrome and، 249–50، 249f عمر الأم، متلازمة داون و
Maternal care، in mice، 1118–19، 1119f عناية الأم، في الفئران
Maternal genes، 380، 381f جينات أُمية
Maternal inheritance، 242 الوراثة الأميّة
Maternity plant، 846، 846f نبات الأمومة
Mating. *See also* Courtship *entries* تزاوج. انظر أيضًا غزل
assortative، 400–401 متجانس
disassortative، 401 منوّع
nonrandom، 400–401، 400f غير العشوائي
Mating behavior، 436، 436f سلوك التزواج
selection acting on، 440، 440f تأثير الانتخاب في
Mating call، 1135f، 1136 نداء التزاوج
Mating ritual 436 طقوس التزاوج
of prairie chickens، 1255، 1255f في دجاج البراري
Mating success، 404 نجاح التزاوج
Mating system، 1136–37، 1136f نظام التزاوج
Mating type نوع التزاوج
in ciliates، 572 في الهدبيات
in fungi، 175 في الفطريات
Matrix الحشوة
of mitochondria، 75 في الميتوكندريا
Matter، 18 مادة
Mauna Kea silversword أسياف موناكيا الفضية (*Argyroxiphium sandwicense*)، 1239–40، 1240f (*Argyroxiphium sandwicense*)
Maturation-promoting factor، 197–99 العامل المحفز للنضج MPf
Maximum likelihood method، 458 طريقة الاحتمالية القصوى
Mayflower، 831 زهرة أيار
Maze-learning ability، in rats، 1117–18، 1118f المقدرة على تعلّم المتاهة، في الجرذان
McCarty، Maclyn، 257 ماكلين مكارتي
McClintock، Barbara، 243–44، 243f، 357، 479 باربارا - ماكلينتوك
MCS. *See* Multiple cloning site MCS. انظر موقع الاستنسال المتعدد
Measles، 527t الحصبة
Mechanical isolation، 435t، 436–37 العزل الميكانيكي
Mechanoreceptor، 899، 900–902 مستقبل آلي
Mediator، 314، 315f وسائط
Medicago truncatula، 477–78، 478f، 486 نبات الفصة *Medicago truncatula*
genome of، 477f المحتوى الجيني
Medicinal leech (*Hirudo medicinalis*) 663، 663f العلق الطبي (*Hirudo medicinalis*)
Medicine الدواء
applications of genetic engineering to، 340–43،341–42f تطبيقات الهندسة الوراثية
applications of genomics to، 365، 365t، 485–86 تطبيقات علم الجينومات
from wild plants، 794–95، 1242 من النباتات البرية
Medulla oblongata، 885، 885–86f، 885t نخاع مستطيل
Medullary bone، 948f، 949 عظم نخاعي
Medullary cavity، 948f، 949 فجوة نخاعية
Medusa، 640، 640f، 642–43، 642f ميدوزا
Meerkat (*Suricata suricata*)، 1142، 1142f النمس (*Suricata suricata*)
Megagametophyte، 599f، 838، 838f نبات جاميتي كبير
Megakaryocytes، 998f، 999 خلايا عملاقة النواة
Megaphyll 736 ورقة كبيرة
Megapascal، 758 ميجا باسكال
Megasporangium، 594 محفظة بوغية
Megaspore، 594، 595f، 598، 599f، 839، 839f بوغ كبير
Megaspore mother cell، 594، 595f، 598، 838f، 839 خلية أم أبواغ كبيرة
Megazostrodon، 696f *Megazostrodon*
Meiosis، 205، 206–16، 207f،1068، 1091 الانقسام الاختزالي
compared to mitosis، 214–16، 214–15f مقارنة بالانقسام المتساوي
errors in، 214، 442 الأخطاء في
sequence of events during، 208–14، 208–14f تسلسل الأحداث
Meiosis I، 208–9، 208f، 214–15f،1073f، 1078f الانقسام الاختزالي الأول
Meiosis II، 208–9، 208f، 211،213f، 215f، 1073f، 1078f الانقسام الاختزالي الثاني
Meissner corpuscle، 898t حويصلة ميسنر،
Melanin، 233، 930، 933، 939 901f، 902 ميلانين
Melanocyte، 933، 1102، 1102f خلايا صبغية
Meelanocyte stimulating hormone (MSH)، 922t، 930، 933، 901 f، 902 هرمون منبه للخلايا الصبغية
Melanotropin-inhibiting hormone (MIH)، 930 الهرمون المثبط للهرمون المنبه للخلايا الصبغية (MIH)
Melatonin، 921، 923t، 939 ميلاتونين
Membrane(s)، 85–102 غشاء (أغشية)
Membrane attack complex، 1043–44 معقد الهجوم الغشائي
Membrane potential، 94، 872–74 جهد الغشاء
Membranous labyrinth، 906–7f، 907–8 التيه الغشائي
Memory، 889 ذاكرة
long-term، 889 طويلة الأمد
short-term، 889 قصيرة الأمد
Memory cells، 1046، 1055f، 1057–58 خلايا الذاكرة
Menarche، 1076 دورة شهرية (دورة الطمث)
Mendel، Gregor Johann، 11 جريجور مندل
experiments with garden pea، 220–27، 220–27f تجارب مع بازيلاء الحديقة
experimental design، 221–22 مخطط تجارب
portrait of، 221f مظهر
rediscovery of ideas of، 230 إعادة اكتشاف نتائج
Mendeleev، Dmitri، 21 ريميتري منديلف
Mendelian ratio، 224 نسبة مندلية
modified، 233–34، 234f معدلة
Meninges، 890 سحايا
Menkes syndrome، 246f Menkes syndrome
Menstrual cycle، 1072، 1076–80، 1077f دورة الطمث
follicular (proliferative) phase 1077، 1077–78f طور الحويصلة (التضاعف والنمو)
luteal phase of، 1077f، 1079 طور الجسم الأصفر
menstrual phase of، 1079 طور الطمث
ovulation 1077f، 1079f إباضة
secretory phase of، 1079 طور إفرازي
Menstruation، 1072 طمث

Mercury، atmospheric emissions، 1228 الزئبق، انبعاثات جوية
Mereschkowsky، Konstantin، 564 قسطنطين ميريشكوفسكي
Meristem، 372–73، 719–20، 719f مرستيم
apical، 390، 391f، 720،720–21f، 725، 727، 727f،730f، 732، 732f، 743f، 819f قمي
floral، 834، 834–35f زهري
ground، 720، 721f، 727–28،727f، 743f، 747 أساسي
intercalary، 720 سلامي
juvenile، 828 يافع
lateral، 720، 725، 733f طرفي
primary، 720، 747 أولي
Meristematic development، 390، 391f التكوين الجنيني المرستيمي
Merkel cells، 898t، 901f، 902 خلايا ميركل
Meroblastic cleavage، 1093t،1094، 1094f تَفلُّج جزئي الانشطار
Merodiploid، 550 خلية ثنائي التركيب الجيني الجزئي
Merozoite، 570f ميروزويت
Meselson–Stahl experiment، 263–64، 263f تجربة ميسلون وستال
Mesenchyme، 946، 947f، 1095 نسيج ميزنكيمي
Mesocarp، 750–51f غلاف أوسط
Mesoderm، 625، 625f، 627f، 628،640، 852، 1088t، 1095–97،1095t، 1096–97f، 1101،1101f، 1103f ميزودرم
Mesoglea، 640، 640f، 944 طبقة وسطى، كتلة هلامية
Mesohippus، 424f *Mesohippus*
Mesohyl، 638، 1044 الظهارة المتوسطة
Mesolecithal cleavage، 1093t بيوض متوسطة المح
Mesophyll، 161–62، 161f،737، 770 نسيج متوسط
palisade 737، 738f عمادي
spongy، 737، 738f أسفنجي
Mesopotamia، 776 ما بين النهرين
Mesostigmatales، 516f Mesostigmatales
Messenger RNA (mRNA)، *See also* Primary transcript، 69، 282–83، 281 RNA الرسول (mRNA)، انظر أيضًا النسخة الأولية
artificial، صناعي
5 قلنسوة 5، cap، 288، 288f
as cytoplasmic determinants، 382–84، 383–84f بوصفها محدِّدات سيتوبلازمية
degradation of، 321 تحطيم
making cDNA library، 330–31، 331f صنع مكتبة وراثية (إنتاج مجموع جيني)
mature 288 ناضج
poly-A tail of 288، 288f ذيل عديد الأدنين
posttranscriptional control in eukaryotes، 317–21، 317–20f التنظيم (التحكم) بعد النسخ في حقيقيات النوى
produced by maternal genes، 380، 381f، 382–84، 383–84f تنتج عن طريق الجينات الأمية
translation of. *See* Translation transport from nucleus، 320–21، 320f الترجمة، انظر النقل من النواة لغرض الترجمة
transport in phloem، 770 النقل في اللحاء
Metabolic rate، 977، 1018، 1103 معدّل الأيض
body size and، 1021، 1021f حجم الجسم و
Metabolism، 115، 504 أيض (استقلاب)
as *Characteristic of life*، 504 بوصفها خاصية للحياة
biochemical pathways، 115، 115f مسلك كيميائي حيوي
Metabolite، secondary، 792، 793t،794–95 أيضية، ثانوية
Metacercaria، 646، 646f ما بعد السركاريا
Metal، phytoremediation for، 786، 786f معدن، إزالة الملوثات
Metamorphosis، 675 التحول (تحول بعدي)
in amphibians، 934، 934f، 1071 في البرمائيات
complete، 675 المكتمل
in insects، 380، 675، 939–40، 940f في الحشرات
simple، 675 البسيط
Metaphase الطور الاستوائي
meiosis I، 210، 210–12f، 214f الانقسام الاختزالي الأول
meiosis II، 211، 213f، 215f الانقسام الاختزالي الثاني
mitotic، 191f، 193–94، 194–95f، 214f الانقسام المتساوي
Metaphase plate، 193–94،194–95f، 210، 211f صفيحة الطور الإستوائي
Metapopulation، 1141، 1141f فوق الجماعات
source-sink، 1151 المصدر - والمهبط
Metazoan، origin of، 632 حيوان بعدي (نشأة)
Methane، 558، 1190f، 1191، 1232 ميثان
Methanobacterium، 510f *Methanobacterium*
Methanococcus، 510f، 544f *Methanococcus*
Methanogen، 136، 512، 513f، 1190 f، 1191 منتج ميثان
Methanopyrus، 510f Methanopyrus
Methionine، 46، 47f، 511t ميثيونين
Methylation إضافة مجموعة الميثيل (إضافة الميثيل)
of DNA، 251، 316، 316f، 479 لِ DNA
of histones، 316 لِ الهستونات
5-Methylcytosine، 316، 316f 5 - ميثيل سايتوسين
Methyl-G cap، 288 قلنسوة ميثيل الغوانين
Methyl group، 34f مجموعة ميثيل
MHC. *See* Major histocompatibility complex، 180 بروتينات معقد التوافق النسيجي الرئيس
Micelle، 55–56، 56f قطيرة كروية
Microarray DNA. ذو الترتيب الدقيق
DNA. *See* DNA microarray protein، 364 انظر بروتين DNA ذي الترتيب الدقيق
Microbody، 73، 73f، 79t جسم دقيق
Microclimate، 1216 مناخ دقيق (مناخ محلي)
Microfossil، 540، 540f أحفورة دقيقة
Microgametophyte، 599f، 838، 838f نبات جاميتي صغير
Micrognathozoa، 629f، 631t، 637،637f، 648 ذات الفكوك الصغيرة
Micronucleus، 572–73، 572f نواة صغيرة
Micronutrients، in plants، 776، 777t المغذيات الصغيرة، في النباتات
Microphyll، 736 ورقة دقيقة
Micropyle 594، 595f، 598f،599–600، 742f نقير
Micro-RNA (miRNA)، 317، 318f RNA الدقيق
Microscope،. *See also specific types of microscopes* 60–62 مجهر، انظر أيضًا أنواع متخصصة من المجاهر
invention of، 60 اختراع
resolution of، 61 قوة الفصل
types of، 61 أنواع
Microsporangium، 594، 837 محفظة بوغية صغيرة
Microspore، 594، 595f، 599–600،838–39، 838f بوغ صغير
Microspore mother cell، 594،594f، 599f، 838، 838f أم الأبواغ الصغيرة
Microsporidia، 608 ميكروسبوريديا
Microtubule(s) 77–78، 77f، 80،82t، 187f أنيبيب دقيق (أنيبيبات دقيقة)
kinetochore، 187f، 192f، 193،212–13f نقطة الاتصال
spindle، 187f مغزل
Microtubule-organizing center، 78 مركز منظِّم للأنيبيبات الدقيقة
Microvilli، 66f، 854، 970، 970f خملات دقيقة
Midbrain، 885–86، 885f، 885t دماغ أوسط
Mid-digital hair، 225t الشعر على عقل الأصابع الوسطى
Middle ear، 904، 904f أذن وسطى
Middle lamella، 81، 81f، 196 صفيحة وسطى
Miescher، Friedrich، 258 فريدريك ميشر
Migration، 1125–26، 1125–26f هجرة
of birds، 1125–26، 1126f، 1233 الطيور
of monarch butterfly، 1125، 1125f الفراشة الملكية
orientation and، 1125–27، 1125 - 26f تحديد الاتجاه
of green sea turtles، 1127 سلحفاة البحر الخضراء
Migratory locust (*Locusta migratoria*)، 1159f الجراد المهاجر (*Locusta migratoria*)
MIH. *See* Melanotropin-inhibiting hormone، MIH انظر الهرمون المثبط للهرمون المنبه للخلايا الصبغية (MIH)
Milk، 704، 933، 1111 الحليب
Milk-ejection reflex، 929 الفعل الانعكاسي لإدرار الحليب
Milk let-down reflex، 1111 منعكس إدرار الحليب
Milk snake (*Lampropeltis triangulum*)، geographic variation in، 434f أفعى الحليب (*Lampropeltis triangulum*)، الاختلافات الجغرافية في
Milk sugar. *See* Lactose سكر الحليب، انظر لاكتوز
Milkweed، 752، 1175، 1177 عشبة الحليب (صقلاب)
Miller، Stanley L.، 505 ستانلي ل. ميلر
Miller-Urey experiment، 505–6، 505f تجربة ميلر ويوري
Millipede، 518، 630t، 666t، 670–71، 670f ذات الألف قدم
Mimicry، محاكاة
Batesian، 1177–78، 1177f باتيسية
Müllerian، 1177f، 1178 موليرية
Mineral(s) عنصر معدني (عناصر معدنية)
absorption by plants، 763 - 64، 763 - 64 f الامتصاص عن طريق النباتات
essential، 979 ضرورية
in plants، 777f، 777t في النباتات
in soil، 774–75، 774–75f في التربة
transport in plants، 757–70، 758–59f، 764f، 766f، 769 f النقل في النباتات
Mineralocorticoid، 936 ستيرويد قشري معدني
Mine spill، 786f تسرب نفايات
Minimal medium، 552 وسط الحد الأدنى للغذاء
Minke whale، 1250، 1250f حوت المنك
Minnow، 904 سمك المنوّه
Minor groove، 261f أخدود ثانوي
Mint، 792، 837 نعنع
–10 sequence، 284، 285f تعاقب 10-
–35 sequence، 284، 285f تعاقب 35-
Miracidium، 646، 646f ميراسيديوم
miRNA. *See* Micro-RNA miRNA. انظر RNA الدقيق
Mistletoe (*Arceuthobium*)، 1149 نبات الهدال (*Arceuthobium*)
Mite، 666، 669–70 حُلم
Mitochondria، 74–76، 74f، 79t،82t، 123f، 514t الميتوكندريا
division of، 75 انقسام
DNA of، 75، 338، 565 DNA
genetic code in، 282 الشيفرة الوراثية في
genome of، 361 المحتوى الجيني
of kinetoplastids، 568 كاينيتوبلاستيدات
maternal inheritance، 242 وراثة أميّة
origin of، 76، 76f، 512، 513f،564، 564f نشوء
ribosomes of، 74f الرايبوسومات في
Mitogen، 173 مولد الانقسام
Mitogen-activated protein (MAP) kinase، 173–75، 174–75f،179، 200، 201f، 376،376–77f الأنزيمات المفسفرة للبروتين المحفز بمولدات الانقسام
Mitosis، 188، 191، 191f، 193–95،194–95f الانقسام المتساوي
compared to meiosis، 214–16،214–15f مقارنة بالانقسام الاختزالي
evolution of، 565 نشوء
in fungi، 604–6 في الفطريات
Mitral valve، 987–88f، 988 صمام ثنائي الشُرفات
Mixotroph، 566 خلطية التغذية
Moa، 1239 طائر الموا
Mockingbird، 701t الطائر المحاكي
Model building، 7 بناء نموذج
Modified ratio، 233–34، 234f نسبة معدلة
Molar (teeth)، 705، 705f،966، 966f طاحن (الأسنان)
Molar concentration، 29 تركيز مولاري (تركيز مولي) (تركيز جزيئي)
Mold، 610، 613 عفن
Mole، 29، 428f، 708t مول (جزيئي) (خُلد)
Molecular clock، 458 الساعة الجزيئية
Molecular cloning، 328 الاستنسال الجزيئي
See also Cloning انظر أيضًا استنسال
Molecular motor، 78، 78f محرك جزيئي
Molecular record، evidence for evolution، 11، 11f الدليل الجزيئي، دليل على التطور
Molecular systematics، 629، 629f علم التصنيف الجزيئي
Molecule، 2f، 3، 23 جزيئة
Mollusca (phylum)، 629f، 630t،637، 654–60، 654–60f الرخويات (قبيلة)
Mollusk 630t، 637، 637f، 654–60،654–60f رخوي
body plan of، 655–57، 655f خطة الجسم
circulatory system of، 657 الجهاز الدوري
classes of، 657–60 طوائف
diversity among، 654–55، 654f التنوع بين
economic significance of، 655 الأهمية الاقتصادية
evolution of، 655 تطور
eye of، 427، 427f، 498، 498f، 911،

911f عين
excretion in، 656–57 الإخراج في
feeding and prey capture in، 656، 656f التغذية والإمساك بالفريسة في
locomotion in، 959 الحركة في
reproduction in، 657، 657f التكاثر في
shell of، 655–56 صدفة
Molting الانسلاخ
in arthropods، 667 في المفصليات
in insects، 938–40، 939–40f، 945 في الحشرات
Molting hormone، 939–40f، 940 هرمون الانسلاخ
Molybdenum، 114، 980 موليبديوم
in plants، 776، 777t في النباتات
Monarch butterfly (*Danaus plexippus*)، 1175 الفراشة الملكية (*Danaus plexippus*)
defenses against predators، 1175–76، 1176f الدفاع ضد المفترسات
migration of، 1125، 1125f هجرة
Monitor lizard، 699، 1239 عضاءة الورل
Monkey، 708t، 709، 842، 979،1203، 1248 قرد
New World، 709، 709–10f العالم الحديث
Old World، 709، 709–10f العالم القديم
parent-offspring interactions in، 1122، 1122f تفاعل الآباء والأبناء في
Monoclonal antibody، 1061–63 جسم مضاد وحيد السلالة
in cancer treatment، 1062–63، 1062f في علاج السرطان
production of، 1061، 1061f إنتاج
using to detect antigens، 1061–62، 1062f يستخدم للكشف عن مولدات الضد
Monocot، 597f، 598 ذات الفلقة الواحدة
leaves of، 732–33، 736f، 737 أوراق
root of، 729f، 730 جذور
stem of، 733f، 754f ساق
Monocytes، 946، 947f، 997–98f،1041–42، 1046، 1047t خلايا بيضاء وحيدة النواة
Monod، Jacques، 308 جاك مونود
Monoecious plant 843 نبات أحادي المسكن
Monogamy، 1136 زواج أحادي
Monogenea، 645–46، 646f وحيدة السلالة
Monoglyceride، 971f أحادي الجليسرول
Monohybrid cross، 222–26، 225f، 228–29 تزاوج أحادي الهجين
Monokaryotic hyphae، 605 خيط وحيد النواة
Monomer، 35، 36f مونمر
Monophyletic group، 458، 459f، 460–61 مجموعة وحيدة الأصل
MONOPTEROS gene، in *Arabidopsis*، 746، 746f جين *MONOPTEROS*، في نبات رشاد الجدران
Monosaccharide، 36–37f، 37–38،971f، 972 سكريات أحادية التسكر
Monosomy، 188، 249 فردية الصبغيات (الكروموسومات) (أحادي النسخة الكروموسومية الجسمية)
Monotreme، 520f، 706–7، 707f، 1072، 1072f وحيدة المسلك
Monsoon، 1215 رياح الموسمية
Monsoon forest، tropical، 1216f، 1217 غابة الرياح الموسمية الاستوائية
Moon snail، 656 حلزون القمر
Moose، 1132، 1220 الموظ
Morel (*Morchella esculenta*)، 605، 607t، 610، 611f الغوشنة
Morgan، Lloyd، 1124 لويد مورجان
Morgan، Thomas Hunt، experiments with fruit flies، 238–39، 238f، 243–44 تجارب توماس هانت مورجان على ذبابة الفاكهة
Mormon cricket، 1134، 1134f صرصور المورمون
Morning-after pill، 1083 قرص صباح ما بعد الجماع
Morphine، 792، 793t، 881 مورفين
Morphogen، 381–82، 383–85،383–84f، 1092،1104، 1105f بروتين محدّد للشكل (مورفوجين) مُشكِّل
Morphogenesis، 370، 387–90،388–91f، 747، 828 التشكّل (التشكيل)
branching، 1100 التفرعي
in plants، 390، 391f، 747–48، 747f في النباتات
Morphology، adaptation to environmental change، 1146 شكلي (مورفولوجي)، التكيف للتغيرات البيئية
Mortality، 1152 وفاة أو فنائية
Mortality rate، 1153، 1153t معدل وفاة أو فنائية (معدل الفناء)
Morula، 623، 1079f تويتة
Mosaic، genetic، 241 فسيفائية الوراثة
Mosquito، 188t، 570f، 571، 674،674f، 1234 البعوض
Moss، 460f، 582f، 583، 586–88،587f، 1184، 1184f حزاز طحلبي
Moss animal، 630t حيوان طحلبي
Moth، 672–73f، 673t، 674، 675f،840، 841f، 1177 عث
Mother figure، "1122" شكل أم
Mother-of-pearl، 655–56 أم اللؤلؤ
Motif، protein، 50، 51f، 364، 364f موتيف، بروتين
Motility، 514t الحركة
Motion sensing، 898t الإحساس بالحركة
Motor cortex، primary، 887، 887f القشرة الحركية الأساسية
Motor effectors، 870 أعضاء مستجيبة حركية
Motor neuron، 860t، 870، 870f، 890- 91 f، 891- 94، 956 عصبون حركي (عصبون صادر)
somatic، 956 جسمي
Motor protein 78، 78f، 193، 382، 383f، 954 بروتين محرك
Motor unit، 956f، 957 وحدة حركية
Mountain ash (Sorbus)، 737f نبات السدر الجبلي (Sorbus)
Mountain lion، 1182، 1203 أسد الجبل
Mountain zone، 1216f، 1217 منطقة جبال
Mouse (*Mus musculus*)، 708t فأر (*Mus musculus*)
behavioral genetics in، 1118–19، 1119f السلوك الوراثي في
coat color in، 403، 403f لون الفراء في
embryo of، 682f جنين
genome of، 355f، 359، 472t، 474، 480، 484- 85 المادة الوراثية
homeotic genes in، 386f الجينات المتجانسة في
knockout، 339–40، 340–41f تعطيل
marsupial، 428f جرابي
maternal care in، 1118–19، 1119f عناية الأم في
ob gene in، 978، 978f الجين Ob في
Mouth، 964–67، 964f، 967f، 984f فم
Mouthparts أجزاء الفم
of arthropods، 666t في المفصليات
of insects، 674، 674f في الحشرات
MPF. *See* M-phase-promoting factor
MPF. انظر عامل طور M
M phase. *See* Mitosis طور M، انظر الانقسام المتساوي
M-phase-promoting factor (MPF)، 198 عامل محفز طور M
mRNA. *See* Messenger RNA mRNA انظر RNA الرسول
MSH. *See* Melanocyte-stimulating hormone MSH. انظر الهرمون المنبه للخلايا الصبغية
Mucilaginous lubricant، of roots، 727 مادة مخاطية مقلّلة للاحتكاك في الجذور
Mucosa، of gastrointestinal tract، 965، 965f، 969–70f طبقة مخاطية، للقناة المعدية المعوية
Mucosa-associated lymphatic tissue (MALT)، 1047f، 1048–49، 1055 نسيج ليمفي مصاحب للنسيج المخاطي (MALT)
Mucous cells، 969f خلايا مخاطية
Mucus، 1040 مخاط
Mud dragon، 627 رعاش الوحل
Mulberr 843 أشجار التوت
Mullein، 848 آذان الدب
Müller، Fritz، 1178 فرتز مولر
Müllerian mimicry، 1177f، 1178 تقليد موليرية
Mullis، Kary، 337 كاري مولس
Multicellularity 638 تعددية الخلايا
in animals، 622t في الحيوانات
in sponges، 638 الإسفنجيات
Multicellular organism، 514t مخلوق متعدد الخلايا
cell cycle control in، 200–201، 200f ضبط الدورة الخلوية في
Multidrug-resistant strains، 555 سلالات مقاومة للكثير من المضادات
Multienzyme complex، 112، 113f، 128 المعقد متعدد الأنزيمات (معقد عديد الإنزيمات)
Multigene family، 356 عائلة متعددة الجينات
Multinucleate hypothesis، for origin of metazoans، 632 فرضية متعددة الأنوية عن أصل الحيوانات البعدية
Multiple alleles، 230t، 231–33، 233f تعدد الأليلات
Multiple births، 1084 ولادات متعددة
Multiple cloning site (MCS)، 328 موقع الاستنسال المتعدد (MCS)
Multiple fruit، 751f ثمرة متضاعفة
Mummichog (*Fundulus heteroclitus*)، 403 السمكة القاتلة الصغيرة
Muscle، عضلة
insertion of، 952 مرتكز
lactic acid accumulation in، 137، 137f تراكم حمض اللبنيك في
length and tension of، 902 الطول والتوتر
metabolism during rest and exercise، 958 الأيض خلال الراحة والتمرين
origin of، 952 أصل
Muscle contraction، 858–59، 880، 952- 58، 953- 57 f انقباض العضلة
isometric، 952 متساوي الطول (القياسي)
isotonic، 952 متساوي التوتر (تواتري)
sensing of، 898t، 902، 902f الإحساس
sliding filament model of، 953–54، 953–54f آلية الخيوط المنزلقة
Muscle fascicle، 953f حزمة عضلية
Muscle fatigue، 958 تعب العضلة
Muscle fiber، 388، 858، 952، 953f، 957 ليف عضلي (ليف عضلي)
fast-twitch (type II)، 957–58، 957f ألياف الومضة السريعة (النوع الثاني II)
slow-twitch (type I)، 957–58، 957f ألياف الومضة البطيئة (النوع الأول I)
types of 957 أنواع
Muscle spindle، 890f، 902، 902f مغزل العضلة
Muscle stretch reflex، 902 فعل انعكاسي لشدّ العضلة
Muscle tissue 852، 858–59، 859t نسيج عضلي
Muscular dystrophy، مرض ضمور العضلات
Becker، 246f Becker
Duchenne، 225t، 246f، 247t دوشين
Emery-Dreifuss، 246f Emery-Dreifuss
Muscularis، of gastrointestinal tract، 965، 965f، 969–70f الطبقة العضلية في القناة المعدية المعوية
Muscular system، 862f جهاز عضلي
Musculoskeletal system، 861، 943–60 الجهاز العضلي الهيكلي
Mushroom، 604، 604f، 606، 607t، 612، 612f فطر عش الغراب
Musk-oxen، 1220 ثيران المسك
Mussel، 655، 658–59، 1131 بلح البحر
starfish predation on، 1182، 1182f افتراس نجم البحر لـ
Mustard، 821f، 841، 1175 خردل
Mustard oil، 1175–76 زيت الخردل
Mutagen، 273 مُطفّر (مسبب الطفرة)
Mutagenesis، in vitro، 339 التطفير في المختبر
Mutation الطفرة
cancer and، 202f السرطان و
evolution and، 300، 400، 400f، 405 التطور و
interactions among evolutionary forces، 405–6،405f، 492–93 التداخل بين القوى التطورية
kinds of، 298–300، 299–300f أنواع
in prokaryotes، 552 في بداية النوى
Mutualism، 558، 614، 795، 1179–81، 1179f تبادل المنفعة (تكافؤ) (تقايض)
coevolution and، 1180 التطور المتلازم و
fungal-animal، 617، 617f فطري- حيواني
myb gene، 753f جين *myb*
Mycelium، 605، 605f الغزل الفطري
primary، 613 أولي
secondary، 613 ثانوي
Mycobacterium leprae، 555t *Mycobacterium leprae*
Mycobacterium tuberculosis، 554–55، 554f، 555t بكتيريا السلّ الرئوي (التدرن الرئوي) *Mycobacterium tuberculosis*
evasion of immune system، 1063 تهرب من جهاز المناعة
multidrug-resistant strains، 555 سلالات مقاومة للكثير من المضادات
Mycologist، 604 عالم الفطريات
Mycology، 605 علم الفطريات
Mycoplasma، 64، 555t *Mycoplasma*
Mycorrhizae، 586، 615–16، 616f، 763، 780، 791، 1178 الفطريات الجذرية
arbuscular، 616، 616f، 620 الشجيرية
ectomycorrhizae، 616، 616f الخارجية
Myelin sheath، 860، 871–72، 871–72f، 877t، 878،878f، 891f غمد الميلين
Myeloid stem cells، 998f خلايا جذعية نخاعية
Myeloma cells، 1061، 1061f خلايا سرطانية
Myoblasts، 388 خلايا مولدة للعضلات
Myofibril، 859، 952–54، 953f، 956f لييفات
Myofilament، 952–54، 953f خيوط عضلية

Myoglobin، 45t، 957–58 ميوجلوبين
Myosin، *See also* 44f، 45، 45t، 80، 858، 953–55f، 954 ميوسين Thick myofilament، خيط عضلي غليظ
Myotubular myopathy، 246f Myotubular myopathy
Myrica faya، 1251 *Myrica faya*
Myriapods، 666t متعددة الأرجل
Myxini (class)، 686f، 687، 687t الجرّيث (طائفة)
Myxobacteria، 545f بكتيريا مخاطية
Myzostoma mortenensi، 629f *Myzostoma mortenensi*
Myzostomid، 628–29، 629f، 637f، 661 ذات الفم الماص

N

NAA. *See* Naphthalene acetic acid NAA. انظر حمض الأسيتيك
NAD; 43، 120، 120–21f، 980t نيكوتين أميد أدينين ثنائي النيوكليوتيدات +NAD
as electron acceptor، 120–22، 120f بوصفه مستقبل إلكترون
regeneration of، 125–27، 127f، 137، 137f إعادة تكوين
structure of، 121f تركيب
NADH نازع الهيدروجين NADH
contributing electrons to electron transport chain، 123f، 132، 132f المساهمة بإلكترونات في سلسلة نقل الإلكترون
from fatty acid catabolism، 138، 139f من هدم الأحماض الدهنية
from glycolysis، 123f، 124، 125f، 133–34f من التحلل الجلايكولي
inhibition of pyruvate dehydrogenase، 135، 135f تثبيط نازع هيدروجين البيروفيت
from Krebs cycle، 129، 129–30f، 131، 134f من دورة كربس
from pyruvate oxidation، 134f من أكسدة البيروفيت
recycling into NAD^+ 125–27، 127f، 137، 137f إعادة تدوير إلى NAD^+
structure of، 121f تركيب
NADH dehydrogenase، 131، 242 أنزيم نازع هيدروجين NADH
NADP 980t NADP
NADPH NADPH
production in photosynthesis، 145، 145f، 147، 152–56، 155–56f إنتاج في عملية البناء الضوئي
use in Calvin cycle، 157–59، 158–59f استخدام في دورة كالفن
NADP reductase، 155، 155–56f الأنزيم مختزل NADP
Naive lymphocytes، 1046 خلايا ليمفية ساذجة
Naked mole rat، 1140، 1142 جرذ الخلد العاري
Nanaloricus mysticus، 631t *Nanaloricus mysticus*
Nanoarchaeum equitens، 512 *Nanoarchaeum equitens*
nanos gene، 382، 383f جين *nanos*
Nanos protein، 382، 383f، 384 بروتين النانوس
Naphthalene acetic acid (NAA)، 818 نفثالين حمض الأسيتيك (NAA)
Nasal cavity، 1006f تجويف أنفي
Nasal passage، 909f ممر أنفي
Natural killer cells، 1041–42، 1042f، 1044، 1047t خلايا قاتلة طبيعية
Natural selection، 8، 10، 396–97، 402، 496f، 1137 الانتخاب الطبيعي
ecological species concept 438 مفهوم التنوع البيئي
evidence of، 416–19، 416–19f دليل من
evolution and، 10 التطور و
experimental studies of، 410–11، 410–11f دراسات تجريبية في
invention of theory of، 9–10 صياغة فرضية
maintenance of variation in populations، 407، 407f الحفاظ على الاختلافات بين المجموعات
in speciation، 439–40 في التنوع
testing predictions of، 10–12 اختبار التكهنات
Nature-versus-nurture debate، 1116، 1118 جدل الوراثة ضد البيئة
Nauplius larva، 671، 671f يرقة النوبليس
Nautilus، 654–55، 659–60 الحبار أو النوتي
Navigation، 916، 1126–27، 1126f ملاحة
by sound 906–7 عن طريق الصوت
Neanderthals، 712 إنسان وادي نيندر
Near-shore habitat، Alaskan، 1252، 1253f بيئة قريبة من الشاطئ في ألاسكا
Nearsightedness، 912، 912f قصر البصر
Necator، 650 *Necator*
Necrosis، 388، 790 الموت النَّخر
Nectar، 598، 840–41، 841f، 1128، 1132 رحيق
Nectary، 598، 795، 840، 1180 مفرزة رحيق
nef gene، 532f، 533 جين *nef*
Negative feedback loop، 864–65، 864–65f، 930–31، 931f، 975، 1158 دورة التغذية الراجعة السلبية
Negative gravitropism، 806f، 807 جذب أرضي سالب (تأود أرضي)
Negative phototaxis، 1125 انتحاء ضوئي سلبي
Negative pressure breathing، 1005 التنفس بطريقة الضغط السلبي
Negative-strand virus، 526 فيروس سالب الشريط
Neisseria gonorrhoeae، 555t، 556، 556f، 1064 *Neisseria gonorrhoeae*
Neisseria meningitidis، 1048، 1064 *Neisseria meningitidis*
Nematocyst، 630t، 641، 641f كيس خيطي لاسع
Nematoda (phylum)، 629f، 630t، 637–38، 648–50، 649f ديدان خيطية (ديدان أسطوانية) (شعبة) (قبيلة)
Nematomorpha، 629f، 650 شبيهة الديدان الأسطوانية
Nematode، 637f، 648–50، 649f، الدودة الأسطوانية
See also Caenorhabditis elegans 984f. انظر أيضًا *Caenorhabditis elegans*
digestive tract of، 964، 964f القناة الهضمية لـ
disease-causing، 649f، 650 مسبب المرض
eaten by fungi، 606f، 607 تؤكل عن طريق الفطريات
lifestyles of، 649–50 أنماط حياة
plant parasites، 790–91، 791f طفيليات النباتات
root-knot، 790، 791f عقدة جذرية
Nemertea (phylum)،، 629f، 631t، 637f، 647–48، 647f حوريات البحر (نيمرتيا) (الديدان الحورية)
Nemertodermatida، 629f ديدان خيطية جلدية
Neonate، 1111 حديث الولادة
Neotiella rutilans، 208f *Neotiella rutilans*
Neotyphodium، 614، 614f *Neotyphodium*
Nephridia، 656، 661، 661f، 1025، 1025f نفريديا
Nephron، 1026، 1026f، 1030–32 وحدة أنبوبية كلوية
organization of، 1026f تنظيم
structure and filtration، 1030–32 التركيب والترشيح
transport processes in، 1033–34f عمليات النقل في
Nephrostome، 656، 1025، 1025f فم النفريديا
Nereis virens، 660f *Nereis virens*
Neritic zone، 1223f، 1224 المنطقة الضحلة
Nernst equation، 874 معادلة نيرست
Nerve 860، 862f، 872، 891f عصب
stimulation of muscle contraction، 954–57 استثارة انقباض العضلة
Nerve cord، 884، 884f حبل عصبي
dorsal، 682–83، 682–83f، 685f، 1103f ظهري
Nerve gas، 880 غاز الأعصاب
Nerve growth factor (NGF)، 201، 388، 389f، 924 عامل نمو الأعصاب (NGF)
Nerve impulse 872–78، 873–78f السيال العصبي
increasing velocity of، 877–78 زيادة سرعة
muscle contraction and، 954–57، 956f انقباض العضلة و
Nerve net، 884، 884f شبكة عصبية
Nerve ring، 676 حلقة عصبية
Nerve tissue، 852، 860–61، 860t نسيج عصبي
Nervous system 514t، 861، 862f، 869–94 الجهاز العصبي
of annelids، 884، 884f في الحلقيات
of arthropods، 668، 668f،884–85، 884f في المفصليات
central. *See* Central nervous system مركزي. انظر الجهاز العصبي المركزي
of cephalopods، 659، 659f في رأسية القدم
of cnidarians، 884، 884f في اللاسعات
of echinoderms، 884f في شوكية الجلد
of fish، 885f في الأسماك
of flatworms، 645، 645f، 884، 884f في الديدان المسطحة
neurons and supporting cells، 870–71، 870–71f العصبونات والخلايا الداعمة
peripheral. *See* Peripheral nervous system طرفي. انظر جهاز عصبي طرفي
regulation of digestion، 975 تنظيم الهضم
Net energy، 1131 صافي الطاقة
Net primary productivity 1197، 1199، 1199f إنتاجية أولية صافية
Nettle 842 قُرّيص
Neural cavity، 1107f تجويف عصبي
Neural crest، 684، 1088t، 1100–1103، 1101–3f عرف عصبي
Neural fold، 1096f، 1101f طية عصبية
Neural groove، 1088t، 1100، 1101f أخدود عصبي
Neural plate، 1096f، 1100، 1101f صفيحة عصبية
Neural tube، 684، 685f، 1088t، 1100، 1101f، 1108 أنبوب عصبي
Neuraminidase، 534، 1063 أنزيم Neuraminidase
Neuroendocrine reflex، 929 انعكاس عصبي غدي أصم
Neurofilament 77 خيوط عصبية
Neuroglia، 860، 871–72 خلايا الدبق العصبي
Neurohormone، 920 هرمون عصبي
Neurohypophysis 921f، 922t، 928، 929f نخامية عصبية
Neuromodulator، 881 محوّر عصبي
Neuromuscular junction، 623t، 879، 879f، 956 مفصل عصبي عضلـي
Neuron،، 860، 860f، 870–71 f عصبون
See also specific types of neurons، انظر أيضًا أنواع متخصصة من العصبون
organization of، 870 - 71، 870–71f تنظيم
Neuropeptide، 881 ببتيد عصبي
Neuropeptide Y، 978–79 ببتيد عصبي Y
Neurospora النيروسبورا
Beadle and Tatum's experiment with، 278- 79، 278 f تجربة بيدل وتاتم على
chromosome number in، 188t عدد الكروموسومات في
nutritional mutants in، 278–79، 278f طفرات غذائية في
Neurotransmitter، 167، 167f،875f، 878–79، 879–80f،883f، 892t، 920–21، 920f، 956، 956f ناقل عصبي
drug addiction and، 882–83، إدمان على العقاقير
Neurotropin، 924 منشّط عصبي
Neurulation، 389، 1088t، 1100–1101، 1101f، 1108 مرحلة تكوين الأنبوب العصبي (الجهاز العصبي) (التعصبن)
Neutral atom، 19 ذرة متعادلة
Neutralization reaction (antigen antibody)، 1054، 1054f تفاعلات المعادلة (مولد الضد - الجسم المضاد)
Neutron، 18، 18f نيوترون
Neutrophils، 997–98f، 1041–44، 1043f، 1046، 1047t خلايا متعادلة
Newt 691، 691t سمندل
New World monkey، 709، 709–10f سعدان العالم الجديد
New York City، watersheds of، 1243–44، 1244f مستجمع الأمطار في مدينة نيويورك
New Zealand alpine buttercup، 446–47، 447f الحوذان الجبلي في نيوزلندا
NGF. *See* Nerve growth factor NGF. انظر عامل نمو الأعصاب
Niacin. *See* Vitamin B_3 نياسين. انظر فيتامين ب 3
Niche، 1170 عش
fundamental، 1170، 1170f أساسي
realized، 1170–71، 1170f متحقق
Niche overlap، 1171 بيئات خاصة (عش خاص)
Nicolson، G. J.، 86 جارث نيكلسون
Nicotinamide adenine dinucleotide. *See* NAD^+ نيكوتين أمايد ثنائي النيوكليوتيد. انظر +NAD
Nicotine، 792، 883، 1040–41 نيكوتيـن
Nicotine receptor، 883 مستقبل النيكوتين
Nieuwkoop center، 1105–6 مركز نيوكوب
nif genes، 557 جينات *nif* جينات تثبيت (النيتروجين)
Night blindness، 980t الرؤية الليلية الضعيفة أو (العمى الليلي)
Nile perch (*Lates niloticus*)، 446، 1251–52، 1252f، 1256 سمك الفرخ النيلي (*Lates niloticus*)
Nimravid، saber-toothed، 463f النمرود النهم، أسنان مسيّفة
Nine+two structure، 80، 80f، 542 تركيب

2 + 9
Nirenberg، Marshall، 280–81 مارشال نايرنبيرغ
Nitrate، 1193، 1193f، 1195 نترات
Nitric oxide، 171، 798، 996، 1118 أكسيد النتريك
as neurotransmitter، 881 بوصفه ناقلًا عصبيًّا
as paracrine regulator، 924 منظم نظير الصماء
penile erection and، 1075 انتصاب القضيب و
regulation of blood pressure and flow by، 996–97 تنظيم ضغط الدم وتدفقه عن طريق
transport in blood، 1014 انتقال في الدم
Nitric oxide synthase، 171 تخليق أكسيد النتريك
Nitrification، 553، 557، 1193، 1193f إنتاج النيترات (نترتة)
Nitrifier، 553 بكتيريا منتجة للنيترات
Nitrogen نيتروجين
atmospheric، 1004،1192–93، 1193f الغلاف الجوي
electron energy levels for، 22f مستويات طاقة الإلكترونات لـ
fertilizer، 1193، 1193f أسمدة
in plants، 765، 776، 777t،779–80، 779f، 783 في النباتات
structure of nitrogen gas، 24 f تركيب غاز النيتروجين
Nitrogenase 557، 779، 779f نيتروجينيز
Nitrogen cycle، 1192–93،1193f، 1195 دورة النيتروجين
Nitrogen fixation، 557–58، 727،729، 779، 779f، 791، 1178،1184، 1193 تثبيت النيتروجين
evolution of، 140 تطور
In nitrogen cycle، 1193، 1193f في دورة النيتروجين
Nitrogenous base، 41، 41–42f، 258، 258f قاعدة نيتروجينية
tautomeric forms of، 260 أشكال صنوية
Nitrogenous wastes، 1028–29، 1029f، 1032، 1193، 1193f فضلات نيتروجينية
Nitroglycerin، 171، 997 نيتروجلسرين (نيتروغلسرين)
Nitrosomonas، 545f *Nitrosomonas*
Nitrous oxide، 1232 أكسيد النتروز
Noble gas، 21 غاز نبيل
Nociceptor، 898t، 900–901 مستقبل الألم
Noctiluca، 569f *Noctiluca*
Node (plant stem)، 718f، 732، 732f عقدة (ساق النبات)
Nodes of Ranvier، 860، 871f، 872، 878f عقد رانفييه
Node factor، 779f عامل العقدة
Noggin protein، 1106، 1106f بروتين نوجين
Nonassociative learning، 1120 تعلم غير ارتباطي
Noncoelomate invertebrates، 635–50 لافقاريات لاسيلومية
Noncompetitive inhibitor، 114، 115f مثبط غير تنافسي
Noncyclic photophosphorylation، 154–55، 155f فسفرة ضوئية غير حلقية
Nondisjunction، 214–15، 249–50، 249–50f، 1084 عدم الانفصال
involving autosomes، 249–50، 249f الكروموسومات الجسمية
involving sex chromosomes، 250، 250f الكروموسومات الجنسية
Nonextreme archaebacteria، 512 البكتيريا القديمة غير المتطرفة
Nongranular leukocytes، 999 خلايا الدم البيضاء غير المحببة
Nonhair cells، 728f خلايا غير شعيرية
Nonpolar covalent bond، 24 رابطة تساهمية غير مستقطبة
Nonsense mutation، 298، 299f طفرة عديمة المعنى
Nonshivering thermogenesis، 1021 توليد حراري غير ارتجافي
Nonspecific immune defenses، 1040–44 مناعة لانوعية (فطرية)
Nonsteroidal anti-inflammatory drug (NSAID)، 925، 1058 دواء مضاد للالتهاب غير الستيرويدي (NSAID)
Nontracheophyte، 586–88، 586–87f عديمة القصيبات
Nonvertebrate chordate، 683–84، 683–84f حبليات لافقرية
Noradrenaline. *See* Norepinephrine، نورأدرنالين. انظر نورابينفرين
Norepinephrine، 881، 892t، 893، 920–21، 923t، 936، 937f، 1102 نورإبينفرين
Normal distribution، 231، 231f التوزيع الطبيعي
Normal flora، 1040–41 جراثيم متعايشة
Norrie disease، 246f Norrie disease مرض نوري
North equatorial current 1214f تيار استوائي شمالي
Northern blot، 332–34 طبعة نوردزرن
Nostril، 1005–6f منخر
Notochord، ، 493، 493f، 630t، 682–83، 682–83f، 685f،1088t، 1100، 1101f، 1103f، 1104، 1106 حبل ظهري
NSAID. *See* Nonsteroidal antiinflammatory drug NSAID. انظر دواء مضاد للالتهاب غير الستيرويدي
NtrC protein (activator)، 314f بروتين NtrC (منشّط)
Nucellus، 594، 595f، 598f نيوسيلة
Nuclear envelope، 62، 68، 68f، 187 f، 193- 95، 194 f، 511 t، 514 t غلاف نووي
Nuclear lamins، 68، 68f لامينات نووية
Nuclear mitosis، 604–6 الانقسام النووي المتساوي
Nuclear pore، 68، 68f ثقب نووي
Nuclear receptor، 170 مستقبل نووي
Nuclear receptor superfamily، 170 فوق عائلة المستقبل النووي
Nuclease، 976t نيوكليز
Nucleic acids *See also* DNA; RNA 33، 35، 36f، 41، 258 أحماض نووية، انظر DNA،RNA
functions of، 35t وظيفة
structure of، 35t، 41–43 تركيب
Nuclein، 258 النّوين
Nucleoid، 62، 63f، 186، 542، 542f نظير النواة
Nucleoid region، 548 منطقة النواة
Nucleolus 68، 68f، 69، 79t نوية
Nucleosome، 68، 189، 189f، 315، 316f جسيم نووي
Nucleotide، 36f، 41، 41f، 43، 258، 258f نيوكليوتيد
numbering carbon atoms in، 258–59، 258f ترقيم ذرات الكربون في
Nucleus، cellular، 65–69، 66f، 79t، 82t نواة، خلوي
origin of، 563، 563f أصل
transplantation of in amphibians 376–77 زراعة في البرمائيات
cloning of animals، 376–77f، 377–78 استنسال في الحيوانات
transport of RNA out of، 320–21، 320f نقل RNA للخارج
Nudibranch، 654، 658، 658f عاري الخياشيم
Numbat 428f نمبات
Nurse cells، 380، 381f، 382 خلايا حاضنة
Nursing، 1111 حضانة
Nüsslein-Volhard، Christiane، 382، 382f كرستيان نسلين فولهارد
Nut(s)، 752 مكسرات
Nutrient، مادة غذائية
essential، 979–80، 980t ضرورية
limiting، 1194 محددة
plant، 776–78، 777–78f، 777t نبات
transport in blood 997 نقل في الدم
Nutrition، 514t تغذية
Nutritional deficiencies، in fish، 687 نواقص تغذوية في الأسماك
Nutritional mutants، in *Neurospora*، 278–79، 278f مسبب الطفرات الغذائية في نيوروسبورا
Nymph، 1202 حورية

O

Oak (*Quercus*)، 726، 736، 737f، 828، 829f، 842 بلوط (*Quercus*)
hybridization between species، 435 تزاوج بين الأنواع
Oat (*Avena sativa*)، 815f شوفان (*Avena sativa*)
Obelia، 642، 642f أوبيليا
Obesity، 938، 977–79 سُمنة
ob gene، in mice، 978، 978f جين *ob*، في الفئران
Obligate symbiosis 614 تعايش إجباري
Observation، 5f ملاحظات
Occipital lobe، 886–87f، 887، 915، 915f فص قفوي
Ocean محيط
iron in، 1194، 1195f، 1223 الحديد في
oligotrophic، 1224، 1224f قليل التغذية
open، 1223–24 مفتوح
Ocean circulation، 1214–16، 1214f دورة المحيط
Ocean perch، 1252، 1253f سمك فرخ المحيط
Ocelli، 668، 668f عيون بسيطة
Ocelot، 428f الأسلوت
Octet rule، 22، 22f، 24 قانون الثمانيّات
Octopus، 630t، 654، 656، 659–60، 659–60f، 944، 959 أخطبوط
Ocular albinism، 246f المهق العيني
Odonata (order)، 673t، 674 الرعاشات (رتبة)
Odontogriphus، 632f *Odontogriphus*
Offspring نسل
number of، 404، 1155، 1155f عدد
parental investment per offspring، 1155–56، 1155f الاستثمار الأبوي لكل فرد من النسل
parent-offspring interactions، 1122–23، 1122f تفاعلات الآباء مع الأبناء
size of each، 1155، 1155f حجم كل من
Ogallala Aquifer، 1192 طبقة صخور أوغالالا المائية
Oil (fossil fuel)، 1190f، 1191 بترول (وقود أحفوري)
clean up of oil spill، 558، 558f إزالة بقع النفط
oil-degrading bacteria، 558، 558f بكتيريا محطمة للنفط
Oils (plant)، 53، 55، 792 زيوت (نبات)
in corn kernels 420 في أكواز الذرة
Okazaki fragment، 266، 268 268–69f قطع أوكازاكي
Old World monkey، 709، 709–10f سعدان العالم القديم
Olfaction. *See* Smell شم، انظر رائحة
Olfactory bulb، 885f، 909f بصلة شمية
Olfactory nerve، 898t، 909f عصب شمي
Olfactory receptor genes، 480–81، 481f جينات مستقبل الشم
Oligochaeta (class)، 662 قليلة الأشواك (طائفة)
Oligodendrocytes، 871–72، 871f خلايا الدبق قليلة الزوائد
Oligosaccharin 813، 814t، 822 أوليغوساكرين
Oligotrophic lake، 1184، 1222 بحيرة قلية المواد الغذائية
Oligotrophic ocean 1224، 1224f محيط قليل التغذية
Olive oil، 53 زيت الزيتون
Omasum، 973، 973–74f ذات التلافيف
Ommatidia، 668، 668f أوماتيديا (عُيينات)
phenotypic variation in، 412، 412f اختلاف الطرز الشكلية
Omnivore، 964، 966f خليط التغذية
Oncogene، 172، 201، 299، 535 جين مُسرطن
One-gene/one-enzyme hypothesis، 279 فرضية الجين الواحد / الأنزيم - الواحد
One-gene/one-polypeptide hypothesis، 279 فرضية جين واحد/ عديد ببتيد واحد
Onion، 734، 735f، 754 بصلة
On the Origin of Species (Darwin)، 8، 396، 454f حول أصل الأنواع (داروين)
Onychophora (phylum)، 627، 629، 631 t حاملة المخالب (رتبة)
Onymacris unguicularis، 1146f *Onymacris unguicularis* الخنفساء جامعة الضباب
Oocyst، 570f كيس بويضات (خلية بيضة)
primary، 1076، 1078f ابتدائي
secondary، 1077–78، 1078–79f ثانوي
Oogenesis، 1078f تكوين البيضة
Oomycete، 573، 575 فطريات بيضية
Opabinia، 632f *Opabinia*
Open circulatory system، 625، 657، 984f، 985 جهاز دوري مفتوح
Open ocean، 1223–24 محيط مفتوح
Open reading frame (ORF)، 356 إطار القراءة المفتوح (ORF)
Operant conditioning، 1120–21 ارتباط الفاعل
Operator، 307 مشغِّل
Opercular cavity، 1002، 1002f تجويف
Operculum، 689f، 690، 1002، 1002–3f غطاء الخياشيم (غطاء خيشومي)
Operon، 286، 308–12 المنطقة الفعالة
Opiate، endogenous، 881 أفيونات منتجة داخلياً
Opiate receptor، 881 مستقبل أفيون
Opium، 881 أفيون
Opium poppy (*Papaver somniferum*)، 793t أفيون (خشخاش) (*Papaver somniferum*)
Opossum، 188t، 707، 707f، 1072، 1080 الأبوسوم (منقار البط)
Opposite leaf، 732، 732f ورقة متقابلة
Opsin، 912، 914 أوبسين
Optic chiasm، 885–86f، 915f تصلب بصري
Optic nerve، 427، 911f، 913f، 915f

عصب بصري
Optic recess 886f ثنية بصرية
Optic stalk، 1107f سويقة بصرية
Optic tectum، 885، 885–86f سقف بصري
Optimal foraging theory، 1131–32 نظرية جمع الغذاء الأمثل
Optimum pH، 114، 114f درجة الحموضة المثلى
Optimum temperature، 114، 114f درجة الحرارة المثلى
Oral cavity، 965f تجويف الفم
Oral contraceptives، 1081f، 1082–83، 1082t أقراص موانع الحمل عن طريق الفم
risk involved with، 1083 الخطر من استخدام
Oral surface 676 سطح فمي
Oral valve، 1002f صمام فمي
Orange، 823، 837 برتقال
Orangutan (*Pongo*)، 454f، 709، 710f إنسان الغاب (*Pongo*)
genome of، 480، 480f المحتوى الجيني
Orbital of electron 19–22، 20f مدار الالكترون
Orca. *See* Killer whale حوت أوركا. انظر الحوت القاتل
Orchid، 730f، 731، 752، 811،837، 837f سحلب
Orchidaceae (family) 837f السحلبيات (عائلة)
Order (taxonomic)، 508f، 509 رتبة (تصنيفية)
Oreaster occidentalis، 678f نجم البحر *Oreaster occidentalis*
ORF. *See* Open reading frame ORF. انظر إطار القراءة المفتوح
Organ، 2f، 4، 852، 852f عضو
Organelle، 2f، 3، 62، 65، 79t،82t، 511t عُضيّة
Organic chemistry، 33 كيمياء عضوية
Organic compound، 22 مركبات عضوية
Organism، 3–4، 3f مخلوق حي
Organizer، 1104–6 منظم
Organ of Corti، 898t، 905، 905f عضو كورتي
Organogenesis، 1088t، 1098–1103،1099–1103f، 1110 مرحلة تكوين الأعضاء
Organ system، 3f، 4، 852، 852f،861، 862–63f جهاز عضوي
Orgasm، 929 نشوة
oriC site، 265 موقع *oriC*
Orientation، 916، 1125 تحديد الاتجاه أو توجه
migratory behavior and، 1125–27، 1125–26f سلوك الهجرة و
Origin of life، 504–7، 504–6f نشأة الحياة
deep in Earth's crust، 505 في قاع قشرة الأرض
extraterrestrial، 504، 504f خارج الكرة الأرضية
Miller–Urey experiment، 505–6، 505f تجربة ميلر ويوري
Origin of muscle، 952 أصل العضلة (مُثبِّت العضلة)
Origin of replication، 265، 265f، 270، 328–39 منشأ التضاعف
Ornithine transcarbamylase deficiency، 246f نقص انزيم ناقل كاربأميل لأورنثين
Ornithischia (order)، 695t زواحف ذات ورك يشبه الطيور (رتبة)
Ortholog 480 جين مستقيم
Orthoptera (order)، 673f، 673t، 674 مستقيمة الأجنحة (رتبة)
Oryx، 1219 بقر الوحش
Oscillating selection، 407، 448 الانتخاب المتذبذب
Osculum، 639، 639f فويهة
Osmoconformer، 1024 مخلوق متطابق الأسموزية
Osmolality، 1023f المولارية الأسموزية
plasma، 929، 929f بلازما
Osmolarity، 1023–24، 1023–24f مولارية أسموزية
Osmoreceptor 929f، 996،1035، 1035f مستقبل أسموزي
Osmoregulator، 1024 مخلوق منظّم للأسموزية
Osmoregulatory functions، of hormones، 1034–36، 1035–36f التنظيم الأسموزي، للهرمونات
Osmoregulatory organs، 1024–26، 1025f الأعضاء المنظمة للأسموزية
Osmosis، 95–96، 95f، 102t،758–60، 758f، 1024 خاصية أسموزية
Osmotic balance، 97، 1023–24،1023–24f توازن أسموزي
Osmotic concentration، 96، 96f تركيز أسموزي
Osmotic potential. *See* Solute potential القدرة الأسموزية. انظر القدرة الأسموزية للمذاب
Osmotic pressure، 96، 96f، 1024 ضغط أسموزي
Osmotic protein، 45t بروتين أسموزي
Osmotroph 566 أسموزية التغذية
Osprey، 1227 عقاب
Ossicle، 676، 904 عظمية
Osteoblasts، 946، 947–49f، 948 خلايا بانية العظم
Osteoclasts، 935، 935f، 946،947f، 948 خلايا هادمة العظم
Osteocytes، 857t، 858، 946،947f، 948–49 خلايا عظمية
Ostracoderm، 687–88، 687t صدفية الجلد
Ostrich، 701t، 703 نعامة
Otolith، 904، 906f، 907 حصى الأذن
Otolith membrane، 907 غشاء حصى الأذن
Otolith organ، 904 عضو حصى الأذن
Otter، 1249 ثعلب
Ottoia، 632f *Ottoia*
Outcrossing، 839، 843–44، 843f تلقيح خارجي
Outer bark، 734 قلف خارجي
Outer ear، 904، 904f أذن خارجية
Outer membrane غشاء خارجي
of chloroplasts، 75f، 144f للبلاستيدات الخضراء
of mitochondria، 74f للميتوكندريا
Outgroup، 456 مجموعة خارجية
Outgroup comparison، 456 مقارنة بالمجموعة الخارجية
Oval body، 689f جسم بيضوي
Oval window، 904–5، 904f شباك بيضوي
Ovarian cancer، 1083 سرطان المبيض
Ovarian follicle، 1076 حويصلة مبيضية
Ovary، 862–63f، 921f، 923t،1077–78f، 1080f مبيض
Ovary (plant)، 598، 836f، 837، 844f مبيض (في النبات)
Overexploitation، 1249–50 الاستثمار الزائد
Oviduct. *See* Fallopian tube، قناة البيض. انظر قناة فالوب
Oviparity، 1070 وضع البيوض
Oviraptor، 462f *Oviraptor*
Ovoviviparity، 1070–71 ولادة البيوض
Ovulation، 932، 1072، 1077–79f، إباضة
prevention of، 1082–83 منع
Ovulator، الإباضة
cyclic، 1072 دورية
induced، 1072 تحفيزية
Ovule، 593، 836f، 837، 838f، 839 بويضة
Owl، 701t، 703، 906 بومة
Oxaloacetate، 128–31، 130f، 161–62، 162f أكسالوأستيت
Oxidation، 21، 107، 107f، 120، 120f تأكسد (أكسدة)
Oxidation–reduction (redox) reaction، 107، 107f، 115، 120–21، 120f تفاعل تأكسد– اختزال (تفاعل الأكسدة والاختزال)
Oxpecker، 1179–80، 1179f طيور نقار الثيران
Oxygen، الأكسجين
in air، 1004 في الهواء
atomic structure of، 18f، 24f البنية الذرية
in flooded soil، 768 في التربة المغمورة
in freshwater ecosystems، 1220–22 بيئات المياه العذبة
partial pressure in blood، 1009–10، 1010f الضغط الجزئي في الدم
from photosynthesis، 140، 144–47، 145f، 151–52، 152f من البناء الضوئي
in plants، 776، 777t في النباتات
transport in blood، 1000–1014، 1003f، 1012–14f النقل في الدم
Oxygen free radicals، 1041 الجذور الأكسجينية الحرة
Oxygenic photosynthesis، 542، 553 بناء ضوئي أكسجيني
Oxyhemoglobin، 1012 أوكسي هيموجلوبين
Oxyhemoglobin dissociation curve، 1012–13، 1013f منحنى انحلال أوكسي هيموجلوبين
Oxytocin، 45t، 922t، 929، 1075t، 1111، 1119 أوكسيتوسين
Oyster، 630t، 654–55، 658–59، 1153f، 1154 محار
evolution of، 423 تطور الـ
Oyster mushroom (*Pleurotus osteatus*)، 606f، 607 فطر المحار (*Pleurotus osteatus*)
Ozone، 273، 823، 1230 أوزون
Ozone hole، 273، 1230–31، 1230f ثقب الأوزون
Ozone layer، 1212 طبقة الأوزون

P

p53 gene، 201، 202f جين *p53*
p53 protein، 201، 202f، 340 بروتين p53
Paal، Arpad، 815 أرباد بال
Pacemaker، cardiac، 990، 990f صانع الخطو، القلب
Pacific giant octopus (*Octopus defleini*)، 660f أخطبوط الهادي الكبير
Pacific yew (*Taxus brevifolia*)، 793t، 794، 1242f الطقسوس الأطلسي
Pacinian corpuscle، 898t، 901f، 902 حويصلات باسيني
Pain، perception of، 881، 898t،900–901 الألم، إدراكًا
Pair-bonding، 929 تزاوج
voles، 1119–20، 1119f الخلد
Paired appendages، of fish، 686–87 زوجان من الزوائد للأسماك
Pair-rule genes، 382f، 385 جينات قانون – الأزواج
Pakicetus attocki، 423f *Pakicetus attocki*
paleoAP3 gene، in plants، 496–97، 496f جين *paleoAP3* في النباتات
Paleopolyploid، 477 تعدد المجموعة الأثري (الأحاثي)
Palila 1251f حسّون باليلا
Palindrome، 326 باليندروم
Palisade mesophyll، 737، 738f نسيج وسطي عمادي
Palmately compound leaf، 737، 737f ورقة مركبة راحية
Palm oil، 55 زيت النخيل
Pancreas، 862f، 921f، 964–65f، 965،970، 971f، 975–76، 977f بنكرياس
as endocrine organ، 923t، 936–38، 938f بوصفه عضو غدة صماء
secretions of، 970، 971f إفرازات
Pancreatic duct، 970، 971f قناة بنكرياسية
Pancreatic juice، 965، 970، 971f عصارة هاضمة بنكرياسية
Panspermia، 504 بذور الحياة
Panting، 1021 لهث
Pantothenic acid. *See* Vitamin B_5 حمض البانتوثينك، انظر فيتامين B_5
Papermaking، 726 صناعة الورق
Papillae، of tongue، 908، 908f حلمات، للسان
Papillomavirus، human، 535 فيروس، بابيلوما، الإنسان
Papuan kingfisher (*Tanysiptera hydrocharis*)، 440–41، 441f طائر الرفراف (*Tanysiptera hydrocharis*)
Papulae 677، 677f، 1001f بثرات
Parabasalids، 562f، 566–67، 567f نظير القاعدية
Parabronchi، 1006، 1007f قصبة جانبية
Paracrine regulator، 920، 920f، 924–25 منظم نظير الصماء
Paracrine signaling، 166، 167f إشارات جوارية
Paradise whydah، sexual selection، 1133f طائر فردوس الهدهد، انتخاب جنسي
Parallax 915 الزيغان
Paralog، 480 جين متوازي
Paramecium، 81f، 97، 97f، 572، 572f براميسيوم
competitive exclusion among species of، 1171، 1171f الإقصاء التنافسي بين أنواع
killer strains 573 سلالات قاتلة
life cycle of، 572f دورة حياة
predation by *Didinium*، 1174، 1174f الافتراس عن طريق *Didinium*
Paramylon granule، 568f حبيبة باراميلون
Paramyxovirus، 527t فيروس الحصبة
Paraphyletic group،، 458، 459f، 461، 461f مجموعة متوازية النشأة
Parapodia، 662 نظائر الأقدام
Parasexuality، 613 نظير الجنس
Parasite، 614 طفيلي
effect on competition، 1182 تأثير في التنافس
external، 1181، 1181f خارجي
internal، 1181 داخلي
manipulation of host behavior، 1181، 1181f التحكم الطفيلي في سلوك العائل
Parasitic plant، 781، 781f نبات متطفل
Parasitic root 731 جذر متطفل
Parasitism، 558، 1179، 1181 تطفل
brood، 1123، 1123f حضانة
Parasitoid، 1181 شبيه الطفيلي
Parasitoid wasp، 795–96، 796f دبابير متطفلة
Parastichopus parvimensis، 678f خيار البحر

ذو الثآليل *Parastichopus parvimensis*
Parasympathetic division, 870, 871f, 892–93, 893f قسم نظير الودي
Parathion, 880 باراثيون
Parathyroid gland, 921f, 923t, 934–35, 935f غدة جارة درقية
Parathyroid hormone (PTH), 923t, 935, 935f هرمون جار درقي (PTH)
Paratyphoid fever, 554 حمى شبيه التيفوئيد
Parazoa, 628, 629f, 636–37f, 638–39, 639f نظيرة الحيوانات
Parenchyma, 734f, 768f نسيج برنشيمي
Parenchyma cells,, 723–24, 724f, 725, 729 خلايا برنشيمية
Parental care رعاية أبوية
in birds, 461–62, 462f في الطيور
in crocodiles, 461–62, 462f في التماسيح
in dinosaurs, 461–62, 462f في الديناصورات
Parental investment, 1134 استثمار الآباء
Parent-offspring interactions, 1122–23, 1122f تفاعلات الآباء مع الأبناء
Parietal cells, 968, 969f, 975f خلايا جدارية
Parietal eye, 698 عين جدارية
Parietal lobe, 886–87f, 887 فص جداري
Parietal pleural membrane, 1008 غشاء الجنب الجداري
Parkinson disease, 881, 888 مرض الرعاش
Parnassius imperator, 675f *Parnassius imperator*
Parrot, 701t, 703 ببغاء
Parrot feather (*Myriophyllum spicatum*), 786 نبات ريشة الببغاء
Parsimony, principle of, 457–58, 457f مبدأ التقتير أو الاقتصاد
Parsnip, 731 جزر أبيض
Parthenogenesis, 1068, 1091 تكاثر عذري
Partial diploid, 550 خلية ثنائية التركيب الجيني جزئيًّا
Partial pressure, 1004, 1007 ضغط جزئي
Passeriformes (order), 701t, 703 Passeriformes (رتبة)
Passive immunity, 1046 مناعة سلبية
Passive transport, across plasma membrane, 93–97, 758f نقل سالب خلال الغشاء البلازمي
Pasteur, Louis 6, 6f, 1045 لويس باستور
Patent, gene-related, 366 براءة اختراع الجين
Paternity testing, 1137 اختبار الأبوة
Pathogen, 614, 1040 المُمرِض (مُسبب المرض) (العامل المُمرِض)
avirulent, 797 غير النشط
that invade immune system, 1063–64, 1064f الذي يغزو جهاز المناعة
Pattern formation, 370, 380–87, 381–86f تكوين النمط (التشكل الجنيني)
in *Drosophila*, 380–87, 381–86f في ذبابة الفاكهة
in plants, 387 في النباتات
Pavlov, Ivan, 1120 إيفان بافلوف
Pavlovian conditioning. *See* Classical conditioning، ارتباط بافلوف. انظر الارتباط التقليدي
Pax6 gene, 498–500, 499–500f جين *Pax6*
Payne, Robert, 1182, 1182f روبرت بين
PCB, 392 ثنائي الفنيل متعدد الكلور
PCNA. *See* Proliferating cell nuclear antigen, PCNA انظر الأنتيجين النووي للخلايا المتكاثرة
PCR. *See* Polymerase chain reaction, PCR. تفاعل أنزيم المبلمر المتسلسل
PDGF. *See* Platelet-derived growth factor PDGF، عامل النمو المُشتق من الصفائح الدموية
Pea, 722f, 735, 748, 750f, 754, 779f, 837 بازيلاء
Peach, 751f دراق
Peacock (Pavo cristatus), sexual selection, 1133, 1133f طاووس (Pavo cristatus)، الانتخاب الجنسي
Peacock worm 662 دودة الطاووس
Peanut 618 فستق العبيد
Pear, 724, 724f إجاص
Pearl, 655–56 لؤلؤ
Peat moss (*Sphagnum*), 588 طحلب الخُثّ (*Sphagnum*)
Peccary, 1203 قوطي
Pectin, 39 بكتين
Pectoral girdle, 946 الحزام الصدري
Pectoralis major muscle 862f العضلة الصدرية الكبرى
Pedicel, 598, 598f, 665f عنق
Pedigree analysis, 226, 226f, 240–41, 240f, 251 تحليل شجرة النسب
Pedipalp, 669 لامس قدمي
Peer review 8 مراجعة الأقران
Pelagic zone, 1223f منطقة الإقيانوس
Pelizaeus-Merzbacher disease, 246f Pelizaeus-Merzbacher disease
Pellagra, 980t البلاجرا (الجلد الخشن)
Pellicle 567–68, 568f, 571, 572f قشرة أو جليد
Pelvic bones, of baleen whale, 427, 427f عظام الحوض في حوت البالين
Pelvic girdle, 946 الحزام الحوضي
Pelvic inflammatory disease (PID), 556, 1083 مرض الالتهاب الحوضي (PID)
Pelvis, 710, 862f, 945f حوض
Pelycosaur, 696, 696f بيليكوسور (الزواحف الحوضية)
Penetration, of host by virus, 528 اختراق العائل بالفيروس
Penguin, 701t, 959, 1071f بطريق
Penicillin, 64, 71, 547, 613, 1032 بنسلين
Penicillium, 610, 613, 613f بنيسيليوم
Penis, 863f, 1073, 1073f, 1075f قضيب
Pennyroyal, 792 نعنع الماء
Pentaradial symmetry, 676 تماثل خماسي شعاعي
Peppered moth (*Biston betularia*)، العث المفلفل (*Biston betularia*)
industrial melanism and, 418–19, 418–19f الاصطباغ الصناعي بميلانين و
Peppermint, 792 نعنع
Pepsin, 114, 114f, 968, 975f, 976t أنزيم ببسين
Pepsinogen, 968, 969f, 975, 975f أنزيم مولد البيسين
Peptic ulcer, 555t, 556 القرحة المعدية
Peptidase, 976t ببتيديز
Peptide bond, 46, 46f, 283, 294–95f, 295, 297f رابطة ببتيدية
Peptide hormone, 921, 922–23t, 930 هرمون ببتيدي
Peptidoglycan, 511t, 543, 546, 546–47f ببتيدوجلايكان
Peptidyl transferase 283, 293 أنزيم الناقل إلى الببتيد (أنزيم ناقل الببتيديل)
Per capita resource consumption, 1164, 1164f مقدار الاستهلاك السنوي للمصادر
Peregrine falcon (*Falco peregrinus*), captive breeding of, 1257, 1257f الباز الجوال (*Falco peregrinus*)، التكاثر بالأسر
Perennial plant, 848, 848f نبات معمّر
Perforation plate, 725f صحيفة مثقبة
Perforin, 1041, 1042f, 1050 بروتين ثاقب
Pericardial cavity, 853, 853f تجويف شغافي
Pericarp, 750, 750f غلاف الثمرة
Pericentriolar material, 78 مادة حول المريكز
Pericycle 729f, 730, 730f, 779f حلقة محيطية (بريسيكل)
Periderm, 723, 734, 734f بشرة محيطة (أدمة محيطة)
Perilymph, 907 ليمف خارجي
Periodic isolation, 446 عزل دوري
Periodic table, 21, 22f الجدول الدوري
Periodontal ligament 967f أربطة حول سنية
Periosteum, 948, 948f سمحاق العظم
Peripatus, 631t *Peripatus*
Peripheral chemoreceptor, 910 مستقبل كيميائي خارجي (محيطي)
Peripheral membrane protein, 87, 87f, 92 بروتين غشائي محيطي (خارجي)
Peripheral nervous system, 860, 870, 871f, 891–94, 891–94f جهاز عصبي طرفي
Peripheral vascular disease, 342t المرض الوعائي الطرفي
Periplasmic space, 547f فراغ حول البلازمي
Perissodactyla (order), 520, 708t مفردة الحافر (رتبة)
Peristalsis, 968, 968f حركة دودية
Peritoneal cavity, 853, 853f تجويف بريتوني
Peritubular capillary 1031, 1031f شعيرة حول أنيبيبية
Periwinkle, 732f الونكة
Permafrost, 1220, 1232 جليد دائم
Pernicious anemia, 968, 980t فقر الدَّم الوبيل (الخبيث)
Peroxisome, 73, 73f جسم فوق الأكسيد (بيروكسيسوم)
Pesticide, 392, 1227, 1230 مبيدات حشرية (مبيدات الآفات)
Pesticide resistance, in insects, 403, 403f مقاومة مبيدات الآفات، في الحشرات
Petal, 598, 598f, 835f, 836, 836f بتلة
development of, 496–97, 496–97f تطور أل
Petiole, 732f, 736–37 عنق الورقة
Petrel, 701t النوء
Petunia, 844 بتونيا
PGK deficiency, 246f PGK deficiency
pH, 29–30 الرقم الهيدروجيني PH
of blood, 910, 1012–13, 1013f للدم
of cerebrospinal fluid, 910, 1010, 1010f للسائل الدماغي الشوكي
effect on enzymes, 52, 114, 114f تأثير الأنزيمات
pH scale, 29–30, 29f مقياس الرقم الهيدروجيني
of urine, 1032 للبول
PHABULOSA gene, in *Arabidopsis*, 736f جين *PHABULOSA*، في نبات رشاد الجدران
Phage. *See* Bacteriophage آكل. انظر آكل البكتيريا
Phage conversion, 528–29 التحول الفيروسي البكتيري
in *Vibrio cholerae*, 528–29 في البكتيريا المسببة للكوليرا *Vibrio cholerae*
Phagocytosis, 72, 100f, 101, 102t, 1041, 1041f, 1043f بلع خلوي (بلعمة)
Phagosome, 566, 1041 أجسام الابتلاع
Phagotroph, 566 ابتلاعية التغذية
Pharmaceuticals، مواد صيدلانية
applications of genetic engineering, 345–46 تطبيقات الهندسة الوراثية
from plants, 793t, 794–95, 1242 من النباتات
Pharyngeal pouch, 426f, 682–83, 683f جيوب بلعومية
Pharyngeal slits, 682, 682–83f, 1103 شقوق بلعومية
Pharynx, 649, 649f, 661, 682, 682f, 964–65f, 965, 967f, 1006f بلعوم
Phase change, in plants, 828–29, 829f تحول المرحلة، في النبات
Phase-contrast microscope, 62t مجهر التَّباين الطوري
PHAVOLUTA gene, in *Arabidopsis*, 736f جين *PHAVOLUTA* في رشاد الجدران
Pheasant, 701t التدرُّج
Phelloderm, 723, 734, 734f أدمة فلينية (فلودرم)
Phenotype, 224, 404 الطراز الظاهري
Phenotype frequency, 398f, 399 تكرار الطراز الشكلي
Phenotypic ratio, 224–27 نسبة الطراز الظاهري (المظهري أو الشكلي)
Phenylalanine, 46 فتل ألانين
Phenylalanine hydroxylase 247t أنزيم فينيل الأنين هيدروكيسيليز
Phenylketonuria (PKU), 247t, 252 مرض فينيل كيتونيوريا (PKU)
Phenylthiocarbamide (PTC) sensitivity, 225t تذوق الفينيليثيوكاربامايد (PTC)
Pheromone, 436, 675, 920, 1127–28, 1141 فيرمون (فرمون)
in ferns, 821 في السرخسيات
Phloem, 588, 719, 725–26, 726f, 730f, 733–34f, 764f لحاء
pressure-flow theory of, 770, 770f نظرية التدفق بالضغط
primary 721f, 729f, 730, 733f أولي
secondary, 721f, 733f ثانوي
transport in, 769–70, 769–70f النقل في
Phloem loading, 770 تحميل اللحاء
Phlox, 840 زهرة القبس
Phoronida (phylum), 664–65, 665f الفورونيد (قبيلة)
Phosphatase, 168 محلل الفوسفات
Phosphate, inorganic, 110, 1194, 1194f فوسفات لاعضوي
Phosphate group, 34, 34f, 55, 258–59 مجموعة الفوسفات
Phosphodiesterase 914, 914f فوسفوداي إستريز
Phosphodiester bond, 41, 42f, 259–60, 259–60f رابطة فوسفات ثنائية الإستر
Phosphoenolpyruvate, 126f, 160–62, 162f فسفوانيول بيروفيت
Phosphoenolpyruvate carboxylase, 160–62 أنزيم نازع كربوكسيل فوسفوانيول بيروفيت
Phosphofructokinase, 135, 135f فوسفو فركتوكاينيز
Phosphoglucoisomerase, 126f فوسفو جلوكوز آيزوميريز
2-Phosphoglycerate, 126f 2-فوسفوجلسيريت
3-Phosphoglycerate, 126f, 157–59, 158f 3-فسفوجلسيريت

Phosphoglycerokinase 126f فوسفو جلسيريت كاينيز
Phosphoglyceromutase 126f فوسفو جلسيريت ميوتيز
Phospholipase 178f محلل الدهون المفسفرة
Phospholipid, 35t, 55, 86 الدهون المفسفرة
in membranes, 55–56, 56f, 86–87, 87f, 89–90 في الأغشية
structure of, 55, 56f, 86,86f, 89 تركيب
Phosphorus الفوسفور
fertilizer, 1194, 1194f سماد
in plants, 765, 776, 777t,778, 780 في النباتات
polluted lakes 1223 بحيرات ملوثة
Phosphorus cycle, 1194, 1194f دورة الفوسفور
Phosphorylase kinase, 179, 179f مفسفر مضيف الفوسفات
Phosphorylation, of proteins, 167–68, 168f, 197–99, 202, 804, 873f, 927–28, 927f فسفرة البروتينات
Phosphotyrosine, 173 تايروسين المفسفر
Photic zone, 1221, 1221f, 1223f منطقة ضوئية
Photoautotroph, 553 ذاتية التغذية ضوئية
Photoefficiency, 149 الكفاءة الضوئية
Photoelectric effect, 148 التأثير الكهروضوئي
Photoheterotroph, 553 مخلوق ضوئي غير ذاتي التغذية
Photolyase, 273–74, 273f أنزيم التحليل الضوئي (فوتولاييز)
Photomorphogenesis, 802f, 808, 831 تشكل ضوئي (تشكل عضوي ضوئي)
Photon, 147–48 فوتون
Photoperiod, 830–32, 830–32f فترة ضوئية
Photophosphorylation، الفسفرة الضوئية
cyclic, 153, 153f, 156 الحلقية
noncyclic, 154–55, 155f غير الحلقية
Photopigment, 912–13, 912f صبغة ضوئية
Photopsin 912–13 فوتوبسين
Photoreceptor, 910, 910f مستقل ضوئي
sensory transduction in, 913–15, 914f تحويل الإشارة الحسّية في
in vertebrates, 912–13, 912–13f في الفقريات
Photorepair 273–74, 273f إصلاح ضوئي
Photorespiration, 160–62, 160–62f, 782, 782f التنفس الضوئي
Photosynthesis, 106–7, 143–62, 1197 البناء الضوئي
anaerobic, 140 لا هوائي
anoxygenic, 144, 541–42, 553 لاأكسجيني
in bacteria, 64, 64f, 147,153, 153f في البكتيريا
C_3, 158, 160–62, 161–62f, 783 نوع C_3
C_4, 60–62, 161–62f, 782–83, 782f نوع C_4
Calvin cycle, 157–60, 158f, 782 حلقة كالفن
in carbon cycle, 1190–91, 1190f حلقة الكربون
discovery of 146–47 اكتشاف
electron transport system in, 152 نظام نقل الالكترون في
evolution of, 136–37, 140, 153 تطور
global climate change and, 782–83, 782–83f تغير المناخ العالمي
light-dependent reactions of, 152–57, 153–57f التفاعلات المعتمدة على الضوء
oxygen from, 144–45 الأكسجين من
oxygenic 542, 553 أكسجيني
rate of, 782–83 معدل
saturation of, 150–51, 151f إشباع
soil and water in 146 التربة والماء في
summary of, 144–45 تلخيص
Photosynthetic pigments, 147–50 صبغات البناء الضوئي
absorption spectra of, 148–49, 148f طيف الامتصاص
Photosystem, 145, 150–52, 151f النظام الضوئي
architecture of 150–52, 151–52f بناء
of bacteria, 153, 153f في البكتيريا
of plants, 153–55, 154–57f في النبات
Photosystem I, 153–55, 155–56f, 157, 157f, 159f النظام الضوئي I
Photosystem II, 153–55, 155–56f, 157, 157f, 159f النظام الضوئيII
Phototaxis انتحاء ضوئي
negative, 1125 سلبي
positive, 1125 إيجابي
Phototroph, 566 ضوئية التغذية
Phototropin, 805, 805f, 831 فوتوتروبين
Phototropism, 802–5, 805f تأود ضوئي
auxin and, 816f الأوكسين و
negative, in *Drosophila*, 409, 409f سلبي، في نبات ذبابة الفاكهة
positive, in stems, 805, 805f إيجابي في السيقان
pH-tolerant archaebacteria, 512 البكتيريا القديمة المتحملة للتغير في الأس الهيدروجيني
Phycobilisome, 150, 575 أجسام فايكوبيلين
Phycobiloprotein 150 فيكوبيلوبروتين
Phycocyanin, 575 فايكوسيانين
Phycoerythrin, 575 فايكو إريثرين
Phyllotaxy, 732 تصنيف ترتيب الأوراق
Phylogenetics, 461–62, 462–66f النُّشُوئية
Phylogenetic species concept, 460–61, 461f النوع المعتمد على تاريخ نشوء الأنواع
Phylogenetic tree, 12 شجرة نشوء الأنواع
Phylogeny, 454, 454f تاريخ نشوء النوع (شجرة النشوء)
of animals, 629f في الحيوانات
based on rRNA sequences, 481–82 يعتمد على تسلسل rRNA
of fungi, 607f في الفطريات
of invertebrates, 636–38, 636–37f في اللافقريات
protostome أولية الفم
rRNA, 636, 637f RNA الرايبوسومي
traditional, 636, 636f تقليدية
Phylum, 508f, 509 قبيلة
Physical map, 350, 352–53 خريطة طبيعية
correlation with genetic map, 352–53 العلاقة مع الخريطة الجينية
landmarks on 332 المعالم على
types of, 350–51, 350–51f أنواع
Physical training, 958 تدريب حركي
Physiology, adaptation to environmental change, 1146 فسيولوجي، التكيف مع التغير البيئي
Phytoaccumulation 785f التجميع النباتي
Phytoalexin, 798 فايتوأليكسين
Phytochrome, 802–3, 802f, 831 فايتوكروم
-expression of *light-response* genes, 803–4, 804f التعبير عن جين الاستجابة للضوء
Phytodegradation, 785f التحليل النباتي
Phytoestrogen 793t, 794 إستروجين نباتي
Phytophthora infestans, 575 *Phytophthora infestans*
Phytoplankton, 1220–21, 1223, 1225 عوالق نباتية
Phytoremediation, 784–86, 785–86f المعالجة النباتية للملوثات
for heavy metals, 786, 786f العناصر الثقيلة
for trichloroethylene, 784–85, 785f ثلاثي كلور الإيثلين
for trinitrotoluene, 786 ثلاثي نيتروتولوين
Phytovolatilization 785f التبخير النباتي
PI gene, in plants, 496–97, 496–97f جين *PI* في النباتات
Piciformes (order), 701t Piciformes (رتبة)
Pickling, 52 تخليل
PID. *See* Pelvic inflammatory disease PID. انظر مرض الالتهاب الحوضي
Pied flycatcher 439, 439f صائد الذباب متعدد الألوان
Piezoelectric effect, 950 التأثير الكهربائي للضغط
PIF. *See* Prolactin-inhibiting factor PIF. انظر العامل المثبط لبرولاكتين
Pig, 708t, 964 خنزير
transgenic, 346 عابر للجينات
Pigeon, 701t, 1121, 1141f حمامة برية
homing instinct, 1125 ذات غريزة الوطن
Pigment, 147 صبغة
bile. *See* Bile pigment عصارة صفراوية. انظر صبغة صفراوية
photosynthetic. *See* Photosynthetic pigments، بناء ضوئي. انظر صبغات البناء الضوئي
Pika, 708t البيكة
Pikaia, 632f *Pikaia*
Pike cichlid (*Crenicichla alta*), 410–11, 410f سمكة البلطي المستدقة (*Crenicichla alta*)
Pilbara craton, 540–41 نواة القشرة القارية لبلبارا
Pillbug, 671 قمل الخشب
Pilobolus, 604f, 607t بايلوبولس
Pilus, 63f, 528–29, 548, 549f خيط شعري (هدب) (زائدة)
Pine, 589t, 594–95, 594f, 1220 صنوبر
Pineal gland, 886f, 921f, 923t, 939 غدة صنوبرية
Pineapple, 162, 162f, 751f, 818 أناناس
Pine cone, 749, 749f مخروط الصنوبر
Pine needle, 594 إبرة الصنوبر
Pinna 904f صيوان الأذن
Pinnately compound leaf, 737, 737f ورقة مركبة ريشة
Pinocytosis, 100f, 101, 102t شرب خلوي
Pinworm (*Enterobius*), 630t, 650 دودة دبوسية (*Enterobius*)
Pistil, 837 مدقة الزهرة
Pistillate flower, 843, 843f زهرة أنثوية
Pit(s) (fruit), 751f نقرة (نقر) (الثمرة)
Pit(s) (tracheids) 725, 725f نقرة (نقر) (القصيبات)
Pitch (sound), 904–5f, 906 حدة (الصوت)
Pitcher plant (*Nepenthes*), 738, 780, 780f نبات الدورق (*Nepenthes*)
Pith, 729f, 730, 733, 733f نخاع
Pit organ, 898t, 916, 916f عضو النقرة
Pituitary dwarfism, 933 قزمية النخامية
Pituitary gland, 862f, 885–86f, 888, 921f غدة نخامية
anterior, 928, 929–33, 931–32f, 1075 أمامية
posterior, 928–29, 929f, 1034–35 خلفية
Pit viper 916, 916f أفعى النقرة السامة
PKU. *See* Phenylketonuria PKU. انظر فينيل كيتونيوريا
Placenta, 704, 704f, 1072, 1094, 1108, 1111f المشيمة
formation of, 1108 تكوين
functions of, 1108 وظائف
hormonal secretion by, 1110, 1110f الإفراز الهرموني عن طريق
structure of, 1108f تركيب
Placental mammal, 520, 520f, 707, 707f, 708t, 1072, 1072f ثديي مشيمي
marsupial-placental convergence, 428, 428f التقاء تطوري، ثديي جرابي
Placoderm, 687t, 688 صفائحية الجلد
Placozoa 629f حيوانات صفائحية
Plague, 365t, 555t طاعون
Planarian, 630t, 644–47 بلاناريا
eyespot of, 498, 498f, 500, 500f بقعة عين
Plankton 671, 671f عوالق
Plant(s). *See also* Flowering plant نبات (نباتات). انظر أيضًا نبات زهري (مزهر)
annual, 812, 848, 848f حولي
asexual reproduction in, 845–46, 846–47f تكاثر لاجنسي في
biennial, 848 ثنائية الحول
body plan in, 717–38 خطة الجسم في
carnivorous, 780–81, 780–81f آكلة الحيوانات
circadian clocks in, 805, 810, 810f, 830 الساعات (الإيقاعات) اليومية
classification of, 460, 460f, 516f تصنيف
cloning of, 846–47, 847f استنساخ
coevolution of animals and plants, 795, 1175, 1180 التطور المترافق للحيوانات والنباتات
coevolution of insects and plants, 792, 840 التطور المترافق للحشرات والنابتات
coevolution with herbivores, 1175 التطور المرافق مع العاشبات
development in, 372–73, 390–92, 391f التكوين الجنيني في
embryonic, 741–48 جنيني،
establishment of tissue systems, 744–47, 745–47f تحديد الأنظمة النسيجية
food storage, 748, 748 تخزين الطعام
fruit formation, 748,750–52, 750–52f تكوين الثمرة
morphogenesis, 390, 390f,747–48, 747f التشكّل
seed formation, 748–49, 749f تكوين البذور
dormancy in, 810–12, 811–12f, 824, 824f سكون النبات
under drought stress, 767–68, 768f تحت إجهاد الجفاف
evolution of, 387, 516–18, 516–18f, 593, 596–97, 597f تطور
land plants, 516f, 582–83 نباتات اليابسة
global climate change and, 782–83, 782–83f, 1234 تغير المناخ العالمي
gravitropism in, 806–8, 806–7f التأود الأرضي في
heliotropism in, 810, 810f تتبع الشمس

heterozygosity in، 397 اختلاف الجينات في
hyperaccumulating 786 ذو قدرة عالية على التراكم والتجميع
leaves of. *See also* Leaf. 736–37،
736–38f. أوراق. انظر أيضًا ورقة
life cycles of، 583–84، 583f دورات الحياة لـ
life span of، 847–48، 848f فترة حياة
nutrient requirements of، 776–78،
777–78f، 777t احتياجات غذائية
nutritional adaptations in، 779–81،
780–81f تكيفات غذائية
organization of plant body، 718f تنظيم جسم النبات
parasitic، 781، 781 f متطفل
pattern formation in، 387 تكوين النمط
perennial، 848، 848f معمر
photosystems of، 153–55، 154–57f أنظمة ضوئية لـ
photomorphogenesis in، 802، 802f
153–55، 154–57f عملية التشكل الضوئي
phototropism in، 802–3، 805f التأود الضوئي في
phytoremediation، 784–86، 785–86f المعالجة النباتية للملوثات
polyploidy in، 441–42، 441–42f،
475، 477–86، 477f التعدد الكروموسومي في
primary growth in 720، 733f النمو الأولي
primary plant body 720 الجسم الأولي للنبات
primary tissues of، 720 الأنسجة الأولية
reproduction in، 827–48 التكاثر في
responses to flooding 768 ، الاستجابة للغمر
roots of، Sea also Root، 727–31 جذور الـ. انظر الجذر
under saline conditions، 768–69، 769f تحت ظروف الملوحة
secondary growth in، 720، 730، 733f النمو الثانوي في
secondary metabolites of، 793t،
794–95 نواتج الأيض الثانوية
secondary tissues of، 720 أنسجة ثانوية
sensory systems in، 801–24 أجهزة الإحساس في
sexual life cycle in، 206، 207 f دورة الحياة الجنسية في
stem of، also Stem 732–35، 732–35f، ساق الـ. انظر الساق
thermotolerance in، 812–13 تحمل حراري
thigmotropism in، 808–10 تأود لمسي في
tissue culture، 847، 847f زراعة الأنسجة
tissues of، 721–26، 722–25f أنسجة
transgenic. *See* Transgenic plants عابرة للجينات، انظر نباتات عابرة للجينات
transport in، 757–70 النقل
turgor movement in، 809–10،
809–10f حركة الامتلاء في
vascular. *See* Vascular plant وعائي. انظر النبات الوعائي
wound response in، 796–97، 797f استجابة الجرح في
Plantae (kingdom)، 13f، 14، 510،
513f، 514 t النبات (مملكة)
Plant breeding، 420–21، 420f، 838 تكثير النباتات
Plant cells خلايا نباتية
cell wall of، 67f، 81، 81f، 390، 718،
719f، 822 الجدار الخلوي
cytokinesis in، 196، 196f انقسام السيتوبلازم في
structure of، 67f، 82t تركيب الـ
Plant defenses، 789–99 دفاعات النبات
animals that protect plants، 795–96،
795–96f الحيوانات التي تحمي النباتات
against herbivores، 1175، 1175f ضد العاشبات
pathogen-specific، 797–98، 797 - 98f نوعية ضد العامل الممرض
physical defenses 790–91، 790 - 91 f دفاعات فيزيائية
toxins، 792–95، 792–94f، 793t سموم
Plant disease، 789–99 أمراض النبات
bacterial، 554، 797f بكتيرية
fungal، 617–18، 790–91، 791 f،
797 f فطرية
nematodes، 790، 791f ديدان خيطية
viral، 797f فيروسية
Plant growth-promoting rhizobia، 791 بكتيريا جذرية مشجعة لنمو النبات
Plant hormone، 390، 813–24 هرمونات نباتية
functions of، 814t وظائف الـ
that guide plant growth، 813 التي توجه نمو النبات
production and location 814t الإنتاج والموقع
transport in phloem، 769–70f، 770 النقل في اللحاء
Plantlet، 738 نبات صغير
adventitious، 846، 846f عرضية
Plant receptor kinase، 172 مفسفر مستقبل النبات
Plant spacing، 803 المسافات بين النباتات
Planula larva، 640، 642–43 يرقة رحالة
Plasma، 993f، 997 بلازما
Plasma cells، 1047t، 1052 خلايا بلازمية
Plasma membrane، *See also* Lipid bilayer
63، 67f، 79t، 85، 726f. الغشاء البلازمي. انظر أيضًا الدهون ثنائية الطبقة
active transport across 97–100 النقل النشط خلال
of archaebacteria، 64، 543 في البكتيريا القديمة
of bacteria، 543 في البكتيريا
bulk transport across، 100–101 النقل الحجمي خلال
components of، 88t، 89–93 مكونات
electron microscopy of، 88–89، 89f المجهر الإلكتروني
of eukaryotes، 66f حقيقية النوى
fluid mosaic model، 86، 86–87f،
89–90 النموذج الفسيفسائي السائل
infolding of 563، 563f انثناء
passive transport across، 93–97 النقل السلبي خلال
of prokaryotes، 63f، 64 بدائية النوى
structure of، 63 تركيب الـ
Plasma proteins، 976، 993، 997 بروتينات البلازما
Plasmid، 542 البلازميد
antibiotic resistance genes on، 552–53 جين حساس للمضادات الحيوية
cloning vector، 328–29، 329–30f حامل استنسال
Plasmodesmata، 67f، 180t، 182،182f،
586، 726، 758،758f، 764f بلازمودسماتا
Plasmodial slime mold، 578، 578f فطر غروي بلازمودي
Plasmodium، 359، 570f بلازموديوم (*Plasmodium*)
evasion of immune system، 1063 تهرب من جهاز المناعة
Plasmodium (slime mold)، 578، 578f بلازموديوم (فطر غروي)
Plasmodium falciparum، 407، 407f،
485، 485f، 795 *Plasmodium* falciparum
genome of، 355f، 473t، 485 المحتوى الجيني
Plasmolysis، 759، 761f بلزمة
Plastic pollution، 1230 تلوث بلاستيكي
Plastid، 75 بلاستيدة
Plastocyanin، 155، 155–56f بلاستوسيانين
Plastoquinone، 154، 155–56f بلاستوكوينون
Plastron، 698 صدر
Platelet(s)، 200، 858، 997–99f، 999 صفيحة دموية (صفائح دموية)
Platelet-derived growth factor (PDGF)،
172، 200–201 عامل النمو المشتق من الصفائح الدموية (PDGF)
Platelet plug، 999f، 1000 سدادة الصفائح الدموية
Platyhelminthes (phylum)، 629f، 630t،
637، 637f، 644–47،645–47f ديدان مسطحة (ديدان مفلطحة) (قبيلة)
Platyzoa، 619، 629f، 637، 637f حيوانات مفلطحة
Pleiotropic effect، 230t، 231، 412 ظاهرة التأثير المتعدد للجينات
Plesiomorphy 456 تشابه شكلي
Plesiosaura (order) 426، 695t أقارب الزواحف (رتبة)
Pleural cavity، 853، 853f، 1008 تجويف بلوري (تجويف الجنب)
Pleural membrane غشاء الجنب
parietal، 1008 الجداري
visceral، 1008 الحشوي
Plexus، 965f ظفيرة
Plover، 701t زقزاق
Plum، 751f خوخ
Plumatella، 630t، 664f *Plumatella*
Plume worm، 662 دودة ريشية
Plumule 753f ريشة
Pluripotent stem cells، 372، 999 خلايا جذعية متعددة القدرة (القدرات)
Pluteus larva 490، 490f يرقة الحامل
Pneumatophore، 730–31f، 731، 768،
769f جذور تنفسية (حوامل تنفسية)
Pneumocystis carinii. *See Pneumocystis carinii*
Pneumocystis jiroveci Pneumocystis jiroveci
Pneumocystis jiroveci، 618، 1064 *Pneumocystis jiroveci*
Pneumonia، bacterial، 554، 555t ذات الرئة - بكتيري
Poa annua، 1153–54، 1153t، 1154f *Poa annua*
Pocket mouse فأر الجيب
coat color in، 403، 403f لون الفراء
urine of، 1028 بول
Pocket protein"، 202" بروتين الجيب
Podia 577، 577f أقدام
Poikilotherm، 1019 حيوان متغير الحرارة
Poinsettia، 737، 831، 831f، 841 بونسيته
Point mutation، 298–99 الطفرة النقطية
Point-source pollution 1227 تلوث معروف المصدر
Poison-dart frog 1071f، 1176، 1176f ضفدع السهم السام
Poison ivy، 1059–60 سموم اللبلاب
Poisonous spider، 669–70، 670f العنكبوت السام
Polar bear، 959، 1147 دب قطبي
Polar body، 1078، 1078f،1091،
1091f جسم قطبي
Polar ice 1216f، 1217، 1234 جليد (ثلج) قطبي
Polarity، in development، 380 القطبية، في التكوين الجيني
Polarized *Charac*ter states، 455- 56 بلورة الحالات
Polar microtubule، 187f، 195f أُنيبيب قطبي
Polar molecule 24 جزيء مستقطب
Polar-night jet، 1231 تيار قطبي ليلي
Polar nucleus، ، 599، 599f، 742f، 839،
839f، 844–45f نواة قطبية
Polio، 527t شلل
Poliovirus، 515f، 525–26، 525–26f فيروس شلل الأطفال
Pollen، 165، 595f حبوب اللقاح
dispersal of، 405، 405f انتقال
Pollen grain، 593، 594–95، 595f،
599f، 838–39، 839f، 844f حبة تفاح
formation of، 599–600، 599f،
838–39، 838f تكوين
Pollen tube، 593، 595، 595f، 600،
742، 742f، 839، 844–45،844–45f أنبوب لقاح
Pollination، 595f، 598، 600، 839–
44، 839–44f التلقيح
by animals 840–42، 840–42f عن طريق الحيوانات
by bats، 841، 1178، 1178f، 1253–
54، 1254f عن طريق الخفافيش
by bees، 840–41f، 843f عن طريق النحل
by birds، 840–41، 841f عن طريق الطيور
by insects، 840، 840–41f، 1171 عن طريق الحشرات
by wind، 840، 842، 842f عن طريق الرياح
Pollinator، 593، 839–40 ملقح
Pollock، 1252، 1253f سمك البلوق
Pollution، 1227–31 تلوث
diffuse، 1227 مشتت
of freshwater habitats، 1227–28 بيئات المياه العذبة
habitat loss and، 1247 ضياع البيئة و
phytoremediation، 784–86، 785–86f المعالجة النباتية
point-source، 1227 معروف المصدر
Polyandry، 1136 تعدد الذكور
Poly-A polymerase 288 أنزيم مبلمر عديد الأدنين
Poly-A tail، of mRNA، 288، 288f ذيل عديد الأدنين، في mRNA
Polychaeta (class)، 661–62، 662f عديد الأشواك (طائفة)
Polychaete، 630t، 660f، 662، 662f عديد الأشواك
Polyclonal antibody، 1061 جسم مضاد (عديد السلالة)
Polydactyly، 225t، 401 تعدد الأصابع
Polygenic inheritance، 230–31، 230t وراثة متعددة الجينات
Polygyny، 1136 تعدد الإناث
Polymer، 35، 36f بوليمر
Polymerase، 45t مبلمر (بوليميريز)
Polymerase chain reaction (PCR)،
337–38، 337f تفاعل إنزيم المبلمر المتسلسل (PCR)
applications of، 338 تطبيقات
procedure for 338 إجراءات
Polymorphism، 246، 397 التعدد الشكلي
in DNA sequence، 334 في تسلسل DNA
in enzymes، 397 في الأنزيمات
Polyp، of cnidarians، 640، 640f،
642–43، 642f بوليب، اللاسعات
Polypeptide، 36f، 46 عديد الببتيد
Polyphyletic group، 458، 459f مجموعة

متعددة الأصول
Polyphyletic origin hypothesis, for origin of metazoans, 632 فرضية المنشأ متعدد الأصول عن أصل الحيوانات البعدية
Polyplacophora (class), 657–58, 658f حاملة الصفائح المتعددة (طائفة)
Polyploidization, 477–78 عمليات تعدد المجموعة الكروموسومية
Polyploidy, 441, 475, 477, 477f, 484, 1090 تعدّد المجموعة الكروموسومية
alteration of gene expression, 479 تغيّر التعبير عن الجينات
elimination of duplicated genes, 478–79, 478f إزالة الجينات المتضاعفة
synthetic polyploids, 477 تعدد مجموعة كروموسومية مخلق
speciation through, 441–42, 442f التنوع من خلال
transposon jumping in, 479 الجينات القافزة في
Polysaccharide, 39 سكر عديد التسكر
digestion of, 971, 976t هضم
Polyspermy, 1090 تعددية النطف
PolyU 281 متعدد اليوراسيل
Polyubiquitination, 322 متعدد اليوبيكوتين
Polyunsaturated fatty acid, 54, 54f حمض دهني متعدد غير مشبع
Pond, 1221–22, 1221–22f بركة
Pons, 885, 885t, 886f قنطرة
Popcorn, 748 ذرة بيضاء
Poplar (*Populus*), 437 الحور (*Populus*)
Population 3f, 4, 1148 مجموعة سكانية، جماعة
age structure of, 1152 التركيب العمري
change through time, 1153–54 تغيّر خلال الوقت
crowded, 1158 مُزدحم
metapopulations, 1151, 1151f فوق الجماعات
survivorship curves for, 1153–54, 1154f منحنيات البقائية لـ
Population cycle, 1159–60, 1160f دورة الجماعة
Population dispersion توزيع الجماعة
clumped spacing, 1150, 1150f التوزيع التكتلي
habitat occupancy and 1151 احتلال البيئة و
human effect on 1149 تأثير البشر في
mechanisms of 1149 آليات
randomly spaced 1150, 1150f التوزيع العشوائي
uniformly spaced, 1150, 1150f التوزيع المتناسق (المنتظم)
Population ecology, 1145–64 علم بيئة الجماعات
Population genetics 397 وراثة المجموعات السكانية
Population growth نمو الجماعة
factors affecting growth rate, 1152, 1152f عوامل مؤثرة في معدل النمو
in hotspots, 1241–42, 1241f في المواقع الساخنة
limitations by environment, 1156–58 الحدود البيئية
rate of 1158–60 معدل
Population pyramid, 1162–63, 1162f هرم الجماعة
Population range 1148, 1148f, 1151 نطاق الجماعة
expansion and contraction of, 1148–49, 1148–49f التمدد والتقلص لـ
Population size حجم الجماعة
density-dependent effects on, 1158–59, 1158–59f تأثيرات معتمدة على الكثافة
density-independent effects 1159, 1159f تأثيرات غير معتمدة على الكثافة
extinction of small populations, 1254–55, 1254–55f انقراض الجماعات الصغيرة
P orbital, 20, 20f, 22 مدار p
Porcupine, 704, 708t الشّيهم (النيص)
Pore protein, 93, 93f بروتين الثقب
Porifera (phylum) 628, 629f, 630t, 636, 637f, 638–39, 639f مثقبات (الإسفنجيات) (قبيلة)
Porin, 48, 547f بورين
Porphyrin ring, 149, 149f حلقة بورفيرين
Porpoise, 708t خنزير البحر
Portal system, 930 النظام البابي
Portuguese man-of-war, 642 رجل الحرب البرتغالي
Positive feedback loop, 866, 866f, 932, 1159 دورة التغذية الراجعة الإيجابية
Positive gravitropism, 807 جذب أرضي موجب
Positive phototaxis, 1125 انتحاء ضوئي إيجابي
Positive pressure breathing, 1005, 1005f تنفس بطريقة الضغط الموجب
Positive-strand virus, 526 الفيروس موجب الشريط
Postanal tail, 682–83, 682f ذيل خلف الشرج
Posterior end, 624, 624f نهاية خلفية
Posterior pituitary, 921f, 928–29, 929f نخامية خلفية
Postganglionic neuron, 892, 892f عصبون بعد عقدي
Postnatal development, 1111–12, 1112f تطور الجنين
Postsynaptic cells, 875f, 878, 879f, 881–82, 883f خلايا بعد تشابكية
Posttranscriptional control, 317–21, 317–20f التنظيم الذي يتم بعد النسخ
alternative splicing of primary transcript, 290, 319, 319f الوصل البديل لنسخة أولية
RNA editing, 319–20 تحرير RNA
small RNAs 317, 317f RNAs الصغير
Posttranscriptional modification, 288, 288f تعديلات ما بعد الاستنساخ
Postzygotic isolating mechanisms, 435, 435t, 437, 437f آليات العزل بعد الزيجوتية
Potassium بوتاسيوم
in action potential, 875–77, 876–77f في جهد الفعل
in extracellular fluid, 1024 في السائل خارج خلوي
blood, 1036 الدم
in cytoplasm and extracellular fluid, 873t في السيتوبلازم والسائل خارج خلوي
in guard cells, 766–67, 766f في الخلايا الحارسة
in plants, 765, 776, 777t في النباتات
in resting membrane potential, 872–73, 873–74f في فرق جهد الراحة للغشاء
secretion in kidney 936, 1032, 1034, 1034f, 1036 الإفراز في الكلية
Potassium channel, 88t, 170, 893 قناة البوتاسيوم
voltage-gated, 875 المبوبة بفرق الجهد
Potato, 735, 783, 819, 845 بطاطا
eye of, 735, 846 عين
genome of, 477f المحتوى الوراثي لـ
Irish potato famine, 575 مجاعة البطاطا الأيرلندية
Potential difference, 872 فرق جهد كهربائي
Potential energy, 20, 106, 106 f طاقة الوضع
Power of Movement of Plants, The (Darwin), 813f قوة حركة النباتات، (داروين)
Power stroke, 954 شوط القوة
Poxvirus 526f فيروس الجدري
Prader-Willi syndrome, 250–51 متلازمة بريدر - ويلي
Prairie, 1219 مروج
Prairie chicken (*Tympanuchus cupido pinnatus*), 1255, 1255f دجاج البراري (*Tympanuchus cupido pinnatus*)
Precapillary sphincter 992f عاصرة قبل شعيرية
Precipitation (antigen-antibody reaction), 1054, 1054f الترسيب (تفاعل مولد الضد- الجسم المضاد)
Precipitation (rain), 1191f, 1192, 1195, 1217, 1217f هطل (مطر)
acid. *See* Acid precipitation حمض. انظر الهطل الحامضي
effect of global warming on, 1234 تأثير الاحتباس الحراري
rain shadow, 1215, 1215f ظلال المطر
Precocial young, 1136 مبكرة النضج
Predation, 1174 افتراس
evolution of prey population, 410–11, 410–11f تطور جماعة الفريسة
marine, evolution of 428, 429f بحري، تطور
population cycles and, 1160 دورات الجماعة و
prey populations and, 1174–75 جماعات الفريسة و
reduction of competition by, 1182, 1182f التقليل من التنافس عن طريق
species richness and, 1207 غنى الأنواع و
vision in, 915 الرؤية في
Predator, 1158, 1174 مفترس
animal defenses against, 1176–77, 1176–77f دفاعات الحيوان ضد
predator-prey oscillations, 1160, 1160f تذبذب المفترس - الفريسة
search image for prey, 406, 406f صورة بحث نمطية للفريسة
selection to avoid, 402–3, 403f الانتخاب لتجنب
in trophic cascade, 1203 في شلال غذائي
Predator avoidance, 402–3, 403f, 1132, 1142, 1142f تجنب المفترس
Prediction, 5f, 6 تنبؤ
Prednisone, 936 بردينسولون
Preganglionic neuron, 892, 892f عصبون قبل عقدي
Pregnancy, 1107–10, 1108–11f حمل
high-risk, 251–52 عالي الخطورة
Rh incompatibilities in, 1060 عدم تطابق العامل الرايزيسي في
Pregnancy test, 1061–62, 1062f فحص الحمل
Premature labor, 925 مخاض مبكر (قبل الأوان)
Premature ovarian failure, 1084 انتهاء عمل المبيض المبكر
Premolar, 705f, 966, 966f قبل الطاحن
Pre-mRNA splicing, 289, 319, 319f وصل سابق mRNA
Prenatal diagnosis,, 251–52, 251–52f التشخيص قبل الولادة
Pressure, detection of, 902 الضغط، رصد
Pressure-flow theory, of phloem نظرية التدفق بالضغط، النقل في اللحاء
transport, 770, 770f نقل
Pressure potential, 759–60, 760f قدرة الضغط
Pressure-tolerant archaebacteria, 512 البكتيريا القديمة المتحملة للضغط
Presynaptic cells, 878 خلايا قبل تشابكية
Prey, فريسة
predator-prey oscillations, 1160, 1160f تذبذب المفترس - الفريسة
vision of, 915 رؤية
Prezygotic isolating mechanisms, 435–37, 435–36f, 435t آليات العزل قبل الزيجوتية
PR gene, 798 جين *PR*
Priapulida, 629f, 650 ديدان خرطومية
Prickly pear, 735f, 1175 الصبار الشوكي
Priestly, Joseph, 146 برستلي
Primary carnivore, 1196, 1197–98f, 1199, 1201–2, 1204f آكل لحوم أولي
Primary cell wall, 81, 81f جدار خلوي أولي
Primary growth, in plants, 720, 733f النمو الأولي، في النباتات
Primary immune response, 1055f, 1057- 58, 1057 f الاستجابة المناعية الأولية
Primary induction, 1107 تحفيز أولي
Primary lymphoid organs, 1046–48, 1047–48f أعضاء ليمفية أولية
Primary meristem, 720, 747 المرستيم الأولي
Primary mesenciyme cells, 1095, 1095f خلايا ميزنكيمية أولية
Primary motor cortex 887, 887f قشرة حركية أساسية
Primary mycelium, 613 غزل فطري أولي
Primary oocyte, 1076, 1078f خلية بيضة ابتدائية
Primary phloem, 721f, 729f,730, 733f لحاء أولي
Primary plant body, 1196, 1198f, 1201–5, 1202f, 1204f الجسم الأولي للنبات
Primary producer, 720 منتج أولي
Primary productivity, 1168, 1197, 1204f, 1205–6,1206 ff, 1217, 1217 f إنتاجية أولية
gross, 1197 إجمالية
net, 1197, 1199, 1199f صافية
Primary somatosensory cortex, 887, 887f قشرة حسية بدنية أساسية
Primary spermatocyte, 1073f, 1074 خلية منوية ابتدائية
Primary structure, of proteins, 48, 48–49f تركيب أولي، للبروتينات
Primary succession, 1184 تعاقب أولي
Primary tissue, 852 نسيج أولي (أساسي)
of plant, 720 في النبات
Primary transcript, *See also* 297f. النسخة الأولية
Messenger RNA (mRNA) الرسول RNA
posttranscriptional control in eukaryotes, 317–21، التنظيم الذي يتم بعد النسخ في حقيقيات النوى
Primary xylem, 721f, 725, 729f, 730, 733f الخشب الأولي
Primate, 520f, 708t, 709 الرئيسيات
evolution of, 709–14, 709–14f تطور
hunting for "bushmeat," 468 اصطياد الفريسة
language of, 1129–30, 1129f لغة
Primer, for replication, 265 البادئ، للتضاعف
Primitive gut, 627f قناة هضمية ابتدائية

Primitive streak، 1097، 1097f خط ابتدائي
Primordium، 598، 598f، 732 نسيج أولي
Primosome، 268 جسيم البدء
Prion، 536، 536f بريون
Prion protein، 536، 536f بروتين البريون
Probability 228–29 احتمالية
Problem solving، by animals، 1124، 1124f حل المشكلات، عن طريق الحيوانات
Proboscidea (order)، 708t ذوات الخرطوم (رتبة)
Proboscis (insect)، 909f خرطوم (حشرة)
Procambium، 720، 721f، 727، 727f، 743f، 747، 749f كمبيوم أولي (نسيج أولي سابق الكمبيوم)
Procellariformes (order)، 701t Procellariformes (رتبة)
Processivity، of DNA polymerase III، 267 تقدمية، مبلمر DNA الثالث
Prochloron، 64، 64f بكتيريا مزرّقة
Producer، primary 1196، 1201–5، 1202f، 1204f مُنتج، أولي
Productivity، 1197 إنتاجية
primary، 1168، 1197، 1204f، 1205، 1217، 1217f أولية
secondary، 1197 ثانوية
species richness and، 1205–6، 1205f غنى الأنواع و
Product of reaction، 25 ناتج التفاعل
Product rule، 228 قانون حاصل الضرب
Progesterone، 170، 921، 923t،928، 938–39، 1075t، 1076،1077f، 1079، 1082–84،1110–11، 1110f هرمون بروجستيرون
Proglottid، 646–47، 647f قطعة شريطية
Programmed cell death. *See also* Apoptosis، 593 موت الخلية المبرمج. انظر الموت المبرمج
Progymnosperm، سوابق معراة البذور
Prokaryote، *See also* Bacteria، 13، 62، 539–58. *See* بدائية النوى (البدائيات)، انظر أيضًا البكتيريا
benefits of، 557–58 فوائد
cell division in، 186–87،186–87f، 542 انقسام الخلايا في
cell organization of، 63–65، 63f تنظيم الخلايا
cell structure in، 546–48، 546–48f تركيب الخلية في
cell walls of، 63، 63f، 82t، 546–48، 546–47f الجدران الخلوية
chromosomes of، 542 الكروموسومات
classification of، 543–45،544–45f تصنيف
compartmentalization in، 542 التقسيم في
disease-causing، 555t التسبب في المرض
diversity in، 541–45، 542–45f التنوع في
DNA of، 62 DNA
eukaryotes versus، 82t، 541–43 مقارنة بحقيقيات النوى
flagella of، 82t، 542، 542f، 546، 548 أسواط الـ
gene expression in، 297، 298t، 304، 307–12، 308–12f التعبير الجيني في
genetics of، 548–53، 549–53f وراثة
genome of، 355f المحتوى الجيني
internal membranes of، 548، 548f الأغشية الداخلية
key *Charac*teristics of، 514t الخصائص الأساسية
metabolic diversity in، 542 التنوع الأيضي في
metabolism in، 553–54 الأيض في
mutations in، 552–53 الطفرات في
recombination in، 542 الخلط في
replication in، 186، 186f، 265–69، 265–69f، 543 التضاعف في
ribosomes of 64، 292f، 548 الرايبوسومات
shape of، 546 شكل
size of، 542 حجم
symbiotic، 558 تكافلية
transcriptional control in، 304، 307–12، 308–12f تحكم في الاستنساخ
transcription in، 284–86، 284 - 86 f الاستنساخ في
translation in، 293، 293f، 543 الترجمة في
unicellularity of، 542، 542f أحادية الخلية
Prolactin، 922t، 930، 933، 1075t، 1111 برولاكتين
Prolactin-inhibiting factor (PIF)، 930، 1111 العامل المثبط لبرولاكتين (PIF)
Proliferating cell nuclear antigen (PCNA)، 271 الأنتيجين النووي للخلايا المتكاثرة (PCNA)
Proline، 46، 47f برولين
Prometaphase، 191f، 193، 194f الطور قبل الاستوائي
Promoter، 283، 284–85، 284f محفز
in eukaryotes، 287، 287f، 313–14، 314f في حقيقية النوى
Pronghorn، 1220 الوعل الأمريكي
Proofreading function، of DNA 266 وظيفة تدقيق القراءة لـ DNA
polymerase، 272 أنزيم مبلمر
Propane، 34 بروبان
Prophage، 528، 529f، 551 فيروس أولي
Prophase الطور التمهيدي
meiosis I، 208–10، 210f، 212f، 214f الانقسام الاختزالي الأول
meiosis II، 211، 213f، 215f الانقسام الاختزالي الثاني
mitotic، 191f، 193، 194f، 214f الانقسام المتساوي
Proprioceptor، 902 مستقبل خاص
Prop root، 730f، 731 جذر إسنادي
Prosimian، 709، 709–10f قبل القردة
Prosoma، 667، 669 قطعة أمامية
Prosopagnosia، 889 عدم معرفة المرئيات
Prostaglandin، 35t، 54، 925، 1042، 1043f، 1046، 1111 بروستاجلاندين (بروستاغلاندين)
Prostate cancer، 794 سرطان البروستاتا
Prostate gland، 1073f، 1074–75 غدة البروستاتا
Protandry، 1068 الذكر أولاً
Protease، 45t، 321 محلل البروتين (أنزيم هاضم للبروتين)
Protease inhibitor، 532–33، 532f، 796، 797f تثبيط محلل البروتين
Proteasome، 322، 322f، 802–3، 802f جسيم تحطيم البروتين
Protective coloring، in guppies، 410–11، 410–11f التلوين الوقائي في السمكة الفطساء
Protective layer، 811 طبقة واقية
Protein، 33، 35، 36f البروتين
catabolism of، 138، 138–39f، 1193، 1193f هدم
central dogma، 279، 279f عُقيدة محورية
changes in gene disorders، 247–48، 247–48f تغيرات في الاضطرابات الوراثية
degradation of، 321–22، 322f تحطيم
denaturation of، 52–53، 52f تمسّخ
digestion of، 971، 976t هضم
domains of، 50–51، 51f حقول
folding of، 50–52، 52f، 536 انطواء
functions of، 35t، 43–45، 44f، 45t وظائف
prediction of، 363–64، 364f تنبؤ
in membranes، 86، 91–93 في الأغشية
functions of، 91، 91f وظائف
kinds of، 91، 91f أنواع
movement of، 90، 90f حركة
structure of، 91–93، 92–93f تركيب
transmembrane domains 92، 92f مناطق عابرة الغشاء
motifs of، 50، 51f، 364، 364f موتيفات
nonpolar regions of، 46–48، 48f مناطق غير مستقطبة
one-gene/one-polypeptide hypothesis، 300 فرضية جين واحد - عديد ببتيد واحد
phosphorylation of، 167–68،168f، 197–99، 202، 804، 927- 28، 927 f فسفرة
polar regions of، 46–48، 48f مناطق مستقطبة
primary structure of، 48، 48–49f تركيب أولي
quaternary structure of، 49f، 50 تركيب رباعي
renaturation of، 52–53، 53f إعادة الانطواء
secondary structure of، 48، 48–49f تركيب ثانوي
structure of، 35t، 45–50 تركيب
transport within cells، 71–72، 71f، 295–96، 296f النقل مع الخلايا
ubiquitination of 321–22، 322f إضافة يوبيكوتين
Protein-encoding gene، 357t جين مُشفر للبروتين
Protein hormone، 921، 930 هرمون بروتيني
Protein kinase، 168، 168f، 170، 173–74، 174f، 927–28 كاينيز البروتين
cyclin-dependent. *See* Cyclin-dependent protein kinase (Cdk)، معتمد على سايكلين. انظر مفسفر معتمد على سايكلين (CdK)
Protein kinase-A، 176، 178f، 179، 179f أنزيم فسفرة البروتين -ا (كاينيز البروتين - ا)
Protein kinase C، 177 أنزيم فسفرة البروتين - ب (كاينيز البروتين - ب)
Protein microarray، 364 البروتين ذو الترتيب الدقيق
Protein-protein interactions تفاعل بروتينين معًا
two-hybrid system، 338–39، 338–39، 338f، 364 نظام التهجين الثنائي
Proteobacteria، 545f بكتيريا أولية
Proteoglycan، 82، 82f بروتيوجلايكان
Proteome، 363 البرويتومات
Proteomics، 363–64 علم البروتيومات
Prothoracic gland، 940، 940f غدة قبل صدرية
Prothrombin، 999f بروثرومبين
Protist، 561–62، 563–78 الطلائعيات
asexual reproduction in، 1068 تكاثر لاجنسي في
cell division in، 187f انقسام خلوي في
cell surface of، 565 سطح الخلية
classification of، 515–16، 515f، 562، 562f تصنيف
colonial، 632 مستعمرة
cytokinesis in، 196 انقسام السيتوبلازم في
flagella of، 565، 568f أسواط
general biology of، 565–66 البيولوجيا العامة
locomotor organelles of، 565 عُضيات محركة
nutritional strategies of، 565–66 إستراتيجيات تغذية
predatory، 1174، 1174f مفترس
Protista (kingdom)، 13، 13f، 510–11، 513f، 514t، 562،629f الطلائعيات (مملكة)
Protoderm، 727، 727f، 743f، 747 بشرة ابتدائية (نسيج أدمي أولي)
Protogyny، 1068–69، 1068f الأنثى أولاً
Proton، 18، 18f بروتون
Protonephridia، 661، 1024–25، 1025f نفريديا أولية
Proton gradient، 131، 767 تدرج البروتون
Proton pump،، 45t، 128، 132،547f، 758f مضخة البروتون
Proto-oncogene(s)، 201–2، 202f جينات الورم الأولية
Protoplast، plant، 847، 847f بروتوبلاست، نبات
Protostome 518، 626، 627f، 629، 629f، 636–38، 636–37f أولية الفم
phylogeny of شجرة نشوء
rRNA، 636، 637f rRNA
traditional، 636، 636f تقليدية
Prototheria (subclass)، 706 الوحوش الأوائل (تحت طائفة)
Proximal convoluted tubule، 1026f، 1031–33، 1031f، 1033–34f أنبيب ملتو قريب
Proximate causation، 1116 مُسبّب قريب
Prusiner، Stanley، 536 ستانلي بروزاينر
Pseudocoel، 625، 625f، 648 سيلوم كاذب
Pseudocoelomate، 625، 625f، 636، 636f، 648 - 50، 649 - 50f، 984 كاذبة التجويف (كاذبة السيلوم)
*Pseudo*gene 356- 57، 357t، 480- 81، 481 f جين كاذب
Pseudomonas fluorescens، 486 *Pseudomonas fluorescens*
Pseudomurein، 543، 546 الميوريون الكاذب
Pseudomyrmex، 1180–81، 1180f *Pseudomyrmex*
Pseudopeptidoglycan، 546 ببتيدوجلايكان الكاذب
Pseudopod، 565، 576، 576f قدم كاذبة
Pseudostratified columnar epithelium، 855t نسيج طلائي عمادي طبقي كاذب
Psilotum، 590 *Psilotum*
Psittaciformes (order)، 701t Psittaciformes (رتبة)
Psoriasis، 1040 الصدفية
PTC sensitivity. *See* Phenylthiocarbamide، تذوق PTC. انظر تذوق الفينيلثيوكاربامايد، Sensitivity
Pterophyta (phylum)، 588–93،589t، 591–93f النباتات المجنحة (قبيلة)
Pterosaur، 695t، 960، 960f تيروسور (الزاحف المجنح)، الديناصور المجنّح
Pterosauria (order)، 695t الزواحف المجنحة
PTH. *See* Parathyroid hormone PTH. انظر هرمون جار درقي
Ptychodera، 631t *Ptychodera*
Ptychodiscus، 569f *Ptychodiscus*
Puberty، in females، 1076 بلوغ في الإناث
Puffball، 605–6، 612 فطر نفاث
Pufferfish (*Fugu rubripes*)، 355f، 359 السمكة المنتفخة (*Fugu rubripes*)
genome of، 472–73، 472t، 484–85

المحتوى الجيني
Pulmocutaneous circuit، 986 دورة رئوية- جلدية
Pulmonary arteriole، 1006f شرين رئوي
Pulmonary artery، 985، 987f، 988 شريان رئوي
Pulmonary circulation، 691، 985–87، 986–87f دورة رئوية
Pulmonary valve، 987f، 988، 988f صمام رئوي
Pulmonary vein، ، 691، 985،986–87f، 988 وريد رئوي
Pulmonary venule 1006f وريد رئوي
Pulp of tooth، 967f لب الأسنان
Pulvini، 809، 809f ضغط الامتلاء في الوسائد
Pumpkin، 735، 831 قرع
Punctuated equilibrium، 447–48، 448f الاتزان المنفط
Punnett، Reginald Crundall، 225 R. C. Punnet
Punnett square 224–25، 225f، 227، 227f مربع بانيت
Pupa، 675 عذراء (خادرة)
Pupil، 911، 911f بؤبؤ العين
Purine، 41، 42f، 258، 258f بيورين
Purine nucleoside phosphorylase deficiency، 342t نقص الأنزيم المفسفر لنيوكليوسايد البيورين
Purkinje fibers، 990f، 991 ألياف بيركنجي
Purple bacteria، 510f، 513f البكتيريا الأرجوانية
Purple-leaf plum tree (*Prunus cerasifera*)، 736 شجرة الخوخ ذات الأوراق الأرجوانية
Purple nonsulfur bacteria، 553 بكتيريا لاكبريتية بنفسجية
Purple sulfur bacteria، 147 بكتيريا الكبريت البنفسجية
Pursuit deterrent signal، 1130 إشارات معيقة للمطاردة
Pus، 1042 قيح
Pygmy hippopotamus، 1239 فرس النهر القزم
Pygmy marsupial frog، 1071f الضفادع الكيسية
Pyloric sphincter، 969، 969f عاصرة البواب
Pyramid of biomass، 1200، 1201f هرم الكتلة الحيوية
inverted 1200، 1201f مقلوب
Pyramid of energy flow، 1200، 1201f هرم تدفق الطاقة
Pyramid of numbers، 1201، 1201f هرم الأعداد
Pyramid of productivity، 1200، 1201f هرم الإنتاجية
Pyrimidine، 41، 42f، 258، 258f بيريميدين (بيريمدين)
Pyrodictium، 510f *Pyrodictium*
Pyrogen، 1022 مولد الحمى
Pyruvate، 124 بيروفيت
conversion to acetyl-CoA، 124، 127–28، 127- 28f أستيل مرافق الأنزيم - ا
from glycolysis، 123f، 124، 125 - 26f، 133 f من التحلل الجلايكولي
oxidation of، 123f، 124–25، 133- 35، 133 f أكسدة
Pyruvate dehydrogenase، 112، 113f، 135، 135f أنزيم نازع هيدروجين بيروفيت
Pyruvate kinase، 126f بيروفيت كاينيز

Q

Q_{10}، 1018 Q_{10}
Quadriceps muscle، 862f، 890f، 952، 952 f عضلة رباعية الرؤوس
Quail، 701t السلوى (السماني)
Quantitative traits، 231، 231f صفات كمية
Quaternary structure، of proteins، 49f، 50 تركيبًا رباعيًّا للبروتينات
Queen Anne's lace، 848 خمار الملكة آن
Queen bee، 1068، 1140–41، 1140f ملكة النحل
Queen substance، 1141 مادة الملكة
Quiescent center، 727 الوسط الساكن
Quill (porcupine)، 704 عرق الريشة
Quinine، 571، 793t، 795 كوينين

R

Rabbit، 520f، 705، 708t، 960، 964، 973–74 أرنب
coat color in، 233 لون الفراء في
Rabies، 346، 527t الكَلَب
Rabies virus، 526f فيروس داء الكَلَب
Raccoon، 708t، 1220 الراكون
Race، human، 714، 714f سلالة بشرية
Radial canal، 676، 677f قناة شعاعية
Radial cleavage، 626، 627f، 1093t تفلج إشعاعي (قطري)
Radial nerve (echinoderms)، 884f عصب شعاعي (شوكية الجلد)
Radial symmetry، 624–25، 624f، 629f، 676 تماثل شعاعي
Radially symmetrical flower، 495–96، 837، 837f زهرة شعاعية التماثل
Radiation (heat transfer)، 1018، 1019f إشعاع (انتقال الحرارة)
Radiation hybrid map، 351–53 خريطة الهجين الإشعاعي
Radicle، 753، 754f جذير
Radioactive decay، 19 الانحلال الإشعاعي
dating of fossils using، 422، 422f استخدام لمعرفة عمر الأحافير
Radioactive isotope 19 نظائر مشعة
Radiolarian، 577، 577f الشعاعيات
Radish، 731، 754، 1175 فجل
Radius، 692f، 945f كعبرة
Radula 630t، 655–56f، 656 مبرد
Ragweed (*Ambrosia*)، 831، 848، 1059 عشبة الرجيد (*Ambrosia*)
Rail، 701t التفليق
Rain forest، 1192، 1247، 1247f غابة مطرية
loss of، 1228–29، 1228f فقدان
tropical. *See* Tropical rain forest، استوائية، انظر الغابة الاستوائية المطرية
Rain shadow، 1215، 1215f ظل المطر
Ram ventilation، 1002 تهوية بالقوة
Rape case، 334–35، 334f حالة اغتصاب
Raphe، 575، 575f التحام
ras gene/protein، 173، 175، 175f، 202f بروتين/ جين *ras*
Raspberry، 737، 846–47 عُليق
Rat، 708t جرذ
genome of، 472t، 485 المحتوى الجيني
introduced species، 1251 الأنواع الدخيلة
maze learning behavior in، 1117–18، 1118f سلوك التعلّم في المتاهة
operant conditioning in، 1120 الارتباط الفاعل في
parent-offspring interactions 1122 تفاعلات الآباء مع الأبناء
warfarin resistance in، 403 حساسية وافرين في
Rat flea، 555t برغوث القوارض
Rattlesnake، 430، 699 أفعى مجلجلة
Raven، cognitive behavior in، 1124–25، 1125f رافن، السلوك الإدراكي في
Ray (fish) 687t، 689، 1027، 1049 راي (الأسماك)
Ray (parenchyma cells)، 725–26 أشعة (خلايا برنشيمية)
Ray-finned fish، 686f، 687t، 690، 690f أسماك شعاعية الزعانف
Ray initial، 725 طلائع الأشعة
Rb gene، 202، 202f جين *Rb*
Rb protein. *See* Retinoblastoma protein بروتينات Rb. انظر بروتين ورم أرومة شبكية العين
Reabsorption 1025 إعادة الامتصاص
in kidney، 1030، 1031f، 1032–33، 1033–34f في الكلية
Reactant، 25 مادة متفاعلة
Reaction center، 151–52، 151–52f، 155–56f مركز التفاعل
Reading frame، 280 إطار القراءة
Realized niche، 1170–71، 1170f عشّ متحقق
Receptacle (flower)، 598، 598f، 836f سرير (الزهرة)
Receptor. *See* Cell surface receptor مستقبل. انظر مستقبلاً على سطح الخلية
Receptor kinase، 927، 927f مستقبل مفسفر
Receptor-mediated endocytosis، 100f، 101، 102t إدخال من خلال مستقبلات
Receptor potential، 900، 900f جهد المستقبل
Receptor protein، 63، 88t، 91، 91f، 166، 166f، 878، 879f، 882f. بروتين مستقبل (مستقبل بروتيني)
intracellular، 168–71، 169f، 169t، 171f داخل الخلية
subtypes of، 179 تحت أنواع
Receptor tyrosine kinase، 172–75، 172–75f، 179، 200 مفسفر تايروسين المستقبل
autophosphorylation of، 173، 173f فسفرة ذاتية
inactivation of، 175 إخماد نشاط
Recessive trait، 223–26، 223f صفة متنحية
in humans، 225t في الإنسان
Reciprocal altruism 1138، 1138f إيثار متبادل
Reciprocal cross، 222 تزاوج تبادلي
Recognition helix، 306 حلزون التعرف
Recombinant، 243 معاد الاتحاد
Recombinant DNA، 326 DNA معاد الاتحاد (الهجين)
construction of، 326–27، 326f بناء
introduction of foreign DNA into bacteria، 328–32 إدخال DNA الغريب إلى البكتيريا
in vaccine production، 341–42، 342f في إنتاج المطاعيم
Recombination، 209، 242–44، 274، 514t إعادة الاتحاد الوراثي (خلط)
in eukaryotes، 542 في حقيقية النوى
homologous، 549 متجانس
in prokaryotes، 542 في بدائية النوى
using to make genetic maps، 244–45، 244–45f استعمال لتكوين الخريطة الجينية
in viruses، 534 في الفيروسات
Recombinational repair، 274 إصلاح إعادة الاتحاد
Recombination frequency 244 تكرار إعادة الاتحاد
Recombination nodule، 209 عقدة إعادة الاتحاد
Recruitment 957 استنفار
Rectum، 965، 965f، 973 مستقيم
Rectus abdominus muscle، 862f العضلة البطنية المستقيمة
Red algae، 460f، 512، 512–13f، 516f، 564، 575–76، 575f، 582f طحالب حمراء
Red-bellied turtle (*Pseudemys rubriventris*)، 698 السلحفاة ذات البطن الأحمر (*Pseudemys rubriventris*)
Red blood cell antigens، 1060 مولدات ضد خلية الدم الحمراء
Red-eyed tree frog (*Agalychnis callidryas*)، 693f الضفدع الشجري ذو العيون الحمراء (*Agalychnis callidryas*)
Red fiber، 958 ليف أحمر
Red-green color blindness، 225t، 240 عمى الألوان الأحمر - الأخضر
Rediae، 646، 646f الريديا
Red jungle fowl (*Gallus gallus*)، ديك الغابة (*Gallus gallus*)
genome of، 473t المحتوى الجيني لـ
Red maple (*Acer rubrum*)، 725f خشب القيقب الأحمر (*Acer rubrum*)
Red marrow، 948f النخاع الأحمر
Red milk snake (*Lampropeltis triangulum* syspila)، 434f أفعى الحليب الحمراء (*Lampropeltis triangulum* syspila)
Redox reaction. *See* Oxidation-reduction reaction تفاعل اختزال- أكسدة، تفاعل تأكسد - اختزال
Red tide، 570، 570f المد الأحمر
Reducing atmosphere، 505 غلاف جوي مختزل
Reduction، 7، 21، 107، 107f، 120، 120f اختزال
Reduction division 209 الانقسام الاختزالي
Redundant system، 627 أجهزة مكررة
Red-water fever، 670 حمى الماء الأحمر
Red-winged blackbird، 1136f، 1137 الطائر الأسود ذو الجناح الأحمر
Redwood، 589t، 758، 1220 الخشب الأحمر
Reflex، 890 انعكاسي
Reflex arc، 890، 890f فعل انعكاسي
Regeneration التجديد
in echinoderms، 677–78 في شوكية الجلد
of planarian eyespot، 500، 500f البقعة العينية في البلاناريا
in plants، 846–47، 847f في النباتات
of ribbon worm eyespot، 499–500، 500f البقعة العينية في الدودة الشريطية
of spinal cord 890–91 الحبل الشوكي
Regulation، as *Char*acteristic of life، 504 تنظيم، بوصفه خاصية للحياة
Regulatory molecules، 920–24، 920f جزيئات منظّمة
Regulatory proteins، 304–7، 304–7f بروتينات منظمة
DNA-binding motifs in، 305–7، 306f، 491 موتيف ربط- DNA في
Reindeer، 1220 غزال الرنة
Reinforcement 439، 439f التعزيز
Relative dating، 422 تقدير العمر النسبي
Release factor، 283، 295، 295f عامل محرر
Releasing hormone، 930 هرمون مفرز
Remodeling، of bone، 948، 949–50، 949f إعادة التشكيل، العظم
REM sleep، 888 حركات سريعة للعيون
Renal cortex، 1030، 1030f، 1033f قشرة كلوية
Renal medulla، 1030، 1030f، 1033f

نخاع كلوي
Renal pelvis، 1030، 1030f حوض الكلية
Renaturation، of proteins، 52–53، 53f
إعادة انطواء البروتينات
Renin، 996، 1036، 1036f أنزيم رنين
Renin-angiotensin-aldosterone
system، 936، 1036، 1036f نظام رنين –
أنجيوتنسين – ألدستيرون
Replica plating، 553 زرع نسخي
Replication، 262–65، 262–65f
التضاعف
conservative، 262–64، 262f المحافظ
direction of، ، 264، 265f، 266، 267f،
271f اتجاه
dispersive، 262–64، 262f التشتتي
elongation stage of، 264–68، 270–72
مرحلة الاستطالة
enzymes needed for، 267t أنزيمات
errors in، 272 الأخطاء في
in eukaryotes، 270–72، 270–72f في
حقيقيات النوى
initiation stage of، 264–66، 270 مرحلة
الاستهلال
lagging strand، 266، 267f، 268،
268–69f، 271f الشريط المتلكئ
Meselson–Stahl experiment on، 263–
64، 263f تجربة ميسلون وستال على
Okazaki fragments، 266، 268، 268–
69f قطع أوكازاكي
in prokaryotes، 186، 186f، 265–69،
265–69f، 543 في بدائيات النوى
rolling-circle، 549، 549f الدائرة
المتدحرجة
semiconservative، 262–64، 262f شبه
المحافظ
semidiscontinuous، 266، 267f شبه متقطع
suppression between meiotic divisions،
216 تثبيط بين الانقسامات الاختزالية
termination stage of، 265، 265f، 268،
271–72 مرحلة الإيقاف
of virus، 525 فيروس
Replication fork، 266–67، 267–68f
شوكة التضاعف
Replication origin، 265–66، 265f،
270، 328 منشأ التضاعف
Replicon، 265، 270 وحدة تضاعف
(ريبليكون)
Replisome، 265f، 268–69، 269f جسيم
التضاعف
Repolarization، 876f، 877 إعادة استقطاب
Reporter gene، 338f، 339 جين مُخبر
Repression، 308، 312 تثبيط
Repressor، 207 مثبط
Reproduction 1067–84 التكاثر
age at first reproduction، 1155 العمر عند
أول تكاثر
in amphibians، 694، 1070–71، 1070f
في البرمائيات
in arthropods، 1068 في المفصليات
asexual. *See* Asexual reproduction،
لاجنسي، انظر التكاثر اللاجنسي
as *Charac*teristic of life، 3، 504 بوصفه
خاصية للحياة
cost of، 1154–56، 1154–56f تكلفة
in crustaceans، 671 في القشريات
in echinoderms 677–78 في شوكية الجلد
in fish، 689، 1070 في الأسماك
in flatworms، 645، 645f في الديدان
المسطحة
in fungi، 604، 606 في الفطريات
investment per offspring، 1155–56،
1155f الاستثمار لكل فرد من النسل
in mammals، 1072، 1072f في الثدييات
in mollusks، 657، 657f في الرخويات
in nematodes، 649 في الديدان الخيطية
pheromones and، 1127–28 الفرمونات و
in plants، 827–48 في النباتات
in polychaetes، 662 في متعددة الأشواك
in protists، 566 في الطلائعيات
reproductive events per life time، 1155
الأحداث التكاثرية خلال فترة الحياة
in reptiles، 1071، 1071f في الزواحف
sexual. *See* Sexual reproduction، جنسي،
انظر التكاثر الجنسي
species recognition 1127، 1127f تمييز
النوع
in sponges، 639 في الإسفنجيات
Reproductive cloning، 378–79،378–
79f استنسال تكاثري
Reproductive competition، 1135 تنافس
تكاثري
Reproductive isolation، 434، 435،
1128f عزل تكاثري
evolution of، 438–39، 439f تطور
Reproductive leaf، 738 ورقة تكاثرية
Reproductive strategy، 1068–69،
1133–37، 1133–36f إستراتيجية التكاثر
Reproductive success 404، 1136–37،
1136f نجاح التكاثر
Reproductive system، 1067–84 جهاز
التكاثر
female، 861، 863f، 1072، 1076–80،
1077–81f أنثى
male، 861، 863f، 1073–76، 1073–
76f، 1075t، 1081f ذكر
Reptile، 630t، 694–99، 694–99f
زاحف
brain of، 886، 886f دماغ
*Charac*teristics of، 694–96، 695t
خصائص
circulation in، 697، 697f، 985–86
الدوران في
cleavage in، 1093–94 التفلج في
eggs of، 694–95، 694f، 1071 بيوض
evolution 685، 696–98،696–98f تطور
extinctions، 1239t، 1245t انقراض
fertilization in، 1071، 1071f الإخصاب
في
heart of، 697، 697f، 985–86 قلب
kidney of، 1027–28 كلية
lungs of، 1004–5 الرئات في
nitrogenous wastes of، 1029، 1029f
الفضلات النيتروجينية
present day، 698–99، 698f في الوقت
الحاضر
reproduction in، 1071، 1071f التكاثر في
respiration in، 696، 1004–5 التنفس في
skin of 695–96 جلد
skull of، 696f جمجمة،
swimming in، 959 السباحة في
thermoregulation in، 697، 1020 التنظيم
الحراري في
Reptilia (class)، 694–99، 694–99f
الزواحف (طائفة)
Research، 7–8 بحث
Reservoir، of protists، 568، 568f
المستودع، في الطلائعيات
Resin، 594 راتنج
Resistance training، 958 تمرين رياضي
مكثف
Resolution (microscope) 61 قوة الفصل
(المجهر)
Resource competition، 406، 1150،
1158 التنافس على المصادر
Resource depletion، 1227–31 استهلاك
المصادر
Resource partitioning، 1172–73،
1172f تقسيم المصادر
Respiration، 1197 تنفس
aerobic. *See* Aerobic respiration، هوائي،
انظر التنفس الهوائي
in amphibians، 691–93، 985–86،
1001f، 1003، 1005f في البرمائيات
anaerobic، 121، 136 لاهوائي
in birds، 703، 1006–7، 1007f في
الطيور
in carbon cycle، 1190f، 1191 في حلقة
الكربون
in crustaceans، 1002 في القشريات
cutaneous، 691، 986، 1001f،1003–4
جلدي
in echinoderms، 1001f في شوكية الجلد
in fish، 985، 1001–2f في الأسماك
in insects، 1001f، 1004 في الحشرات
in invertebrates، 1000–1001 في
اللافقاريات
in mammals، 1001f، 1005–6، 1006f
في الثدييات
in plants، effect of global warming on
784 في النباتات، تأثير الاحتباس الحراري في
in reptiles، 696، 1004–5 في الزواحف
Respiratory control center، 910،1009،
1010f مركز السيطرة التنفسية
Respiratory disease، 1010–11 الأمراض
التنفسية
Respiratory system، 861، 863f،
1000–1014 الجهاز التنفسي
of arthropods، 668–69، 669f في
المفصليات
as barrier to infection، 1040 بوصفه حاجزًا
ضد العدوى
of vertebrates، of vertebrates، 985–87f
في الفقاريات
Response، unconditioned، 1120 استجابة
غير شرطية
Resting membrane potential، 872–74،
873–74f، 873t، 876f فرق جهد الراحة
الغشائي
Restoration ecology 1256–57،
1256–57f علم البيئة الاستعادي
Restriction endonuclease، 326، 326f
الأنزيمات المحددة الداخلية
Restriction fragment length
polymorphism (RFLP) analysis، 334،
334f تحليل تعدد أشكال طول القطعة المحددة
(RELP)
Restriction map، 326، 332، 350، 350f
خريطة محددة
Restriction site، 326 موقع التقطيع
Reticular activating system، 888 نظام
محفز للتكوين الشبكي
Reticular formation، 888 تكوين شبكي
Reticulin، 856 رتيكيولن
Reticulum، 973، 973–74f مشبكة
Retina، 911f، 913، 913f، 915، 1107f
شبكية
Retinal، 911f، 913، 913f، 915، 1107f
رتنال
Retinitis pigmentosa، 246f Retinitis
pigmentosa
Retinoblastoma (Rb) protein، 201–2f
بروتين ورم أرومة شبكية العين
Retinoblastoma susceptibility gen 202،
202f جين الحساسية لورم أرومة شبكية العين
Retinoid، 925 رتينويدات
Retinoschisis، 246f Retinoschisis
Retrotransposon، 357، 484 عنصر قافز
ارتجاعي
Retinular cells، 911f Retinular cells
Retrotransposon، 357، 484 عنصر قافز
ارتجاعي
Retrovirus، 279، 524، 526، 1064
فيروس راجع
Reverse genetics، 340 الوراثة العكسية
Reverse transcriptase، ، 279، 330،
331f، 357، 524، 526، 530، 531f
الناسخ العكسي (أنزيم النسخ العكسي)
RFLP analysis. *See* Restriction fragment
length polymorphism analysis RELP.
انظر تحليل تعدد أشكال طول القطعة المحددة
R gene، 797f جين *R*
R group، 46، 46–47f مجموعة R
Rhabdom، 668، 668f رابدوم
Rhabdovirus، 527t فيروس داء الكَلَب
Rh blood group، 1060 زمرة الدم Rh
Rhesus monkey، 1122 قرد رايزيسي
Rheumatic fever، 554 حمى الروماتيزم
Rheumatoid arthritis، 342t، 936 التهاب
المفاصل الروماتيزمي
Rhinoceros، 520، 708t الكركدن (وحيد
القرن)
Rhinovirus 515f فيروس الزكام
Rhizobacteria 791 رايزوبكتيريا
Rhizobium، 558، 779، 779f، 791
Rhizobium
Rhizoid، 587، 587f، 593، 743، 743f
شبه الجذر
Rhizome، 591، 735، 735f، 846 رايزوم
Rhizopoda، 576–77 جذريات القدم
Rhizopus، 607t، 609f فطر عفن الخبز
Rh-negative individual، 1060 شخص دمه
سالب العامل الرايزيسي
Rhodophyta (phylum)، 510f، 562f،
575–76، 575f الطحالب الحمراء (قبيلة)
Rhodopsin، 584، 912، 914f رودوبسين
Rh-positive individual، 1060 شخص دمه
موجب العامل الرايزيسي
Rhynchocephalia (order)، ، 695t، 698،
698f ذوات الخطم (خطمية الرأس) (رتبة)
Rhynchocoel، 647–48 السيلوم الخطمي
Rhyniophyta (phylum)، 588، 588f
Rhyniophyta (قبيلة)
Rib(s)، 945f ضلع (أضلاع)
Ribbon worm، 631t، 647–48، 647f
دودة شريطية
regeneration of eyespot، 499–500،
500f تجديد البقعة العينية
Riboflavin. *See* Vitamin B2، رايبوفلاقين.
انظر فيتامين ب 2
Ribonuclease، 52، 53f ريبونيوكليز
Ribonucleic acid. *See* RNA، الحمض النووي
الرايبوزي. انظر RNA رايبوز
Ribose، 37f، 41f، 43f رايبوز
Ribosomal proteins، 69 بروتينات رايبوسومية
Ribosomal RNA (rRNA)، 41، 69، 283
RNA الرايبوسومي (rRNA)
of archaebacteria، 511 في البكتيريا القديمة
catalytic activity of، 113 نشاط تسهيلي
evolutionary relationships from، 510f
العلاقات التطورية من
phylogenic relationships from، 481–82،
544، 628، 636 العلاقات النشوئية من
protostome phylogeny based on 637f
شجرة نشوء أولية الفم اعتمادًا على
Ribosome، 64، 79t، 82t، 283 الرايبوسوم
A site on، 292، 292f، 294، 294f، 297f
موقع A على
E site on، 292، 292f، 294، 294f، 297f
موقع E على
of eukaryotes، 69، 69f في حقيقيات النوى
free، 69 حر
functions of، 292–93 وظائف

membrane-associated، 69–70 مرتبط
بالغشاء
of mitochondria، 74f ميتوكندريا
of prokaryotes، 64، 292f، 548 في بدائيات
النوى
P site on، 292، 292f، 294، 294f، 297f
موقع P على
structure of، 292–93، 292f تركيب
in translation، 293–96، 293–97f في
الترجمة
Ribosome-binding sequence، 293 تعاقب
ربط الرايبوسوم
Ribozyme، 113 رايبوزايميا أو أنزيم رايبوزيّ
Ribulose 1،5-bisphosphate، 158، 158f،
159–60، 782، 782f رايبولوز 1،5 ثنائي
الفوسفات
Ribulose bisphosphate carboxyl ase/
oxygenase. *See* Rubisco مؤكسد رايبولوز
ثنائي الفوسفات. انظر روبيسكو
Rice (*Oryza sativa*) 635 f، 753 الأرز
(*Oryza sativa*)
foolish seedling disease 820 مرض البادرات
الحمقاء
genome of، ، 355f، 359–60، 360f،
473t، 474–75، 477f، 484، 486
المحتوى الجيني
golden، 345، 345f، 365 ذهبي
transgenic، 345، 345f، 365 عابر الجينات
world demand for، 365 الطلب العالمي
Ricin، 794، 794f رايسين
Rickets، 936، 980t كساح
Rickettsia، 545f *Rickettsia*
Rickettsia tsutsugamushi، 100f *Rickettsia tsutsugamushi*
Rickettsia typhi، 555t *Rickettsia* typhi
Right whale، 1250 الحوت الصحيح
Rigor mortis، 954 تخشب موتي
Ringworm، 618 الدودة الحلقية
RISC (enzyme complex)، 317، 318f
RISC (معقد أنزيم)
RNA RNA
antisense. *See* Antisense RNA عديم
المنطق. انظر RNA عديم المنطق
catalytic activity of، 113 نشاط مُسهل
Central Dogma 279، 279f عُقيدة محورية
DNA versus، 43، 43f DNA مقارنة
functions of، 35t وظائف
in gene expression، 283–84 في التعبير
الجيني
messenger. *See* Messenger RNA
(mRNA) رسول. انظر RNA الرسول
(mRNA)
microRNA، 317، 318f RNA الدقيق
regulatory، 484 تنظيمي
ribosomal. *See* Ribosomal RNA small،
RNA 317، 317f، 484 الرايبوسومي. انظر
الرايبوسومي صغير
structure of، 35t، 41–43، 258 تركيب
synthesis of. *See* Transcription تصنيع،
انظر الاستنساخ
transfer. *See* Transfer RNA (tRNA) ناقل.
انظر الناقل (tRNA)
translation of. *See* Translation 319–20
ترجمة. انظر الترجمة
RNA editing،
RNA interference، 317، 318f تدخل
RNA
RNA polymerase، 271، 282f، 284–
RNA 85، 309f، 511t مبلمر
core polymerase، 284، 284f لُبّ المبلمر
in eukaryotes، 287 في حقيقيات النوى
holoenzyme، 284، 284f أنزيم كامل
pausing of، 286، 286f توقف
in prokaryotes، 284، 284f في بدائيات
النوى
transcriptional control، 304 التحكم في
الاستنساخ
RNA polymerase I، 269f، 287 مبلمر
RNA الأول
RNA polymerase II، ، 287f، 290، 297f،
RNA 312، 313f، 314–15، 315f مبلمر
الثاني (أنزيم مبلمر II)
RNA polymerase III، 287 مبلمر RNA
RNA splicing، 288–90، 289–90f،
319، 319f وصل RNA
alternative splicing، 290، 319، 319f
الوصل المتبادل
RNA virus، 524، 524f، 527t فيروس
RNA
Robin، 701t، 1248 أبو الحناء
Rocky Mountain spotted fever، 554،
670 حمى جبال روكي المبقعة
-Rod(s)، 860t، 898t، 912–15، 912
13f عصا (عصوي)
green rod، 691 عصا خضراء
Rodent، 520f، 705، 973 قارض
desert، 1182، 1183f صحراء
Rodentia (order)، 508f، 708t القوارض
(رتبة)
Rodhocetus kasrani، 423f *Rodhocetus kasrani*
Rodrigues fruit bat (*Pteropus rodricensis*)،
Pteropus) 1253–54 خفاش الفاكهة رودريجز
(*rodricensis*
Rolling-circle replication 549، 549f
الدائرة المتدحرجة للتضاعف
Root، 718f، 727–31، 727–31f جذر
absorption by plants، 763–64، 764f
الامتصاص عن طريق النبات
adventitious، 730f، 731، 735، 754f،
768، 828، 829f، 833f عرضي
arbuscular mycorrhizae and، 615–16،
616f الفطريات الجذرية الشجرية و
in flooded conditions، 768 في ظروف الغمر
gravitropic response in، 806–8، 807f
استجابة جذب أرضي في
inhibition of flowering، 833، 833f تثبيط
الإزهار
modified، 730–31f، 731 متحور
structure of، 727–31، 727–29f تركيب
tissues of، 718–19 أنسجة
Root canal، 967f قناة الجذر
Root cap، 720، 727، 727f، 749f، 808
قلنسوة الجذر
columella، 727 خلايا عمودية داخلية
lateral، 727 جانبي
Root hair، 722–23، 723f، 727f، 729،
763، 763–64f، 779f شعيرة جذرية
Root-knot nematode، 790، 791f دودة
أسطوانية تعيش في عقد الجذر
Root nodule، 779، 779f، 791، 1178
عقدة جذرية
Root pressure، 764 ضغط جذري
Root–shoot axis، establishment
744–46، 744–46f المحور الجذري -
الخضري، تشكّل
Root system، 718 النظام الجذري
R plasmid، 552 البلازميد مقاوم
Rose، 830، 845 وردة
Rosin، 594 روزن
Rossmann fold، 50 انطواء روسمان
Rosy periwinkle (*Catharanthus roseus*)،
1242، 1242f ونكة مزهرة
Rotational cleavage، 1093t تفلج دوراني
Rotifera (phylum)، 629f، 631t، 637f،
650، 650f، 984 عجليات (عجلية) (قبيلة)
Rough endoplasmic reticulum، 70،
70–71f شبكة إندوبلازمية خشنة
Round window، 904f، 905 شباك دائري
Roundworm، 630t، 637، 648–50،
649f، 959، 984 دودة أسطوانية
rRNA. *See* Ribosomal RNA rRNA. انظر
RNA الرايبوسومي
r-selected population، 1160t، 1161،
1185 جماعة منتخبة بمعدل الزيادة -r
Rubisco، 158–59، 158f، 361،
782–83، 782f روبيسكو
Ruffini corpuscle، 898t، 901f، 902
حويصلة روفيني
Rule of addition، 228 قانون الإضافة
Rule of eight. *See* Octet rule قانون الثمانية.
انظر قانون الثُّمانيّات
Rule of multiplication، 228 قانون التضاعف
Rumen، 558، 617، 973، 973–74f
حجرة الكرش
Ruminant، 965–66، 973،973–74f،
1232 مجتر
Rumination، 973 اجترار
Runner، plant، 735، 735f، 846 ساق
زاحفة (جارية)، نبات
Running، 960 عَدْو
Run off، 1195، 1222–23، 1252 جريان
(نقل)
Rusts (plant disease)، 607t، 612 الصدأ
(مرض نباتي)

S

Saber-toothed cat، 706t، 1238، 1238f
قطط مسيفة الأسنان
Saccharomyces، 188t، 611f *Saccharomyces*
Saccharomyces cerevisiae، 611
Saccharomyces cerevisiae
genome of، 355f، 359،473t، 611 جينوم
Saccule 906f، 907–8 كييس
Sac fungi، 610–12، 611f فطر الكأس
Sage، 792 ميرمية
Sager، Ruth، 242 روث ساغر
Sagitta، 631t *Sagitta*
Saguaro cactus، 841 صبار ساجوارو
Sahel region، 1229 منطقة الساحل
St. John's wort، 1170–71 حشيشة القديس
يوحنا
Salamander، 691، 691t، 693، 964f،
1003 سلمندر
Salicylic acid، 796–98 حمض الساليسيلك
Salinity ملوحة
plant adaptations to، 768–69، 769f
تكيف النباتات لـ
soil، 776 تربة
Saliva، 966–67، 1040 لعاب
Salivary gland، 854، 862f، 894t، 965f،
966–67، 976t غدة لعابية
development in *Drosophila*، 1099،
1099f التكوين الجنيني في ذبابة الفاكهة
Salmon، 1156، 1229 سلمون
Salmonella، 529، 545f، 554، 555t
Salmonella سالمونيلا
evasion of immune system، 1063 تهرب
من جهاز المناعة
type III system in، 553–54 نظام النوع
الثالث في
Salp، 683 سالبا
Saltatory conduction، 878، 878f نقل وثبي
Salt-curing، 52 حفظها بالأملاح
Salt gland، 1028، 1028f غدة ملحية
Salt hunger 1035 جوع الملح
Salt lick 1035 لعق الملح
Salt marsh، 1224، 1230 سبخة مالحة
Salty taste، 908 مذاق ملحي
Samara، 751f سمارا
Sand dollar، 630t، 676، 678 دولار الرمل
Sand flea، 671 برغوث الرمل
Sand fly، 568 ذبابة الرمل
Sandpiper 701t طيطوى
Sanger، Frederick، 46 فردرك سانجر
SA node. *See* Sinoatrial node SA node.
انظر عقدة جيبية أذينية
Santa Catalina Mountains، tree species
along moisture gradient، 1169، 1169f
وفرة أنواع من الأشجار على طول تدرج في الرطوبة
على جبال سانتا كاتالينا
Sarcomere، 953، 953–54f قطعة عضلية
Sarcoplasmic reticulum، 956، 956f
الشبكة العضلية البلازمية
Sarcopterygii (class)، 686f، 687t، 690،
690f أسماك مفصصة الزعانف (طائفة)
Sardine، 1225 سمك السردين
SARS. *See* Severe acute respiratory
syndrome سارس، SARS انظر مرض الالتهاب
الرئوي الحاد
Sartorius muscle، 862f العضلة الخياطية
Satiety، 888 شبع
Satiety factor، 978 عامل الشبع
Saturated fatty acid، 54–55، 54f، 90
حمض دهني مشبع
Saturation، 95 إشباع
Sauria (suborder)، 695t تحت رتبة الزواحف
الحقيقية
Saurischia (order)، 695t الزواحف الوركية
(رتبة)
Savage، Jay، 1245 سافيج
Savanna، 1168f، 1216، 1216f،
1218–19، 1218f سافانا
Scaffold protein، 174–75، 174f، 270f
البروتين السقال
Scales حراشف
of fish، 689 الأسماك
of reptiles، 696 الزواحف
Scaleworm، 662 دودة قشرية
Scallop، 543f، 654–55، 658–59،
959 أسكالوب
Scanning electron microscopy، 61، 62t،
88 مجهر إلكتروني ماسح
of human chromosomes، 188f
كروموسومات الإنسان
Scanning-tunneling microscopy، 18f
مجهر نفقي ماسح
of DNA، 41f DNA
Scapula، 945f ترقوة
SCARECROW gene، in *Arabidopsis*، 728،
728f، 807، 807f جين *SCARECROW* في
نبات رشاد الجدران
Scarlet fever، 554 حمى قرمزية
Scarlet kingsnake (*Lampropeltis
triangulum elapsoides*)، 434f الأفعى
الملك القرمزية (*Lampropeltis triangulum
elapsoides*)
SCF complex، 817، 817f معقد SCF
Schistosomiasis، 646 البلهارسيا
Schizogony، 566 الانشطار
Schizophrenia، 881 انفصام الشخصية
Schizosaccharomyces pombe، 355f، 359،
473t *Schizosaccharomyces pombe*
Schleiden، Matthias، 12، 60 ماثياس شلايدن
Schwann، Theodor، 12، 60 ثيودور شفان
Schwann cells، 871–72، 871–72f،
1102 خلايا شوان
Sciatic nerve، 884f عصب وركي
SCID. *See* Severe combined
immunodeficiency SCID مرض فقر المناعة
الحاد المركب
Science العلم
deductive reasoning in، 4–5، 5f تعليل

استنتاجي
تعريف definition of، 4
وصفي descriptive، 4
تدفعه الفرضية hypothesis-driven، 5–7
تعليل استقرائي inductive reasoning in، 5
طريقة علمية Scientific method، 4
عائلة السنجابيات Sciuridae (family) 508f
صلبة Sclera، 911، 911f
خلايا صخرية Sclereid، 724، 724f
نسيج سكلارنشيمي Sclerenchyma، 724–25
خلايا Sclerenchyma cells، 724، 724f
سكلارنشيمية
SCN. See Suprachiasmatic nucleus SCN.
انظر النواة فوق التصالبية لتحت المهاد
SCNT. See Somatic cell nuclear transfer
SCNT. انظر النقل النووي للخلايا الجسمية
رأس Scolex، 646–47، 647f
Scolopendra، 670f *Scolopendra*
عقرب Scorpion، 630t، 669
Scout bee، 1128–29، 1129f، 1141
نحلة كشافة
الداء العصبي Scrapie، 536
البوم الصياح Screech owl، 701t
كيس الصفن Scrotum، 1073، 1073f
أسماك الإسقلبين Sculpin، 1252
إسقربوط Scurvy، 980، 980t
درع Scutellum، 753–54، 753–54f
حرشفي (فلقة)
الحيوانات Scyphozoa 640،642، 642f
الفنجانية
Sea anemone، 624، 624f، 630t، 640،
شقائق البحر 643، 643f، 1179
عصفور البحر Seabird، 701t
خيار البحر Sea cucumber، 630t، 676–78
مروحة البحر Sea fan، 643
عشب البحر Seagrass، 1223
Sea level، effect of global warming on،
1234 مستوى البحر، تأثير الاحتباس الحراري في
زنبق البحر Sea lily، 677–78
أسد البحر Sea lion، 1252، 1253f
سجادة البحر Sea mat، 630t
فئران البحر Sea mice 662
طحلب البحر Sea moss، 630t
ثعلب البحر Sea otter، 1252، 1253f
cognitive behavior in، 1124، 1124f
السلوك التعرفي الإدراكي عند
predation on sea urchins، 1175،
افتراس قنافذ البحر 1202–3، 1203f
استعمال أداة tool use، 1124، 1124f
بنفسج البحر Sea pansy، 643
Sea peach (*Halocynthia auranthium*)،
Halocynthia) مشمش البحر 683f
(*auranthium*
قلم البحر Sea pen، 643
صورة بحث نمطية Search image، 406، 406f
بزاقة بحرية Sea slug، 630t، 658، 658f
(بزاق البحر)
أفعى البحر Sea snake، 699، 1005، 1028
Seasonality، variations in solar energy
موسمي، تغيرات في الطاقة 1219، 1212f
الشمسية
Sea star، 630t، 676–78، 677–78f،
نجم البحر 959
predation on mussels، 1182، 1182f
افتراس على بلح البحر
Sea turtle، 695t، 929، 959، 1028
سلحفاة البحر
Sea urchin،، 630t، 676، 678، 678f،
قنفذ البحر 945، 1088، 1252، 1253f
التفلج في cleavage in، 1092، 1092f
التكوين development in، 490، 490f
الجنيني في
الإخصاب fertilization in، 1091، 1091f
في
عملية gastrulation in، 1095–96، 1095f
تكوين الجاسترولا في
predation by sea otters، 1175، 1202–
الافتراس عن طريق ثعلب البحر 3، 1203f
جوز البحر Sea walnut 631t، 643
سوط البحر Sea whip، 643
غدة دهنية Sebaceous gland، 854، 1040
Secondary carnivore 1196، 1197–98f،
آكل لحوم ثانوي 1199–1200، 1202
جدار خلوي Secondary cell wall، 81، 81f
ثانوي
Secondary chemical compounds، 1175
مركبات كيميائية ثانوية
التكافل Secondary endosymbiosis، 564
الداخلي الثانوي
Secondary growth، in plants، 720، 733f
نمو ثانوي، في النباتات
Secondary immune response، 1055f،
الاستجابة المناعية 1057–58، 1057f
الثانوية
تحفيز ثانوي Secondary induction، 1107
Secondary lymphoid organs، 1047f،
أعضاء ليمفية ثانوية 1048
Secondary metabolite، 792، 793t،
مركبات أيضية ثانوية 794–95
غزل فطري Secondary mycelium، 613
ثانوي
Secondary oocyte، 1077–78، 1078–
خلية البيضة الثانوية 79f
لحاء ثانوي Secondary phloem، 721f، 733f
جسم ثانوي Secondary plant body، 720
للنبات
إنتاجية Secondary productivity، 1197
ثانوية
Secondary sexual *Chara*cteristics، 938–
صفات جنسية ثانوية 39، 1076، 1134
Secondary spermatocyte، 1073f، 1074
خلية منوية ثانوية
Secondary structure، of proteins، 48،
تركيب ثانوي، للبروتينات 48–49f
تعاقب ثانوي Secondary succession 1184
أنسجة Secondary tissues، of plant، 720
ثانوية، في النبات
Secondary xylem، 721f، 725، 733f
خشب ثانوي
Second filial generation، 223، 223f،
جيل بنوي ثاني 227، 227f
Second Law of Thermodynamics،
القانون الثاني في 107–8، 108f، 1196
الديناميكا الحرارية
رسول Second messenger 170، 176–78
ثان
كالسيوم calcium، 178، 178f
cAMP، 170، 176–79، 177–79f
أدينوسين أحادي الفوسفات الحلقي
جوانوسين أحادي الفوسفات cGMP، 171
الحلقي
for hydrophilic hormones، 927–28،
هرمونات محبة للماء 927f
إينوسايتول ثلاثي IP_3/calcium، 177، 177f
الفوسفات / كالسيوم
الثلث Second trimester، 1109f، 1110
الثاني
سكرتين Secretin، 975، 975f، 976t
إفراز Secretion، 854، 1025
في الكلية in kidney، 1030، 1032
بروتين الضامن Securin، 199–200
(سكيورين)
البردى Sedge، 842، 846
Seed،، 390، 391f، 589–90، 593،
البذرة 595f، 599f
أهمية adaptive importance of، 749، 749f
التكيف
dispersal of، 1149، 1149f، 1253–54
انتشار
dormancy in، 748، 811–12،824،
سكون 824f، 912f
formation of، 390، 391f، 594–95،
تكوين 595f، 748–49، 748f، 845
germination of، 390–91، 390f، 600،
749، 753–54، 753–54f، 803، 812،
إنبات 824
تخزين nutrient storage in، 748، 748f
الغذاء في
بنك البذور Seed bank، 753
مخبأ بذور Seed cache، 1121، 1121f
Seed coat، 598، 599f، 748–49، 749f،
غلاف البذرة (القصرة) 812، 812f
طيور Seed-hoarding bird، 1121، 1121f
خازنة للبذور
نبات وعائي Seedless vascular plant، 589t
لابذري
Seedling، إنبات
استطالة في القمة etiolated، 803، 803f
نمو growth of، 753–54، 753–54f
توجيه orientation of، 754
النبات البذري Seed plant، 588، 589t
Seed traits، in garden pea، 222–23f،
صفات البذور في بازلاء الحديقة 227f
Segmental duplication، 356–57، 357t،
مضاعفة قطعية 479f
Segmentation (animals)، 626–27
التقسيم (الحيوانات)
in annelids، 518، 519f، 627، 627f،
في الحلقيات 660
in arthropods، 518، 519f،627، 627f
في المفصليات
في الحبليات in chordates، 518، 519f
in *Drosophila* development، 382f،
في تطور ذبابة الفاكهة 385–87، 386–87f
evolution of، 518، 519f، 626–27،
تطور الـ 627f
التفاصيل الجزيئية molecular details of، 518
جينات *Segmentation* genes، 382f، 385
التقسيم
جينات *Segment-polarity* genes، 382f، 385
قطبية القطعة
انعزال Segregation of traits، 220، 224
الصفات
حوت الساي Sei whale، 1250، 1250f
مؤشر Selectable marker، 328–29، 329f
قابل للاختيار
Selection، *See also* 400f، 402، *See also*
الانتخاب
انظر Artificial selection; Natural selection
أيضًا. الانتخاب الصناعي، الانتخاب الطبيعي
تجنب to avoid predators، 402–3، 403f
المفترس
on color in guppies، 410–11، 410–
على اللون في السمكة الفطساء 11f
موجه directional، 408–9f، 409
المسبب disruptive، 408، 408–9f، 442
للاضطراب
المعتمد frequency-dependent، 406، 406f
على التكرار
للمجموعة group، 1137–38
interactions among evolutionary forces،
التفاعل بين القوى التطورية 405–6، 405f
نسب kin، 1138–40، 1139–40f
حدود limits to، 412، 412f
للتماشي to match climatic conditions، 403
مع الظروف المناخية
المتذبذب oscillating 407، 448
for pesticide resistance in insects، 403،
لمقاومة مبيدات الآفات في الحشرات 403f
جنسي sexual، 404، 1133–34، 1133f
استقرار stabilizing، 408–9f، 409
نفاذية انتقائية Selective permeability، 94
Selective serotonin reuptake inhibitor
مثبطات إعادة تناول سيروتونين (SSRI)، 881
الانتقائية
مولد ضد ذاتي Self antigen، 1058
الإخصاب Self-fertilization، 221، 221f
الذاتي
Self-incompatibility، in plants، عدم التوافق
الذاتي، في النباتات
نبات gametophytic، 843–44، 844f
جاميتي
نبات بوغي sporophytic، 844، 844f
Self-pollination، 839، 842–43، 844f
تلقيح ذاتي
Self-versus-nonself recognition، 1049
التفريق بين الذات والغريب
إنجابية أحادية Semelparity، 1156
السائل المنوي Semen، 1074
Semibalanus balanoides، 1170، 1170f
Semibalanus balanoides
Semicircular canal، 904f، 906–7f،
قناة نصف هلالية 907–8
Semiconservative replication، 262–64،
التضاعف شبه المحافظ 262f
شبه صحراء Semidesert، 1216f، 1217
صمام نصف Semilunar valve، 988، 988f
قمري (نصف هلالي)
حويصلة Seminal vesicle 1073f، 1074
منوية
Seminiferous tubule، 1073–74، 1073f
أنيبيبات منوية
الهرم، في Senescence، in plants، 848
النباتات
Sensitive plant (*Mimosa pudica*)،
نبات حساس (نبتة الست 803، 809، 809f
المستحية)
Sensitivity، as *Chara*cteristic of life، 3،
الحساسية، بوصفها خاصية للحياة 504
مسبار Sensor، 864، 864–65f
استغلال حسِّي Sensory exploitation، 1136
شعيرة حسية Sensory hair، 909f
Sensory information، path of، 899f
معلومات حسية، مسار
Sensory neuron، 860t، 870، 870–71f،
عصبون حسي 890–91f، 891–94
الأعضاء Sensory organs، of insects 674
الحسية، للحشرات
Sensory receptor، 675، 870، 898–
مستقبل حسِّي 900، 898t
أشواك حسية Sensory setae، 675
Sensory systems، 861، 897–916
الأجهزة الحسية (أجهزة الإحساس)
في النباتات in plants، 801–24
Sensory transduction، 899–900،
تحويل الإشارات الحسّية 899–900f
Sepal، 598، 598f، 751f، 835f، 836،
سبلة 836f
بروتين الفاصل سباريز Separase، 199–200
طبقة الفصل Separation layer، 811
SEP جينات *SEP* genes، 834–36، 836f
Septation (cell division)، 186–87،
تكوين الحواجز 186–87f
Septum، الجدار الفاصل
للحلقيات of annelids، 661، 661f
في الانشطار الثنائي in binary fission، 187
للخيوط of fungal hyphae، 605، 605f
الفطرية
Sequence-tagged site (STS)، 351،
(STS) موقع معلم التعاقب 352f، 354
تخنّث Sequential hermaphroditism، 1068
تعاقبي

Serengeti ecosystem، 1192، 1218 نظام بيئي سيرينجيتي
Serine 46، 47f سيرين
Serosa، of gastrointestinal tract، 965، 965f، 969–70f طبقة مصلية، للقناة المعدية المعوية
Serotonin، 881، 883، 888 سيروتونين
Serotonin receptor، 319–20 مستقبل السيروتونين
Serpentes (suborder)، 695t أفاع (تحت رتبة)
Serpentine soil 1169، 1169f تربة سربنتينية
Sertoli cells، 1073f، 1074–75، 1076f خلايا سيرتولي
Serum، 997 مصل
Sessile animal، 637 حيوان مستقر
Set point 864، 864f نقطة مرجعية
Severe acute respiratory syndrome (SARS)، 527t، 535، 535f مرض الالتهاب الرئوي الحاد (سارس SARS)
Severe combined immunodeficiency (SCID)، 342، 342t مرض فقر المناعة الحاد المركب (SCID)
Sewage، 1223، 1227 مياه المجاري
Sex chromosome، 238، 239–41، 239t كروموسوم الجنس
of birds، 239t للطيور
of fruit fly، 239، 239t ذبابة الفاكهة
of humans، 239–41، 239t للإنسان
of insects، 239t للحشرات
nondisjunction involving، 250، 250f عدم الانفصال
sex combs reduced gene، in *Drosophila*، 1099، 1099f جين مشط الجنس المختزل في ذبابة الفاكهة
Sex determination 239–41، 239t، 1069 تحديد الجنس
in mammals، 1069، 1069f في الثدييات
temperature-dependent، 392 معتمد على الحرارة
Sex linkage، 238f، 239 ارتباط بالجنس
Sex ratio، 1152، 1152f نسبة الجنس
Sex steroid، 921، 938–39 ستيرويدات الجنس
Sexual dimorphism، 1135 ازدواج الهيئة الجنسي
Sexual imprinting، 1122–23 الانطباع الجنسي
Sexual life cycle، 206، 207f دورة الحياة الجنسية
Sexually transmitted disease (STD)، 555t، 556–57، 556f، 1081 الأمراض المنقولة جنسيًا (STD)
Sexual reproduction *See also* Meiosis، 205،206–16، 566، 1068–69. التكاثر الجنسي. انظر أيضًا انقسامًا اختزاليًا
in animals 623t في الحيوانات
Sexual selection، 404، 1133–36، 1133f انتخاب جنسي
Shade leaf، 738 ورقة ظل
Shaft، of bone 948 ساق العظم
Shark، 687t، 688–89، 688–89f، 886f، 916، 1002، 1020،1024، 1027، 1049 سمك القرش
evolution of، 689 تطور
teeth of، 688–89 أسنان
Sheep، cloning of، 376–78، 376–77f نعجة، استنسال
Shelf fungi، 612 فطريات الرف
Shell صدفة
of bivalves، 658–59، 659f ثنائية المصراع
of diatoms، 574، 574f الدياتومات
of mollusks، 654، 656، 658، 658f الرخويات
Shingles، 524 داء المنطقة
Shipworm، 655 دودة السفن
Shivering، 1020، 1020f ارتجافي
Shivering thermogenesis، 1021 توليد حراري ارتجافي
Shock، anaphylactic، 1059 صدمة فرط الحساسية
Shoot، 718، 718f. ساق
See also Root– shoot axis انظر أيضًا. محور الجذر – المجموع الخضري
development of، 754f التكوين الجنيني
gravitropic response in، 806–8، 807f استجابة التأود الأرضي
elongation of، 803، 803f استطالة
tissues of، 718 أنسجة
shootmeristemless mutant، in *Arabidopsis*، 744–46، 745f طفرة النسيج المولد للساق، في نبات رشاد الجدران
Shorebird، 701t طائر الشاطئ
Shore crab، feeding on mussels، 1131، 1131f سلطعون الشاطئ، التغذي على بلح البحر
Short-day plant، 830–31، 830f نبات النهار القصير
facultative، 831 اختياري
obligate، 831 إجباري
Short interspersed element (SINEs)، 357، 357f، 360 العناصر المتناثرة القصيرة SINEs
short root mutant، in *Arabidopsis*، 807، 807f طفرة الجذر القصير في رشاد الجدران
Short tandem repeat (STR)، 352 تكرار ترادفي قصير (STR)
Short-term memory، 889 ذاكرة قصيرة الأمد
Shotgun sequencing، 354، 354f التعاقب العشوائية
Shrew، 707، 708t، 906، 1197f الزَّبَّابة
Shrimp، 667، 672 قريدس (ربِّيان)
Shrimp farm، 1243–44، 1243f مزارع القريدس
Shrub، 589t شجيرة
Siamese cat، 230t، 233، 233f قط سيامي
Sickle cell anemia، 50، 225t، 230t، 231، 247–49، 247–48f، 247t فقر الدم المنجلي
malaria and، 248، 407، 407f الملاريا و
Side-blotched lizard (*Uta stansburiana*)، 1155–56، 1156f السحلية ذات البقع الجانبية
Sideroblastic anemia، 246f Sideroblastic anemia فقر دم الخلايا الحمراء المبقعة
Sidneyia، 632f *Sidneyia*
Sieve area، 726 منطقة غربالية
Sieve cells 726، 770 خلايا غربالية
Sieve plate، 726، 726f صفيحة غربالية
Sieve tube 726، 770 أنبوبة غربالية
evolution of، 462، 463f تطور
Sieve-tube member، 726، 726f عضو الأنبوبة الغربالية
Sight. *See* Vision بصر. انظر الرؤية
Sigma factor، 284–85، 284–85f عامل سيجما
Sigmoidal growth curve 1157 منحنى نمو سيني
Sigmoria، 670f *Sigmoria*
Signal recognition particle (SRP)، 284–96، 296f جسيم مميز الإشارة (جسيم التعرف إلى الإشارة) (SRP)
Signal sequence، 295–96، 296f تعاقب الإشارة
Signal transduction pathway Cell signaling، 14، 166–67. مسار تحويل الإشارة. انظر أيضًا إشارة الخلية
changes in pathways، 491 تغيرات المسارات
in development، 490–91 في التكوين الجنيني
in plants، 803–4 في النباتات
in seed germination، 753f في إنبات البذور
wound response in plants، 796–97، 797f استجابة الجرح في النباتات
Sign stimulus، 1116–17، 1116f منبه إشارة
Sildenafil، 171، 881 سايدنأفيل
Silent mutation، 298، 299f طفرة صامتة
Silica، 565، 591، 790، 1175 سيليكا
Silk (spider) 669 حرير (عنكبوت)
Silkworm moth (*Bombyx mori*)، 188t، 940f، 1128 عث دودة الحرير (*Bombyx mori*)
Silverfish، 674 سمكة فضية
Silver fox، domestication of، 421، 421f ثعلب فضي، تدجين
Simberloff، Dan، 1208 دان سمبرلوف
Simian immunodeficiency virus، 467–68، 468f فيروس نقص المناعة القردي
Simple epithelium، 854 طلائي بسيط
columnar، 854، 855t عمادي
cuboidal، 854، 855t مكعب
squamous، 854، 855t حرشفي
Simple eye، 668 عين بسيطة
Simple leaf، 736، 737f ورقة بسيطة
Simple metamorphosis، 675 تحول بسيط
Simple sequence repeats، 357، 357t تكرارات بسيطة التعاقب (SSR)
SINE. *See* Short interspersed element SINE. انظر العناصر المتناثرة القصيرة
Singer، S.، 86 سانجر
Single bond، 24، 24f رابطة فردية
Single-copy gene، 356 جين فردي النسخة
Single nucleotide polymorphism (SNP)، 246–47، 358، 359f التعدد الشكلي للنيكليوتيد الواحد (SNP) (تعدد أشكال النيوكليوتيد الواحد)
in human genome، 358 في جينوم الإنسان
single-base differences between individuals، 358 اختلافات قاعدة وحيدة بين الأفراد
Single-strand binding protein، 266، 267t، 269f بروتين رابط للشريط المفرد
Sink (plant carbohydrate)، 770، 770f المغطس (سكريات النبات)
Sinoatrial (SA) node، 985، 987، 990، 990f، 995 عقدة جيبية أذينية (SA node)
Sinosauropteryx، 464f، 702f *Sinosauropteryx*
Sinus venosus، 985، 985–86f، 987 جيب وريدي
Siphonaptera (order)، 673t عديمة الأجنحة السيفونية (رتبة)
Sipuncula، 629f، 637 f الديدان الأنبوبية
siRNA. *See* Small interfering RNA، siRNA. انظر أيضًا RNA الصغير المعترض (المتدخل)
Sister chromatid(s)، 190، 190f، 192، 192f، 209 الكروماتيدات الشقيقة
Sister chromatid cohesion، 209–11، 215–16 التصاق الكروماتيدات الشقيقة
Sister clade، 467 السلالة الشقيقة
Site-specific farming، 776 الزراعة الخاصة في الموقع
Skate، 687t، 689 الورنك
Skeletal muscle، 858–59، 859t، 952 العضلة الهيكلية
actions of، 950–52، 952f وظائف
lymph movement and، 994 حركة الليمف
venous pump، 992، 993f مضخة وريدية
Skeletal system، 862f، 944–46 الجهاز الهيكلي
Skeleton هيكل
hydrostatic، 944، 944f هيدروستاتيكي
types of، 944، 945f أنواع
Skin، 863f، 1040 الجلد
as barrier to infection، 854، 1040 حاجز ضد العدوى
color of، 714، 714f لون
of reptiles، 695–96 في الزواحف
as respiratory organ. *See* Cutaneous respiration بوصفه عضوًا تنفسيًّا. انظر تنفسًا جلديًا
Skin cancer، 273، 1230 سرطان الجلد
Skink، 699 سقنقور
Skinner، B. F.، 1120 ب. ف. سكنر
Skinner box، 1120 صندوق سكنر
Skull، 696f، 862f، 945f، 951 جمجمة
Slash pine (*Pinus palustris*)، 594f الصنوبر الطويل (*Pinus palustris*)
S-layer، 547 طبقة S
Sleep 888، 939 نوم
Sleep movement، in plants، 810، 810f حركات النوم، في النباتات
Sliding clamp، DNA polymerase III 267، 267f اللاقط المنزلق، أنزيم بلمرة DNA الثالث
Sliding filament model، of muscle contraction، 953–54، 953–54f آلية الخيوط المنزلقة، في انقباض العضلات
Slightly movable joint، 950–51، 950f مفصل قليل الحركة
Slime mold، 577–78، 578f الفطر الغروي
cellular 578، 578f الخلوي
plasmodial، 578، 578f البلازمودي
S locus، 844، 844f موقع S
Sloth، 708t الكسلان
Slow-twitch muscle fiber، 957–58، 957f ليف عضلي الومضة البطيئة
Slow virus، 536 فيروس بطيء
Slug (mollusk)، 654–56، 658، 959 البزاق (رخوي)
Slug (slime mold)، 578، 578f كتلة رخوية، عفن غروي
Small interfering RNA (siRNA)، 317، 318f RNA. الصغير المعترض (المتدخل) (siRNA)
Small intestine، 862f، 965، 965f، 969–72، 969–72f، 974f، 976t الأمعاء الدقيقة
absorption in، 970–72 الامتصاص في
accessory organs to، 970–71، 971f الأعضاء المساعدة في
digestion in، 970، 970f الهضم في
Small nuclear ribonucleoprotein (snRNP)، 284، 289، 289f دقائق الرايبونيكليو بروتين النووي الصغير (sn TNP)
Small nuclear RNA، 284 RNA النووي الصغير
Smallpox 341، 365t، 527t، 530، 557، 1044–45، 1044f، 1055f جدري
Small، 284، 317، 317f، 484 صغير
Smell، 898t، 909–10، 909f رائحة
Smelt، 1200 أسماك الهف
Smoking، 1010–11 التدخين
cancer and، 1011، 1011f السرطان و
cardiovascular disease 995 مرض قلبي وعائي
nicotine addiction، 883 إدمان النيكوتين
Smooth endoplasmic reticulum، 70–71، 70f الشبكة الإندبلازمية الناعمة
Smooth muscle، 858، 859t عضلة ملساء

Smuts، 612 تفحم
Snail، 630t، 654–55، 658، 658f،
959 حلزون
marine، larval dispersal in، 464–65،
464–65f بحري، انتشار اليرقات في
Snake، 687f، 695t، 698f، 699 أفعى
evolution of، 423 تطور
sensing infrared radiation، 916 رصد الأشعة تحت الحمراء
venomous، 44f سم
Snake venom 45t، 430 سم الأفعى
Snapdragon، 830، 837، 837f شب الليل
CYCLOIDIA gene in، 495–96،837–
38، 837f جين *CYCLOIDIA* في
Snodgrass، Robert 518 روبرت سودنغراس
Snowshoe hare (*Lepus americanus*)،
population cycles of، 1159–60، 1160f
أرنب حذاء الثلج (*Lepus americanus*)، دورات الجماعة
SNP. *See* Single nucleotide poly-
morphism SNP. انظر التعدد الشكلي للنيوكليوتيد الواحد
snRNP. *See* Small nuclear
ribonucleoprotein snRNP. انظر دقائق الرايبونيكليو بروتين النووي الصغير
Snurp. *See* Small nuclear
ribonucleoprotein Snurp. انظر دقائق الرايبونيكليو بروتين النووي الصغير
Social insects، 1128، 1129f، 1140–
42، 1140–41f الحشرات الاجتماعية
Social system النظام الاجتماعي
communication in social group، 1128–
29، 1129f التواصل بين المجموعات الاجتماعية
evolution of، 1140–42 تطور
Society، 1140 مجتمع
Socorro isopod، 1148 حشرة سوكورو متساوية الأرجل
Sodium صوديوم
in action potential، 875–77، 876–78f في جهد الفعل
blood، 1035–36، 1036f الدم
in cytoplasm and extracellular fluid،
873t، 1024 في السيتوبلازم والسائل خارج الخلايا
extracellular، 1035 خارج الخلايا
in photoreception، 913–14، 914f في المستقبل الضوئي
reabsorption in kidney، 1026f، 1033–
35 إعادة الامتصاص في الكلية
in resting membrane potential، 872–
74، 873–74f في فرق جهد الراحة للغشاء
Sodium channel، 88t، 170 قناة الصوديوم
ligand-gated، 913–14، 914f مبوبة بالرابط
voltage-gated، 875 مبوبة بفرق الجهد
Sodium chloride، 23، 23f، 28f كلوريد الصوديوم
Sodium-potassium pump، 45t، 88t،
98–99، 98–99f، 102t، 872،
873–74f مضخة صوديوم – بوتاسيوم
Soft coral، 643، 1225 مرجان ناعم
Soft palate، 967، 967f سقف الحلق اللين
Soft rot 554 التعفن الفطري
Soil، 774–76، 1146 تربة
acid 776 حمضية
air in، 774 الهواء في
charges on soil particles، 774، 774f
شحنات على دقائق التربة
formation of، 1184 تكوين
loss of، 775، 775f فقدان
minerals in، 774–75، 774–75f المعادن في
organic matter in، 774 المادة العضوية في
phytoremediation، 784–86، 785–86f
معالجة نباتية للملوثات
saline، 769، 776 مالحة (ملوحة)
serpentine، 1169، 1169f سربنتينية
water content of، 763، 774–76،
774–75f المحتوى المائي
water potential of، 760–61، 762f،
774–75 قدرة مائية
Soil pore، 774، 775f ثقب التربة
Solar energy. *See also* Sunlight الطاقة الشمسية، أيضًا أشعة الشمس
climate and، 1212–16، 1212–13f المناخ و
distribution over Earth's surface 1212،
1212f التوزيع فوق سطح الأرض
in open ocean، 1223 في المحيط المفتوح
seasonal variation in، 1212، 1212f التغيرات الموسمية في
Soldier fly (*Ptecticus trivittatus*)، 673f
الذباب العسكري (*Ptecticus trivittatus*)
Solenoid، 178f، 189 ملف لولبي
Soleus muscle 957f عضلة الساق الأخمصية
Solute، 28، 95 مُذاب
Solute potential، 760، 760f القدرة الأسموزية للمذاب
Solvent، 27t، 28، 28f، 95 مذيب
Somatic cell(s)، 206، 207f الخلية (الخلايا) الجسمية (الجسدية)
Somatic cell embryo، 847f جنين خلية جسمية
Somatic cell nuclear transfer (SCNT)،
378–79 النقل النووي للخلايا الجسمية (SCNT)
Somatic motor neuron، 956 عصبون حركي جسمي
Somatic nervous system، 870، 871f،
891–92، 892t جهاز عصبي بدني (جسمي)
Somatosensory cortex، primary، 887،
887f قشرة حسية بدنية أساسية
Somatostatin. *See* Growth hormone-
inhibiting hormone (GHIH) المثبط الجسمي – انظر الهرمون المثبط لهرمون النمو (GHIH)
Somatotropin. *See* Growth hormone
(GH) هرمون النمو
Somite، 1101، 1102–3f، 1108 قطعة جسمية
Somitogenesis، 1101 تكوين القطع الجسمية
Somitomere، 1101 فلقة جسدية
Sonar، 907 سونار
Song، bird's، 1123، 1123f، 1128،
1132 تغريد، الطائر (الطيور)
Songbird، 701t الطائر المُغرِّد
declining populations of، 1248–49 تناقص جماعات
genetic basis of songs and singing، 483 الأساس الوراثي للأغاني والغناء
migratory، 1248–49، 1249f هجرة
Song sparrow (*Melospiza melodia*)،
1159f العصفور الدوري المغرد (*Melospiza melodia*)
Sonic hedgehog، 1106 قنفذ صوتي
s orbital، 20، 20f، 22 مدار s
Sorghum، 161 سورغوم
genome of، 477f المحتوى الجيني
Sorocarp، 578f ثمرة بثرية
Sorus، 592–93، 592f بثرة
Sounds، 903 أصوات
made by insects، 675 الحشرات
navigation by، 906–7 الملاحة عن طريق
Source (plant carbohydrate)، 770، 770f
مصدر (كربوهيدرات النبات)
Source-sink مصدر- مغطس (فوق الجماعات المصدر – والمهبط)
metapopulation، 1151 فوق الجماعة
Sourdough bread، 611 خبز العجين الحامض
Sour taste، 908 طعم حمض
South equatorial current 1214f التيار الاستوائي الجنوبي
Southern blot، 332–34، 333f وصمة ساذرن
Snowbug، 671 بق الثلج
Soybean (*Glycine max*)، 793t، 831،
848 فول الصويا (*Glycine max*)
genome of 477–78، 477f، 481f المادة الوراثية
phytoestrogens in soy الإستروجينات النباتية في الصويا
products، 794 منتجات
transgenic، 344 عابرة للجينات
Soy sauce، 613 صلصة الصويا
Spadefoot toad (*Scaphiopbus*)، 1147
ضفدع الطين ذو الرجل المجرفة (*Scaphiopbus*)
Spallanzani، Lazzaro 706 سبالنزانو
Spanish flu، 534 الإنفلونزا الإسبانية
Spanish moss 1179، 1179f الحزاز الطحلبي الإسباني
Sparrow، 701t، 964، 1007، 1154f عصفور دوري
Spastic paraplegia، 246f ضعف الأطراف السفلى التشنجي
Spatial heterogeneity، species richness
and، 1206، 1206f عدم تجانس الموطن، غنى الأنواع و
Spatial recognition 889 تمييز مكاني
Spatial summation 882 تجميع مكاني
Special connective tissue، 856–58 نسيج ضام خاص
Specialized transduction 550–51 عملية التأيير المتخصص
Speciation، 433–50 التنوع
allopatric 439، 440–41، 441f مختلف الموطن
gene flow and، 439 تدفق الجينات و
genetic drift and 439–40 الانجراف الوراثي و
geography of، 440–42، 441–42f جغرافية
long-term trends in، 448–49 اتجاهات خلال المدى الطويل في
natural selection in، 439–40 الانتخاب الطبيعي في
polyploidy and، 441–42، 442f التعدد الكروموسومي
reinforcement، 439، 439f التعزيز
sympatric، 441–42، 442f متحد الموطن
Species، 3f، 4 نوع
clusters of، 443–47، 443–47f تجمعات
endemic، 1239–42، 1240f، 1241t مستوطنات
geographic variation within، 434، 434f التباين (الاختلاف) الجغرافي ضمن
hybridization between. *See* Hybridization (between species) التهجين بين. انظر التهجين (بين الأنواع)
introduced، 1245t، 1250–52، 1256 إدخال
keystone، 1183، 1183f، 1252–54 أساسي
nature of، 434 طبيعة
origin of، 433–50 أصل
sympatric، 434 متحد الموطن
Species-area relationship، 1208، 1208f علاقة النوع بالمنطقة
Species concept 434–38، 460–61 مفهوم النوع
biological، البيولوجي
ecological، 438 البيئي
Species diversity، biogeographic patterns
of، 1207، 1207f غنى الأنواع، الأنماط الجغرافية الحيوية
Species diversity cline، 1207، 1207f ميل غنى الأنواع
Species name 507 اسم النوع
Species richness، *See also* 466–67،
466f،1168. غنى الأنواع (غنى نوعي). انظر أيضًا
Biodiversity التنوع الحيوي
causes of، 1206، 1206f الأسباب
climate and، 1206–7، 1206f المناخ و
conservation biology، 1237–58 الحفاظ الحيوي (المحافظة الحيوية)
effects of، 1205–6، 1205f تأثيرات
evolutionary age and، 1207 العمر التطوري و
on island، 1175، 1208، 1208f على الجزيرة
predation and، 1207 الافتراس
productivity and، 1205–6، 1205f الإنتاجية و
spatial heterogeneity and، 1206، 1206f عدم تجانس الموطن
in tropics، 1207، 1207f في المناطق الاستوائية
Species-specific signal، 1127–28 إشارة خاصة بالنوع
Species turnover، 1208 انقلاب نوعي
Specific heat، 28 سعة حرارية
of water، 27t، 28 ماء
Specific immune system، 1040،
1046–49 جهاز المناعة النوعية
Specific transcription factor، 313،314–
15f عوامل الاستنساخ النوعية (عامل استنساخ نوعي)
Speckled wood butterfly (*Pararge*
aegeria)، 1233f فراشة الغابات المبقعة (*Pararge aegeria*)
Spectrin، 87، 88t، 92 السبكترين
Speech، 887 الكلام
genetic basis of، 483 الأساس الجيني لِ
Spemann، Hans، 1104 هانز، سبيمان
Spemann organizer، 1104–6، 1104–
6f منظم سبيمان
Sperm، 206، 206–7f، 1068، 1074،
1074f الحيوان المنوي
blockage of، 1081 حجز
destruction of، 1081–82 تحطيم
fertilization، 1088–92، 1088t،
1089–91f إخصاب
penetration of egg by، 1088، 1089f اختراق البويضة عن طريق
of plant، 838f نبات
production of، 392،1073f، 1074 إنتاج
Spermatid، 1073f، 1074 خلية منوية غير ناضجة
Spermatocyte خلية منوية
primary، 1073f، 1074 ابتدائية
secondary، 1073f، 1074 ثانوية
Spermatogonium، 1074 خلية منوية أم أو أم المني
Spermatophore، 1134 حاملة الحيوانات المنوية
Spermatozoan. *See* Sperm، حيوان منوي ناضج. انظر الحيوان المنوي
Sperm competition، 1135 تنافس الحيوانات المنوية
Sperm count، 1075 عدد كبير من الحيوانات المنوية
Spermicide، 1081f، 1082، 1082t قاتل

حيوانات منوية
Sperm whale، 1250، 1250f حوت العنبر
S phase، 191، 191f طور S
Sphenisciformes (order)، 701t (رتبة)
Sphenisciformes
Sphincter 968 عاصرة
Sphygmomanometer، 989، 989f مضغاط
(جهاز قياس ضغط الدم)
Spicule، 638–39، 639f شوكة
Spider، 630t، 667، 669–70،670f،
959 عنكبوت
poisonous، 669–70، 670f سام
Spinach، 831 سبانخ
Spinal cord، 860t، 862f، 870–71f،
884f، 885t، 890–91، 890–91f الحبل
الشوكي
injury to، 890–91 قطع
Spinal reflex، 890، 890–91f فعل منعكس
شوكي
cutaneous، 891f جلدي
Spindle apparatus، 187f، 193،194–
95f، 213f، 387–88، 606 جهاز المغزل
Spindle checkpoint، 198، 198–200f
نقطة الضبط المغزلي (المغزلية)
Spindle microtubules، 187f أنيبيبات دقيقة
مغزلية
Spindle plaque، 606 صفيحة المغزل
Spindle pole body، 187f جسم قطب المغزل
Spine (plant)، 736–37 شوكة (نبات)
Spinneret، 669 مغزل
Spiny fish، 687t، 688 أسماك شوكية
Spiracle، 668f، 669، 669f،
675،1001f، 1004 متنفس (فتحة تنفسية)
Spiral cleavage، 626، 627f، 1093t تفلج
حلزوني
Spiralia، 629، 629f، 637، 637f
حلزونيات
Spirillum، 546 بكتيريا حلزونية
Spirochaete، 544f، 546 سبيروكيت (بكتيريا
شوكية حلزونية)
Spleen، 863f، 1047f، 1048–49 طحال
Spliceosome، 288، 289–90، 289f
جسيم الوصل
Sponge، 624، 628، 630، 630t،638–
39، 639f، 964، 984، 984f إسفنج
Spongin، 638–39، 639f إسفنجين
Spongy bone، 948f، 949 عظم إسفنجي
Spongy mesophyll، 737، 738f نسيج
إسفنجي
Spontaneous generation، 6–7، 6f خلق
تلقائي
Spontaneous reaction، 109 تفاعل تلقائي
Sporangiophore، 609، 609f حاملات
محافظ الأبواغ
Sporangium، 578، 578f، 583، 583f،
587f، 588، 592f، 609، 609f محفظة
الأبواغ
Spore، بوغ
of fern، 592–93 الخنشار
of fungi، 606، 606f للفطريات
of moss، 587f، 588 للحزاز الطحلبي
of plant، 583، 583f للنبات
Spore mother cell، 583، 583f خلية أم
الأبواغ
Sporocyst، 646، 646f سبوروسيست
Sporophyte، 583، 583f، 587، 587f،
592f، 599f، 838 طور بوغي
Sporophytic self-incompatibility، 844،
844f عدم التوافق الذاتي للنبات البوغي
Spotted cuscus، 428f الكصكص المنقط
Spotted sandpiper، 1137 ذكور طيور
الطيطوي المنقطة
Spring overturn، 1222، 1222f انقلاب
ربيعي
Springtail، 674 ذيل زنبركي
Spruce، 589t، 594، 726، 1185، 1220
شجر البيسية
Squamata (order)، 695t، 698f، 699
ذوات الحراشف (الحرشفيات) (رتبة)
Squamous epithelium، غشاء حرشفي طلائي
simple، 854، 855t بسيط
stratified، 854، 855t طبقي
Squash، 726 f قرع
Squid، 655–56، 659–60، 878، 944،
959، 1224 الحبار
Squirrel، 913 سنجاب
Src protein kinase، 202f أنزيم مفسفر
للبروتين Src
SRP. *See* Signal recognition particle،
SRP. انظر جسيم التعرف إلى الإشارة
SRY gene، 239–40، 1069، 1069f
جين *SRY*
SSRI. *See* Selective serotonin reuptake
inhibitor، SSRI. انظر مثبط إعادة تناول
سيروتونين الانتقائي
Stabilizing selection، 408–9f، 409
انتخاب مسبِّب للاستقرار
Stacked GM crops، 345 المحاصيل المكدسة
بالتعديلات الوراثيّة
Stain، visualization of cell structure، 62
استعمال أصباغ لإظهار تركيب الخلية
Stamen، 598، 598f، 835–36f، 836،
843، 843f سداة
Staminate flower، 843، 843f زهرة ذكرية
Standing crop biomass، 1197، 1204f
محصول الكتلة الحيوية القائم
Stanley، Wendell، 515 ويندل ستانلي
Stapes، 904، 904f ركاب
Staphylococcus aureus، antibiotic resistance
in، 552–53 مقاومة المضادات الحيوية في
Staphylococcus aureus
Starch، 35t، 36f، 39، 754، 967 نشا
Starling (*Sturnus vulgaris*)، 701t،
1149، 1248 الزرزور (*Sturnus vulgaris*)
migratory behavior of، 1126، 1126f
سلوك الهجرة
Starter culture، 611 مستنبت البداية
Startle reflex، 1110 فعل منعكس بدائي
Start site، 284 موقع البدء
Stasis، 447–48 فترة الركود
Statocyst، 898t، 907 كيس توازن
Statolith، 907 حصاة توازن
STD. *See* Sexually transmitted disease
STD. انظر الأمراض المنقولة جنسيًّا
Steam 25f بخار
Stegosaur، 695t ستيجوسور
Stegosaurus، 459f *Stegosaurus*
Stele، 729–30 أسطوانة
Stellar's jay (*Cyanositta stelleri*)، 703f
القيق (أبو زريق) (*Cyanositta stelleri*)
Stem، 805f ساق
modified، 734–35، 735f متحورة
positive phototropism in، 805، 805f تأود
ضوئي إيجابي في
structure of، 732–35، 732–35f تركيب
Stem cells، 372، 372f، 998f، 999 خلايا
جذعية
adult 380، 380f بالغة
embryonic، 340، 341f، 372، 372f،
379–80، 379f جنينية
ethics of stem cell research، 379–80،
379f أخلاقيات أبحاث الخلايا الجذعية
tissue-specific، 372 ذات النوعية لذلك
النسيج
Stephens Island wren، 1175، 1251 صعو
جزيرة ستيفنز
Stereocilia، 81، 903–5، 903f،906f،
907–8 أهداب صلبة مجسّمة
Stereoisomer، 35، 38، 38f مصاوغ فراغي
Sterigma، 612f بروزات
Sterilization (birth control)، 1083،
1083f تعقيم (تنظيم الحمل)
Sternocleidomastoid muscle، 1009f
العضلة القصية الترقوية الحشائية
Sternum، 862f قص
Steroid، 35t، 54، 54f، 90 ستيرويد
Steroid hormone، 921، 923t، 925–
26، 976 هرمون ستيرويدي
mechanism of action of، 925–27، 926f
آلية العمل
in plants، 822، 822f في النباتات
structure of، 925f تركيب
Steroid hormone receptor، 170–71
مستقبل هرمون ستيرويدي
Steroid sulfatase deficiency، 246f
placental نقص أنزيم محلل كبريتات ستيرويدات
المشيمة
Stickleback fish، courtship signaling in،
1116–17،1117f،1127f سمك
(أبو شوكة). منبه إشارة الغزل في
Stigma، 844، 844f ميسم
of euglenoids، 568، 568f نظيرة اليوغلينا
of flower، 598، 598f، 600، 836f، 837
الزهرة
Stimulus محفز
conditioned، 1120 مشروط
sign، 1116–17، 1116f إشارة
supernormal، 1117 فوق العادي
unconditioned، 1120 ارتباط غير شرطي
Stimulus-gated ion channel، 899–900،
900f قنوات أيونية مبوبة بالمنبه
Stimulus-response chain، 1127، 1127f
سلسلة المُنبِّه- الاستجابة
Stipule، 718f، 733، 736 أذينة
Stipule scar، 733 ندبة أذينة
Stolon، 735، 735f، 846 ساق هوائية
Stomach، 862f، 964–65f، 965،
968–69، 968–69f،974–75f، 976t
المعدة
digestion in، 968–69 الهضم في
innervation of، 894t التغذية العصبية
secretion by، 968 تفرز عن طريق
Stomata، 160–62، 160–61f، 582،
722، 722f، 737، 737f، 758، 776
الثغور
mutants in *Arabidopsis*، 722f طفرات في
نبات رشاد الجدران
opening and closing of، 722، 765–66،
766f، 824، 824f فتح وإغلاق
Stone canal، 676، 677f قناة الحجر
Stone cells، 724f خلايا صخرية (حجرية)
Stonecup، 837 فنجان صخري
Storage protein، 45، 45t بروتين تخزين
Stork، 701t أبو منجل
STR. *See* Short tandem repeat
Stramenopile، 510f، 562f، 573–75،
573–75f STR. انظر تكرارًا ترادفيًّا قصيرًا
Stratification (seed)، 753 ارتباع (البذرة)
Stratified epithelium، 854، 855t طلائية
طبقية
pseudostratified columnar، 855t عمادي
طبقي كاذب
squamous، 854، 855t حرشفي
Stratum basale، 1040 طبقة قاعدية
Stratum corneum، 1040 طبقة متقرنة
Stratum spinosum، 1040 طبقة شائكة
Strawberry (*Fragaria ananassa*)، 735،
751f فراولة (*Fragaria ananassa*)
Stream، 1191f جداول
Streptococcus، 544f، 555t *Streptococcus*
السبحيات
disease-causing، 554 مسببة المرض
Streptococcus mutans، 556 *Streptococcus*
mutans
Streptococcus pneumoniae، transformation
in، 256–57، 256f التحول في بكتيريا السل
Streptococcus pneumoniae
Streptococcus sobrinus، 556 *Streptococcus*
sobrinus
Streptomyces، 544f *Streptomyces*
Streptomycin، 511t Streptomycin
resistance to، 242 مقاومة
Streptophyta، 516f، 517، 562–63f،
584 طحالب سبحية
Stretch receptor، 860t، 890f، 898t،
902، 902f، 996 مستقبل شد
Striated muscle، 858، 955f عضلة مخططة
Strigiformes (order)، 701t (رتبة)
Strigiformes
Stroke، 55، 887، 994، 1000 جلطة
دماغية
Stroke volume، 995 حجم الضربة
Stroma، 75، 75f، 145، 145f لُحمة
Stroma lamella، 145 طبقة اللُّحمة
Stromatolite، 540، 540f أشباه الأنسجة
Structural DNA، 356، 357t DNA
التركيبي
Structural isomer، 35 مصاوغ بنائي
Struthioniformes (order)، 701t (رتبة)
Struthioniformes
STS. *See* Sequence-tagged site، STS.
انظر موقع معلم تعاقب
Sturtevant A. H.، 244، 351 ألفريد
سترتيفانت
Style، 598، 598f، 836f، 837،
843–44f قلم
Subcutaneous tissue، 1040 طبقة تحت
الأدمة
Suberin، 729، 764، 790 سوبرين
(سيوبرين)
Submucosa، of gastrointestinal tract،
965، 965f، 969–70f طبقة تحت مخاطية،
للقناة الهضمية المعوية
Subsoil، 774f تربة سفلية
Subspecies 434، 434f تحت أنواع
Substance P، 881 Substance P
Substrate، 111 مادة التفاعل
Substrate-level phosphorylation، 122،
124–25 فسفرة على مستوى مادة التفاعل
Subunit vaccine، 341، 342f، 346 مطعوم
تحت الوحدة
Succession، 1184–85 تعاقب
in animal communities، 1185، 1185f
في المجتمعات الحيوانية
in plant communities، 1184–85،
1184–85f في المجتمعات النباتية
primary، 1184 أولي
secondary، 1184 ثانوي
Succinate، 129 سكسينيت
Succinate dehydrogenase، 130f نازع
هيدروجين سكسينيت
Succinyl-CoA، 130f، 131 سكينيل مرافق
الأنزيم - ا
Succinyl-CoA synthetase، 130f باني
سكسينيل مرافق الأنزيم - ا
Succulent، 162 عصارية
Sucking reflex، 1110 المص المنعكس
Suckling، 929، 1111 رضاعة
Sucrase، 113f، 976t سكريز
Sucrose، 38، 39f، 159 سكروز
transport in plants، 769–70،769–70f
النقل في النباتات

Sugar السكر
isomers of, 38, 38f مصاوغات
reabsorption in kidney 1026f إعادة الامتصاص في الكلية
transport forms 38–39 أشكال النقل
transport in plants, 769–70, 769–70f النقل في النباتات
Sugarcane, 161, 188t, 360f, 847 قصب السكر
genome of, 477f المحتوى الجيني
Sulcus, 887 شق
Sulfhydryl group, 34f مجموعة سلفهيدرل
Sulfur, in plants, 776, 777t الكبريت في النباتات
Sulfur bacteria, 136–37, 153, 153f بكتيريا الكبريت
Sulfuric acid, 1228 حمض الكبريتيك
Sulfur oxides, 1228 أكاسيد الكبريت
Sulfur-oxidizing bacteria, 1226, 1226f بكتيريا مؤكسدة للكبريت
Sulphur butterfly (*Colias eurytheme*), 402–3 فراشة الكبريت (*Colias eurytheme*)
Summation, 875, 875f, 882, 957, 957f تجميع
Summer solstice, 1212f انقلاب صيفي
Summer tanager (*Piranga rubra*), 703f مهاجر الصيف (*Piranga rubra*)
Sunbird, 840–41, 1132, 1132f طائر الشمس
Sundew (Drosera), 738, 780, 781f ندى الشمس (Drosera)
Sunflower (*Helianthus annuus*), 733f, 810f, 841, 848 دوار الشمس (*Helianthus annuus*)
genome of, 477f المحتوى الجيني
Sunlight, *See also* Solar energy 1146 أشعة الشمس، انظر الطاقة الشمسية
in photosynthesis, 147–48 في البناء الضوئي
regulation of stomatal opening and closing, 767 تنظيم فتح الثغور وإغلاقها
Supercoiling, of DNA, 266, 266f الالتفاف الفائق، في DNA
Supercooling, 812 تبريد شديد
Superfund site, 784–85 موقع ملوث
Superior vena cava, 987f, 988–99 وريد أجوف علوي
Supernormal stimulus, 1117 منبه فوق عادي
Suprachiasmatic nucleus (SCN), 939 نواة فوق التصالبية لتحت المهاد (SCN)
Surface area, 1018, 1021 مساحة السطح
Surface area-to-volume ratio, 60, 60f نسبة مساحة السطح إلى الحجم
Surface marker. *See* Cell Surface marker، علامة سطح. انظر علامة سطح الخلية
Surface tension, 26, 27f توتر سطحي
Surinam frog, 1071f ضفدع سورينام
Survival of the fittest, 404 البقاء للأصلح
Survival value, of behavior, 1130 قيمة بقائية، للسلوك
Survivorship, 1153 البقائية
Survivorship curve, 1153–54, 1153f منحنى البقائية
Sushi, 575 سوشي
Suspensor, 390, 742, 743f المعلِّق (حامل)
suspensor mutant, of *Arabidopsis*, 743–44, 744f طفرة الحامل في نبات رشاد الجدران
Suspensory ligament, 911, 911f رباط معلق
Sutherland, Earl, 927 إيرل سوذرلاند
Sutton, Walter, 238 والتر ساتون
Suture (joint), 950, 950f درزة (مفصل)
Swallowing, 967–68, 967f بلع
Swallowtail butterfly, 1177–78, 1177f فراشة الكرمة الأنبوبية
Swamp, 1220 مستنقع
Swan, 701t إوز عراقي
Swarming, 1141 مستعمرة
Sweat gland, 854, 1040 غدة عرقية
Sweating, 865, 1021–22 التعرّق
Sweet taste, 908–9 طعم حلو
Sweet woodruff, 732f جويسئة
Swift, 701t, 703 السمامة
Swim bladder, 689–90, 689f, 904 مثانة السباحة
Swimmeret, 672, 672f سابحات
Swimming, 959 سباحة
by fish, 959, 959f عن طريق الأسماك
by terrestrial vertebrates, 959 عن طريق اليابسة
Swordfish, 1020, 1249 سمك السيف
Symbion, 631t *Symbion*
Symbion *pandora*, 648f *Symbion pandora*
Symbiosis, 558, 614, 1178 التفاعلات أو التعايشات (التعايش) (التكافل)
coevolution and, 1178 التطور المشترك و
facultative, 614 اختياري
fungi in, 614–17 الفطريات في
obligate, 614 إجباري
prokaryotes in 558 بدائية النوى في
Sympathetic chain, of ganglia, 892–93, 893f سلسلة ودية، من العقد العصبية
Sympathetic division, 870, 871f,892–93, 893f قسم ودي
Sympathetic opthalmia, 1058 مرض التهاب العين الودي
Sympatric speciation, 441–42, 442f تنوع متحد الموطن
Sympatric species, 434 أنواع متحدة الموطن
Symplast route 763, 763f, 770 مسار حيوي
Symplesiomorphy, 456 اتحاد التشابه الشكلي
Symporter, 98, 758f ناقل موحد الاتجاه
Synapomorphy, 456 تشابك الشكل
Synapse, 878–83, 879–83f تشابك عصبي
chemical, 167, 878 كيميائي
electrical, 878 كهربائي
structure of, 878–79, 879f تركيب
Synapsid, 696, 696f ملتحمة الأقواس (سينابدا)
Synapsis, 208–9, 208f, 212f الازدواج أو الاقتران
Synaptic cleft, 875f, 878, 879f شق تشابكي
Synaptic integration, 881f, 882 تكامل تشابكي
Synaptic signaling, 167, 167f ترميز تشابكي
Synaptic vesicle, 878, 879f حويصلة تشابكية
Synaptonemal complex, 208–10, 208f معقد التشابك الخيطي
Syncytial blastoderm, 381, 381f, 1092 أدمة البلاستيولا المدمجة
Syncytial cleavage, 1093t تفلج مدمج
Synergid, 599, 599f, 742, 838–39f, 839, 844–45f نواة مساعدة
Syngamy, 206 اتحاد الجاميتات
Synovial capsule, 950f, 951 محفظة (غشاء) زلقة
Synovial fluid, 950f سائل زلق
Synovial joint 950f, 951 مفصل زلق
Synovial membrane, 950f غشاء زلق
Synteny, 360, 360–61f التصاحب الجيني
conservation of, 480, 481f المحافظة
Syphilis, 556, 556f الزهري
Systematics, 454–55, 454f التصنيف التطوري
classification and, 458–61, 459–61f التصنيف و
molecular 629, 629f الجزيئي
Systemic acquired resistance, in plants, 798, 798f المُقاومة المكتسبة جهازيًّا، في النباتات
Systemic anaphylaxis, 1059 فرط الحساسية الجهازية
Systemic circulation, 691, 985–87, 985–87f دورة جهازية
Systemin, 796, 797f, 798 سيستيمين (الجهازي)
Systole, 988 انقباض بطيني
Systolic pressure, 989, 989f ضغط الانقباض

T

T 818 2.4.5 -T- 2.4.5
Table salt. *See* Sodium chloride ملح الطعام. انظر كلوريد الصوديوم
Table sugar. *See* Sucrose سكر المائدة. انظر سكروز
Tachigali versicolor, 848 *Tachigali versicolor*
Tadpole, 694, 935, 1071, 1071f أبو ذنيبة
TAF. *See* Transcription-associated factor TAF. انظر عاملاً مشاركًا في الاستنساخ
Tagmata, 667 قطع مرتبة
Tagmatization, 667 وحدات عسكرية
Taiga, 1215–16f, 1216, 1219f, 1220 التّيجة
Tail, ذيل
postanal, 682–83, 683f خلف شرجي
of sperm, 1074f الحيوان المنوي
Tandem cluster, 356 مجاميع ترادفية
Tandem duplication, 299 التضاعف المترادف
Tangles, in Alzheimer disease, 889 كتل متشابكة، في مرض الزهايمر
Tannin, 792 تانين
Tapeworm, 630t, 646–47, 647f, 1068 دودة شريطية
Taproot system, 731 مجموع جذري رئيس
Taq polymerase, 338 أنزيم مبلمر Taq
Tarantula, 669 ترانتولا
Tardigrada, 627, 629f بطيئة الخطو
Target cells, 920, 920f, 1042f خلايا هدف
Tarsier, 709, 710f ترسير
Tasmanian quoll, 428f كول تسمانيا
Taste, 898t, 908–9, 908–9f تذوق
Taste bud, 898t, 908, 908–9f, 967 برعم تذوق
Taste pore, 908 ثقب تذوق
TATA-binding protein, 313, 313f بروتين ربط - TATA
TATA box, 287, 287f, 313, 313f صندوق TATA
Tatum, Edward, 278–79 إدوارد تاتم
Tau protein, 889 بروتين تاو
Tautomer, of nitrogenous bases, 260 الشكل الصنوي، في القواعد النيتروجينية
Taxis, 1125 انتحاء
Taxol, 346, 793t, 794–95, 1242f تاكسول
Taxon, 507 مصنّف
Taxonomic hierarchy, 508f, 509 تصنيف تراتبي
Taxonomy, 507–9 علم التصنيف
Tay-Sachs disease, 72, 247t, 252 مرض تاي-ساكس
T box 493 صندوق T
Tbx5 gene, 494, 494f جين *Tbx5*
TCE. *See* Trichloroethylene TCE. انظر ثلاثي كلور الإثيلين
T cell(s), 998f, 1044, 1045f, 1046–51, 1050f, 1051t خلية T (خلايا T)
antigen recognition by, 1052f ملاحظة مولد الضد عن طريق
cytotoxic, 1047t, 1049, 1049t, 1050, 1050–51f, 1051t سامة
helper, 1047t, 1049–51, 1049t, 1052f, 1059–60, 1064, 1064f مساعدة
HIV infection of, 530, 531f, 1064, 1064f الإصابة بفيروس الإيدز في
in surveillance against cancer, 1051t التجسس ضد السرطان
in transplant rejection, 1051 في رفض الأعضاء المنقولة
T-cell receptor, 1047, 1048f, 1050, 1052f, 1057, 1057f مستقبل خلية تائية
Tectorial membrane, 905, 905f غشاء سقفي
Teeth أسنان
deciduous 966 متساقطة
dental caries, 555, 555t تسوس الأسنان
diet and, 705, 705f حمية غذائية و
evolution of, 688–89 تطور
of horses, 423, 423f, 966–67f الخيول
of humans, 966, 966f الإنسان
of lions, 966f الأسود
of mammals 705, 705f الثدييات
saber-toothed-ness, 462, 463f الأسنان المسيفة
of sharks, 688–89 أسماك القرش
specialized, 705, 705f متخصصة
of vertebrates, 966, 966f الفقريات
Teichoic acid, 547, 547f حمض التيكويك
Telolecithal cleavage, 1093t بيوض كاملة المح
Telencephalon, 885t, 886 دماغ طرفي
Telomerase, 271–72, 272f أنزيم القطع الطرفية
Telomere, 265, 271–72, 272f قطعة طرفية (تيلومير)
length of, 272 طول
Telophase الطور النهائي
meiosis I, 211, 212f, 214f الانقسام الاختزالي الأول
meiosis II, 211, 213f, 215f الانقسام الاختزالي الثاني
mitotic, 191f, 195, 195f, 214f الانقسام المتساوي
Telson, 672, 672f لاسع
Temperate deciduous forest, 1194–95, 1195f, 1216,1216f, 1219f, 1220 غابة الأشجار متساقطة الأوراق المعتدلة (غابة متساقطة الأوراق معتدلة)
Temperate evergreen forest, 1216, 1216f, 1219f, 1220 غابة معتدلة دائمة الخضرة (غابة دائمة الخضرة معتدلة)
Temperate grassland, 1216, 1216f, 1218f, 1219–20 أراضي الحشائش المُعتدلة (أراضي حشائش معتدلة)
Temperate virus, 528 فيروس معتدل
Temperature, 1146 درجة الحرارة
adaptation to specific range, 1146 التكيف لمدى محدد
altitude and, 1215, 1215f الارتفاع و
annual mean, 1217, 1217f المعدل السنوي

detection of, 898t, 901 كشف
effect on chemical reactions, 25 التأثير في التفاعلات الكيميائية
effect on development, 392 التأثير في التكوين الجنيني
effect on enzyme activity, 52, 1018 التأثير في النشاط الأنزيمي
effect on flower production, 832, 834f التأثير في إنتاج الأزهار
effect on oxyhemoglobin dissociation curve, 1012-13, 1013 f تأثير في منحنى انحلال أوكسي هيموجلوبين
effect on plant respiration, 784 التأثير في تنفس النبات
effect on transpiration, 767 التأثير في النتح
Temperature-sensitive allele, 233, 233f أليل حساس للحرارة
Template strand 264f, 282, 285f الشريط القالب
Temporal isolation, 435t, 436 عزل زمني
Temporal lobe, 886–87f, 887 فص صدغي
Temporal summation, 882 تجميع زماني
Tendon, 856, 857t, 950, 952, 952–53f وتر
Tendril, 718f, 735, 735f, 808 محلاق
Tensile strength, 765 مقاومة الشد
Tentacle, 658 مجس
Teosinte, 420f تيوسنتي
Teratorn vulture, 1238f الحدأة
Terebratolina septentrionalis, 665f Terebratolina septentrionalis
Terminal bud, 732, 732f برعم طرفي
Terminal chiasmata, 210 التصالبات الطرفية
Terminator, 283–84, 286 موقف
Termite, 566, 673f, 673t, 1140 النمل الأبيض
Tern, 701t خرشنة
Terpene, 35t, 55, 55f تربين
Terpenoid, 793t تيربين
Terrestrial ecosystem بيئة اليابسة
animal locomotion on land, 959–60, 960f حركة الحيوانات على الأرض
deforestation of, 1228–29, 1228f تخريب الغابات
Territorial behavior, 1130, 1132–33, 1132f, 1135–36 السلوك الإقليمي
Territoriality, 1132, 1150 إقليمية (سلوك الإقليم الخاص)
Territory, 1150 منطقة
Tertiary carnivore, 1197f, 1200 آكلات اللحوم الثالثة
Tertiary structure, of proteins, 49–50, 49f, 51f, 53f تركيب ثلاثي، للبروتينات
Test, of forams, 577, 577f غلف، المثقبات
Testcross, 229–30, 229f, 230t تزاوج اختباري أو تجريبي
Test experiment, 6 تجربة إختبارية
Testis, 862–63f, 921f, 923t, 1073–74, 1073f, 1076f خصية
Testosterone, 54, 170, 822f, 921, 923t, 925f, 928–39, 1073, 1075t, 1076 تستوستيرون
Testudines, 687f السلاحف
Tetanus (disease), 548, 554, 957 تيتانوس (مرض)
Tetanus (sustained muscle contraction), 957, 957f تشنج (انقباض مستدام للعضلة)
Tetra (*Astyanax mexicanus*), 499f سمكة التترة (*Astyanax mexicanus*)
Tetracycline, 548 تتراسايكلين
Tetrahedron, 26 شكل رباعي السطوح
Tetrahymena pyriformis, 572 *Tetrahymena pyriformis*
Tetrahymena thermophila, 317 *Tetrahymena thermophila*
Tetraploid, 442, 442f, 476f رباعي المجموعة الكروموسومية
Tetrapod رباعية الأقدام
locomotion in water, 959 الحركة في الماء
locomotion on land, 959–60, 960f الحركة على الأرض
T-even phage, 527 فيروس T- الزوجي
Texas fever, 670 حمى تكساس
Thalamus, 885–86f, 885t, 886, 888 مهاد
Thalassemia, 50 ثلاسيما
Thalidomide, 391 ثاليدومايد
Thallus, 743, 743f ثالوس
Theory 7 نظرية
Therapeutic cloning, 378–79, 378–79f الاستنسال العلاجي
Therapsid, 693, 696, 696f, 706 ثيرابسدا
Theria, 706 الوحوش
Thermal stratification, 1222, 1222f تقسيم طبقي حراري
Thermocline, 1222, 1222f طبقة التغير الحراري
Thermococcus, 510f *Thermococcus*
Thermocycler, 337f, 338 جهاز دوار حراري
Thermodynamics, 106 الديناميكية الحرارية
First Law of, 107, 1196 القانون الأول في
Second Law of, 107–8, 108f, 1196 القانون الثاني في
Thermogenesis, 1021 توليد حراري
nonshivering, 1021 غير ارتجافي
shivering, 1021 ارتجافي
Thermophile, 512, 513f, 544f محبة للحرارة
Thermoplasma, 510f *Thermoplasma*
Thermoproteus, 510f, 544f *Thermoproteus*
Thermoreceptor, 901 مستقبل حراري
Thermoregulation, 992f, 1018–23, 1019–22f, 1147 التنظيم الحراري
in birds, 703 في الطيور
in fish, 1020, 1020f في الأسماك
hypothalamus in, 1022–23, 1022f تحت المهاد في
in insects, 1020, 1020f في الحشرات
in lizards, 1020, 1147 في السحالي
in mammals, 704 في الثدييات
negative feedback loop, 864–66, 865f دورة التغذية الراجعة السلبية
in reptiles, 697, 1020 في الزواحف
Thermotoga, 510f, 511 *Thermotoga*
Thermotolerance, in plants, 812–13 التحمل الحراري، في النباتات
Theta wave, 888 أمواج ثيتا
Thick myofilament, 953–54, 953–54f خيوط عضلية سميكة
Thigmomorphogenesis, 808 تشكل لمسي
Thigmonastic response, 808 استجابة لمسية
Thigmotropism, 953–54, 808 -10, 808 f تأود لمسي
Thin myofilament, 953–54f, 953 - 54 f خيوط عضلية رفيعة
Thiomargarita namibia, 542 *Thiomargarita namibia*
Third eye," 698, 939" عين ثالثة
Third trimester, 1110 الثلث الثالث
Thirst, 1035, 1035f عطش
Thoracic breathing, 696 تنفس صدري
Thoracic cavity, 852, 853f تجويف صدري
Thoracic nerves, 884f أعصاب صدرية
Thorn, 737, 790, 795, 1180 شوكة
Thorn-shaped treehopper (*Embonia crassicornis*), 672–73f نطاط الأشجار شبيه الشوكة
Thoroughbred racehorse, 412, 412f سلالات خيول السباق الأصلية
Three-point cross, 245–46, 245f تهجين ثلاثي النقاط
Threonine, 46, 47f ثريونين
Threshold potential, 875 فرق جهد العتبة
Thrip, 1140 حشرات التربة (الثربس)
Thrombin, 999f ثرومبين
Thrush (disease), 618 حمى قلاعية (مرض)
Thylacine, 428f ذئب تسمانيا (ثايلاسين)
Thylakoid, 75, 75f, 144–45f, 145, 152, 157, 157f ثايلاكويدات
Thymidine kinase gene, 313f جين مشفر لأنزيم مفسفر الثايميدين
Thymine, 41–42, 43f, 258, 258f ثايمين
Thymine dimer, 273–74, 273f ثنائية ثايمين
Thymus, 862–63f, 921f, 939, 1046, 1046f, 1048f, 1049 غدة زعترية
Thyroid gland, 862f, 921f, 922t, 931–32, 934–35, 934f غدة درقية
tissue-specific alternative splicing, 319, 319f الوصل البديل المحدد بالنسيج
Thyroid hormone, 921, 925–26 هرمون الدرقية
Thyriod- stimulating hormone (TSH), 921, 922t, 926, 930–31, 932f, 933, 934f, 1022 الهرمون المنبه للدرقية (TSH)
Thyrotropin. *See* Thyroid-stimulating hormone (TSH) منشط الدرقية. انظر الهرمون المنبه للدرقية (TSH)
Thyrotropin-releasing hormone (TRH), 930–31, 931f الهرمون المفرز لمنشط الدرقية (TRH)
Thyroxine (T_4), 922t, 925f, 931, 934, 1022 ثيروكسين (T_4)
in amphibian metamorphosis, 934, 934f في تحول البرمائيات
regulation of secretion of, 931–32 تنظيم إفراز
Tibia, 692f, 945f قصبة
Tibial nerve, 884f عصب قصبي
Tick, 670 قراد
Tidal volume, 1008 حجم المد والجزر
Tiger, 435, 435f, 450, 450f نمر
Tiger salamander (*Ambystoma tigrinum*), 693f السلمندر النمر البالغ (*Ambystoma tigrinum*)
Tight junction, 180–81, 180t, 181f المفاصل المحكمة
Tiglon, 435f نمر أسد
Tiktaalik, 423, 692, 692f *Tiktaalik*
Tillage, 775 حراثة
Tilman, David, 1205 ديفيد تلمان
Tinbergen, Niko, 1117, 1130, 1131f نيكو تنبرجن
tinman gene, 1100, 1100f جين *Tinman*
Ti plasmid, 343–45, 343f بلازميدة Ti
Tissue, 2f, 3–4, 180, 623, 640–44, 852, 852f نسيج
evolution of, 624 تطور
primary, 720, 852 أولي
Tissue culture, plant, 847, 847f زراعة الأنسجة نبات
Tissue plasminogen activator, 341 منشط بلازمينوجين الأنسجة
genetically engineered, 341 مهندس وراثيًا
Tissue-specific stem cells, 372 الخلايا الجذعية ذات النوعية لذلك النسيج
Tissue tropism, of virus, 524 الانتحاء النسيجي، للفيروس
TKCR syndrome, 246f TKCR syndrome
Tmespiteris, 590 خنشار المكنسة
TMV. *See* Tobacco mosaic virus TMV. انظر فيروس تبرقش التبغ
TNT. *See* Trinitrotoluene TNT. انظر ثلاثي نيتروتولوين
Toad (*Bufo*), 691, 691t, 1070 العلجوم (*Bufo*)
feeding on bees, 1121, 1121f تغذية على النحل
hybridization between species 435 تهجين بين الأنواع
Toadstool, 607t, 612 فطر الغاريقون
Tobacco, 832f, 833 التبغ
evolution of, 475f, 478–79, 478f تطور
genome of, 478–79, 478f المحتوى الجيني
Tobacco hornworm (*Manduca sexta*), 792f دودة التبغ (*Manduca sexta*)
Tobacco mosaic virus (TMV), 515, 515f, 524f فيروس تبرقش التبغ (TMV)
Tocopherol. *See* Vitamin E توكوفيرول. انظر فيتامين E
Toe, grasping, 709 إصبع قدم قابضة
Tomato (*Lycopersicon esculentum*), 750f, 822, 837 بندورة (*Lycopersicon esculentum*)
Flavr Savr, 344 محتفظة بالنكهة
genome of, 477f المحتوى الجيني
transgenic, 823, 823f عابرة للجينات
wound response in, 796, 797f استجابة للجرح
Tonicity, 1024 توترية
Tonoplast, 73–74, 73f غشاء التوتر (تونوبلاست)
Tongue, 908, 908f, 967, 967f لسان
Tonsils, 1047f لوزتان
Tool use, 711–13 استخدام الأدوات
too many mouths mutation, in *Arabidopsis*, 722, 722f طفرة متعددة الأفواه في رشاد الجدران
Tooth. *See* Teeth سن. انظر الأسنان
Top carnivore, 1200 آكلات اللحوم العليا
Top-down effect, 1201–3, 1202f تأثير أعلى - أدنى
Topoisomerase, 266 متجازئة الحالة الطبولوجية
Torpor, 1022–23 سبات
Topsoil, 774–75, 774f الطبقة العلوية من التربة
Loss of, 1228f, 1229 فقدان
Torsion, 658 التواء
Tortoise, 623t, 695t, 698, 698 f, 1071 f سلحفاة
Totipotent cells, 372 خلايا شاملة القدرة
Toucan, 701t الطوقان
Touch, 898t, 901–2 لمس
plant response to, 808–10, 808–9f استجابة النبات
Touch dome ending. *See* Merkel cells نهايات قبة اللمس. انظر خلايا ميركل
Toxin, 45t سمّ
dinoflagellate, 570 السوطيات الثنائية الدوارة
excretion of, 1032 إفراز

plant, 792–95, 792–94f, 793t النبات
Toxoplasma gondii, 571, 571f توكسوبلازما (*Toxoplasma gondii*)
Trace element, 22, 980 عناصر نادرة
Trachea, 863f, 967f, 1006, 1006–7f قصبة هوائية
Tracheole, 669, 669f, 1004 قصيبات هوائية (قصيبة هوائية دقيقة)
Tracheophyte, 583, 588–90 نباتات وعائية
Trade Winds, 1213f, 1214, 1225 رياح تجارية
Trailing arbutus (*Epigaea repens*), 831 زهرة أيار Epigaearepens
Trait, . *See also* Segregation of traits 220 صفة. انظر أيضًا انعزال الصفات
Transcription, 42–43, 279, 279f, 282–83 الاستنساخ
conserved genes expressed in different organisms, 482–83 التعبير عن الجينات المحافظة في مخلوقات حية مختلفة
coupled to translation, 286, 286f مقترن بالترجمة
in eukaryotes, 287–88, 287–88f في حقيقية النوى
elongation phase of, initiation of, 282–83, 285, 285f, 282–85, 284f, 287, 287f, 304, 320f بدء مرحلة الاستطالة
posttranscriptional modifications, 288, 288f تعديلات ما بعد الاستنساخ
in prokaryotes, 284–86, 284–86f في بدائية النوى
termination of, 282, 285–87, 286f إيقاف
Transcriptional control, 304 التحكم في الاستنساخ
in eukaryotes, 304, 312–16, 320f في حقيقية النوى
negative, 307–12 سلبي
positive, 307 إيجابي
in prokaryotes, 304, 307–12, 308–12f في بدائية النوى
Transcription-associated factor (TAF), 313, 313f عامل مشارك في الاستنساخ (TAF)
Transcription bubble, 283, 285, 285f فقاعة الاستنساخ
Transcription complex, 314–15, 315f معقد الاستنساخ
Transcription factor, 50, 200–201, 201f, 283, 287, 287f, 312–14 عامل الاستنساخ
achaete-scute, 495 *achaete-scute*
cytoplasmic determinants, 374–75, 376f محددات سيتوبلازمية
in development, 490–91, 491f في التكوين الجنيني
E2F 201f E2F
in eukaryotes, 313–14, 314f في حقيقيات النوى
FOXP2, 483 FOXP2
general, 312–13, 313–15f العام
giberrellin-dependent, 821, 821f معتمد على الجبرلين
hormone-activated, 926, 926f محفّز بالهرمون
MONOPTEROS, 746, 746f *MONOPTEROS*
specific, 312–13, 314–15f نوعي
TFIID, 313, 313f TFIID
translated regions of, 491 المناطق المترجمة
Transcription unit, 284 وحدة الاستنساخ
Transcriptome, 363 ترانسكريبتوم (المُستنسَخ)
Transduction, 548, 550–51, 550–51f تأبير (تحول) عن طريق الفيروسات
generalized, 550–51 عام
specialized, 550–51 متخصص
trans-fatty acids, 55 حموض دهنية - ترانس
Transfer RNA (tRNA), 69, 283–84 RNA الناقل (tRNA)
binding to ribosomes, 292–93, 292f مرتبط بالرايبوسومات
charged, 283, 290–92, 291f مشحون
initiator, 293 مستهل
structure of, 290–91, 291f تركيب
in translation, 293–96, 293–97f في الترجمة
Transformation، التحول الوراثي
in bacteria, 256, 548, 551–52, 552f في البكتيريا
introduction of foreign DNA into bacteria, 328 إدخال DNA الغريب إلى البكتيريا
in plants, 343–44, 343f في النباتات
Transforming growth factor beta, 1104 عامل النموّ المحول بيتا
Transforming principle, 256, 256f مبدأ التحول
Transfusion reaction, 1060–61 تفاعل نقل الدم
Transgenic animals, 282f, 339, 341f, 346 حيوانات عابرة الجينات (متحوّلة)
Transgenic organism, 328, 363 مخلوق عابر الجينات (متحوّل)
Transgenic plants, 344–46, 363,363f, 823 نباتات عابرة الجينات (متحوّلة)
herbicide resistance in, 344,344f, 363, 363f مقاومة للمبيدات النباتية
social issues raised by, 345 قضايا اجتماعية طرحت حول
Transient receptor potential (TRP) ion channel 901 قناة أيونية آنية لجهد المستقبل
Transition (mutation), 298 التحوّل (طفرة)
Translation, 279, 282–83 الترجمة
coupled to transcription, 286, 286f مقترنة بالاستنساخ
elongation stage of, 283, 294, 294–95f, 297f مرحلة الاستطالة
initiation of, 283, 293–94, 293f, 297f, 298t, 321 استهلال
in prokaryotes, 293, 293f, 543 في بدائيات النوى
"start" and "stop" signals, 281 إشارات "البدء" و"الإيقاف"
termination of 283, 295, 295f, 297f إيقاف
Translational control, 321 تحكم في الترجمة
Translation repressor protein, 321 البروتينات المثبطة للترجمة
Translocation (chromosome), 249, 299, 300f الانتقال (كروموسوم)
Translocation (phloem transport), 769 الانتقال (النقل في اللحاء)
Translocation (translation), 294, 295f انتقال (الترجمة)
Translocation Down syndrome, 249 متلازمة داون الانتقالية
Transmembrane protein, 87, 87f, 88t, 92, 92f بروتين عبر غشائي
Transmembrane route, absorption in plants, 763, 763f مسار عبر غشائي، الامتصاص في النباتات
Transmissible spongiform encephalopathy (TSE), 536 اعتلال الدماغ الإسفنجي القابل للانتشار
Transmission electron microscope, 61, 62t, 88 المجهر الإلكتروني النفاذ
Transpiration, 725, 758, 761, 762f, 764 النتح
environmental factors affecting, 767, 767f تأثير العوامل البيئية
regulation of rate of, 765–67, 766–67f تنظيم معدل
in water cycle, 1191f, 1192 في دورة الماء
Transplant rejection, 936, 1051 رفض الأعضاء المنقولة
Transport inhibitor response protein, 817, 817f بروتين استجابة مثبط النقل
Transport protein, 44–45, 44f, 45t, 63, 91, 91f, 181 بروتين ناقل
Transport vesicle, 71–72, 71f حويصلة نقل
Transposable element, 357, 357t, 380 عنصر قابل للنقل
Transposon, 357, 479 منقول أو قافز
dead, 357, 357f ميت
in *Drosophila*, 482 في ذبابة الفاكهة
in human genome, 482 في الجينوم البشري
Transverse tubule (T tubule), 956, 956f أنيبيب مستعرض
Transversion (mutation), 298 الانقلاب (طفرة)
Trap-door spider, 669 عنكبوت الباب - المصيدة
Tree, 589t الشجرة
Tree fern, 583–84, 591f خنشار شجري
Tree finch (*Camarhynchus*), 445, 445f حسون الأشجار (*Camarhynchus*)
Trematoda (class), 645–46, 646f الديدان المثقبة (طائفة)
Treponema pallidum, 544f, 556 *Treponema pallidum*
TRH. *See* Thyrotropin-releasing hormone TRH. انظر الهرمون المفرز لمنشط الدرقية
Trichinella, 649f, 650 *Trichinella*
Trichinosis, 649f, 650 داء الشعريات (الترخينيلا)
Trichloroethylene (TCE), Phytoremediation for, 784–85, 785f كلور الإيثلين (TCE). إزالة الملوثات (المعالجة النباتية للملوثات)
Trichome, 722–23, 722–23f, 732, 737, 780, 780f, 786, 790 شُعيرة
Trichomonas vaginalis, 567, 567f ترايكوموناس(*Trichomonas vaginalis*)
Trichromat, 915 ثلاثي الألوان
Tricuspid valve, 987f, 988, 988f صمّام ثلاثي الشرفات
Triglyceride, 36f, 54, 54f, 856, 971f, 972 ثلاثي الجليسرول
Triiodothyronine, 922t, 934 ثلاثي يود الثايرونين
Trimester, 1107 ثلث
Trinitrotoluene (TNT), phytoremediation for, 786 مادة ثلاثي نيتروتولوين (TNT)، إزالة عن طريق النباتات
Triple bond, 24 رابطة ثلاثية
Triplet binding assay, 281 معايرة ارتباط الثلاثية
Triplet code, 280 شيفرة ثلاثية
Triplet expansion (mutation), 298–99 الثلاثيات التوسعية (طفرة)
Triple X syndrome, 250, 250f متلازمة ثلاثية الكروموسوم الجنسي (XXX)
Triploblastic animal, 628 حيوان ثلاثي الطبقات
Trisomy, 188, 249, 249f ثلاثية الصبغيات (الكروموسومات) (ثلاثي النسخة الكروموسومية الجسمية)
Trisomy. *See* Down syndrome 21 ثلاثية الصبغات. انظر متلازمة داون
TRNA. *See* Transfer RNA tRNA. انظر RNA الناقل
Trochophore, 637, 657, 657f, 662 حاملة العجل (تروكوفور)
Trophic cascade, 1201–5,1202–4f شلال غذائي
human effects on, 1203 تأثيرات الإنسان
Trophic level, 1196, 1197f مستوى غذائي
concepts to describe, 1197 مفاهيم للوصف
energy loss between levels, 1198–99, 1198f ضياع الطاقة بين المستويات
energy processing in, 1198, 1198f معالجة الطاقة في
number of levels, 1199–1200 عدد المستويات
trophic level interactions, 1201–5, 1202–4f تفاعلات بين المستويات الغذائية
Trophoblast, 1094, 1094f, 1097f, 1098, 1108 طبقة سطحية غذائية
Tropical ecosystem, 1207 نظام بيئي استوائي
species richness in, 1207, 1207f غنى الأنواع
Tropical forest, destruction of, 1228–29, 1228f الغابة الاستوائية، تخريب
Tropical monsoon forest, 1216f, 1217 غابة الرياح الموسمية الاستوائية
Tropical rain forest, 808, 1216,1216f, 1218, 1218f غابة استوائية مطرية (غابة مطرية استوائية)
loss of 1192, 1228–29, 1228f فقدان
productivity of, 1199, 1199f إنتاجية
Tropic hormone, 929 هرمون منشط
Tropin, 929 تروبين
Tropomyosin, 954–55f, 955–56, 991 تروبوميوسين
Troponin, 954–55f, 955–56, 991 تروبونين
Trout, 959f, 964, 1125 سمك السلمون المرقط
TRP ion channel. *See* Transient receptor potential ion channel، القناة الأيونية TRP. انظر القناة الأيونية الآنية لجهد المستقبل
trp operon 308, 310–12, 311–12f المنطقة الفعالة (أوبيرون) *trp*
trp promoter, 311, 311f محفز *trp*
trp repressor, 310–12, 311f مثبط *trp*
True-breeding plant, 220, 223f نبات من سلالة نقية
Truffle, 607t, 610 كمأة
Trunk neural crest cells, 1102–3, 1102f خلايا العرف العصبي الجذعية
Trypanosoma brucei, 486 *Trypanosoma brucei*
Trypanosoma cruzi, 485–86, 568 *Trypanosoma cruzi*
Trypanosome, 568–69, 568f تريبانوسوما
Trypsin 114f, 971, 976t تربسين
Tryptophan, 47f, 817f تربتوفان
TSE. *See* Transmissible spongiform encephalopathy TSE انظر. اعتلال الدماغ الإسفنجي القابل للانتشار
Tsetse fly, 568–69, 568f ذبابة تسي تسي
TSH. *See* Thyroid-stimulating hormone

TSH. انظر الهرمون المنبه للغدة الدرقية
Tuatara، 687f، 695t، 698، 698f توتارا
Tubal ligation، 1083، 1083f ربط أنبوبي
Tube cell، 844f خلية أنبوبية
Tube cell nucleus، 838f، 844f نواة خلية أنبوبية
Tube feet، 676، 677f، 959 قدم أنبوبية
Tube nucleus، 599f نواة الأنبوب
Tuber، 735، 735f، 846 درنة
Tuberculosis، 554–55، 554f، 555t السل الرئوي
Tubeworm، 630t، 662، 662f دودة أنبوبية
Tubulin، 77، 187، 192، 194–95 تيوبيولين
Tularemia، 365t تُكريات
Tulip، 484، 734 تيولب (الخزامي)
Tumor necrosis factor-α، 1051 عامل النخر السرطاني
Tumor-suppressor gene، 201–2، 202f جين كابت للورم
Tuna، 1002، 1020، 1200 سمك التونا
Tundra، 1216، 1216f، 1218f، 1220 تندرا
Túngara frog (*Physalaemus*)، calls of، 1135f، 1136 ضفدع تنجارا (*Physalaemus*)، نداء
Tunic، 683، 683f غشاء
Tunicate، 683–84، 683f، 886f الزقيّات
development in، 374–75 التكوين الجنيني في
Turbellaria (class)، 645 الديدان المهيجة (طائفة)
Turgor، 809f امتلاء
Turgor movement، 809–10، 809–10f حركة الامتلاء
Turgor pressure، 97، 759–60، 760f، 766، 766f، 770، 809–10 ضغط الامتلاء
Turner syndrome، 250، 250f متلازمة تيرنر
Turnip، 731 لفت
Turpentine، 594 تربنتين
Turtle، 459f، 624f، 687f، 695t، 696f، 698، 698f، 959، 1004 سلحفاة
Tutt، J. W. 418–19 J. W. Tutt
Twig snake، 699 أفعى الأغصان
Twin-fan worm، 662 دودة المروحة المزدوجة
Twin studies، 1118 دراسات التوائم
Twitch، 957 ومضة
Two-hybrid system، protein- protein interactions، 338–39، 338f، 364 نظام التهجين الثنائي، تفاعلات بروتين – بروتين
Tympanal organ، 668f عضو طبلي
Tympanic canal، 905، 905f قناة الطبلة
Tympanum، 675 طبلة
Type A fluvirus، 534 فيروس الإنفلونزا من نوع A
Type III secretion system، 553–54 نظام إفراز النوع الثالث
Typhoid fever، 554، 555t حمى التيفوئيد
Typhus، 555t التيفوس
Tyrannosaur، 695t تيرانوسور
Tyrannosaurus، 459f، 464f *Tyrannosaurus*
Tyrosinase، 233 أنزيم تايروسينيز
Tyrosine، 47f تايروسين
Tyrosine kinase receptor، 576 مستقبل تايروسين كاينيز

U

Ubiquinone، 131–32، 132f يوبيكينون
Ubiquitin، 200، 321–22، 322f، 802–3، 802f يوبيكوتين
Ubiquitin ligase، 322، 322f أنزيم لاصق يوبيكوتين
Ubiquitin-proteasome pathway، 322، 322f، 802–3، 802f مسار يوبيكوتين محطم البروتينات
Ulcer قرحة
duodenal، 969 الاثنا عشر
gastric 969 المعدة
Ulna، 692f، 945f زند
Ultimate causation، 1116 مسبب نهائي
Ultrabithorax gene، 385 جين ثنائي الصدر الفائق
Ultracentrifuge، 263–64، 263f جهاز الطرد المركزي
Ultrasound، of fetus، 251–52 التصوير فوق صوتي للجنين
Ultraviolet radiation، 1212 أشعة فوق البنفسجية
ozone layer and، 1230 طبقة الأوزون و
Ulva، 585، 585f أولفا
Umami، 908–9 شهي
Umbilical artery، 1108f شريان سري
Umbilical cord، 704f، 1070f، 1098f، 1108f، 1111، 1111f حبل سري
Umbilical vein، 1108f وريد سري
Unconditioned response، 1120 استجابة غير شرطية
Unconditioned stimulus، 1120 منبّه غير شرطي
Undulating membrane، 566–67، 567f غشاء متموّج
Unicellularity، of prokaryotes، 542، 542f أحادية الخلية، بدائيات
Uniporter، 98 ناقل أحادي
Uniramous appendages، 518–19، 519 f، 666 t زوائد فردية الشعب
University of Wisconsin – Madison Arboretum، 1256f مستنبت جامعة وسكنسن – ماديسون
Unsaturated fatty acid، 54–55، 54f، 980 حمض دهني غير مشبع
Upwelling region، 1224f، 1225–26 منطقة النبع
Uracil، 41–42، 43f، 258، 258f يوراسيل
Urea، 1028–29، 1029f، 1033f، 1193، 1193f بولينا
Ureter، 863f، 1030، 1030f، 1073f حالب
Urethra، 863f، 1030، 1030f، 1073f، 1075f، 1077f إحليل
Urey، Harold C.، 505 هاورلد سي. يوري
Uric acid، 1028–29، 1029f حمض البوليك
Uricase، 1029 يوريكيز
Urinary bladder، 863f، 894t، 1030، 1030f، 1073f، 1077f مثانة بولية
Urinary system، 861، 863f جهاز بولي
Urine، 1026، 1041 البول
concentration of، 1028، 1034 تركيز
pH of، 1032 درجة حموضة
volume of، 929f، 1035 حجم
Urochordate (subphylum)، 629f، 683–84، 683f ذيلية الحبل (تحت قبيلة)
Urodela (order)، 691، 691t، 693f، 694 Urodela (رتبة)
Urogenital tract، as barrier to infection، 1040 ممرات الجهاز البولي التناسلي، بوصفها حاجزًا ضد العدو
Uropod، 672، 672f قدم ذيلي
Uterine contractions، 866، 866f، 929، 1111، 1111f انقباضات الرحم
Uterine horn، 1080، 1080f قرنان رحميان
Uterine tube. *See* Fallopian tube قناة الرحم، انظر قناة فالوب
Uterus، 863f، 1077f، 1079–80f، 1080، 1111f رحم
Utricle، 906f، 907–8 قربة
Uvr genes، 274، 274f جينات *Uvr*
UVR photorepair system، 274، 274f نظام الإصلاح الضوئي UVR

V

Vaccination، 1044f، 1045، 1058 تطعيم أو تلقيح
Vaccine، 341 مطعوم
DNA، 341–42 DNA
malaria، 571، 1063 ملاريا
production using recombinant DNA، 341–42، 342f الإنتاج باستخدام DNA هجين
subunit، 341، 342f، 346 تحت الوحدة
trypanosome، 569 تريبانوسوما
Vaccinia virus، 515f فيروس فاكسينيا
Vacuole، of eukaryotic cells، 73–74، 73f، 82t فجوة، في الخلايا حقيقية النوى
Vagina، 863f، 1077f، 1080، 1080f، 1111f مهبل
Vaginal secretions، 1041 إفرازات مهبلية
Vagus nerve، 893 العصب الحائر
Valence electron، 21 إلكترون تكافؤ
Valine، 46، 47f فالين
Vampire bat 1138، 1138f وطواط مصاص الدماء
van Beneden، Edouard، 206 إدوارد فان بنيدن
Vancomycin، 64 فانكومايسين
Vancomycin-resistant *Staphylococcus aureus*، 553 المكورات العنقودية الذهبية *aureus* المقاومة لمضاد الفانكومايسين
van der Waals attractions، 3t، 48f، 49 روابط فان دير فال (قوى جذب فان درفال)
van Helmont، Jan Baptista، 146 جان فان هلمونت
Vanilla orchid، 731 Vanilla orchid فانيلا
van Niel، C. B.، 147 فان نيل
Variable region، of immunoglobulin، 1053، 1053f منطقة متغيرة، في البروتين الكروي المناعي
Varicella zoster virus، 524،527t، 1044 فيروس جدري الماء
Varicose veins، 992 دوالي الأوردة
Variola major virus، 365t فيروس Variola major
Variola virus، 527t، 1044 فيروس فاريولا
Vasa recta، 1031، 1031f، 1033 أوعية مستقيمة
Vascular bone، 949 عظم وعائي
Vascular bundle، 733، 733f، 738f حزم وعائية
Vascular cambium، 720، 721f، 730، 733–34، 734f كمبيوم وعائي
Vascular plant، 460f، 718، 718f نبات وعائي
extant phyla of، 588–89، 589t قبائل قائمة
features of، 588، 589t خصائص
seedless، 589t لابذري
Vascular tissue، of plants، 588، 718–19، 718f، 721، 725–26، 725f، 744، 747 نسيج وعائي، في النباتات
Vas deferens، 863f، 1073f، 1074، 1083، 1083f وعاء ناقل
Vasectomy، 1083، 1083f قطع الوعاء الناقل
Vase sponge، 630t إسفنج المزهرية
Vasoconstriction، 924، 929f، 992، 995–96، 1021 تضيّق الأوعية الدموية
Vasodilation، 924، 992، 992f، 996، 1020–22، 1042 توسع الأوعية الدموية
Vasopressin. *See* Antidiuretic hormone فاسوبريين، هرمون قابض للأوعية الدموية. انظر هرمون المانع لإدرار البول
Vector، cloning. *See* Cloning vector حامل استنسال. انظر حامل استنسال
Vegetal pole، 1092–93، 1092–93f، 1095، 1096f قطب خضري
Vegetarian finch (*Platyspiza*)، 416f، 445، 445f حسون الأشجار النباتي
Vegetative propagation، 735 تكاثر خضري
Vegetative reproduction، in plants، 846 تكاثر خضري، في النباتات
Vein (blood vessel)، 862f، 991–92، 991f، 993f وريد (وعاء دموي)
varicose، 992 دوال
Vein (leaf)، 736، 738f، 761، 762f عرق
Veliger، 657، 657f حاملة الغشاء
Velociraptor، 459f، 464f، 702، 702f *Velociraptor*
Velvet (antler)، 705 طبقة مخملية (قرن)
Velvet worm، 627، 631t دودة مخملية
Venous pump، 992، 993f مضخة وريدية
Venous return، 992 عودة في الوريد
Venous valve، 992، 993f صمام وريدي
Venter، Craig، 355 كريغ فينتر
Ventral body cavity، 852، 853f تجويف الجسم البطني
Ventral portion، 624، 624f جزء بطني
Ventral root، 891 جذر بطني
Ventricle (brain)، 886f بطين (الدماغ)
Ventricle (heart)، 985–87، 985–86f بطين (القلب)
left، 986–87، 987f أيسر
right، 986–87، 987f أيمن
Venule، 991–92، 993f وريِّد
Venus flytrap (*Dionaea muscipula*)، 738، 780، 780–81f، 808–9 مصيدة الذباب فينوس (*Dionaea muscipula*)
Vernal equinox، 1212f اعتدال ربيعي
Vernalization، 830، 832 ارتباع
Vertebra، 950f فقرة
embryonic development 685f تكوين جنيني
Vertebral column، 684، 685f،890، 945f عمود فقري
of fish، 686 في الأسماك
Vertebrata (subphylum)، 508f، 629f، 684 الفقاريات (تحت قبيلة)
Vertebrate، 623، 684–714 الفقاريات
aquatic، gastrulation in، 1096f مائية تكوين الجاسترولا في
brain of، 885f دماغ الـ
Characteristics of، 684–85، 685f خصائص
circulatory system of، 985–87، 985–87f الجهاز الدوري في
development in، 685f، 1088t، 1100–1101 التكوين الجنيني في
digestive system of، 964–66، 964–65f الجهاز الهضمي في
variations in، 973–75،973–74f الاختلافات في
evolution of، 685–86، 686–87f تطور
eyes of، 427، 427f، 498، 498f، 911–12، 911–12f عيون
forelimb of، 11f، 426، 426f الأطراف الأمامية في
hearing in، 904–5 السمع في
Hox genes in، 1104 جينات هوكس في

invasion of land by، 691–93،692–93f
غزو اليابسة
kidneys 1026–28، 1026–28f كلى
locomotion in، 959–60 الحركة في
organization of body of، 852–53،
852–53f، 862–63f تنظيم الجسم في
osmoregulation in، 1026 التنظيم الأسموزي
في
photoreceptors of، 912–13،912–13f
مستقبلات الضوء في
respiratory system of، 985–87f جهاز
التنفس في
sexual development in، 938–39 التكوين
الجنيني الجنسي في
skeleton of، 946 هيكل
social systems of، 1142، 1142f الأنظمة
الاجتماعية
teeth of، 966، 966f أسنان
thermoregulation in، 1020–21 التنظيم
الحراري
Vertical gene transfer، 481 انتقال الجينات
العمودي
Vervet monkey (*Ceropithecus aethiops*)،
language of، 1129، 1129f قرد الفرفت
(*Ceropithecus aethiops*)، لغة
Vesicle، 65، 101، 101f حويصلة
Vessel member، 725، 725f، 765 عنصر
الوعاء
Vestibular apparatus، 908 جهاز دهليزي
Vestibular canal، 905، 905f قناة الدهليز
Vestibular nerve 906–7f عصب الدهليز
Vestibule (ear)، 907f دهليز (الأذن)
Vestigial structure، 427، 427f تركيب
مختزل
Viagra. *See* Sildenafil فياجرا. انظر
سايدنأفيل
Vibration sense، 898t حسّ الاهتزاز
Vibrio cholerae، 177، 542،545f، 555t
Vibrio cholerae
phage conversion in، 528–29 التحويل
الفيروسي في
Victoria (Queen of England)، 240–41،
240f فيكتوريا (ملكة بريطانيا)
Vicuña، 1249 فيكونا
Villi، 970، 970f خملات
Vimentin، 77 Vimentin
Vinblastine، 346، 1242f فنبلاستين
Violet، 837 بنفسج
Viper، 699 أفعى خبيثة
Viral disease، plants، 797f أمراض فيروسية،
النباتات
Viridiplantae (kingdom)، 513،516،
516f، 582 النباتات الخضراء (مملكة)
Virginia creeper (*Parthenocissus
quinquefolia*)، 737، 737f متسلق فيرجينيا
(*Parthenocissus quinquefolia*)
Virion، 523، 525 نظير الفيروس
Viroid، 536 الفيروس العاري Viriod
Virulent virus، 528 فيروس ممرض
Virus، 515f، 523–36 الفيروس
bacteriophage. *See* Bacteriophage، آكل
البكتيريا، انظر آكل البكتيريا
cancer and، 535 السرطان و
classification of، 514–15 تصنيف
disease-causing، 527t، 534–35 مسبب
المرض –
DNA 524، 524f، 527t DNA
emerging، 534–35 ناشئ
genome of، 524، 526 المحتوى الجيني
host range of، 524 مدى العائل
latent، 524 كامن
recombination in، 534 التهجين (إعادة
الاتحاد الوراثي)
replication of، 525 تضاعف
RNA، 524، 524f، 527t RNA
shape of، 515f، 524f، 525 شكل
size of، 515f، 526، 526f حجم
structure of، 524–26، 524–26f تركيب
temperate، 528، 529f معتدل
tissue tropism of، 524 انتحاء نسيجي
virulent، 528، 529f ممرض
Viscera، 858 أحشاء
Visceral mass، 655 كتلة حشوية، (سنام حشوي)
Visceral muscle، 858 عضلة حشوية
Visceral pleural membrane، 1008 غشاء
جنب حشوي
Vision، 898t، 910–15، 910–15f رؤية
binocular، 709، 915 ثنائية
black-and-white، 912 بيضاء وسوداء
color، 913، 913f لون
nearsightedness and farsightedness، 912f
قصر النظر وطول النظر
Visual acuity، 912، 915 حدة الإبصار
Visual cortex، 888 قشرة بصرية
Vital capacity، 1008 سعة حيوية
Vitamin، 979–80، 980t فيتامين
Vitamin A، 150، 912، 925، 980t
فيتامين أ
deficiency of، 345، 345f نقص
Vitamin B_1، 980t فيتامين ب 1
Vitamin B_2، 980t فيتامين ب 2
Vitamin B_3، 980t فيتامين ب 3
Vitamin B_5، 980t فيتامين ب 5
Vitamin B_6، 980t فيتامين ب 6
Vitamin B_{12}، 968، 980t فيتامين ب 12
Vitamin C، 979، 980t فيتامين ج
Vitamin D، 935f، 936، 980t فيتامين د
Vitamin E 980t فيتامين هـ
Vitamin K، 972، 975، 980t فيتامين ك
Vitelline envelope، 1088،1089f، 1090
غلاف محي
Vitellogenin، 925 بروتين منتج المح
Viviparity، 1070–71، 1070f ولادة
Vivipary 824، 824f ولودة
Voice box. *See* Larynx صندوق الصوت. حنجرة
Volcanic eruption، 1185، 1185f انفجار
بركاني
Volcanic island، 1185، 1185f جزيرة
بركانية
Vole، خلد
montane، 1119، 1119f جبلي
pair-bonding behavior، 1119–20،
1119f سلوك زواج مزدوج
prairie، 1119، 1119f البراري
Voltage-gated ion channel، 875، 876f،
900f قناة أيونية مبوبة بفرق الجهد
potassium channel، 875 قناة البوتاسيوم
sodium channel، 875 قناة الصوديوم
Volvox، 584f، 585 فولفوكس
Vomitoxin، 618 فوميتوكسين
von Frisch، Karl، 1128 كارل فون فريتش
V segment، of immunoglobulin gene،
1055–56، 1056f القطعة *V*، في جين
البروتين الكروي المناعي

W

Wadlow، Robert، 932–33، 932f روبرت
وادلو
Waggle dance، 1128–29، 1129f رقصة
الاهتزاز
Waking state، 888 حالة الاستيقاظ
Walking fern (*Asplenium rhizo- phyllum*)،
738 الخنشار المتحرك (*Asplenium rhizo-
phyllum*)
Walking pattern، 959 نمط الحركة
Walnut 736 الجوز
Walrus، 1075 الفظ
Warbler، 701t، 1248 الهازجة
resource partitioning in، 1172 تقسيم
المصادر في
Warbler finch (*Certhidea*)، 416f، 445،
445f الحسون الهازج (*Certhidea*)
Warfarin resistance، in rats، 403 مقاوم
وارفرين، في الجرذان
Warm، moist evergreen forest، 1216f،
1217 غابة دائمة الخضرة رطبة دافئة
Warm receptor، 901 مستقبل دفء
Warning coloration، 1177 تلون تحذيري
Wasp، 673t، 1141، 1181 دبور
parasitoid، 795–96، 796f متطفل
Waste products، transport in blood، 997
فضلات، نقل في الدم
Water 997 الماء
absorption by plants، 763–64، 763–
64f الامتصاص عن طريق النباتات
adhesive properties of، 27، 27f، 758
خصائص التلاصق
cohesive nature of، 26، 27t، 758، 762f،
765 طبيعة التماسك
forms of، 25، 25f أشكال
heat of vaporization of، 27t، 28 حرارة
التبخر لـ
hydrogen bonds in، 26، 26–27f الروابط
الهيدروجينية في
ionization of، 29 تأين
locomotion in، 959، 959f الحركة في
molecular structure of، 26، 26f التركيب
الجزيئي
osmosis، 95–97، 97f الخاصية الأسموزية
in photosynthesis، 144–46، 145f، 154
في البناء الضوئي
properties of، 27t، 28–29 خصائص
reabsorption in kidney، 929، 1026f،
1032–33، 1033f، 1035–36f إعادة
الامتصاص في الكلية
requirement of living things، 1146 احتياج
المخلوقات الحية
soil 763، 774–75، 774–75f التربة
as solvent، 27t، 28، 28f بوصفه مذيبًا
specific heat of، 27t، 28 الحرارة النوعية
transpiration from leaves *See*
Transpiration، النتح من الأوراق. انظر النتح
transport in plants، 757–70، 760–
61f، 764f، 766f، 769f النقل في النباتات
Water balance، 1023f، 1025f التوازن
المائي
hormonal control of، 929، 929f السيطرة
الهرمونية
Water bear، 627 دب الماء
Water boatman، color form of، 406،
406f حشرة رجل القارب، تكوين اللون
Watercress، 1175 جرجير
Water cycle، 1191–92، 1191–92f،
1195 دورة الماء
disruption by deforestation، 1229 تعطيل
عن طريق إزالة الغابات
Water-dispersed fruit، 752، 752f ثمرة
تنتشر عن طريق الماء
Water flea (*Daphnia*)، predator induced
morphological changes in، 392، 392f
برغوث الماء (*Daphnia*)، التغيرات الشكلية
المحفزة بالافتراس
Waterfowl، 701t، 703 طيور الماء
Water hyacinth (*Eichornia crassipes*)،
1252 عشب المكحلة (*Eichornia crassipes*)
Water lily، 597f، 768، 768f، 1220
زنبق الماء
Water moccasin، 699 أفعى المُقسين
Water mold، 575 عفن الماء
Water potential، 758–60، 760f القدرة
المائية
calculation of، 759–60، 760f حساب
at equilibrium، 760، 761f عند الاتزان
gradient from roots to shoots، 760–61،
762f الفرق من الجذور إلى السيقان
of soil، 774–75 للتربة
Watersheds، of New York City،
1243–44، 1244f مستجمعات الأمطار في
مدينة نيويورك
Water storage root، 730–31f، 731 جذر
خزن الماء (خازن للماء)
Water strider، 27f قافز الماء
body size and egg-laying in، 404، 404f
حجم الجسم ووضع البيض في
Water table، 1192 مستوى الماء
Water-vascular system، 676، 677f نظام
مائي وعائي
Waterwheel (*Aldrovansa*)، 780–81،
781f دولاب الماء (*Aldrovansa*)
Watson، James، 260–62، 260f جيمس
واطسون
Wax 718–19، 790، 974–75 شمع
W chromosome، 239t كروموسوم W
Weasel، 708t ابن عرس
Weaver bird، 1142 طائر الحائك
Weberian ossicle، 904 عُظيمة وبر
Weed، foreign، 1251 عشب، غريب
Weevil، 672–73f خنفساء القطن
Weinberg، W.، 398 هاردي واينبرج
Welwitschia، 589t، 595f، 596
Welwitschia
Wenner، Adrian، 1129 إيدريان ونر
Went، Frits، 815، 815f فريتز ڤينت
WEREWOLF gene، in *Arabidopsis*، 728،
728f جين *WEREWOLF*، في نبات رشاد الجدران
Wernicke's area، 888 منطقة ورنكي
Westerlies، 1213f، 1214 رياح غربية
Western blot، 334 طبعة وسترن
West Nile fever، 1251 حمى غرب النيل
Wetland، 780، 1191، 1220 الأراضي
الرطبة
productivity of، 1220 إنتاجية
Whale، 520، 520f، 707، 708t، 906،
959، 1160، 1179 حوت
evolution of، 423، 423f تطور الـ
overexploitation of، 1249–50، 1250f،
1252، 1253f الاستثمار الزائد
Whaling industry، 1249–50، 1250f،
1252، 1253f الصيد التجاري للحيتان
Wheat (Triticum)، 732f، 848 القمح
(Triticum)
chromosome number in، 188t، 476f
عدد الكروموسومات في
evolution of، 476f تطور
genome of، 360، 360f، 477f، 484
المحتوى الجيني
transgenic، 363f عابر للجينات
Wheel animal. *See* Rotifera (phylum)
حيوان عجلي. انظر عجليات (قبيلة)
Whiskers، 704 شوارب
Whisk fern، 589، 589t، 590–91،
591f خنشار المكنسة
White Cliffs of Dover، 577، 577f
المنحدرات (الشقوق) البيضاء في دوفر
White-crowned sparrow (Zonotrichia
leucophrys)، courtship song،
development of، 1123، 1123f عصفور
الدوري ذو التاج الأبيض (Zonotrichia
leucophrys) تغريدة غزل، تطور لـــ
White fiber، 958 ليف أبيض
White-fronted bee-eater، 1139، 1139f
آكل النحل أبيض المقدمة

White matter, 872, 890, 890–91f
مادة بيضاء
لحوم بيضاء White meat, "958"
الغزال White-tailed deer, 1130, 1174
ذو الذيل الأبيض
السعال الديكي Whooping cough, 554
طيور الكركي Whooping crane, 1160
Whorl (flower parts), 598, 598f, 837
دوائر (أجزاء الزهرة)
حلقية Whorl (leaf pattern), 732, 732f
(على شكل دوائر) (نمط الورقة)
Wild geranium (Geranium maculatum),
الخبيزة البرية (Geranium 837f
(maculatum
Wild lettuce (Lactuca), hybridization
الخس البري between species, 436
(Lactuca) التزاوج بين الأنواع
موريس ويلكنز Wilkins, Maurice, 259
Willow, 752, 796, 843, 1242, 1257
صفصاف
إدوارد ويلسون Wilson, Edward 1208
ذبول Wilting, 767, 775
الذبول (مرض Wilts (plant disease), 554
نباتي)
الرياح Wind
تأثير في النتح effect on transpiration, 767
انتشار الثمار fruit dispersal by, 752, 752f
عن طريق
ocean currents and, 1214, 1214f,
تيارات المحيط و 1225
تلف النباتات plant damage due to, 790
بسبب
pollination by, 405, 405f, 840, 842,
التلقيح عن طريق 842f
انتشار البذور عن seed dispersal by, 1149f
طريق
ورقة نافذة Window leaf, 738
نبيذ Wine, 127f, 137
عمل نبيذ Wine-making, 611
أجنحة Wings, 960
الخفافيش of bats 705, 960, 960f
الطيور of birds, 960, 960f
التكوين الجيني development of, 494, 494f
تطور evolution of, 494–95, 495f
of insects, 495, 495f, 667, 674,
في الحشرات 675f, 960
الديناصورات of pterosaurs, 960, 960f
المجنّحة
صفات Wing traits, in fruit fly, 244f, 245
الأجنحة، في ذبابة الفاكهة
برعم الشتاء Winter bud, 824
Winter habitat, for birds, 1249, 1249f
بيئة شتوية، للطيور
إنقلاب شتوي Winter solstice, 1212f
عظم ترقوة Wishbone, 464f
تناذر Wiskott–Aldrich syndrome, 246f
وسكوت- الدريش
Wiwaxia, 632f Wiwaxia
مسار Wnt wnt pathway, 1106
الازدواج المتذبذب Wobble pairing, 294
Wolf, 421f, 428f, 1146, 1147f,
ذئب 1182, 1220
التكاثر بالأسر captive breeding of, 1257
عنكبوت الذئب Wolf spider, 669
الشره Wolverine, 1220
خشب Wood, 720, 725–26, 725f
WOODEN LEG gene, in *Arabidopsis*,
جين *WOODEN LEG*، في نبات 737, 737f
رشاد الجدران
نقار الخشب Woodpecker, 701t, 703
Woodpecker finch (Cactospiza pallida),
حسون نقار الخشب 9f, 416, 416f, 445
(Cactospiza pallida)
روبرت وودورد Woodward, Robert, 795
Woody plant, 720, 730, 732,
نبات خشبي 847–48
سلطة كلمات Word salad, 888
Worker bee, 1068, 1128, 1140–41,
نحلة عاملة 1140f
التئام الجروح Wound healing, 200
Wound response, in plants, 796–97,
استجابة الجرح، في النباتات 797f

X

X chromosome, 239–40, 239t
كروموسوم X
ذبابة الفاكهة of fruit fly, 239, 243
الإنسان human, 239–40, 246f
تثبيط فعالية inactivation of, 241, 241f
nondisjunction involving, 250, 250f
عدم الانفصال
زينوتيربلدا Xenoturbellida, 629f
Xianguangia, 632f Xianguangia
بروتينات Xnr Xnr proteins, 1104
X-ray diffraction pattern, of DNA،
259–60, 259f أنماط انحراف (حيود)
الأشعة السينية لـ DNA
Xylem, 588, 719, 725, 730f,
خشب 733–34f
primary, 721f, 725, 729f, 730, 733f
أولي
ثانوي secondary, 721f, 725, 733f
water and mineral transport through,
757- 70, 761f, 764- 66f, 769 - 70 f
نقل الماء والأملاح المعدنية
الطراز الجيني XYY XYY genotype, 250

Y

جين *YABBY* gene, in *Arabidopsis*, 736f
YABBY في نبات رشاد الجدران
YAC. *See* Yeast artificial chromosome
YAC، انظر كروموسوم الخميرة الصناعي
Y chromosome, 239–40, 239t, 1069,
كروموسوم Y 1069f
عدم nondisjunction involving, 250
الانفصال
الخميرة Yeast, 610–11, 611f
الانقسام الخلوي في cell division in, 187f
عدد chromosome number in 188t
الكروموسومات في
التخمر ethanol fermentation in, 127f
الكحولي في
experimental systems using, 611–12
استخدام الأنظمة التجريبية
fermentation pathways in, 610–11
مسارات التخمر في
المحتوى genome of, 355f, 473t, 611
الجيني في
Yeast artificial chromosome (YAC)
كروموسوم 330, 353–54, 611–12
الخميرة الصناعي (YAC)
Yellow-eyed junco (*Junco phaeontus*),
طيور الجنك أصفر العينين (*Junco* 1132
phaeontus)
سلوك جمع الغذاء foraging behavior, 1132
الحمى الصفراء Yellow fever, 527t
نبات شوك النجمة Yellow star thistle, 1251
الصفراء
Yellowstone Park, return of wolves to,
متنزه يلوستون، عودة الذئاب 1257
يرسينيا، *Yersinia*, type III system in, 553
نظام النوع الثالث في
Yersinia pestis, 365t, 555t *Yersinia pestis*
الطقسوس Yew, 589t, 594, 596
Yohoia, 632f *Yohoia*
مح Yolk, 1070, 1092–94f, 1097f
سدادة محيّة Yolk plug, 1096, 1096f
Yolk sac, 694–95, 694f, 704f, 1072,
كيس المح 1098, 1098f, 1108f

Z

Z كروموسوم Z chromosome 239t
Z المخطط Z diagram, 154, 155f
حمامة الحمار الوحشي Zebra dove, 1185
Zebra finch, foraging behavior, 1131–
حسون حمار الوحش، سلوك جمع الغذاء 32
سمكة حمار الوحش Zebrafish, 370
Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*),
بلح البحر 655, 1250–51, 1251f
المخطط (*Dreissena polymorpha*)
الزنك Zinc, 114, 786, 980
في النباتات in plants, 776, 777t, 778
نقص deficiency of, 777f
موتيف إصبع Zinc finger motif, 306, 307f
الزنك
Z خط Z line, 953–54, 953–54f
حجيرة Zoecium, 664, 664f
منطقة Zona pellucida, 1088, 1089f
شفافة
Zone of cell division, 727–28,
منطقة انقسام الخلية 727–28f
Zone of elongation, 727, 727f, 728
منطقة الاستطالة
Zone of maturation, 727, 727–29f,
منطقة النضج 728–30
بوغ حيواني Zoospore, 575
Zygnematales, 516f Zygnematales
Zygomycetes, 604, 604f, 609, 609 f
فطريات زيجوتية
Zygomycota (phylum), 607f, 607t,
فطريات زيجوتية (قبيلة) 608
محفظة Zygosporangium, 609, 609f
الأبواغ الزيجوتية
بوغي Zygospore, 584f, 609, 609f
زيجوتي
Zygote, 206, 206–7f, 370, 861,
زيجوت (بويضة 1068, 1078, 1087
مخصبة)
النبات plant 742, 742f, 845

علم الأحياء